
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.213.591.37.575.825.2

РЕЗУЛЬТАТЫ ГИБРИДИЗАЦИИ МЕЖДУ АНАДРОМНОЙ И РЕЗИДЕНТНОЙ ФОРМАМИ РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA* *FLUVIATILIS*

© 2018 г. И. А. Цимбалов, А. В. Кучерявый, Д. С. Павлов

Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

E-mail: scolopendra@bk.ru

Поступила в редакцию 31.07.2017 г.

Проанализирована выживаемость потомства, полученного от искусственного скрещивания крупных паразитических анадромных и мелких непаразитических резидентных речных миног *Lampetra fluviatilis*. Высокая выживаемость (в среднем около 61%) особей до стадии зарывающейся в грунт личинки подтверждает отсутствие постзиготического барьера между формами миног. Полученные результаты обсуждаются в контексте двух теорий – парных видов и внутривидового разнообразия.

Ключевые слова: речная минога *Lampetra fluviatilis*, гибридизация, постзиготическая выживаемость потомства.

DOI: 10.7868/S0042875218010137

В настоящее время существуют две основные концепции о систематическом положении резидентных и анадромных миног семейства Petromyzontidae, которые важны как для понимания биологии и эволюции миног, так и для решения практических вопросов, связанных с их промыслом и охраной. Первая – парных видов (McCauley et al., 2015) – основана на том, что в большинстве случаев разнообразие миног сводится к существованию предкового мигрантного (зачастую, анадромного) паразитического вида, от которого произошли или находятся в состоянии зарождения резидентные непаразитические виды (Goodwin et al., 2008). Часто представители одной пары видов обитают симпатрично. Формирование и нескрещиваемость резидентных и анадромных видов внутри пары обусловлены ассортативным (по длине тела) скрещиванием. Другая концепция сводится к тому, что в большинстве случаев (по крайней мере, в Евразии) наблюдаемое внутри рода, в котором представлены как мигрантные, так и резидентные миноги, разнообразие является внутривидовым. То есть размер тела производителей – результат реализации того или иного типа жизненной стратегии (Kucheryavyy et al., 2016), а резидентные и анадромные формы могут скрещиваться между собой. В настоящей работе обсуждаются анадромная паразитическая речная минога *L. fluviatilis*, от которой, согласно концепции парных видов, произошла резидентная непаразитическая ручьевая минога *L. planeri*. На наш взгляд, оба этих “вида” являются проявлением

внутривидового разнообразия (Kucheryavyy et al., 2016; Кучерявый и др., 2016). Несмотря на наличие работ, посвящённых искусственному скрещиванию видов миног (Махров, Попов, 2015), вопрос для сторонников теории парных видов остаётся до сих пор открытым.

Цель данной работы – исследовать постзиготическую выживаемость потомства, полученного в результате скрещивания производителей миног рода *Lampetra*, реализовавших разные типы жизненной стратегии – мигрантный (анадромный) паразитический и резидентный (пресноводный) непаразитический.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Производителей речной миноги отловили в бассейне Финского залива Балтийского моря (Ленинградская область): анадромных – в р. Чёрная 18.05.2016 г., резидентных – в р. Каменка (приток р. Луга) 19.05.2016 г. Реки Луга и Чёрная впадают в залив на расстоянии 223 км друг от друга по береговой линии. Для р. Чёрная на настоящий момент не известны поимки резидентной формы миноги, а в Каменке не обнаружена проходная форма, однако, по словам местных жителей, в 1960-х гг. в этой реке вели промысел анадромной миноги.

Принадлежность к той или иной форме определяли по систематическим признакам, выделенным Бергом (1948) для видов *L. fluviatilis* и *L. planeri*.

Показатели оплодотворения икры и вылупления предличинок при скрещивании анадромных (А) и резидентных (R) производителей речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Тип скрещивания (самки × самцы)	Число скрещиваний	Число икринок, шт.		Доля вылупившихся предличинок, %
		общее	оплодотворённых	
A × A	2	$\frac{647-1189}{918.0 \pm 271.0}$	$\frac{199-1062}{630.5 \pm 431.5}$	$\frac{56.4-92.3}{74.4 \pm 18.0}$
A × R	7	$\frac{808-1275}{1025.0 \pm 84.7}$	$\frac{0-1189}{719.7 \pm 192.5}$	$\frac{0-94.7}{46.8 \pm 39.5}$
R × A	3	$\frac{59-385}{271.0 \pm 106.0}$	$\frac{59-385}{271.0 \pm 106.1}$	$\frac{6.8-79.4}{53.1 \pm 23.2}$
R × R	1	154	56	36.4
A × R*	4	$\frac{943-1113}{1125.0 \pm 82.3}$	$\frac{892-1050}{1051.8 \pm 77.4}$	$\frac{90.7-95.2}{93.6 \pm 2.0}$

Примечание. Над чертой — пределы варьирования значений, под чертой — среднее значение и его ошибка; *скрещивания проведены в лаборатории ИПЭЭ.

Главный критерий — полная длина (*TL*), которую сторонники теории парных видов используют как видоспецифический признак. Длина резидентных производителей не превышала 120 мм, у анадромных была не меньше 290 мм. Резидентных производителей ловили сачками непосредственно на нерестовых участках, анадромных — ловушками вентерного типа недалеко от мест их нереста. У производителей обеих форм были выражены вторичные половые признаки. Резидентные производители проявляли нерестовое поведение — активно занимались строительством нерестовых гнёзд, образовывали нерестовые группы; среди пойманных были отнерестившиеся особи. Половые продукты производителей обеих форм находились на V стадии зрелости, они занимали всю полость тела, при надавливании легко вытекали: икринки — отделившись друг от друга, молекулы — струей.

Первую серию скрещиваний (13 скрещиваний; таблица) провели 19.05.2016 г. на р. Чёрная, куда были доставлены резидентные производители из р. Каменка. Осеменение проводили промышленным способом (Генина, 1957), модифицированным нами, в ёмкости объёмом 0.5 л с дном округлой формы. В ёмкость сцеживали икру от одной самки и активировали её речной водой температурой 12 °C в течение 3–5 мин, после этого воду сливали и добавляли сперму. Вращательными движениями перемешивали половые продукты около 10 с, затем добавляли порцию свежей речной воды. После этого половые продукты оставляли ещё на 3–5 мин. Осеменённую икру промывали несколько раз водой и пипеткой переносили в чашки Петри, в которые также добавляли воду. Чашки помещали в термобокс и перевозили в Москву в лабораторию ИПЭЭ РАН (транспортировка

заявляла около 15 ч, икра достигла в развитии стадии морулы). Температура в термобоксе во время транспортировки варьировала в пределах 12–15 °C. Вторую серию скрещиваний (4 скрещивания) провели 23.05.2016 г. в лаборатории ИПЭЭ РАН, куда в течение суток были транспортированы производители. Икру отцеживали и осеменяли в фильтрованной аквариумной воде температурой 14 °C. Икру обеих серий инкубировали при постоянной низкой освещённости (0.2 лк) и постоянной температуре воды 14 °C, при плотности посадки 59–1275 икринок на чашку Петри (1–22 шт/см²). Воду в чашках меняли ежедневно. С целью профилактики грибковых поражений в воду добавляли препарат Fungol Plus 250 из расчёта 3.75 мл/л воды.

Неоплодотворённую икру выбирали из чашек на 2-е сут. инкубации. Она отличалась от оплодотворённой формой (грушевидная вместо круглой), неразвитым или помутневшим перивителлиновым пространством. Мёртвых эмбрионов в дальнейшем удаляли ежедневно, их число суммировали. Выживаемость предличинок на стадии вылупления (14–18-е сут. после осеменения) определяли относительно числа оплодотворённых икринок. В дальнейшем личинок использовали в других экспериментах, они сохраняли жизнеспособность, по крайней мере, до возраста 60 сут. после вылупления.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Географическая изоляция производителей. В данной работе для скрещивания были взяты производители из разных речных систем, разделённых значительным расстоянием и непреодолимыми для резидентных особей солоноватыми водами Финского залива. Согласно концепции парных

видов, ручьевая минога, сформировав резидентную популяцию в р. Каменка, должна была утратить способность к формированию анадромной фазы развития, тем самым обособиться от общего генетического пула.

Производители миноги в р. Каменка находятся в географической изоляции от остальных на протяжении как минимум 10 поколений (около 50 лет в реку не заходит анадромная минога). Скат смолтов (мигрирующих в море на нагул ювенильных миног) за время наших исследований (2013–2016 гг.) не наблюдался. Таким образом, совокупность миног из р. Каменка должна быть отнесена к типу истинных (географически и генетически относительно изолированных) популяций. Если же анадромная форма образуется и смолты скатываются в море, — это сообщество продуцирующего типа, т.е. имеющее одностороннюю генетическую связь с другими сообществами за счёт покидающих реку смолтов (классификация сообществ миног по: Kucheryavyy et al., 2016).

Выживаемость потомства. По данным Гениной (1957), показатель вылупления предличинок варьирует в пределах 20–83% (в среднем 55.2%). Козлов (1998) указывает, что при транспортировке икры речной миноги через 6 ч после оплодотворения смертность составляет 25%, а выживаемость за период инкубации — 30%, т.е. при транспортировке оплодотворённой икры с последующей доинкубацией нормальным выходом предличинок считается 22.5%. Выживаемость потомства в наших экспериментах была высокой как от скрещиваний в пределах одной формы ($A \times A$ и $R \times R$), так и при гибридизации разных форм (таблица). Нулевая выживаемость отмечена только в двух из 17 скрещиваний (варианты $A \times R$). Причём в обоих случаях все эмбрионы погибли по достижении стадии ранней гаструлы (в течение первых 8 сут. инкубации). Если исключить два этих случая из анализа, то средняя выживаемость в остальных скрещиваниях этого типа составила 46.8–68.0%. Возможной причиной гибели всей икры в этих двух скрещиваниях может быть перезревание ооцитов в теле самки. Вероятнее всего, на выживаемость потомства влияет не столько тип скрещивания, сколько условия, в которых оно проводится, и/или индивидуальные характеристики производителей. В пользу этого предположения говорит и самая высокая выживаемость среди всех скрещиваний (94.7 и 95.2%), зарегистрированная в двух вариантах скрещиваний $A \times R$.

Наши данные согласуются с результатами скрещиваний резидентных и анадромных миног рода *Lampetra*, проведённых в реках Бленджиава и Швянтойи (Литва) (Staponkus, Kesminas, 2014). Исследователи отловили производителей обеих форм из одного нерестового гнезда, а икру от

их скрещивания инкубировали в модифицированных лососевых искусственных гнёздах в реке. Данные этих авторов показали, что в природе выживают оба варианта гибридов ($A \times R$ и $R \times A$). В р. Эндрик (Шотландия) также исследовали выживаемость потомства гибридов (Hume et al., 2013). Авторы получили сходные с нашими результаты: наименьшая доля выживших предличинок отмечена у потомства резидентных производителей (2–16 против 2–77% у гибридов между анадромными и резидентными производителями).

Таксономический статус резидентных и анадромных миног. Как данные по гибридизации разных форм речной миноги, так и данные о сохранении жизнеспособности выметанных гамет (ооциты сохраняют фертильность около 60 мин), паттернах поведения, способствующих преодолению размерной ассортативности во время группового нереста производителей, а также отсутствие выраженных генетических различий (Кучерявый, 2014; Staponkus, Kesminas, 2014; Махров, Попов, 2015) ещё раз доказывают, что наблюдаемые фенотипы являются внутривидовыми формами, ориентированными на поддержание популяции в динамично меняющихся условиях окружающей среды за счёт реализации разных жизненных стратегий.

Согласно концепции парных видов, в настоящее время известен 41 вид миног. Нерестовые акватории у парных видов нередко перекрываются, в то время как места обитания и нагула разнесены в пространстве и времени. Паразитический вид обычно нагуливается в солоноватых и солёных водах, его представители поднимаются в реки только готовыми к нересту, в то время как сателлитные непаразитические виды сразу после метаморфоза приступают к нересту в пресных водах рек и не питаются во взрослом состоянии. На стадии личинки или ювенильной особи до её ската в нагульный водоём парные виды обычно не различаются (McCaughey et al., 2015). Наиболее заметные внешние морфологические различия между представителями разных типов жизненных стратегий проявляются к моменту нереста и являются результатом либо особенностей личиночного развития (карликовые, мелкие и обычные непаразитические производители), либо влияния условий во время нагульной фазы у паразитических представителей (Kucheryavyy et al., 2016; Кучерявый и др., 2016). В основном эти различия проявляются в длине тела и пластических признаках. По мнению сторонников этой концепции, главный механизм, который приводит к повторяющемуся формированию резидентных непаразитических видов, — размерная ассортативность во время нереста, т.е. невозможность скрещивания производителей, различающихся по длине тела (Махров, Попов, 2015).

Согласно концепции внутривидового разнообразия миног, ассортативный отбор по размеру производителей в случае, если на нерестилище представлены анадромные и резидентные особи, не происходит. Результаты нашего исследования в сумме с многочисленными результатами морфологических, поведенческих, генетических и популяционных исследований разных авторов подтверждают концепцию внутривидового разнообразия. Проходные и жилые формы миног свободно скрещиваются в природе с образованием жизнеспособного гибридного потомства.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ, грант № 14-14-01171.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 468 с.
- Генина Н.В. 1957. О биотехнике искусственного разведения миноги // Рыб. хоз-во. № 9. С. 54–57.
- Козлов В.И. 1998. Справочник фермера-рыбовода. М.: Изд-во ВНИРО, 342 с.
- Кучерявый А.В. 2014. Механизмы преодоления репродуктивной изоляции у миног // Матер. докл. V Всерос. конф. “Поведение рыб”. Кострома: Костром. печат. дом. С. 137–142.
- Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В. и др. 2016. Полиморфизм производителей жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 577–585.
- Махров А.А., Понов И.Ю. 2015. Жизненные формы миног (Petromyzontidae) как проявление внутривидового разнообразия онтогенеза // Онтогенез. Т. 46. № 4. С. 240–251.
- Goodwin C.E., Dick J.T.A., Rogowski D.L., Elwood R.W. 2008. Lamprey (*Lampetra fluviatilis* and *Lampetra planeri*) ammocoete habitat associations at regional, catchment and microhabitat scales in Northern Ireland // Ecol. Freshw. Fish. V. 17. P. 542–553. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2008.00305.x
- Hume J.B., Adams C.E., Mable B., Bean C.W. 2013. Post-zygotic hybrid viability in sympatric species pairs – a case study from European lampreys // Biol. J. Linn. Soc. V. 108. P. 378–383.
- Kucheryavyy A.V., Tsimbalov I., Kirillova E. et al. 2016. The need for a new taxonomy for lampreys // Jawless fishes of the World. V. 1 / Eds. Orlov A., Beamish R. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 251–278.
- McCauley D.W., Docker M.F., Whyard S., Li W. 2015. Lampreys as diverse model organisms in the genomics era // BioScience. V. 65. № 1. P. 1046–1056. DOI: 10.1093/biosci/biv139
- Staponkus R., Kesminas V. 2014. Confirmation of hybridization between river lamprey *L. fluviatilis* and brook lamprey *L. planeri* from *in situ* experiments // Polish J. Natur. Sci. V. 29. № 1. P. 49–54.