

УДК 597.21.574.3

РЕЗИДЕНТНАЯ РЕЧНАЯ МИНОГА *LAMPETRA FLUVIATILIS* (*PETROMYZONTIDAE*) И УСЛОВИЯ ЕЁ ОБИТАНИЯ В ВЕРХОВЬЯХ ПРИТОКОВ РЕК ПОЛА И МСТА

© 2024 г. А. В. Колотей¹, *, А. В. Кучерявый¹, А. О. Звездин¹, Д. С. Павлов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: a.v.kolotey@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 06.06.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Представлены результаты исследования локальных популяций резидентной формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* в среднем и малых водотоках (притоки рек Пола и Мста), расположенных на удалении ~ 700 км от моря, в нативной части ареала вида. Подобные популяции до сих пор остаются слабо изученными, несмотря на то что они обеспечивают сохранение ареала в условиях фрагментации речных сетей. Отловленные производители являются типичными представителями резидентной формы, с небольшой вариацией озубления ротовой воронки. Плотность поселения личинок миног в большинстве исследованных местообитаний низкая и в незначительной их части средняя. Условия обитания пескороек определены как оптимальные, однако из-за особенностей малых водотоков местообитания в них уязвимы перед негативным воздействием факторов окружающей среды.

Ключевые слова: *Lampetra fluviatilis*, резидентная форма, морфология, характеристика местообитания, плотность поселения, бассейн Балтийского моря, Валдайская возвышенность.

DOI: 10.31857/S0042875224060044 EDN: QSJXHN

Речная минога *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) – широко распространённый в Европе вид, населяющий водохранилища и бассейны морей Атлантического океана, а также Каспийского и Белого морей (Атлас ..., 2003; Renaud, 2011; Zvezdin et al., 2021a). Представители этого вида реализуют различные жизненные стратегии – анадромную, озёрную, резидентную и их варианты (Kucheryavy et al., 2016). Благодаря такой пластичности они могут заселять короткие и мелкие водотоки – расположенные глубоко внутри материка притоки высоких порядков, в которых резидентная форма является наиболее вероятным или единственным возможным вариантом реализации жизненной стратегии. Так образуются локальные популяции разной степени изоляции в верховьях речных сетей (Kucheryavy et al., 2016), куда не доходят представители анадромной формы. Зачастую изолированные локальные популяции миног, как и других пресноводных организмов, имеют меньшую численность (Atlas ..., 2001; Morita et al., 2009) в сравнении с полиморфными панмиксичными популяциями,

а также с популяциями, в которых главным образом реализуется резидентный тип жизненной стратегии, но сохраняется двусторонняя связь с морской средой (Brook et al., 2002; Carpathian list ..., 2003). Однако благодаря именно локальным популяциям речная минога может сохранять свой ареал в меняющихся условиях, в том числе при фрагментации речных сетей в результате антропогенной деятельности.

На локальные популяции приходится значительная доля ареала речной миноги в европейской части России (Атлас ..., 2003; Zvezdin et al., 2021a), поэтому представляет широкий интерес исследование их распространения, численности и сохранения внутривидового разнообразия.

Несколько таких популяций речной миноги, расположенных на удалении в сотни километров от моря, мы изучили ранее. По итогам работ, проведённых на притоках рек Западная Двина и Нарва, рассмотрено обитание речной миноги в нативной части её ареала, изолированной от притока анадромных особей в результате антропогенной деятельности (Звездин и др., 2023).

В исследованиях притоков верхнего течения р. Волга изучена вторичная часть ареала, расширявшегося вследствие проникновения миног в водотоки водосборного бассейна Каспийского моря (Колотей и др., 2020; Zvezdin et al., 2021a). В настоящей работе представлены результаты исследований, продолженных в нативной части ареала – в притоках рек Поля и Мста (водосборный бассейн Балтийского моря), для которых неизвестно обитание анадромных особей (Артамонова и др., 2014; Литвинова, 2015). Эта территория может быть отнесена к типичным местам обитания резидентной формы речной миноги.

Цель работы – изучить современное состояние и условия обитания локальных популяций резидентной речной миноги в верховьях речных систем восточной части нативного ареала вида – в притоках рек Поля и Мста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводили в водотоках Валдайской возвышенности, которая на исследованной территории (Новгородская и Тверская области) имеет два основных склона. На востоке склон более пологий, с него стекают притоки зарегулированной р. Мста, часть из которых (реки Боровна, Клетна, Шегринка, Валдайка, Либъя) являются модифицированными водными объектами (Широкова и др., 2011; Фролова и др., 2012). На западе склон более крутой – так называемый Валдайский уступ, на отдельных участках которого перепад высот составляет 200 м на 15 км (Исаченко и др., 1965). Здесь берут начало притоки р. Поля, некоторые из них (реки Полометь, Явонь) также относятся к модифицированным объектам (Клавен и др., 2015).

Исследованная территория характеризуется развитой озёрно-речной сетью ледникового происхождения, среди водотоков преобладают малые реки (площадь водосбора < 2 тыс. км²), а среди водоёмов – малые озёра (площадь водного зеркала < 10 км²) (Недогарко и др., 2010). Из изученных рек только р. Полометь относится к средним (площадь водосбора 2.77 тыс. км²) (Клавен и др., 2015). Сток в этой части Валдайской возвышенности осуществляется в оз. Ильмень по двум направлениям – через реки Поля и Мста (рисунок). Часть исследованных водотоков протекает по территории Национального парка “Валдайский”.

Исследования проводили в два этапа: в летний период, когда в водотоке представлена только ювенильная часть популяции, и в весенний,

когда возможно обнаружение взрослых половоозрелых особей.

Летний этап проходил в условиях межени в июле 2022 г. и включал в себя поиск рек, заселённых миногой, оценку плотности поселения её личинок (пескороек), определение их морфологических характеристик и описание местообитаний. На этом этапе были обследованы 43 точки в 31 водотоке. В случае обнаружения личинок водоток принимали за населённый миногами. Объём материала, собранного в заселённых водотоках представлен в табл. 1. Сбор личинок осуществляли сетью Киналёва (0.5 × 0.7 м, кут из дели с размером ячей 3 мм) по стандартной методике (Zvezdin et al., 2021b). В каждой обследованной точке облавливали 10–15 участков дна реки, для которых определяли плотность поселения (экз/м²). Плотность поселения на точке рассчитывали как среднее для выполненных обловов. Незаселённые участки при расчёте не учитывали.

Для определения условий среды в девяти реках обследовали 11 местообитаний личинок. Изучены морфология русла (ширина, глубина), абиотические (температура воды, скорость течения, состав и толщина наносов, фракционный состав грунта (две повторности), содержание органического вещества в грунте (две повторности)) и биотические (плотность поселения личинок миног, степень зарастания макрофитами) характеристики. Расстояния от исследованных местообитаний до моря определяли по спутниковым снимкам и топографическим картам.

Ширину русла измеряли лазерным дальномером Leica Disto D2 (“Leica Geosystems AG”, Венгрия), глубину расположения местообитаний – мерной рейкой, температуру воды – ртутным термометром. Скорость течения измеряли гидродинамической микровертушкой ГМЦМ-1 (“ИП Ладутько Е.А.”, Беларусь) на расстоянии 9–10 см от дна. Если глубина расположения местообитания была меньше, микровертушку располагали на расстоянии не менее 1 см от дна. Гранулометрический состав грунта и содержание в нём органического вещества изучали с применением общеупотребимых методов (Methods ..., 2013). Фракции грунта классифицировали с использованием предложенной Безруковым и Лисицыным (1960) шкалы, с изменениями: мелкий гравий 1–2 мм, средний гравий 2–5 мм. Взвешивали фракции на весах Ohaus Adventurer Pro (“OHAUS Corporation”, Китай). Толщину наносов определяли по степени заглубления сети



Расположение района работ (□) относительно Балтийского моря и схема соединяющих их водных путей. Водосборные бассейны морей: (■) – Балтийского, (▨) – Каспийского. (▨) – территория Национального парка “Валдайский”, (—) – плотина Волховской ГЭС. Масштаб: 100 км.

Киналёва до упора в твёрдый субстрат. Степень зарастания местообитания макрофитами определяли визуально по оригинальной шкале с тремя категориями: слабая (до 30% местообитания покрыто растительностью), средняя (30–50%) и сильная (50–100%).

Абиотические характеристики местообитаний и плотности поселения пескореек в водосборных бассейнах притоков рек Пола и Мста сравнивали с применением *U*-критерия Манна–Уитни, который рассчитывали в среде R с использованием функции *wilcox.test* (R Core Team, 2023). Для сравнения местообитаний по составу грунта использовали содержание только мелких фракций (< 0.5 мм), поскольку частицы такого диаметра указывают как предпочитаемые личинками миног (Dawson et al., 2015).

Весенний этап работ проходил в мае 2023 г. и включал в себя поиск нерестилищ миног в заселённых реках и отлов производителей для дальнейшего морфологического анализа. Обследовано 17 участков (протяжённость каждого участка 0.2–0.5 км) в 14 водотоках (из числа тех, что были изучены в 2022 г.).

Всего поймано 104 личинки и шесть производителей. Всех отловленных особей разных стадий развития усыпляли раствором MS-222 по общепринятой методике (Matthews, Varga, 2012; Rendell-Bhatti et al., 2023) и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Все умерщвлённые особи хранятся в Коллекции миног России ИПЭЭ РАН (кatalogные номера: IEE 22070401–22070410, 22070501–22070509, 22070601, 22070602,

Таблица 1. Места сбора и объём материала при исследовании локальных популяций речной миноги *Lampetra fluviatilis* в притоках рек Пола и Мста

Водоток	Координаты обследованных точек		Личинки		Производители	
	с.ш.	в.д.	N_s	N_h	N_a	n
Притоки р. Мста						
Р. Клетна	58°14'21"	33°14'57"	10		1	
Приток безымянного ручья, вытекающего из оз. Нерецкое	58°04'04"	33°13'30"	12		1	
Р. Шегринка	58°08'38"	33°20'00"	10	1	1	
Р. Тишин	57°55'10"	33°14'56"	13	1	1	
Р. Валдайка	57°59'26"	33°21'56"	15		1	
Р. Студенка	57°55'26"	33°21'58"	12	1	1	
Р. Белушка*	58°04'14"	33°35'56"				
Р. Ладыженка*	57°44'11"	33°59'20"				
Р. Едерка	57°53'10"	33°46'28"	10	1		
Притоки р. Пола						
Безымянная река (приток р. Гремячая)	57°57'25"	33°11'08"	28	1	1	
	57°58'20"	33°10'51"				
Р. Гремячая	58°00'00"	33°07'23"	52	2	1	6
	57°59'30"	33°08'20"				
	58°01'13"	33°02'47"				
	58°01'33"	32°58'27"				
Р. Полометь	58°01'19"	33°00'00"	56	2	4	
	57°56'37"	33°01'18"				
	57°55'22"	32°57'57"				
	57°56'38"	32°58'44"				
Р. Чёрная	57°57'15"	32°59'52"	15		1	
Р. Лонница	57°55'14"	33°00'00"	27	1	1	
	57°56'00"	32°59'37"				
Р. Сутовка	58°05'59"	33°10'07"	14	1	1	
Р. Песна	58°07'60"	33°08'28"	10		1	
Р. Каменка	58°08'56"	33°07'08"	13		1	
Итого			297	11	17	6

Примечание. N_s – суммарное число обловленных участков в водотоке; N_h , N_a – число обследованных соответственно местообитания личинок и участков водотока; n – число отловленных производителей, экз.; *заселённые миногой реки, в которых проводили только поиск личинок.

22070701–22070703, 22070901–22070906, 23051103, 23051201).

Вид определяли по ключевым признакам половозрелых речной и ручьевой *L. planeri* (Bloch, 1784) миног (Renaud, 2011), исходя из допущения, что тип жизненной стратегии (анадромный или резидентный) не может являться видоспецифическим критерием для родов миног, в кото-

рых реализуются его разные варианты (Махров, Попов, 2015).

У всех отловленных личинок измеряли общую длину тела (*TL*). Размерно-возрастные классы выявляли методом частотного анализа (Schultz et al., 2016). У метаморфных особей определяли стадии метаморфоза по схеме Юсона и Поттера (Youson, Potter, 1979). В выборке (87 экз.

$TL \geq 40.5$ мм) у особей исследовали основные морфологические признаки: расстояние от конца рыла до 1-го жаберного отверстия, длину жаберного аппарата, длину тулowiщного и хвостового отделов; число тулowiщных миомеров; паттерны пигментации верхней и нижней губ, щеки, подглазничной области, наджаберной (исключая спинную часть) и поджаберной (исключая брюшную часть) областей, хвостового плавника. Для морфологического анализа производителей использовали пластические признаки, число тулowiщных миомеров и озубление ротовой воронки (Правдин, 1966).

Сравнение характеристик отловленных особей с данными литературы осуществляли путём сопоставления пределов варьирования и средних значений признаков. Половой диморфизм определяли путём сравнения пластических признаков между каждым самцом и самкой. За признаки, по которым обнаружены половые различия, считали те, которые в большинстве пар особей различались на $\geq 5\%$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение миног и плотность поселения личинок

Миноги обнаружены в 17 водотоках, девять из них – притоки р. Мста и восемь – р. Пола. Плотность поселения личинок варьировала от 1 до 24 (мода 2, медиана 6) экз./ m^2 .

Характеристика особей

Длина (TL) личинок варьировала от 30 до 155 мм. Признаки метаморфоза (I–II стадии) обнаружены у 8 экз. (7.7%), TL самого мелкого из них 107 мм. Относительная длина головного отдела личинок из выборки составляла 6.0–11.5, жаберного – 9.3–15.9, тулowiщного – 47.7–57.6, хвостового – 21.0–29.9%. TL Тулowiщных миомеров 57–65. Верхняя губа, наджаберная и поджаберная области большинства особей не окрашены, нижняя губа и щека преимущественно окрашены. Пигментация верхней губы и хвостового плавника, если присутствует, слабая; отмечены небольшие группы хроматофоров. Форма хвостового плавника обычно лопатовидная.

Производители обнаружены только в р. Гремячая (приток р. Пола) – шесть живых особей лежали без движения в гнёздах. Их характеристика приведена в табл. 2.

Верхнегубные зубы плохо видны, поэтому в таблице приведено число только отчётливо видимых вершин в первом ряду.

Диагностические признаки производителей соответствовали данным, приведённым Рено (Renaud, 2011. P. 58, 63) в видовых очерках, посвящённым речной и ручьевой миногам: отсутствуют экзолатеральные и нижнегубные зубы, тёмная буровато-коричневатая или оливковая окраска спины и боков, более светлая окраска брюха, не выражено пятно на втором спинном плавнике, линия невромастов не пигментирована, хвостовой плавник лопатовидный. Различия (далее в скобках приведены данные Рено) были обнаружены в окраске радужки и пигментации хвостового плавника – у особей из р. Гремячая радужка светло-серая или голубоватая (жёлтая), хвостовой плавник не пигментирован или со средней пигментацией (слабо пигментирован). На этом основании всех отловленных особей мы отнесли к виду речная минога.

На момент вылова производителей нерест уже завершился. На это указывают отсутствие нерестового поведения, отношение числа обнаруженных самцов к числу самок (5 : 1), особенности окраски тела особей (пятнистая, неровная) и остаточная икра (14 икринок) у самки.

Местообитания личинок

Пескоройки, главным образом, обнаружены на небольших глубинах у берега или за препятствиями (стволы деревьев, валуны, кочки в русле реки и тому подобное). Их местообитания представляли собой рыхлые наносы преимущественно растительных (наземных травянистых и древесных) остатков. В небольших количествах в них также отмечали раковины моллюсков. Грунты речного дна под наносами сложены в основном средним и мелким песками. Около 30% обследованных местообитаний содержали крупный песок либо мелкий или крупный гравий, массовой долей примерно равной доле среднего и мелкого песков. Содержание органического вещества в грунте варьировало от 0.5 до 9.0%.

Как правило, местообитания личинок были свободными от водной растительности либо степень зарастания была незначительной. Водная растительность там, где она присутствовала, относится главным образом к порядкам Злакоцветные (Poales) и Частухоцветные (Alismatales). Чаще (в 20% местообитаний с растительностью) встречались хвощи (Equisetaceae), рогоз *Typha* sp., камыш *Scirpus* sp. и рдест *Potamogeton* sp. Только

Таблица 2. Характеристика производителей резидентной формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* из р. Гремячая

Признак	Самка		Самцы				$M \pm SD$	
	TL							
	113	127	125	119	117	117		
B % TL								
Высота тела	6.2	5.9	7.2	6.7	6.8	6.0	6.5 ± 0.6	
Длина жаберного аппарата	10.2	7.9	9.6	10.9	9.4	8.5	9.3 ± 1.2	
Расстояние от конца рыла до 1-го жаберного отверстия	12.8	11.4	12.0	16.0	11.5	10.3	12.2 ± 2.2	
Расстояние от конца рыла до глаза	6.6	7.1	8.4	8.4	6.8	6.8	7.5 ± 0.8	
Диаметр глаза	3.1	3.1	2.4	2.9	2.6	2.6	2.7 ± 0.5	
Расстояние между глазом и 1-м жаберным отверстием	3.5	3.1	3.2	2.9	2.6	2.1	2.8 ± 0.3	
Диаметр ротовой воронки	4.4	5.9	7.2	5.0	7.7	6.0	6.4 ± 1.1	
Длина головы с жаберным аппаратом	11.5	11.0	20.8	19.3	19.2	19.2	17.9 ± 4.0	
Ширина головы	4.4	5.9	6.0	5.9	5.1	5.1	5.6 ± 0.4	
Длина 1-го спинного плавника	10.6	14.2	16.0	15.1	16.2	15.0	15.3 ± 0.8	
Длина 2-го спинного плавника	24.8	18.1	25.6	27.7	24.8	23.9	24.0 ± 3.6	
Высота 1-го спинного плавника	2.7	3.1	3.2	5.0	3.4	3.0	3.5 ± 0.8	
Высота 2-го спинного плавника	5.3	6.3	6.4	6.7	6.8	6.0	6.4 ± 0.3	
Длина хвостового плавника	13.3	11.0	10.0	10.9	10.7	10.7	10.7 ± 0.4	
Длина хвостового отдела	25.2	29.5	29.6	28.6	28.2	25.6	28.3 ± 1.6	
Длина туловища	50.4	48.8	47.6	50.4	45.3	42.7	47.0 ± 3.0	
Расстояние от конца рыла до ноздри	7.1	6.3	7.6	8.4	7.7	6.8	7.4 ± 0.8	
Счётные признаки								
Число рядов верхнегубных зубов	2	3	2	3	2			
Число зубов в 1-м ряду верхнегубных зубов	6	5	6	6	5			
Формула верхнечелюстной пластиинки	1_1							
Формула эндодолатеральных зубов слева	2–3–2	2–2–2	2–3–2	2–3–2	2–2–2	2–2–1		
Формула эндодолатеральных зубов справа	2–2–2	2–2–2	2–3–1	2–3–2	2–3–2	1–2–1		
Число вершин на нижнечелюстной пластинке	7	7	7	8	7	7		
Число туловищных миомеров	73	69	66	63	64	66		

Примечание. TL – общая длина тела, мм; $M \pm SD$ – среднее значение и стандартное отклонение; полужирным шрифтом выделены значения пластических признаков, отличающиеся от соответствующего значения у самки больше, чем на 5%.

в р. Едерка степень зарастания макрофитами была сильной, пескоройки обитали в зарослях высшей водной и околоводной растительности, состоящей, главным образом, из водного лютика *Ranunculus aquatilis*, хвоющей, рогоза, вероники *Veronica* sp. и омежника водного *Oenanthe aquatica*.

Местообитания личинок миног в относящихся к водосборным бассейнам более крутого Валдайского уступа (река Пола) и более пологого склона (река Мста) водотоках (табл. 3) достоверно ($p = 0.012$) различаются по фракционному составу грунта – в реках пологого склона меньше фракций с диаметром частиц < 0.5 мм. По другим характеристикам, в том числе по плотности поселения пескороек, местообитания статистически не различаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Условия обитания миног в притоках рек Пола и Мста

Исследованные местообитания личинок можно отнести к предпочтаемым (тип I по классификации Слэйда с соавторами (Slade et al., 2003)). По своим характеристикам они схожи с принимаемыми за оптимальные для пескороек разных видов (Sugiyama, Goto, 2002; Aronsuu, Virkkala, 2014; Dawson et al., 2015; Полякова и др., 2024) – песчаные участки с замедленным течением, покрытые органическим мусором, но поддерживающие водообмен, обуславливающий поступление кормовых объектов в местообитание миног. Однако в 83% исследованных местообитаний плотность поселения личинок по классификации Назарова с соавторами (Nazarov et al., 2016) оценена как низкая, в остальных – средняя.

Схожие результаты были получены в исследованиях локальных популяций, состоящих только из резидентных миног в Псковском озере – плотность поселения личинок была низкая и не превышала 2.6 экз./ m^2 (руч. Белиц) (Звездин и др., 2023). Для популяций из рек, где есть приток анадромных особей, характерны более высокие плотности поселения личинок миног – до 280 экз./ m^2 в р. Серебристая и 640 экз./ m^2 в р. Чёрная (притоки Финского залива) (Полякова и др., 2024). Плотность поселения личинок может косвенно указывать на их общую численность в водотоке. Различия в численности в свою очередь могут быть обусловлены наличием или отсутствием притока анадромных или озёрных

особей с плодовитостью (соответственно ~52.0 и 19.5 тыс. икринок) большей, чем у резидентных самок (до 3.7 тыс. икринок) (Zelennikov, 2022).

Однозначно судить о том, что та или иная локальная популяция существует без притока анадромных особей можно только при наличии непреодолимых преград (естественного или антропогенного происхождения) на миграционных путях анадромных производителей. Примером могут служить водные объекты Псковского озера, которые после строительства плотин на р. Западная Двина оказались недоступны для способных совершать протяжённые (> 500 км) нерестовые миграции анадромных миног (Звездин и др., 2023). В остальных случаях нельзя полностью исключать, что анадромные мигранты не доходят до исследуемых локальных популяций. Однако вероятность того, что в притоки рек Пола и Мста могут заходить мигранты из моря, невелика (удалённость от Балтийского моря ~700 км). На это указывают единичные сведения о поимках мигрантных особей речной миноги только в оз. Ильмень и в устьевых зонах его крупных притоков, в том числе р. Мста (Литвинова, 2015), и косвенно – низкие плотности поселения личинок в исследованных водотоках.

Также на численность миног могут оказывать влияние особенности обследованных водотоков – это преимущественно малые реки. Для них характерны небольшие глубины в межень (< 1 м) и небольшая толщина наносов, а условия здесь могут сильно изменяться под воздействием факторов внешней среды в разные сезоны года. Поэтому личинки могут быть сильнее подвержены воздействию неблагоприятных событий. Например, более быстрый прогрев воды в мелких реках и её высокие температуры летом напрямую приводят к ухудшению температурного и кислородного режимов обитания холодолюбивых миног (Whitesel, Uh, 2023; Reid, Goodman, 2024) и опосредованно к изменению многих гидрохимических показателей среды в годы с аномально высокими летними температурами (Отюкова, 2021). Падение уровня воды в летнюю межень может приводить к обсыханию местообитаний личинок, а во время паводков увеличивается вероятность смыва наносов небольшой толщины, т.е. разрушения местообитаний. Таким образом, несмотря на оптимальные для личинок абиотические условия, исследованные местообитания уязвимы к воздействию факторов окружающей среды.

Таблица 3. Характеристика местообитаний резидентной формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* в притоках рек Пола и Мста в летнюю межень

Показатель	Притоки р. Пола	Притоки р. Мста
Число обследованных рек	5	4
Число обследованных местообитаний	7	4
Температура воды, °С	<u>17.8–25.5</u> 21.8 ± 2.2	<u>17.5–22.0</u> 19.0 ± 1.9
Скорость течения, м/с	<u>0.03–0.15</u> 0.08 ± 0.03	<u>0.03–0.09</u> 0.05 ± 0.03
Глубина, см	<u>4.0–47.0</u> 19.6 ± 12.9	<u>17.5–69.0</u> 32.0 ± 23.0
Ширина водотока, м	<u>1.50–21.00</u> 8.00 ± 5.90	<u>1.85–5.75</u> 3.70 ± 1.59
Толщина наносов, см	<u>0.9–21.0</u> 6.9 ± 6.3	<u>3.0–13.5</u> 8.0 ± 4.3
Преобладающие фракции в грунте (размер частиц, мм)	Песок средний (0.50–0.25) и мелкий (0.25–0.10)	Песок крупный (1.00–0.50), средний (0.50–0.25) и мелкий (0.25–0.10)
Содержание органического вещества в грунте, %	<u>0.5–3.5</u> 1.6 ± 0.9	<u>0.7–9.4</u> 4.0 ± 3.7
Степень зарастания макрофитами	Слабая, средняя	Слабая, сильная
Плотность поселения пескороек, экз/м ²	<u>2–20</u> 8.0 ± 5.5	<u>2–7</u> 4.0 ± 2.0

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и стандартное отклонение.

Одной из важных характеристик среды, которая влияет на формирование местообитаний личинок миног и их распределение в реке, некоторые исследователи считают уклон реки (Baxter, 1957; Neeson et al., 2007). Между изученными нами местообитаниями более крутого и более пологого склонов Валдайской возвышенности обнаружены различия в доле содержания в грунте частиц диаметром менее 0.5 мм – их меньше в водотоках более пологого склона (табл. 3). Грунты, сформированные мелкими частицами, достаточно рыхлые для зарывания в них личинок миног и обычно откладываются в зонах осадконакопления, с небольшими скоростями течения, т.е. в тех местах, где комплекс условий является благоприятным для пескороек (Yamazaki, 2007; Dawson et al., 2015). Обнаруженные нами различия не отражаются на плотности поселения личинок миног в биотопах крутого и пологого склонов.

Сравнительная характеристика особей

Сравнение производителей из р. Гремячая между собой при имеющемся размере и составе выборки позволяет говорить лишь о некоторых тенденциях в половых различиях – такие

признаки как длина туловищного и хвостового отделов, диаметр ротовой воронки и размеры плавников повторяют проявление диморфизма и у особей из других популяций восточной части ареала речной миноги (Кучеряевый и др., 2016; Zvezdin et al., 2021a).

Все исследованные производители *TL* 107–140 мм из р. Гремячая относятся к размерной группировке “обычные” (Кучеряевый и др., 2016). По морфологическим характеристикам они схожи с резидентными производителями из локальных популяций притоков рек Западная Двина и Волга (Zvezdin et al., 2021a; Звездин и др., 2023), однако у них есть и некоторые отличия. У миног из р. Гремячая большая вариабельность формулы эндолатеральных зубов – у 4 из 6 экз. из р. Гремячая хотя бы на одной стороне среднего бокового зуба две вершины, а у всех исследованных миног из притоков рек Западная Двина, Нарва и Волга их три. Такая редукция не типична для резидентных особей речной миноги (Renaud, 2011). В р. Гремячая обнаружены особи только типичной для резидентной формы тёмной окраски, что отличает их от миног руч. Высоцинский, в котором были отловлены произ-

водители с серебристой окраской, характерной для ювенильных особей анадромной формы. Таким образом, производители речной миноги из р. Гремячая сходны как с особями из локальной популяции в нативной части ареала (приток р. Западная Двина), так и с большинством исследованных особей из популяций во вторичной части ареала.

По результатам частотного анализа выборки у личинок не удалось выделить возрастные группы. Это может быть следствием разной скорости их роста в исследованных реках. Минимальная *TL* пойманных личинок (30 мм) значительно больше длины личинок миног после вылупления, которая у разных видов составляет 6–9 мм (Renaud, 2011; Павлов и др., 2014). Отсутствие сеголеток в уловах, вероятно, обусловлено селективностью орудия лова. Сравнение личинок из притоков рек Пола и Мста и притоков рек Западная Двина и Нарва показало, что пределы варьирования основных пластических признаков у них схожи. Однако обнаружено, что меньше всего у них перекрываются пределы варьирования длины головного отдела – 6.0–11.5% *TL* у личинок из притоков рек Пола и Мста против 4.1–8.0% у личинок из притока р. Западная Двина и 4.1–6.9% у личинок из притока р. Нарва (Звездин и др., 2023). У производителей данное отличие не проявляется.

Минимальная *TL* метаморфной особи (107 мм) указывает на то, что после превращения их можно было бы отнести к размерной группировке “обычные”. Превращающиеся особи в р. Студенка (водосборный бассейн р. Нарва) имели большую *TL* – 123–153 мм (Звездин и др., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Миноги, обитающие в притоках рек Пола и Мста, по основным морфологическим характеристикам являются типичными представителями резидентной формы речной миноги, которые, однако, демонстрируют большую вариабельность зубной формулы в сравнении с речными миногами из других локальных популяций восточной части ареала. Притоки этих рек – прежде всего малые водотоки, расположенные на возвышенности, местообитания в которых соответствуют типичным и оптимальным для личинок миног. Из-за особенностей этих малых водотоков местообитания в них должны быть отнесены к уязвимым, так как они сильнее других подвержены влиянию факторов окружающей среды. Плотность поселения личинок в них преимуществен-

но низкая. Эти реки могут служить удобным полигоном для изучения локальных популяций резидентной речной миноги, так как, с одной стороны, здесь обнаружены места обитания, близкие к типичным для данного вида, с другой – часть исследованных рек располагается на территории Национального парка “Валдайский”, т.е. подвержена меньшей антропогенной нагрузке, чем окружающие территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность сотрудникам Национального парка “Валдайский” за содействие в организации и проведении полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Полевые работы выполнены за счёт Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П, обработка материала и написание статьи – проект № 24-14-00111 (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артамонова В.С., Кучерявы А.В., Махров А.А., Попов И.Ю.* 2014. Редкие виды гидробионтов Валдайского национального парка // Матер. IV регион. науч.-практ. конф. “Полевой сезон – 2013: исследования и природоохранные действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области”. Тверь: Альфа-Пресс. С. 56–71.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Безруков П.Л., Лисицын А.Н.* 1960. Классификация осадков современных морских водоемов // Тр. ИО АН СССР. Т. 32. С. 3–14.
- Звездин А.О., Кучерявы А.В., Колотей А.В. и др.* 2023. Речная минога *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) Псковского поозерья: современное состояние изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 6. С. 653–664.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223060279>
- Исаченко А.Г., Дацкевич З.В., Карнаухова Е.В.* 1965. Физико-географическое районирование Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 248 с.
- Клавен А.Б., Виноградов В.А., Марунич С.А., Решетников Ф.Ю.* 2015. Влияние устойчивой неравновесности в развитии руслового и пойменного процессов на гидро-морфологическую динамику р. Поломети // Матер. межрегиональ. науч.-практ. конф. “Изучение и охрана природного и исторического наследия Валдайской возвышенности и сопредельных регионов”. Вышний Волочёк: Ирида-прос. С. 77–88.
- Колотей А.В., Звездин А.О., Кучерявы А.В., Павлов Д.С.* 2020. Речная минога *Lampetra fluviatilis* L. в Балтийском и Каспийском бассейнах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4 (60). С. 7–15.
<https://doi.org/10.26456/vtbio168>

- Кучерявыи 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.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216050076>
- Литвинова Е.М.* 2015. Речная минога *Lampetra fluviatilis* L. (Linnaeus, 1758) // Красная книга Новгородской области. СПб.: Дитон. С. 79.
- Махров А.А., Попов И.Ю.* 2015. Жизненные формы миног (Petromyzontidae) как проявление внутривидового разнообразия онтогенеза // Онтогенез. Т. 46. № 4. С. 240–251.
<https://doi.org/10.7868/S0475145015040072>
- Недогарко И.В., Кузнецова Ю.Н., Решетников Ф.Ю.* 2010. Формирование системы мониторинга озёр Национального парка “Валдайский” // Тр. нац. парка “Валдайский”. Вып. 1. С. 114–131.
- Отюкова Н.Г.* 2021. Влияние аномально высокой температуры воды на гидрохимический режим устьевой области малой реки (на примере притока Рыбинского водохранилища) // Тр. ИБВВ РАН. № 96 (99). С. 46–59.
<https://doi.org/10.47021/0320-3557-2022-46-59>
- Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявыи А.В.* 2014. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Докл. РАН. Т. 459. № 2. С. 248–251.
<https://doi.org/10.7868/S0869565214320231>
- Полякова Н.В., Кучерявыи А.В., Генельт-Яновская А.С. и др.* 2024. Характеристика типичных местообитаний личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) (Petromyzontidae) // Биология внутр. вод. № 5. С. 763–775.
<https://doi.org/0.31857/S0320965224050071>
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Фролова Н.Л., Повалишникова Е.С., Терская Е.В. и др.* 2012. Особенности природопользования и гидроэкологическое состояние озерно-речной системы Боровно-Разлив (Национальный парк “Валдайский”) // Изв. РАН. Сер. географ. № 1. С. 81–90.
<https://doi.org/10.15356/0373-2444-2012-1-81-90>
- Широкова В.А., Чеснов В.М., Снытко В.А. и др.* 2011. Вышневолоцкая водная система: Петроспектива и современность. Гидролого-экологическая обстановка и ландшафтные изменения в районе водного пути. Экспедиционные исследования: состояния, итоги, перспективы. М.: ИПП “КУНА”, 316 с.
- Aronsuu K., Virkkala P.* 2014. Substrate selection by subyearling European river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) and older larvae (*Lampetra* spp.) // Ecol. Freshw. Fish. V. 23. № 4. P. 644–655.
<https://doi.org/10.1111/eff.12119>
- Atlas y libro rojo de los peces continentales de España. 2001. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, 375 p.
- Baxter E.W.* 1957. Lamprey distribution in streams and rivers // Nature. V. 180. № 4595. P. 1145.
<https://doi.org/10.1038/1801145a0>
- Brook B.W., Tonkyn D.W., O’Grady J.J., Frankham R.* 2002. Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species // Conserv. Ecol. V. 6. № 1. Article 16.
<https://doi.org/10.5751/ES-00387-060116>
- Carpathian list of endangered species. 2003. Vienna; Krakow: WWF; Inst. Nat. Conserv. Pol. Acad. Sci., 68 p.
- Dawson H.A., Quintella B.R., Almeida P.R. et al.* 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 75–137.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_3
- Kucheryavyy A.V., Tsimbalov I.A., Kirillova E.A. et al.* 2016. The need for a new taxonomy for lampreys // Jawless fishes of the world. V. 1. Newcastle Upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 251–277.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4515.9283>
- Matthews M., Varga Z.M.* 2012. Anesthesia and euthanasia in zebrafish // ILAR J. V. 53. № 2. P. 192–204.
<https://doi.org/10.1093/ilar.53.2.192>
- Methods for the study of marine benthos. 2013. Chichester: John Wiley and Sons, 502 p.
<https://doi.org/10.1002/9781118542392>
- Morita K., Morita S.H., Yamamoto S.* 2009. Effects of habitat fragmentation by damming on salmonid fishes: lessons from white-spotted charr in Japan // Ecol. Res. V. 24. № 4. P. 711–722.
<https://doi.org/10.1007/s11284-008-0579-9>
- Nazarov D., Kucheryavyy A., Pavlov D.* 2016. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // Jawless fishes of the world. V. 1. Newcastle Upon Tyne: Cambridge Scholars Publ. P. 280–298.
- Neeson T.M., Koonce J.F., Whiting P.J.* 2007. Predicting sea lamprey (*Petromyzon marinus*) ammocoete habitat using geographic information systems // J. Great Lakes Res. V. 33. № 3. P. 546–553.
[https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[546:PSLPM\]A2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[546:PSLPM]A2.0.CO;2)
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing (<http://www.R-project.org>. Version 12/2023).
- Reid S.B., Goodman D.H.* 2024. Exploring thermal conditions occupied by lampreys (Petromyzontidae) in California and Northern Baja California: current environment and implications for future scenarios // Environ. Biol. Fish. V. 107. № 5. P. 537–550.
<https://doi.org/10.1007/s10641-024-01549-8>
- Renaud C.B.* 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // FAO Spec. Catalogue Fish. Purposes. № 5. Rome: FAO, 109 p.
- Rendell-Bhatti F., Bull C., Cross R. et al.* 2023. From the environment into the biomass: microplastic uptake in a protected lamprey species // Environ. Pollut. V. 323. Article 121267.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121267>

- Schultz L.D., Mayfield M.P., Whitlock S.L.* 2016. Sample sizes needed to describe length-frequency of small-bodied fishes: an example using larval Pacific lamprey // J. Fish. Wildl. Manag. V. 7. № 2. P. 315–322.
<https://doi.org/10.3996/112015-JFWM-112>
- Slade J.W., Adams J.V., Christie G.C. et al.* 2003. Techniques and methods for estimating abundance of larval and metamorphosed sea lampreys in Great Lakes tributaries, 1995 to 2001 // J. Great Lakes Res. V. 29. Suppl. 1. P. 137–151.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(03\)70483-3](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70483-3)
- Sugiyama H., Goto A.* 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium // Ichthyol. Res. V. 49. № 1. P. 62–68.
<https://doi.org/10.1007/s102280200006>
- Whitesel T.A., Uh C.T.* 2023. Upper temperature limit of larval Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus*: implications for conservation in a warming climate // Environ. Biol. Fish. V. 106. № 5. P. 837–852.
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01372-z>
- Yamazaki Y.* 2007. Microhabitat use by the larvae of cryptic lamprey species in *Lethenteron reissneri* in a sympatric area // Ichthyol. Res. V. 54. № 1. P. 24–31.
<https://doi.org/10.1007/s10228-006-0369-8>
- Youson J.H., Potter I.C.* 1979. A description of the stages in the metamorphosis of the anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. // Can. J. Zool. V. 57. № 9. P. 1808–1817.
<https://doi.org/10.1139/z79-235>
- Zelenikov O.V.* 2022. Fecundity of lampreys of the world fauna // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1284–1292.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222060339>
- Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Kolotei A.V. et al.* 2021a. Invasion of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in the Upper Volga // Water. V. 13. № 13. Article 1825.
<https://doi.org/10.3390/w13131825>
- Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Kucheryavyy A.V. et al.* 2021b. Discovery of *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontidae) larvae in lakes and a characterisation of their habitats // Nat. Conserv. Res. V. 6. № 3. P. 73–86.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2021.039>

THE RESIDENT EUROPEAN RIVER *LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE) AND ITS HABITAT CONDITIONS IN THE UPPER REACHES OF TRIBUTARIES OF THE POLA AND MSTA RIVERS

A. V. Kolotey¹, *, A. V. Kucheryavyy¹, A. O. Zvezdin¹, and D. S. Pavlov¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: a.v.kolotey@yandex.ru

The results of the study of local populations of the resident form of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in medium and small watercourses (tributaries of the Pola and Msta rivers), located at a distance of ~700 km from the sea, in the native part of the species range, are presented. Such populations are still poorly studied, despite the fact that they ensure the preservation of the range under conditions of fragmentation of river system. The captured adults are typical representatives of the resident form, with a slight variation in the dentition. The population density of lamprey larvae in most of the studied habitats is low and average in a small part of them. The habitat conditions of ammocoetes are determined to be optimal, however, due to the peculiarities of small watercourses, their habitats are vulnerable to the negative effects of environmental factors.

Keywords: *Lampetra fluviatilis*, resident form, morphology, habitat characteristics, larval density, Baltic Sea basin, Valdai Upland.