

УДК 597.213.574.3.574.91

РЕЧНАЯ МИНОГА *LAMPETRA FLUVIATILIS* (PETROMYZONTIDAE) ПСКОВСКОГО ПООЗЕРЬЯ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2023 г. А. О. Звездин¹*, А. В. Кучерявый¹, А. В. Колотей¹, Н. В. Полякова¹, Д. С. Павлов¹

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

*E-mail: a.o.zvezdin@gmail.com

Поступила в редакцию 09.06.2023 г.

После доработки 22.06.2023 г.

Принята к публикации 26.06.2023 г.

Исследованы малочисленные жилые (резидентные) популяции речной миноги *Lampetra fluviatilis*, обитающие в изолированной от моря верхней части речной сети с многочисленными озёрами (верховья притоков р. Западная Двина и Псковско-Чудского озера, Псковская область). Половозрелые особи были отнесены к обычным и к крупным, они схожи с другими жилыми миногами из бассейна Балтийского моря. Наличие личинок разных размерно-возрастных групп указывает на регулярный нерест. Анализ современного и исторического (до возникновения изоляции) распространения миног показал сокращение мест обитания и снижение численности особей. Нарушение плотинами путей миграций привело к исчезновению анадромных мигрантов, и вслед за этим из большинства обследованных водоёмов исчезли жилые миноги. Мы связываем уменьшение числа заселённых миногами рек и их численности как с антропогенными факторами — прямым перегораживанием анадромным миногам доступа к нерестилищам (гидростроительство), так и с особенностями исследованной местности. Обилие лентических водоёмов в речной сети делает её пригодной для обитания миног при условии притока крупных анадромных особей, способных преодолевать такие водоёмы в поисках мест для нереста.

Ключевые слова: анадромные миноги, жилые миноги, фрагментированность речной системы, изоляция, гидростроительство, миграции, распространение, озёрно-речные системы, Национальный парк “Себежский”.

DOI: 10.31857/S0042875223060279, EDN: APRQQU

Миноги в условиях свободного доступа в разные части озёрно-речных систем могут заселять почти повсеместно как лотические (Torgersen, Close, 2004; Mundahl et al., 2006), так и лентические (Cochran, Lyons, 2004; Jones, 2007; Reid, Goodman, 2017; Zvezdin et al., 2021b) участки — от верховьев до устьевых зон, включая искусственно созданные ирригационные каналы и распреснённые устья рек (Mueller et al., 2021; Polyakova et al., 2021; Kucheryavyy et al., 2022). В условиях разнообразия местообитаний они могут реализовывать не только анадромную жизненную стратегию, но также озёрную и жилую (Bracken et al., 2015; Potter et al., 2015; Clemens et al., 2021).

Речная минога *Lampetra fluviatilis* относится к числу видов, особи которых реализуют несколько жизненных стратегий и могут обитать совместно. Известны сложные озёрно-речные сети, в которых совместно размножаются и дают смешанное потомство анадромные, озёрные и жилые особи (Kucheryavyy et al., 2022). В таких системах велика вероятность, что после нарушения путей мигра-

ций проходных миног из-за гидростроительства часть популяции, обитающая выше преграды, сохранится за счёт озёрных и/или жилых особей. Однако и у оказавшихся в изоляции популяций миног миграционные пути могут разрываться. Среди возможных причин — дальнейшее фрагментирование водных систем в результате естественных и антропогенных процессов, например, из-за строительства плотин бобрами (Bashinskiy, Osipov, 2016; Осипов и др., 2017), монтажа водопропускных труб под автомобильными дорогами (Kostow, 2002; Atkinson et al., 2020), климатических изменений, приводящих к пересыханию водоёмов (Wang et al., 2021), и действия ряда других факторов (Atkinson et al., 2020). Это оказывает определённое воздействие на пресноводные популяции миног или их части.

Примером акватории в пределах озёрно-речной сети, в которой туводная часть популяции речной миноги оказалась изолированной от анадромных особей, является система поверхностных вод Псковского поозерья (Национальный

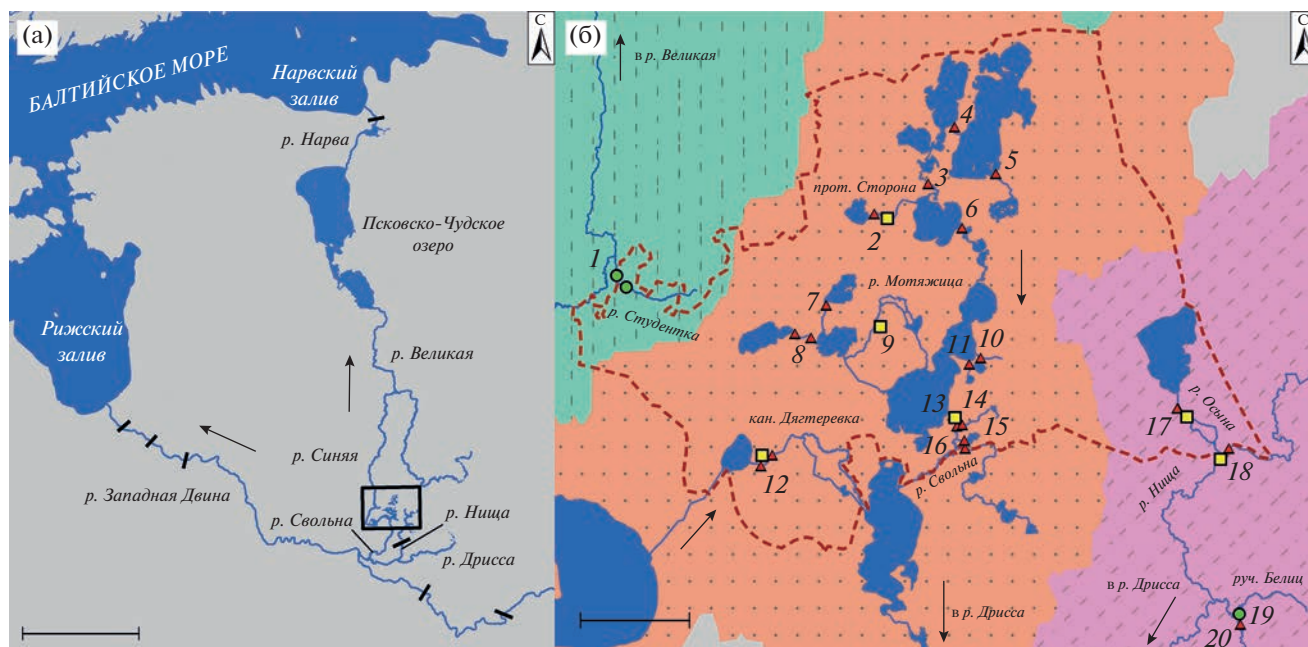


Рис. 1. Карта-схема района проведения работ: а — общий план с водными путями, по которым осуществлялись миграции речной миноги *Lampetra fluviatilis*; б — современное и историческое распространение речной миноги в Национальном парке “Себежский” и на прилегающих территориях. (□) — обследованная территория, (—) — плотины, (●) — места поймки миног; (▲) — обследованные участки водоёмов, в которых миноги не обнаружены; (■) — водоёмы, для которых известно обитание миног до начала 1950-х гг. (по: Александров, Курьянович, 2001); водосборный бассейн: (■) — р. Синяя, (■) — р. Свольна, (■) — р. Нища; (→) — направление течения, (---) — граница Национального парка; 1–20 — места обловов и/или известные места обитания миног (названия водоёмов см. в табл. 1). Масштаб, км: а — 200, б — 10.

парк “Себежский” и прилегающие территории). До строительства плотин на р. Западная Двина на его территории было отмечено обитание и размножение проходных и жилых особей (Александров, Курьянович, 2001). Современное состояние фауны миног в Псковском поозерье неизвестно, но оно могло бы служить примером оценки успешности обитания жилых особей в речной сети с многочисленными озёрами после нарушения связи с морем.

Цель работы — изучить современное состояние (распространение и основные характеристики особей) фауны миног изолированной от моря озёрно-речной сети Псковского поозерья и провести сравнительный анализ полученных данных и исторических сведений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор полевого материала выполнен в августе 2021 и мае 2022 гг. в пределах Национального парка “Себежский” (Псковская область) и на прилегающих территориях (рис. 1). В реках и ручьях проводили поиск и отлов личинок и производителей миноги. Для отлова использовали сеть Киналёва (прямоугольная рама из арматурного прута с раз-

мером входного отверстия 0.5×0.7 м и с кутом длиной 0.8 м из безузловой дели ячейёй 2.5 мм). В зависимости от условий в каждом водотоке обследовали участок протяжённостью 100–500 м. В наиболее подходящих биотопах проводили обловы 10–15 участков дна площадью по 2 м². Пойманных особей усыпляли с использованием раствора MS-222 концентрацией 50 мг/л (Matthews, Varga, 2012; Rendell-Bhatti et al., 2023) и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида или 96%-ном этаноле.

Координаты точек поймок миног устанавливали с применением GPS-навигатора Garmin eTrex 30x (“Garmin Ltd.”, США). Данные использовали для анализа распространения речной миноги в озёрно-речных сетях и сравнения современного и исторического распространения. Расстояния от точек находок миног до Балтийского моря определяли по спутниковым снимкам и топографическим картам.

Историческую и краеведческую информацию собирали в опубликованной литературе, а также опрашивая работников Национального парка “Себежский”. Миноги почти никогда не попадали на рассматриваемой территории в область интересов специалистов, так как не являются промыс-

ловым видом, поэтому сведения о них отрывочны. Для анализа возможных изменений численности речной миноги привлечены дополнительные данные по биологии обсуждаемого вида на других территориях, главным образом, в бассейне Западной Двины, а также сведения по другим видам миног.

Камеральная обработка включала в себя видовую идентификацию особей по опубликованным ключам (Renaud, 2011; Zvezdin et al., 2021a) и измерение их абсолютной длины (*TL*). Также были проанализированы пластические и меристические признаки по описанной ранее схеме (Кучерявый и др., 2016). В обобщающей таблице и в квадратных скобках в описательных характеристиках стадий развития миног приведены референсные значения признаков из Каталога миног мира (Renaud, 2011). Описательные характеристики личинок приведены только для руч. Белиц, так как выборка из р. Студенка была небольшой. Выделение размерных группировок основано на опубликованных ранее данных (Кучерявый и др., 2016; Zvezdin et al., 2021a). Стадии метаморфоза определяли по схеме Юсона и Поттера (Youson, Potter, 1979). Собранный материал хранится в Коллекции миног России ИПЭЭ РАН, в тексте ниже упоминаются их каталожные номера (ИЕЕ).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрография Псковского поозерья

Все исследованные водоёмы относятся к водосборному бассейну Балтийского моря. На территории площадью ~500 км² расположено >115 озёр. Сток из них осуществляется по трём направлениям (рис. 1).

1. *Нарвское направление.* В юго-западной части особо охраняемой природной территории (ООПТ) берёт начало р. Студенка, сток из которой (через реки Синяя, Великая и Псковско-Чудское озеро) осуществляется в р. Нарва и Нарвский залив Балтийского моря. В районе проведения исследования и ниже по течению между р. Студенка и Псковско-Чудским озером водоёмов с замедленным водообменом нет. На р. Нарва расположена Нарвская ГЭС, введенная в эксплуатацию в 1955 г. (Ресурсы поверхностных вод..., 1963).

2. *Свольно-западнодвинское направление.* Обследованные участки водотоков входят в состав густой озёрно-речной сети из более чем ста малых и средних озёр, расположенной в центральной части ООПТ. Сток через реки Свольна и Дрисса осуществляется в р. Западная Двина и Рижский залив Балтийского моря. Между р. Дрисса и озёрами Национального парка “Себежский” на р. Свольна расположены ещё два озера. Ниже по течению на р. Западная Двина расположен каскад

ГЭС, построенных в 1939–1974 гг.; на Кегумской ГЭС (сооружённой в 1939 г.) существует рыболод, его эффективность оценивают как ограниченную (Bolonina et al., 2016), однако неизвестно, могли ли его преодолевать анадромные мигранты речной миноги. Окончательно доступ в среднее и верхнее течение р. Западная Двина для них был прекращён после строительства Плявиньской ГЭС в 1965 г.

3. *Нище-западнодвинское направление.* Несколькими озёрами (8 шт.) в юго-восточной части Национального парка “Себежский” имеют сток в р. Нища, которая является притоком р. Дрисса. Южнее границ парка дополнительно были обследованы притоки р. Нища 1-го и 2-го порядков – р. Черпетица и руч. Белиц. В районе проведения работ озёра расположены только выше по течению обследованных участков водотоков и мест обитания миног, известных из литературы (Александров, Курьянович, 2001). Ниже них по течению, перед водохранилищами на р. Западная Двина, расположено небольшое Клястицкое водохранилище на р. Нища с малой ГЭС, образованное в 1959 г.

Распространение и видовая принадлежность миног

Обследовали 22 участка в 19 водоёмах, каждый из которых относится к одному из трёх направлений стока (рис. 1, табл. 1). Удалённость мест обследований от моря по воде по направлениям стока составляет 503–531 км. Миноги были обнаружены в двух водоёмах: в р. Студенка (Нарвское направление) и руч. Белиц (Нище-западнодвинское направление). Диагностические признаки пойманных особей, главным образом, озубление ротовой воронки и пигментация хвостового плавника позволяют отнести их к роду *Lampetra*, который в Балтийском морском бассейне представлен сложнокомплексным видом – речная минога.

В р. Студенка обитает малочисленная локальная популяция речной миноги, плотность поселения ювенильных особей составляет 0.3 экз/м² дна. Популяция фрагментирована заболоченными участками реки, образовавшимися в результате строительства плотин бобрами и засора дренажных труб под автомобильной дорогой. Пригодные для обитания миног участки в нижнем течении реки имеют протяжённость ~700–900 м при длине заболоченных участков 500–600 м. В августе 2021 г. обнаружены личинки разных размеров (ИЕЕ 21081802) и четыре метаморфные особи (ИЕЕ 21081803). В мае 2022 г. производителей и следов нереста не обнаружено.

В руч. Белиц в августе 2021 г. обнаружены личинки миноги разных размерно-возрастных групп (ИЕЕ 21082001, 21082002), также в мае 2022 г.

Таблица 1. Распространение речной миноги *Lampetra fluviatilis* в Псковском поозерье в разные годы (по сведениям литературы и собственным данным)

Направление стока	Водоём	1950-е*	2021–2022
Нарвское	1. Р. Студенка	Нет данных	+ ^{R am}
Свольно-западнотвинское	2. Протока Сторона (Мидинская)	+ ^R	—
	9. Р. Мотяжица	+ ^R	Нет данных
	12. Канал Дегтярёвка	+ ^R	—
	13. Р. Свольна	+ ^{A, R}	—
	3. Протока Глубочица	Нет данных	—
	4. Протока Угаринка	То же	—
	5. Протока Кузьминская	»	—
	6. Протока оз. Белое—оз. Озерявки	»	—
	7. Протока оз. Глубокое—оз. Мотяз	»	—
	8. Протока Маицкая	»	—
	10. Руч. б/н рядом с д. Волосня	»	—
	11. Протока Волосня	»	—
	14. Руч. Ужинец	»	—
	15. Руч. Хотяжи	»	—
	16. Р. Нечерская	»	—
Нище-западнотвинское	17. Р. Осына (Осынка)	+ ^{A, R}	—
	18. Р. Нища	+ ^{A, R}	—
	19. Руч. Белиц	Нет данных	+ ^R
	20. Р. Черпетица	Нет данных	—

Примечание. “+” — минога обнаружена, “—” — не обнаружена; *данные по: Александров, Курьянович, 2001; ^Rрезидентная форма, ^{R am}обнаружены только личинки, ^Aанадромная форма. Нумерация водоёмов соответствует таковой на рис. 1.

были отловлены производители резидентной формы (IEE 22050601–22050603). Несмотря на фрагментированность русла, численность локальной популяции этого ручья была высокая по сравнению с р. Студенка — плотность поселения 2.6 экз/м² дна. Протяжённость заболоченных участков (в устье ручья и образованных в результате деятельности бобров) не превышает 100–150 м, а длина пригодных для миног участков составляет ~1 км. Большое количество завалов из стволов деревьев в русле практически не препятствует течению ручья.

В 14 обследованных водотоках (табл. 1), относящихся к бассейну р. Свольна, миноги не обнаружены. Обследование р. Мотяжица (рис. 1; удалённость от моря до устья реки 509 км) не было выполнено из-за значительной заболоченности прилегающей к реке местности и фактического отсутствия у реки проточных участков.

Характеристика миног

В ходе работ обнаружены особи, находящиеся на всех этапах жизненного цикла жилых непара-

зитических миног (табл. 2): производители (рис. 2), метаморфные особи и личинки (рис. 3).

Производители из руч. Белиц (рис. 2). Антериальные зубы плохо видны, поэтому в табл. 2 приведено число только отчётливо видимых вершин. Экзолатеральные и постериальные отсутствуют [также по: Renaud, 2011]. Прижизненная окраска тела: спина и бока тёмные коричневатые, брюхо — светлее. Чёткого перехода в окраске чаще нет. Пятно на втором спинном плавнике не выражено. Радужка светло-серая [жёлтая], линия невромасов не пигментирована [также]. Хвостовой плавник со средней пигментацией [слабо пигментирован], лопатовидный [также].

Личинки в возрасте ≥1+ из руч. Белиц (рис. 3). Так как число пойманных особей, которые попадают в заданный Рено (Renaud, 2011) диапазон *TL* невелико ($n = 3$), в табл. 2 мы дополнительно приводим общую характеристику всех личинок *TL* 46–138 мм ($n = 29$). Спина и бока коричневые или светло-коричневые, брюхо светлее спины. Верхняя губа не пигментирована, а субокулярная область пигментирована у всех особей. Нижняя и верхняя жаберные области не пигментированы, пигментированы только с одной стороны в райо-

Таблица 2. Некоторые пластические и меристические признаки речной миноги *Lampetra fluviatilis* из водоёмов Псковского поозерья

Признак	Руч. Белиц				Р. Студенка	
	Производители (<i>n</i> = 18)	Личинки в возрасте			Метаморфные особи (<i>n</i> = 4)	Личинки в возрасте $\geq 1+$ (<i>n</i> = 11)
		$\geq 1+$		0+		
		(<i>n</i> = 3)*	(<i>n</i> = 29)	(<i>n</i> = 6)		
<i>TL</i> , мм	118–150	125–132	46–138	20.2–27.3	123–153	45–129
В % <i>TL</i>						
<i>d</i> – <i>B</i> ₁	$\frac{9.8-13.6}{10.9-12.6}$	$\frac{7.1-8.0}{7.0-8.2}$	4.1–8.0	8.5–13.6	4.7–6.5	4.1–6.9
<i>B</i> ₁ – <i>B</i> ₇	$\frac{8.4-11.8}{7.5-9.9}$	$\frac{9.8-10.4}{9.0-11.6}$	9.5–15.5	14.9–19.3	10.0–13.0	12.4–16.4
<i>B</i> ₇ – <i>a</i>	$\frac{40.5-52.9}{44.4-53.3}$	$\frac{55.1-59.2}{50.3-55.2}$	46.9–59.2	48.6–64.2	51.2–63.4	50.0–53.7
<i>a</i> – <i>C</i>	$\frac{23.9-31.2}{25.4-31.4}$	$\frac{27.2-30.1}{25.0-28.6}$	23.2–30.1	14.6–19.8	24.0–33.0	22.2–33.6
<i>o</i>	$\frac{2.0-3.6}{2.3-2.9}$					
<i>d</i>	$\frac{3.4-6.2}{5.2-7.0}$					
Меристические признаки						
<i>n.mio</i>	$\frac{56-68^{**}}{60-65}$	$\frac{62-64}{58-64}$	58–64		63–68	62–69
<i>ST</i>	$\frac{2}{2}$					
<i>IT</i>	$\frac{7-8}{7-9}$					
<i>LCR</i>	$\frac{3}{3}$					
<i>LC</i>	$\frac{2-3-2}{2-3-2}$					
<i>AF</i>	$\frac{12-30}{\text{нет данных}}$					

Примечание. *TL* – абсолютная длина тела, *d*–*B*₁ – расстояние от конца рыла до первого жаберного отверстия, *B*₁–*B*₇ – длина жаберного аппарата, *B*₇–*a* – длина туловища, *a*–*C* – длина хвоста, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *d* – диаметр ротовой воронки, *n.mio* – число туловищных миомеров; *ST*, *IT* – число вершин соответственно на верхнечелюстной и нижнечелюстной пластинке; *LCR* – число рядов эндолатеральных зубов, *LC* – эндолатеральная формула, *AF* – число видимых вершин на верхнегубном поле; *особи с сопоставимыми каталожным (по: Renaud, 2011) значениями *TL*; ***n* = 13; над чертой – пределы варьирования значений признака, под чертой – референсные значения по: Renaud, 2011; *n* – число изученных особей, экз.

не первого жаберного отверстия или с обеих сторон. Нижняя губа не пигментирована, либо со слабой или средней пигментацией. Боковая линия невромастов непигментированная. Хвостовой плавник не пигментирован или слабо пигментирован, лопатовидный.

Сеголетки (3 мес. постэмбрионального развития) из руч. Белиц. Тело прозрачное, сквозь кожу видны внутренние органы. Пигментация хорошо выражена с дорсальной стороны по верхней границе миомеров, а также вокруг кишечника, глаз, жаберных дуг, зоны за отической капсулой. Верх-



Рис. 2. Внешний вид производителей речной миноги *Lampetra fluviatilis* из руч. Белиц: а — самец, б — самка. Масштаб (линейка общая): 1 см.



Рис. 3. Внешний вид ювенильных особей речной миноги *Lampetra fluviatilis* из обследованных водоёмов: а, б — соответственно метаморфная особь и личинка из р. Студенка; в — личинка из руч. Белиц. Масштаб (линейка общая): 1 см.

ная жаберная область пигментирована частично. Верхняя губа, щека и хвостовой плавник не пигментированы.

Размерно-возрастная характеристика личинок. Несмотря на небольшой размер выборки, исследование размерного распределения личинок (рис. 4) позволяет предположить, что личиночная фаза продолжается ~5 лет. Наиболее вероятное распределение *TL* для личинок возраста 0+ — 20–27 мм, 1+ — 46–51 мм, 2+ — 67–76 мм; 3+ — 88–93 мм. В предполагаемой группе возраста 4+ разброс *TL* значительный (98–153 мм). Исходя из известных минимальных значений *TL* метаморфной особи и производителей, можно предположить, что пре-

вращение происходит, когда личинка достигает *TL* ~ 120 мм.

Метаморфные особи из р. Студенка (рис. 3). Стадии 4–6. Бранхиопоры отчётливой овальной формы, продольная борозда жаберного аппарата полностью исчезла. Дорсовентральное расширение жаберной области меньше, чем у личинок. Ротовая воронка сохраняет треугольную форму, на её наружном кольце видны фимбрии. В ротовой воронке видны ещё не кератинизированные зачатки зубов. Задняя (глубинная) часть ротового диска открывается в пищевод округлым отверстием. Верхняя губа пигментирована только по верхнему краю, субокулярная и нижняя преджаберная области не пигментированы, верхняя жа-

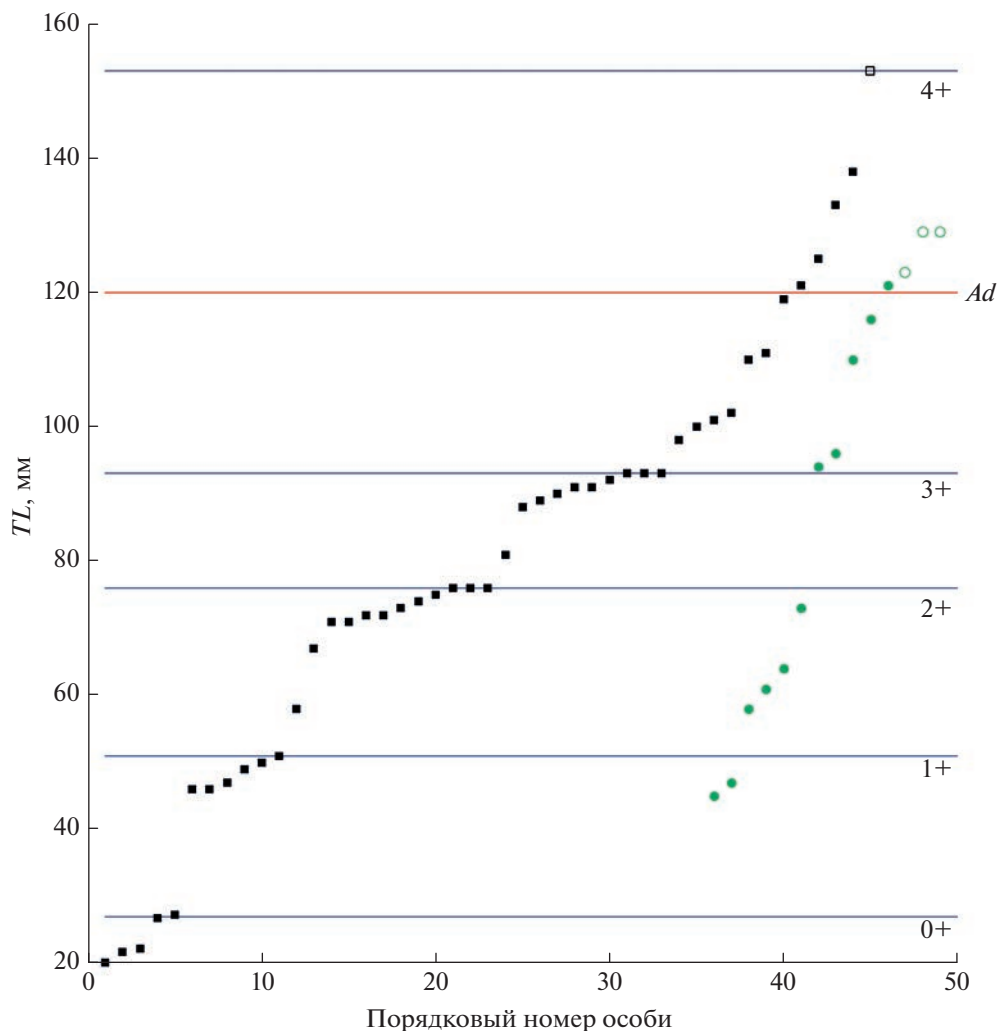


Рис. 4. Размеры упорядоченных по абсолютной длине тела (TL) ювенильных особей речной миноги *Lampetra fluviatilis* из руч. Белиц: (■) – личинки, (□) – метаморфные особи; из р. Студенка: (●) – личинки, (○) – метаморфные особи. 0+ ... 4+ – предполагаемый возраст личинок, установленный исходя из их размерного распределения; Ad – минимальный размер производителей.

берная область пигментирована: интенсивность пигментации увеличивается к дорсальной поверхности и к седьмому жаберному отверстию. Хвостовой плавник не пигментирован [пигментация отсутствует у молодых постметаморфных особей], лопатовидный. Нижняя губа и брюшная сторона жаберной области не пигментированы. Боковая линия невромастов не пигментирована.

ОБСУЖДЕНИЕ

В поисках местообитаний миног были обследованы три группы водоёмов, расположенные рядом друг с другом и находящиеся на почти одинаковом удалении от моря. Речная минога не обнаружена в водоёмах, относящихся к свольно-западновинскому направлению стока, несмотря на имеющиеся сведения (Александров, Курьяно-

вич, 2001) о том, что она там ранее обитала. Для понимания того, как сформировалось её современное распространение в Национальном парке “Себежский” и на прилегающих территориях, необходимо провести сравнительный анализ исторических и современных данных, принимая во внимание особенности озёрно-речной сети.

Видовой статус и внутривидовые особенности

В единственной известной нам работе (Александров, Курьянович, 2001), обобщающей данные по ихтиофауне Национального парка “Себежский”, указано обитание двух видов миног – речной и ручьевой *L. planeri*. В связи с изменениями в представлениях о таксономическом положении миног (Махров, Попов, 2015; Шилин,

2017) следует считать, что это жилые и проходные особи одного вида — речной миноги.

По длине тела половозрелые самцы и самки миноги из окрестностей Национального парка (руч. Белиц, IEE 21082002) попадают в размерные группировки обычные (TL 118–139 мм) и крупные (TL 143–150 мм). Мелкие и карликовые производители не обнаружены. Берг (1948) сообщает о половозрелых особях из западнодвинской системы, размеры которых аналогичны — крупный самец (TL 151 мм) и обычная самка (TL 138 мм).

Как особи из сообщения Берга (Берг, 1948), так и обнаруженные нами производители не отличались своим озублением от описания, приведённого Рено (Renaud, 2011). Мы выявили несколько более широкий размах числа туловищных миомеров, характерный для миног рода *Lampetra* с территории России (57–67, в очень редких случаях до 77). Это может быть связано с различающимися условиями эмбрионального развития (Кучерявый и др., 2016, 2017; Zvezdin et al., 2021b), но вписывается в ранее указанные диапазоны (Hardisty, 1986a, 1986b) для речной и ручьевой миног (соответственно 58–69 и 54–69).

Полученные о личинках данные позволяют предположить, что, несмотря на малочисленность миноги, её нерест проходит ежегодно. Темп роста особей наибольший в первые годы личиночного развития (прирост в среднем может составлять до 106% за первый год жизни и до 47% — за второй). По своим характеристикам личинки из Национального парка соответствуют описанным ранее особям (Hardisty, 1944).

Сравнение исторического и современного распространения

Рельеф района проведения работ имеет ледниковое происхождение и является молодым по возрасту, так как образован после отступления Валдайского оледенения ~10–12 тыс. лет назад, как и большая часть бассейна р. Западная Двина (Павловская, Зерницкая, 1995). Это объясняет особенности гидрографической сети Псковского поозерья — слабо разработанные долины водотоков, преобладание мелководных рек небольшой протяжённости (15–25 км) с невысокой скоростью течения, большое число малых озёр. В целом такую территорию можно охарактеризовать как малоприспособленную для речной миноги, которая предпочитает проточные, быстротекущие реки и ручьи (Hardisty, 1986a, 1986b).

Тем не менее, анадромных производителей речной миноги до строительства первой ГЭС на р. Западная Двина (~1936–1939 гг.) наблюдали в водоёмах вдоль южной границы Национального парка “Себежский”, куда они поднимались из моря по рекам Свольна и Нища (Александров,

Курьянович, 2001). Миграции в эти водоёмы (рис. 1, табл. 1) являются одними из самых протяжённых достоверно известных нерестовых миграций речной миноги — более 500 км. Вероятно, численность анадромных мигрантов в среднем и верхнем течении р. Западная Двина в период до строительства ГЭС была невелика. Бирзакс и Аберсонс (Birzaks, Abersons, 2011) отмечают, что наиболее важные нерестилища речной миноги располагались в нижнем течении реки, а в настоящее время нерест проходит только в предустьевом участке.

В Псковском поозерье локальные популяции жилых миног были образованы как вдоль южной границы ООПТ в системах рек Свольна и Нища (совместное обитание с проходными миногами), так и в ряде водоёмов, расположенных выше по озёрно-речной сети свольно-западнодвинского направления (рис. 1, табл. 1). Последние, крайне редкие, встречи жилых миног относятся к началу 1950-х годов (Александров, Курьянович, 2001). То есть ещё около 15 лет локальные популяции миног в водоёмах свольно-западнодвинского и ниже-западнодвинского направлений сохранялись после прекращения притока проходных особей за счёт особей с жилым и/или озёрным типами жизненной стратегии (последнее маловероятно из-за отсутствия подходящей кормовой базы в озёрах Псковского поозерья).

Сохранение миног резидентной формы, оказавшихся в изоляции от проходных особей, можно объяснить уменьшением внутривидовой конкуренции в местах обитания личинок. Для малочисленного потомства жилых миног в водотоках достаточно пищевых ресурсов для созревания без перехода на паразитическую фазу. То есть условия позволяют не образовывать проходную форму. В случае если какое-то ограниченное число миног продолжает реализовывать анадромную стратегию (образуются смолты), то возврат таких особей на нерест из моря невозможен из-за плотин на реках (Moser et al., 2014).

Сохранившиеся в Псковском поозерье до настоящего времени местообитания резидентных миног (р. Студенка, руч. Белиц) ранее не были отмечены в литературе, поэтому можно только предполагать, что анадромные производители заходили из р. Нища в руч. Белиц. Также справедливо предположить, что до зарегулирования р. Нарва проходные производители речной миноги доходили до р. Студенка, преодолевая Псковско-Чудское озеро. Случаи их захода в притоки озера задокументированы (Clemens et al., 2021).

Причины деградации популяций

В Национальном парке “Себежский” и на прилегающих территориях после возникновения

изоляции от проходных мигрантов произошло заметное сокращение численности речной миноги. Непосредственно на ООПТ речная минога сохранилась в виде малочисленной популяции р. Студенка. Мы считаем, что первичной причиной наблюдаемых изменений является гидростроительство, оказывающее негативное воздействие на популяцию и вид в целом. Плотины не препятствуют скату части особей, но полностью отсекает доступ к нерестилищам как проходным производителям речной миноги, так и представителям других видов миног и рыб (Birzaks, Abersons, 2011; Aronsuu et al., 2015; Jolley et al., 2018; Clemens et al., 2021; Moser et al., 2021; Jubb et al., 2023). Это приводит к сокращениям их ареалов (Orlov et al., 2022; Waldman, Quin, 2022; Jubb et al., 2023). Также увеличивается заиленность нерестовых участков, расположенных от плотины до зоны выклинивания подпора, что негативно сказывается на численности изолированной части популяции (Ojutkangas et al., 1995; Lusk, 1996; Meyer, Brunken, 1997; Waterstraat, Krappe, 1998).

Плотины и водопропускные трубы создают как механические препятствия для миграций, так и участки водоёмов с замедленным водообменом. В последних, с одной стороны, снижено или отсутствует течение — важный ориентир для мигрантов как против течения, так и вниз по нему (Павлов, 1979; Birzaks, Abersons, 2011; Meckley et al., 2014, 2017; Lothian et al., 2020; Zvezdin et al., 2022); с другой — происходит смешивание и разбавление видоспецифических феромонов, которые также являются ориентиром для идущих на нерест миног (Li et al., 2003; Wagner et al., 2009; Vrieze et al., 2010, 2011; Birzaks, Abersons, 2011; Neeson et al., 2011). Можно предположить, что не только водохранилища, но и многочисленные озёра, входящие в состав озёрно-речных сетей, оказываются фактором, влияющим на расселение миног. Снижающаяся в последние десятилетия проточность речной сети Псковского поозерья (личное сообщение А.И. Стукальцова, Национальный парк “Себежский”) усугубляет описанную ситуацию.

На примере популяций речной миноги Псковского поозерья мы наблюдаем негативное влияние большинства перечисленных причин. Однако отдельно отметим характер исследованной местности — обилие озёр и слабую проточность водоёмов. Водоёмы свольно-западновинского направления, где популяция речной миноги не обнаружена, относятся к такому типу озёрно-речной сети. Напротив, р. Студенка и руч. Белиц входят в состав речных сетей, где выше водохранилищ преобладают речные условия, и в них минога сохранилась. Это позволяет предположить, что выживание локальных популяций речной миноги в малоприспособленных для обитания речных системах (с высокой долей лентической составляющей) связано с притоком анадромных мигрантов. В по-

исках подходящих для нереста биотопов анадромные миноги могли заходить в разные части озёрно-речной сети свольно-западновинского направления стока, в том числе удалённые и труднодоступные из-за обилия озёр. Способность анадромных миног преодолевать большие расстояния (Moser et al., 2014; Clemens et al., 2021) и пересекать лентические водоёмы хорошо известна. В базе данных “Миноги России” ИПЭЭ РАН (Kolotei et al., 2021) содержатся многочисленные записи о поимках анадромных мигрантов в притоках озёр Ладожское, Сестрорецкий разлив, Цветочное, Псковско-Чудское и других (ИЕЕ 00000143, 15051901, 22052001, 00000150, 09092402, 30052001). Их высокая плодовитость и, соответственно, высокая численность потомства, вероятно, позволяли поддерживать локальные резидентные популяции в водоёмах Псковского поозерья.

Жилые миноги, напротив, совершают короткие нерестовые миграции против течения, которые компенсируют расселение личинок вниз по реке от мест нереста (Malmqvist, 1980). Их протяжённость оценивают в 2–5 км (Hardisty, Potter, 1971; Malmqvist, 1980; Hardisty, 1986b). Молекулярно-генетические данные показывают, что жилые особи из разных рек различаются на популяционном уровне, что ещё раз подтверждает ограниченные возможности резидентных миног к миграциям и расселению (Bracken et al., 2015). Поэтому в Псковском поозерье оставшиеся в изоляции миноги не могут в той же мере, что и анадромные особи, использовать пригодные для нереста и обитания биотопы. Меньшая плодовитость жилых особей (Zelennikov, 2022) приводит к снижению численности популяции (относительно существовавшей ранее) как минимум в первое время после установления изоляции. Вместе эти факторы привели к сокращению занятых территорий и численности миног.

Таким образом, в верховьях притоков верхнего течения р. Западная Двина, а также, вероятно, и р. Нарва сложная популяционная структура речной миноги, исторически состоявшая из анадромной (проходные миноги) и пресноводных (озёрные и жилые миноги) частей, сократилась до локальных изолированных популяций. Основной современный фактор, вызывающий сокращение численности речной миноги — нарушение путей миграций анадромных особей в результате гидростроительства. В слабопроточных речных системах с большим числом озёр вслед за прекращением притока анадромных миног сокращаются и/или исчезают и жилые популяции. В речных сетях с преобладанием типичных речных условий локальные резидентные популяции сохраняются. Однако на оставшуюся популяцию миног оказывают негативное воздействие многие факторы (фрагментирование водных систем, климатиче-

ские изменения, снижение водности и другие), вклад каждого из которых и их возможное совместное воздействие требуют отдельной оценки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам Национального парка “Себежский” за помощь в организации и проведении работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Ю.В., Курьянович В.И. 2001. Миноги (Petromyzontidae, Cyclostomata) и рыбы (Pisces) // Биоразнообразие и редкие виды Национального парка “Себежский”. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 199–204.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.
- Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В. и др. 2016. Полиморфизм производителей жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 577–585. <https://doi.org/10.7868/S0042875216050076>
- Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Назаров Д.Ю. и др. 2017. Биологическая характеристика смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* из бассейна реки Чёрная (Финский залив, Балтийское море) // Там же. Т. 57. № 2. С. 201–211. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020138>
- Махров А.А., Попов И.Ю. 2015. Жизненные формы миног (Petromyzontidae) как проявление внутривидового разнообразия онтогенеза // Онтогенез. Т. 46. № 4. С. 240–251. <https://doi.org/10.7868/S0475145015040072>
- Осипов В.В., Башинский И.В., Подшивалина В.Н. 2017. О влиянии деятельности речного бобра – *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) на биоразнообразие экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволж. экол. журн. № 1. С. 69–83. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-69-83>
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павловская И.Э., Зерницкая В.П. 1995. Палеогеография бассейна Западной Двины в позднеледниковье и голоцене // Литосфера. № 2. С. 67–75.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: гидрологическая изученность. 1963. Т. 4. Прибалтийский район. Вып. 1. Эстония. Л.: Гидрометеиздат, 159 с.
- Шилин Н.И. 2017. Об изменениях в таксономии ряда круглоротых и рыб из списка Изумрудной сети // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 158–162.
- Aronson K., Marjomäki T.J., Tuohino J. et al. 2015. Migratory behaviour and holding habitats of adult river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) in two Finnish rivers // Boreal Environ. Res. V. 20. № 1. P. 120–144.
- Atkinson S., Bruen M., O’Sullivan J.J. et al. 2020. An inspection-based assessment of obstacles to salmon, trout, eel and lamprey migration and river channel connectivity in Ireland // Sci. Total Environ. V. 719. Article 137215. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137215>
- Bashinskiy I.V., Osipov V.V. 2016. Beavers in Russian forest-steppe – characteristics of ponds and their impact on fishes and amphibians // Russ. J. Theriol. V. 15. № 1. P. 34–42. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.15.1.06>
- Birzaks J., Abersons K. 2011. Anthropogenic influence on the dynamics of the river lamprey *Lampetra fluviatilis* landings in the river Daugava basin // Sci. J. Riga Tech. Univ. V. 7. № 1. P. 32–38. <https://doi.org/10.2478/v10145-011-0025-z>
- Bolonina A., Comoglio C., Calles O., Kunickis M. 2016. Strategies for mitigating the impact of hydropower plants on the stocks of diadromous species in the Daugava River // Energy Procedia. V. 95. P. 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.egypro.2016.09.027>
- Bracken F.S.A., Hoelzel A.R., Hume J.B., Lucas M.C. 2015. Contrasting population genetic structure among freshwater-resident and anadromous lampreys: the role of demographic history, differential dispersal and anthropogenic barriers to movement // Mol. Ecol. V. 24. № 6. P. 1188–1204. <https://doi.org/10.1111/mec.13112>
- Clemens B.J., Arakawa H., Baker C. et al. 2021. Management of anadromous lampreys: common threats, different approaches // J. Great Lakes Res. V. 47. Suppl. 1. P. S129–S146. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.09.005>
- Cochran P.A., Lyons J. 2004. Field and laboratory observations on the ecology and behavior of the silver lamprey (*Ichthyomyzon unicuspis*) in Wisconsin // J. Freshw. Ecol. V. 19. № 2. P. 245–253. <https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664538>
- Hardisty M.W. 1944. The life history and growth of the brook lamprey (*Lampetra planeri*) // J. Anim. Ecol. V. 13. № 2. P. 110–122. <https://doi.org/10.2307/1444>
- Hardisty M.W. 1986a. *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 1. Petromyzontiformes. Wiesbaden: Aula Verlag. P. 249–278.
- Hardisty M.W. 1986b. *Lampetra planeri* (Bloch, 1784) // Ibid. P. 279–304.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The Behavior, ecology, and growth of larval lampreys // The biology of lampreys. V. 1. London: Acad. Press. P. 85–125.
- Jolley J.S., Silver G.S., Harris J.E., Whitesel T.A. 2018. Pacific lamprey recolonization of a Pacific Northwest river following dam removal // River Res. Appl. V. 34. № 1. P. 44–51. <https://doi.org/10.1002/rra.3221>
- Jones M.L. 2007. Toward improved assessment of sea lamprey population dynamics in support of cost-effective sea lamprey management // J. Great Lakes Res. V. 33. Suppl. 2. P. 35–47. [https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[35:TIAOSL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[35:TIAOSL]2.0.CO;2)
- Jubb W.M., Noble R.A.A., Dodd J.R. et al. 2023. Understanding the impact of barriers to onward migration; a novel approach using translocated fish // J. Environ. Manag.

- V. 335. Article 117488.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117488>
- Kolotei A.V., Kucheryavyy A.V., Zvezdin A.O., Polyakova N. 2021. Database of European river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758)) actual samples deposited in the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution. Version 1.5. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS.
<https://doi.org/10.15468/kjted9>
- Kostow K. 2002. Oregon lampreys: natural history status and analysis of management issues. Portland: ODFW, 113 p.
- Kucheryavyy A.V., Tsimbalov I.A., Kirillova E.A. et al. 2016. The need for a new taxonomy for lampreys // Jawless fishes of the world. V. 1. Newcastle upon Tyne: Scholars Publ. P. 251–278.
- Kucheryavyy A.V., Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Pavlov D.S. 2022. A new element in the migration cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis*: downstream migration from a lake // Environ. Biol. Fish. V. 105. № 12. P. 1857–1871.
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01249-1>
- Li W., Siefkes M.J., Scott A.P., Teeter J.H. 2003. Sex pheromone communication in the sea lamprey: implications for integrated management // J. Great Lakes Res. V. 29. Suppl. 1. P. 85–94.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(03\)70479-1](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70479-1)
- Lothian A.J., Tummers J.S., Albright A.J. et al. 2020. River connectivity restoration for upstream-migrating European river lamprey: the efficacy of two horizontally-mounted studded tile designs // River Res. Appl. V. 36. № 10. P. 2013–2023.
<https://doi.org/10.1002/rra.3734>
- Lusk S. 1996. The status of the fish fauna in the Czech Republic // Conservation of endangered freshwater fish in Europe. Basel: Birkhäuser Basel. P. 89–98.
https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4_10
- Malmqvist B. 1980. The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planeri* Bloch, in a South Swedish stream // J. Fish Biol. V. 16. № 1. P. 105–114.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb03690.x>
- Matthews M., Varga Z.M. 2012. Anesthesia and euthanasia in zebrafish // ILAR J. V. 53. № 2. P. 192–204.
<https://doi.org/10.1093/ilar.53.2.192>
- Meckley T.D., Wagner C.M., Gurarie E. 2014. Coastal movements of migrating sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in response to a partial pheromone added to river water: implications for management of invasive populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. № 4.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0487>
- Meckley T.D., Gurarie E., Miller J.R., Wagner C.M. 2017. How fishes find the shore: evidence for orientation to bathymetry from the non-homing sea lamprey // Ibid. V. 74. № 12.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0412>
- Meyer L., Brunken H. 1997. Historical occurrence and current distribution of migrating fishes and lampreys (Osteichthyes et Cyclostomata) in the drainage system of the River Aller (Lower Saxony) with an evaluation of future developments of their stocks // Braunschweiger Naturkundliche Schriften. V. 5. № 2. P. 281–303.
- Moser M.L., Almeida P.R., Kemp P.S., Sorensen P.W. 2014. Lamprey spawning migration // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 215–263.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_5
- Moser M.L., Almeida P.R., King J.J., Pereira E. 2021. Passage and freshwater habitat requirements of anadromous lampreys: considerations for conservation and control // J. Great Lakes Res. V. 47. Suppl. 1. P. S147–S158.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.07.011>
- Mueller R.P., Lampman R.T., Beals T.E. 2021. Using a customized portable deepwater electrofisher to assess larval lamprey populations in irrigation canals // North Am. J. Fish. Manag. V. 41. № 4. P. 1124–1130.
<https://doi.org/10.1002/nafm.10626>
- Mundahl N.D., Sayeed G., Taubel S. et al. 2006. Densities and habitat of American brook lamprey (*Lampetra appendix*) larvae in Minnesota // Am. Midl. Nat. V. 156. № 1. P. 11–22.
[https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2006\)156\[1:DAHOAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)156[1:DAHOAB]2.0.CO;2)
- Neeson T.M., Wiley M.J., Adlerstein S.A., Riolo R.L. 2011. River network structure shapes interannual feedbacks between adult sea lamprey migration and larval habitation // Ecol. Model. V. 222. № 17. P. 3181–3192.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.06.014>
- Ojutkangas E., Aronen K., Laukkanen E. 1995. Distribution and abundance of river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) ammocoetes in the regulated river Perhonjoki // Regul. Rivers Res. Manag. V. 10. № 3–4. P. 239–245.
<https://doi.org/10.1002/rrr.3450100218>
- Orlov A.M., Barkhalov R.M., Rabazanov N.I. et al. 2022. Caspian lamprey *Caspiomyzon wagneri* (Petromyzontidae): a review of historical and modern data // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1245–1268.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222040166>
- Polyakova N.V., Kucheryavyy A.V., Movchan E.A. 2021. The European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) (Petromyzontidae) as a component of the Neva Bay bottom coenoses // Ecosystem Transformation. V. 4. № 2. P. 48–56.
<https://doi.org/10.23859/estr-201216>
- Potter I.C., Gill H.S., Renaud C.B., Haoucher D. 2015. The taxonomy, phylogeny and distribution of lampreys // Lampreys: biology, conservation and control. V. 1. Dordrecht: Springer. P. 35–73.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9306-3_2
- Reid S.B., Goodman D.H. 2017. Habitat use by lamprey ammocoetes in the Hamilton Ponds, Grass Valley Creek (Trinity Basin CA), including management recommendations to reduce impacts on lamprey // Report for TRRP. Ashland, Oregon: Stewart B. Reid, 24 p. www.trrp.net/library/document?id=2356.
- Renaud C.B. 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date // FAO Spec. Catalogue Fish. Purposes. № 5. Rome: FAO, 109 p.
- Rendell-Bhatti F., Bull C., Cross R. et al. 2023. From the environment into the biomass: microplastic uptake in a protected lamprey species // Environ. Pollut. V. 323. Article 121267.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121267>
- Torgersen C.E., Close D.A. 2004. Influence of habitat heterogeneity on the distribution of larval Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) at two spatial scales // Freshw. Biol.

- V. 49. № 5. P. 614–630.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01215.x>
- Vrieze L.A., Bjerselius R., Sorensen P.W. 2010. Importance of the olfactory sense to migratory sea lampreys *Petromyzon marinus* seeking riverine spawning habitat // J. Fish Biol. V. 76. № 4. P. 949–964.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02548.x>
- Vrieze L.A., Bergstedt R.A., Sorensen P.W. 2011. Olfactory-mediated stream-finding behavior of migratory adult sea lamprey (*Petromyzon marinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 3. P. 523–533.
<https://doi.org/10.1139/F10-169>
- Wagner C.M., Twohey M.B., Fine J.M. 2009. Conspecific cueing in the sea lamprey: do reproductive migrations consistently follow the most intense larval odour? // Anim. Behav. V. 78. № 3. P. 593–599.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.04.027>
- Waldman J.R., Quinn T.P. 2022. North American diadromous fishes: drivers of decline and potential for recovery in the Anthropocene // Sci. Adv. V. 8. № 4. Article eabl5486.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.abl5486>
- Wang C.J., Hudson J.M., Lassalle G., Whitesel T.A. 2021. Impacts of a changing climate on native lamprey species: from physiology to ecosystem services // J. Great Lakes Res. V. 47. Suppl. 1. P. S186–S200.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2021.06.013>
- Waterstraat A., Krappe M. 1998. Distribution and abundance of *Lampetra planeri* populations in the Peene drainage (NE Germany) in relation to isolation and habitat conditions // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. 1. P. 137–143.
<https://doi.org/10.1080/11250009809386805>
- Youson J.H., Potter I.C. 1979. A description of the stages in the metamorphosis of the anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. // Can. J. Zool. V. 57. № 9. P. 1808–1817.
<https://doi.org/10.1139/z79-235>
- Zelennikov O.V. 2022. Fecundity of lampreys of the world fauna // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1284–1292.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222060339>
- Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Kolotei A.V. et al. 2021a. Invasion of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in the Upper Volga // Water. V. 13. № 13. Article 1825.
<https://doi.org/10.3390/w13131825>
- Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Kucheryavyy A.V. et al. 2021b. Discovery of *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontidae) larvae in lakes and a characterization of their habitats // Nat. Conserv. Res. V. 6. № 3. P. 73–86.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2021.039>
- Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2022. The place and role of downstream migration of ammocoetes in the life cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1269–1283.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222060352>