

УДК 591.3;597.21

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ МИНОГ (PETROMYZONTIDAE) КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ОНТОГЕНЕЗА

© 2015 г. А. А. Махров, И. Ю. Попов*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071, г. Москва, Ленинский пр., д. 33*

**С.-Петербургский государственный университет
Россия, 199178, Санкт-Петербург, 16 линия ВО, д. 29*

E-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 17.08.2014 г.
Окончательный вариант получен 18.01.2015 г.

В ряде родов миног есть формы, у которых существенно различаются жизненные циклы (наиболее известны “проходные” и “жилые”, или, иначе, “паразитические” и “непаразитические”). Анализ данных о генетических особенностях этих форм показывает, что в некоторых случаях непаразитические миноги независимо происходят от паразитических в разных водных системах. Эти данные, вместе с результатами морфологического анализа, данными по распространению, экологии, гибридизации и наблюдениями за совместным нерестом паразитических и непаразитических форм, показывают, что эти формы входят в состав одного вида (исключение — давно изолированные жилые формы).

Ключевые слова: онтогенез, миноги, эволюция, генетика, гибридизация, виды.

DOI: 10.7868/S0475145015040072

ВВЕДЕНИЕ

Близкие формы, имеющие разные жизненные циклы, и потому отличающиеся по экологии и морфологии, уже десятилетия служат объектом изучения не только специалистов по биологии развития, но также экологов и эволюционистов (Алеев, 1986; Шарова, 1987; Bruton, 1989; Roff, 1992; Stearns, 1992; Schluter, 2000; Дгебуадзе, 2001; West-Eberhard, 2003). Для обозначения этих форм используется ряд терминов (жизненные формы, экологические формы, жизненные стратегии, дискретные адаптивные нормы, экоморфы, life-history styles, alternative phenotypes и др.).

В плане исследования эволюции большой интерес представляет факт возникновения одной формы от другой, значительно отличающейся особенностями онтогенеза. Этот факт является также вызовом для систематиков — ведь часто особи разных видов, но с идентичным жизненным циклом выглядят более сходно, чем особи одного вида с разным жизненным циклом. Достаточно вспомнить проходных особей и карликовых самцов лососевых рыб, которые даже были описаны как разные виды; в то же время представители одной жизненной формы, например, у атлантического лосося (*Salmo salar*) и кумжи (*S. trutta*) часто

имеют большое внешнее сходство (обзор: Makhrov, 2008).

Сходная ситуация наблюдается среди миног. Их онтогенез включает стадию личинки, которая продолжается несколько лет. Личинки живут в заиленном грунте на дне рек и ручьев, питаются разнообразными микроскопическими организмами. После метаморфоза морфология и образ жизни миног сильно изменяются. Наиболее известны два варианта жизненного цикла миног. “Жилые” миноги после метаморфоза не питаются, размножаются и погибают. “Проходные” миноги после метаморфоза уходят в море, в море они активно питаются, значительно вырастают, а затем возвращаются в пресную воду для нереста, после которого погибают. В большинстве случаев проходные миноги ведут паразитический образ жизни — питаются кровью рыб, но они могут также быть падальщиками или питаться беспозвоночными.

В большинстве родов миног известны обе эти жизненные формы, причем они описаны как самостоятельные виды. Но есть паразитические проходные и непаразитические жилые виды, очень сходные морфологически; для них предложен специальный термин, “paired species” — “парные виды” (Zanandrea, 1959b). Позже для обозначения двух или нескольких близких форм миног (одна из которых — паразитическая) был введен

термин “виды-спутники” – “satellite species” (Vladykov, Kott, 1979b) (таблица).

Кроме объективных причин, на систематику влияют и субъективные. Многообразие концепций вида (монография: Соупе, Орт, 2004) позволяет обосновать практически любую точку зрения. Однако, число объективных критериев, которые могут быть использованы для выделения видов, не столь велико. Это наличие диагностических морфологических и генетических признаков, пре- и постзиготическая репродуктивная изоляция. Некоторые авторы применяют географический критерий вида.

Задачей нашей работы будет применение этих критериев к формам миног, различающихся особенностями жизненного цикла, что, в свою очередь, дает возможность оценить эволюционное значение различий их онтогенеза. Для сбора информации нами использован поиск в базах данных “Web of Science” и “Научная электронная библиотека”, google scholar, а также (преимущественно в случае старых работ) поиск литературы в библиотеках РАН, отделения биологических наук РАН, Зоологического института РАН, Российской Государственной библиотеке.

Мы не ставим целью сбора всех данных о “видах-спутниках”, поскольку эта задача прекрасно выполнена в монографии М. Хардисти (Hardisty, 2006) и недавних обзорах В. Салевски и М. Докер (Salewski, 2003; Docker, 2009). Исследование сосредотачивалось на сборе информации о степени обособленности “видов-спутников” друг от друга и о возможности превращения одной формы миног в другую. Мы также не описываем детально онтогенез миног, поскольку это сделано в обзоре М.К. Ричардсона с соавторами (Richardson et al., 2010).

Распространение “видов-спутников”

Анализ распространения “видов-спутников” показывает, что в большинстве случаев ареалы видов, входящих в одну группу, совпадают или очень сходны (Docker, 2009). Исключением является непаразитическая *Lethenteron appendix* (ранее называлась *L. lamottenii*), распространенная на восточном побережье Северной Америки, в то время как близкая паразитическая форма, *L. camtschaticum (japonicum)*, обитает на западном побережье этого континента. Однако, у *L. appendix* Великих озер описана гигантская паразитическая форма (Manion, Purvis, 1971; Vladykov, Kott, 1980; Cochran, 2008).

Непаразитическая *Lethenteron reissneri* широко распространена на севере и востоке Евразии, от Кольского полуострова до побережья Тихого океана (ранее популяции севера Евразии рассматривали как вид *L. kessleri*). Распространение близкой паразитической формы, *L. camtschaticum*,

“Виды-спутники” миног (по: Docker, 2009). В скобках – русские названия

Род	Паразитические виды	Непаразитические виды
<i>Entosphenus</i>	<i>E. tridentatus</i> (трехзубая минога)	<i>E. lethophagus</i>
<i>Eudontomyzon</i>	<i>E. danfordi</i> (венгерская минога)	<i>E. mariae</i> (украинская минога)
<i>Ichthyomyzon</i>	<i>I. bdellium</i>	<i>I. greeleyi</i>
<i>Ichthyomyzon</i>	<i>I. castaneus</i>	<i>I. gagei</i>
<i>Ichthyomyzon</i>	<i>I. unicuspis</i>	<i>I. fossor</i>
<i>Lampetra</i>	<i>L. ayresii</i>	<i>L. richardsoni</i>
<i>Lampetra</i>	<i>L. fluviatilis</i> (речная минога)	<i>L. planeri</i> (ручьевая минога)
<i>Lethenteron</i>	<i>L. camtschaticum (japonicum)</i> (тихоокеанская минога)	<i>L. appendix</i>
		<i>L. alaskense</i>
		<i>L. reissneri</i> (дальневосточная ручьевая минога)
		<i>L. kessleri</i> (сибирская минога)
<i>Mordacia</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. praecox</i>
<i>Tetrapleurodon</i>	<i>T. spadiceus</i>	<i>T. geminus</i>

прерывистое – она встречается от Кольского полуострова до реки Енисей, но в реках от Енисея до бассейна Тихого океана отсутствует. Вероятно, это связано только с экологическими причинами – холодные моря у побережья Восточной Сибири мало пригодны для обитания миног (Makhrov et al., 2013). (В сводке К. Рено (Renaud, 2011) ареалы двух упомянутых форм изображены неправильно.)

“Виды-спутники” рода *Lampetra*, *L. fluviatilis* и *L. planeri*, симпатричны в западной Европе. Считалось, что *L. fluviatilis* отсутствует в бассейнах Волги и Черного моря, где есть *L. planeri*. Однако, недавно производитель *L. fluviatilis* длиной 284 мм и молодые особи этой формы обнаружены в одной из рек бассейна Волги – Большой Кокшаге (Васильева, Сотников, 2004). В бассейне Черного моря обнаружена проходная минога, которая, видимо, принадлежит к виду *L. fluviatilis* (Naseka, Diripasko, 2008). В 19 веке эта минога достигала высокой численности (Черная, 1852). Есть все основания прислушаться к мнению Т.И. Привольнева (1964), который считал совпадение ареалов этих форм одним из доказательств их принадлежности к одному виду.

Формы с “промежуточной” экологией

Среди искусственно выращенной молоди *Lampetra richardsoni* обнаружены созревающие (непаразитические) и серебриющиеся, т.е. начинающие превращаться в паразитических, особи (Beamish, 1987). Аналогичные наблюдения выполнены на миногах рода *Eudontomyzon* (Кух, 1965, 1967). Их автор считал, что имеет дело с двумя разными видами миног, но анализ его экспериментов другими исследователями (Renaud, Holčík, 1988), показал, что З. Кукс работал с одним видом — *E. danfordi*.

В популяциях проходных миног кроме типичной формы, проводящей в море 2 года, имеется мелкая форма, живущая в море только один год после метаморфоза. Эта форма, *praecox*, известна у *Lampetra fluviatilis* (Abou-Seedo, Potter, 1979, и ссылка в этой работе) и *Lethenteron japonicum* (Iwata, Namada, 1986; Кучерявый и др., 2007). Другим промежуточным вариантом являются озерно-речные формы, которые, как и проходные, различаются по времени нагула — нагуливаются в озерах один год (*praecox*) или два (типичная форма). Форма *praecox* *Lampetra fluviatilis*, наряду с типичной формой, встречается в Ладожском и Онежском озерах (бассейн Финского залива). Особо интересна недавно прошедшая метаморфоз особь длиной 125 мм, пойманная 19 сентября 1929 года в реке Видлица (впадающей в Ладожское озеро). Эта особь имела 1400 хорошо развитых ооцитов; видимо, она должна была вернуться на нерест уже следующей весной (Berg, 1931).

Видимо, форма *praecox* обитает и в озере Лох Ломонд (Loch Lomond), Шотландия. В реке Эндрик (Endrick), впадающей в это озеро, выявлены две формы речной миноги — крупная и мелкая. Изотопный анализ показал, что мелкая форма нагуливается в озере (Adams et al., 2008). Речная минога (крупная форма) нагуливается также в озере Лаф Ни (Lough Neagh), Северная Ирландия (Goodwin et al., 2006). Озерно-речная минога есть и в некоторых озерах Норвегии (Collett, 1905) и Финляндии (Tuunainen et al., 1980).

Озерно-речная форма имеется и у *Lethenteron camtschaticum* — в Канаде, в Большом Невольничьем озере (Great Slave Lake) представители этого вида нагуливаются один год после метаморфоза (Nursall, Buchwald, 1972). В речной системе Накник (Naknek) на Аляске встречается, наряду с проходной миногой, небольшая паразитическая минога рода *Lethenteron*, нагуливающаяся в озерах (Heard, 1966). В озере Сопочном на острове Итуруп (Курильские острова) в начале августа 2001 года пойманы 9 экземпляров миног рода *Lethenteron*, питавшихся попавшей в сети рыбой; длина этих экземпляров была 151–201 мм (Сидоров, Пичугин, 2005).

Есть сведения о поимках крупных миног в Новосибирском водохранилище (Голубцов, Малков, 2007), созданном на реке Обь. Показательно, что после образования водохранилища на реке Вилюй, также протекающей в Сибири, *Lethenteron reissneri* стала встречаться в этом водохранилище. В желудке одного изученного взрослого экземпляра обнаружено 10 личинок *Endochironomus albipennis* (Кириллов и др., 1979). Очевидно, что эта особь питалась. Имеются и другие свидетельства о возможности питания во взрослом состоянии особей “непаразитических” видов (Docker, 2009).

В притоках американских Великих Озер среди множества обычных особей обнаружено несколько крупных *L. appendix*. Эти необычные экземпляры, судя по ряду признаков, вели паразитический образ жизни (Manion, Purvis, 1971; Vladykov, Kott, 1980; Cochran, 2008). Этот факт особо интересен с точки зрения темы нашего обзора, поскольку все гигантские особи были пойманы в трех разных реках и, очевидно, принадлежали к той же популяции, что и мелкие особи. Кроме крупных особей, в популяциях *L. appendix* выявлены и особи среднего размера (205 и 214 мм), возможно, представляющие форму *praecox* (Cochran, 2008).

В отличие от других проходных миног *Lampetra ayresi* проводит в море только одно лето. При выращивании готовых к скату в море особей этого вида в пресной воде наблюдалась высокая смертность, но две особи выжили и успешно отнерестились (Beamish, Youson, 1987).

В реке Моррисон Крик (Morrison Creek) на острове Ванкувер (Канада) выявлена, наряду с обычной непаразитической *Lampetra richardsoni*, паразитическая форма этого вида, живущая на год дольше непаразитической формы (Beamish, 1987). Эта форма не способна адаптироваться к соленой воде (Beamish, 1985).

Известен и ряд пресноводных форм — производных *L. tridentata*. В реке Кламат (Klamath), Калифорния, описан пресноводный паразитический вид *L. (Entosphenus) similis* (Vladykov, Kott, 1979a). В двух озерах на острове Ванкувер встречается паразитическая форма, способная адаптироваться к обитанию в соленой воде; она описана как вид *L. macrostoma* (Beamish, 1982).

Жилая форма, описанная как эндемичный вид *L. (Entosphenus) minima* (Bond, Kan, 1973), встречается в бассейне озера Верхний Кламат (Upper Klamath) в штате Орегон (США). Она проводит всю жизнь в пресной воде, отличается короткой продолжительностью паразитической стадии (с осени до июня–июля) и очень малыми размерами производителей — 70–145 мм (Kan, Bond, 1981; Lorion et al., 2000).

Пресноводная форма *L. tridentata* также обитает в озере Гуз (Goose) в Орегоне (Hubbs, 1924) и двух озерах канадской провинции Британская

Колумбия (Beamish, Wade, 2008). Однако, видимо, этот вид “с трудом” образует пресноводные формы: вымерли популяции, отрезанные от моря дамбами – в водохранилище Дворшак (Dworshak) в бассейне реки Колумбия (Wallace, 1978) и в озере Элси (Elsie), Британская Колумбия (Beamish, Northcote, 1989).

*Перекрытие морфологических признаков
у “видов-спутников”*

В определителях обычно указывается, что взрослые представители видов-спутников существенно различаются по размеру, и перекрытия размеров между ними нет. Так, согласно одному из недавних определителей (Kottelat, Freyhof, 2007), длина (TL) *Lethenteron camtschaticum* обычно 350–450 мм, а *L. reissneri* – не более 260 мм. В этой работе также утверждается, что длина нерестящихся *Lampetra planeri* составляет 80–160 мм, а *L. fluviatilis* якобы всегда больше 180 мм. Между тем, эти признаки очень пластичны, и хиатуса по ним между формами нет. Так, минимальная длина представителей формы *praecox* у *L. fluviatilis* реки Коваш составила 124.5 мм (самка) и 177 мм (самец) – эти особи по размеру не отличаются от *L. planeri* (Berg, 1931). Нет хиатуса по размерам между производителями жилой *L. fluviatilis* и *L. planeri* из реки Эндрик (Hume, 2012). В норвежском озере Мьоза минимальный размер жилой *L. fluviatilis* – 129 мм (Collett, 1905), то есть значительно ниже значения 180 мм, которое считается наименьшим для этого вида в определителе (Kottelat, Freyhof, 2007). В Онежском озере минимальный размер *L. fluviatilis* – 169 мм (Цимбалов, 2014).

В диссертациях Дж. Хьюма (Hume, 2012) и И.А. Цимбалова (2014) проанализированы данные обо всех морфологических признаках, использовавшихся разными авторами для дифференциации *L. planeri* и *L. fluviatilis*. В обеих работах делается вывод, что ни один из этих признаков не может быть надежным видовым критерием.

Размеры нерестящихся особей в Большом Невольничьем озере соответствовали не *L. camtschaticum*, а *L. reissneri* – самка 168 мм, самец 226 мм. Осенью в северной части озера ловились и более крупные миноги, некоторые более 300 мм длиной – то есть размера, промежуточного между двумя упомянутыми формами (Nursall, Buchwald, 1972). Жилые миноги из Вилуйского водохранилища достигают размера 32 см (Венедиктов и др., 2013).

В речной системе Накник (Naknek) на Аляске выявлены особи (скорее всего, проходной формы), длиной 218–311 мм (Heard, 1966). Значительно перекрываются и размеры формы *praecox* *Lethenteron camtschaticum* и *L. reissneri* на Камчатке (Кучерявый и др., 2007). Для *L. camtschaticum* из

европейской части ареала вида Л.С. Берг (Berg, 1931) указывает минимальный размер особей 23 см – то есть, также налицо перекрытие по размерам с *L. reissneri*.

Паразитическая форма *Lampetra richardsoni* из Моррисон Крик на острове Ванкувер по морфологическим признакам промежуточна между *L. richardsoni* и *L. ayresii* (Beamish, Withler, 1986).

Lethenteron appendix “на Аляске ... видимо не отделяется четко от типичной, часто паразитической формы *japonicus*” (“in Alaska ... appears to intergrade with the typical, often anadromous parasitic form *japonicus*”) (Hubbs, Lagler, 1958, P. 36–37). Как уже упоминалось, подобные переходные формы встречаются и в Великих Озерах (Manion, Purvis, 1971; Vladykov, Kott, 1980; Cochran, 2008).

В работе В. Владыкова и Е. Кот (Vladykov, Kott, 1979b) приводятся данные о различии в числе туловищных миомеров у некоторых “видов-спутников”, в частности, *L. japonicum (camtschaticum)* (65–72) и *L. reissneri* (57–63). Однако число миомеров очень сильно зависит от влияния среды обитания, в частности, от температуры эмбриогенеза; видимо, выборки, использованные в цитируемой работе, взяты из разных регионов. Эти две формы, симпатрично обитающие в реках Камчатки, не различаются по числу туловищных миомеров (Кучерявый и др., 2007).

Считается, что некоторые морфологические признаки надежно различают паразитических и непаразитических миног (число зубов, диаметр ротовой воронки, ширина кишечного тракта). Однако, эти признаки тесно связаны с особенностями питания, и не исключено, что они определяются исключительно средой обитания.

Так, с использованием признака “ширина кишечного тракта” были описаны непаразитические “виды” *Lethenteron alaskense* с Аляски (Vladykov, Kott, 1978) и *Lampetra (Entosphenus) folletti* из Калифорнии (Vladykov, Kott, 1976). Однако, как показывают наблюдения полевых биологов, обе эти формы ведут паразитический образ жизни (Heard, 1966; С. Bond, личн. сообщ., в: Moyle et al., 1995). В первом случае для описания использован производитель, кишечный тракт которого, видимо, редуцировался за зиму; во втором случае – только что прошедший метаморфоз экземпляр, который, видимо, готовился к зимовке.

Таким образом, значения морфологических признаков, не связанных непосредственно с питанием, перекрываются у непаразитических и паразитических форм, входящих в одну группу “видов-спутников”.

*Свидетельствуют ли различия в плодовитости
о репродуктивной изоляции?*

В обзоре М. Хардисти (Hardisty, 1963) указано разное число ооцитов у личинок *Lampetra planeri*

(4.9–10 тысяч) и у личинок *L. fluviatilis* (14–26 тысяч). Для взрослых особей этих форм этот автор указывает 1–2.1 и 4–40 тысяч ооцитов, соответственно. Очевидно, что эти цифры не точны – получается, что у взрослой *L. fluviatilis* может быть больше ооцитов, чем у личинки. Сам автор хорошо сознавал относительность приведенных результатов, но, к сожалению, некоторые более поздние исследователи подошли к этим данным не критически. Между тем, как показано в работе Л.А. Кудерского (2007), плодовитость самок *L. fluviatilis* Финского залива зависит от их размеров – чем крупнее особь, тем выше ее плодовитость. Меньше всего ооцитов у самых мелких особей (форма *praecox*) – описана особь, у которой было только 650 икринок (Ivanova-Berg, 1933). *L. planeri* рек бассейна Финского залива, в свою очередь, может иметь существенно большую плодовитость, чем указано для этой формы в работе М. Хардисти (Hardisty, 1963). У личинок из реки Ижора выявлено 3468–14580, у взрослых миног – 1288–3355 ооцитов (Капун, Кузнецов, 1979).

Различие в плодовитости считалось диагностическим признаком и для *L. japonicum (camtschaticum)* и *L. reissneri (L. kessleri)* – более 50000 для первого вида и менее 6000 для второго (Holcik, 1986). Однако у миног рода *Lethenteron* также отмечен рост абсолютной плодовитости с длиной особей (Полторыхина, 1973; Кудерский, 2011). Неудивительно поэтому, что минога из Большого Невольничьего озера имеет 9790–29780 (в среднем 21415) ооцитов (Nursall, Buchwald, 1972). “Промежуточная” между жилой и проходной форма миноги из Оби (видимо, *praecox*) имеет плодовитость, сравнимую с жилой формой – 3161–7208 икринок (Карасев, 2008). Абсолютная плодовитость проходной миноги реки Онега 11410–35805, в среднем 21600 икринок (Кудерский, 2011).

Не удалось выявить различий в плодовитости и между “видами-спутниками” *I. unicuspis* и *I. fossor* (Neave et al., 2007). Изучение развития гонад паразитического вида *I. castaneus* и непаразитического вида *I. fossor* показало, что они не различаются по скорости развития яичников, и большая потенциальная плодовитость *I. castaneus* не связана с гетерохронией (Spice, Docker, 2014).

Таким образом, по признаку “число ооцитов” между паразитическими и непаразитическими формами миног нет хиатуса. Различие в плодовитости между “типичными” представителями двух форм полностью объясняется различием в их размерах. Опытным путем показано снижение плодовитости у мелких особей миноги *Eudontomyzon dandordi* (Кух, 1967).

Генетические маркеры обычно не выявляют различий между “видами-спутниками”

Данные, приведенные в обзоре австралийских специалистов (Potter, Robinson, 1981), показывают, что кариологические различия между исследованными к тому времени “видами-спутниками” отсутствуют: *L. planeri* и *L. fluviatilis* имеют идентичный кариотип с $2n = 164$, *Mordacia mordax* и *M. praecox* – кариотип с $2n = 76$. Виды рода *Lethenteron* имеют сильно перекрывающиеся числа хромосом: *L. japonicum (camtschaticum)* – $2n = 159–165$, *L. reissneri* $2n = 152–173$, *L. kessleri* – $2n = 152–165$ (Suzuki et al., 1999).

Сравнение генетического разнообразия *L. planeri* и *L. fluviatilis*, проведенное с помощью аллозимных (Ward et al., 1981; Engelhorn, Schreiber, 1997; Schreiber, Engelhorn, 1998) и митохондриальных (Espanhol et al., 2007; Blank et al., 2008; Pereira et al., 2010, 2014; Mateus et al., 2011; Hume, 2012; Цимбалов, 2014; Li, 2014) маркеров, не выявило качественных различий между этими формами; более того, показано, что популяции, относимые к одному виду, неоднократно происходили от популяций другого.

Недавно появилась работа, описывающая значительные генетические различия между *L. planeri* и *L. fluviatilis*, с использованием однонуклеотидного полиморфизма – SNP (Mateus et al., 2013b). В этой статье анализировались только выборки обеих форм из бассейна реки Тагус (Tagus) в Португалии. Однако, этим же коллективом авторов *L. planeri* из этого бассейна описана как эндемичный вид, *L. auremensis* (Mateus et al., 2013a).

Не удалось обнаружить генетических различий и между “видами-спутниками” *I. unicuspis* и *I. fossor*, хотя были тестированы разные участки митохондриальной и ядерной ДНК, в том числе такие изменчивые, как микросателлиты (Docker, 2006; Neave et al., 2007; Hubert et al., 2008; Docker et al., 2012). В одной из работ описаны различия по частотам микросателлитных локусов между этими видами, но в этом случае выборки, представляющие разные виды, взяты в разных реках (Filcek et al., 2005). Обнаружены различия в последовательности гонадолиберина (gonadotropin-releasing hormone) между этими видами, но в данном случае для анализа использовано только по одной особи каждого вида (Silver et al., 2004). Различия между *L. richardsoni* и *L. ayresii*, выявленные с помощью аллозимных маркеров, не превышают межпопуляционные; этим методом не выявлено различий между паразитической и непаразитической формами миноги из Моррисон Крик (Beamish, Withler, 1986).

Важные результаты получены в ходе анализа митохондриального гена, кодирующего цитохром b, у тихоокеанских форм миног. Не выявлено различий между представителями “видов-спутников” *L. richardsoni* и *L. ayresii*, а также меж-

ду *L. tridentate* и *L. lethophaga*. *L. tridentate* также не отличалась от *L. macrostoma* и одной из популяций *L. similis* (Docker et al., 1999). Более того – показано полифилетическое происхождение непаразитических форм *L. lethophaga* (Docker, 2006), *L. richardsoni* (Boguski et al., 2012), *L. reissneri*, *L. kessleri*, *L. alaskense* и *L. appendix* (Li, 2014) от паразитических предков. Для *L. kessleri* и *L. appendix* это подтверждает также анализ интронов ядерных генов (Li, 2014).

Ген, кодирующий цитохром *b*, изучен также в работе Н. Лэнга с соавторами (Lang et al., 2009). Хотя все представители “видов-спутников” были взяты из разных водоемов, и каждая форма представлена единственной особью, только очень небольшие различия обнаружены между парами форм *I. unicuspis*–*I. fossor*, *I. greeleyi*–*I. bdellium*, *I. castaneus*–*I. gagei*, *L. planeri*–*L. fluviatilis*, *L. ayresi*–*L. richardsoni*, *L. tridentate*–*L. lethophaga*, *Mordacia mordax*–*M. praecox*, между формами *Eudontomyzon danfordi*–*E. vladykovi*–*E. mariae* и в пределах группы, включающей *L. camtschaticum*, *L. reissneri*, *L. alaskense* и *L. appendix*.

Различий между *L. camtschaticum* и *L. reissneri* (*L. kessleri*) не обнаружено при использовании такого изменчивого участка митохондриальной ДНК, как контрольный регион (Okada et al., 2010). Недавно появились данные о различиях этих видов по длине контрольного региона (Hwang et al., 2013a, b), однако, в этом случае, скорее всего, имеет место ошибка в определении вида – в работе не указан метод идентификации видовой принадлежности. Место поимки изученных особей тоже не указано, но сообщается, что это Корейский полуостров; поэтому есть основания считать, что анализировался обитающий в этом регионе эндемичный вид, известный как *L. sp. S.* (Yamazaki et al., 2006).

Изучение разнообразия контрольного региона, дополненное анализом разнообразия митохондриального гена *ND3*, показало, что различия в этих последовательностях между *L. camtschaticum*, *L. reissneri*, *L. alaskense*, *L. kessleri* и *L. appendix* очень малы (White et al., 2014).

Анализ нуклеотидной последовательности гена субъединицы I цитохромоксидазы (COI) митохондриальной ДНК показал, что непаразитическая форма, относимая к *Lethenteron reissneri*, независимо возникает от паразитической формы *L. camtschaticum* в разных водных системах (Артамонова и др., 2011).

Тем же методом аналогичные результаты получены и для других непаразитических форм из этой группы “видов-спутников” – *L. alaskense* и *L. appendix* (April et al., 2011). Надо отметить, что ген COI широко используется для дифференциации видов (Hebert et al., 2003), и описанная для миног ситуация нетипична.

Единственный факт, свидетельствующий о генетическом различии “видов-спутников” – данные японских исследователей о фиксации у *L. camtschaticum* и *L. reissneri* разных аллелей локуса, кодирующего фермент малатдегидрогеназу (*MDH-3**) (Yamazaki, Goto, 1998; Yamazaki et al., 2006). В то же время работы этой группы показывают, что в пределах вида *L. camtschaticum* имеются карликовые особи, которые, видимо, ведут непаразитический образ жизни (Yamazaki et al., 1998); кроме того, имеются жилые популяции этого вида, которые недавно произошли от проходных (Yamazaki et al., 2011).

Сравнение полных митохондриальных геномов проходной и жилой форм *L. camtschaticum* показало, что различия в их последовательностях крайне невелики – 0.14%; при этом особи, представлявшие разные формы, были взяты из разных регионов (Balakirev et al., 2014).

Обнаружены различия в частотах микросателлитных локусов между выборками, представляющими *L. tridentate* и *L. macrostoma* (Taylor et al., 2012). Однако, микросателлиты – неподходящий маркер для различения видов (Avice, 2004).

Таким образом, генетические данные, как правило, не только не выявляют различий между непаразитическими и паразитическими формами, входящими в одну группу “видов-спутников”, но в ряде случаев прямо указывают на независимую дифференциацию двух жизненных форм в разных водных системах.

Презиготическая репродуктивная изоляция между паразитическими и непаразитическими формами миног не абсолютна

С генетическими данными хорошо согласуются наблюдения полевых биологов. Во многих случаях “виды-спутники” миног не различаются по месту и времени нереста. В частности, на Камчатке и Сахалине отмечен совместный нерест паразитической камчатской миноги (*Lethenteron camtschaticum*) и непаразитической формы (*L. reissneri*) (ссылки см.: Makhrov et al., 2013).

Ряд подобных примеров известен для североамериканских форм рода *Ichthyomyzon* (Cochran et al., 2008, и ссылки в этой работе). Отмечено три случая нахождения в одном гнезде *I. greeleyi* и *I. bdellium*. Выявлены в одном гнезде также представители “видов-спутников” *I. unicuspis* и *I. fossor*, *I. castaneus* и *I. gagei*. Отметим, однако, что этот автор приводит и ряд случаев совместного нахождения в период нереста миног разных родов, поэтому подобные факты не обязательно свидетельствуют о конспецифичности двух форм.

Не раз наблюдался совместный нерест европейских видов *L. planeri* и *L. fluviatilis* в природе (Lauterborn, 1926; Zanandrea, 1959a; Huggins, Thompson, 1970; Lasne et al., 2010; И.Ю. Попов,

собств. данные). В работе (Huggins, Thompson, 1970) уточняется, что нерестящиеся в едином гнезде пары были представлены только особями, относящимися к одной форме, попытки самца ручьевого миноги нереститься с самкой речной миноги были безуспешны. Однако в экспериментальных скрещиваниях нерест самца ручьевого миноги с самкой озерной формы речной миноги был успешным (Hume, 2012). Действительно, нерест самца и самки миног разного размера затруднен из-за того, что самец обычно прикрепляется к голове самки. Поэтому неудивительно, что при образовании пар у миног отмечена положительная корреляция между размерами партнеров (Malmqvist, 1983; Hume, 2012).

Содержание созревших особей североамериканских “видов-спутников” *L. richardsoni* и *L. ayresi* в экспериментальных условиях (Beamish, Neville, 1992) показало, что при сильном различии в размерах самок и самцов успешного нереста не происходит. Однако если самцы и самки разных форм были близки по размерам, нерест в этом эксперименте обычно был успешным. Между тем, паразитические миноги достаточно часто близки по размерам к непаразитическим — можно вспомнить, в частности, упоминавшуюся выше форму *praecox*.

Кроме того, наблюдения, как на представителях рода *Lampetra*, так и на представителях рода *Lethenteron*, показали, что мелкие самцы могут участвовать в оплодотворении икры вместе с крупными самцами (в том числе принадлежащим к другим “видам”), быстро двигаясь вокруг хвостов нерестящихся пар (Malmqvist, 1983; Iwata, Namada, 1986; Wünnstel et al., 1996; Cochran, 2008; Hume et al., 2013b).

Таким образом, между паразитическими и непаразитическими “видами-спутниками” нет полной презиготической репродуктивной изоляции.

Пост-зиготическая репродуктивная изоляция между “видами-спутниками” не выявлена

К сожалению, экспериментальных работ по гибридизации разных форм миног проводилось немного. Однако, все полученные гибриды между “видами-спутниками” оказались жизнеспособными. Так, два с половиной года выращивались личинки — потомки от искусственного оплодотворения самок *Lethenteron ayresi* спермой самцов *L. richardsoni* (Beamish, Neville, 1992). В этом эксперименте выключилось около трети личинок. В контроле (при скрещивании одной самки и нескольких самцов *L. ayresi*) выживаемость до выклева была около 45%. Эта несколько повышенная выживаемость могла быть связана с индивидуальными особенностями самки, участвовавшей в опыте.

В опытах по реципрокному скрещиванию представителей другого рода, *Lampetra planeri* и *L. fluviatilis*, гибриды достигли стадии свободно плавающей личинки; далее развитие не прослежено (Weissenberg, 1925). В недавних экспериментах прослежена выживаемость потомков *L. planeri* и *L. fluviatilis* (включая озерно-речную форму) до “зарывающейся предличинки” (“burrowing prolarval stage”). Значимых различий в выживаемости потомков от скрещивания производителей, принадлежащих к одной и той же форме, и гибридов не обнаружено (Hume et al., 2013a). В экспериментах, упомянутых в другой работе (Hardisty, Potter, 1971), гибридные личинки этих видов доживали как минимум до второго года жизни.

Аналогичные результаты получены при гибридизации “видов-спутников” из рода *Ichthyomyzon*. 88.5% эмбрионов достигли стадии “зарывания” (burrowing) при скрещивании самки *I. unicuspis* и самца *I. fossor*, 44.5% эмбрионов достигли этой стадии при реципрокном скрещивании. В контрольных скрещиваниях *I. fossor* выживаемость до этой стадии варьировала от 70.4 до 93.2%, в контрольных скрещиваниях *I. unicuspis* выживаемость была от 54.2 до 82.8% (Piavis et al., 1970). Важно отметить, что при гибридизации самок этих двух видов с самцами *I. castaneus* — вида, входящего в другую группу “видов-спутников”, личинки доживали до стадии зарывания, а при реципрокных скрещиваниях — нет.

Таким образом, нет никаких данных о пониженной выживаемости гибридов между “видами-спутниками”, в то время как выживаемость при гибридизации между “обычными” видами миног понижена.

Эндемичные реликтовые формы

На южных окраинах ареалов миног описаны реликтовые популяции непаразитических миног (Docker, 2006), которые могли иметь весьма древнюю историю и пройти долгий путь адаптации к специфическим условиям обитания. Как упоминалось выше, некоторые жилые популяции утратили способность адаптироваться к морской воде. Поэтому необходимо специальное тщательное исследование каждой из этих популяций.

Образец такого подхода — многолетние глубокие исследования японских авторов, которые, выявив две сильно дивергировавшие формы миног, тем не менее, воздерживаются от формального описания их как самостоятельных таксонов (Yamazaki, Goto, 1998; Yamazaki et al., 1998, 2006, 2011; Okada et al., 2010). Кроме того, ими показано, что эндемичный “вид” *Lethenteron matsubarae* с острова Хоккайдо — синоним *L. kessleri* (Iwata et al., 1985), а *L. kessleri*, в свою очередь, синоним *L. reissneri* (Yamazaki et al., 2006).

К сожалению, известны и примеры поспешно-го и необоснованного выделения эндемичных форм в самостоятельные виды. Выше упомянуты случаи описания паразитических форм как непаразитических “видов” *Lampetra (Entosphenus) folletti* (Vladykov, Kott, 1976) и *Lethenteron alaskense* (Vladykov, Kott, 1978). Первая из этих форм сейчас не рассматривается как отдельный вид (обзор: Docker, 2009), вторую форму предложено считать синонимом *L. appendix* (Bailey, 1980). В упомянутом обзоре (Docker, 2009) есть и другие примеры объединения видов миног.

Недавно описан “вид” *Lethenteron ninae* с черноморского побережья Кавказа (Naseka et al., 2009). При описании вида авторы повторили ошибку, имевшую место в работе В. Владыкова и Е. Кот (Vladykov, Kott, 1976) – использовали как типовой экземпляр не производителя, а недавно прошедшую метаморфоз особь. Кроме того, новый “вид” даже не сравнивался с ранее описанными видами рода *Lethenteron*! Недавно прошедшие метаморфоз особи использованы и при описании трех “криптических видов” рода *Lampetra* из Португалии (Mateus et al., 2013a).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор сведений о парных видах миног свидетельствует о том, что между ними нет репродуктивного барьера (исключение – давно изолированные жилые формы). При изменении внешних условий онтогенез миног может претерпевать существенные изменения – утрачивать или приобретать паразитическую стадию. Оказалось, что столь разные варианты онтогенеза могут проявляться как изменчивость вида. При этом, несмотря на длительную эволюцию группы, наличие значительного разнообразия не привело к формированию различных видов – “парные виды” до конца не разделяются.

Появление непаразитических форм миног, для которых характерно уменьшение размеров зубов, можно рассмотреть как проявление отрицательной анаболии, то есть уменьшения величины зачатков на поздних стадиях онтогенеза (Северцов, 1939). Однако в целом имеющиеся данные не дают ответа на вопрос, какие формы для миног первичны – паразитические или непаразитические. Видимо, анадромные виды демонстрируют примитивное состояние группы. В противном случае надо допустить, что у мелких миног возникли особенности, “предваряющие” последующую эволюцию – недоразвитые зубы.

Данные об особенностях онтогенеза позволяют поддержать ранее высказанную в литературе точку зрения об объединении парных видов миног: *L. planeri* и *L. fluviatilis* (Eneqvist, 1937; Привольнев, 1964; Hume, 2012), *I. unicuspis* и *I. fossor*

(Docker et al., 2012), *L. camtschaticum* и *L. reissneri* (Makhrov et al., 2013; Balakirev et al., 2014).

Отметим, что исследования ряда родов рыб также показали, что некоторые виды могут включать особей, имеющих сильно различающиеся жизненные циклы. Такие работы выполнены на лососевых рыбах (обзор: Кузишин, 2010), трехиглой колюшке, *Gasterosteus* (обзор: Зюганов, 1991), алтайских османах, *Oreoleuciscus* (Dgebuadze, 1995), сигах, *Coregonus* (обзор: Боровикова, Махров, 2013).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.С. Артамоновой, Н.Г. Богущкой, Е.Д. Васильевой, Р.А. Cochran, М.Ф. Docker, Л.А. Кудерскому, К.В. Кузишину, А.В. Кучерявому, М.В. Мине и А.М. Насеке за обсуждение затрагиваемых в статье вопросов и переданные публикации. Работа поддержана грантом РФФИ № 14-04-00213-а и программой РАН “Биоразнообразие природных систем” (подпрограмма “Генофонды живой природы и их сохранение”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 424 с.
- Артамонова В.С., Кучерявый А.В., Павлов Д.С. Последовательности гена субъединицы I цитохромоксидазы (COI) мтДНК миног, относимых к *Lethenteron camtschaticum* и *Lethenteron reissneri* complex, не имеют различий видового уровня // Доклады РАН. 2011. Т. 437. № 5. С. 703–708. (Artamonova V.S., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. Nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of lamprey classified with *Lethenteron camtschaticum* and the *Lethenteron reissneri* complex show no species-level differences // Doklady Biological Sciences. 2011. V. 437. P. 113–118.)
- Берг Л.С. Экологические параллели между миногами и лососевыми // Доклады АН СССР. 1935. Т. 3. № 2. С. 91–93.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: Морфоэкологический подход // Тр. Карельск. НЦ РАН. 2013. № 6. С. 105–115.
- Васильева Е.Д., Сотников В.Н. Первая находка речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) в бассейне Волги // Вопр. ихтиол. 2004. Т. 44. № 1. С. 102–108.
- Венедиктов С.Ю., Кириллов А.Ф., Сивцева Л.В., Сивцева Л.Н. Рыбы Вилюйского водохранилища: научное издание. Тюмень: ФГУП “Госрыбцентр”, 2013. 41 с.
- Голубцов А.С., Малков Н.П. Очерк ихтиофауны Республики Алтай. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 164 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

- Зюганов В.В. Фауна СССР. Рыбы. Т. 5. Вып. 1. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Л.: Наука, 1991. 261 с.
- Капун Е.А., Кузнецов Ю.К. О потенциальной и конечной плодовитости миног Ленинградской области // Биол. продуктивность, сырьевые ресурсы Балтийского моря и их рац. использование. тез. докл. конф. молодых ученых. Рига. 1979. С. 56–58.
- Карасев С.Г. Экология рыб нижнего Тобола и нижнего Иртыша. Тобольск: ООО “Полиграфист”, 2008. 244 с.
- Кириллов Ф.Н., Кириллов А.Ф., Лабутина Т.М. и др. Биология Вилуйского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1979. 272 с.
- Кудерский Л.А. Речная минога (*Lampetra fluviatilis* [Linnaeus, 1759]) восточной части Финского залива // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2007. Вып. 337. С. 307–360.
- Кудерский Л.А. Миноги в бассейнах Белого моря и Мурманского побережья Баренцева моря // Избранные труды. М.-СПб.: КМК, 2011. Т. 1. С. 59–87.
- Кузицин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae). Дисс. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. М.: МГУ, 2010. 49 с.
- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Павлов Д.С. и др. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* реки Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. 2007. Т. 47. № 1. С. 42–57.
- Полторыхина А.Н. О размножении сибирской речной миноги в бассейне верхнего Иртыша // Проблемы экологии. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 1973. Т. 3. С. 167–173.
- Привольнев Т.И. Эколого-физиологические особенности личинок речной миноги [*Lampetra fluviatilis* (L.)] // Изв. ГосНИОРХ. 1964. Т. 58. С. 180–185.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Сидоров Л.К., Пичугин М.Ю. Миноги рода *Lethenteron* озера Сопочное (о. Итуруп, южные Курильские острова) // Вопр. ихтиол. 2005. Т. 45. № 3. С. 423–426.
- Чернай А. Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест ... вып. 1. Фауна земноводных животных и рыб. Харьков: Университетская типография, 1852. 49 с.
- Цимбалов И.А. Морфо-экологическая дифференциация европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* на территории Балтийского бассейна Российской Федерации. Магистерская диссертация. М.: МГУ, 2014. 167 с.
- Шарова И.Х. Экологическая морфология животных. М.: МГПИ имени В.И. Ленина, 1987. 68 с.
- Abou-Seedo F.S., Potter I.C. The estuarine phase in the spawning run of the river lamprey *Lampetra fluviatilis* // J. Zool. 1979. V. 188. P. 5–25.
- Adams C.E., Bissett N., Newton J. et al. Alternative migration and host parasitism strategies and their long-term stability in river lampreys from the River Endrick, Scotland // J. Fish Biol. 2008. V. 72. P. 2456–2466.
- April J., Mayden R.L., Hanner R.H. et al. Genetic calibration of species diversity among North America’s freshwater fishes // PNAS. 2011. V. 108. № 26. P. 10602–10607.
- Avise J.C. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Second Edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 2004. 684 p.
- Bailey R.M. Comments on the classification and nomenclature of lampreys – an alternative view // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 37. P. 1626–1629.
- Balakirev E.S., Parendsky V.A., Ayala F.A. Complete mitochondrial genomes of the anadromous and resident forms of the lamprey *Lethenteron camtschaticum* // Mitochondrial DNA. 2014. Sept. 22: 1–2.
- Beamish R.J. *Lampetra macrostoma*, a new species of freshwater parasitic lamprey from the west coast of Canada // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1982. V. 39. № 5. P. 736–747.
- Beamish R.J. Freshwater parasitic lamprey on Vancouver Island and a theory of the evolution of the freshwater parasitic and nonparasitic life history types // Evolutionary Biology of Primitive Fishes. Eds. Foreman R.E., Gorbman A., Dodd J.M., Olsson R. New York: Plenum Press, 1985. P. 123–140.
- Beamish R.J. Evidence that parasitic and nonparasitic life history types are produced by one population of lamprey // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1987. V. 44. P. 1779–1782.
- Beamish R.J., Neville C.-E.M. The importance of size as an isolating mechanism in lampreys // Copeia. 1992. P. 191–196.
- Beamish R.J., Northcote T.G. Extinction of a population of anadromous pacific lamprey, *Lampetra tridentata*, upstream of an impassable dam // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1989. V. 46. P. 420–425.
- Beamish R.J., Wade J. Critical habitat and the conservation ecology of the freshwater parasitic lamprey, *Lampetra macrostoma* // Can. Field-Naturalist. 2008. V. 122. № 4. P. 327–337.
- Beamish R.J., Withler R.E. A polymorphic population of lampreys that may produce parasitic and nonparasitic varieties // Indo-Pacific Fish Biology: Proc. of the Second International Conf. on Indo-Pacific Fishes. Uyeno T., Arai R., Taniuchi T., Matsuura K., Tokyo: Ichthyological Society of Japan, 1986. P. 31–49.
- Beamish R.J., Youson J.H. Life history and abundance of young adult *Lampetra ayresi* in the Fraser river and their possible impact on salmon and herring stocks in the Strait of Georgia // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1987. V. 44. P. 525–537.
- Berg L.S. A review of the lampreys of the northern hemisphere // Annuaire du Musée Zoologique de L’Académie des Sciences de Russie. 1931. T. 32. P. 87–116.
- Blank M., Jürss K., Bastrop R. A mitochondrial multigene approach contributing to the systematics of the brook and river lampreys and the phylogenetic position of *Eudontomyzon mariae* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2008. V. 65. P. 2780–2790.
- Boguski D.A., Reid S.B., Goodman D.H. et al. Genetic diversity, endemism and phylogeny of lampreys within the genus *Lampetra sensu stricto* (Petromyzontiformes: Petromyzontidae) in western North America // J. Fish Biol. 2012. V. 81. P. 1891–1914.

- Bond C.E., Kan T.T. *Lampetra (Entosphenus) minima* n. sp., a dwarfed parasitic lamprey from Oregon // *Copeia*. 1973. № 3. P. 568–574.
- Bruton M.N., ed. *Alternative Life-History Styles of Animals*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1989. 617 p.
- Cochran P.A. Observation on giant American brook lampreys (*Lampetra appendix*) // *J. Freshwater Ecol.* 2008. V. 23. № 1. P. 161–164.
- Cochran P.A., Bloom D.D., Wagner R.J. Alternative reproductive behaviors in lampreys and their significance // *J. Freshwater Ecol.* 2008. V. 23. P. 437–444.
- Collett R. Meddelelser om Norges Fiske i Aarene 1884–1901. Cristiania: I Kommission hos Jacob Dybwad, 1905. 1–165 p.
- Coyne J.A., Orr H.A. *Speciation*. Sunderland, Massachusetts U.S.A.: Sinauer Associates, Inc., 2004. 545 p.
- Dgebuadze Yu. Yu. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // *Hydrobiologia*. 1995. V. 303. P. 235–245.
- Docker M.F. Bill Beamish's contributions to lamprey research and recent advances in the field // *Guelph Ichthyology Reviews*. 2006. V. 7. P. 1–52.
- Docker M.F. A review of the evolution of nonparasitism in lampreys and an update of the paired species concept // *Amer. Fish. Soc. Symp.* 2009. V. 72. P. 71–114.
- Docker M.F., Mandrak N.E., Heath D.D. Contemporary gene flow between “paired” silver (*Ichthyomyzon unicuspis*) and northern brook (*I. fossor*) lampreys: implications for conservation // *Cons. Genet.* 2012. V. 13. P. 823–835.
- Docker M.F., Youson J.H., Beamish R.J. et al. Phylogeny of the lamprey genus *Lampetra* inferred from mitochondrial cytochrome *b* and ND3 gene sequences // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1999. V. 56. P. 2340–2349.
- Eneqvist P. Das Bachneunauge als ökologische Modifikation des Flussneunauges. Über die Fluss- und Bachneunaugen Schwedens // *Arkiv för Zoology*. 1937. V. 29A. № 20. P. 1–22.
- Engelhorn R., Schreiber A. Allozyme polymorphisms and biochemical-genetic taxon markers in lampreys (*Lampetra*, *Eudontomyzon*, *Petromyzon*) // *Bioch. Genet.* 1997. V. 35. № 7/8. P. 233–249.
- Espanhol R., Almeida P.R., Alves M.J. Evolutionary history of lamprey paired species *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) as inferred from mitochondrial DNA variation // *Mol. Ecol.* 2007. V. 16. P. 1909–1924.
- Filcek K.B., Gilmore S.A., Scribner K.T. et al. Discriminating lamprey species using multilocus microsatellite genotypes // *North Amer. J. Fish. Manag.* 2005. V. 25. № 2. P. 502–509.
- Goodwin C.E., Griffiths D., Dick J.T.A. et al. A freshwater-feeding *Lampetra fluviatilis* L. population in Lough Neagh, Northern Ireland // *J. Fish Biol.* 2006. V. 68. P. 628–633.
- Hardisty M.W. Fecundity and speciation in lampreys // *Evolution*. 1963. V. 17. № 1. P. 17–22.
- Hardisty M.W. *Lampreys. Life without jaws*. Ceredigion, UK: Forrest, 2006. 272 p.
- Hardisty M.W., Potter I.C. Paired species / Eds. Hardisty M.W., Potter I.C. *The biology of lampreys*. V. 1. London: Academic Press, 1971. P. 249–277.
- Hebert P.D.H., Cywinska A., Ball S.L. et al. Biological identification through DNA barcodes // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2003. V. 270. P. 313–321.
- Heard W.R. Observation on lampreys in the Naknek river system of southwest Alaska // *Copeia*. 1966. № 2. P. 332–339.
- Holcik J. *The freshwater fishes of Europe*. V. 1. Part 1. Petromyzontiformes. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1986. 236 p.
- Hubbs C.L. The life-cycle and growth of lampreys // *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters*. 1924. V. 4. P. 587–603.
- Hubbs C.L., Lagler K.F. *Fishes of the Great Lakes regions* // Granbrook Institute of Science. Bulletin. 1958. № 26. 213 p.
- Hubert N., Hanner R., Holm E. et al. Identifying Canadian freshwater fishes through DNA barcodes // *PLoS One*. 2008. V. 3. Issue 6. e2490.
- Huggins R.J., Thompson A. Communal spawning of brook and river lampreys, *Lampetra planeri* Bloch and *Lampetra fluviatilis* L. // *J. Fish Biol.* 1970. V. 2. № 1. P. 53–54.
- Hume J.B. *The evolutionary ecology of lampreys (Petromyzontiformes)*. Submitted in fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. Glasgow: University of Glasgow, 2012. 252 p.
- Hume J.B., Adams C.E., Mable B. et al. Post-zygotic hybrid viability in sympatric species pairs – a case study from European lampreys // *Biol. J. Linn. Soc.* 2013a. V. 108. P. 378–383.
- Hume J.B., Adams C.E., Mable B. et al. Sneak male mating tactics between lampreys (Petromyzontiformes) exhibiting alternative life-history strategies // *J. Fish Biol.* 2013b. V. 82. P. 1093–1100.
- Hwang D.-S., Byeon H.K., Lee J.-S. Complete mitochondrial genome of the river lamprey, *Lampetra japonica* (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) // *Mitochondrial DNA*. 2013a. V. 24. № 4. P. 406–408.
- Hwang D.-S., Byeon H.K., Lee J.-S. Complete mitochondrial genome of the sand lamprey, *Lampetra reissneri* (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) // *Mitochondrial DNA*. 2013b. V. 24. № 6. P. 678–679.
- Iwata A., Goto A., Hamada K. A review of the Siberian lamprey, *Lethenteron kessleri*, in Hokkaido, Japan // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1985. V. 36. № 4. P. 182–190.
- Iwata A., Hamada K. A dwarf male of the arctic lamprey, *Lethenteron japonicum* from the Assabi river, Hokkaido, Japan // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1986. V. 37. № 1. P. 17–22.
- Ivanova-Berg M.M. Zur Biologie des Flußneunauges (*Lampetra fluviatilis* L.) // *Archiv für Hydrobiologie*. 1933. B. 25. Heft. 1. P. 22–37.
- Kan T.T., Bond C.E. Notes on the biology of the Miller Lake lamprey *Lampetra (Entosphenus) minima* // *Northwest Science*. 1981. V. 55. № 1. P. 70–74.
- Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 2007. 646 p.
- Kux Z. *Lampetra gracilis*, nový neparasitický druh mihule z východního Slovenska // *Čas. Mor. Mus.* 1965. V. 50. P. 293–298.

- Kux Z. Přispěvek k bionomii mihulovitych (Petromyzonidae) v potiske oblasti východního Slovenska // Čas. Mor. Mus. 1967. V. 52. P. 209–216.
- Lang N.J., Roe K.J., Renaud C.B. et al. Novel relationships among lampreys (Petromyzontiformes) revealed by a taxonomically comprehensive molecular data set // Amer. Fish. Soc. Symp. 2009. V. 72. P. 41–55.
- Lasne E., Sabatier M.-R., Evanno G. Communal spawning of brook and river lampreys (*Lampetra planeri* and *L. fluviatilis*) is common in the Oir River (France) // Ecol. Freshw. Fish. 2010. V. 19. P. 323–325.
- Lauterborn R. Das Laichen des Flussneunauges (*Lampetra fluviatilis* L.) in den Seitengewässern des Oberrheins // Zool. Anz. 1926. V. 68. № 5/6. P. 142–146.
- Li Y. Phylogeny of the lamprey genus *Lethenteron* Creaser and Hubbs 1922 and closely related genera using the mitochondrial cytochrome *b* gene and nuclear gene introns. A thesis submitted to the Faculty of Graduate Studies of The University of Manitoba in partial fulfillment of the requirements of the degree of Master of science. Manitoba: University of Manitoba, 2014. 228 p.
- Lorion C.M., Markle D.F., Reid S. et al. Redescription of the presumed-extinct Miller Lake lamprey, *Lampetra minima* // Copeia. 2000. № 4. P. 1019–1028.
- Makhrov A.A. Hybridization of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*S. trutta* L.) // Zoosystematica Rossica. 2008. V. 17. № 2. P. 129–143.
- Makhrov A.A., Kucheryavyy A.V., Savvaitova K.A. Review on parasitic and non-parasitic forms of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) in the Eurasian Arctic // J. Ichthyology. 2013. V. 53. № 11. P. 944–958.
- Malmqvist B. Breeding behaviour of brook lamprey *Lampetra planeri*: experiments on mate choice // Oikos. 1983. V. 41. P. 43–48.
- Manion P.J., Purvis H.A. Giant American brook lampreys, *Lampetra lamottei*, in the Upper Great Lakes // J. Fish. Res. Board Can. 1971. V. 28. P. 616–620.
- Mateus C.S., Almeida P.R., Quintella B.R. et al. MtDNA markers reveal the existence of allopatric evolutionary lineages in the threatened lampreys *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) in the Iberian glacial refugium // Cons. Genet. 2011. V. 12. P. 1061–1074.
- Mateus C.S., Alves M.J., Quintella B.R. et al. Three new cryptic species of the lamprey genus *Lampetra* Bonnatte, 1788 (Petromyzontiformes: Petromyzontidae) from the Iberian Peninsula // Contributions to Zoology. 2013a. V. 82. № 1. P. 37–53.
- Mateus C.S., Stange M., Berner D. et al. Strong genome-wide divergence between sympatric European river and brook lampreys // Curr. Biol. 2013b. V. 23. № 15. R649–R650.
- Moyle P.B., Yoshiyama R.M., Williams J.E. et al. Fish species of special concern in California. Second edition. Rancho Cordova: California Department of Fish and Game, 1995. 272 p.
- Naseka A.M., Diripasko O.A. A recent record of an anadromous lamprey (Agnatha: Petromyzontidae) from the Sea of Azov // Ichthyol. Explor. Freshwaters. 2008. V. 19. № 3. P. 283–287.
- Naseka A.M., Tuniyev S.B., Renaud C.B. *Lethenteron ninae*, a new nonparasitic lamprey species from the north-eastern Black Sea basin (Petromyzontiformes: Petromyzontidae) // Zootaxa. 2009. V. 2198. P. 16–26.
- Neave F.B., Mandrak N.E., Docker M.F. et al. An attempt to differentiate sympatric *Ichthyomyzon ammocoetes* using meristic, morphological, pigmentation, and gonad analyses // Can. J. Zool. 2007. V. 85. P. 549–560.
- Nursall J.R., Buchwald D. Life history and distribution of the Arctic lamprey (*Lethenteron japonicum* (Martens)) of Great Slave Lake, N.W.T. // Fisheries Research Board of Canada. Technical Report. 1972. № 304. 28 p.
- Okada K., Yamazaki Y., Yokobori S. et al. Repetitive sequences in the lamprey mitochondrial DNA control region and speciation of *Lethenteron* // Gene. 2010. V. 465. P. 45–52.
- Pereira A.M., Doadrio I., Robalo J.I., Almada V.C. Different stocks of brook lamprey in Spain and their origin from *Lampetra fluviatilis* at two distinct times and places // J. Fish Biology. 2014. V. 85. P. 1793–1798.
- Pereira A.M., Robalo J.I., Freyhof J. et al. Phylogeographical analysis reveal multiple conservation units in brook lampreys *Lampetra planeri* of Portuguese streams // J. Fish Biol. 2010. V. 77. P. 361–371.
- Piavis G.W., Howell J.H., Smith A.J. Experimental hybridization among five species of lampreys from the Great Lakes // Copeia. 1970. № 1. P. 29–37.
- Potter I.C., Robinson E.S. New development in vertebrate taxonomy. V. Cytotaxonomy of lampreys // Genetica. 1981. V. 56. P. 149–151.
- Renaud C.B. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. Rome: FAO, 2011. 109 p.
- Renaud C.B., Holčík J. *Lampetra* (*Eudontomyzon*) *gracilis*, a synonym of *Eudontomyzon danfordi* // Environ. Biol. Fishes. 1988. V. 23. № 1–2. P. 127–130.
- Richardson M.K., Admiraal J., Wright G.M. Developmental anatomy of lampreys // Biol. Rev. 2010. V. 85. P. 1–33.
- Roff D.A. The evolution of life histories. New York: Chapman & Hall, 1992. 535 p.
- Salewski V. Satellite species in lampreys: a worldwide trend for ecological speciation in sympatry? // J. Fish Biol. 2003. V. 63. P. 267–279.
- Schluter D. The ecology of adaptive radiation. New York: Oxford Univ. Press, 2000. 288 p.
- Schreiber A., Engelhorn R. Population genetics of a cyclostome species pair, river lamprey (*Lampetra fluviatilis* L.) and brook lamprey (*Lampetra planeri* Bloch) // J. Zool. Syst. Evol. Research. 1998. V. 36. P. 85–99.
- Silver M.R., Kawachi H., Nozaki M. et al. Cloning and analysis of the lamprey GnRH-III cDNA from eight species of lamprey representing the three families of Petromyzoniformes // General and Comparative Endocrinology. 2004. V. 139. P. 85–94.
- Spice E.K., Docker M.F. Reduced fecundity in non-parasitic lampreys may not be due to heterochronic shift in ovarian differentiation // Journal of Zoology. 2014. V. 294. P. 49–57.
- Stearns S.C. The evolution of life histories. Oxford/New York/Tokyo: Oxford University Press, 1992. 249 p.
- Suzuki A., Ikeda Yu., Nakayama K. et al. Chromosomes and Ag-NORs of three species of *Lampetra* (Petromyzontiformes) // Chromosome Science. 1999. V. 3. № 3. P. 150.

- Taylor E.B., Harris L.N., Spice E.K. et al. Microsatellite DNA analysis of parapatric lamprey (*Entosphenus* spp.) populations: implications for evolution, taxonomy, and conservation of a Canadian endemic // *Can. J. Zool.* 2012. V. 90. P. 291–303.
- Tuunainen P., Ikonen E., Auvinen H. Lampreys and lamprey fisheries in Finland // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 1980. V. 37. № 11. P. 1953–1973.
- Vladykov V.D., Kott E. A second nonparasitic species of *Entosphenus* Gill, 1862 (Petromyzonidae) from Klamath river system, California // *Can. J. Zool.* 1976. V. 54. P. 974–989.
- Vladykov V.D., Kott E. A new nonparasitic species of holarctic lamprey genus *Lethenteron* Creaser and Hubbs 1922 (Petromyzonidae) from Northwestern North America with notes on other species of the same genus // *Biological Papers of the University of Alaska.* 1978. № 19. 74 p.
- Vladykov V.D., Kott E. A new parasitic species of the holarctic lamprey genus *Entosphenus* Gill, 1862 (Petromyzonidae) from Klamath river, in California and Oregon // *Can. J. Zool.* 1979a. V. 57. P. 808–823.
- Vladykov V.D., Kott E. Satellite species among the holarctic lampreys (Petromyzonidae) // *Can. J. Zool.* 1979b. V. 57. № 4. P. 860–867.
- Vladykov V.D., Kott E. Description and key to metamorphosed specimens and ammocoetes of Petromyzonidae found in the Great Lakes region // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. V. 37. № 11. P. 1616–1625.
- Wajgel L. Die Zusammenziehung der zwei Arten von *Petromyzon* (*P. planeri* und *P. fluviatilis*) in Eine // *Verh. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien.* 1884. Band. 33. P. 311–319.
- Wallace R.L. Landlocked parasitic Pacific lamprey in Dworshak reservoir, Idaho // *Copeia.* 1978. № 3. P. 545–546.
- Ward R.D., McAndrew B.J., Wallis G.P. Enzyme variation in the brook lamprey *Lampetra planeri* (Bloch), a member of the vertebrate group Agnatha // *Genetica.* 1981. V. 55. P. 67–73.
- Weissenberg R. Flub- und Bachneunauge (*Lampetra fluviatilis* L. und *Lampetra planeri* Bloch), ein morphologisch-biologischer Vergleich // *Zool. Anz.* 1925. V. 63. P. 293–306.
- West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford University Press, Inc., 2003. 794 p.
- White M.M. Intraspecific phylogeography of the American Brook Lamprey, *Lethenteron appendix* (DeKay, 1842) // *Copeia.* 2014. № 3. P. 513–518.
- Wünstel A., Mellin A., Greven H. Zur fortpflanzungsbiologie des flußneunauges, *Lampetra fluviatilis* (L.), in de Dhünn, NRW // *Fischökologie.* 1996. V. 10. P. 11–46.
- Yamazaki Y., Goto A. Genetic structure and differentiation of four *Lethenteron* taxa from the Far East, deduced from allozyme analysis // *Environ. Biol. Fishes.* 1998. V. 52. P. 149–161.
- Yamazaki Y., Sugiyama H., Goto A. Mature dwarf males and females of the arctic lamprey, *Lethenteron japonicum* // *Ichthyological Research.* 1998. V. 45. № 4. P. 404–408.
- Yamazaki Y., Yokoyama R., Nagai T. et al. Formation of a fluvial non-parasitic population of *Lethenteron camtschaticum* as the first step in petromyzontid speciation // *J. Fish Biol.* 2011. V. 79. № 7. P. 2043–2059.
- Yamazaki Y., Yokoyama R., Nishida M. et al. Taxonomy and molecular phylogeny of *Lethenteron* lampreys in eastern Eurasia // *J. Fish Biol.* 2006. V. 68. Suppl. B. P. 251–269.
- Zanandrea G. Le Lamprede della Campania // *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli.* 1959a. V. 31. Fasc. 2. P. 15–24.
- Zanandrea G. Speciation among lampreys // *Nature (London).* 1959b. V. 184. P. 360.

Life Forms of Lampreys (Petromyzontidae) as a Manifestation of Intraspecific Diversity of Ontogenesis

A. A. Makhrov^a and I. Yu. Popov^b

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia

e-mail: makhrov12@mail.ru

^b St. Petersburg State University, 16 liniya VO 29, St. Petersburg, 199178 Russia

Received August 17, 2014; in final form, January 18, 2015

Some lamprey genera include the forms that have significantly different life cycles (the most well-known are the “anadromous” and “resident,” or the “parasitic” and “nonparasitic” forms). The analysis of data on the genetic characteristics of these forms shows that, in some cases, the nonparasitic lampreys independently derived from the parasitic ones in different aqueous systems. These data, together with the results of morphological analysis as well as data on the distribution, ecology, hybridization, and observations of joint spawning of parasitic and nonparasitic forms show that these forms belong to the same species (except the resident forms that were isolated long ago).

Keywords: ontogeny, lampreys, evolution, genetics, hybridization, species