

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

(ФГБОУ ВПО ИГУ)

Биолого-почвенный факультет

На правах рукописи

Лошакова Юлия Викторовна

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
МИНОГИ РОДА *LETHENTERON* БАССЕЙНА Р. АНГАРА**

03.02.08 – экология

диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель

доктор биологических наук

Е.А. Зилов

Иркутск

2018

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОТЗОР	7
1.1. Общий обзор семейства Petromyzontidae	7
1.2. Проблемы таксономии и морфологическая характеристика миноги рода <i>Lethenteron</i> бассейна р. Обь	9
1.3. Экологические особенности миноги рода <i>Lethenteron</i> бассейна р. Обь	11
Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ (БАССЕЙН Р, АНГАРА)	15
2.1. Географическое положение и рельеф	15
2.2. Геологическое строение	16
2.3. Климатические условия	17
2.4. Почвенно-растительный покров	19
2.5. Краткая физико-географическая характеристика притоков р. Чуна	20
Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	25
3.1. Установление видовой принадлежности и таксономического статуса	26
3.2. Экологические аспекты исследования	29
3.3. Статистический анализ и проверка результатов	29
3.4. Молекулярно-генетический анализ	30
3.5. Словарь основных используемых терминов и понятий	34
Глава 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	35
4.1. Морфологическая характеристика пескороек	35
4.2. Морфологическая характеристика и половой диморфизм производителей	38
4.3. Сравнительный морфологический анализ	43
Глава 5. ЭКОЛОГИЯ МИНОГИ РОДА <i>LETHENTERON</i> Р. ЧУКША	52
Глава 6. РЕЗУЛЬТАТЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА	57
ВЫВОДЫ	62
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	63

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность работы.** Несмотря на то, что миноги рода *Lethenteron* вероятно играют важную роль в экосистемах рек Восточной Сибири, полномасштабные исследования данных особей не проводились. Точно не определен таксономический статус миног, населяющих сибирские реки, их морфологические и биологические особенности, внутри- и межвидовые отношения, роль в экосистемах в целом. Причинами являются особенности онтогенеза и экологии этих организмов, которые большую часть времени ведут скрытый образ жизни. Их миграции в основном связаны с нерестом, проходящим в сжатые сроки, а после его завершения особи погибают. Поэтому наблюдения за миногами и сбор необходимого для исследований материала связан с большими трудностями, а эпизодические находки обычно объясняют их малой численностью. Сведения по биологии и экологии миног для ряда водоёмов обычно представляют компиляции опубликованных данных, не имеющих прямого отношения к характеризваемым местам обитания. Это приводит к неоправданному включению миног в списки животных, требующих особых мер охраны, и препятствуют их изучению (Книжин и др., 2012).

Впервые минога из рек Томь и Киргизка (бассейн Оби) описана В.П. Аникиным (1905) в ранге вида *Petromyzon kessleri*. Впоследствии Л.С. Берг (1911, 1948) рассматривал эту форму как подвид тихоокеанской миноги *Lampetra japonica kessleri* Anikin, 1905 (Берг, 1948). Впоследствии исследования морфологических признаков и экологии особей из р. Обь позволили А.Н. Полторыхиной сделать вывод о ее видовом ранге – *Lethenteron kessleri* (Полторыхина, 1971; Полторыхина, 1979). Сведения о миногах ангарского бассейна ограничиваются лишь упоминанием об их обитании в различных локациях (Мамонтов, 1977; Егоров, 1985; Панкратов, Панасенков, 2008).

Принято считать, что на Дальнем Востоке обитают паразитическая проходная минога *Lethenteron camtschaticum* и симпатрически произошедший от нее вид *L. reissneri*. Считали, что этот вид связан общностью происхождения с *L. japonicum*. Впоследствии *L. japonicum* был сведен в синонимию с *L. camtschaticum*, описание которого выполнено ранее. Кроме того, по данным ряда авторов дальневосточные водоемы населяет сибирская непаразитическая форма *L. kessleri* (Богущая, 2004), которую в настоящее время ряд авторов относят к одной группе с *L. camtschaticum* и *L. reissneri* (Zuckermandel, 1962; Yamazaki, 2006; Артамонова, 2011). В последние годы японские исследователи большое внимание уделяли изучению генетических характеристик жилых непаразитических миног (Zuckermandel, 1962; Yamazaki, 2006;). Изученные ими виды *L. kessleri* и *L. reissneri*, считавшиеся самостоятельными таксонами, обнаружили высокое генетическое сходство ядерного и митохондриального геномов, что послужило основанием их объединения в группу *L. reissneri* complex (Yamazaki, 2006). Изучение последовательностей гена COI мтДНК *L. reissneri* complex и *L. camtschaticum* также показало отсутствие у них различий, позволяющих считать их разными видами (Артамонова, Кучерявый, 2011). В настоящее время, существует мнение о том, что мелкие непаразитические формы следует рассматривать вместе с проходной тихоокеанской миногой в составе сложнокомплексного вида *L. camtschaticum* (Кучерявый, 2007; Артамонова, 2010; Артамонова, 2011).

Настоящая работа посвящена комплексному исследованию биологических и экологических особенностей миноги, населяющей реки бассейна Ангары и установлении ее таксономического статуса.

**Цель и задачи исследования.** Основной целью работы явилось определение видовой принадлежности миног из рек Ангарского бассейна (на примере популяции из реки Чукша).

Эта цель определила конкретные задачи работы:

1. Определение таксономического статуса и внутривидовой структуры миног, населяющих сибирские реки;
2. Изучение морфологических и молекулярно-генетических характеристик миног Ангарского бассейна;
3. Изучение жизненного цикла миног и биологических особенностей на разных стадиях развития;
4. Исследования влияния внешних (абиотических и антропогенных) факторов на формирование структуры популяции миног.

**Научная новизна.** Все результаты работы получены впервые. Определен таксономический статус миног, населяющих сибирские реки, изучена их внутривидовая структура, определены стадии жизненного цикла; изучена морфология и биологические особенности пескороек на разных стадиях развития и половозрелых особей. Определены сроки, продолжительность и особенности нерестового хода, нереста; плодовитость; установлены вторичные половые признаки. Изучены особенности размножения и нерестовое поведение. Предложена гипотеза, объясняющая влияние абиотических и антропогенных факторов на формирование популяции миног и их численность.

**Практическое значение работы.** Полученные результаты расширяют представление о структуре биоразнообразия рек Ангарского бассейна. Они могут быть использованы для построения картины формирования биологического разнообразия в Восточной Сибири; при разработке схем мониторинга сохранения биоразнообразия; в курсах лекций по зоологии позвоночных и ихтиологии для студентов университетов.

#### **Апробация работы**

**Публикации.** По материалам диссертации опубликованы 4 работы, из них 2 в отечественном рецензируемом журнале из списка ВАК.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю и глубокую благодарность своему первому научному руководителю – покойному д.б.н. Книжину И.Б., а также д.б.н. Зилову Е.А., к.б.н. Кучерявому А.В. (ИПЭЭ

РАН), к.б.н. Толмачевой Ю.П. и д.б.н. Поповской Г.И. (Лимнологический институт СО РАН) за ценные консультации, помощь в обработке материала и поддержку на всех этапах подготовки диссертационной работы.

Огромную благодарность автор выражает сотрудникам кафедры зоологии позвоночных и экологии и её заведующему Матвееву А.Н.

**Структура и объем диссертации.** Настоящая диссертационная работы изложена на 70 страницах машинописного текста, включает 10 таблиц и 19 рисунков. Список использованной литературы включает 88 ссылок, из них 39 на иностранных языках. Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав и выводов.

## Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

### 1.1. Общий обзор семейства *Petromyzontidae*

Объединяет животных, имеющих черепную коробку без обособленных челюстей. Хорда сохраняется в течение всей жизни. Скелет ныне живущих круглоротых (*Cyclostomata*) не окостеневающий. Жабры в виде мешков. Полукружных каналов внутреннего уха два.

Миноги (представители отряда *Petromyzotiformes*) – наиболее древние из известных черепных хордовых. Впервые их остатки найдены в отложениях палеозоя (около 280-360 млн. лет), имеющая широкое распространение в Северном и Южном Полушариях, исключая тропическую и субтропическую зоны (Hardisty, 1986; Hubbs, Potter, 1979). Северное и южное распространение современных миног ограничивается 20° изотермой (Hardisty, 1979). Единственным достоверным исключением из этого правила являются мексиканские парные виды *Tetrapleurodon spadiceus* и *T. gemini*, которые распространены южнее, чем все остальные миноги Северного полушария. Форма тела – змееобразная. Длина взрослых особей 9.6-100 см. Парных плавников нет, спинных 1-2. У самок перед нерестом развивается небольшой кожистый вырост – подобие анального плавника. Жаберных отверстий у современных по 7 с каждой стороны. Рот у постметаморфных особей в виде воронки с роговыми зубами, обрамлен кожистой бахромой. Глаза развиты только у особей претерпевших метаморфоз, у личинок скрыты под кожей. Кровеносная система замкнутая. Сердце двухкамерное. Развитие происходит с метаморфозом. Личинка – пескоройка, отличается от взрослой по ряду признаков: ротовое отверстие круглое, а хрящевые структуры, обрамляющие его, образуют близкое к квадратное или трапециевидной по форме предротовое отверстие, глаза прикрыты кожей, непарные плавники развиты существенно слабее, чем у взрослых (Никольский, 1956).

В настоящее время миноги являются предметом пристального внимания исследователей во всем мире. Изучению разных аспектов их систематики, биологии и физиологии посвящено множество работ, носящих часто дискуссионный характер. Среди этого многообразия достаточно условно можно выделить основные направления тесно связанные с проблемой видо- и формообразования в этой группе.

В настоящее время нет единого мнения о систематике миног. Однако большинство исследователей считают, что отряд *Petromyzontiformes* представлен 4 семействами - вымершим *Mayomyzontidae*, и нынеживущими в Северном полушарии миногами семейства *Petromyzontidae* и в Южном полушарии семействами *Geortidae* и *Mordaciidae* (Conlon et al., 2001; Gill, 2003). В целом отряде насчитывают 10 родов, включающих около 38-40 видов (Renaud, 1997; Gill et al., 2003; Nelson, 1994, 2006).

В настоящее время более распространена система, согласно которой в семействе *Petromyzontidae* существует 2 подсемейства – *Petromyzontinae* и *Lampetrinae* (Gill, 2003).

Среди видов миног различают так называемых паразитических, питающихся тканями рыб и непаразитических, совсем не питающихся во взрослом состоянии (Vladykov, Kott, 1979; Renaud, 1997).

Несмотря на разногласия в трактовке таксономического статуса миног, широко принято мнение о происхождении непаразитических миног от паразитических предков (Zanandrea, 1959; Hardisty, Potter, 1971; Vladykov, kott, 1979; Hardisty, 1986; Kott et al, 1988; Yamazaki et al., 2001; Youson, Sower, 2001).

Как правило, непаразитические виды имеют очень ограниченный ареал, часто симпатричный с паразитическими видами. Для них Владыков и Котт (Vladykov, Kott, 1976) предложили термин сателлитные (парные) виды.

По поводу происхождения парных, или сателлитных видов существуют разные мнения. Виа (Via, 2001), Шультер (Schulter, 2001), Залевски (Salewski, 2003) считают, что парные виды возникли симпатрически. Этому способствовали способности видов адаптироваться к различным условиям окружающей среды; естественный отбор непосредственно при выборе мест нереста и во время нереста; половой отбор; отбор, препятствующий возникновению гибридов; мультивариантный естественный отбор, включающий возможность использования разных ресурсов и мест обитания (Ereshefsky, 2001; Noor, 2002).

В России обитает 11 видов, из которых в бассейнах сибирских рек обитают 2 вида – тихоокеанская и туводная сибирская миноги. Их биология изучена крайне слабо. Роль этих рыбообразных в ихтиоценозах сибирских водоемов имеет определенное значение (Полторыхина, 1971, 1979).

## **1.2. Проблемы таксономии и морфологическая характеристика миноги рода *Lethenteron* бассейна р. Обь**

Сибирская минога, непроходная форма тихоокеанской миноги. Имеет сходные с проходной формой признаки строения зубного аппарата и количество туловищных миомеров. Отличается обособленным ареалом и морфо-экологическими параметрами (Берг, 1948; Майер, 1971).

При выделении Полторыхиной сибирской миноги в отдельный вид (*L. kessleri*) решающее значение имели такие морфологические признаки, как строение зубного аппарата, абсолютная индивидуальная плодовитость и особенности образа жизни: нижнегубные зубы хорошо развиты. Плодовитость низкая, икра крупная. Зубы во время икрометания тупые, а спинные плавники сближены. Отмечены вариации в признаках (озубление) у разных популяций. Кариотип неизвестен (Аннотированный..., 1998). Пластические признаки характеризуются значительными индивидуальными колебаниями и хорошо выраженным половым

диморфизмом. Основные различия между самцами и самками связаны с положением и размерами спинных плавников. У самцов они выше и находятся ближе к головному отделу. Рострум и голова у них длиннее, ротовой диск больше. Вероятно, это объясняется некоторыми различиями в поведении особей разных полов, а именно их локомоторной активности.

Во взрослом состоянии не питается, в связи с чем кишечник редуцирован.

Размеры взрослых особей варьируют от 150 до 260 мм, в среднем составляют 180–200 мм при массе около 10 г. Личинки (пескоройки) по внешнему строению очень сходны с личинками других видов. Они имеют удлиненно-цилиндрическое тело, подковообразный рот, усаженный разветвленными ворсинками, скрытые под кожей недоразвитые глаза (Савваитова, 2007). Личинки миноги верхнего Иртыша характеризуются следующими признаками: хвостовой плавник на дорсальной стороне имеет едва заметную выемку на расстоянии  $1/3$  от ануса, жаберные отверстия и жаберный канал слабо пигментированы, количество туловищных миомеров - 67-72 (Vladykov, 1967). Из установленных таксономических признаков стабильными являются количество туловищных миомеров. Другие признаки изменяются с возрастом.

Индексы пластических признаков пескороек характеризуются существенными колебаниями, что обусловлено размерно-возрастными изменениями. Сравнительный анализ трех генеративных групп показал, что с увеличением абсолютной длины, особенно на первых этапах постэмбрионального развития, соотношение отдельных частей тела изменяется. Из 19 исследованных признаков (в % длины тела), достоверные различия обнаружены по 10 индексам, из которых одни с ростом личинок увеличиваются, а другие, наоборот, уменьшаются. К увеличивающимся признакам относятся: длины тушки до 1 и 7-го жаберных отверстий, спинной части стебля хвостового плавника, а также анально-каудальное расстояние. К уменьшающимся признакам: длины

головы до 1 и 7-го жаберных отверстий, жаберного аппарата, ширина лба, антедорсальное и антеанальное расстояния, а также длина основания 1-го спинного плавника при сравнении личинок II и III размерных групп. У особей длиной тела менее 70–80 мм плавники дифференцированы слабо, в связи с чем их размеры не учитывались (Полторыхина, 1979).

Изменения пластических признаков объясняются тем, что скорость роста отдельных частей тела в течение всего периода развития миноги неодинакова. Как известно, головной отдел животного, связанный с расположением наиболее жизненно важных органов (нервная система, дыхательная, сосудистая), развивается быстрее и достигает своего оптимума значительно раньше других отделов. Интересные данные получены при сравнении антедорсального, антеанального и анально-каудального расстояний, определяющих положение плавников. У личинок сибирской миноги на разных этапах развития (I возрастная группа), анально-каудальное расстояние значительно меньше, чем у личинок II группы, в то время как при сравнении II и III размерных групп это различие заметно сглаживается, хотя и остается достоверным. Аналогичные изменения наблюдаются в отношении положения спинного плавника (антедорсальное расстояние), который у личинок младшего возраста находится ближе к хвостовому отделу. Изменение расположения спинных плавников на теле миноги с увеличением ее размеров может быть вызвано удлинением хвостового отдела (Аннотированный..., 1998).

Окраска личинок носит приспособительный характер, поэтому часто ее вариации связаны с изменениями условий внешней среды.

### **1.3. Экологические особенности миноги рода *Lethenteron* бассейна р. Обь**

Размножается в конце мая–начале июня. Для нереста поднимается в те же реки и протоки, где происходило эмбриональное развитие. Нерестовые миграции по характеру сходны с миграциями проходных миног, но

значительно короче по продолжительности. Икра откладывается в неглубоких речках и протоках с песчано-галечным грунтом и сравнительно быстрым течением. Для этого миноги строятся гнезда-ямки, обычно у выхода грунтовых вод или родников, обеспечивающих относительно постоянный кислородный и температурный режим, водообмен, что необходимо для развития эмбрионов. Строить гнездо начинает самец. Перед этим он выбирает место, иногда вступая в борьбу с другими самцами. К нему присоединяется 2-3 самки, образуя нерестовую «семью» для дальнейшей постройки гнезда. Перекладывая гальку присосками, они углубляют ямку. К некоторым семьям присоединяются еще один самец и самки. В основном «семьи» состоят из 3-4, реже 6-8 особей.

Икра в период размножения одинаковой зрелости, но самка мечет ее в несколько приемов. Икринки в гнезде распределяются отдельными порциями – «кладками». Каждую отложенную порцию самец закладывает галькой. После нереста миноги погибают. Перед этим они уходят в тихие глубокие места, часто заросшие растительностью. Эмбриональный период сибирской миноги длится около 10 дней. Через 10-12 дней после нереста в гнездах обнаруживаются мелкие прозрачные личинки длиной 3-5 мм, питающиеся за счет желтка. Вначале они неподвижны, затем течением сносятся вниз, где в более тихих, заиленных участках оседают на дно и зарываются в ил. Дрейф личинок продолжается 15-20 дней. К этому времени их длина увеличивается до 8-10 мм. Растут пескоройки медленно, достигая к концу первого лета всего 20-23 мм, а к началу метаморфоза 200-250 мм. В среднем за год их размеры увеличиваются на 30-40 мм. Интенсивный рост отмечается летом, а зимой он почти прекращается. Питаются личинки детритом и водорослями. Соотношение органических остатков и водорослей у них непостоянно и меняется в зависимости от возраста и сезона года. Самые мелкие кормятся мельчайшими

планктонными организмами. Пескоройки старших возрастных групп усваивают органические вещества из ила.

Продолжительность личиночного периода не менее 5–6 лет, после чего происходит метаморфоз. Его начало приходится на конец июля–начало августа, при температуре воды 16–18° С. Первые стадии протекают довольно быстро. Уже в начале августа встречались пескоройки с открытыми глазами и округлым ротовым отверстием. Дальнейшее их превращение во взрослую особь замедляется. Постепенно у пескороек исчезают личиночные ворсинки, а на их месте в виде бугорков появляются зачатки зубов. На краях ротового отверстия образуется оторочка из кожистых выростов, преназальная часть головы удлиняется, тело становится темным с легким серебристым оттенком, происходит формирование плавников. Изменяется внутреннее строение животного: передняя часть кишечника разделяется на два самостоятельных отдела – трубчатый пищевод и жаберный отдел, открывающиеся в ротовую полость. Из-за трансформации ротового и дыхательного аппаратов меняется и поведение ювенильных особей: они становятся активными и способны присасываться к предметам.

Последние стадии метаморфоза характеризуются дальнейшим обособлением и увеличением ротовой воронки, ростом и ороговением зубов. Превращение личинок миноги во взрослых особей полностью завершается к концу ноября. Впоследствии происходят укорачивание тела, сближение спинных плавников и сморщивание кожи. Эти изменения вызываются, , созреванием половых продуктов и голоданием в преднерестовый период. Взрослые миноги проводят зиму под валунами, подводными камнями, где обнаружить их очень трудно, поэтому о зимнем периоде их жизни сведения отсутствуют. Известно, что в это время они не питаются, их кишечник атрофируется и превращается к моменту нереста в тонкую нить.

В водоемах Сибири используется в пищу такими видами, как осетр, стерлядь, таймень, ленок, щука, окунь, налим.

Промыслового значения эта форма миноги не имеет. Пескоройки и, реже, взрослые особи используются рыбаками в качестве наживки для ловли промысловых рыб и корма домашней птицы (Полторыхина, 1971; Полторыхина, 1979; Савваитова, 2007).

## **Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ (БАССЕЙН Р. АНГАРЫ)**

### **2.1. Географическое положение и рельеф**

Бассейн реки Ангары занимает обширную территорию в южной части Средне-Сибирского плоскогорья, соприкасаясь на юге с Восточным Саяном, на юго-востоке с озером Байкал, востоке – Лено-Ангарском плато, севере – бассейном реки Нижней Тунгуски, западе – бассейном реки Енисея.

По характеру рельефа исследуемую территорию можно разделить на равнинную – северо-восточную и горную – юго-западную. Распределение горной и равнинной частей по бассейнам основных притоков р. Ангары следующее: р. Иркут - равнинная – 7%, горная – 93%; р. Китой – соответственно, 15 и 85%; р. Белая – 34 и 66%; р. Ока – 57 и 43% (Жокоева, 1981).

Северо-восточная часть региона характеризуется эрозионно-аккумулятивными формами рельефа с абсолютными отметками высот 500-700м. Широкая полоса таких форм рельефа расположена в низовьях Иркуты, Китоя, Белой, в среднем течении Оки, Ии и представлена Иркутско-Черемховской равниной.

К востоку от Иркутско-Черемховской равнины выделяется Ленно-Ангарское плато с относительно высокой поверхностью (отметки 700-750 м), расчлененной речными долинами.

Юго-западная часть исследуемой территории – горная, занята Восточным Саяном, состоящим из системы хребтов различной формы, разделенных глубокими тектоническими впадинами и ледниково-эрозионными долинами.

Такое расположение исследуемого бассейна (в двух различных по орографическим признакам частях) обуславливает неравномерное распределение элементов климата и условий подстилающей поверхности, что значительно усложняет изучение процессов формирования режима рек в горной и равнинной частях бассейна.

## **2.2. Геологическое строение**

Для геологического строения исследуемого бассейна, так же, как и для рельефа, характерно различие между северо-восточной и юго-западной частями территории. Северо-восточная – входит в состав Сибирской платформы, юго-западная – относится к Восточно-Саянской горноскладчатой области. Для первой характерны мощные толщи осадочных пород, в которых выделяются отложения кембрия, ордовика, юры и четвертичные образования. Для второй – наличие большого комплекса пород – от архейского до четвертичного возраста. Наиболее распространены метаморфические и изверженные породы архея и протерозоя.

Первые широко развиты в верхней части бассейнов рек Китой, Малой Белой, Урика, Оки и других рек. Они представлены разнообразными гнейсами, кристаллическими сланцами. Протерозойские образования распространены в бассейнах рек Ии, Большой Белой, Зимы, Малой Ирети и др.

Рыхлые третичные и четвертичные отложения развиты преимущественно по дну речных долин, особенно значительной мощности третичные осадки достигают в Тункинской долине.

Гидрогеологические условия водосборов рек Ангарского бассейна определяются их положением в пределах платформенного Ангаро-Ленского артезианского бассейна и складчатой Саяно-Байкальской гидрогеологической области (Щербакова, 1961).

Наибольшей водообильностью отличаются кембрийские карбонатные породы Присяянья. Карстовые воды этого района выходят на

дневную поверхность в виде источников, дающих начало водотокам и составляющих немалую долю в питании некоторых рек, например рек Большая Иреть, Тагна.

Большими запасами подземных вод обладают четвертичные отложения аллювия, слагающего долины рек Присаянья.

В пределах горной части исследуемой территории сильно развиты трещинные воды гранитов, гнейсов и других морфофизиологических и изверженных пород.

Отмечается высокая водоносность базальтов, обусловленная большой трещиноватостью, что обеспечивает фильтрацию атмосферных осадков на глубину.

Таким образом, базальты играют роль коллектора подземных вод, которые в местах разгрузки обуславливают особый вид ледово-термического режима рек, например, незамерзающие участки на реках Китой, Жом-Болоке, Оке.

### **2.3. Климатические условия**

Климатические условия исследуемого бассейна определяются, прежде всего, географическим положением, характером атмосферной циркуляции, особенностями рельефа и ярко выраженной закономерностью высотной поясности.

По схеме Алисова – Ангарский бассейн находится в двух климатических областях умеренного пояса: континентальной – лесной и горной, включая районы Алтая и Саян (Алисов, 1947; Алисов, 1956).

В основу выделения областей положены особенности радиационного режима и атмосферной циркуляции.

В зимнее время территория Ангарского бассейна находится под воздействием устойчивого сибирского антициклона, способствующего преобладанию низких температур в приземном слое при ясной и безветренной погоде.

Указанные обстоятельства благоприятствуют интенсивному излучению с поверхности бассейна и стеканию холодного воздуха в межгорные котловины, приводя к развитию температурных инверсий.

В весеннее время происходит разрушение антициклона, а в летнее развиваются циклонические процессы, для которых характерно увеличение облачности, скорости ветра, наличие дождей обложного характера. Осенний период, как и весенний, является переходным сезоном года.

В это время повышается атмосферное давление, понижается температура воздуха, меридиональное движение воздушных масс начинает преобладать над широтным.

Таков общий фон климатических условий исследуемого бассейна, особенностью которого является наличие на юго-востоке глубоководного водоема – озера Байкал. Влияние озера на климат окружающей территории особенно сильно проявляется в пределах Байкальской котловины.

Температурные условия на территории Ангарского бассейна неодинаковы. Это прежде всего определяется атлантическим влиянием (западная часть), высотой местности (Восточный Саян), широтной поясностью (северо-восточная часть) и частичным влиянием озера Байкал (юго-восток).

Атмосферные осадки, определяющие питание и водный режим рек, характеризуются неравномерным распределением по водосборной площади, особенно в течение года. На их распределение по территории существенное влияние оказывает рельеф. Основная масса осадков, приносимая воздушными потоками северо-западного направления, встречая на пути преграды в виде хребтов, оставляет большую часть влаги на наветренных склонах, предопределяя тем самым малую увлажненность внутренних межгорных районов, как, например, Окинское плоскогорье и Тункинская впадина.

#### 1.4. Почвенно-растительный покров

Почвенно-растительный покров в бассейне р.Ангары разнообразен и находится в тесной связи с климатическими и геологоорографическими условиями. По исследованиями К.П. Горшенина (Горшенин, 1955), в нижнем течении реки Ии распространены дерново-подзолистые почвы, сменяющиеся к югу лугово-черноземными на аллювиальных песчано-глинистых отложениях, хорошо размываемых талыми и дождевыми водами.

В пределах Тункинской впадины преобладают почвы на суглинках, супесях, песках. Механический состав этих почв создает благоприятные условия для их смыва и разрушения, что обеспечивает повышенную мутность в бассейне р. Иркута.

Исследуемая территория примерно на 75% общей площади водосборов покрыта лесными массивами. Степень залесенности неодинакова. В пределах северо-восточной равнинной части выделяется Балаганский лесостепной район (Херхеулидзе, 1959; Шароглазов, 1974). Лесостепи встречаются в Тункинской впадине и в долине верхнего течения р.Оки. В горных районах значительные участки заняты тундрой. В устьевых участках рр. Иркута, Китоя распространены заболоченные луга, которые аккумулируют воды весенних и особенно дождевых паводков.

Наибольшей водоудерживающей способностью обладают серые лесные и дерново-карбонатные почвы. В метровом слое легко-суглинистые и глинистые почвы удерживают 260 мм влаги, тяжело-суглинистые и глинистые 320-330 мм. Подзолистые и дерново-подзолистые почвы на рассматриваемой территории обладают слабо выраженным подзолообразовательным процессом, поэтому имеют сравнительно небольшую водоудерживающую способность. При глинистом и тяжело-суглинистом составе они способны удерживать 300 мм влаги, при легкосуглинистом – 260 мм и супесчаном 170 мм.

Почвы ангарского бассейна отличаются большой пестротой и своеобразием. В бассейнах рек Уды, Бирюсы, Ии распространены преимущественно глинистые и тяжело-суглинистые почвы.

Обильное выпадение осадков в летне-осенний период и относительно невысокое испарение с почвы приводят к образованию высоких запасов влаги и сильной цементации ее верхних слоев во время замерзания. В течении зимы происходит дальнейшее увеличение влаги за счет перераспределения и подтягивания ее из глубин к промерзающему слою. Весной во время снеготаяния на открытых луговых участках влагозапасы почти не изменяются.

В целом по увлажненности рассматриваемая территория относится к зоне достаточного увлажнения и только ее юго-восточная часть характеризуется недостаточным увлажнением.

### **1.5 Краткая физико-географическая характеристика притоков р. Чуна**

Исследования проводились в бассейне р. Чукша (Ангара-Енисей) в Чунском районе Иркутской области, расположенном в пределах Средне-сибирского плоскогорья с юга от  $55^{\circ}$  до  $58^{\circ}$  с. ш., с запада на восток от  $98^{\circ}$  до  $110^{\circ}$  в. д. На западе граничит с Тайшетским, на востоке с Усть-Илимским и Братским, а на юге с Нижнеудинским районами Иркутской области (рис. 1).

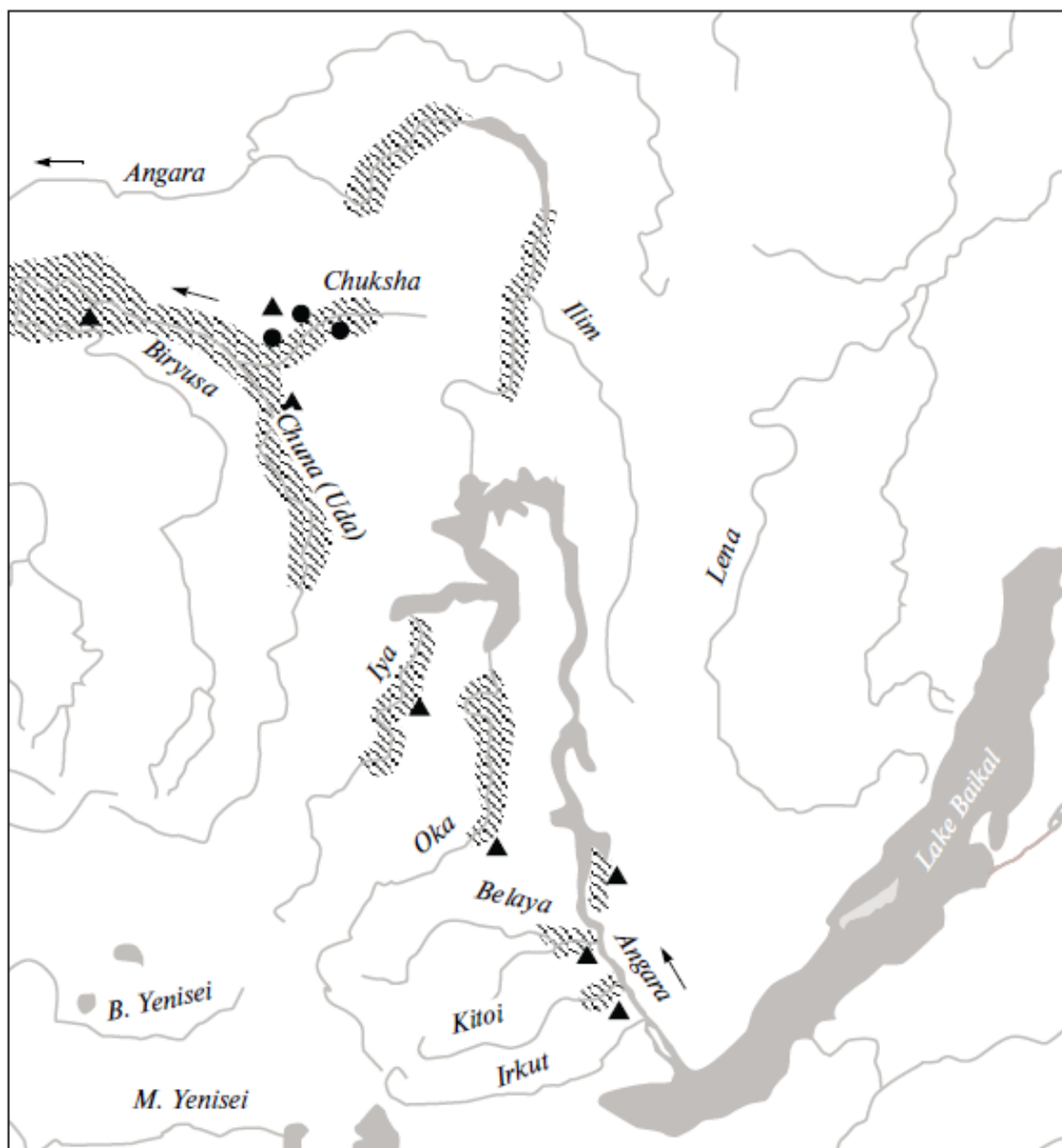


Рисунок 1. Карта-схема района исследования: (•) – места сбора материала, (▲) – места наблюдений, (\\) – участки, где, по наблюдениям и опросным сведениям, встречаются миноги, (→) – направление течения.

*Рельеф.* В пределах рассматриваемой территории располагается Чуно-Бирюсинское плато, Ковинская гряда и Мурская равнина. К Мурской впадине приурочена каменноугольная система из песчаников, алевролитов и углей. Основная часть территории представлена толщами ордовикских и силурийских пород. Ордовикские образования отличаются глинистым составом с преобладанием аргиллитов, алевролитов, мергелей. Нижнесилурийские отложения состоят из слабо

сцементированных песчаников, мергелей, доломитов, сверху прикрытых алевролитами и аргиллитами. На палеозойских толщах залегают озерно-континентальные осадки юрского возраста, состоящие из песчаников, аргиллитов, алевролитов и конгломератов. Изверженные породы трапповой формации пересекают территорию района с запада на восток и занимают площади в правобережной части Чуны. В центре района располагается невысокое (400-500 м), слабоволнистое Чуно-Бирюсинское плато, в песчано-глинистых породах сформировались широкие, пологие склоны и террасированные долины.

На междуречье р. Чуна и ее притока р. Модышева осадочные породы прорваны интрузиями траппов, которые придают рельефу холмисто-грядовой характер. К местам распространения траппов приурочена наивысшая отметка района г. Микчанда (624 м). Река Чуна, врезаясь в траппы, образует порог Ашимор. Ковинская гряда заходит южной окраиной на территорию района и состоит из ряда трапповых массивов, резко возвышающихся над окружающей поверхностью на 150 – 200 м. Абсолютные высоты на Мурской равнине составляют 300–400 м, наивысшая отметка г. Тыкша (450 м) находится в верховьях р. Камиш. Для равнины характерен слабо расчлененный (глубина вреза 50–100 м) эрозионно-денудационный рельеф с чертами дряхлости, об этом свидетельствуют спокойное течение рек, многочисленные меандры, старичные озера (Дальнее, Ближнее, Чикатей, Таличич), иловато-песчаные отложения, слагающие днище долины р. Мура. Ниже устья р. Камиша долина Муры расширяется до 25-30 км, поверхности террас сливаются с плоскими междуречьями, пойма и первая надпойменная терраса повсеместно заболочены.

Между устьями правых притоков Чукши и Модышева р. Чуна выработала в песчано-глинистых породах расширения и сформировала долину с хорошо развитыми террасовыми уровнями, прикрытыми аллювиальными супесями и делювиальными суглинками. Широкие (15–20

км) плоские междуречья, террасированные участки долин являются наиболее удобными для освоения.

Отличительной чертой Мурской равнины является высокая степень заболоченности. При проведении мелиоративных работ эти территории могут быть использованы под сельскохозяйственные угодья (Беркин, 1993).

*Климат.* Среднегодовая температура воздуха изменяется по территории от  $-1,8$  до  $-3,0^{\circ}$  С, понижаясь с юга на север. Аналогичное распределение имеют январские температуры ( $22,2-24,4^{\circ}$  С). Температуры июля по всем станциям близки ( $17,8-18,1^{\circ}$  С). Суммы активных температур воздуха имеют довольно высокие значения ( $1522-1613^{\circ}$ ), что свидетельствует о достаточной теплообеспеченности территорий, расположенных в речных долинах. На водораздельных пространствах эти показатели снижаются до  $1200^{\circ}$ . Продолжительность безморозного периода наиболее велика в долине р. Чуна (91–94 дня), где последний весенний и первый осенний заморозки приходятся, соответственно, в среднем на первую пятидневку июня и сентября.

Годовое количество осадков - 377-478 мм, причем наименьшее их количество выпадает в Червянке. 75–80% годовой суммы фиксируется в июле-августе, минимум в марте. Высота снежного покрова в центральной части района достигает 80 см, а в северной и южной частях 40–50 см. Многолетняя мерзлота мощностью до 15 м распространена в виде островов и линз в днищах падей, распадков, на заболоченных участках долин рек.

Оценивая условия увлажненности территории, следует отметить, что в целом район достаточно обеспечен влагой. Летние значения коэффициентов увлажнения составляют 0,61–0,74 (Беркин, 1993).

*Гидрологическая характеристика.* Наиболее крупной водной артерией района является р. Чуна (в пределах Чунского района составляет 247 км). Бассейн вытянут с юга на север, верхняя его часть гориста, река

порожистая, вдоль русла много отвесных скал. Значительные притоки следующие: Чукша, Андоча, Паренда, Барма, Модышева. Чуна, сливаясь с Бирюсой, образует реку Тасееву, впадающую в Ангару. Озёр на территории мало, они расположены преимущественно в поймах рек.

Болотные массивы распространены на юге (долина Уды, бассейны рек Чукша, Андоча) и севере (бассейн р. Мура) района. Площадь болот составляет 2,8% площади района.

Основные водные ресурсы сосредоточены в Чуне, которая является транзитной рекой района. Питание рек смешанное с преобладанием снегового. Распределение стока по сезонам крайне неравномерно. На теплый весенне–летний период приходится 87-88% годового стока, в то время как в холодный – 4-6%. Максимальные расходы и уровни воды наблюдаются в период дождевых паводков, а минимальные – зимой, когда реки переходят на подземное питание и часть водных ресурсов расходуется на ледо- и наледеобразование (Беркин, 1993).

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы для работы собирали в бассейне р. Ангара в 2009-2014 г. в весенне-осенний период. Отлов проводился бреднем и сачком, при этом основная масса миног была собрана без нанесения им ущерба, приемом «поймай-отпусти».

Объем материала для различных видов анализа составил более 700 экземпляров миноги (табл. 1). Более подробная характеристика материала содержится в главах работы.

Таблица 1. Характеристика и объем собранного материала

Вид анализа	Группа						
	Пескоройки (оба пола), генерация				Особи в период метаморфоза	Производители	
	I	II	III	IV		Самцы	Самки
Морфология	10	64	119	99	18	72	69
Возраст	10	64	119	99	18	72	69
Половой состав	-	-	115	99	-	72	69
Плодовитость	-	-	-	-	-	49	42
Питание	10	64	119	99	18	72	69
Соотношение полов на нерестилищах	-	-	-	-		184	160
Генетика	-	-	-	21	-	-	-
Материал, предоставленный С.Н. Сафроновым				24	-	30	30
Вид	Стадии, (экз.)					Всего, экз.	
	Личинки		Производители				
<i>Минога рода Lethenteron p. Чукуша</i>	292		344			636	
<i>L. reissneri</i> *	-		30			30	
<i>L. camtschaticum</i> *	IV, V (24)		30			63	

Примечание: \*видовая принадлежность определена С.Н. Сафроновым.

### 3.1. Установление видовой принадлежности и таксономического статуса

Пойманные миноги были подвергнуты биологическому и морфометрическому анализу по схеме, представленной в работе Кучерявого с соавторами (2007) с некоторыми изменениями (рис. 2).

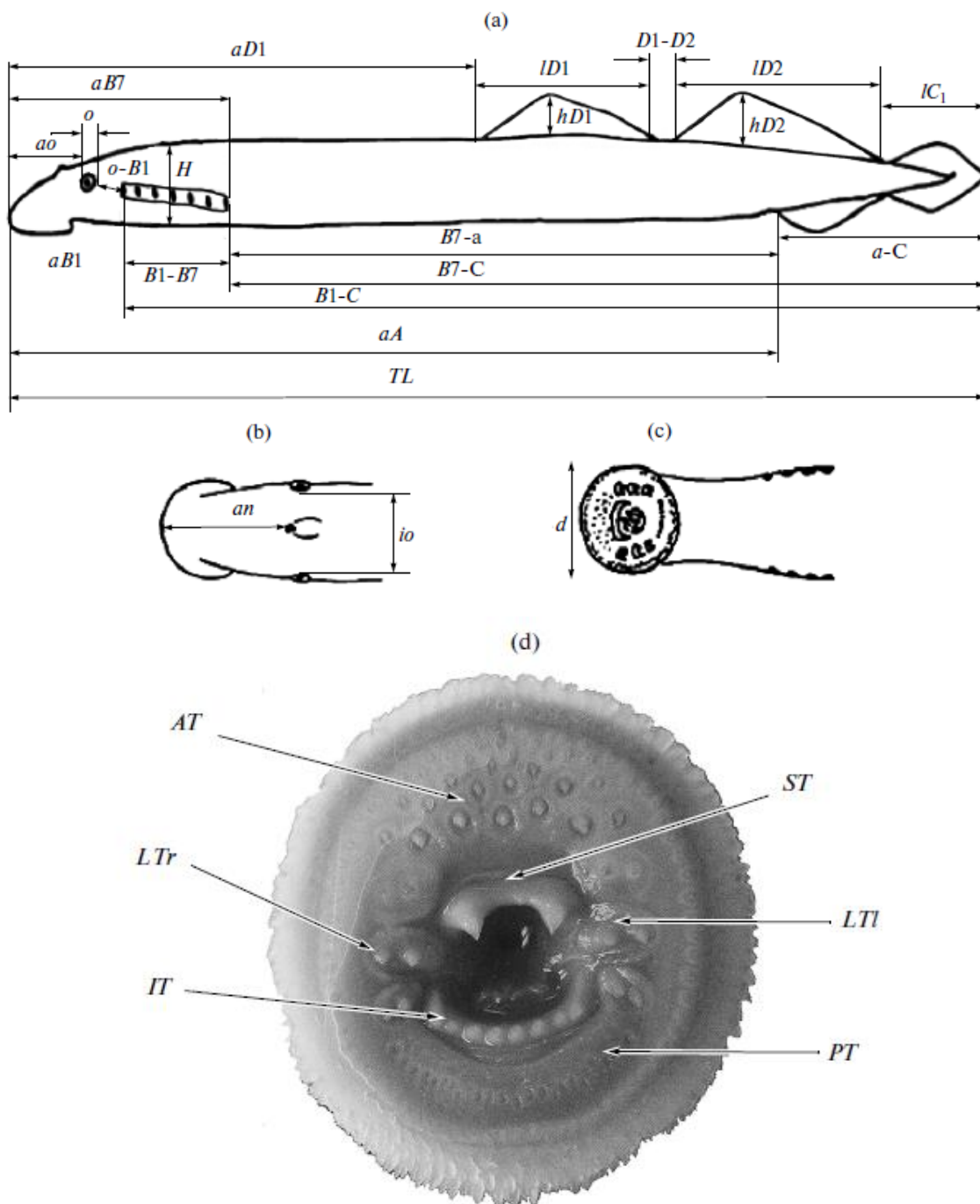


Рисунок 2. Схема морфометрических измерений миноги рода *Lethenteron*: а – общий вид сбоку; б – голова, вид сверху; с – голова, вид снизу; д – ротовая воронка (фото автора). Обозначения в тексте.

Анализ проводился на особях, фиксированных в 4%-ном растворе формальдегида. Были изучены 24 пластических и 8 меристических признаков.

В тексте и таблицах приняты следующие условные обозначения: *TL* – абсолютная длина тела, *H* – высота тела между 3-м и 4-м жаберным отверстием, *aB1* – расстояние от конца рыла до 1-го жаберного отверстия, *ao* – длина рыла, *B1-B7* – длина жаберного аппарата, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *o-B1* – расстояние от заднего края глаза до 1-го жаберного отверстия, *d* – диаметр ротового диска, *aB7* – длина головы с жаберным аппаратом, *B1-C* – расстояние от 1-го жаберного отверстия до конца тела, *B7-C* – расстояние от 7-го жаберного отверстия до конца тела, *io* – ширина лба, *an* – расстояние от конца рыла до носового отверстия, *aD* – антедорсальное расстояние, *aA* – антеанальное расстояние, *D1-D2* – промежуток между 1-м и 2-м спинными плавниками, *lD1*, *lD2* – длина основания 1-го и 2-го спинного плавника, *hD1*, *hD2* – наибольшая высота 1-го и 2-го спинного плавника, *ll* – длина спинной части хвостового плавника, *a-C* – расстояние от анального отверстия до конца тела, *B7-a* – расстояние от последнего жаберного отверстия до анального отверстия, *o-B1* – промежуток между глазом и 1-м жаберным отверстием; зубы: *AT* – anteriоральные, *PT* – posteriоральные, *LTr*, *LPl* – латеральные правые и левые, *ST* – supraоральные (верхнечелюстные), *PT* – posteriоральные, *IT* – infraоральные (нижнечелюстные), *MG* – маргинальны (концевые).

Для сравнительного морфологического анализа дополнительно использованы выборки двух видов миног (личинки и производители) *Lethenteron reissneri* - дальневосточная ручьевая минога (р. Пугачевка, р. Большой Гаромай) и *L. camtschaticum* - тихоокеанская минога (р. Ольховатка, р. Ясынге, р. Нитуй) из внутренних водоемов о. Сахалин, предоставленные проф. С.Н. Сафроновым (Юж.-Сахалинский государственный университет).

Отлов производителей и их личинок проводился в среднем и нижнем течении реки, что позволило определить радиусы индивидуальной активности, расселение особей, репродуктивные территории и ареалы изучаемых популяций.

*При сборе материала с изъятием* делалась фотография большинства особей с указанием идентификационного номера. Далее проводили измерения длины (TL) и массы (m) тела. Для дальнейшей обработки в лабораторных условиях материал фиксировали. У взрослых особей определяли пол, плодовитость у самок и степень редукции кишечной трубки. Индивидуальную абсолютную плодовитость определяли счётно-весовым методом: число ооцитов в пробе (0,2 – 0,3 г) пересчитывали на массу гонад. У личинок измеряли степень наполнения кишечной трубки.

В случаях, когда миноги отлавливались по принципу «поймай-отпусти» (без умерщвления), делались фотографии особей (в стеклянной таре или пластиковом пакете), с этикеткой. Измерялась их длина (TL), масса (m), у производителей определялся пол.

Морфометрический анализ личинок проводили по той же схеме, что и производителей. Особое внимание обращали на меристические признаки, так как эти структуры менее подвержены влиянию факторов среды (гидродинамические условия, обеспеченность пищей, температурный режим и др.). Измерения проводились штангенциркулем, с точностью до 0,5 мм. Взвешивание миног проводили на весах.

У взрослых особей пол определяли по внешним признакам: уrogenитальной папиллы у самцов и анального плавника (киля) у самок (рис. 3), у личинок – после вскрытия.



Рисунок 3. Внешние половые различия самцов (А) и самок (В) миноги рода *Lethenteron* бассейна р. Ангара.

Возраст взрослых миног определяли по петерсеновским кривым (Абакумов, 1964; Морозова, 1956; Чугунова, 1959; Barker et al., 1997; Beamish, Potter, 1975; Meeuwig, Bayer, 2005; Purvis, 1970; Tsuneki, Ouji, 1984).

### 3.2. Экологические аспекты исследования

Нерест и нерестовое поведение изучались комплексно с применением непосредственных наблюдений и фото- и видеоаппаратуры.

### 3.3. Статистический анализ и проверка результатов

Статистическая обработка данных проводилась стандартными методами одномерного анализа (Лакин, 1990). Для каждого ряда данных вычислялось среднее арифметическое значение, квадратичное отклонение, ошибка средней. Значимость различий в средних величинах между разными группировками оценивалась при помощи критерия Стьюдента ( $t_{st}$ ), принимая  $p \leq 0.001$ , и коэффициенту  $CD$  Майра (Плохинский, 1970; Майер, 1971). Статистическая обработка и сравнение выборок выполнены с использованием пакетов программ Statistica 5.5A и SPSS 8.0 (Боровиков, 1998). Многомерный анализ морфометрических признаков проводили методом главных компонент (РСА) по вариационно-ковариационной матрице.

### 3.4. Молекулярно-генетический анализ

Молекулярно-генетический анализ выполнен в лаборатории геносистематики Лимнологического института СО РАН под руководством д.б.н., проф. Д. Ю. Щербакова и ведущего инженера Т. А. Пудовкиной.

#### *Экстракции ДНК.*

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) может быть экстрагирована из любого типа тканей и клеток, содержащих ядра. Этапы выделения ДНК включают быстрый лизис клеток, удаления с помощью центрифугирования фрагментов клеточных органелл и мембран, ферментативное разрушение белков и их экстрагирование из раствора с помощью фенола и хлороформа, концентрирование молекул ДНК путем приципитации в этаноле. ДНК экстрагировали по модифицированному методу Дойла и Диксона (Doyle, Dickson, 1987) или методу Соколова (Соколов, 2000).

1. Фиксированный спиртом образец отмывали дистиллированной водой 3 раза по 20 минут.
2. Кусочек спинного плавника или мышечной ткани заливали 100-500 мкл (в зависимости от размера образца) лизирующего раствора (100mM Трис HCl – 1 мл, 1,4M NaCl – 8,19 (на 100 мл), 0,5 ЭДТА – 8 мл, СТАВ – 2 г) и гомогенизировали.
3. Прогревали в водяном термостате при температуре 60° С два часа, периодически встряхивая.
4. Затем добавляли 100-500 мкл хлороформа и 40 минут встряхивали на шейкере.
5. Центрифугировали 10 минут. Отбирали аккуратно верхнюю фазу, добавляли к ней равный объем изопропанола или этилового спирта и оставляли при -20° С на час.
6. Центрифугировали 5-10 минут и отбирали надосадочную жидкость. ДНК выпадает в осадок.

7. Промывали ДНК четыре раза 70% этанолом и подсушивали 20-30 минут при температуре 37° С.
8. После того как ДНК подсохнет, добавляли 50-100 мкл дистиллированной воды (в зависимости от количества ДНК) и растворяли в термостате при температуре 37° С.

#### Амплификация ДНК.

Метод ПЦР (полимеразная цепная реакция), или специфической амплификации ДНК, предложенный в 1985 году американским исследователем К. Маллисом (Mullis, 1986), позволяет избирательно синтезировать *in vitro* относительно небольшие участки ДНК, длиной от нескольких сотен пар нуклеотидов, используя в качестве матрицы любые образцы ДНК, содержащие амплифицируемую последовательность (рис. 4).

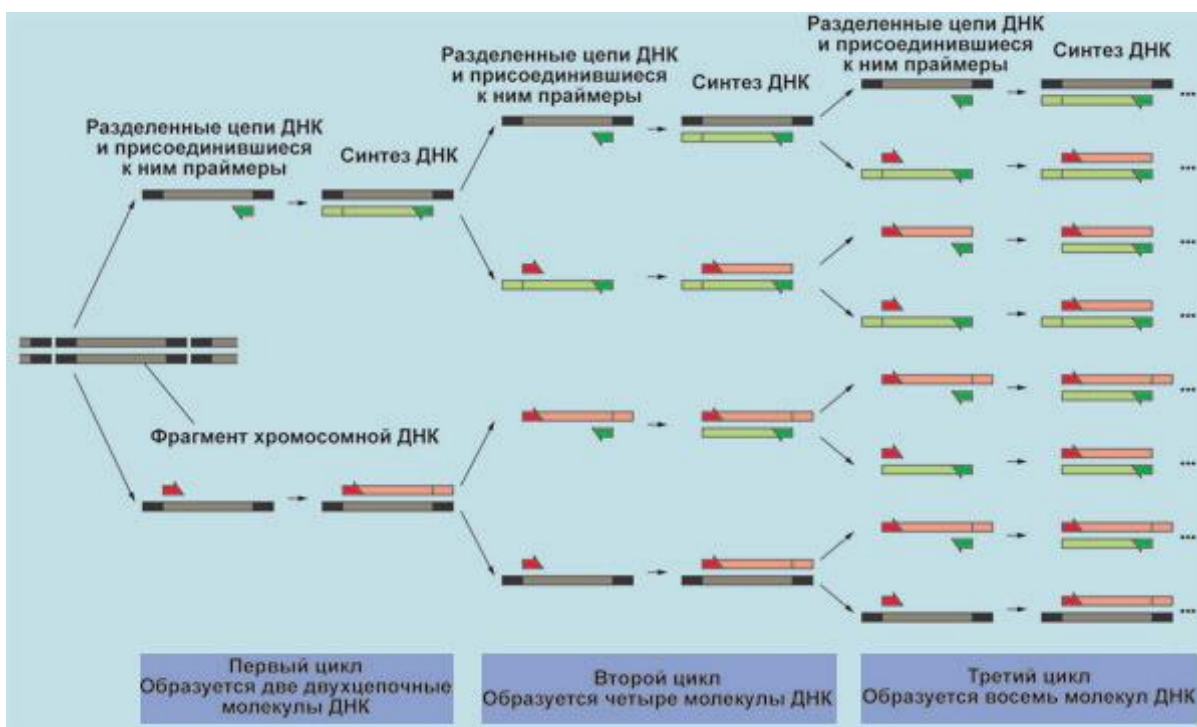


Рис.4. Схема этапов ПЦР.

Амплификацию фрагмента гена COI (ген, кодирующий первую субъединицу митохондриальной цитохром-с-оксидазы) производили

методом ПЦР с использованием пары праймеров, фланкирующих фрагмент ДНК размером 1120 п.н. и имеющих следующую структуру:

LmpL6860 (5'-GGCTTTGGCAACTGACTTGTACC-3')

LmpH7933 (5'-CATGTAGTGTATGCATCAGGGTARTC-3')

Параметры при 35 циклах амплификации были следующими: денатурация ДНК при 94° С – 30 с, отжиг праймеров при 50-55° С – 30 с, элонгация нуклеотидной цепи при 72° С – 60 с (Yamazaki, 2003,2006).

ПЦР-продукты анализировали с помощью электрофореза в 1% агарозном геле. Полосу ожидаемого размера вырезали и очистку ПЦР-продукта проводили методом вымораживания из агарозы (Maniatis, 1982).

*Электрофорез в агарозном геле.* Стандартный метод, используемый для разделения, идентификации и очистки фрагментов ДНК, которые не могут быть разделены другими способами, например центрифугированием в градиенте плотности. Кроме того, при разделении в геле прямо следят за положением ДНК, так как полосы ДНК в геле можно окрашивать флуоресцирующим и интеркалирующим в ДНК красителем – бромистым этидием в низкой концентрации. Бромистый этидий позволяет обнаружить как двунитевые участки нуклеиновых кислот (внедряется между плоскостями соседних пар оснований), так и однонитевые (за счет связывания и концентрация красителя в результате его электростатического взаимодействия с остатками фосфорной кислоты). Просматривая прокрашенный гель в ультрафиолетовом свете, можно заметить 1 нг ДНК.

Выбор концентрации агарозы, то есть пористости геля, диктуется размерами фракционируемых молекул. Оптимальной концентрацией для проверки высокомолекулярной выделенной ДНК является 0,4–0,5%, а для контроля ПЦР продукта – 1% раствор агарозы (Ли, 1978). Фотографии производятся в проходящем или отраженном УФ-свете (Maniatis, 1982) (рис.5).

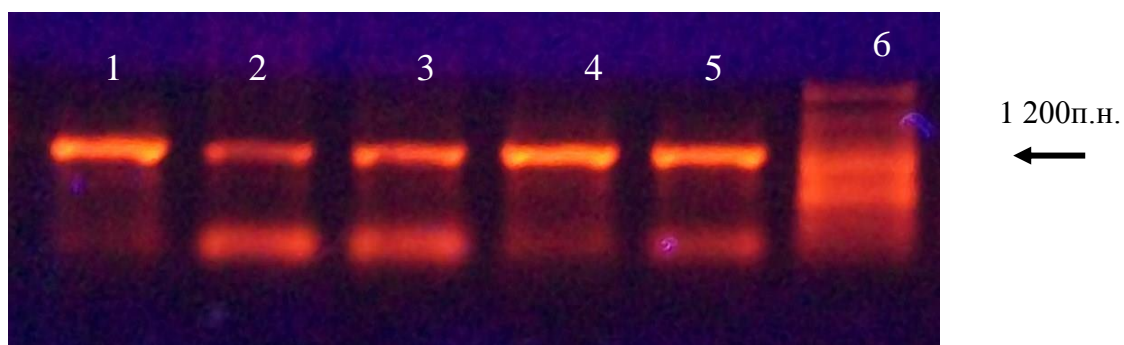


Рис. 5. Фрагмент агарозного геля. 1-5 – ПЦР-продукт участка гена COI около 1200 п.н. длиной, 6 – маркер молекулярного веса (400-1400 п.н.).

*Определение нуклеотидной последовательности.* Прямое секвенирование двухцепочечных продуктов амплификации проводили в Новосибирске в межинститутском центре секвенирования ДНК (<http://sequest.niboch.nsc.ru>). Длина прочитанного фрагмента гена COI мтДНК всех образцов составляет 1015 п.н. Для всех исследованных нуклеотидных последовательностей установлена единая рамка считывания и проведена проверка на отсутствие стоп-кодонов.

Данные представляются в виде буквенной записи и в виде электрофореграммы, где каждый пик соответствует определенному основанию (рис. 6).

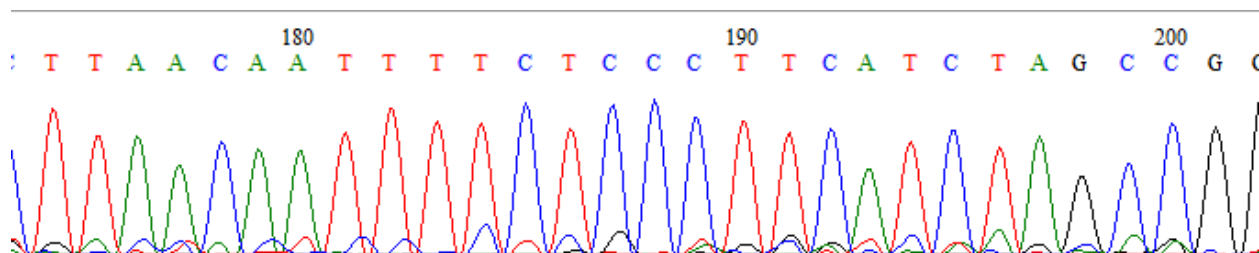


Рис. 6. Фрагмент Trace-файла нуклеотидной последовательности COI, полученный на автоматическом секвенаторе CEQ 8800 (Beckman Coulter Inc.).

По «качеству» пиков и виду электрофореграммы можно сделать вывод о представительности полученной первичной структуры исследуемого образца и возможной гетерогенности исходной матрицы т.д.

*Выравнивание нуклеотидных последовательностей.*

Выравнивание нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI проводилось с помощью программы BioEdit (Hall, 1999).

### **3.5. Словарь основных используемых терминов и понятий**

Жизненный цикл – цикл всех фаз развития от зиготы до смерти.

Пескоройка –

Метаморфоз –

Генерация –

Меристические признаки –

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

мтДНК – митохондриальная ДНК

п.н. – пар нуклеотидов

ПЦР – полимеразная цепная реакция

COI – ген, кодирующий первую субъединицу митохондриальной цитохром-с-оксидазы

## ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 4.1 Морфологическая характеристика пескороек

Пескоройки – самая многочисленная генерация миног, которые находятся в предметаморфном состоянии или в фазе метаморфоза. Стадия личинки – самая длительная в жизни миног (рис.7а).



Рисунок 7. Минога рода *Lethenteron* бассейна р. Ангара: а – пескоройка, TL 126 мм; б – пескоройка на стадии метаморфоза, TL 171 мм; в – половозрелый самец, TL 169 мм; г – половозрелая самка, TL 152 мм.

По нашим данным, продолжительность стадии пескоройки в притоках Ангарского бассейна составляет около 4 лет. Средние значения длины и массы тела личинок первого года жизни (I генерация) варьирует обычно в пределах 9,4-42 мм (в среднем 24,4 мм, 0, 36г). II генерации

составляют 57,1 мм и 0,44 г, III – 132,7 мм и 3,31 г, IV – 173,2 мм и 7,57 г; средние размеры личинок в стадии метаморфоза (170,9 мм, 7,25 г) (таб.2) (рис.8).

Таблица 2. Размерно-возрастная характеристика личинок миноги рода *Lethenteron* р.Чукша

Генерация (количество особей в выборке)	I генерация (n=35)	II генерация (n=74)	III генерация (n=82)	IV генерация (n=96)	Личинки в стадии метаморфоза (n=5)
TL, мм	$\frac{9,4-42}{24,4\pm 14,4}$	$\frac{32,2-71,2}{57,1\pm 13,4}$	$\frac{68-162,2}{132,7\pm 12,5}$	$\frac{154-181}{173,2\pm 8,8}$	$\frac{169-172,2}{170,9\pm 3,1}$

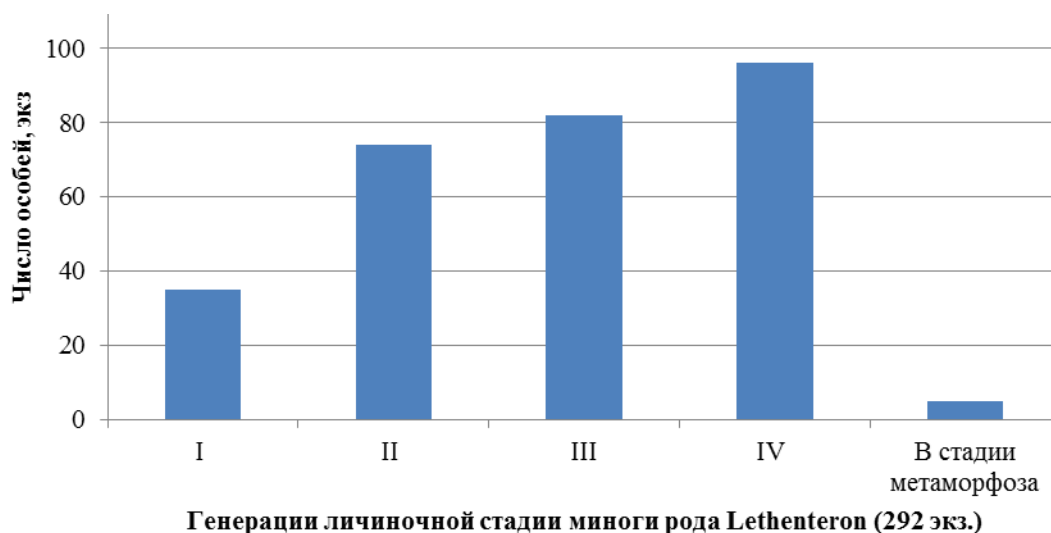


Рис. 8. Размерный состав выборки личинок миноги рода *Lethenteron*

Определение пола у пескороек возможно при достижении ими длины тела не менее 84 мм, что указывает на начало половой дифференциации (2-3 год жизни). Соотношение полов в разных генерациях изменяется.

Окраска личинок варьирует от почти прозрачной (личинки 1-го года жизни, покинувшие гнезда и совершающие первичное расселение) до оливково-бурой (у личинок II – IV генераций) (рис 9).



Рисунок 9. Пример окраски личинки III генерации (а) и личинки в процессе метаморфоза (b).

Рот пескороек прикрыт сверху непарное подковообразной губой (визуально рот в виде треугольной щели), роговые зубы отсутствуют. Жаберный отдел кишечника сильно расширен, в нем четко видны 7 пар жаберных мешков, открывающихся наружу по бокам жаберными отверстиями, каждое из которых пигментировано по кругу. 1 спинной плавник не выражен, глаза малозаметные, покрыты кожистой пленкой (рис. 7а, 9а). Среди личинок, собранных в июне, обнаружены 5 особей, не завершившие метаморфоз. У них имелись открытые глаза, округлые жаберные отверстия (рис. 7b, 9b). Тем не менее их предротовое отверстие трапецевидной формы, что характерно для личиночной стадии. Серебристая окраска тела, как у смолтов тихоокеанской миноги (Кучерявый, 2007), хорошо выделяла этих особей среди других пескороек.

Вероятнее, некоторые личинки завершают метаморфоз позднее большинства особей, которые к началу лета окончательно созревают, либо переходят к этой стадии развития ранней весной. Меристические признаки пескороек и взрослых особей, а именно количество туловищных миомеров, не различается по генерациям и составляют 66-77, чаще 70 сегментов.

#### **4.2 Морфологическая характеристика и половой диморфизм производителей**

Тело угребобразной формы, круглое в области жаберных мешков, сжатое в дорзовентральном положении в хвостовом отделе. Спинных плавника 2, светлые с желтоватым оттенком, расположены ближе к хвостовому отделу. У половозрелых особей, в отличие от личинок, их основания соприкасаются. Окраска по бокам тела варьирует от светло-коричневой до оливковой. Основной тон хвостового плавника тёмный. Спина более темная, по сравнению с брюхом и боками (рис.9).



Рисунок 9. Особенности внешнего вида самца миноги рода *Lethenteron* р. Чукша

Производители имеют TL 135-182 мм, массу – 6,0 – 8,2 г. Длина тела самцов варьирует в пределах 141-182 мм ( в среднем 161,5 мм), самок – 135-177 мм (153,4 мм). Масса самцов и самок составляет соответственно

6,3-8,2 (в среднем 7,5) г и 6,0-7,7 (6,5) г. Средние размеры тела самок и самцов меньше, чем у личинок (таб.3). Это связано с особенностями метаморфоза, которые ведут к укорочению тела.

Зубы всегда тупые, имеющие желтоватый оттенок. На верхнегубной пластинке (AT) 18-26 зубов, на верхнечелюстной (ST) – 2 (1+1). Формула зубов на нижнечелюстной пластинке (IT): 2+ (4-5) +2 (средних зубов 4, реже 5), нижнегубных (PT) – 18-26. Латеральные левые и правые (LTr, LTl) имеют по три двухвершинных зуба с каждой стороны (рис.11). Зубная формула соответствует формуле, определенной для сибирской миноги из р. Обь (Полторыхина, 1974). Миомеров, как уже было сказано выше, 66-77.

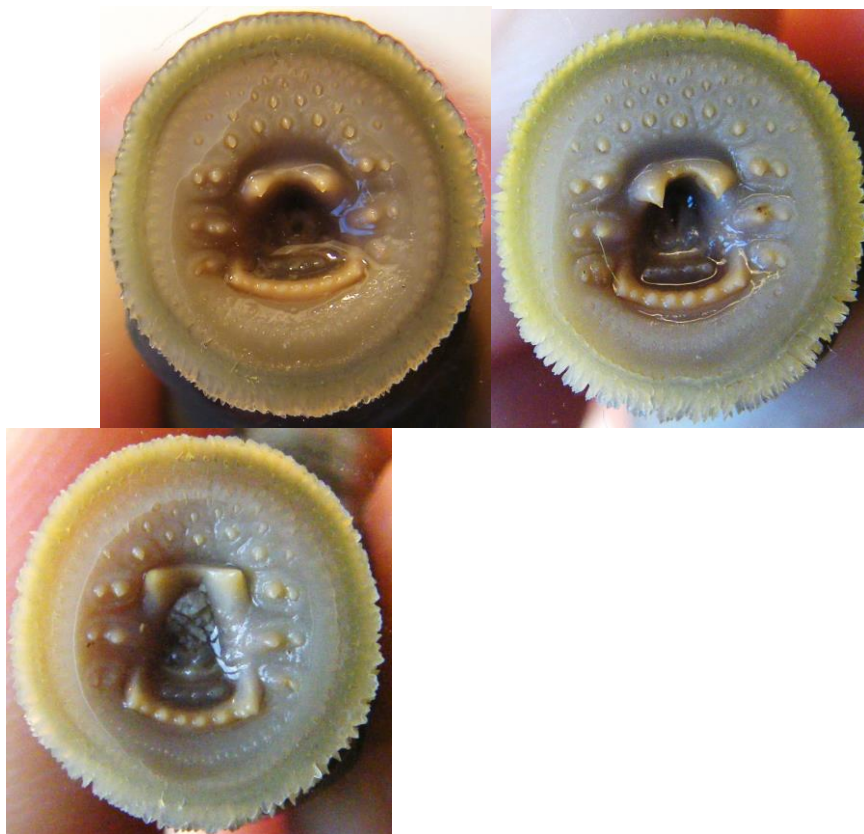


Рисунок 11. Ротовые воронки миног р. Чукша

Таблица 3. Пластические признаки миноги бассейна р. Ангара

Признак	Пескоройки ( <i>n</i> = 292)	Самцы ( <i>n</i> = 204)	Самки ( <i>n</i> = 140)	<i>t</i> <sub>st</sub> /CD
<i>ab</i> , мм	<u>34,5–191,0</u> 139,4±6,9	<u>141–182</u> 161,5±1,38	<u>135–177</u> 153,4±1,71	-
Масса, г	<u>0,1–9,5</u> 3,87±0,57	<u>6,3–8,2</u> 7,5±0,21	<u>6,0–7,7</u> 6,5±0,17	-
В % длины <i>ab</i>				
<i>dc</i>	<u>4,5–9,8</u> 5,87±0,16; 1,1	<u>5,1–6,4</u> 5,8±0,04; 0,28	<u>4,5–6,9</u> 5,3±0,09; 0,49	4,8*/0,64
<i>ae</i>	<u>5,3–10,1</u> 6,96±0,17; 1,2	<u>1,1–13,9</u> 12,0±0,28; 1,86	<u>10,6–12,4</u> 11,8±0,08; 0,41	0,7/0,08
<i>ag</i>	-	<u>6,9–9,3</u> 7,7±0,07; 0,44	<u>6,5–8,1</u> 7,3±0,08; 0,40	4,3*/0,52
<i>ej</i>	<u>9,6–21,8</u> 12,6±0,35; 2,44	<u>7,3–10,7</u> 9,9±0,08; 0,53	<u>9,5–10,7</u> 10,1±0,06; 0,33	1,9/0,23
<i>gh</i>	-	<u>1,7–2,8</u> 2,5±0,03; 0,19	<u>2,0–2,8</u> 2,4±0,04; 0,20	2,2/0,27
<i>he</i>	-	<u>2,0–2,9</u> 2,4±0,03; 0,20	<u>2,1–3,0</u> 2,5±0,04; 0,20	1,6/0,19
<i>it</i>	-	<u>4,3–6,2</u> 5,0±0,06; 0,39	<u>4,1–6,1</u> 4,6±0,07; 0,36	3,9*/0,47
<i>aj</i>	<u>15,9–29,3</u> 19,21±0,45; 3,13	<u>20,9–23,4</u> 21,9±0,10; 0,64	<u>20,3–22,7</u> 21,7±0,10; 0,53	1,5/0,18
<i>eb</i>	-	<u>86,9–91,5</u> 88,3±0,13; 0,86	<u>86,5–91,5</u> 88,6±0,17; 0,88	1,5/0,18
<i>jb</i>	-	<u>76,5–81,4</u> 78,2±0,14; 0,96	<u>73,5–80,2</u> 78,1±0,29; 1,48	0,3/0,04
<i>g'g''</i>	-	<u>3,3–4,5</u> 4,06±0,04; 0,27	<u>3,5–4,5</u> 3,9±0,05; 0,25	2,1/0,25
<i>a.ng</i>	<u>1,5–5</u> 2,43±0,1; 0,73	<u>5,9–7,8</u> 6,9±0,06; 0,41	<u>5,6–7,0</u> 6,3±0,07; 0,37	6,6*/0,80
<i>ak</i>	-	<u>46,8–51,2</u> 48,4±0,15; 0,97	<u>47,6–53,3</u> 50,9±0,22; 1,12	9,5*/1,18*
<i>al</i>	<u>69,5–79,4</u> 72,83±0,37; 2,59	<u>68,4–72,1</u> 70,0±0,14; 0,95	<u>69,9–75,9</u> 73,2±0,26; 1,33	10,8*/1,40
<i>mn</i>	<u>1,5–5,3</u> 3,07±0,2; 0,82	-	-	-
<i>km</i>	<u>0–15</u> 11,14±1,19; 5,46	<u>12,2–16,8</u> 15,2±0,12; 0,80	<u>12,8–15,7</u> 14,5±0,14; 0,72	3,8*/0,47
<i>op</i>	<u>0–1,2</u> 0,49±0,08; 0,34	<u>1,8–2,8</u> 2,3±0,03; 0,21	<u>1,7–2,4</u> 2,0±0,04; 0,19	6,0*/0,72
<i>nq</i>	<u>16,2–24,7</u> 21,15±0,35; 1,86	<u>22,3–25,9</u> 24,6±0,11; 0,71	<u>21,4–25,7</u> 23,6±0,19; 0,98	4,6*/0,59
<i>rs</i>	<u>0,5–2,5</u> 1,29±0,1; 0,42	<u>3,3–4,9</u> 4,1±0,05; 0,33	<u>3,4–4,9</u> 4,0±0,07; 0,37	1,1/0,14
<i>qb</i>	<u>8–13,7</u> 11,46±0,24; 1,3	<u>10,6–14,5</u> 12,4±0,12; 0,79	<u>7,0–12,4</u> 10,8±0,23; 1,21	6,4*/0,83
<i>lb</i>	<u>20,1–30</u> 26,23±0,34; 2,4	<u>26,0–31,4</u> 28,8±0,13; 0,88	<u>23,9–28,8</u> 26,4±0,26; 1,33	8,5*/1,11*

Обозначения: \* - различия достоверны. Над чертой – пределы варьирования; под чертой - средняя, ошибка средней, среднеквадратическое отклонение.

В выборке производителей, исследованных с нерестилищ преобладают самцы (59%).

Различия между половозрелыми самцами и самками выявлены по 11 пластическим признакам из 20 исследованных (таб.3). У самцов по сравнению с самками, относительно длины тела ( $TL$ ), больше: высота тела между 3-м и 4-м жаберными отверстиями ( $H$ ), длина рыла ( $aB1$ ), диаметр ротового диска ( $d$ ), длина основания 1-го спинного плавника ( $lD1$ ), высота 1-го спинного плавника ( $hD1$ ), длина 2-го спинного плавника ( $lD2$ ), длина спинной части хвостового плавника ( $lC1$ ) и расстояние от анального отверстия до конца хвостового плавника ( $a-C$ ). Напротив, самки имеют большие расстояние от конца рыла до 1-го спинного плавника ( $aD1$ ) и от конца рыла до анального отверстия ( $aA$ ). По коэффициенту  $CD$  величина значения превысила формальный подвидовой уровень только по одному признаку -  $aA$ . Довольно высокие значения этого показателя отмечаются по антедорсальному расстоянию и расстоянию от анального отверстия до конца тела.

Аналогичное сравнение по комплексу 20 пластических признаков выполнено методом главных компонент (ГК). Первая и вторая главные компоненты (РС) объясняют 69,5 % общей дисперсии признаков. Нагрузки собственных векторов представлены в табл. 4. На первую главную компоненту наибольшие положительные нагрузки дали  $TL$ ,  $lC1$ ; отрицательные –  $aA$ ,  $aD1$ ; на вторую наибольшие положительные нагрузки

дали –  $aD1$ ,  $aB7$ , отрицательные –  $B7-C$ ,  $aA$ . Вклад признаков в целом соответствует тем, которые определены в ходе попарного сравнения. На полученной диаграмме видно разделение половозрелых особей на две дискретные общности, представляющие самцов и самок (рис. 12).

Таблица 4. Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты для 22 пластических признаков.

Признаки	Главные компоненты (PC)	
	1	2
<i>H</i>	0,010	0,024
<i>aB1</i>	0,009	0,130
<i>ao</i>	0,007	0,076
<i>B1-B7</i>	-0,006	0,045
<i>o</i>	0,001	0,008
<i>o-B1</i>	-0,001	0,007
<i>D</i>	0,004	0,042
<i>aB7</i>	-0,004	0,177
<i>B1-C</i>	-0,009	-0,151
<i>B7-C</i>	0,014	-0,569
<i>Io</i>	0,001	0,011
<i>An</i>	0,012	0,084
<i>aD1</i>	-0,243	0,218
<i>aA</i>	-0,371	-0,270
<i>lD1</i>	0,019	0,075
<i>hD1</i>	0,003	0,016
<i>lD2</i>	0,053	-0,058
<i>hD2</i>	0,001	0,027
<i>lC1</i>	0,143	-0,011
<i>a-C</i>	0,256	-0,105

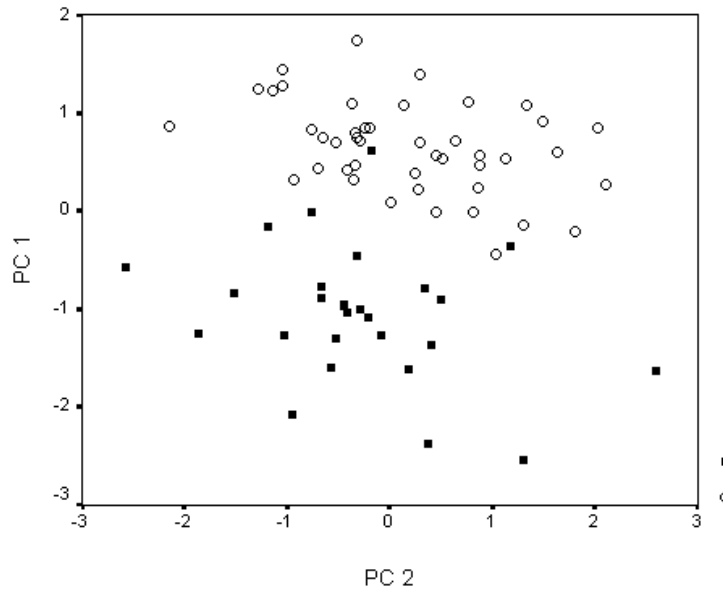


Рис 12. Диаграмма рассеивания, отражающая различия самцов и самок по комплексу 20 пластических признаков в пространстве первых двух главных компонент (РС).

#### 4.3 Сравнительный морфологический анализ миноги Ангарского бассейна с выборками из внутренних водоемов о. Сахалин

Для сравнительного морфологического анализа дополнительно использованы выборки двух видов миног (личинки и взрослые особи) *Lethenteron reissneri* - дальневосточная ручьевая минога (р. Пугачевка, р. Большой Гаромай) и *L. camtschaticum* - тихоокеанская минога (р. Ольховатка, р. Ясынге, р. Нитуй) из внутренних водоемов о. Сахалин, предоставленные проф. С.Н. Сафроновым (Юж.-Сахалинский государственный университет) (рис.13). Объем использованного материала для сравнительного анализа представлен в табл. 1.

На первом этапе проведено сравнение индексов морфометрических признаков личинок миног IV-V генераций р. Чукша и р. Ольховатка. Оценки исследованных признаков пескороек и результаты сравнения приводятся в табл. 5



Рис. 13. Личинки и половозрелые особи миног: 1 – *L. camtschaticum* (р. Ясынге, р. Нитуй); 2 – производитель (р. Чукша); 3 – *L. reissneri* (р. Б. Гаромай, Р. Пугачевка); 4 – генерации пескороек миноги р. Чукша.

Достоверные различия установлены по следующим признакам: Н, аВ1, В1-В7, аВ7 и В7С. Превышение величины формального подвидового уровня коэффициента СD зарегистрировано по Н, В1-В7 и аВ7.

Таблица 5. Морфометрические признаки пескороек *миноги* рода *Lethenteron* р. Чукша и *L. samtschaticum* р. Ольховатка

Признаки	Выборки		$t_{st} / CD$
	р. Чукша, $n = 136$	р. Ольховатка, $n = 24$	
$TL$ , мм	$\frac{171,8 \pm 1,7}{7,0; 150-181}$	$\frac{147,7 \pm 2,29}{11,2; 127-168}$	
В % длины тела $ab$			
$o$	$\frac{5,1 \pm 0,07}{0,3; 4,5-5,7}$	$\frac{6,1 \pm 0,07}{0,4; 5,3-6,7}$	<b>8,87/1,61</b>
$H$	$\frac{4,3 \pm 0,09}{0,4; 3,5-4,9}$	$\frac{4,7 \pm 0,09}{0,4; 3,9-5,4}$	1,80/0,54
$aB1$	$\frac{6,8 \pm 0,23}{1,0; 6,0-9,5}$	$\frac{7,7 \pm 0,13}{0,6; 6,4-8,8}$	<b>6,97/0,57</b>
$B1-B7$	$\frac{11,1 \pm 0,18}{0,7; 9,6-12,1}$	$\frac{13,3 \pm 0,15}{0,7; 12,0-14,5}$	<b>14,9/1,46</b>
$aB7$	$\frac{17,5 \pm 0,17}{0,7; 15,9-18,6}$	$\frac{20,3 \pm 0,19}{0,9; 18,5-23,0}$	<b>9,29/1,71</b>
$B1C$	$\frac{93,1 \pm 0,23}{1,0; 90,1-94,6}$	$\frac{92,0 \pm 0,41}{1,9; 85,1-94,9}$	1,67/0,28
$B7C$	$\frac{82,1 \pm 0,24}{1,0; 80,3-84,4}$	$\frac{79,7 \pm 0,38}{1,8; 75,5-85,9}$	<b>6,29/0,83</b>
$w$	$\frac{4,1 \pm 0,06}{0,2; 3,7-4,4}$	$\frac{4,5 \pm 0,11}{0,5; 2,4-5,3}$	2,45/0,61
$aa_1$	$\frac{2,4 \pm 0,16}{0,6; 1,9-4,3}$	$\frac{2,4 \pm 0,07}{0,3; 1,9-3,5}$	0,35/0,10
$aD$	$\frac{48,1 \pm 0,28}{1,2; 46,2 - 51,1}$	$\frac{49,1 \pm 0,56}{2,7; 38,1-52,0}$	1,74/0,27
$aA$	$\frac{71,0 \pm 0,20}{0,8; 69,5-72,4}$	$\frac{72,0 \pm 0,31}{1,5; 69,8-75,3}$	2,84/0,45
$D1-D2$	$\frac{3,1 \pm 0,20}{0,8; 1,5-5,3}$	$\frac{2,2 \pm 0,22}{1,1; 0-4,0}$	2,72/0,44
$ID1$	$\frac{13,8 \pm 0,21}{0,9; 12,4-15,0}$	$\frac{13,2 \pm 0,31}{1,5; 11,3-18,0}$	1,68/0,26
$hD1$	$\frac{0,5 \pm 0,08}{0,3; 0-1,2}$	$\frac{0,7 \pm 0,04}{0,18; 0,3-1,1}$	0,40/0,31
$ID2$	$\frac{21,0 \pm 0,38}{1,6; 18,0-23,4}$	$\frac{22,3 \pm 0,51}{2,5; 15,7-25,3}$	2,47/0,31
$hD2$	$\frac{1,4 \pm 0,08}{0,3; 1,1-2,5}$	$\frac{1,5 \pm 0,06}{0,3; 0,9-2,0}$	0,33/0,16
$lS1$	$\frac{11,6 \pm 0,32}{1,3; 8,0-13,7}$	$\frac{10,0 \pm 0,32}{1,6; 6,6-12,3}$	3,74/0,57
$a-C$	$\frac{27,5 \pm 0,30}{1,2; 24,7-30,0}$	$\frac{27,3 \pm 0,23}{1,1; 25,1-39,6}$	0,70/0,07

Таблица 6. Морфометрические признаки половозрелых особей исследованных выборок миног

Признаки	Выборки				
	р. Чукша <i>n</i> = 344	р. Ясынге <i>n</i> = 20	р. Нитуй <i>n</i> = 20	р. Б. Гаромай <i>n</i> = 20	р. Пугачевка <i>n</i> = 10
1	2	3	4	5	6
Длина <i>TL</i> , мм	158,4; 135-182	166,33; 147-190	180,65; 154-222	126,27; 118-138	133,33; 117-148
Масса, г	7,1; 4-12	5,2; 3-9	5,8; 3-10	2,5; 2-4	3,5; 2-5
Пластические признаки, в % <i>ab</i>					
<i>H1</i>	$\frac{5,6 \pm 0,04}{0,28; 4,6-6,9}$	$\frac{5,1 \pm 0,06}{0,3; 4,5-5,6}$	$\frac{5,4 \pm 0,12}{0,53; 4,7-6,7}$	$\frac{6,0 \pm 0,09}{0,4; 5,2-6,7}$	$\frac{7,0 \pm 0,26}{0,8; 5,1-8,5}$
<i>H</i>	$\frac{5,4 \pm 0,04}{0,26; 4,8-6,0}$	$\frac{4,0 \pm 0,08}{0,34; 3,0-4,6}$	$\frac{4,5 \pm 0,11}{0,5; 3,7-5,7}$	$\frac{4,8 \pm 0,08}{0,4; 4,0-5,4}$	$\frac{5,1 \pm 0,15}{0,5; 3,9-5,6}$
<i>aB1</i>	$\frac{11,9 \pm 0,28}{0,86; 7,9-14,0}$	$\frac{9,1 \pm 0,08}{0,37; 8,2-9,8}$	$\frac{10,5 \pm 0,21}{0,9; 8,6-11,9}$	$\frac{11,2 \pm 0,1}{0,5; 10,4-12,0}$	$\frac{12,1 \pm 0,23}{0,7; 10,1-12,7}$
<i>ao</i>	$\frac{7,6 \pm 0,07}{0,44; 6,5-9,4}$	$\frac{5,2 \pm 0,09}{0,4; 4,5-6,2}$	$\frac{5,9 \pm 0,13}{0,6; 5,0-7,1}$	$\frac{6,6 \pm 0,11}{0,5; 5,6-7,7}$	$\frac{7,3 \pm 0,23}{0,7; 5,4-8,0}$
<i>B1-B7</i>	$\frac{10,0 \pm 0,08}{0,53; 7,4-10,8}$	$\frac{9,9 \pm 0,11}{0,5; 9,0-10,6}$	$\frac{9,4 \pm 0,1}{0,5; 8,6-10,3}$	$\frac{10,3 \pm 0,11}{0,5; 9,5-11,1}$	$\frac{10,5 \pm 0,22}{0,7; 9,4-12,0}$
<i>O</i>	$\frac{2,4 \pm 0,03}{0,19; 1,8-2,9}$	$\frac{1,6 \pm 0,04}{0,2; 1,2-2,0}$	$\frac{1,9 \pm 0,05}{0,2; 1,6-2,4}$	$\frac{2,2 \pm 0,06}{0,3; 1,6-2,8}$	$\frac{2,1 \pm 0,07}{0,22; 1,6-2,6}$
<i>oB1</i>	$\frac{2,4 \pm 0,03}{0,20; 2,0-3,0}$	$\frac{2,8 \pm 0,04}{0,2; 2,3-3,2}$	$\frac{2,6 \pm 0,05}{0,2; 2,1-2,9}$	$\frac{2,7 \pm 0,05}{0,2; 2,3-3,2}$	$\frac{2,9 \pm 0,08}{0,2; 2,6-3,4}$
<i>Ik</i>	$\frac{4,9 \pm 0,06}{0,39; 4,2-6,2}$	$\frac{3,7 \pm 0,06}{0,3; 3,2-4,3}$	$\frac{3,3 \pm 0,08}{0,3; 2,5-4,0}$	$\frac{4,0 \pm 0,12}{0,5; 3,0-5,1}$	$\frac{4,9 \pm 0,16}{0,5; 3,9-5,4}$
<i>aB7</i>	$\frac{21,9 \pm 0,10}{0,64; 20,3-23,5}$	$\frac{18,8 \pm 0,24}{1,1; 17,7-20,1}$	$\frac{19,5 \pm 0,23}{1,0; 17,7-21,4}$	$\frac{20,6 \pm 0,20}{0,8; 18,9-22,6}$	$\frac{22,2 \pm 0,32}{1,0; 20,1-23,6}$
<i>B1C</i>	$\frac{88,4 \pm 0,13}{0,86; 86,5-91,6}$	$\frac{89,2 \pm 0,29}{1,32; 86,6-91,3}$	$\frac{89 \pm 0,38}{1,71; 85,7-92,1}$	$\frac{88,6 \pm 0,26}{1,2; 86,8-90,5}$	$\frac{88,2 \pm 0,31}{1,0; 86,5-90,3}$
<i>B7C</i>	$\frac{78,2 \pm 0,14}{0,96; 73,6-81,4}$	$\frac{79,7 \pm 0,32}{1,4; 77,6-84,2}$	$\frac{80,2 \pm 0,59}{2,6; 75-83,7}$	$\frac{79,0 \pm 0,27}{1,2; 77,4-82,0}$	$\frac{77,4 \pm 0,29}{0,93; 76,0-78,7}$

Продолжение табл. 6

1	2	3	4	5	6
<i>K</i>	$4,0 \pm 0,04$ 0,27; 3,3–4,6	$2,8 \pm 0,05$ 0,2; 2,3–3,2	$2,7 \pm 0,05$ 0,2; 2,4–3,3	$3,0 \pm 0,06$ 0,3; 2,5–3,6	$3,5 \pm 0,08$ 0,3; 3,1–4,1
<i>W</i>	$4,5 \pm 0,04$ 0,27; 3,9–5,3	$3,8 \pm 0,06$ 0,3; 3,2–4,3	$4,1 \pm 0,09$ 0,4; 3,1–4,7	$4,0 \pm 0,09$ 0,4; 3,2–4,7	$3,9 \pm 0,13$ 0,4; 3,3–4,9
<i>aa</i> <sub>1</sub>	$6,7 \pm 0,06$ 0,41; 5,7–7,8	$4,1 \pm 0,10$ 0,5; 3,0–5,0	$3,3 \pm 0,32$ 1,7; 1,6–5,0	$5,4 \pm 0,09$ 0,4; 4,6–5,9	$5,9 \pm 0,26$ 0,5; 5,5–7,2
<i>aD</i>	$49,3 \pm 0,15$ 0,97; 46,8–53,4	$48,4 \pm 0,35$ 1,6; 46,2–52,2	$48,3 \pm 0,37$ 1,66; 46,2–52,2	$50,8 \pm 0,56$ 2,5; 47,0–55,7	$49,7 \pm 0,37$ 1,2; 48,1–51,7
<i>aA</i>	$71,3 \pm 0,14$ 0,95; 68,5–75,9	$69,0 \pm 0,4$ 1,69; 65,5–71,7	$70,1 \pm 0,45$ 2,1; 67,1–75,7	$71,8 \pm 0,50$ 2,2; 67,1–77,4	$71,4 \pm 0,46$ 1,4; 70,1–74,0
<i>D1D2</i>	-	$2,8 \pm 0,20$ 0,9; 1,3–4,3	$2,5 \pm 0,21$ 0,9; 0,3–4,2	-	-
<i>lD1</i>	$14,9 \pm 0,12$ 0,80; 12,2–16,8	$12,2 \pm 0,25$ 1,1; 10,0–15,1	$14,0 \pm 0,19$ 0,9; 11,7–15,5	$12,8 \pm 0,25$ 1,1; 10,1–14,7	$13,6 \pm 0,20$ 0,6; 12,5–14,6
<i>hD1</i>	$2,2 \pm 0,03$ 0,2; 1,7–2,9	$1,2 \pm 0,07$ 0,3; 0,6–1,8	$1,4 \pm 0,03$ 0,2; 1,0–1,6	$2,3 \pm 0,07$ 0,3; 1,5–2,8	$2,6 \pm 0,13$ 0,4; 1,7–3,1
<i>lD2</i>	$24,2 \pm 0,11$ 0,7; 21,4–26,0	$21,3 \pm 0,21$ 0,9; 19,3–23,3	$24,1 \pm 0,28$ 1,2; 21,4–26,2	$25,3 \pm 0,37$ 1,6; 21,3–27,3	$25,1 \pm 0,5$ 1,5; 22,2–27,4
<i>hD2</i>	$4,1 \pm 0,05$ 0,3; 3,3–5,0	$2,5 \pm 0,12$ 0,5; 1,2–3,6	$2,5 \pm 0,09$ 0,4; 1,7–3,3	$4,4 \pm 0,10$ 0,5; 3,7–5,3	$5,1 \pm 0,15$ 0,5; 4,1–5,8
<i>lS1</i>	$11,8 \pm 0,12$ 0,7; 7,1–14,6	$10,6 \pm 0,18$ 0,79; 8,7–11,7	$12,1 \pm 0,22$ 0,9; 10,5–13,6	$11,0 \pm 0,20$ 0,8; 9,4–12,7	$12,0 \pm 0,29$ 0,9; 10,0–13,1
<i>a-C</i>	$27,9 \pm 0,13$ 0,8; 23,9–31,5	$28,2 \pm 0,21$ 1,0; 26,1–30,0	$29,5 \pm 0,25$ 1,1; 27,7–32,4	$28,6 \pm 0,35$ 1,5; 25,8–31,8	$29,1 \pm 0,32$ 1,0; 27,5–30,4
Меристические признаки					
<i>n. mio</i>	70; 68-77	68; 63-71	69; 66-73	68; 65-73	68; 66-70
Нижнегубные зубы	21; 18-25	*	*	*	*
Верхнегубные зубы	21; 18-26	19; 17-23	*	17; 17-23	18; 15-23

Нижнечелюстные	2+4+2 (реже 2+5+2)	2+5+2	*	2+4+2	2+4+2
Верхнечелюстные	1 (с 2 вершинами)	1 (с 2 вершинами)	*	1 (с 2 вершинами)	1 (с 2 вершинами)
Боковые зубы	2+2+2	2+2+2 (реже 1+2+2)	*	2+2+2	2+2+2

Примечание: \* - подсчет не проводился; n. *mi*o – количество туловищных миомеров

Сравнительный анализ половозрелых особей показал, что наибольшие различия отмечаются у миноги р. Чукша с тихоокеанской миногой *L. camtschaticum* из рек Ясынге и Нитуй (о. Сахалин). Превышение величины формального значения подвидового уровня отмечено по пластическим признакам: *H1*, *H*, *aB1*, *ao*, *o*, *ik*, *k*, *aa<sub>1</sub>*, *lD1*, *hD1*, *hD2*. Сравнение ангарской формы с выборкой дальневосточной ручьевой миноги *L. reissneri* (р. Пугачевка и Б. Гаромай) показало значимые различия по: *H*, *aB1*, *ao*, *o*, *ik*, *k*, *aa<sub>1</sub>*, *lD1* (табл. 6, 7).

Таблица 7

Результаты сравнения выборок миног, по которым величина  $CD \geq 1,28$

Признаки	Сравнение (выборки)							
	1 - 2	1 - 3	1 - 4	1 - 5	2 - 5	3 - 5	2 - 4	3 - 4
<i>H1</i>	<b>2,68</b>	1,27	0,60	0,57	<b>1,58</b>	1,14	1,16	0,59
<i>H</i>	<b>2,54</b>	<b>1,36</b>	1,20	0,65	<b>1,34</b>	0,56	1,15	0,32
<i>aB1</i>	<b>3,89</b>	1,22	1,13	0,06	<b>2,27</b>	0,99	<b>1,95</b>	0,52
<i>ao</i>	<b>4,54</b>	<b>2,52</b>	<b>1,98</b>	0,76	<b>1,65</b>	1,04	<b>1,39</b>	0,66
<i>o</i>	<b>3,62</b>	<b>2,50</b>	<b>1,57</b>	<b>2,14</b>	1,20	0,34	<b>1,42</b>	0,62
<i>Ik</i>	<b>2,35</b>	<b>2,46</b>	1,22	0,21	<b>1,51</b>	<b>1,80</b>	0,36	0,73
<i>K</i>	<b>2,5</b>	<b>2,59</b>	<b>1,96</b>	<b>1,29</b>	1,17	<b>1,61</b>	0,32	0,59
<i>aa<sub>1</sub></i>	<b>3,51</b>	<b>2,10</b>	<b>2,27</b>	1,25	<b>1,38</b>	1,15	<b>1,42</b>	1,13
<i>lD1</i>	<b>2,81</b>	1,04	<b>1,64</b>	<b>1,64</b>	0,84	0,29	0,30	0,62
<i>hD1</i>	<b>1,80</b>	<b>2,06</b>	0,41	0,01	<b>1,90</b>	<b>2,21</b>	<b>1,63</b>	<b>1,90</b>
<i>hD2</i>	<b>3,10</b>	<b>4,03</b>	0,21	0,78	<b>2,54</b>	<b>3,00</b>	<b>1,92</b>	<b>2,27</b>
<i>n. mio</i>	0,53	0,50	0,59	0,78	0,12	0,50	0,02	0,14
Всего	11	8(2)	5(2)	3(1)	8(1)	4	6	2

Примечание: 1 – *L. cf. kessleri* (р. Чукша); 2 - *L. camtschaticum* (р. Ясынге); 3 - *L. camtschaticum* (р. Нитуй); 4 – *L. reissneri* (р. Б. Гаромай); 5 - *L. reissneri* (р. Пугачевка).

Минога р. Чукша и дальневосточная ручьевая минога отличаются от камчатской количеством нижнечелюстных зубов и расположением спинных плавников, у *L. kessleri* и *L. reissneri* они максимально сближены. По количеству туловищных миомеров выборка р. Чукша не имеет различий подвидового уровня ни с одной из исследованных выборок. Полученные нами оценки морфометрических признаков миноги р. Чукша

входят в пределы изменчивости диагностических признаков, определенных для миноги *L. kessleri* из бассейна Оби (Полторыхина, 1971, 1979).

В многомерный анализ исследованных выборок не были включены признаки, по которым выявлен половой диморфизм. Первые две главные компоненты объясняли 63,1 % общей дисперсии признаков. Наибольшие положительные нагрузки на первую главную компоненту дали - *aB7*, *aa<sub>1</sub>*; на вторую – *B7C*, *ID2* (табл. 8).

Таблица 8. Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты (PC).

для 19 пластических признаков

Признаки	Главные компоненты	
	1	2
<i>H1</i>	0,021	0,016
<i>H</i>	0,031	0,010
<i>aB1</i>	<b>0,140</b>	0,055
<i>Ao</i>	0,093	0,014
<i>B1-B7</i>	0,010	-0,039
<i>O</i>	0,011	0,010
<i>oB1</i>	-0,001	-0,004
<i>Ik</i>	0,044	-0,018
<i>aB7</i>	<b>0,188</b>	-0,096
<i>B1C</i>	-0,058	0,222
<i>B7C</i>	-0,153	<b>0,627</b>
<i>K</i>	0,030	-0,010
<i>W</i>	0,012	0,010
<i>aa<sub>1</sub></i>	<b>0,157</b>	-0,013
<i>ID1</i>	0,133	0,230
<i>hD1</i>	0,022	0,002
<i>ID2</i>	0,137	<b>0,558</b>
<i>hD2</i>	0,067	-0,015
<i>IC1</i>	0,045	0,251

На полученной диаграмме (рис. 14) видно, что выборки рек Чукша и Пугачевка образуют единую общность, частично перекрывающуюся с выборкой р. Гаромай. Последняя имеет область перекрытия с миногами из р. Нитуй. Выборка р. Ясынге дистанцирована от всех других выборок.

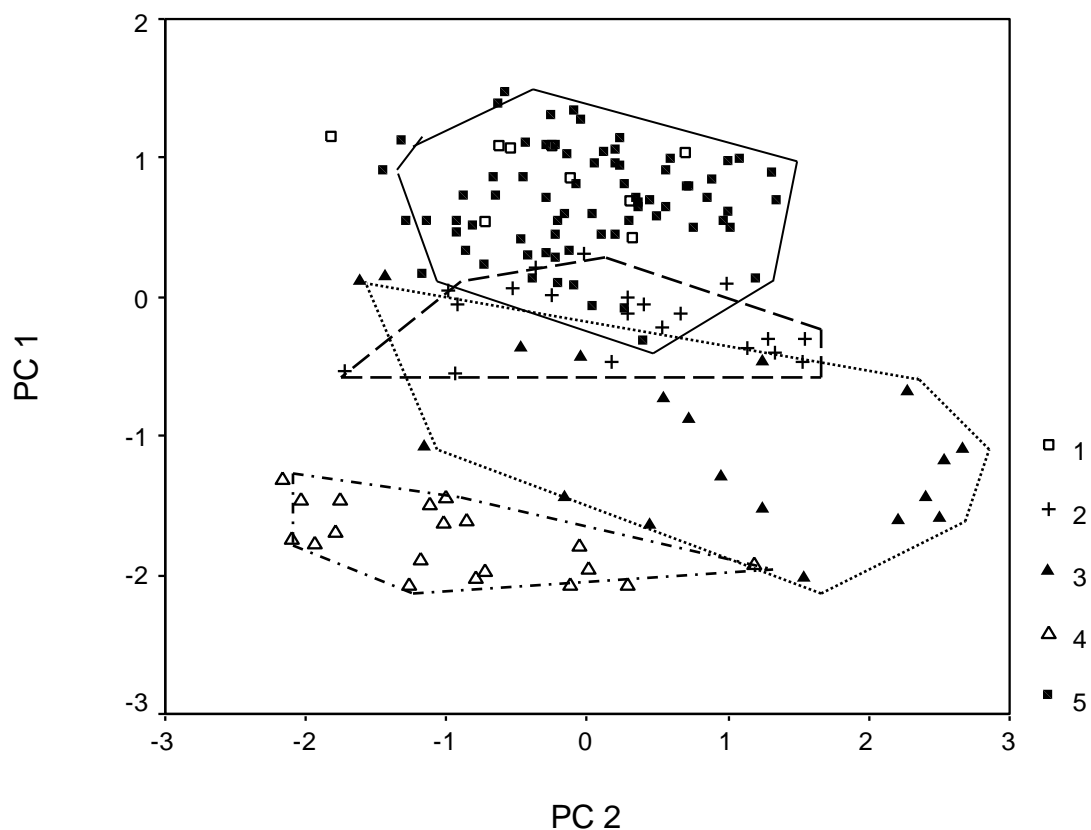


Рис. 14. Диаграмма рассеивания, отражающая положение исследованных выборок миног по комплексу 19 пластических признаков в пространстве первых двух главных компонент. Обозначения: 1 – р. Пугачевка (*L. reissneri*), 2- р. Гаромай (*L. reissneri*), 3 – р. Нитуй (*L. camtschaticum*), 4. - р. Ясынге (*L. camtschaticum*), 5 – р. Чукша (*L. cf. kessleri*).

Таким образом, результаты сравнительного морфологического анализа показали, что по пластическим признакам наибольшее сходство отмечается у выборок миног рек Чукша, Пугачевка и Гаромай. Значительные различия у перечисленных выборок установлены по комплексу анализируемых признаков с миногой р. Ясынге. Промежуточное положение занимает выборка р. Нитуй.

## Глава 5. Экология миноги рода *Lethenteron* р. Чукша

Личинки миног (пескоройки) обитают на заиленных участках реки со слабым течением, в небольших заливах, часто встречаются у подмываемых течением берегов. Почти все время находятся в иле, в толщу воды выходят редко. Пескоройки 1-2 года жизни предпочитают места с мелкодисперсным илом, где есть выход подземных источников. Особи более старшего возраста встречаются на участках, где присутствует ил с неразложившейся органикой (опавшие листья, ветки и др.) и специфическим гнилостным запахом. Взрослые особи обычно встречались на участках с быстрым течением, каменистым или песчано-галечным дном, затенённых прибрежной растительностью (рис. 15). Выявленная миграция миног была связана лишь с нерестом, в другое время заметных перемещений взрослых особей не замечалось.



Рисунок 15. Река Чукша. Места поимки пескороек (а) и производителей (б).

На нерестилищах половозрелые миноги появлялись в конце мая – в первых числах июня после выпадения обильных осадков, повышения уровня воды и наступления ясной погоды. Температура воды в этот период составляла 13-15°C, что ранее также было отмечено для миноги Обского бассейна (Полторыхина, 1971, 1979). Нерест проходил на участках с относительно быстрым течением и песчано-галечным дном и глубине 0,2 – 0,5 м: в 2010 г. – с 28 мая по 4 июня, в 2011 г. – с 3 по 8 июня, в 2012 г. – с 15 по 20 июня, в 2013 г. – с 29 по 4 июня и в 2014 г. – с 7 по 13 июня. Нерестовое поведение миног р. Чукша во многом сходно с описанным для резидентной формы *L. samtschaticum* (Кучерявый и др., 2010). Непосредственно перед нерестом хвостовой плавник самок приподнимается вверх, а у самцов опускается вниз, что также отмечала Морозова (1956) у тихоокеанской миноги (рис.16). Соотношение полов на нерестилищах 1: 1,5 с преобладанием самцов. Оплодотворенные икринки приклеиваются к камням на дне. После откладки икры через некоторое время взрослые особи погибают и течением сносятся в нижние участки, где их можно обнаружить в глубоких ямах или затонах.



Рисунок 16. Половой диморфизм. Видно, что у самок хвостовой плавник приподнимается вверх, у самцов опускается вниз.

В 2012 г. в 60 км от устья р.Чукша на участке протяженностью около 1 км были обнаружены 5 нерестилищ площадью от 12 до 116 м<sup>2</sup>. На двух расположенных друг от друга на расстоянии около 200 м нерестилищах площадью 116 и 12 м<sup>2</sup> плотность миног варьировала в пределах соответственно 80-160 (133) и 64-128 (96) экз/м<sup>2</sup>.

Среди 140 исследованных самок 58 особей еще не приступали к нересту, а 82 – уже выметали необходимое количество икры. Индивидуальная абсолютная плодовитость первых варьировала в пределах 1042-3166 (в среднем 1683) икринок. Гонады вторых содержали от 770 до 2028 (958) икринок. Диаметр зрелых ооцитов – 0,79 – 0,87 (0,83) мм.

Кишечники половозрелых миног на нерестилищах в большинстве своем были пустыми. Но в выборке присутствовало 15 особей, в кишечной трубке которых было обнаружено незначительное количество водорослей, что, вероятно, объясняется тем, что попали они в организм пассивно.

Анализ содержимого кишечной трубки пескороек показал, что она полностью, на всем протяжении, заполнена детритом от мелкодисперсной фракции до более крупных включений неразложившихся остатков растений (таб.9).

Состав пищи во всех исследованных образцах имел сходных характер. Обращает на себя внимание, что в пищевом комке содержалось небольшое количество минеральных частиц, преобладал в основном органический детрит, содержащий в себе значительное количество бактерий и водорослей. При этом концентрация водорослей была несравненно меньшей. В исследованный период были представлены диатомовыми и зелеными. Везде преобладали представители бентосных диатомовых, среди которых наиболее часто встречались виды родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Symbella*. Род *Cocconeis* представлен всего двумя видами, но за счет них чаще всего создавалась основная численность водорослей в кишечной трубке. Размеры обнаруженных бентосных диатомовых лежали обычно в пределах 8 – 46 мкм, ширины 3 – 8 мкм. Из планктонных диатомовых

постоянно регистрировались *Nitzschia acicularis*, *Synedra acus* и *Asterionella formosa*.

Таблица 9. Систематический список водорослей, наполняемых кишечник личинок миног (Чукша, выборка 2012, 2013г.г.).

№ п/п	Видовая принадлежность	Длина (мкм)	Ширина (мкм)
Группа Диатомовые водоросли ( <i>Bacillariophyta</i> )			
1	<i>Asterionella formosa</i> Hass.	85	2
2	<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	22	12
3	<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	24	15
4	<i>Cymbella lanceolata</i> (Ehr.) V.H.	82	26
5	<i>Cymbella obtusiuscula</i> (Kutz) Grun.	28	8
6	<i>Cymbella rinhardtii</i> Grun.	26	12
7	<i>Fragilaria virescens</i> Ralfs.	42	8
8	<i>Gomphonema olivaceum</i> Hust.	9	4
9	<i>Navicula bacillum</i> Ehr.	46	14
10	<i>Navicula costulata</i> Grun.	16	5
11	<i>Navicula costulata</i> var. <i>capitata</i> Cl.	18	6
12	<i>Navicula cryptocephala</i> Kutz.	24	6
13	<i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm.	80	3
14	<i>Nitzschia communiunis</i> Grun.	8	3
15	<i>Nitzschia dissipata</i> Grun.	26	6
16	<i>Nitzschia fonticola</i> Grun.	16	3
17	<i>Synedra acus</i> Kutz.	120	5
18	<i>Synedra ulna</i> Ehr.	80	6
Группа Зеленые водоросли ( <i>Chlorophyta</i> )			
1	<i>Scenedesmus ellipticus</i> Corda.	9	4,5
2	<i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen.	9	5
3	<i>Tetrahedron minimum</i> Hansgirg	диаметр 12 мкм	

По сравнению с диатомовыми, зеленые водоросли обычно встречались единичными экземплярами и играли малую роль в питании миноги.

Миноги являются объектом питания рыб и птиц. По нашим наблюдениям, на речных отмелях на них охотятся сороки и вороны, которые собирают личинок, оказавшихся на прибрежных участках в периоды падения уровня воды. Также пескоройки были обнаружены в желудках налима *Lota lota*, окуня *Perca fluviatilis*, щуки *Esox lusius*, отловленных рыбаками в притоках р. Чуна. В ангарском бассейне они

являются компонентом питания тайменя *Nucho taimen*, ленка *Brachymystax lenok* и сига *Coregonus pidshian* (Мамонтов, 1977; Егоров, 1985). Митрофанов с соавторами (1986) указывают, что значение миног в пище рыб может быть недооценено, так как в содержимом желудков их трудно идентифицировать.

*Распространение.* На основании собственных, опубликованных и опросных данных можно составить представление о встречаемости миноги в реках бассейна Ангары (табл.10). Она является обычным, широко распространенным видом, населяющим как основное русло Ангары, так и многие ее притоки. В верхнем течении реки, выше устья реки Китой, минога нами не обнаружена.

Табл. 10. Регистрации встреч миноги *Lethenteron* в водоемах ангарского бассейна

Место	Координаты	Источник информации
Р. Иркут	52 <sup>0</sup> 17'54; 104 <sup>0</sup> 16'23	Егоров, 1985, Опросные данные
Р. Китой	52 <sup>0</sup> 28'33; 103 <sup>0</sup> 46'25	Наши данные
Р. Ангара, с. Буреть	52 <sup>0</sup> 58'57; 103 <sup>0</sup> 31'19	Егоров, 1985
Р. Белая	52 <sup>0</sup> 54'34; 103 <sup>0</sup> 39'53	Егоров, 1985; Наши данные
Р. Ока	52 <sup>0</sup> 22'55; 102 <sup>0</sup> 16'22	Егоров, 1985
Р. Зима (р. Ока)	53 <sup>0</sup> 41'50; 101 <sup>0</sup> 20'50	Опросные данные
Р. Ангара, Шаманский порог *	57 <sup>0</sup> 08'36; 102 <sup>0</sup> 20'12	Егоров, 1985
Р. Кимельтей (р. Ока)	54 <sup>0</sup> 08'49; 102 <sup>0</sup> 00'47	Наши данные
Р. Хокта (Братское вдхр.)	53 <sup>0</sup> 28'28; 103 <sup>0</sup> 59'16	Наши данные
Р. Ия (Братское вдхр.)	54 <sup>0</sup> 36'01; 100 <sup>0</sup> 44'31	Опросные данные
Р. Чуна (Бирюса-Ангара)	57 <sup>0</sup> 43'35; 95 <sup>0</sup> 25'46	Опросные данные
Р. Чукша (р. Чуна)	56 <sup>0</sup> 10'28; 99 <sup>0</sup> 56'19	Наши данные

Примечание. \* В настоящее время зона затопления Усть-Илимского водохранилища

## Глава 6. Результаты генетического анализа

Определение нуклеотидных последовательностей. Для исследования использован генетический маркер – фрагмент гена COI митохондриальной ДНК, в котором, несмотря на консервативность, наблюдаемое количество синонимичных замен достаточно для проведения анализа на межвидовом и, даже, на популяционном уровне (Folmer et al., 1994).

Определены нуклеотидные последовательности данного фрагмента длиной 1015 п.н. для 17 особей миноги р. Чукша. Для всех последовательностей установлена единая рамка считывания и проведена проверка на отсутствие стоп-кодонов. В целом на секвенированном участке выявлено 12 переменных нуклеотидов, что составляет не более 1,18% длины всей последовательности (рис.17).

ССТТССС**A**CGTATAAATAACATAAGCTTTTGACTGCTCCCACCATCCCTACTCT  
 TACTTTTAGCTTCCGCAGGAGTTGAAGCAGGAGCCGGAAGTGGATGAACAGTATA  
 CCC**A**ССТСТ**A**GCAGGAAATTTAG**A**СС**A**TACAGGGGCCTCTGTTG**A**СТТААСААТТ  
 ТТСТСССТТСАТСТАГССС**G**АТТТТСАТСААТССТТГГГГС**A**ГТСААСТТТАТТАС  
 ААСААТТТТТААСАТААААССТССААСТАТААСАСААТАСС**G**ААССССАТТАТТТ  
 GT**A**TGATCCGTTTТААТТАСТГС**A**ГТССТСТТСТАТСАСТТССТГТАСТТГСА  
 GCTGCCАТСАСТАСТТТТААСАГАТСГТААТТТАААТАСАТССТТСТТТГАССС  
 TGCAGGAGGAGGAGACССААТССТТТАССААСАСТГТТСТГАТТСТТТГГГСАС  
 ССТГААГТТТАТАТТСТААТТТТАССАГГСТТТГГААТТАТСТСТСАСГТАГТСГС  
 СТАСТАСТССГГГАААААГААССАТТТГГАТАТАТАГГААТАГТСТГАГСААТА  
 АТАГССАТТГГГТТАСТАГГГТТТАТТГТАТГАГСССАССАСАТАТТСАСГГТАГ  
 ГААТАГАТГТТГАСАСАСГАГССТАСТТТАСАТСАГССАСААТААТТАТТГСТАТ  
 ТССААСАГГАГТТАААГТСТТТАГСТГАСТАГССАСТССАТГГСГГГАААААТС  
 GTGTGACACACСССССАТАСТАТГАГСССТАГГСТТСАТТТТСТТАТТТАСТГТАГГ  
 GGGАСТТАССГГААТТГТСТТАТССААСТСАТСАСТАГАТАТТАТССТТСАТГАТА  
 СТТАТТАТГТАГТАГСТСАСТТССАТТАТГТАТТАТСТАТАГГАГСТГТТТТСГСА  
 АТСАТАГСТГГСТТСГТТСАТТГА**T**ТСССАСТАТТТАСАГГАТА**T**АСТАТТААСГА  
 ААССТГАТСААААГСАСАСТТТГТСАТТАТАТТТАСТГГТГТАААТСТТАСАТТСТ  
 Т СССТСААСА

Рис. 17. Вариант последовательности локуса COI мтДНК, наиболее распространенный у исследованных особей миног. В – нуклеотиды, которые могут меняться в последовательностях.

На основе полученных данных методом объединения ближайших соседей в программе PHYL (Bevan, 2005) построено филогенетическое древо (рис. 18), что позволяет проследить родственные связи и определить

положение последовательностей исследуемых особей среди представителей таксонов рода. В качестве модели генетических дистанций использовали двухпараметрическую модель Кимуры (Kimura, 1964) .

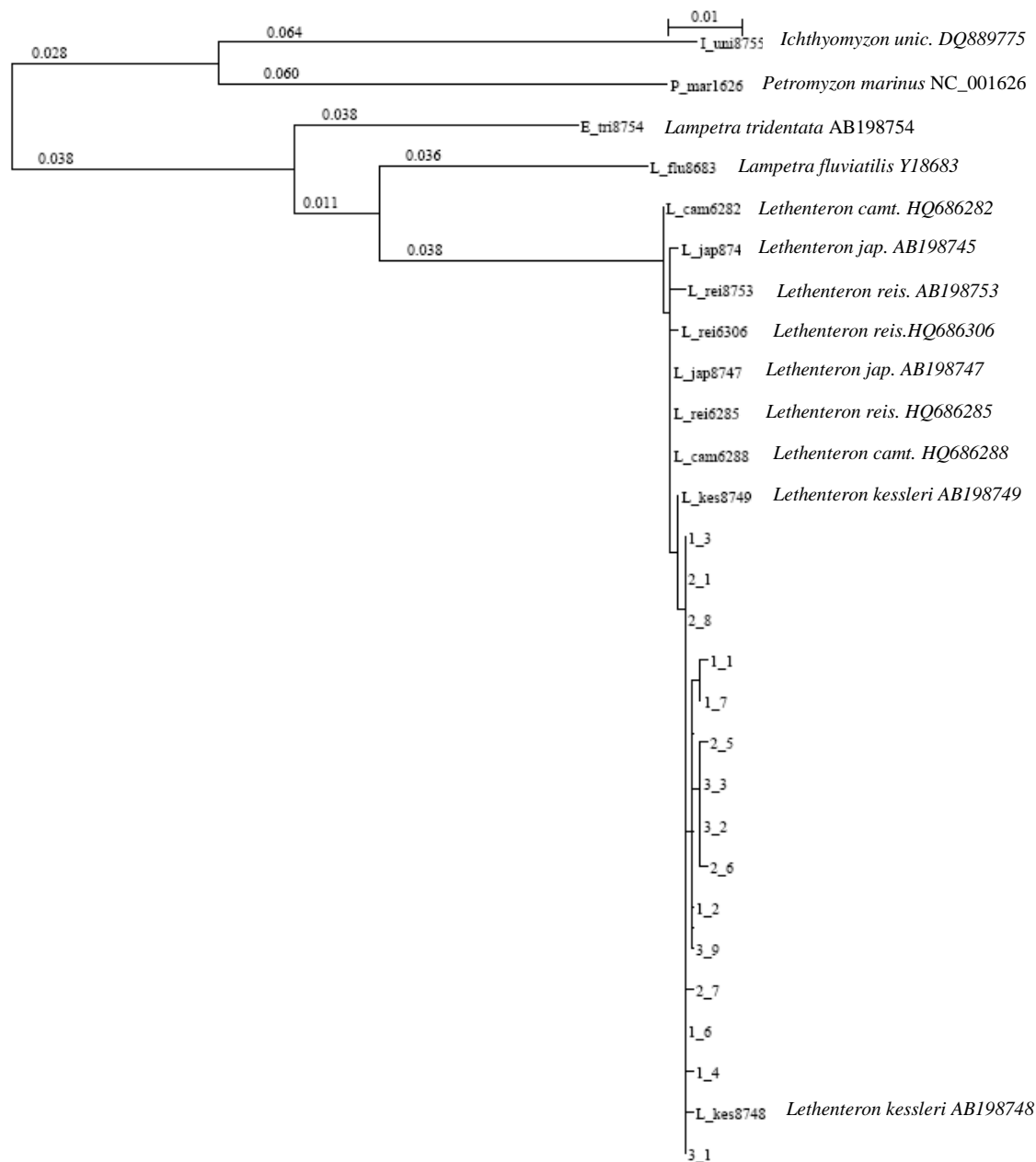


Рис. 18. Филогенетическое древо, построенное на основе анализа нуклеотидных последовательностей мтДНК фрагмента COI.

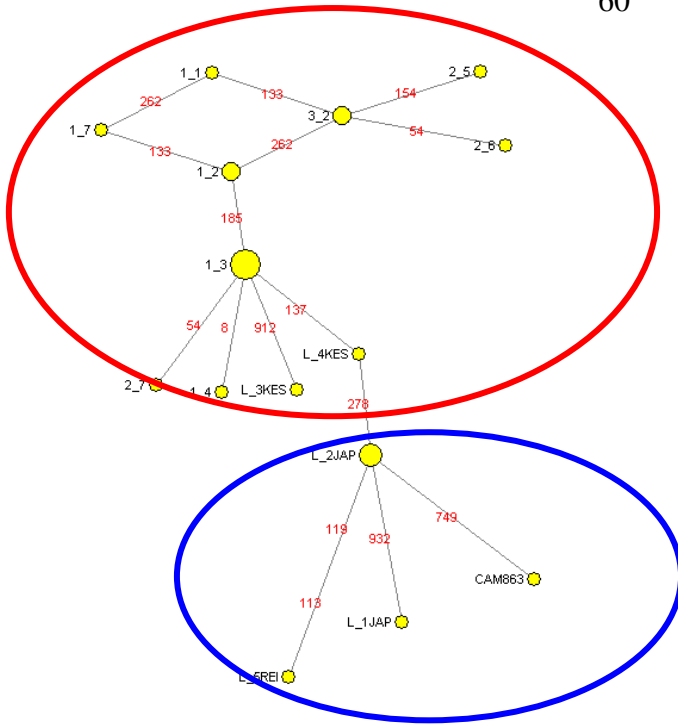
Для изучения филогенетических отношений в качестве аутгруппы использовали последовательности *Ichthyomyzon unicuspis* (DQ889775), *Petromyzon marinus* (морская минога) (NC001626) и *Lampetra tridentatus* (трехзубая минога) (AB198754).

На полученном филогенетическом древе, включающем последовательности миног р. Чукша, а также других таксонов из водоемов Сибири, депонированных в GeneBank (AB198749; AB198747; AB198745; AB198748; AB198753; HQ686306) видно, что ангарские последовательности образуют одну кладу с особями, относимыми к *L. camtschaticum*, *L. reissneri* и *L. japonicum*.

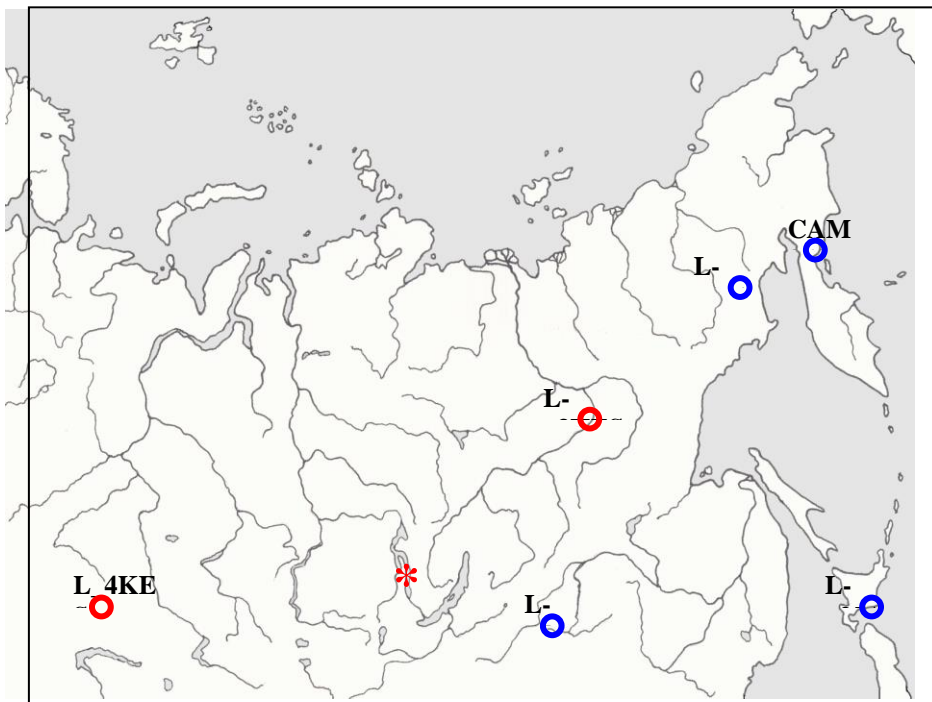
Для детального анализа отношений в комплексе на основе нуклеотидных последовательностей фрагмента COI с помощью программы NetWork (Bandelt et al., 1995; Bandelt et al., 1999) было построено простирающееся древо. Для расчета процента замен и генетических дистанций использовали программу MEGA 5.05.

Простирающееся древо показывает кратчайший путь от одной нуклеотидной последовательности до другой в предположении, что предковые и более молодые гаплотипы сосуществуют. Использованная модель учитывает только современные замены, что целесообразно использовать для изучения недавней истории расселения организмов.

На полученном древе видно, что исследованные миноги формируют две группы, отражающие их распространение в восточной и западной частях ареала (рис. 19).



A



B

Рис. 19. **A** - простирающееся древо, построенное на основе нуклеотидных последовательностей гена COI. **B** – географические точки, из которых использовался материал для молекулярно-генетического анализа.

Примечание: L\_1JAP – Магадан, Ола (*L. japonica*); L\_2JAP – Япония, Ямагата, Могами (*L. japonica*); L\_3KES – Казахстан, Семипалатинск, Обь (*L. kessleri*); L\_4KES – Якутск, Лена (*L. kessleri*); L\_5REI – Чита, Амур, Онон (*L. reissneri*); CAM863 – Камчатка, Утхолок (*L. camtschaticum*).

\* - 1\_1, 1\_2, 1\_3, 1\_4, 1\_7, 2\_5, 2\_6, 2\_7, 3\_2; Чунский район, Чукша. Синим цветом обозначены восточные популяции, красным – западные. 1\_3 - гаплотип предполагаемого «вселенца» («эффект основателя»).

Таким образом, можно заключить, что у проанализированных нами особей существенная генетическая дивергенция отсутствует. Их расселение в реках Сибири, вероятно, происходило в постплейстоцене из рек тихоокеанского побережья. Полученные данные не противоречат ранее высказанному предложению отечественных исследователей об объединении непаразитических форм миног сибирских водоемов с проходной тихоокеанской миногой в составе сложнокомплексного вида *L. camtschaticum* (Артамонова, Кучерявый 2010; 2011).

## ВЫВОДЫ

1. Морфометрические признаки населяющей водоёмы бассейна Ангара моноцикличной непаразитической формы миноги находятся в пределах, установленных для сибирской миноги бассейна Оби *L. kessleri*, дальневосточной ручьевой *L. reissneri* и тихоокеанской *L. camtschaticum* миног.

2. Биологические показатели исследованной формы и некоторые особенности её экологии во многом соответствуют сведениям, приводимым для миног Обского бассейна, а также отчасти чертам экологии, указываемым для резидентной формы миноги из рек Камчатки. Предварительные результаты молекулярно-генетических исследований особей из р. Ангара свидетельствуют в пользу мнения о сведении перечисленных выше таксонов в синонимию.

3. В личиночной стадии миноги (пескоройки) обитают на заиленных участках реки со слабым течением, в небольших заливах, часто встречаются у подмываемых течением берегов. Почти все время находятся в иле, в толщу воды выходят редко. Питаются детритом.

4. Взрослые миноги предпочитают участки рек с быстрым течением, каменистым или песчано-гравийным дном, ведя малоподвижный образ жизни, присасываясь к подводным предметам.

5. Нерест продолжается с конца мая до середины июня на участках с относительно быстрым течением и галечно-песчаным, каменистым грунтом на глубинах 20-50 см. Соотношение полов на нерестилищах 1:1,5 с преобладанием самцов.

6. Миноги служат кормом сорокам и воронам, обнаружены в желудках налима, окуня, щуки, тайменя, ленка и сига.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В.А., 1964. О морском периоде жизни тихоокеанской трехзубой миноги // Труды ВНИРО. Т. 49. Вып.2. С. 253-256.
2. Алисов Б.П. Климатические области и районы СССР. М., Наука, 1947, 244 с.
3. Алисов Б.П. Климат СССР. М., Изд. МГУ, 1956, 127 с.
4. Аникин В.П. Описание новых азиатских пород рыб / В.П Аникин. Изв. Импер. Томск. ун-та, 1905. Т. 27. С. 1-17.
5. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 1998. - 220 с.
6. Артамонова В.С. Внутривидовое разнообразие последовательности COI митохондриальной ДНК миноги *Lethenteron camtschaticum* на ее ареале / В.С. Артамонова, Кучерявый А.В // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. XI Всероссийская конференция с международным участием. С.-П., 2010 г. С. 13-14.
7. Артамонова В.С. Последовательности гена субъединицы I цитохромоксидазы (COI) мтДНК миног, относимых к *Lethenteron camtschaticum* и *Lethenteron reissneri* complex, не имеют различий видового уровня / В.С. Артамонова, А.В. Кучерявый, Д.С. Павлов // Доклады академии наук, 2011, Т. 437, №5, С. 703-708.
8. Атлас пресноводных рыб России /Под ред. Ю.С.Решетникова. М.: Наука, 2002. - 618 с.
9. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. / Л.С. Берг. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1948. Т. 1. - 468 с.
10. Беркин Н. С. Иркутская область (природные условия административных районов) / Н. С. Беркин, С. А. Филиппова, Г.В. Руденко – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1993. - 304 с.
11. Богуцкая Н.Г., Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями.

- / Н.Г. Богдацкая, А.М. Насека - М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004. - 399 с.
12. Боровиков В. П. Statistica – Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. / В. П. Боровиков, И. П. Боровиков - М.: Филинь, 1998. – 608 с.
13. Горшенин К.П. Почвы южной части Сибири. М., Изд. АН СССР, 1955, 355 с.
14. Егоров А. Г. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири / А. Г. Егоров – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1985. – 364 с.
15. Калашников Ю.Е. Рыбы бассейна реки Витим / Ю.Е. Калашников - Новосибирск: Наука, 1978. - 192 с.
16. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / Кимура М. - М.: Мир, 1985. - 399 с.
17. Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии / А.Ф. Кириллов – М.: Научный Мир, 2002. – 194 с.
18. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии / Ф.Н. Кириллов - М.: Наука, 1972. - 360 с.
19. Книжин И.Б., Богданов Б.Э., Кучерявый А.В., Лошакова Ю.В. 2012. О необходимости изменений в перечне рыбообразных и рыб, внесенных в Красную Книгу Иркутской области // Байкал.зоол.журн.№3. С.35-38.
20. Кокоева Т.В., Лексакова В.Д. К вопросу об условиях формирования паводкообразующих дождей в Прибайкалье. География и природные ресурсы, 1981, №2, Новосибирск, с. 149-153.
21. Коничев А.С. Молекулярная биология / А.С. Коничев, Г. А. Севастьянов – М.: Академия, 2005. – С. 363-377.
22. Кучерявый А.В. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* р. Утхолок (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиол., 2007. Т. 47, № 1. С. 42-57.

23. Кучерявый А.В. Влияние миног и некоторых других животных на утилизацию вещества морского происхождения в лососевых реках / А.В. Кучерявый [и др.] // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 163.
24. Кучерявый А.В. Половой диморфизм и некоторые особенности нерестового поведения тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* / А.В. Кучерявый [и др.] // Вопр. ихтиол., 2007. Т. 47, №4. С. 462-466.
25. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин - М.: Высшая школа. 1990. - 352 с.
26. Ли Ч. Введение в популяционную генетику / Ли Ч. - М.: «Мир», 1978. - 555 с.
27. Лобашев М.Е. Генетика / М.Е. Лобашев - Ленинград: Ленинградский ун-т. 1967. - 749 с.
28. Лошакова Ю.В. Биологическая характеристика миноги *Lethenteron* sp. р. Чукша (бассейн р. Ангара) / Ю.В. Лошакова, И. Б. Книжин // ФГБОУ ВПО «ИГУ» ; [редкол.: О. А. Эдельштейн, Г. В. Логунова]. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2011. – Вып. 14. – 408 с.
29. Мамонтов А.М. Рыбы Братского водохранилища / А.М. Мамонтов - Новосибирск: Наука, 1977. – 246 с.
30. Майр Э. Принципы зоологической систематики / Майр Э. – М.: Мир, 1971. – 454 с.
31. Минченко А. Г. Митохондриальный геном / А. Г. Минченко, Н. А. Дударева - Н.: Наука, 1990. - 194 с.
32. Митрофанов В.П. Рыбы Казахстана / В.П. Митрофанов, Г.М. Дукравец, Н.Е. Песериди и др. – Алма-Ата: Наука, 1986. – 272 с.
33. Моисеев П.А. Ихтиология / П.А. Моисеев, Н.А. Анисова, И.И. Куранова – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. – 384 с.
34. Морозова Т.А. 1956. Материалы по биологии и систематике тихоокеанской миноге // Вопр.ихтиологии. Вып.7. С.149-157.
35. Наумов Н.П. Зоология позвоночных. Низшие хордовые,

- бесчелюстные, рыбы, земноводные. Часть I. / Н.П. Наумов., Н.Н. Карташов - М.: Высшая школа. 1979.– 332 с.
36. Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура / Г.В. Никольский - М.: Изд-во АН СССР, 1956. – 551 с.
37. Остерман Л.А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот. Электрофорез и ультрацентрифугирование / Л.А. Остерман – М: Наука, 1981.
38. Панкратов С.Ф., Панасенков Ю.В. 2008. Акклиматизация и воспроизводство ценных видов рыб в Ангарских водохранилищах. Иркутск: Изд-во ИркутГУ, 139с.
39. Плохинский Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский - М.: Изд-во МГУ, 1970. – 368 с.
40. Полторыхина А.Н. К вопросу о систематическом положении, распространении и происхождении сибирской речной миноги *L. kessleri* (Anikin) / А.Н. Полторыхина – Изд. СО АН СССР. Сер. биол., 1979, Вып. 1, С. 68-72.
41. Полторыхина А.Н. Рост и развитие сибирской миноги (*L. kessleri*) в реках Восточного Казахстана / А.Н. Полторыхина – Изд. АН КазССР. Сер. биол., 1971, №1, С. 40-46.
42. Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов / П. А. Попов - Новосибирск.: Моногр. / Новосиб. госуд. ун-т. С. 526.
43. Ресурсы верхних вод СССР. – Т.16. Ангаро-Енисейский район. Вып. 2. Иртыш, Верхний Ишим, Верхний Тобол. // Под ред. Т. С. Кирилловой, Е. В. Осмоловой – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 259 с.
44. Савваитова К.А. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки / К.А. Савваитова [ и др.] // Вопр. ихтиол. 2007. Т. 47, №3. С. 296-302.
45. Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: АН СССР, 164 с.

46. Шароглазов А.С. Методы расчета максимального стока половодья и паводков рек Забайкалья. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата технических наук. Л., 1974, 29 с.
47. Щелкунов С.Н. Генетическая инженерия. – Новосибирск: Наука, 1994. 256 с.
48. Щербакова Е.Я. Восточная Сибирь. Л., Гидрометео издат, 1961, 300 с.
49. Херхеулидзе И.И. Максимальные расходы дождевых паводков на горных и предгорных водотоках. Труды III Всесоюзного съезда, Л., 1959, т.2, 54 с. 148.
50. Arnason U. Pattern and timing of evolutionary divergences among hominoids based on analyses of complete mtDNA./ Arnason U. et al. // J. Mol. Evol. 1996. V. 43. P. 650-661.
51. Bevan R. B. Calculating the Evolutionary Rates of Different Genes: A Fast Accurate Estimator with Applications to Maximum Likelihood Phylogenetic Analysis / Bevan R. B, Lang B. F., Bryant D. // Systematic Biology. V. 54. № 6. 2005. P. 900-915.
52. Brown W. M. Mitochondrial DNA Sequences of primates: Tempo and mode of evolution. / Brown W. M., Prager E. M., Wang A., Wilson A. C. // J. Mol. Evol. 1982. V. 18. P. 225-239.
53. Cavalli-Sforza L. L. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. / Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F. // Evolution. V. 32. 1967. P. 550-570.
54. Cunningham C. W. Evolution of king crab from hermit crab ancestor/ Cunningham C. W., Blackstone N. W., Buss L. W. // Nature. 1992. V. 355. P. 539–542.
55. Docker M.F. // Amer. Fish. Soc. Symp. 2009. V. 72. P. 71–114.
56. Doyle J.J. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis / Doyle J.J., Dickson E. // Taxon. 1987. V. 36. P. 715-722.

57. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. / Felsenstein J. // *Evolution*. V. 39. 1985. P. 787-791.
58. Folmer O. DNA primer for amplification of mitochondrial cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. V. 3. 1994. P. 294-299.
59. Hall T.A. Bio Edit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / Hall T.A. // *Nucl. Acids. Symp. Ser.* V. 41. 1999. P. 95-98.
60. Hardisty M.W., 1979. *The biology of the Cyclostomes*. London: Chapman & Hall Ltd.
61. Hardisty M.W., 1986. A general introduction to lampreys. P. 19-84 // J. Holcik (ed.) *The Freshwater fishes of Europe*. Vol. 1, Part 1. *Pertomyzontiformes*. AULA-Verlag GmbH, Wiesbaden. 313 p.
62. Hardisty M.W. *Life Without Jaws*. Ceredigion: Forrest // Hardisty M.W., 2006. – P. 272.
63. Hardisty, M.W. and I.C. Potter, 1971. *The biology of lampreys*. London (Academic Press).
64. Hubbs C.L., Potter I.C. 1971. Distribution, phylogeny and taxonomy // M.W. Hardisty, I. C. Potter (eds.). *The biology of lampreys*. New York: Academic Press., P. 1-165.
65. Irwin D. M. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. / Irwin D. M., Kocher T. D., Wilson A. C. // *J. Mol. Evol.* 1991. V. 32. P. 128-144.
66. Iwata A. A Dwarf Male of the Arctic Lamprey, *Lethenteron japonicum* from the Assabu River, Hokkaido, Japan / Akihisa Iwata, Keikichi Hamada // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 37(1). 1986. P. 17-22.
67. Iwata A. A Review of the Siberian Lamprey, *Lethenteron kessleri*, in Hokkaido, Japan / Akihisa Iwata, Akira Goto, Keikichi Hamada // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 36 (4). 1985. P. 182-190.

68. Jukes T. H., Cantor C. R. 1969. Evolution of protein molecules. In: Munro H.N. (ed.) Mammalian Protein Metabolism. New York: Academic Press. P. 21-123.
69. Kimura M., Grow J.F. The number of alleles that can be maintained in a finite population // Genetics. 1964. V. 49. P. 725-738.
70. Li W. H. Molecular Evolution. – USA Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates, Ins. Publishers, 1997. 487 p.
71. Lynch M. A method for calibrating molecular clock and its application to animal mitochondrial DNA / Lynch M., Jarell P. E. // Genetics. 1993. V.135. P. 1197-1208.
72. Maniatis T., Fritch E.F., Sambrook J. 1982. Molecular Cloning: a laboratory manual. New York: Cold Spring Harbor Laboratory. 545 p.
73. Mullis K. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction / Mullis K [et al] // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.V.51. 1986 - P. 263-273.
74. Nazarov D.Yu. Population Structure of Arctic Lamprey *Lethenteron camtschaticum* from the Kol River (Western Kamchatka) / Nazarov D.Yu [et al] // J. Ichth., 2011. V.51. №.4. P. 277-290.
75. Nei M., Kumar S.. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, New York. 2000.
76. Nei M. Molecular evolutionary genetics. – New York: Columbia Univ. Press. 1987. 512 p.
77. Nelson J.S., 1994. Fishes of the world. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore. 600 p. Fishes of the world. John Wiley & Sons, Ins. Hoboken, New Jersey, USA, 601 p.
78. Nelson J.S., 2006.
79. Page D.M., Holmes F.C. Molecular Evolution. A Phylogenetic Approach / Page D.M., Holmes F.C. /Blackwell Science Ltd. 1998 - 346 p.

80. Renaud, C.B. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. No. 5. Rome, FAO. 2011. 109 pp.
81. Renaud, C.B., H.S. Gill and I.C. Potter, 2009. Relationships between the diets and characteristics of the dentition, buccal glands and velar tentacles of the adults of the parasitic species of lamprey. *Journal of Zoology* 278:231-242.
82. Sokolov E.P. An improved method for DNA isolation from mucopolysacchride-rich molluscan tissues // *J. Moll. Stud.* V. 66. 2000 - P. 573-575.
83. Vladykov V. D. The teeth of lampreys (Petromyzontidae) : their terminology and use in a key to the Holarctic genera. / Vladykov V. D. & Follet W. - *Fish. Res. Bd. Canada*. V. 24, 1967. P. 1067–1075.
84. Vladykov V. D., Kott E., 1979. Satellite species among the Holarctic lampreys (Petromyzontidae). // *Cal. J. Zool.* No 57. P. 860-867.
85. Yamazaki Y. / Yamazaki Y., Goto A., Nishida M. // *J. Fish Biol.* 2003. V. 62. P. 591–609.
86. Yamazaki Y. / Yamazaki Y., Yokoyama R., Nishida M., Goto A.// *J. Fish Biol.* 2006. V. 68. Suppl. B. P. 251–269.
87. Znanandrea G., 1959. Speciation among Lampreys. // *Nature*. No 184. P. 380.
88. Zuckerkandel E. Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity / Zuckerkandel E., Pauling L.// - In: *Horizons in Biochemistry*. – N. Y.: Academic Press, 1962. P. 189 – 225.