

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені В.Н. КАРАЗИНА

Біологічний факультет
Кафедра зоології та екології тварин

Кваліфікаційна робота
здобувачки другого (магістерського) рівня вищої освіти
за темою:
**ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНОЇ ПОВЕДІНКИ УКРАЇНСЬКОЇ
МІНОГИ *EUDONTOMYZON MARIAE* (Berg, 1931)**

Спеціальність (спеціалізація) 091 Біологія та біохімія
Освітня програма Біологія

Виконавець: _____  _____ Аліна Онисько

Науковий керівник: _____  _____ Геннадій Гончаров

Харків 2025

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	3
ВСТУП	4
РОЗДІЛ І ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ	7
1.1 Загальна характеристика та систематичне положення міног (<i>Petromyzontiformes</i>)	7
1.2 Загальна характеристика та систематичне положення міноги української <i>Eudontomyzon mariae</i>	9
1.3 Життєвий цикл та особливості онтогенезу української міноги <i>Eudontomyzon mariae</i>	13
1.4 Репродуктивна поведінка та патерни нересту української міноги <i>Eudontomyzon mariae</i>	15
.Висновки до розділу	18
РОЗДІЛ 2 МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ	20
2.1. Матеріали дослідження	20
2.2 Методи дослідження	21
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ	24
ВИСНОВКИ	30
АНОТАЦІЇ (SUMMARY)	32
ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ	33

АНОТАЦІЯ

У магістерській роботі досліджено репродуктивну поведінку української міноги *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) на основі кількісного та якісного відеоаналізу поведінкових патернів у штучних умовах. З урахуванням вразливого статусу виду та неможливості проведення польових спостережень у період воєнного стану в Україні, було застосовано неінвазивний метод поведінкового аналізу з використанням програмного забезпечення BORIS. На основі літературних даних систематизовано шість універсальних патернів нерестової поведінки міног родини *Petromyzontidae*. Створена етограма дозволила здійснити покадрове кодування 89 відеозаписів, визначити частоту, тривалість і часову структуру поведінкових проявів *E. mariae*.

У результаті встановлено, що мінога у штучному середовищі демонструє повний спектр природних репродуктивних патернів, окрім будівництва гнізда, яке було неможливим через відсутність субстрату. Зафіксовано успішний нерест, включно з відкладанням ікри та появою личинок, що свідчить про здатність виду до природного розмноження в умовах без гормональної стимуляції та інвазивних методів. Поведінковий бюджет характеризується домінуванням стану відпочинку та періодичними фазами рухової та соціальної активності, що узгоджується з відомими біологічними особливостями виду.

Результати роботи формують наукову основу для розробки природно орієнтованих методів штучного розведення та програм реінтродукції *Eudontomyzon mariae* у річкові екосистеми України. Дослідження підкреслює важливість застосування гуманних, неінвазивних та екологічно обґрунтованих підходів у збереженні рідкісних та вразливих видів іхтіофауни.

Ключові слова: українська мінога, *Eudontomyzon mariae*, нерестова поведінка, етологія, поведінкові патерни, відеоаналіз, реінтродукція, BORIS.

Вступ

Актуальність роботи. Українська мінога *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) є рідкісним непаразитичним видом родини *Petromyzontidae*, занесеним до Червоної книги України та Європейського червоного списку [1; 14]. Популяції цього виду відзначаються локальністю та ізолюваністю, що робить їх вразливими до змін у гідрологічному та екологічному стані малих річок [2; 3]. Ще до початку повномасштабного вторгнення *E. mariae* характеризувалася стабільно низькою чисельністю, а популяція басейну річки Сіверський Донець розглядалася як одна з небагатьох збережених та найбільш показових для виду в Україні [2].

Після початку повномасштабного вторгнення 2022 року можливість здійснювати регулярні польові спостереження в регіоні різко зменшилась. У результаті було втрачено доступ до ізолюваної популяції, яка до війни демонструвала специфічні особливості та могла слугувати референтною для аналізу стану виду в Україні. За відсутності польових досліджень оцінити сучасний стан популяції та можливі зміни в її чисельності або поведінковій структурі практично неможливо.

Воєнні дії спричинили суттєві негативні екологічні наслідки, включно з деградацією водних екосистем, забрудненням річок і руйнуванням середовищ існування рідкісних видів [8; 9; 26; 27]. У таких умовах реальна ситуація з чисельністю української міноги залишається невідомою, а ризики для її ізолюваних популяцій значно зростають.

Репродуктивна поведінка є одним із ключових компонентів життєвого циклу міног, і її аналіз дозволяє оцінити життєздатність та відтворювальні можливості виду навіть за відсутності польових досліджень [12; 13; 15; 16]. Оскільки доступ до природних популяцій наразі обмежений, єдиним джерелом інформації стали відеозаписи нерестової поведінки *E. mariae*, отримані вже після початку

повномасштабного вторгнення у контрольованих штучних умовах. Це надає можливість аналізувати ключові елементи поведінкових патернів, що характерні для виду, й оцінити їхній потенціал для застосування у програмах штучного розведення.

Отримані результати мають важливе значення для розробки методів підтримки популяцій рідкісних видів. На їхній основі можуть формуватися програми майбутньої реінтродукції української міноги в регіони її історичного поширення [19; 20; 21], що є критично важливим у контексті післявоєнного відновлення екосистем та зростання антропогенних і воєнних навантажень на довкілля [8; 26].

Мета роботи. Дослідити особливості репродуктивної поведінки української міноги *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) на основі наявних відеоматеріалів та результатів попередніх візуальних спостережень.

Об’єктом дослідження є українська мінога *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931).

Предметом дослідження є особливості репродуктивної поведінки української міноги *E. mariae*.

Для досягнення мети роботи було заплановано виконати наступні **завдання роботи:**

1. Визначити та охарактеризувати різноманітність відомих патернів нерестової поведінки міног родини *Petromyzontidae*
2. Проаналізувати відеоматеріали щодо поведінки *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) під час нересту.
3. Провести визначення стадійності та ідентифікацію характерних патернів поведінки у штучних умовах.

Наукова новизна роботи полягає у вперше проведеному аналізі відеозаписів репродуктивної поведінки української міноги (*Eudontomyzon mariae*), отриманих у штучному резервуарі з умовами, наближеними до

природних. На відміну від лабораторного розведення зі стимуляцією нересту, у цьому випадку тварини розмножувалися природно, без зовнішнього втручання, що дозволило з мінімальним стресом задокументувати ключові поведінкові патерни.

Такий підхід має значення як для фундаментального вивчення етології виду, так і для розробки гуманних методів розведення рідкісних риб. Результати дослідження створюють наукову основу для майбутньої реінтродукції виду до історичних місць проживання, зокрема в басейн Сіверського Дінця, та підсилюють прикладну природоохоронну цінність роботи.

РОЗДІЛ І ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1.1 Загальна характеристика та систематичне положення міног (*Petromyzontiformes*)

Міноги (*Petromyzontiformes*) — це давня група водних хребетних, що належать до підтипу Черепні (*Craniata*) і традиційно розглядаються як одні з найпримітивніших представників хребетних [14]. Вони зберігають низку плезіоморфних ознак, зокрема відсутність щелеп, наявність хорди протягом життя, примітивні елементи черепа та характерну систему багат шарових хрящових структур. Морфологічні та молекулярні дослідження свідчать, що міноги разом із міксинами формують кладу циклофом (*Cyclostomata*), хоча питання їхнього філогенетичного положення у межах ранньої еволюції хребетних тривалий час залишалося дискусійним [12; 14].

Тіло міног видовжене, без парних плавців і вкрите гладкою шкірою без луски. Характерною ознакою є наявність семи пар зябрових отворів та ротової присоски з роговими зубцями, що утворені кератиновими структурами [14]. На противагу іншим групам хребетних їхній скелет складається зі специфічного типу хряща — ламприну, а основну опорну функцію виконує хорда, що є ознакою примітивної організації тіла [12].

Життєвий цикл міног включає тривалу личинкову стадію, під час якої личинки зариваються у м'які донні відклади та живляться шляхом фільтрації органічних частинок. Під час метаморфозу відбуваються значні морфологічні та фізіологічні зміни, що призводять до формування дорослої особини [12]. У багатьох видів дорослі міноги переходять до паразитичного живлення, однак представники роду *Eudontomyzon* є непаразитичними й не живляться у дорослому стані, використовуючи запасені енергетичні ресурси [12; 14].

Систематичне положення та сучасні класифікаційні підходи

За сучасною систематикою, узагальненою у *FAO Species Catalogue* [14], ряд *Petromyzontiformes* включає три родини:

- *Petromyzontidae* — найбільша родина, представлена видами Європи, Північної Америки та частини Азії;
- *Geotriidae* — поширена в Південній півкулі, містить один рід *Geotria*;

- *Mordaciidae* — невелика родина Південної півкулі, що включає три види.

Українська мінога (*Eudontomyzon mariae*) належить до родини *Petromyzontidae* та є одним із двох представників круглоротих у фауні України. Вид занесено до Червоної книги України як вразливий [1]. У межах роду *Eudontomyzon* описано декілька близьких видів, що поширені в Центральній та Східній Європі, зокрема *E. danfordi*, *E. hellenicus*, *E. morii* та *E. mariae* [14]. Представники роду демонструють як паразитичні, так і непаразитичні життєві стратегії, що свідчить про значну еволюційну пластичність групи.

Філогенетичні зв'язки

Філогенетичні реконструкції показують, що міноги відокремилися від інших хребетних на ранніх етапах еволюції, а їхня морфологія зберігає комплекс архаїчних ознак, завдяки чому вони є цінними модельними організмами для дослідження походження хребетних [12; 14]. Високі рештки міног датуються девонським періодом, що підтверджує давнє походження групи [17]. Попри морфологічну консервативність, у межах ряду існує значне різноманіття форм, зокрема чітке розмежування між паразитичними та непаразитичними життєвими стратегіями.

Поширення сучасних міног має анти-тропічний характер: личинки погано витримують високу температуру, тому більшість видів поширені у помірних широтах та холодноводних річкових системах [14]. В Україні *E. mariae* трапляється у басейнах Дунаю, Дністра, Дніпра та Сіверського Дінця [2], хоча її чисельність у багатьох річках скоротилася через фрагментацію та деградацію нерестових біотопів.

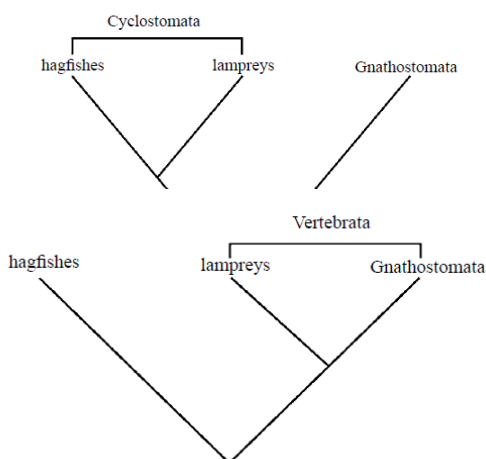


Рис. 1.1А. Філогенетичні зв'язки сучасних круглоротих та щелепноротих відповідно до «циклофомної» гіпотези (за Renaud, 2011 [14]).

Рис. 1.1В. Філогенетичні зв'язки сучасних круглоротих та щелепноротих відповідно до «вертебратної» гіпотези (за Renaud, 2011 [14]).

Загальна характеристика біології та життєвого циклу

Життєвий цикл міног складається з трьох основних етапів: личинкової фази, метаморфозу та дорослої стадії. Процеси метаморфозу та морфогенезу контролюються складною нейроендокринною системою, включно з гонадотропними гормонами та стероїдами [15]. Ці гормональні зміни корелюють із формуванням репродуктивної поведінки, зокрема будівництва гнізд та парувальної активності.

1.2 Загальна характеристика та систематичне положення міноги української *Eudontomyzon mariae*

Українська мінога *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) належить до родини *Petromyzontidae* та є важливим реліктовим елементом прісноводної іхтіофауни України. Вид входить до групи непаразитичних міног, для яких характерна відсутність живлення у дорослому стані та здійснення нерестових міграцій у межах річкових систем. Завдяки своїм морфологічним та життєвим особливостям *E. mariae* розглядається як показовий вид для вивчення еволюції круглоротих, а також як надійний біоіндикатор стану річкових екосистем [14].

Морфологічний опис

Українська мінога є відносно дрібним видом: довжина дорослих особин зазвичай становить 14–22 см, інколи досягаючи 25 см [14]. Тіло видовжене, гнучке, округле у поперечному перерізі, без парних плавців і без луски — ознака, характерна для всіх міног.

Голова та ротовий апарат

Голова коротка, заокруглена. Ротовий диск невеликий, з редукованими кератиновими зубцями — це відображає непаразитичний спосіб життя дорослих особин.

- Supraoral-пластинка: 2 зубці
- Infraoral-пластинка: 4–6 дрібних зубчиків
- Центральні зубці: редуковані або слабо розвинені — діагностична ознака роду *Eudontomyzon*

Очі добре розвинені, розташовані латерально.



Рис. 1.2 Зовнішній вигляд дорослої особини *Eudontomyzon mariae* [10].

Зяброві отвори та зовнішня анатомія

Вид має сім пар округлих або овальних зябрових отворів, що розташовані позаду очей. Зябровий кошик добре розвинений і займає значну частину тулуба.

Шкіра гладка, багата на слизові клітини. Основне забарвлення — сірувато-коричневе, іноді з оливковим відтінком; черевце світліше. Личинки мають буро-коричневе забарвлення, що забезпечує їхнє маскування у мулі.

Плавці

Дорослі особини мають два спинні плавці:

- передній спинний — нижчий, коротший;

- задній спинний — більш розвинений, поступово переходить у хвостовий.

Таке розташування плавців є типовим для роду *Eudontomyzon* і допомагає відрізнити його від представників роду *Lampetra*.

Клоака та статеві ознаки

Клоака розташована перед початком заднього спинного плавця. У період нересту статеві папіли набухає, що найкраще помітно у самців. Статевий диморфізм загалом слабкий, але самці можуть мати дещо більші розміри тіла та виразніший ротовий диск.

Ознака	Характеристика
Загальна довжина	14–22 см (інколи до 25 см)
Ротовий диск	Невеликий, зубці слабкі
Supraoral-пластинка	2 зубці
Infraoral-пластинка	4–6 дрібних зубців
Кількість зябрових отворів	7 пар
Плавці	Два спинні, задній переходить у хвостовий
Забарвлення	Сірувато-коричневе, черевце світліше
Луска	Відсутня
Дорослі особини	Не живляться (непаразитичні)
Личинки	Коричневі, без очей, ротовий апарат воронкоподібний

Таблиця 1. Основні морфологічні ознаки *Eudontomyzon mariae*

Систематичне положення та філогенетичні зв'язки

Українська мінога належить до ряду *Petromyzontiformes*, родини *Petromyzontidae*, яка включає понад 35 сучасних видів [14]. Рід *Eudontomyzon* представлений кількома близькими європейськими видами:

E. danfordi, *E. hellenicus*, *E. graecus*, *E. morii* та *E. mariae*.

Генетичні та морфологічні дані свідчать, що *E. mariae* належить до групи непаразитичних міног, які сформувалися внаслідок відокремлення від паразитичних предків у специфічних гідрологічних умовах Східної Європи [12].

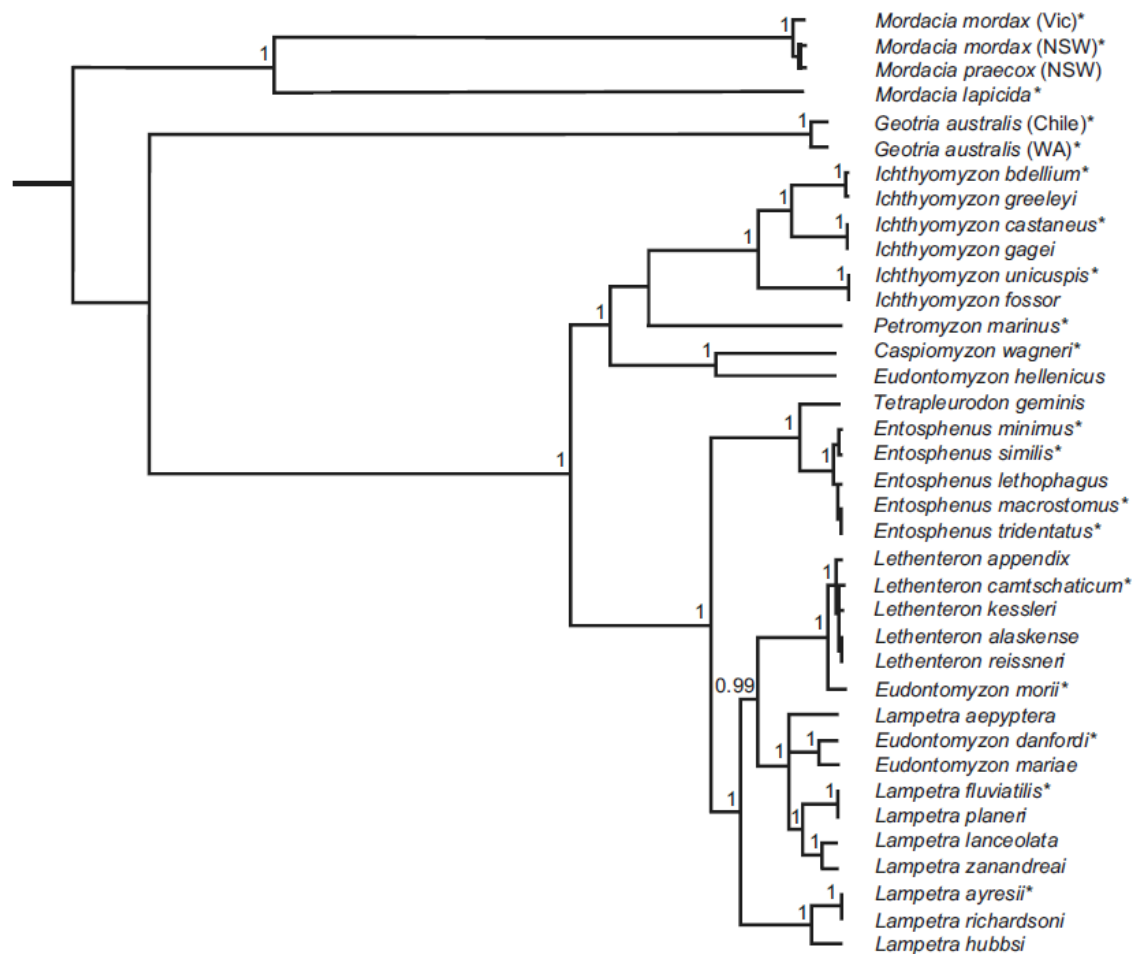


Рис. 1.3. Філогенетичні зв'язки роду *Eudontomyzon* у межах родини *Petromyzontidae* (за Docker, 2015 [12]).

Поширення

Ареал *Eudontomyzon mariae* охоплює річкові системи Центральної та Східної Європи. В Україні вид історично трапляється у басейнах Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Дніпра та Сіверського Дінця [1; 2].

Найбільш стабільні популяції зберігаються:

- у верхній течії Сіверського Дінця;
- у деяких притоках Дніпра;
- у Карпатському регіоні (поодинокі реєстрації).

Особливо важливими є підтверджені знахідки виду в басейні Сіверського Дінця, що засвідчені ревізіями колекцій та польовими дослідженнями [2].

Eudontomyzon mariae занесена до Червоної книги України зі статусом «вразливий» [1], що пов'язано зі зниженням чисельності внаслідок зарегулювання стоку, погіршення якості води та деградації нерестових біотопів.

1.3 Життєвий цикл та особливості онтогенезу української міноги *Eudontomyzon mariae*

Життєвий цикл *Eudontomyzon mariae* складається з кількох послідовних етапів, що суттєво різняться за тривалістю, фізіологічними процесами та поведінкою. Як і в інших непаразитичних представників родини *Petromyzontidae*, онтогенез включає ембріональний розвиток, тривалу личинкову стадію, метаморфоз, дорослу переднерестову фазу та репродуктивний період, після якого дорослі особини гинуть. Середня тривалість життя виду становить 6–8 років, причому найбільш тривалим етапом є саме личинкова стадія [14].

Ембріональний розвиток

Ембріональний розвиток відбувається у гніздах, які формуються на мілководних ділянках з проточною водою та гравійно-піщаним субстратом. Самки відкладають близько 1000–1500 ікринок, після чого ембріони розвиваються протягом 10–15 діб залежно від температури води. Вилуплення відбувається зі сформованим жовтковим мішком, що забезпечує первинні енергетичні потреби молоді. Важливою особливістю раннього постембріонального періоду є поступове занурення личинок у м'які донні відклади — така поведінка забезпечує захист і створює оптимальні умови для подальшого росту.

Личинкова стадія

Личинкова стадія, яка триває 3–6 років, є ключовим етапом у розвитку *E. mariae*. Протягом цього періоду личинки живуть у донних відкладах із повільною течією, де живляться способами фільтрації,

споживаючи органічні частинки, бактерії та мікроводорості. Личинки мають видовжене червоподібне тіло, редуковані органи зору та воронкоподібний ротовий апарат, позбавлений рогових зубців. Маскувальне буро-коричнє забарвлення допомагає їм залишатись непомітними у відкладеннях. За цей час вони інтенсивно ростуть та накопичують енергетичні ресурси, які будуть використані на метаморфоз та доросле життя.

Метаморфоз

Метаморфоз триває у середньому 4–5 місяців і супроводжується глибокою перебудовою організму [12]. У цей час активно розвивається зоровий апарат, формується типовий для дорослих круглий ротовий диск з дрібними кератиновими зубцями, з'являються спинні плавці та змінюється будова покривів. Особливу роль відіграє гормональна регуляція: перебудова гонадотропної та стероїдогенезної системи формує передумови для майбутнього нересту [15]. Одночасно відбувається атрофія травної системи, оскільки дорослі особини цього виду не живляться.

Доросла переднерестова стадія

Після завершення метаморфозу молоді міноги переходять до активного переміщення руслом річки і поступово набувають морфологічних характеристик дорослих особин. Ця стадія триває близько 6–9 місяців і супроводжується остаточним дозріванням статевих залоз, змінами забарвлення та зростанням фізіологічної готовності до нересту. Оскільки дорослі міноги не живляться, їхня життєдіяльність у цей період повністю базується на енергетичних запасах, накопичених під час личинкової фази.

Репродуктивна стадія

Нерест *E. mariae* відбувається навесні за температури 10–15 °С. Дорослі особини формують групи та спільно будують гнізда з гравійного субстрату. Самка відкладає ікру порційно, а самці синхронно виділяють сперму. Тривалість нерестового періоду становить 2–3 тижні, після чого дорослі особини гинуть, що є типовою семельпарністю всіх міног [14].

Основні особливості нерестової фази:

- груповий характер розмноження;
- інтенсивна взаємодія між самцями та самками;
- будівництво гніздових структур;
- порційне відкладання ікри;
- швидке виснаження енергетичних запасів.

Етап онтогенезу	Тривалість
Ембріональний розвиток	10–15 діб
Личинкова стадія (піскорийки)	3–6 років
Метаморфоз	4–5 місяців
Доросла переднерестова стадія	6–9 місяців
Репродуктивна стадія	2–3 тижні
Загальна тривалість життя	6–8 років

Таблиця 2. Тривалість етапів онтогенезу *Eudontomyzon mariae*

1.4 Репродуктивна поведінка та патерни нересту української міноги *Eudontomyzon mariae*

Репродуктивна поведінка міног вирізняється високим ступенем спеціалізації та репродуктивною синхронністю, що забезпечує успішне відтворення у прісноводних екосистемах. Оскільки поведінку української міноги *Eudontomyzon mariae* досліджено недостатньо, її опис ґрунтується на універсальній моделі, розробленій на основі експериментальних робіт з морською міногою *Petromyzon marinus* та річковою міногою *Lampetra fluviatilis*— двома класичними модельними об'єктами у вивченні етології круглоротих. У межах цих досліджень було виділено шість базових патернів поведінки, які вважають універсальними для ряду *Petromyzontiformes* і застосовними для *E. mariae* [15].

Перший патерн становить період відносного спокою, коли дорослі міноги займають стаціонарні позиції на нерестовій ділянці. Цей етап забезпечує адаптацію до гідродинамічних умов після міграції та синхронізацію гормональних систем, необхідну для подальшої активності. Другий патерн полягає у переміщенні по нерестовій ділянці, що дозволяє міногам оцінити придатність субстрату, швидкість течії та встановити первинні соціальні контакти, які визначатимуть формування нерестових груп.

Третій патерн — це віялові рухи хвостом або задньою частиною тіла, які очищають субстрат і створюють мікросередовище з оптимальною аерацією, що сприятливо для майбутнього розвитку ікри.

Четвертий патерн — будівництво гнізда — охоплює активне переміщення камінців та гальки ротовим диском, унаслідок чого утворюється чашоподібна нерестова яма з характерним валом на нижньому краї. Самці частіше виконують ініціальну роботу, але самки також беруть участь у підтриманні та очищенні гнізда.



Рис. 1.4. Нерестова яма української міноги *Eudontomyzon mariae* на природному нерестовищі [10].

П'ятий патерн становить сам нерестовий акт — синхронізовану взаємодію самця і самки, що охоплює їх короткочасне обвивання, вібраційні рухи та одночасне вивільнення гамет. Один нерестовий акт триває кілька секунд, але повторюється багаторазово. Шостий патерн — агресивна поведінка самців, що виконує регуляторну функцію: самці витісняють інших претендентів, захищають гніздо та контролюють простір нерестової ділянки.

Особливості репродуктивної поведінки української міноги

Українська мінога в цілому відповідає універсальній поведінковій моделі, але має ряд видових особливостей, описаних у дослідженнях популяцій Сіверського Дінця [2]. Найхарактернішим елементом її репродуктивної стратегії є виражений груповий нерест. На обмежених ділянках русла можуть одночасно формуватися кілька гнізд, розташованих на малій відстані одне від одного, що створює компактні нерестові агрегати. У таких групах переважає поліандрія: одна самка здійснює серію нерестових актів з кількома самцями.

Поведінкова послідовність нересту має чіткий сценарій: самка фіксується на субстраті, самець ковзає уздовж її тіла, встановлює контакт із її головою, після чого відбувається обвивання та коротке вивільнення гамет. Ця послідовність повторюється багаторазово, що забезпечує високу ефективність запліднення навіть у турбулентних умовах течії.

У літературі описано також явище «sham mating» — імітаційні нерестові обвивання без виділення гамет. Ця поведінка зафіксована у непаразитичних видів, включно з *Lethenteron kessleri* [16], і розглядається як механізм синхронізації групової активності та підтримання високої репродуктивної готовності. З огляду на груповий характер нересту *E. mariae*, подібні акти можуть бути властивими й українській мінозі, хоча їх потребує підтвердження у природних умовах.

Гормональна регуляція поведінки *E. mariae* відповідає загальній ендокринній моделі *Lampreys*. Зміни рівня гонадотропін-рилізінг-гормону, стероїдів та інших гормональних регуляторів визначають інтенсивність віялових рухів, активність будівництва гнізда та частоту нерестових актів, що було показано у класичних гормональних дослідженнях на морській мінозі [15].

Екологічні умови нересту української міноги

Поведінка *E. mariae* значною мірою визначається екологією нерестових біотопів. Вид обирає чисті, добре аеровані ділянки малих річок із піщано-гравійним субстратом, стабільною течією та невеликою глибиною. Нерест починається за температури 8–12 °C, що відповідає умовам ранньої весни. Личинки *E. mariae* погано витримують тривале перебування у теплій воді, тому холодноводний режим є адаптивною вимогою для їх виживання. Саме тому нерест нерідко відбувається у притоках, що живляться підземними або джерельними водами, де

забезпечуються сталість температури, висока аерація та чистота субстрату [2].

Такі температурні й гідрохімічні умови формують специфічну нішу української міноги та визначають особливості її репродуктивної поведінки, включно з ранніми термінами нересту та високою щільністю нерестових агрегатів.

.Висновки до розділу

У першому розділі було здійснено комплексний огляд систематичного положення міног, їхніх морфологічних особливостей, життєвого циклу та ключових аспектів репродуктивної поведінки з акцентом на українську міногу *Eudontomyzon mariae*. Узагальнення сучасних літературних даних свідчить, що міноги належать до давньої еволюційної гілки круглоротих хребетних і поєднують у своїй організації примітивні та високоспеціалізовані риси. Для *E. mariae* характерний типовий для непаразитичних видів життєвий цикл, що включає тривалу личинкову стадію, складний метаморфоз і короткий репродуктивний період, завершений одноразовим нерестом.

Проаналізовано універсальну шестипатернову модель репродуктивної поведінки міног, сформовану на основі досліджень морської та річкової міног і нині прийняту як еталонну для всієї групи Petromyzontiformes. До неї входять послідовні поведінкові компоненти: відпочинок, активне переміщення, віялові рухи, будівництво гнізда, нерестовий акт та агресивна поведінка самців. Ці патерни формують загальну логіку нерестового циклу міног та визначають структуру взаємодії між статями.

Українська мінога загалом відповідає універсальній моделі, однак демонструє низку специфічних особливостей, зумовлених екологічними умовами річкових систем України. Серед них вирізняється груповий характер нересту, висока щільність дорослих особин на нерестових ділянках і поліандрична структура взаємодій, що підвищує ефективність запліднення. Поведінкові акти нересту відбуваються багаторазово та характеризуються чіткою моторною послідовністю, яка забезпечує синхронне виділення гамет. Будівництво гнізд є інтенсивним процесом, що відбувається на ділянках із придатним гранулометричним складом субстрату.

Екологічні вимоги *E. mariae* підкреслюють важливість холодної, чистої та добре аерованої води для успішного нересту. Розвиток личинок залежить від достатнього насичення киснем у донних відкладах, тому нерест зазвичай відбувається на ділянках із помірною або сталою течією, що запобігає замуленню. Температурні умови води, структура субстрату й гідродинамічні характеристики річок формують оптимальне середовище для розвитку ікри та виживання личинок української міноги.

Узагальнюючи, можна зазначити, що *E. mariae* є видом із вираженою екологічною та поведінковою спеціалізацією. Її життєвий цикл і репродуктивні стратегії відображають поєднання філогенетичної давнини та адаптацій до сучасних прісноводних умов. Отримані дані становлять важливу основу для подальших досліджень та розробки заходів охорони цієї вразливої, екологічно чутливої групи риб.

Розділ 2 МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

2.1. Матеріали дослідження

Матеріалами для дослідження слугували відеозаписи репродуктивної поведінки української міноги *Eudontomyzon mariae*, отримані у контрольованих умовах штучного резервуара. Загалом було використано 89 відеофрагментів, кожен тривалістю приблизно 10 хвилин. Цей масив матеріалу забезпечує можливість всебічного вивчення ключових елементів нерестової поведінки.

Відеозаписи були отримані протягом 24–26 квітня 2025 року, у період природної нерестової активності виду. Спостереження здійснювалися у штучному резервуарі об'ємом близько 1000 м³, в якому утримували 10 статевозрілих особин української міноги. Температура води підтримувалась на рівні приблизно 10 °С, що відповідає типовим нерестовим умовам для даного виду. Фотоперіод був встановлений у режимі 12 годин світла / 12 годин темряви, що забезпечувало природну добову ритміку без порушення фізіологічних циклів тварин.

Зйомка здійснювалася за допомогою екшн-камери SJCAM SJ4000, у форматі .mp4, що дозволяє отримати відеоматеріал достатньої якості для подальшого поведінкового аналізу. Відеофіксація проводилася без будь-якого втручання у поведінку міног, без маніпуляцій, гормональної стимуляції чи будь-яких процедур, які могли б порушити природний перебіг нересту. Це було особливо важливо з огляду на те, що українська мінога є червонокнижним видом, а отже всі етапи роботи з нею мають відповідати принципам мінімізації стресу й уникнення травмування кожної особини.

Отримані записи фіксують повний спектр поведінкових дій міног у неконтрольованих у поведінковому сенсі, але безпечних та нетравматичних умовах утримання, що дозволяє вважати цей відеоматеріал цінним джерелом даних як для етологічних досліджень, так і для розробки програм інтродукції та реінтродукції виду.

Відеоматеріали були надані робочою групою з вивчення та реінтродукції української міноги, до складу якої входять фахівці Інституту ветеринарної медицини НААН України та університетських дослідницьких підрозділів. Авторка роботи не здійснювала вилову тварин і не брала участі в зйомці червонокнижного виду, а працювала виключно з

уже підготовленими матеріалами, що відповідає етичним вимогам щодо дослідження та охорони рідкісних та вразливих видів тварин.

2.2 Методи дослідження

Методологія цього дослідження базувалася на застосуванні неінвазивного відеоаналізу, що є одним із найбільш ефективних і гуманних способів вивчення поведінки охоронюваних видів риб. Для української міноги, занесеної до Червоної книги України [1], та у контексті неможливості проведення польових досліджень через повномасштабне вторгнення [8; 9], відеоаналіз став єдиним науково обґрунтованим та безпечним способом отримання об'єктивних поведінкових даних. Його застосування дозволило зберегти природність рухових актів і мінімізувати будь-який стресовий вплив на тварин, що є принципово важливим для червонокнижних видів.

Перевагою цього підходу є можливість багаторазового перегляду відеоматеріалу та покадрової фіксації короткотривалих поведінкових подій, що особливо актуально для міног, чия репродуктивна поведінка складається з динамічних, коротких і чітко структурованих моторних елементів. Відеоаналіз дозволив визначати не лише наявність поведінкових актів, а й їхню тривалість, взаємне розташування у часі та частоту повторень — такі деталі майже неможливо зафіксувати під час польових спостережень.

Для обробки відеоматеріалів використовувалося програмне забезпечення BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software), яке є одним із найбільш точних і гнучких інструментів сучасної етології. Програма відзначається здатністю працювати з довготривалими відеофайлами, можливістю покадрової навігації, фіксацією декількох паралельних подій та формуванням структурованих етограм. Її використання у численних дослідженнях [28] підтверджує наукову валідність цього програмного інструмента та його придатність для аналізу репродуктивної поведінки риб.

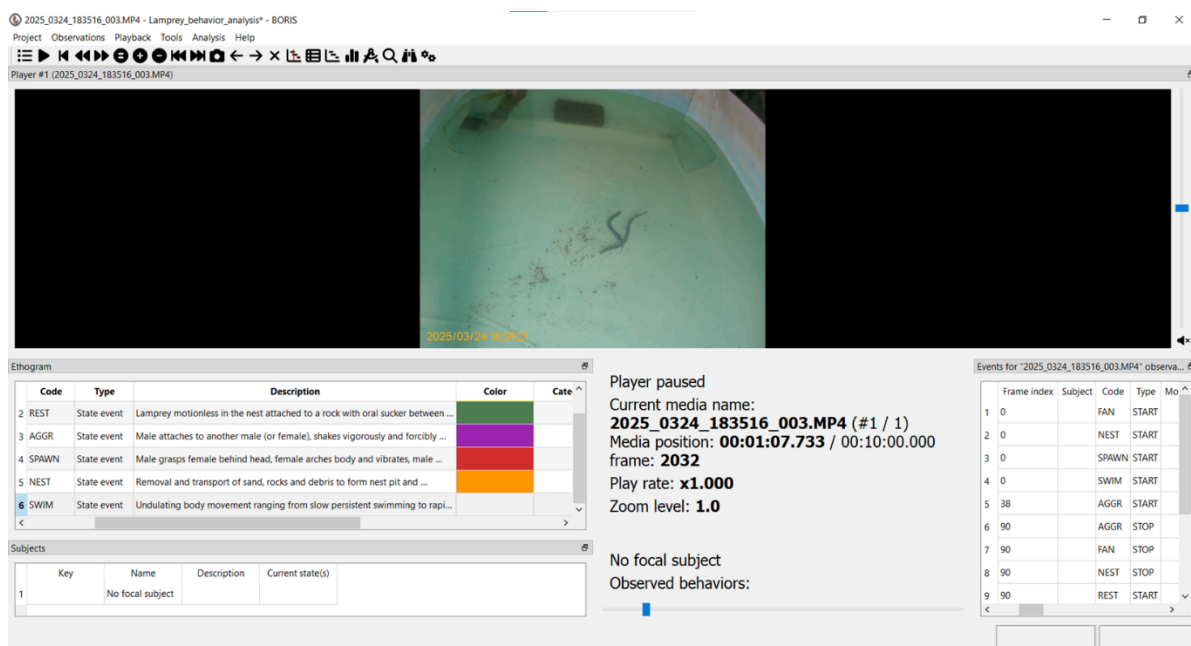


Рис. 2.1. Інтерфейс програми BORIS

Першим етапом обробки відеоматеріалів стало створення етограми, яка представляла собою систему категорій поведінкових патернів. Етограма була сформована на основі універсальної моделі шести форм поведінки міног, які описані *Linville* та співавт. [15] та включають відпочинок, плавання, віялові рухи, будівництво гнізда, нерестові акти та агресивні взаємодії. Для кожного патерну було визначено чіткі операційні критерії, що дозволило уніфікувати кодування подій у всіх відеофрагментах. Усі патерни були закодовані як поведінкові стани (state events), що забезпечило можливість аналізу тривалості та часової структури поведінки.

	Key	Code	Type	Description	Color
1	R	REST	State event	Lamprey motionless in the nest attached to a rock with oral sucker ...	Green
2	S	SWIM	State event	Undulating body movement ranging from slow persistent swimming to ...	Blue
3	F	FAN	State event	Lamprey attached to rock with oral sucker, turning on its side and using ...	Yellow
4	N	NEST	State event	Removal and transport of sand, rocks and debris to form nest pit and ...	Orange
5	P	SPAWN	State event	Male grasps female behind head, female arches body and vibrates, mal...	Red
6	A	AGGR	State event	Male attaches to another male (or female), shakes vigorously and forcib...	Purple

Рис. 2.2. Етограма BORIS

Здійснення аналізу кожного відеозапису відбувалося за сталою схемою: первинний перегляд для оцінки загальної активності, детальний перегляд у режимі реального часу, покадрове уточнення меж коротких подій і завершальне кодування відповідно до етограми. Особливу увагу приділяли короткочасним актам, зокрема нерестовим оббиванням, які нерідко тривають лише 1–3 секунди і потребують максимальної точності у фіксації. У разі групової поведінки BORIS дозволяв реєструвати кілька паралельних станів, що є принципово важливим для аналізу синхронних взаємодій у нерестовій групі.

Після завершення кодування дані експортувалися у формат CSV і піддавалися кількісному аналізу. Часові мітки переводилися у формат абсолютної секунди, що дозволило побудувати точні часові профілі поведінки, визначити частоту окремих патернів, їхню сумарну тривалість і динаміку зміни у межах кожного відеозапису. Обробка у Microsoft Excel дала змогу сформувати базові статистичні показники, а графічні інструменти BORIS — візуалізувати структурні особливості поведінки.

Застосована методика забезпечила отримання високоточних, відтворюваних поведінкових даних, незважаючи на обмеження експериментальних умов і неможливість проведення польових робіт. Відеоаналіз у поєднанні з програмою BORIS дозволив описати повну структуру нерестової поведінки *E. mariae*, сформувати етограму виду та створити основу для подальшого кількісного аналізу, поданого у Розділі 3. Такий підхід підтвердив свою наукову ефективність і довів можливість детального вивчення репродуктивної поведінки української міноги в контрольованих умовах без використання інвазивних технологій.

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

У ході проведеного дослідження було здійснено покадровий аналіз 89 відеозаписів репродуктивної поведінки української міноги, що дозволило кількісно оцінити частоту, тривалість і часову структуру основних поведінкових патернів, характерних для нерестового періоду. Незважаючи на те, що умови штучного резервуара не повністю відтворювали природне нерестилище — зокрема через відсутність придатного гравійно-піщаного субстрату, необхідного для формування гнізд — міноги демонстрували типовий та впізнаваний комплекс поведінкових актів, описаний у класичних працях з біології міног [17; 12].

Надзвичайно важливим результатом є те, що у межах експерименту було зафіксовано успішний нерест, підтверджений відкладанням ікри та подальшою появою личинок. Це свідчить про те, що створені умови забезпечили достатній рівень екологічної відповідності та мінімального стресу, що дозволило міногам реалізувати повний репродуктивний цикл без гормональної стимуляції або інвазивних втручань. Отримані дані узгоджуються з рекомендаціями щодо охорони й штучного відтворення рідкісних видів прісноводної іхтіофауни [19].

Кількісні характеристики поведінки

Поведінкові патерни було класифіковано відповідно до універсальної моделі шести компонентів репродуктивної поведінки міног, запропонованої *Linville* та співавт. [15], яка включає плавання, віялові рухи, агресивні взаємодії, нерестові акти, будівництво гнізда та відпочинок. Через відсутність субстрату поведінковий патерн NEST-BUILDING фізично не міг проявитися, однак інші п'ять патернів були ідентифіковані у повному обсязі.

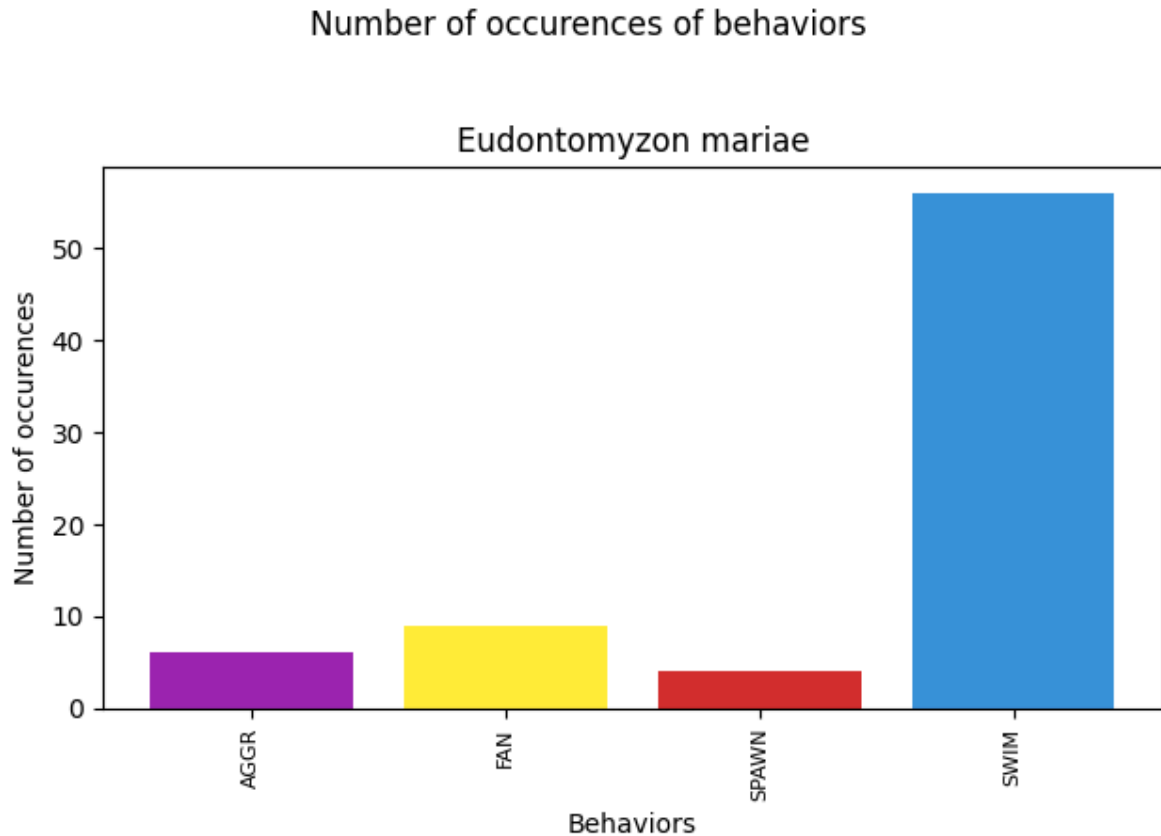


Рисунок 3.1 – Кількість проявів активних патернів поведінки *E. mariae* (без урахування REST)

Як видно з рисунка, основну частку активності становило плавання, що відповідає природному моторному режиму нерестових міног. Віялові рухи проявлялися регулярно, але рідше, тоді як нерестові акти були найбільш короткочасними та мали найменшу частоту, що узгоджується з їхньою біологічною природою. Низький рівень агресії пояснюється малою чисельністю групи (10 особин) та обмеженням простору, що зменшує соціальну конкуренцію [18].

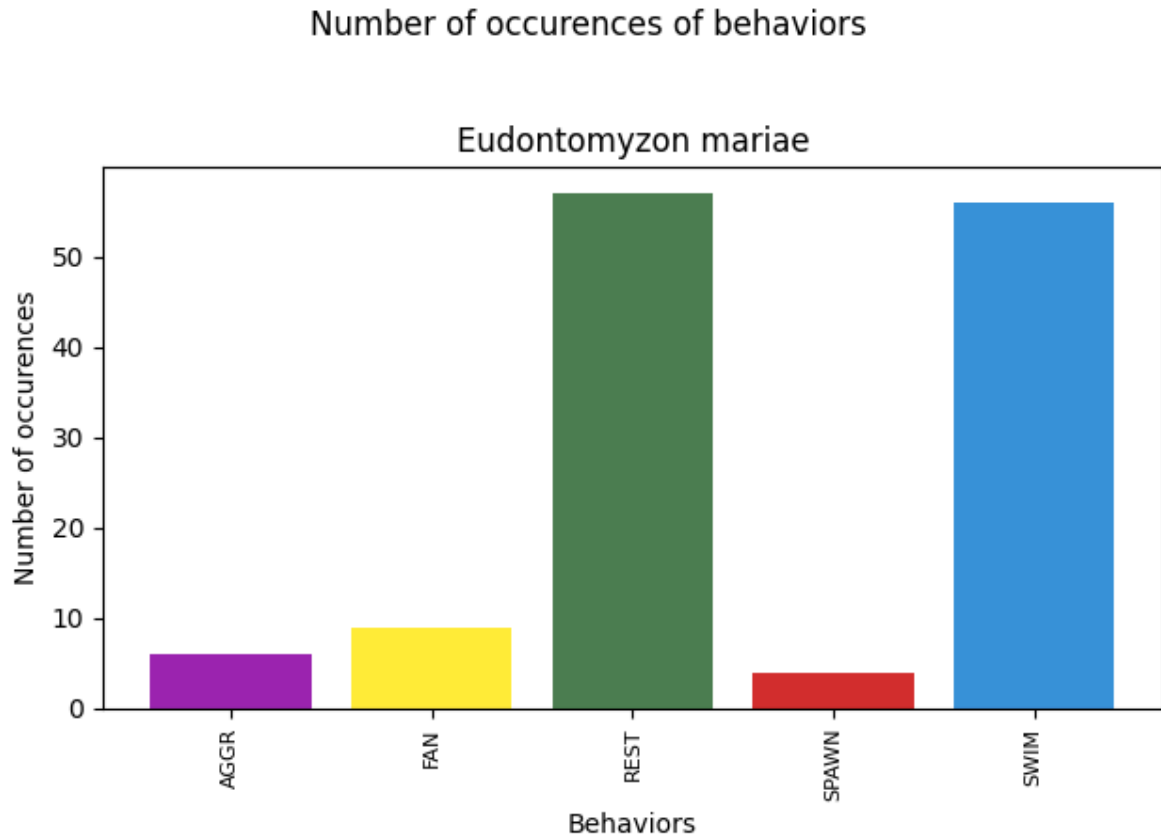


Рисунок 3.2 – Загальна кількість поведінкових проявів (із включенням REST)

Включення поведінкового стану REST суттєво змінює загальний розподіл активності: саме відпочинок демонструє найвищу частоту та становить базовий компонент поведінки нерестових міног. Такий результат повністю узгоджується з літературними даними [12], де зазначено, що нерестовий період характеризується чергуванням коротких фаз активності з тривалими інтервалами спокою, необхідними для підтримання енергії та узгодженості поведінкових циклів.

Тривалість поведінкових патернів

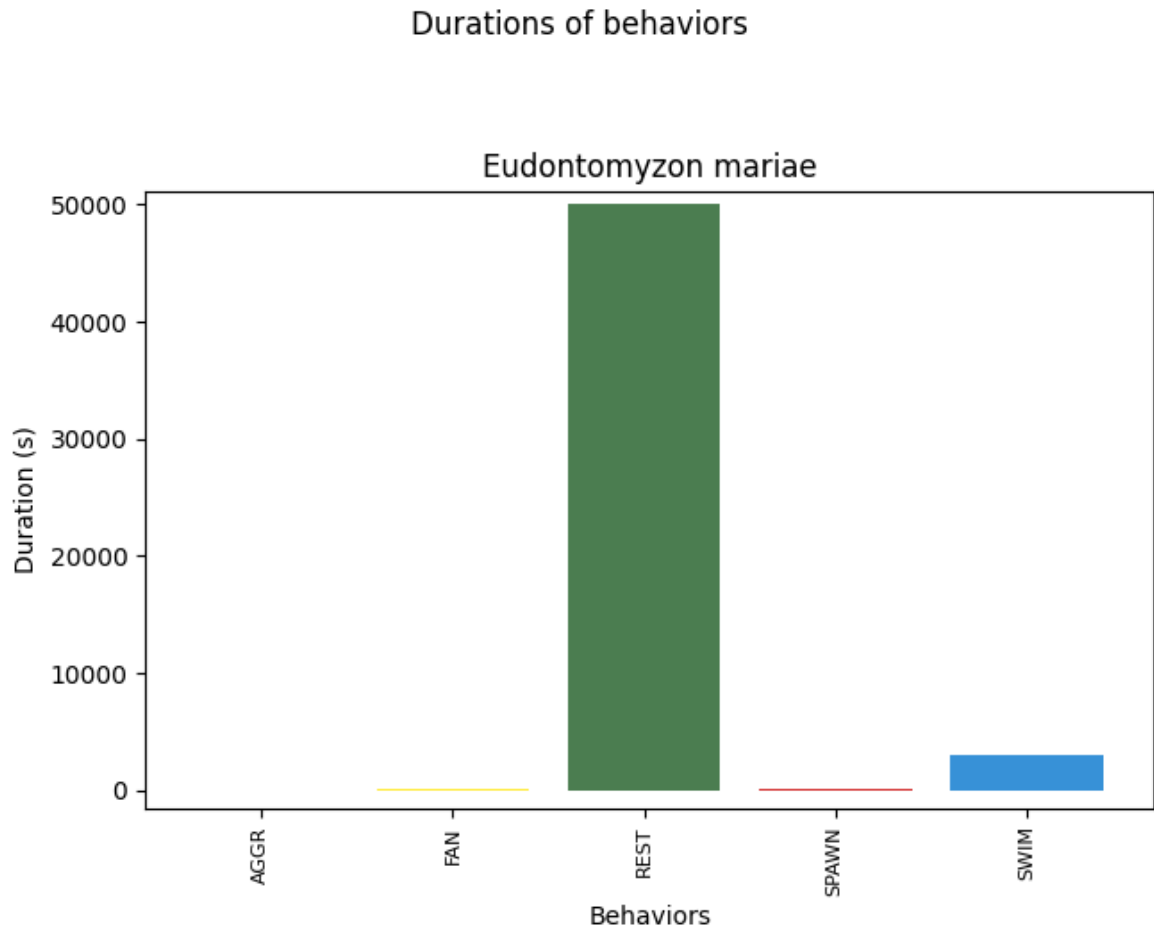


Рисунок 3.3 – Тривалість поведінкових патернів *E. mariae*

Аналіз тривалості показав, що REST суттєво домінує за сумарним часовим внеском, що підтверджує його роль як фонового і фізіологічно важливого стану. Плавання є найдовшим серед активних патернів, тоді як агресія, віялові рухи та нерестові акти залишаються короткими, дискретними та енергетично затратними компонентами поведінки. Така структура повністю відповідає класичним описам репродуктивної поведінки міног [15].

Часова послідовність поведінки

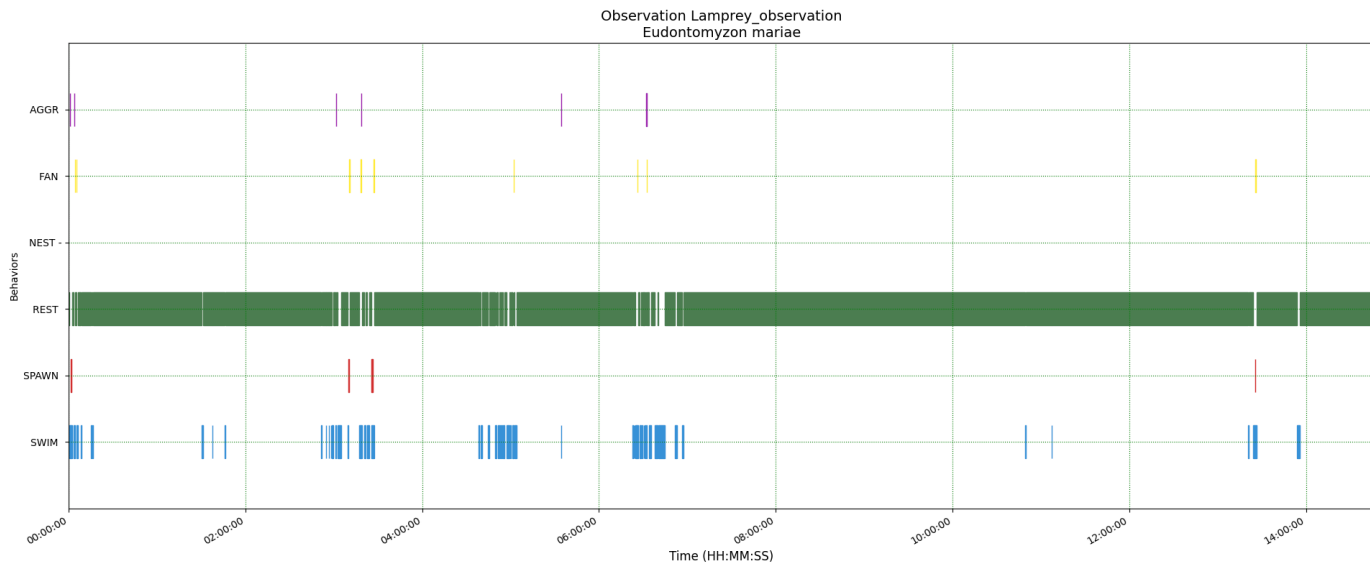


Рисунок 3.4 – Часова структура поведінкових подій за даними BORIS

Часовий розподіл подій демонструє природну послідовність репродуктивного циклу: довгі періоди відпочинку формують стабільний поведінковий фон, а плавання проявляється як кластери активності, пов'язані з пошуком партнера або позиційною взаємодією. Віялові рухи виникають у вигляді коротких серій — у природних умовах вони виконують функцію очищення субстрату, хоча в умовах експерименту ця дія мала радше інстинктивний характер. Агресія та нерестові акти проявляються як поодинокі події, проте їхня структура повністю відповідає описам у природних популяціях [17].

Загальна картина вказує на те, що *E. mariae* у штучному середовищі зберігає природний репродуктивний ритм та послідовність патернів, навіть попри відсутність субстрату, необхідного для формування гнізда. Це свідчить про високу стабільність вродженої поведінкової програми і адаптивність нерестового циклу.

Інтерпретація та значення результатів

Отримані дані підтверджують, що *Eudontomyzon mariae* здатна реалізувати повний нерестовий цикл у штучних умовах без зовнішнього втручання, що підтверджено появою ікри та личинок. Це має важливе практичне значення для збереження та відновлення виду, оскільки демонструє потенційну ефективність природно орієнтованого розведення і

можливість створення програм реінтродукції, побудованих на мінімально інвазивних методах [19].

Відсутність гніздової поведінки у цьому експерименті була результатом технічних умов середовища, а не біологічних властивостей виду. У природних умовах будівництво гнізда є невід'ємною частиною нерестової поведінки *E. mariae* і вимагає наявності гравійних або піщаних ділянок русла [12]. Подальші дослідження планують включати відтворення таких умов, що дозволить отримати повну картину нерестової поведінки.

Попри обмеження середовища, результати цього етапу становлять вагомий внесок у вивчення та збереження української міноги. Вони демонструють, що навіть базові штучні умови можуть забезпечити успішний нерест і збереження природної структури поведінки, що створює надійну основу для майбутніх робіт з відновлення популяцій.

ВИСНОВКИ

У магістерській роботі проведено комплексне дослідження репродуктивної поведінки української міноги *Eudontomyzon mariae*, що включало аналіз літературних джерел, формування етологічної моделі, покадрове відеокодування поведінки та визначення стадійності нерестових патернів у контрольованих умовах. Отримані результати дали змогу повністю виконати поставлені завдання та сформувані науково обґрунтовані висновки, важливі для біології, охорони та реінтродукції виду.

У межах першого завдання було визначено та охарактеризовано різноманітність відомих патернів нерестової поведінки міног родини Petromyzontidae. На основі аналізу класичних монографій з біології міног (Hardisty & Potter, 1971–1982; Docker, 2015) та сучасних етологічних досліджень (Linville et al., 1987) узагальнено шість універсальних компонентів нерестової поведінки: відпочинок, переміщення (плавання), віялові рухи, будівництво гнізда, нерестовий акт та агресивні взаємодії. Ці патерни виявилися еволюційно стабільними, видовоспецифічними за проявами, але універсальними за структурою, що дозволило сформувані науково обґрунтовану етограму, використану як основний аналітичний інструмент у подальшій роботі.

Виконання другого завдання передбачало аналіз відеоматеріалів поведінки *Eudontomyzon mariae* у період нересту. Використання програмного забезпечення BORIS забезпечило точне покадрове кодування поведінкових актів, визначення їх частоти, тривалості та часової структури. Незважаючи на відсутність субстрату, необхідного для формування гнізда, міноги демонстрували повний комплекс поведінкових проявів, характерних для нерестового періоду: плавання, віялові рухи, агресивні взаємодії та нерестові обвивання. Особливо важливим результатом стало фіксування успішного нересту — появи ікри та подальших личинок — що свідчить про достатність створених умов для реалізації природних репродуктивних процесів навіть у штучному середовищі.

У межах третього завдання було проведено визначення стадійності та ідентифікації характерних патернів поведінки у штучних умовах. Отримані дані підтвердили, що українська мінога зберігає природну послідовність нерестових стадій: тривалі фази відпочинку, активні переміщення, очищувальні віялові рухи, міжособистісні взаємодії з

елементами агресії та короткі нерестові акти. Відсутність будівництва гнізда пояснюється виключно технічними особливостями середовища, оскільки польові дані однозначно підтверджують важливість цього патерну для виду. Фіксація інших поведінкових компонентів у повному обсязі дозволила реконструювати стадійність нерестової поведінки та продемонструвала придатність штучних умов для етологічних спостережень і відтворення виду.

Узагальнюючи результати, можна стверджувати, що *Eudontomyzon mariae* у контрольованому штучному середовищі зберігає природну поведінкову структуру, характерну для нерестового періоду. Успішне відкладання ікри та формування личинок підтверджує ефективність неінвазивних методів розведення, які не потребують гормональної стимуляції та знижують рівень стресу для тварин. Отримані результати становлять цінну наукову основу для розроблення природно орієнтованих програм реінтродукції та збереження української міноги в річкових екосистемах України.

Попри те, що експериментальні умови не дали змоги зафіксувати повний спектр поведінкових патернів (зокрема, будівництво гнізда), проведене дослідження є першим кроком до відтворення повної природної моделі нересту виду у штучних умовах. Подальші дослідження, що включатимуть надання субстрату, розширені часові інтервали та більші групи особин, дозволять поглибити отримані результати й сформулюють основу для ефективних стратегій охорони та відновлення виду.

This master's thesis investigates the reproductive behavior of the Ukrainian brook lamprey *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) based on a detailed quantitative and qualitative video analysis conducted under controlled laboratory conditions. Due to the vulnerable conservation status of the species and the impossibility of conducting field observations during wartime in Ukraine, a non-invasive behavioral methodology using BORIS software was employed. Based on an extensive literature review, six universal spawning behavioral patterns characteristic of lampreys of the family *Petromyzontidae* were identified and systematized. A structured ethogram enabled frame-by-frame coding of 89 video recordings, allowing for the classification, frequency assessment, duration measurement, and chronological mapping of all behavioral manifestations of *E. mariae*.

The results show that the species exhibits the full spectrum of natural reproductive patterns, except for nest-building, which could not occur due to the absence of substrate in the artificial environment. Successful spawning was recorded, including egg deposition and the appearance of larvae, demonstrating the capacity of *E. mariae* to complete its reproductive cycle without hormonal stimulation or invasive manipulation. The behavioral time budget revealed extensive resting phases interspersed with short periods of locomotor, social, and spawning activity, consistent with previously described lamprey reproductive strategies.

The findings of this research provide a scientific foundation for the development of nature-based artificial propagation methods and future reintroduction programs aimed at restoring populations of *Eudontomyzon mariae* in Ukrainian river systems. This study highlights the value of humane, non-invasive, and ecologically relevant approaches in the conservation of rare and vulnerable ichthyofaunal species.

Keywords: Ukrainian brook lamprey, Eudontomyzon mariae, spawning behavior, ethology, behavioral patterns, video analysis, reintroduction, BORIS.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І. А. Акімова. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.
2. Шандіков Г. О., Гончаров Г. Л. Рідкісні види риб басейну Сіверського Дінця *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна*. Серія біологія. 2008. 8 (828). С. 65–90.
3. Мовчан Ю. В. Риби України. – Київ: Золоті ворота, 2011. – 420 с.
4. Риби прісних вод України / за ред. М. Б. Боруцького. – Київ: Наукова думка, 1984.
5. Довідник з іхтіофауни України / за ред. Т. Артюхіної. – Київ: Наукова думка, 2002.
6. Морфологія та систематика риб: Навчальний посібник / за ред. О. Смирнова. – Київ: Либідь, 1999.
7. Екологічні наслідки повномасштабного вторгнення рф. Національна академія наук України. Аналітична доповідь: – Київ, 2022.
8. Попередня оцінка впливу війни на довкілля України. Міністерство захисту довкілля та природних ресурсів України. – Київ, 2023.
9. Українська мінога. – URL: https://uk.wikipedia.org/wiki/Українська_мінога (дата звернення: 02.12.2025).
10. Кофанова Л. А., Арістов А. А. Іхтіофауна водойм Буковини. – Чернівці: Чернівецький національний університет, 2012. – 180 с.
11. Docker M. F. (ed.). Lampreys: Biology, Conservation and Control. Vol. 1. – Dordrecht: Springer, 2015. – 451 p.
12. Docker M. F. (ed.). Lampreys: Biology, Conservation and Control. Vol. 2. – Dordrecht: Springer, 2019. – 590 p.
13. 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 p.
14. Linville J. E., Hanson L. H., Sower S. A. Endocrine events associated with spawning behavior in the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) *Hormones and Behavior*. – 1987. – Vol. 21. – P. 105–117.
15. Yamazaki C., Koizumi I. High frequency of mating without egg release in highly promiscuous nonparasitic lamprey *Lethenteron kessleri* *Journal of Ethology*. 2017. 35. P. 237–243.
16. Hardisty M. W., Potter I. C. (eds.). The Biology of Lampreys. Vols. 1–5. – London: Academic Press, 1971–1982.

17. Beamish F. W. H. Environmental requirements of lampreys *The Biology of Lampreys*. (Hardisty M. W., Potter I. C. (eds.) – London: Academic Press, 1980.
18. Maitland P. S. Conservation of Freshwater Fish. – Oxford: Blackwell Science, 1998.
19. Waldman J., Grunwald C. Population genetics of lampreys and implications for conservation *Journal of Fish Biology*. – 2020. – Vol. 97(2). – P. 315–329.
20. Moser M. L., Docker M. F., Silver G. New insights into lamprey spawning ecology *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2021.
21. Mesa M. G., Copeland E. Seasonal behavior patterns and movement ecology in freshwater lampreys *Freshwater Biology*. – 2019.
22. Silva S., Mateus C. S., et al. Conservation strategies for threatened lamprey species *Biological Conservation*. – 2020.
23. Almeida P. R., Quintella B. Patterns of movement and spawning ecology in European brook lampreys *Ecology of Freshwater Fish*. – 2019.
24. Ostas D. Spawning behavior observations of *Eudontomyzon mariae* in artificial conditions *Abstracts of the Conference on Freshwater Ichthyology*. – Lviv, 2020.
25. UNEP. Environmental Damage Assessment in Ukraine caused by the Russian Invasion. – United Nations Environment Programme, 2023.
26. World Bank Group. Rapid Damage and Needs Assessment: Ukraine. – Washington, 2022.
27. Friard O., Gamba M. BORIS: Behavioral Observation Research Interactive Software *Methods in Ecology and Evolution*. 2016. 7(11): 1325–1330.
28. Martin P., Bateson P. Measuring Behaviour: An Introductory Guide. – Cambridge University Press, 2007.
29. Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods *Behaviour*. 1974. 49. P. 227–267.
30. Blumstein D. T., Daniel J. C. Quantifying Behavior the JWatcher Way. – Sinauer Associates, 2007.
31. Dawkins M. S. Behavioural Ecology and Animal Welfare. – Oxford University Press, 2021.