

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА МИНОГ КАМЧАТКИ

**А.В. Кучерявый**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН,  
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071, Россия. E-mail: scolopendra@bk.ru  
Санкт-Петербургский государственный университет,  
Университетская набережная, 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия*

Проведен анализ современной диагностической системы рода *Lethenteron*. Дана характеристика типовых особей тихоокеанской миноги и ее личинок. Предложено рассматривать все разнообразие миног полуострова Камчатка как несколько метапопуляций, состоящих из сообществ. Приведена универсальная структура сообщества и описаны ее компоненты (первичная группа и территориальная община).

## STRUCTURE OF THE LAMPREY COMMUNITY IN KAMCHATKA

**A.V. Kucheryavyy**

*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 33 Leninskii Ave,  
Moscow, 119071, Russia. E-mail: scolopendra@bk.ru  
Saint Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Naberezhnaya,  
Saint Petersburg, 199034, Russia*

The modern diagnostic system of the genus *Lethenteron* is analyzed. Type specimens of the Arctic lamprey and its ammocoetes are defined. It is proposed that the total diversity of lampreys in Kamchatka Peninsula should be construed as several metapopulations, comprised of communities. Universal structure of the community is given, and its components (primary group and territorial community) are described.

## ВВЕДЕНИЕ

Определение и описание организмов лежит в основе целого ряда биологических наук. Без них невозможно развивать фундаментальные вопросы, такие, как положение организмов в системе природы, познание биологического разнообразия и эффективно решать вопросы экспериментального и рационального хозяйственного использования организмов (Christiansen et al., 2013). Автор понимает всю сложность исследуемой проблемы и, как безусловное следствие этого факта, множественность различных мнений ученых. А так же то, что в работе, с появлением новых данных постоянно будут прорываться обстоятельства, препятствующие трактовке наблюдаемых объектов. Представленная статья является попыткой проанализировать некоторые аспекты проблемы реальности вида у древних позвоночных, и способов его отображения, как сложного сообщества образованного различными общностями, связанными сетью взаимодействий.

Спустя десятилетия после описания род тихоокеанские миноги (*Lethenteron* Creaser, Hubbs 1922), остается центром множества споров среди ихтиологов–систематиков. Понимание структуры самого широко распространенного вида этого рода (на наш взгляд, единственного, обитающего в пресных водах полуострова Камчатка) – тихоокеанской миноги (*Lethenteron camtschaticum* (Tilesius 1811)) является интересной научной задачей. Благо-

даря наличию множества фаз жизненного цикла, этот вид может служить хорошей моделью для совершенствования представлений о составе таксонов разного уровня у миног, и соответственно, для практических целей. Однако до настоящего времени род *Lethenteron* остается плохо описанным. Проблема постановки диагноза и описания видов этого рода связана с тем, что на протяжении онтогенеза миноги претерпевают значительные морфофизиологические перестройки. Кроме того, особи, реализующие анадромную стратегию, несколько раз меняют среду обитания – от ручьев и рек (на стадии личинки и производителей) до распресненных, морских и даже океанических акваторий (нагуливающиеся особи).

Систематика миног, базирующаяся на теории сателлитных (парных) видов, в ходе расширения знаний об этой группе при таком подходе встретила ряд неразрешимых вопросов. Из них наиболее существенными являются:

1. географический принцип распределения видов – анализ распространения сателлитных видов показывает, что в большинстве случаев ареалы паразитических и непаразитических форм перекрываются;
2. виды с переходным/промежуточным типом жизненной стратегии, например, морские паразитические виды, способны давать потомство, которое оставаясь в реке из-за искусственных барьеров, сохраняет паразитическую фазу развития; быстросозревающие формы; озерно-речные формы и т.д.;
3. значительное перекрывание морфологических признаков, используемых как таксономически значимые;
4. отсутствие генетических маркеров, способных обнаружить значимые различия между рядом сателлитных видов;
5. неабсолютные пре- и постзиготическая изоляции и «межвидовые» гибриды.

Кроме того, в диагнозах видов миног до сих пор используют крайне спорные приемы, такие как:

1. применение в качестве диагностических сильно варьирующих внутри одной локации (например, пигментация циррии) или изменяющихся в ходе онтогенеза (число ооцитов на поперечном срезе, строение структур-предшественников языка) признаков;
2. описание вида, основанное на ювенильной особи;
3. отсутствие сравнения описываемого вида с другими представителями рода.

Нами была предложена альтернативная теория «многокольцевого вида» (Kucheryavyy, 2013), суть которой сводится к следующим положениям:

1. разнообразие миног (по крайней мере, в северных широтах Евразии) представлено сложнокомплексными видами с широким спектром эпигенетических форм (form, forma);
2. закладка той или иной формы в конкретной пресноводной системе происходит независимо от других систем и может также приводить к формированию различных морф;
3. формы задаются и проявляются как ответ на сумму факторов, внутренних и внешних, влияющих на особь во время ее развития, т.е. являются решением уравнения «рост–развитие–созревание»;
4. в рамках речной системы может закладываться тот тип формы, который не был представлен у производителей в данной реке.

В общих чертах озвученная идея не нова. Однако важным дополнением является тот факт, что у миног нет хоминга. Как показывают генетические исследования, тихоокеанская минога всей Палеарктики формирует тесно связанную сеть близкородственных гаплотипов (Артамонова, Кучерявый, 2010). В связи с этим говорить о популяциях отдельно

взятых рек – затруднительно, кроме речных систем, в которых на протяжении долгого времени обитают только пресноводные немигрирующие далеко миноги.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы легли данные, собранные в ходе многолетних работ, проводимых сотрудниками лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН, кафедры ихтиологии МГУ, а также коллегами автора из других организаций.

Коллекционный фонд ИПЭЭ РАН в настоящее время включает экземпляры из следующих пресноводных систем: Авача, Азабачье, Большая, Камчатка, Квачина, Кехта, Кихичек, Коль, Паратунка, Седанка, Тальниковый, Утхолок. Всего в фонде 174 позиции относятся к водоемам Камчатки, которые отражают все разнообразие миног, описанное в данной работе. В работу также были включены исследованные в Музее Зоологического института РАН экземпляры ZISP: 23444, 23445, 23446, 24120, 24120, 25431, 29162, 29593, 29593, 29593, 39333, 52731.

Описание личинок из типового местообитания сделано на основании исследования 73 экземпляров, собранных Назаровым Д.Ю. и Павловым Д.С. в 2011 году на р. Красная (система р. Авача). 13 экземпляров из этой выборки переданы на хранение в Зоологический музей МГУ (номер р-23063); 13 экземпляров – в Зоологический музей Ростокского университета (Германия), остальные хранятся в лаборатории ИПЭЭ (№ 1107031).

Методы морфологического анализа описаны в статье Кучерявого и др., 2007 и дополнены в работе Назарова и др., 2012. Методы описания признаков различных размерно-возрастных группировок приведены в диссертации Кучерявого, 2008 и статье Кирилловой с соавторами (Kirillova et al., 2011). В работе Nazarov et al., 2013 приведено расширенное описание методов исследования некоторых анатомических особенностей личинок. В работах Артамоновой и Кучерявого, 2010 и Артамоновой и др., 2011 – даны генетические маркеры и известные на тот момент гаплотипы.

#### АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОЙ ДИАГНОСТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Помимо тихоокеанской миноги в состав рода *Lethenteron*, согласно каталогу «Миноги мира» (Renaud, 2011), входят еще семь видов. Однако нужно отметить, что «Ключ к взрослым особям миног мира» (табл. 1) не соответствует известным нам алгоритмам построения. Прежде всего, в нем нарушен принцип исходного таксона, так как постоянно перемешиваются рода. Не всегда применяются принципы избыточности, уникальности, однозначности, диагностируемости и дифференцируемости. Данная система нарушает крайне важный принцип одного основания. В ней, хоть и в завуалированной форме, используются неальтернативные признаки. Например, пара 27 (меристический признак) через 28a (меристический признак) приводит к определению вида (другого рода!), а через 28b (меристический признак) – в случае 33 a, b – к географическому критерию (и ключам к миногам из разных родов). Система позиционирует себя, как ключ к половозрелым миногам (adult lampreys), которые, как известно, не питаются. Но 31 a, b – постулируют в качестве признаков паразитизм/непаразитизм. В ряде случаев, учитывая указанное перекрытие длин тел особей (34 a, b), и то, что к нересту у всех видов миног кишечники редуцированы, этот признак также нельзя использовать. В ключах использованы признаки, связанные с ростом (см. 31 a, b; 34 a, b), причем, 31 a (длина тела) является критерием, приводящим к определению вида.

Подобного рода витиеватость в ключах, а по сути, отсутствие признаков, позволяющих достоверно разделить представителей внутри рода, доставило уже немало трудностей неспециалистам. Так, например, в Красную книгу Иркутской области неожиданно был занесен *L. reissneri*. О необоснованности внесения этого вида в Красную книгу написано в работе Книжина и др., 2012. В тоже время, постоянный поиск критериев способных раз-

Таблица 1

Фрагмент определительной таблицы: ключи к видам рода *Lampetra* (по: Renaud, 2011)

Код	Признак	Диагноз
12a.	Постериальные представлены одним полным рядом	→13
12b.	Постериальных нет, или, если есть, то не полный, редко полный ряд	→24
13a.	Инфраоральная ламина обычно с 5; 4 эндолатеральных с каждой стороны	→14
13b.	Инфраоральная ламина с более чем 5 зубами; 3 эндолатеральных с каждой стороны диска	→22
22a.	Горловая область сильно пигментирована	<i>L. appendix</i>
22b.	Горловая область непигментированная (этот признак требует верификации у <i>L. kessleri</i> , но горловая область определено не пигментирована у других видов <i>L. alaskense</i> , <i>L. camtschaticum</i> и <i>L. reissneri</i> )	→29
24a.	Постериальные отсутствуют	→27
24b.	Постериальные представлены, но неполным или реже полным рядом	→38
27a.	Трансверсивная языковая ламина только со срединной вершиной или с 5–13 вершинами	→28
27b.	Трансверсивная языковая ламина с 11–17 вершинами	→31
28a.	Трансверсивная языковая ламина с 9–13 вершинами; второй эндолатеральный обычно трехвершинный	<i>L. planeri</i>
28b.	Трансверсивная языковая ламина только со срединной вершиной или с 5–11 вершинами, средний эндолатеральный двухвершинный	→33
29a.	Второй спинной плавник не пигментирован; туловищных миомеров 57–65, антериальных 38–44	<i>L. reissneri</i>
29b.	Второй спинной плавник обычно с темным пятном, туловищных миомеров 65–77, антериальных 15–38	→34
31a.	Относительный диаметр глаза 2.3–4.3%	<i>L. ayresii</i>
31b.	Относительный диаметр глаза 1.4–3.1%	<i>L. fluviatilis</i>
33a.	Ограничен Турцией	<i>L. lanceolata</i>
33b.	Ограничен тихоокеанским побережьем Канады и США	→37
34a.	Общая длина (тела) 110–625 мм, паразитическая	<i>L. camtschaticum</i>
34b.	Общая длина (тела) 112–230 мм, непаразитическая	→35
35a.	23–38 антериальных (зубов), ограничен Аляской и Северо-западными Территориями Канады	<i>L. alaskense</i>
35b.	15–28 антериальных (зубов), ограничен Сибирью и, возможно, Японией	<i>L. kessleri</i>
37a.	Число туловищных миомеров 60–67, мясистые ткани вокруг лингвальной ламины непигментированы	<i>L. richardsoni</i>
37b.	Туловищных миомеров 53–58, мясистые ткани вокруг лингвальной ламины сильно пигментированы	<i>L. pacifica</i>
38a.	Темное пятно возле вершины второго спинного плавника; 9–15 вершин на трансверсивной языковой ламине	<i>L. ninae</i>
38b.	Возле вершины второго спинного плавника нет темного пятна; 5–7 вершин на трансверсивной языковой ламине	<i>L. zanandrei</i>

делить миног на виды, все больше приводит исследователей к заключениям, сходным с нашими (см. Hume, 2013).

#### СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА МИНОГ

**Таксономические замечания.** Как показано в наших предыдущих работах, три вида тихоокеанских миног: дальневосточную ручьевую, сибирскую и тихоокеанскую следует рассматривать как формы одного вида – *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius 1811) – тихоокеанская минога. Типовое местообитание: морские воды у Петропавловска–Камчатского, Камчатка, Россия. Синонимы: *Petromyzon marinus camtschaticus* Tilesius 1811: 240–246; *Petromyzon lumbricalis* Pallas 1814: 69–70; *Petromyzon fluviatilis* Richardson 1823: 705; *Petromyzon japonicus* Martens [von] 1868: 3; *Lethenteron reissneri* (Dybowski 1869); *Petromyzon reissneri* Dybowski 1869: 958; *Ammocoetes aureus* Bean 1881: 159; *Lethenteron kessleri* (Anikin 1905); *Petromyzon kessleri* Anikin 1905: 10; *Lampetra japonica septentrionalis* Berg 1931: 100–102; ?*Lethenteron matsubarai* Vladykov et Kott 1978: 1792–1800.

**Типовой материали описание.** Голотип не известен. Экземпляр тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* Tilesius, 1811 (наружная этикетка: ZMB 6475 Petromyzontidae. *Petromyzon japonicus* von Martens, ??/??/1868\*, Yokuhama, Japan), выделенный в неотип (Kottelat, 1997) и экземпляр–котип тихоокеанской миноги *L. camtschaticum* (этикетка: ZMB 6476 Petromyzontidae. *Petromyzon japonicus* von Martens, ??/??/1868\*, Japan) были изучены в Museum für Naturkunde (Берлин, Германия). Оба экземпляра – ярко выраженные анадромные особи первого года нагула. Дата поимки не известна. Вероятно, провели в море более шести месяцев, так как признаки поздних смолтов не выражены. Длина ZMB 6475 – 415 мм (рис. 1); ZMB 6476 – 403 мм. Окраска спины этих экземпляров – темная. Бока туловища – металлические. На втором спинном плавнике есть темное пятно. Зубы очень темные почти черные (вероятно, потемнели в результате хранения), острые. Вторичные половые признаки не выражены (Кучерявый и др., 2007). У ZMB 6475 (вероятно, самец) правые и левые латеральные зубы имеют формулу 12+12+12; потсериальные развиты слабо, всего 23. ZMB 6476 (вероятно, самка) имеет сильно выраженную пигментацию хвостового плавника; проанализировать зубную формулу без вскрытия нельзя, так как ротовое отверстие перекошено. Артефакты: папиллы и циррии вокруг ротового отверстия срезаны у обеих особей, у них же отсутствует левый глаз.

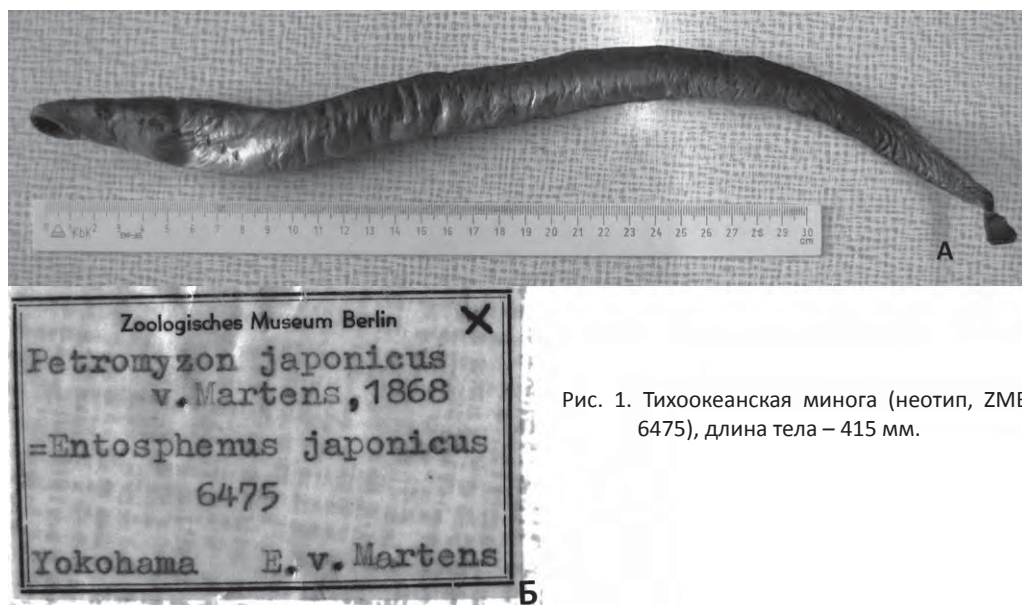


Рис. 1. Тихоокеанская минога (неотип, ZMB 6475), длина тела – 415 мм.



Личинки при первоописании не упомянуты. Принимая во внимание то, что ближайшими к «морским водам у Петропавловска–Камчатского» пресными водоемами являются рр. Паратунка и Авача, мы предлагаем считать их типовым местообитанием личинок тихоокеанской миноги. На основании исследования личинок из р. Красная (бассейн р. Авача), можно дать следующую диагностическую характеристику личинок из типового местообитания. Максимальная длина – 166 мм, масса – до 5,8 г. Относительные размеры в процентах от длины тела следующие: пребранхиальный регион – 6,6–8,8; длина жаберного аппарата – 9,6–12,1; длина туловища – 51,3–56,0; длина хвоста – 21,2–30,5; число туловищных миомеров – 66 – 74. Окраска тела – обычная для личинок. Спинные плавники слабопигментированы. Пятна на втором спинном плавнике нет. Хвостовой плавник – лопатовидный (spade-like), сильно пигментирован. Пигментация верхней губы: +; щеки: + до ++; субокулярной зоны: –; луковички структуры–предшественника языка: 1–3; латеральных зон: 2–3. Структура-предшественник языка с ветвящимися или не ветвящимися цирриями.

**Метапопуляции – кольца многокольцевого вида.** Рассматривать совокупность миног Камчатки как единую популяцию не корректно. Это связано с одной стороны с тем, что миноги из рек западного побережья полуострова экологически тесно связаны между собой и с особями из других регионов охотоморского бассейна за счет мигрирующих организмов. Общий нагульный водоем, отсутствие хоминга и гетерохрония в созревании обеспечивают тесную связь внутри охотоморского бассейна в пространстве и времени (Кучерявый и др., 2010). Миноги восточного побережья обитают в пресноводных и морских системах, принадлежащих к бассейнам Берингова моря и Тихого океана. Очевидно, часть ареала тихоокеанской миноги Охотского моря отделена от части ареала в Тихом океане не столько географическим барьером, сколько экологическим. Тихоокеанская минога, вероятно, не выдерживает конкурентных отношений с трехзубой миногой (*Entosphenus tridentatus*), более крупной (до 800 мм) и с мощным озублением ротовой воронки. Таким образом, логичнее говорить о двух–трех или трех–четырёх метапопуляциях (тихоокеанской, охотоморской, амурско–япономорской, беринговоморской).

В то же время не правильно рассуждать о популяции конкретной речной системы (за исключением случаев, когда в речной системе представлена исключительно резидентная форма), потому что между речными системами постоянно происходит генетический обмен, за счет анадромных производителей, которые нивелируют возможную географическую изоляцию. Учитывая механизмы преодоления репродуктивной изоляции (Кучерявый и др., 2010) и онтогенетическую закладку разных форм (Кучерявый, 2010; Кучерявый и др., 2007), также нельзя говорить о долговременном изолированном обитании резидентных особей внутри речной системы (при наличии во время нереста анадромных производителей).

Всю совокупность миног отдельной пресноводной системы мы предлагаем рассматривать как сообщество, то есть как группу взаимодействующих организмов (компонентов), разделяющих среду. Взаимодействия между компонентами и их роли в сообществе заслуживают отдельного рассмотрения. Здесь мы ограничимся лишь объяснением структуры, которую можно применить к любой пресноводной системе.

Сообщество состоит из первичной группы (primary group, **PG**) и территориальной общины (territorial community, **TC**). Под PG мы понимаем всю совокупность половозрелых особей, участвующих нересте в речной системе. PG состоит из оппортунистов (пришельцев) и стабилизаторов (местных особей). TC состоит из диффузных групп, которые в разное время могут формировать (обратимо или необратимо) группировки и/или экспрессивные квазигруппы.

#### **ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПОНЕНТОВ СООБЩЕСТВА**

**Первичная группа (PG)** тихоокеанской миноги представлена разными формами, которые являются результатом реализации той или иной жизненной стратегии. Длина тела

особей 95–625 мм, масса – 1,8–87,7 г (200 г по: Новиков и др., 2002). Окраска сильно варьирует от песочной до темно-коричневой, оливковой, голубоватой. Число туловищных миомеров – 55–79; верхнечелюстная пластинка с двумя вершинами; латеральных зубов обычно по три пары с каждой стороны; нижнегубных – 12–28; нижнечелюстных обычно по одному двухвершинному крайнему и 3–7 средних; верхнегубных – от 5 до 30. Плодовитость варьирует от 500 до 35000 икринок (до 120000 по: Okada, 1955).

**Оппортунисты.** Анадромная форма. Основная масса анадромных миног окрашена в песочно-оливковом или коричневом диапазонах с преобладанием того или другого оттенка. Часть особей окрашены равномерно в оливково-песочные цвета. Цвет на более темный у них меняется только в области спинных плавников и хвостового отдела. Другая группа – миноги с темными верхней частью головы, спиной, хвостовым отделом, светлыми головой и брюхом. Третью группу образуют коричневые или буро-коричневые особи. Среди анадромных миног также достаточно часто встречаются представители, окрашенные в серо-голубой, желто-зеленый, зеленый с металлическим тона. Очевидно, что на окраску в определенной степени влияет цвет и прозрачность, выделяемой миногами слизи, а на степень ее интенсивности – время, прошедшее после захода из моря в реку. Голова обычно светлее тела, а ее латеральные и вентральная части светлее дорсальной. Окраска дорсальной стороны головы варьирует от желто-зеленой до темно-коричневой. Вентральной – от желтой до светло-серой. Жаберные отверстия, также как у резидентной формы, ограничены сверху светлыми дугами. Кайма вокруг глаза обычно темно-коричневая, иногда иного, например, грязно-голубого цвета. Сосочки боковой линии хорошо заметны, хотя могут быть одного цвета с головой, часто область боковой линии головы оттеняется более темными цветами. Переход от головного отдела к туловищному может быть как плавным, так и резким. Также были отмечены темные особи, у которых выделялась только жаберная область.

Анадромная форма представлена несколькими морфами. В настоящее время можно говорить о следующих. **РАр.**(ргаесох): длина тела 150–175, морфа представлена светлоокрашенными особями с остатками морской окраски. Зубы развиты хорошо. Тупые, светлые или коричневые. Нижнечелюстная пластинка:  $1^2(4-5)1^2$ ,  $1^2(5)1$ ; нижнегубные 17–20; маргинальные 39–61, правые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ ; левые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ . Плодовитость: предположительно 3000–5000. Среди производителей этой группы была обнаружена особь–гермафродит (р. Утхолок). Самцы составляют 70–90 %. **РАI:** длина тела 209–330, морфа представлена светлоокрашенными особями с остатками морской окраски. Зубы развиты хорошо. Тупые, коричневые. Нижнечелюстная пластинка:  $1^2(3)1^2$ ,  $1^2(4-5)1^2$ ,  $1^2(7)1^2$ ,  $1(4)1^2$ ; нижнегубные 17–20; маргинальные 40–91, правые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ ,  $1^2+1^2+1$ ; левые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ ,  $1^2+1^2+1^2+1^2$ ,  $1^2+1^2+1^2+1$ . Плодовитость: 12000–23000. Самцы составляют 60–80 %. **РАII:** длина тела 337–452. Морфа представлена светлоокрашенными особями с выраженной морской окраской (голубоватые и зеленоватые тона). Зубы развиты хорошо. Тупые, темно-коричневые. Нижнечелюстная пластинка:  $1^2(4-5)1^2$ ; нижнегубные 20–21; маргинальные 54–63, правые и левые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ . Плодовитость около 35000. Самцы составляют около 50 %. **РАIII:** теоретически существующая морфа. Длина тела – больше 450 мм (известна из других регионов).

**Стабилизаторы.** Резидентные миноги с продолговатым, низким телом, округлым в жаберной области, за которым оно постепенно сжимается с боков к хвосту. Окраска менее вариативна, чем у анадромной формы и тяготеет к темным и полутемным тонам. Спина и бока зрелых миног всегда коричневые или буроватые. Брюхо светлое, желтоватое. Самки обычно темнее самцов. Головной отдел часто светлее остальной части тела. Окраска с боков ниже жаберных отверстий желтоватая и может либо плавно переходить в туловищном отделе от песочной в коричневую, либо резко сменяться сразу за жаберным аппаратом. Над жаберным аппаратом, глазами и на верхней стороне рыла окраска темнее.

Глаза окружены темной каймой. Ротовая воронка с нижней стороны обычно светлая. В головном отделе особенно хорошо заметны темно-коричневые сосочки *linea lateralis*, отходящие вниз от области непарной ноздри, и окружающие присасывательную воронку. Жаберные отверстия овальные, сверху отграничены от остальной поверхности тела тонкой светлой каймой. Окраска туловищного отдела практически не отличается от таковой головного. Хвостовой отдел обычно окрашен равномерно. Иногда бока бывает светлее верхней и нижней частей туловища. Спинные плавники светлые, желтоватые. На втором спинном плавнике практически всегда есть большое темное размытое по краям пятно. Хвостовой плавник темнее спинных, к своему концу становится практически того же цвета, что и корпус. Анальный плавник схож по цвету со спинными.

Зубы всегда тупые. Верхнегубные и нижнегубные слабо развиты и плохо различимы. У многих особей с зубов легко снимается (и часто отпадает сам) верхний слой хрящевой ткани, тогда вместо обычной грязно-желтой зубы приобретают беловатую окраску. Данная форма миног включает несколько морф. **NR1**: длина тела 100–123, темноокрашенные особи. Зубы развиты очень слабо. Тупые, светлые. Нижнечелюстная пластинка:  $1^2(4-5)1^2$ ; нижнегубные 17–23; маргинальные 39–63, правые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ , левые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ ,  $1^2+1^2+1$ . Плодовитость: 669–2000. Самцов 30–50 %. **NRII**: длина тела 135–158, морфа представлена более светлоокрашенными, чем **NR1** особями. Зубы развиты очень слабо, тупые, светлые или песчаные. Нижнечелюстная пластинка:  $1^2(4-6)1^2$ ,  $1(4)1$ ,  $1(6)1$ ; нижнегубные 17–25; маргинальные 39–69, правые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ ; левые латеральные  $1^2+1^2+1^2$ ,  $1^2+1^2+1$ . Плодовитость: 1070–2156. Самцов 60–70 %. **NRIII**: длина тела 95–100 мм. На полуострове нам не известна (обнаружена на о-ве Кунашир), но теоретически возможна в верховьях рек.

**Переходные формы (озерные).** Изучены недостаточно. Предварительно мы выделяем крупную паразитическую озерную морфу **PL**. Также по некоторым данным существует мелкая непаразитическая озерная форма **NL**, однако эти данные еще требуют проверки.

**Территориальная община (ТС)** состоит из личинок (пескороек, **Am**), метаморфов (**transformers**, **ProMe**, **Me**) и ювенильных особей (**JR**, **ESm**, **LSm**).

**Личинки (Am)** имеют максимальную длину около 220 мм, массу – около 13 г. Окраска обычно песочная. Срединная ворсинка с широким основанием, треугольным или в форме луковицы; апекс несет ветвящиеся или неветвящиеся циррии. Пигментация структур – предшественников языка сильно варьирует и носит индивидуальный характер. Пигментация головы и тела усиливается с возрастом. **Am0** – этап, представленный вышедшими из гнезд личинками миног. Возраст 20–30 дней. Тело пескороек прозрачное, вытянутое в длину. Хвостовой отдел очень короткий, анальное отверстие открывается почти на самом конце тела. Личинки активно питаются. Их кишечники заполнены буровой массой, что говорит о сформировавшихся и работающих органах пищеварительной системы. Пигментные клетки еще не распространились по миосептам, тело пигментировано слабо. Пигмент сосредоточен главным образом на голове, глазах, по бокам жаберных мешков, между кишечником и хордой, в меньшей степени на дорсальной стороне тела. Тело окаймлено сверху, сзади и снизу до жаберного отдела плавниковой складкой. Его длина составляет 6–11 мм, масса – 0,0015–0,0017 г. **Am0+** (23–111 мм 0,14–0,82 г) и **Am1+** (63–163 мм 0,7–2,6 г) – младшая возрастная группа. Особенностью является интенсивный рост жаберного и туловищного отделов, а также смещение назогипофизарного отверстия в сторону от фронтальной части головы. На этом этапе заметно, что темпы роста личинок в разных участках речной системы не одинаковы, что приводит к формированию группировок быстро и медленно растущих особей. Быстро растущие особи при большей длине тела имеют меньшую массу. К концу второго года особи обеих группировок становятся морфологически различными (Кучерявый, 2008). **Am2+** (112–165 мм 2,5–4,9 г) и **Am3+** (116–216 мм 2,7–5 г) – старшая возрастная группа. На этом этапе происходит выравнивание внешних



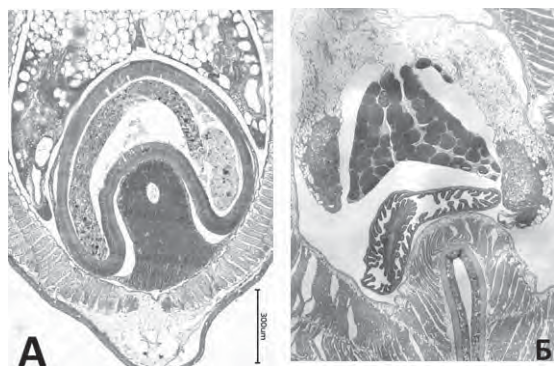


Рис. 2. Гонады с разной степенью развития у личинок одного размерно-возрастного класса (фото Д.Ю. Назарова).

признаков, по которым разделялись быстро и медленно растущие особи в младшей возрастной группе. Различия проявляются в отношении длина/масса тела и стадиях развития гонад у личинок (рис. 2).

**Метаморфы.** ProMe и Me (103–216 мм, 2,0–5,9 г) – этапы подготовки к метаморфозу и собственно первичной трансформации. На этапе ProMe личинки вероятно еще способны питаться, их кишечники заполнены зеленоватой массой. Me включает два периода – микрофталмия с семью стадиями и макрофталмия – три стадии. К началу Me пескоройки покидают заиленные участки

и смещаются в сторону основного русла, где держатся в различных укрытиях.

**Ювенильные особи.** JR – ювенильные резидентные миноги, схожие по размерам с метаморфными особями. Они утрачивают способность питаться, зубы тупые. Их кишечник теряет складчатую структуру и редуцируется. Известно, что к моменту нереста, то есть примерно через полгода – девять месяцев, длина их тела уменьшается из-за истощения. ESm – ранние смолты (130–170 мм, 2,9–5,0 г) – ювенильные миноги, готовящиеся к скату в море. Тело имеет серебристую окраску на вентральной стороне, с боков и спины – бурое или коричневое. Кишечник не редуцирован, но, по всей видимости, особи еще не готовы к нападению на рыб. Зубы острые. Встречаются в реках с поздней осени. LSm – поздние смолты (180–220 мм, 4,4–10,1 г) – переходят к активному питанию, которое правильнее назвать хищничеством, чем паразитизмом. Кишечники заполнены пищей животного происхождения. Переход на активное питание сопровождается интенсификацией роста и увеличением диаметра ротовой воронки. В конце весны – начале лета совершают покатную миграцию в море.

Как уже было отмечено выше, территориальная община представляет собой множество диффузных групп, которые могут формировать различного рода группировки, например, размерно-возрастные (рис. 3): быстро и медленно растущие личинки миног (Kirillova et al., 2011). В настоящее время, мы склонны выделять внутри группировок разного рода страты, т.е. группы одновозрастных особей, совершающие действие, воспринимаемое исследователем как направленное (примером могут служить покатная миграция, накопление жиров личинками и их различающиеся биохимические характеристики – табл. 2).

Экспрессивные квазигруппы – появляющиеся непреднамеренно и спонтанно неустойчивые и кратковременные совокупности особей, взаимоотношения которых носят односторонний характер.

В системе р. Утхолок описано питание личинок миног разлагающимися трупами лососей – столование. До 200 личинок «набивается» в один труп кеты или горбуши. На р. Коль, где проводились аналогичные исследования, подобного явления не зафиксировано. Столование является примером квазигруппы, пребывание

Таблица 2

**Некоторые биохимические показатели претаморфных пескороек (2010, р. Коль)**

Параметр	Тощие ProMe (n=6)	Жирные ProMe (n=10)
Общий белок, %	25.0±5.35	44.1±9.43
Cl <sup>-</sup>	38.5±10.01	101.4±27.08
LDH	3302±1532	12480±5789
Glucose	2.36±1.5	12.62±8.02
Alkaline phosphatase	392±111.7	918±261.8

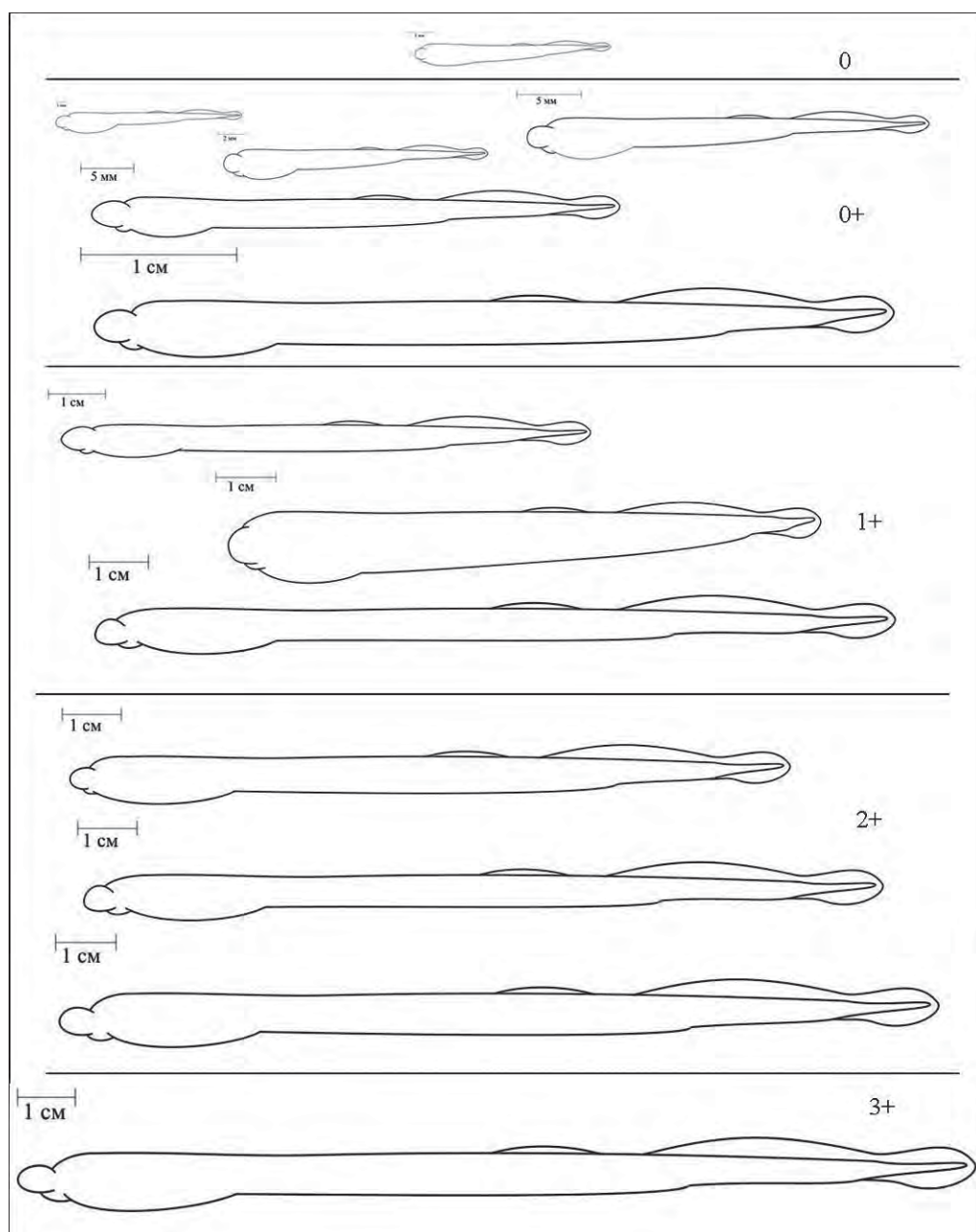


Рис. 3. Усредненные модели пескороек, формирующие разные размерно-возрастные группы.

личинок в которой в значительной мере оказывает влияние на тип будущей жизненной стратегии (Кучерявый и др., 2010).

Другой пример – вымывание из грунта личинок во время сильного паводка. Это явление может носить существенный негативный характер, например, когда личинки уже выклюнулись, но не приобрели необходимую плавательную активность.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многие до настоящего времени остаются слабо изученными организмами. Незнание особенностей их онтогенетического развития, особенностей поведения и генетического разнообразия приводят к искаженному пониманию как внутривидового, так и видового разнообразия.

Предложенная схема структуры сообщества призвана расширить понимание исследователями этой группы древних организмов, которые, возможно, используют несколько, а в чем-то и значительно, отличающиеся по своей природе механизмы, способствующие обеспечению динамичной стабильности вида в пределах столь широкого и разнообразного ареала – такого как Голарктика.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит всех своих коллег, которые принимали участие в сборе материала, обработке материала и осмыслении полученных данных: Артамонову В.С., Бонка А.А., Груздеву М.А., Кириллова П.И., Кириллову Е.А., Кузищина К.В., Лепскую Е.В., Махрова А.А., Назарова Д.Ю., Орлова А.М., Павлова Д.С., Савваитову К.А., Цимбалова И.А., Шевлякова Е.А.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (11-04-00686-а); Программ Президента РФ «Господдержка молодых российских ученых» (МК-6298.2013.4) и Ведущие научные школы (НШ-719.2012.4); Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа»; Федерального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 годы (госконтракт 16.740.11.0617) и гранта РФФИ 14-04-00213а «Закономерности микроэволюции холодноводных гидробионтов Северного полушария».

### ЛИТЕРАТУРА

- Артамонова В.С., Кучерявый А.В. 2010.** Внутривидовое разнообразие последовательности COI митохондриальной ДНК миноги *Lethenteron camtschaticum* на ее ареале // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: материалы XI Всерос. конф. с международ. участием, Санкт-Петербург, 9–11 ноября 2011 г. Санкт-Петербург: СПбГУ. С. 13–14.
- Артамонова В.С., Кучерявый А.В., Павлов Д.С. 2011.** Последовательность гена субъединицы I цитохромоксидазы (COI) мтДНК миног, относимых к *Lethenteron camtschaticum* и *Lethenteron reissneri* complex, не имеют различий видового уровня // Доклады Академии наук. Т. 437. № 5. С. 703–708.
- Книжин И.Б., Богданов Б.Э., Кучерявый А.В., Лошакова Ю.В. 2012.** О необходимости изменений в перечне рыбообразных и рыб, внесенных в Красную книгу Иркутской области // Байкальский зоологический журнал. №3(11). С. 35–38.
- Кучерявый А.В. 2010.** Особенности биологии ранних стадий развития тихоокеанской миноги // Тезисы VIII международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. г. Светлогорск 19–23 апреля. С. 59–61.
- Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2010.** Нерестовое поведение у тихоокеанской миноги. Гетерогамия как фактор сохранения эволюционного стазиса // IV Всероссийская конференция с международным участием «Поведение рыб». Борок 2010. С. 195–202.
- Кучерявый А.В., Пельгунова Л.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С. 2010.** Влияние миног и некоторых других животных на утилизацию вещества морского происхождения в лососевых реках // Известия ТИНРО. Т. 163. С. 152–161.

- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Павлов Д.С., Груздева М.А., Кузицин К.В., Стенфорд Д.А. 2007.** Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* из реки Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 42–57.
- Кучерявый А.В. 2008.** Внутривидовая структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и ее формирование в реках Западной Камчатки (на примере р. Утхолок). Дисс. соис. канд. биол. наук. 198 с.
- Назаров Д.Ю., Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 2012.** Популяционная структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* из реки Коль (Западная Камчатка) // Вопр. Ихтиологии. Т. 51. №4. С. 312–325.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. Яковлев Ю.М. 2002.** Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз. 552 с.
- Christiansen J.S., Reist J.D., Brown R.J., Brykov V.A., Christensen G., Christofferson K., Cott P., Crane P., Dempson J.B., Docker M., Dunmall K., Finstad A., Gallucci V.F., Hammar J., Harris L.N., Heino J., Ivanov E., Karamushko O.V., Kirillov A., Kucheryavyy A., Lehtonen H., Lynghammar A., Mecklenburg C.W., Møller P.D.R., Mustonen T., Oleinik A.G., Power M., Reshetnikov Y.S., Romanov V., Sandlund O.-T., Sawatzky C.D., Svenning M., Swanson H.K., and Wrona F.J. 2013.** Fishes. Chapter 6 / H. Meltofte (Editor). Arctic Biodiversity Assessment: Status and trends in Arctic biodiversity // Conservation of Arctic Flora and Fauna Working Group, Arctic Council, Akureyri, Iceland. P. 193–245.
- Hume J.B. 2013.** The evolutionary ecology of lampreys (Petromyzontidae). PhD Thesis. Glasgow: University of Glasgow. 278 p.
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2011.** Downstream migration in ammocoetes of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* in some Kamchatka rivers // Journal of Ichthyology. Vol. 51. No 11. P. 1117–1125.
- Kucheryavyy A.V. 2013.** Modes of intercommunication within intrageneric forms of lampreys // American fisheries society 143 Annual meeting. Preparing for the challenges ahead. September 8-12, 2013, Little Rock, AR, USA. P. 55.
- Nazarov D.Yu., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2013.** Structure and pigmentation of tongue precursor of larval Arctic Lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) from rivers of the Russian Far East // Journal of Ichthyology. Vol. 53. No 11. P. 959–968.
- Okada Y. 1955.** Fishes of Japan. Tokyo: Maruzen Co. Ltd. 434 p.
- Renaud C.B. 2011.** Lampreys of the World. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 5. Rome: FAO. 109 p.