

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 597.552.511-12(282.257.1)

Е.В. Голубь, А.П. Голубь*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
689000, г. Анадырь, ул. Отке, 56, ЧукотНИОТРАВМИРОВАНИЕ МИНОГАМИ НЕРКИ
ONCORHYNCHUS NERKA (WALBAUM, 1792)
МЕЙНЫПИЛЬГЫНСКОЙ ОЗЕРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ
(КОРЯКСКОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ ЧУКОТКИ)

По результатам исследований 1998–2018 гг. (за исключением 2003 г.) приведены данные о травмировании миногами производителей нерки Мейныпильгынской озерно-речной системы. Описаны особенности травмирования, локализации травм, проведено сравнение травмированности самцов и самок, биологических показателей рыб с травмами и без травм. По сравнению с другими районами Дальнего Востока России для нерки Мейныпильгынской озерно-речной системы характерна средняя, а для горбуши и мальмы — низкая доля рыб с травмами от миног. Судя по размерам ран, большинство травм наносит трехзубая минога *Entosphenus tridentatus*. Около 68 % производителей нерки получают травмы во время преднерестовых миграций незадолго до захода в пресные воды. Различия в размерно-возрастном и половом составе лососей с травмами и без травм свидетельствуют о более высокой смертности мелких рыб по сравнению с крупными и сильными. Сделан вывод, что трехзубая минога значительно влияет на половой и размерный состав нерестовой части стада мейныпильгынской нерки и является одним из значимых факторов отбора особей на крупные размеры и массу, особенно у самцов.

Ключевые слова: травмы, нерка, горбуша, самцы, самки, трехзубая минога, Мейныпильгынская озерно-речная система.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-3-18.

Golub' E.V., Golub' A.P. Traumatization by lampreys of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) in the Meynypil' gyn lake-river system (Koryak coast of Chukotka) // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 198. — P. 3–18.

Data on traumatization of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* spawners in the Meynypil' gyn lake-river system by lampreys are presented on results of observations in 1998–2018. Features and localization of injuries are described comparing the injuries of males and females and biological parameters of fish with and without the injuries. In the Meynypil' gyn lake-river system, relative to other areas of Russian Far East, the portion of fish with injuries from lampreys is medium for sockeye salmon, and low for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and charr *Salvelinus malma*. Judging by size of the wounds, the injuries were caused mostly by arctic lamprey *Entosphenus tridentatus*. Generally, about 68 % of sockeye spawners were attacked by lampreys during their pre-spawning migrations just before entering the

* Голубь Елена Владиславовна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: elena_golub@mail.ru; Голубь Андрей Петрович, техник, e-mail: goland87reg@gmail.com.

Golub' Elena V., Ph.D., head of laboratory, Pacific branch of VNIRO (TINRO), Chukotka branch, Otke 56, Anadyr; 689000, Russia, e-mail: elena_golub@mail.ru; Golub' Andrey P., technician, Pacific branch of VNIRO (TINRO), Chukotka branch, Otke 56, Anadyr; 689000, Russia, e-mail: goland87reg@gmail.com.

fresh waters, but the percentage (P) depends on length (L) of fish: $P = 1.2026 \cdot L + 1.2192$ ($R^2 = 0.879$). So, the portion of injured fish increased from 2.7 % for the sockeye producers with length < 500 mm to 31.2 % for those with length 671–680 mm. Mean size and weight of the male and female sockeye spawners with traces of lampreys were statistically significantly higher than these parameters for the fish without injuries. The males injured by lampreys were larger than the males without injuries in 18 mm and 295 g, the females — in 5 mm and 80 g, on average. Sockeye females had weaker and less numerous damages, so their portion among the fish with 1 injury was 45.4 %, among the fish with 2 injuries — 42.9 %, among the fish with 3 or more injuries — 37.0 %. Besides, mean size of the injured sockeye increased with a number of injuries and for the groups with 1, 2, and 3 or more injuries it was for females: 604, 608, and 613 mm, for males: 655, 667, and 674 mm, respectively. Such dependencies of alive fish traumatization on their size are caused by higher mortality of small fish after lampreys attacks. There is concluded that arctic lamprey affects significantly on sexual and size composition of sockeye spawners in the Meynypil'gyn lake-river system providing selection of fish with larger size and weight, in particular males.

Key words: injury, sockeye salmon, pink salmon, male, female, arctic lamprey, Meynypil'gyn lake-river system.

Введение

Во многих районах Дальнего Востока России идущие на нерест тихоокеанские лососи имеют характерные травмы — следы присосов миног. Известно, что из встречающихся в российских дальневосточных водах 3 видов миног: тихоокеанской *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811), дальневосточной ручьевой *L. reissneri* (Dybowski, 1869) и трехзубой *Entosphenus tridentatus* (Gairdner in Richardson, 1836) [Парин и др., 2014], — на лососей нападают тихоокеанская и трехзубая [Шевляков, Паренский, 2010, 2011]. Помимо тихоокеанских лососей они травмируют гольцов *Salvelinus* spp., сельдь *Clupea pallasii* (Valenciennes in Cuvier et Valenciennes, 1847), треску *Gadus macrocephalus* (Tilesius, 1810), минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814), палтусов и камбал Pleuronectidae, северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monoptyerygius* (Pallas, 1810), угольную рыбу *Anoplopoma fimbria* (Pallas, 1814), морских окуней *Sebastes* spp. и других рыб [Промысловые рыбы СССР, 1949*; Бирман, 1950; Абакумов, 1959, 1964; Новиков, 1963; Прохоров, Грачев, 1965; Scott, Crossman, 1973; Beamish, 1980; Орлов и др., 2007, 2008; https://www.researchgate.net/publication/258204597_Trehzubaa_minoga_Lampetra_tridentata_Morskoj_period_zizni].

К настоящему времени отечественными учеными опубликованы данные многолетних исследований травмирования лососей миногами, собранные во внутренних водоемах [Бирман, 1950; Гриценко, 1968, 2002; Капланова, Золотухин, 2002; Золотухин, Капланова, 2005; Голубь, 2007а; Шевляков, 2010; Шевляков, Паренский, 2010, 2011] и в отдельные годы в море [Свиридов и др., 2004; Бугаев, Шевляков, 2005; Пеленев и др., 2008а, б; https://www.researchgate.net/publication/258204597_Trehzubaa_minoga_Lampetra_tridentata_Morskoj_period_zizni].

Цель работы — обобщить и проанализировать большой объем данных, собранных за 20-летний период, выявить особенности травмированности самцов и самок, рыб разных размеров, сравнить биологические характеристики рыб с травмами и без травм.

Материалы и методы

Исследования проводили в Мейныпильгынской озерно-речной системе (корякское побережье Чукотки, 62°26'–63°06' с.ш. 175°41'–177°55' в.д.) в 1998–2018 гг. (за исключением 2003 г.). Лососей отлавливали ставными неводами и ставными сетями с шагом ячеи 60 и 65 мм. Длину тела рыб по Смитту измеряли с точностью до 1 мм, массу определяли с точностью до 5 г. Чешую для определения возраста брали во 2–3-м ряду выше боковой линии в области ее пересечения с диагональным рядом, идущим от конца основания спинного плавника, на левой стороне тела рыбы [Clutter and White-

* Промысловые рыбы СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. 787 с.

sel, 1956]. Для характеристики травм определяли их тип, количество, локализацию, измеряли размеры. Для выявления различий в размерно-возрастных характеристиках производителей, травмированных миногой, сравнивали с рыбами, не имевшими на теле никаких повреждений, поскольку более ранние исследования [Голубь, 2007a] показали, что разные типы травм (следы объеживания, следы укусов морских млекопитающих и рыб) в той или иной степени всегда отражаются на физическом состоянии рыб. Всего просмотрено около 16 тыс. экз. нерки, проанализированы размерно-возрастные показатели 1640 рыб со следами нападений миног и 4733 — без травм. В 2004–2014 гг. проведены измерения свежих следов присосов миног ($n = 162$), так как зажившие раны, как правило, не имеют четких границ. При наличии вокруг раны «ореола» от губных и краевых зубов диаметр измеряли с его учетом. Поскольку большинство травм, нанесенных миногами, имели овальную форму, измеряли их минимальный и максимальный диаметр. Помимо нерки просмотрено 1804 экз. горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) и 399 экз. мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792). Для нерки и горбуши характерен выраженный половой диморфизм, поэтому самцов и самок анализировали отдельно.

Результаты и их обсуждение

Сведения о травмировании миногами тихоокеанских лососей, собранные на Дальнем Востоке России, довольно обширны. Наиболее ранние данные приведены И.Б. Бирманом [1950] для лососей р. Амур: в 1948 и 1949 гг. следы присосов миног отмечены у 21,4–44,0 % производителей горбуши и 2,0 % производителей летней кеты; осенняя кета была травмирована единично. В 1994–2000 гг. в этом же водоеме следы прикрепления миног встречали у 53,5 % (в разные годы от 39,4 до 67,0 %) горбуши, 25,2 (14,5–47,2) — летней и 21,5 (8,2–44,8) % — осенней кеты [Капланова, Золотухин, 2002; Золотухин, Капланова, 2005].

На Сахалине в р. Тымь и Ныйском заливе в 1960–1964 гг. травмы от миног имели в основном мелкие виды лососеобразных: голец — 25,0 (2,2–46,8) и горбуша — 10,9 (0–33,4) %. Доля травмированных рыб у кеты, кижуча, кунджи и симы не превышала 3,6 % [Гриценко, 1968, 2002].

Данные о травмах у камчатских лососей приведены в работе В.А. Шевлякова [2010]. В 2006–2009 гг. в р. Камчатка травмы от миног отмечены у 52,0–62,0 % производителей горбуши, 31,5–70,0 — нерки, до 34,2 — кеты и 12,0 % — чавычи. В 2003 г. в р. Кухтуй доля травмированного миногой кижуча составила 69,2 %.

В море на значительном удалении от берегов травмированных миногами лососей меньше. Так, в 2003 г. в западной части Берингова моря в целом не более 1,2 % лососей разных видов имели следы нападений миног [Свиридов и др., 2004]. В 2004 г. максимальная доля травмированных рыб отмечена у половозрелой кеты в северо-западной части Тихого океана — 3,8 % [Бугаев, Шевляков, 2005]. По данным других исследователей [Пеленев и др., 2008b] рыбы с травмами от миног в северо-западной части Тихого океана в 2003–2005 и 2007 гг. составили у нерки 0,7 %, горбуши — 0,3, чавычи — 4,5, кеты — 0,9 и кижуча — 1,1 %. В прибрежных районах доля травмированных миногами рыб была выше, чем в открытом море [Свиридов и др., 2004].

По сравнению с другими водоемами Дальнего Востока России для нерки Мей-ныпильгынской озерно-речной системы характерна средняя доля рыб со следами нападений миног. В разные годы производители с такими травмами составляли от 9,2 до 26,5 % (в среднем 18,4 %) от количества просмотренных рыб (рис. 1). При численности нерки в эти годы от 105 до 586 тыс. экз. миногой было травмировано от 18,6 до 109,4 тыс. особей.

Среднемноголетняя доля горбуши и мальмы с травмами от миног значительно ниже, чем в других дальневосточных водоемах, и составляет соответственно 1,7 (в разные годы от 0 до 4,3) и 2,9 (0–3,4) %.

Производителей нерки с травмами от миног значительно больше среди самцов, чем среди самок. За все годы исследований было травмировано 23,6 (в разные годы

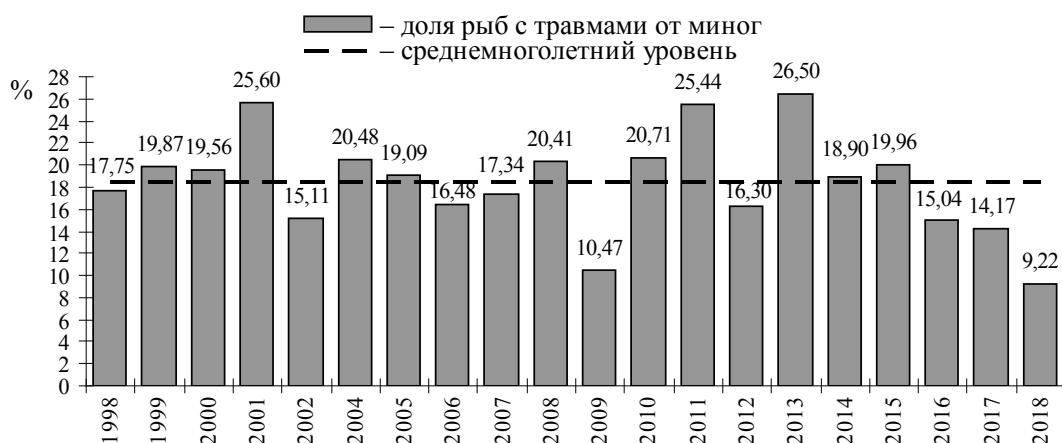


Рис. 1. Доля производителей мейныпильгынской нерки с травмами от миног от общего количества просмотренных рыб в 1998–2002 и 2004–2018 гг.

Fig. 1. Portion of the sockeye spawners with injuries caused by lampreys in the Meynipil'gyn lake-river system in 1998–2002 and 2004–2018 (from total number of examined fish)

от 9,1 до 38,5) % самцов и только 14,6 (7,0 до 23,1) % самок. Всего дважды за 20 лет (в 2002 и 2018 гг.) доля самок со следами нападений миног незначительно превысила долю самцов.

Травмы, наносимые миногами, мы разделили на 3 типа. Свежие следы укусов миноги — это округлые раны с углублением в центре (рис. 2, а), старые — шрамы округлой формы (рис. 2, б). Помимо таких травм встречаются травмы со следами соскальзывания (рис. 2, в). В отличие от обычного укуса, при котором травмирована мышечная ткань, в этом случае в месте прикрепления повреждена или отсутствует чешуя, иногда незначительно травмированы кожные покровы. Позади следа присоса часто видны царапины от зубов, оставленные миногой в момент соскальзывания. При этом сам след укуса имеет форму овала, вытянутого вдоль тела рыбы. Часто такие травмы видны только при боковом освещении. По-видимому, столь незначительные повреждения быстро зарастают, поэтому мы предполагаем, что они были получены рыбами незадолго до захода в пресные воды. Иногда несколько следов прикрепления соединены полосой царапин, когда минога начинает соскальзывать и делает несколько попыток удержаться на теле рыбы.

Свежие раны у нерки отмечены в 24,3, шрамы — в 32,0 % случаев. Чаще встречали слабые повреждения покровных тканей со следами соскальзывания — 43,7 %. Слабые повреждения более характерны для самок, чем для самцов.

Большинство (84,0 %) производителей мейныпильгынской нерки со следами нападений миног имели одну травму (рис. 3). Две травмы отмечены у 13,2 % рыб, три — у 2,1, четыре — у 0,5 %, пять и более ран встречались единично. Одиночные травмы несколько чаще встречали у самок, чем у самцов (соответственно 85,8 и 82,8 %). Максимальное количество ран на теле одной рыбы — одиннадцать. При неоднократном травмировании повреждения, как правило, были нанесены в разное время. Для горбуши и гольцов характерны только свежие и одиночные травмы.

На Камчатке производителей тихоокеанских лососей со следами нападений миног встречали в основном в августе [Шевляков, 2010]. Нами не выявлено устойчивых закономерностей изменения доли травмированных рыб в течение нерестового хода мейныпильгынской нерки. В разные годы количество рыб с травмами от миног от его начала к концу может как увеличиваться, так и уменьшаться.

Минимальный диаметр следов присосов миног на телах нерки и горбуши из Мейныпильгынской озерно-речной системы составил 29,6 (10,1–50,0), максимальный — 33,7 (12,5–50,5) мм. На наш взгляд, более информативны данные о минимальном диаметре травм, поэтому именно они представлены на рис. 4.



Рис. 2. Травмы, нанесенные миногами: **а** — свежий след укуса; **б** — шрам на месте укуса; **в** — поверхностная травма со следами соскальзывания

Fig. 2. Injuries caused by lampreys: **а** — fresh bite; **б** — scar after bite; **в** — superficial injury with traces of slipping

Схожие данные о размерах ран от миног получены для минтая [Орлов, Пеленев, 2009] и тихоокеанской трески [Пеленев и др., 2010] из западной части Берингова моря. Диаметр ран у минтая составил 24,1 (6,0–53,0), у трески — 26,6 (5,0–55,0) мм [Орлов, Пеленев, 2009; Пеленев и др., 2010]. В отличие от них, средний диаметр ран у тихоокеанских лососей из р. Камчатка значительно меньше [Шевляков, Паренский, 2010]. На основании зависимости размера ротового диска миног от общей длины тела В.А. Шевляковым и В.А. Паренским [2010] было установлено, что на лососей из р. Камчатка нападают миноги двух видов — тихоокеанская и трехзубая. Большинство ран камчатским лососям наносит тихоокеанская минога, оставляющая следы меньшего, чем у трехзубой миноги, диаметра (от 6 до 22 мм). Травмы от трехзубой миноги

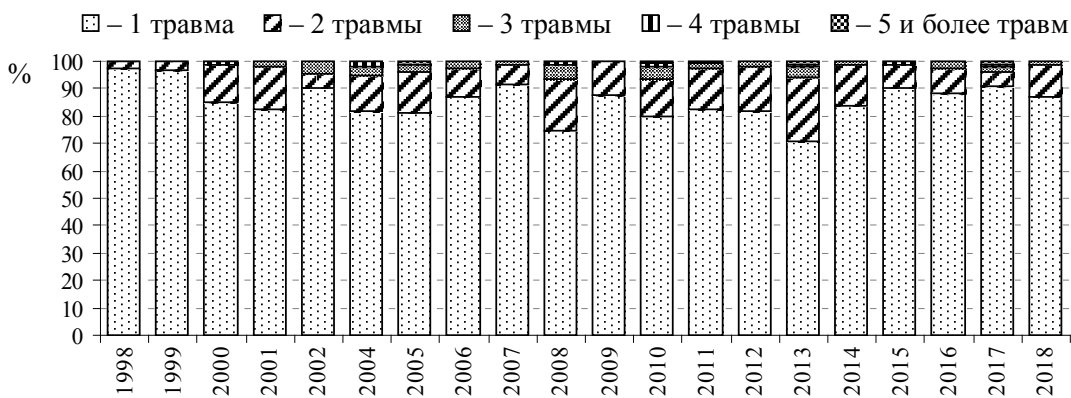
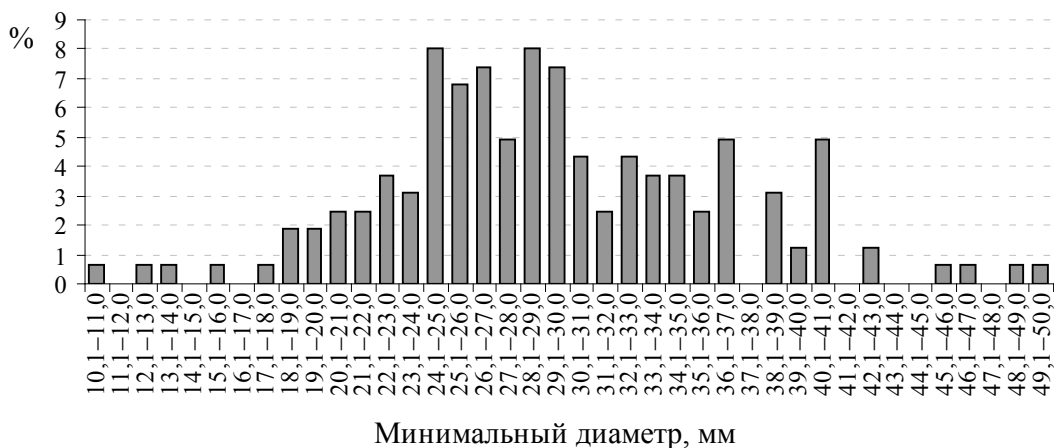


Рис. 3. Соотношение производителей мейныпильгынской нерки с разным количеством травм от миног в 1998–2002 и 2004–2018 гг.

Fig. 3. Portion of the sockeye spawners with certain number of injuries caused by lampreys in the Meynypil'gyn lake-river system in 1998–2002 and 2004–2018



Минимальный диаметр, мм

Рис. 4. Минимальный диаметр ран от миног у нерки из Мейныпильгынской озерно-речной системы (по многолетним данным)

Fig. 4. Minimum diameter of wounds caused by lampreys for sockeye salmon in the Meynypil'gyn lake-river system (long-term data)

диаметром свыше 22 мм авторы чаще встречали у кеты (в разные годы от 16,5 до 35,5 % количества ран); у других видов лососей доля травм, наносимых этим видом миног, не превышала 6,5 % [Шевляков, 2010; Шевляков, Паренский, 2010]. У лососей из лимана р. Амур средний диаметр ран около 20 мм [Золотухин, Капланова, 2005], поэтому можно предположить, что большинство травм также нанесено тихоокеанской миногой.

Судя по размерам ран (88,3 % из них имели диаметр свыше 22 мм), на лососей из Мейныпильгынской озерно-речной системы в основном нападает трехзубая минога. Она размножается в реках Северной Америки [Clemens and Wilby, 1961; Hart, 1973; Scott, Crossman, 1973; Beamish, 1980; Richards et al., 1982; Beamish and Levings, 1991] и Японии [Fukutomi et al., 2002], а в северо-западной части Тихого океана в заметном количестве начала встречаться сравнительно недавно [Орлов и др., 2007]. В.Г. Прохоров и Л.Е. Грачев [1965] предполагали, что трехзубая минога может заходить на нерест в реки коряжского побережья, в частности в р. Хатырка, но, по нашим данным, ее там никогда не встречали. Не отмечена она и в водоемах Мейныпильгынской озерно-речной системы, хотя крупные следы укусов миног на телах лососей отмечали здесь, по крайней мере, с середины 1980-х гг. (Охотскрибвод, архивные данные).

В морских водах Дальнего Востока трехзубую миногу и рыб со следами ее нападений чаще встречали в Карагинском и Олюторском заливах, у коряжского

побережья Камчатки и Чукотки и у юго-восточного побережья Камчатки [Новиков, 1963; Свиридов и др., 2004; Свиридов, 2006; Пеленев и др., 2008а, б, 2010; Орлов, Пеленев, 2009; Шунтов, Темных, 2011; https://www.researchgate.net/publication/258204597_Trehzubaa_minoga_Lampetra_tridentata_Morskoj_period_zizni]. Производителей нерки из Мейньпильгынской озерно-речной системы минога травмирует в основном в период их преднерестовой миграции незадолго до захода в пресные воды, о чем свидетельствует большое количество свежих травм (68 %). Остальные раны получены, по-видимому, в местах нагула или во время миграций неполовозрелых рыб вслед за половозрелыми.

Ряд исследователей [Clemens and Wilby, 1961; Williams and Gilhousen, 1968; Beamish, 1980; Cochran, 1986; Шевляков, Паренский, 2010] отмечают, что трехзубая минога предпочитает прикрепляться к брюшной части тела лососей. По данным В.А. Шевлякова и В.А. Паренского [2010], травмы от тихоокеанской миноги у лососей чаще были расположены выше боковой линии, на участке от спинного плавника до жирового, а от трехзубой миноги — в передней брюшной части тела. По мнению Клеменса и Уилби [Clemens and Wilby, 1961], трехзубая минога чаще прикрепляется к лососям в районе плавников, а также на жаберных крышках. Кокрэн [Cochran, 1986] считает, что она предпочитает участки в районе парных плавников, а Бимиш [Beamish, 1980] указывает, что минога атакует лососей преимущественно в районе грудных плавников. Некоторые исследователи [Berst and Wainio, 1967] полагают, что миноги предпочитают прикрепляться в районе грудных плавников из-за более тонкого мышечного слоя и большого объема крови в этой области.

У мейньпильгынской нерки более половины (51,3 %) травм от миног находилось ниже боковой линии, выше — 27,5 и еще 21,2 % — на боковой линии. Следы присосов миног чаще встречали между грудными и брюшными плавниками — 17,8 %, в районе брюшных плавников — 13,4 % и за ними до анального плавника — 13,8 %, под спинным плавником — 11,4 % или за ним на участке до жирового плавника — 13,4 %. На жаберных крышках за весь период исследований отмечено только 4 следа от миног, еще 2 находились в затылочной части головы, причем все эти следы были небольшими. По схеме деления тела на участки, предложенной Кокрэном [Cochran, 1986], распределение травм выглядит так: I (голова) — 0,1 %, II (от головы до начала спинного плавника выше боковой линии) — 9,1 %, III (от головы до начала спинного плавника ниже боковой линии) — 14,8 %, IV (от начала спинного плавника до начала анального плавника выше боковой линии) — 25,4 %, V (от начала спинного плавника до начала анального плавника ниже боковой линии) — 32,8 %, VI (хвостовой стебель от начала анального плавника) — 17,8 %. Существенных различий в локализации травм между самцами и самками мы не обнаружили.

В целом результаты наших работ подтверждают данные других исследователей о том, что большинство травм от трехзубой миноги на теле лососей расположено в районе парных плавников. Однако очень важно упомянуть различия в локализации травм с сильным повреждением мышц и легких повреждениях покровных тканей. По нашим данным, серьезные травмы в 1,5 раза чаще встречаются в спинной части рыб, чем в брюшной, тогда как ниже боковой линии в 1,4 раза больше слабых повреждений со следами соскальзывания. Возможно, успешному присасыванию миног в брюшной части в какой-то степени препятствует большая подвижность мышц в районе парных плавников. Однако, по нашему мнению, намного вероятнее, что серьезные травмы в вентральной области чаще приводят к летальному исходу, а потому и встречаются реже.

По многолетним данным, следы присосов миног в 1,4 раза чаще были расположены на левой стороне тела мейньпильгынской нерки, причем различия в травмированности между сторонами наблюдали почти ежегодно (рис. 5). Бимиш [Beamish, 1980] травмы от миног в 1,5 раза чаще встречал на правой стороне тела лососей. Удовлетворительного объяснения этому факту мы не нашли. Можно лишь предположить, что травмирование азиатских лососей преимущественно с одной, а американских — с другой стороны обусловлено разными направлениями их миграций с мест нагула к местам нереста через районы концентраций миног.

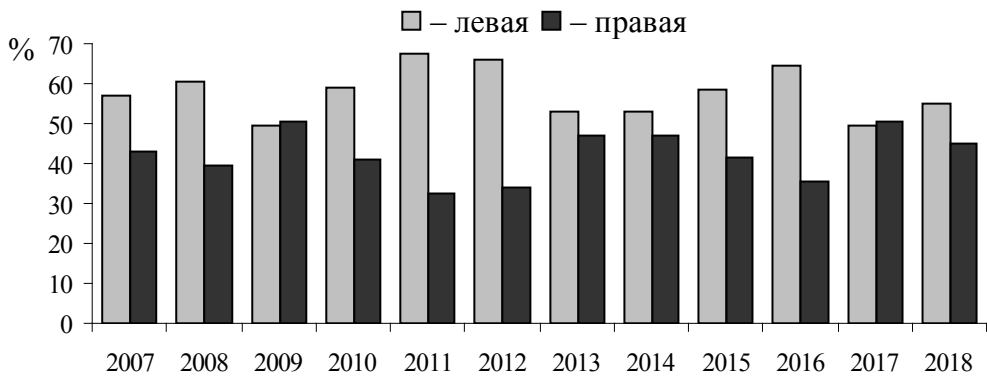


Рис. 5. Встречаемость травм от миног на разных сторонах тела производителей мейны-пилыгынской нерки в 2007–2018 гг.

Fig. 5. Occurrence of injuries caused by lampreys on certain side of body for sockeye spawners in the Meynypil'gyn lake-river system in 2007–2018

Между размерами производителей нерки и долей травмированных миногами рыб в разных размерных группах выявлена прямая линейная зависимость с высоким уровнем аппроксимации ($R^2 = 0,879$), описываемая уравнением $y = 1,2026x + 1,2192$. Встречаемость травмированных рыб увеличивается от 2,7 % у производителей нерки длиной менее 500 мм до 31,2 % — длиной 671–680 мм. В группах самых крупных особей отмечено некоторое снижение доли рыб с травмами.

Большой объем собранного материала позволяет проследить встречаемость травм у рыб разных размеров отдельно для самок и самцов. У самок, несмотря на более значительную выборку, зависимость встречаемости травмированных рыб от размеров гораздо слабее, чем у самцов (рис. 6). Мы полагаем, что это обусловлено их большей жизнеспособностью и устойчивостью к стрессам в целом. Наши наблюдения за поведением рыб в садке ставного и в кутце закидного неводов показали, что в большинстве случаев самки дольше не теряют ориентацию в пространстве и продолжают искать выход из ловушки.

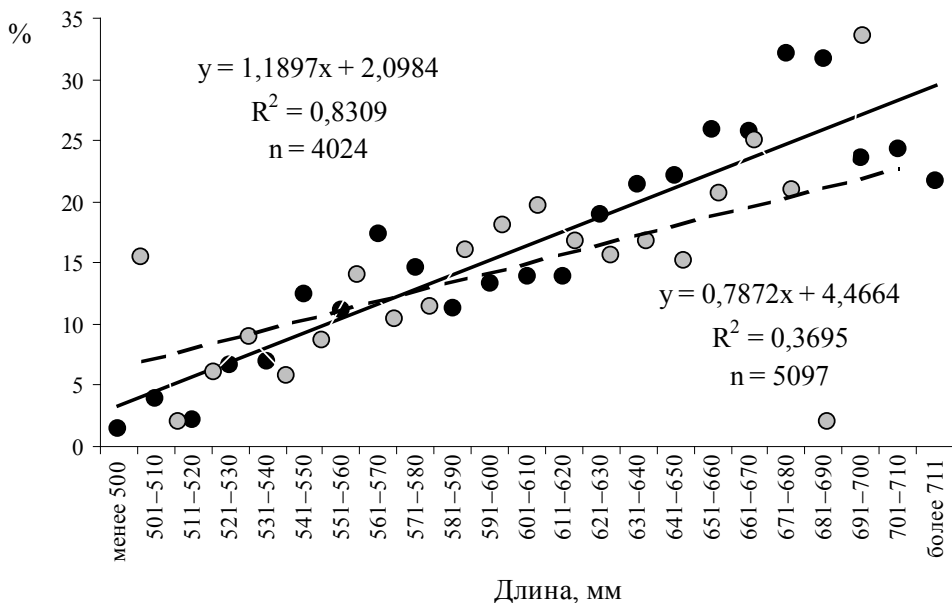


Рис. 6. Доля самцов (черные кружки) и самок (серые кружки) с травмами от миног в разных размерных группах (по многолетним данным)

Fig. 6. Portion of males (black circles) and females (gray circles) of sockeye salmon with injuries caused by lampreys in the Meynypil'gyn lake-river system, by size groups (long-term data)

Средние размеры и масса самцов и самок мейнхипильгынской нерки со следами присосов много статистически достоверно больше, чем у рыб без травм (см. таблицу). Самцы, травмированные миногой, крупнее нетравмированных в среднем на 18 мм и 295 г, самки — на 5 мм и 80 г (см. таблицу). На рис. 7 разница в размерах хорошо видна. Гонадосоматический индекс (ГСИ) самок, имеющих травмы, достоверно больше, чем у самок без травм; у самцов, напротив, — травмированные особи менее зрелые (см. таблицу). Упитанность рыб с травмами от миног выше, чем рыб без травм (см. таблицу). Больше у таких рыб и индивидуальная абсолютная плодовитость — соответственно 4882 и 4840 икр., но эти различия недостоверны.

Длина, масса, коэффициент упитанности по Фультону, ГСИ и достоверность различий этих показателей у нерки и горбуши из Мейнхипильгынской озерно-речной системы с травмами от миног и без травм

Length, weight, Fulton's condition factor, gonado-somatic index and significance of these parameters difference between fish with and without injuries caused by lampreys for sockeye salmon and pink salmon in the Meynypil'gyn lake-river system

Пол	Показатель	Наличие травм	Вид			
			<i>Oncorhynchus nerka</i>		<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	
			<u>Max ± min</u> lim	p	<u>Max ± min</u> lim	p
♀♀	Длина, мм	С травмами	<u>605,0 ± 0,9</u> 459–697	p < 0,001	<u>462,6 ± 7,1</u> 439–494	p = 0,184
		Без травм	<u>599,9 ± 0,6</u> 432–691		<u>455,7 ± 1,1</u> 349–598	
	Масса, г	С травмами	<u>2924,9 ± 15,8</u> 945–4600	p < 0,001	<u>1193,8 ± 47,9</u> 1040–1425	p = 0,314
		Без травм	<u>2845,2 ± 9,2</u> 920–4800		<u>1169,0 ± 9,1</u> 610–2460	
	Коэффициент упитанности по Фультону	С травмами	<u>1,320 ± 0,003</u> 0,833–1,674	p = 0,037	<u>1,203 ± 0,015</u> 1,122–1,240	p = 0,175
		Без травм	<u>1,313 ± 0,002</u> 0,837–2,035		<u>1,220 ± 0,004</u> 0,614–1,706	
	ГСИ	С травмами	<u>12,95 ± 0,23</u> 7,01–24,35	p = 0,011	– –	–
		Без травм	<u>12,35 ± 0,12</u> 3,81–24,06		<u>15,79 ± 0,30</u> 9,56–27,08	
♂♂	Длина, мм	С травмами	<u>656,9 ± 1,2</u> 492–752	p < 0,001	<u>528,4 ± 15,6</u> 445–612	p = 0,008
		Без травм	<u>638,6 ± 1,3</u> 361–770		<u>483,1 ± 1,3</u> 353–621	
	Масса, г	С травмами	<u>3824,1 ± 23,4</u> 1500–5815	p < 0,001	<u>1853,6 ± 166,6</u> 1080–2825	p = 0,018
		Без травм	<u>3529,4 ± 22,7</u> 575–6200		<u>1450,8 ± 13,3</u> 500–3430	
	Коэффициент упитанности по Фультону	С травмами	<u>1,340 ± 0,003</u> 0,923–1,875	p < 0,001	<u>1,222 ± 0,019</u> 1,110–1,317	p = 0,136
		Без травм	<u>1,328 ± 0,003</u> 0,963–2,411		<u>1,253 ± 0,003</u> 0,850–1,878	
	ГСИ	С травмами	<u>3,53 ± 0,06</u> 1,58–6,89	p = 0,043	– –	–
		Без травм	<u>3,67 ± 0,06</u> 1,23–7,88		<u>10,14 ± 0,15</u> 6,64–15,87	

Примечание. p — достигнутый уровень значимости различий (жирным шрифтом выделены значения < 0,05).

Значительно различается возрастной состав травмированных и нетравмированных производителей. Среди рыб с травмами существенно меньше доля молодых особей, проживших в море только 2 года, и больше рыб старших возрастов (рис. 8).

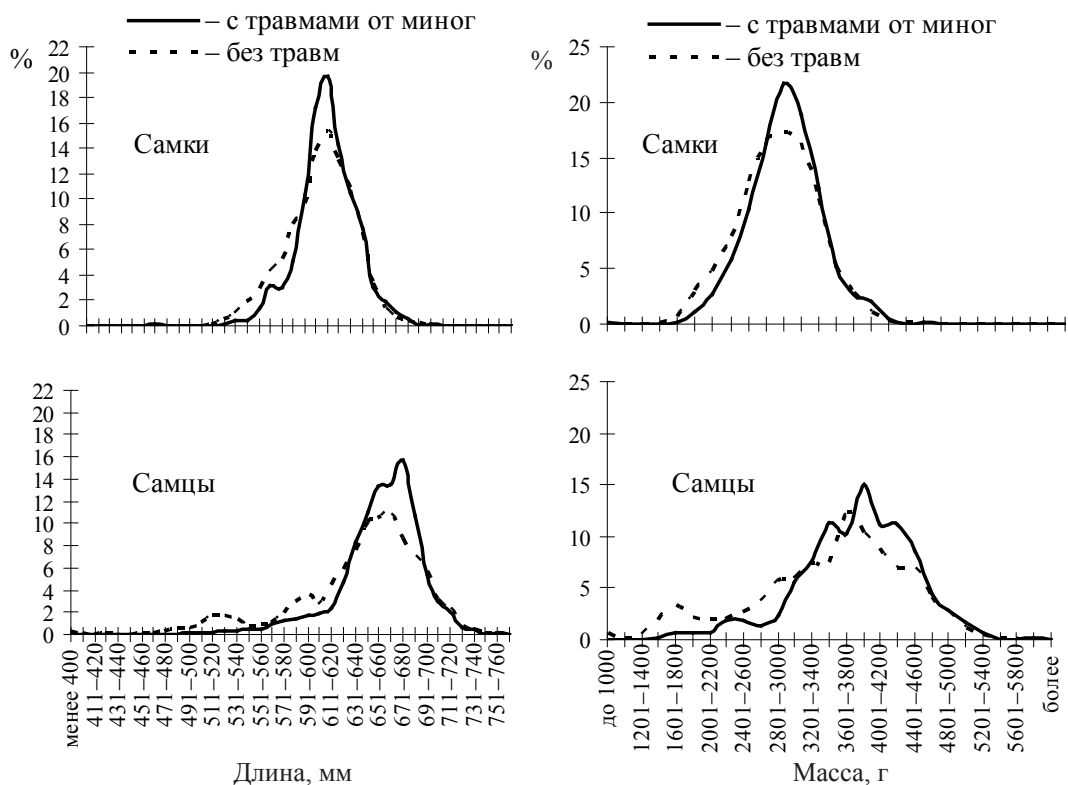


Рис. 7. Распределение по длине и массе самок и самцов мейныпильгынской нерки с травмами от миног и без травм

Fig. 7. Length and weight structure for females and males of sockeye salmon with and without injuries caused by lampreys in the Meynypil'gyn lake-river system (long-term data)

У горбуши рыбы с травмами также крупнее нетравмированных (у самцов на 45 мм и 403 г, у самок — на 7 мм и 25 г), но из-за небольшого количества особей с травмами различия статистически достоверны только для самцов (см. таблицу).

Различия в размерах травмированных и нетравмированных рыб отмечали многие авторы [Бирман, 1950; Berst and Wainio, 1967; Farmer and Beamish, 1973; Farmer, 1980; Орлов, Пеленев, 2009; Пеленев и др., 2010; https://www.researchgate.net/publication/258204597_Trehzuba_minoga_Lampetra_tridentata_Morskoj_period_zizni]. Существует мнение [Roysce, 1949; Farmer and Beamish, 1973; Farmer, 1980], что миноги выбирают для нападения более крупных рыб. На наш взгляд, это утверждение ошибочно. Анализировать травмированность необходимо через призму того, что мы имеем дело с последствиями нападений, при этом зачастую спустя длительное время, и наблюдаем только тех рыб, которые выжили после этих нападений. Поэтому мы полагаем, что обнаруженные различия свидетельствуют о более высокой смертности мелких рыб по сравнению с крупными и сильными особями, основную часть которых составляют самцы. По нашим данным, самцов среди травмированных миногой производителей нерки 55,1 %, тогда как среди рыб без травм — только 39,9 %. На примере радужной и озерной форелей в лабораторных условиях установлено, что продолжительность жизни рыб после нападения миноги зависит от потери крови по отношению к ее объему [Farmer et al., 1975], т.е. у мелких рыб кровопотери чаще приводят к летальному исходу.

В группах производителей мейныпильгынской нерки с одной, двумя, тремя и более травмами от миног доля самок последовательно уменьшается и составляет соответственно 45,4, 42,9 и 37,0 %. Кроме того, в ряду рыб с разным количеством травм увеличиваются их средние размеры: длина самок с одной травмой составляет 604 мм, с двумя — 608, с тремя и более — 613 мм; самцов — соответственно 655, 667 и 674 мм.

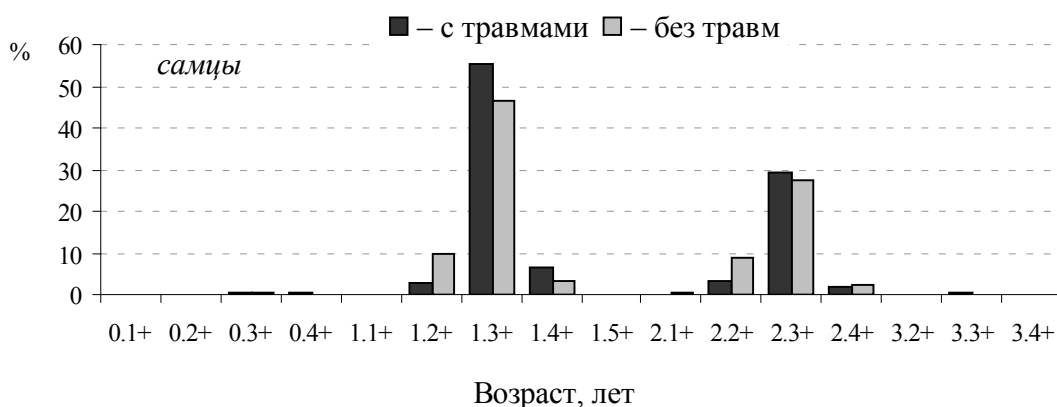
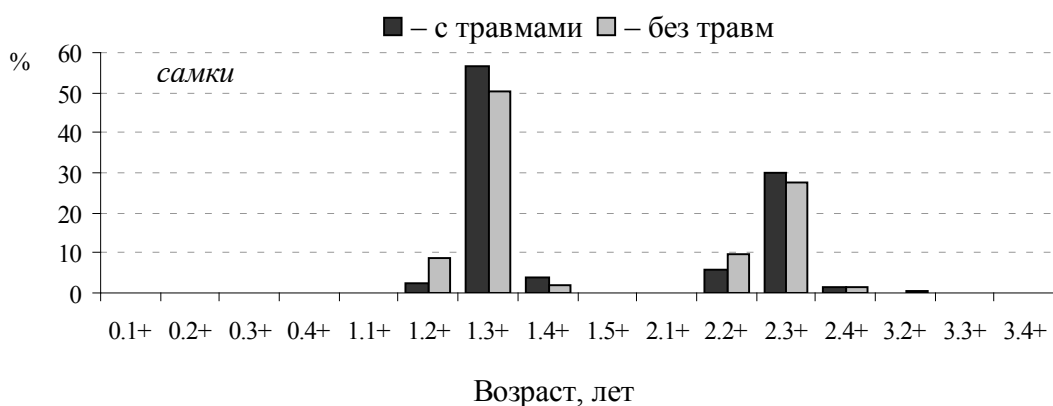


Рис. 8. Возрастной состав самок и самцов мейныпильгынской нерки с травмами от миног и без травм

Fig. 8. Age structure for females and males of sockeye salmon with and without injuries caused by lampreys in the Meynypil'gyn lake-river system (long-term data)

Наряду с тем, что у самок чаще встречаются слабые и одиночные повреждения, все это свидетельствует о повышенной смертности более мелких рыб.

В 20-летнем ряду наблюдений прослеживается прямая зависимость доли травмированных миногой рыб от средних размеров производителей, особенно самцов. Однако достоверна эта зависимость только в ряду последних 10 лет ($r = 0,844$, $p < 0,01$), когда увеличился темп снижения средних размеров и массы мейныпильгынской нерки. По-видимому, доля рыб, погибающих вследствие нападения миног, в последние годы увеличивается из-за измельчания нерестовой части стада.

Очевидно, что смертность тихоокеанских лососей от укусов трехзубой миноги выше, чем от укусов тихоокеанской. У рыб из р. Камчатка, где основную часть травм наносит тихоокеанская минога [Шевляков, 2010; Шевляков, Паренский, 2010, 2011], доля рыб с одной травмой гораздо меньше, чем у мейныпильгынской нерки: в 2006–2009 гг. у кижуча она составляла 44,0–78,0 %, у кеты — 34,8–52,7, у нерки — 11,2–53,8, у горбуши — 22,6–31,8 % [Шевляков, Паренский, 2010].

Результаты наших исследований показывают, что трехзубая минога оказывает влияние на размерно-половой состав нерестовой части стада мейныпильгынской нерки. Известно, что чукотские популяции, в том числе и мейныпильгынская, отличаются более крупными размерами и массой от большинства азиатских и американских стад [Черешнев и др., 2002; Голубь, 2007б; Черешнев, 2008]. Кроме того, в чукотских стадах нет ярко выраженной бимодальности в распределении по длине тела у половозрелых самцов, а доля мелких особей весьма незначительна [Голубь, 2007б]. Поскольку размерно-весовые характеристики наследуются [Коновалов, 1980], нельзя исключать того, что паразитизм

трехзубой миноги является одним из значимых факторов естественного отбора, когда после нападений миног чаще выживают крупные и сильные рыбы, особенно самцы.

Выводы

По сравнению с другими районами Дальнего Востока России для нерки Мейныпильгынской озерно-речной системы характерна средняя, а для горбуши и мальмы — низкая доля рыб с травмами от миног.

Большинство травм лососям из Мейныпильгынской озерно-речной системы наносит трехзубая минога, тогда как рыбы из рек Камчатка и Кухтуй травмированы в основном тихоокеанской миногой.

Около 68 % производителей мейныпильгынской нерки с травмами от миног было травмировано во время преднерестовых миграций незадолго до захода в пресные воды.

Утверждение, что миноги выбирают для нападения более крупных рыб, на наш взгляд, ошибочно. Выявленные нами различия в размерно-возрастном и половом составе лососей с травмами и без травм свидетельствуют, скорее, о более высокой смертности мелких рыб по сравнению с крупными и сильными. При этом у самок зависимость встречаемости травмированных рыб от размеров значительно слабее, чем у самцов, что, возможно, обусловлено их большей жизнеспособностью и устойчивостью к стрессам в целом.

Смертность тихоокеанских лососей от нападений трехзубой миноги выше, чем от тихоокеанской.

Оценить гибель рыб вследствие нападений трехзубой миноги пока невозможно. Однако мы полагаем, что ее паразитизм сказывается на половом и размерном составе нерестовой части стада мейныпильгынской нерки. На наш взгляд, трехзубая минога является одним из значимых факторов отбора особей на крупные размеры и массу, особенно у самцов.

Благодарности

Авторы глубоко признательны работникам рыбоперерабатывающего завода «Вилей» и жителям села Мейныпильгыно за помощь при проведении исследований, а также главному научному сотруднику лаборатории морских рыб Дальнего Востока России ФГБНУ «ВНИРО» д.б.н. А.М. Орлову за предоставленную литературу и ценные замечания.

Финансирование

Исследования вели в основном за счет средств, выделяемых из бюджета, а также (в 1998–2000 гг.) за счет собственных средств авторов.

Информация о вкладе авторов

Весь материал в Мейныпильгынской озерно-речной системе в 1998–2018 гг. (за исключением 2003 г.) собран, обработан и проанализирован авторами представленной публикации.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Список литературы

Абакумов В.А. Вред, наносимый миногами рыбным запасам // Рыб. хоз-во. — 1959. — № 4. — С. 32–33.

Абакумов В.А. О морском периоде жизни тихоокеанской трехзубой миноги — *Entosphenus tridentatus* (Richardson) // Тр. ВНИРО. — Т. 49 : Изв. ТИНРО. — Т. 51. — 1964. — С. 253–256.

- Бирман И.Б.** О паразитизме тихоокеанской миноги на лососях рода *Oncorhynchus* // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 32. — С. 158–160.
- Бугаев А.В., Шевляков Е.А.** Травмированность тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* spp. некоторыми видами хищников по данным дрейфтерных уловов в экономической зоне России в 2004 г. // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 46–63.
- Голубь Е.В.** Травмированность нерки Мейнышпильгинской озерно-речной системы (Чукотка) // Изв. ТИНРО. — 2007а. — Т. 149. — С. 99–121.
- Голубь Е.В.** Нерка (*Oncorhynchus nerka*) Чукотки: биология, распространение, численность // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007б. — С. 139–146.
- Гриценко О.Ф.** К вопросу об экологическом параллелизме между миногами и лососями // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 157–169.
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Золотухин С.Ф., Капланова Н.Ф.** Типизация травм лососей в бассейне р. Амур // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 30–45.
- Капланова Н.Ф., Золотухин С.Ф.** Исследования травм тихоокеанских лососей в бассейне реки Амур // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1199–1206.
- Коновалов С.М.** Популяционная биология тихоокеанских лососей : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 237 с.
- Новиков Н.П.** Случаи нападения трехзубой миноги *Entosphenus tridentatus* (Gairdner) на палтусов и других рыб Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, № 3(28). — С. 567–569.
- Орлов А.М., Винников А.В., Пеленев Д.В.** К методике изучения морского периода жизни проходных паразитических миног на примере трехзубой миноги *Lampetra tridentata* (Gairdner, 1836) сем. Petromyzontidae // Вопр. рыб-ва. — 2007. — Т. 8, № 2(30). — С. 287–312.
- Орлов А.М., Пеленев Д.В.** Межвидовые отношения между трехзубой миногой *Lampetra tridentata* и минтаем *Theragra chalcogramma* // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2009. — № 3. — С. 46–53.
- Орлов А.М., Пеленев Д.В., Винников А.В.** Трехзубая минога и запасы промысловых рыб в дальневосточных водах России // Рыб. хоз-во. — 2008. — № 2. — С. 60–65.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д.** Рыбы морей России : аннотированный каталог. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. — 733 с.
- Пеленев Д.В., Орлов А.М., Винников А.В.** Новые данные о воздействии паразитизма трехзубой миногой *Lampetra tridentata* на тихоокеанскую треску *Gadus macrocephalus* // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 3(43). — С. 453–462.
- Пеленев Д.В., Орлов А.М., Кловач Н.В.** Взаимоотношения между трехзубой миногой *Lampetra tridentata* и тихоокеанскими лососями рода *Oncorhynchus* // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 9-й междунар. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008а. — С. 225–229.
- Пеленев Д.В., Орлов А.М., Кловач Н.В.** О вреде, наносимом трехзубой миногой тихоокеанским лососям // Рыб. хоз-во. — 2008б. — № 5. — С. 44–50.
- Прохоров В.Г., Грачев Л.Е.** О нахождении трехзубой миноги *Entosphenus tridentatus* (Gairdner) в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 1965. — Т. 5, № 4(37). — С. 723–726.
- Свиридов В.В.** Пространственно-временная изменчивость распределения основных видов хищных рыб и рыбообразных — потребителей тихоокеанских лососей в дальневосточных морях // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 266–276.
- Свиридов В.В., Глебов И.И., Очеретянный М.А., Кулик В.В.** Травмированность и зараженность тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря и прилегающих тихоокеанских водах в летне-осенний период 2003 г. // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 84–96.
- Черешнев И.А.** Пресноводные рыбы Чукотки : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2008. — 324 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.
- Шевляков В.А.** Травмирование и выедание тихоокеанских лососей реки Камчатка хищниками во время преднерестовых миграций : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2010. — 23 с.
- Шевляков В.А., Паренский В.А.** Травмирование лососей р. Камчатка хищниками и экзопаразитами // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2011. — № 3. — С. 59–69.
- Шевляков В.А., Паренский В.А.** Травмирование тихоокеанских лососей миногами в реке Камчатка // Биол. моря. — 2010. — Т. 36, № 5. — С. 390–394.

- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических системах : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Beamish R.J.** Adult biology of the river lamprey (*Lampetra ayresi*) and Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) from the Pacific coast of Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1980. — Vol. 37, № 11. — P. 1906–1923. DOI: 10.1139/f80-232.
- Beamish R.J. and Levings C.D.** Abundance and freshwater migrations of the anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentata*, in a tributary of the Fraser River, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1991. — Vol. 48, № 7. — P. 1250–1263. DOI: 10.1139/f91-151.
- Berst A.H. and Wainio A.A.** Lamprey parasitism of rainbow trout in southern Georgian Bay // J. Fish. Res. Board Can. — 1967. — Vol. 24, Iss. 12. — P. 2539–2548. DOI: 10.1139/f67-203.
- Clemens W.A. and Wilby G.V.** Fishes of the Pacific coast of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1961. — № 68. — 443 p.
- Clutter R.I. and Whitesel L.E.** Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Int. Pac. Salmon Fish. Comm. — 1956. — № 9. — 159 p.
- Cochran P.A.** Attachment sites of parasitic lampreys: comparisons among species // Environ. Biol. Fish. — 1986. — Vol. 17, Iss. 1. — P. 71–79.
- Farmer G.J.** Biology and physiology of feeding in adult lampreys // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1980. — Vol. 37, № 11. — P. 1751–1761. DOI: 10.1139/f80-220.
- Farmer G.J. and Beamish F.W.H.** Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) predation on freshwater teleosts // J. Fish. Res. Board Can. — 1973. — Vol. 30, Iss. 5. — P. 601–605. DOI: 10.1139/f73-107.
- Farmer G.J., Beamish F.W.H., Robinson G.A.** Food consumption of the adult landlocked sea lamprey, *Petromyzon marinus*, L. // Comp. Biochem. Physiol. — 1975. — Vol. 50, Iss. 4. — P. 753–757. DOI: 10.1016/0300-9629(75)90141-3.
- Fukutomi N., Nakamura T., Doi T. et al.** Records of *Entosphenus tridentatus* from Naka River system, central Japan: physical characteristics of possible spawning redds and spawning behavior in the aquarium // Jap. J. Ichthyol. — 2002. — Vol. 49, № 1. — P. 53–58.
- Hart J.L.** Pacific fishes of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1973. — № 180. — 740 p.
- Richards J.E., Beamish R.J., Beamish F.W.H.** Descriptions and keys for ammocoetes of lampreys from British Columbia, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 39, № 11. — P. 1484–1495. DOI: 10.1139/f82-200.
- Royce W.F.** The effect of lamprey attacks upon lake trout in Seneca Lake, New York // Trans. Am. Fish. Soc. — 1949. — Vol. 79, Iss. 1. — P. 71–76. DOI: 10.1577/1548-8659(1949)79[71:TEO-LAU]2.0.CO;2.
- Scott W.B., Crossman E.J.** Freshwater fishes of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1973. — № 184. — 966 p.
- Williams I.V. and Gilhousen P.** Lamprey parasitism on Fraser River sockeye and pink salmon during 1967 : Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Prog. Rep. — 1968. — № 18. — 22 p.

References

- Abakumov, V.A.**, The damage caused by lampreys to fish stocks, *Rybn. Khoz.*, 1959, no. 4, pp. 32–33.
- Abakumov, V.A.**, Some data on the ocean period in the life-cycle of lamprey *Entosphenus tridentatus* (Richardson), *Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, vol. 49, 1964, pp. 253–256.
- Birman, I.B.**, About parasitism of Pacific lamprey on salmon of the genus *Oncorhynchus*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1950, vol. 32, pp. 158–160.
- Bugaev, A.V. and Shevlyakov, E.A.**, Traumatism of the Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) caused by some species of predators on the data of driftnet catches in Russian economic zone in 2004, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 142, pp. 46–63.
- Golub', E.V.**, Injures of sockeye spawners from the Meynypil'gyn Lake-River system, Chukotka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007a, vol. 149, pp. 99–121.
- Golub', E.V.**, Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Chukotka: Biology, Distribution, Abundance, in *Byull. N 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation of "The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007b, pp. 139–146.
- Gritsenko, O.F.**, About ecological parallelism between lampreys and salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 157–169.
- Gritsenko, O.F.**, *Prokhodnye ryby ostrova Sakhalin (sistematika, ekologiya, promysel)* (Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries)), Moscow: VNIRO, 2002.

- Zolotukhin, S.F., Kaplanova, N.F.**, Typification of traumas of the Pacific salmon in the Amur River Basin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 142, pp. 30–45.
- Kaplanova, N.F. and Zolotukhin, S.F.**, Surveys on Pacific salmon injuries in Amur River basin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 1199–1206.
- Konovalov, S.M.**, *Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososei* (Population Biology of Pacific Salmon), Leningrad: Nauka, 1980.
- Novikov, N.P.**, Cases of attacks of Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus* (Gairdner) on halibut and other Bering Sea fishes, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1963, vol. 3, no. 3(28), pp. 567–569.
- Orlov, A.M., Vinnikov, A.V. and Pelenev, D.V.**, Principles of studies of the sea period of anadromous parasitic lampreys (example of Pacific lamprey *Lampetra tridentata* (Gairdner, 1836), Petromyzontidae family), *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 2(30), pp. 287–312.
- Orlov, A.M. and Pelenev, D.V.**, Interspecies Relationships between the Pacific Lamprey *Lampetra tridentata* and the Walleye Pollock *Theragra chalcogramma*, *Vestn. Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2009, no. 3, pp. 46–53.
- Orlov, A.M., Pelenev, D.V., and Vinnikov, A.V.**, Three-toothed lamprey and commercial fishes stocks in the Far Eastern waters of Russia, *Rybn. Khoz.*, 2008, no. 2, pp. 60–65.
- Parin, N.V., Evseenko, S.A., and Vasiljeva, E.D.**, *Ryby morei Rossii: annotirovannyi katalog* (Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue), Moscow: KMK, 2014.
- Pelenev, D.V., Orlov, A.M., and Vinnikov, A.V.**, New data on impact of parasitism of Pacific lamprey *Lampetra tridentata* to Pacific cod *Gadus macrocephalus*, *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 3(43), pp. 453–462.
- Pelenev, D.V., Orlov, A.M., and Klovach, N.V.**, Relationships between the Pacific lamprey *Lampetra tridentata* and Pacific salmon of genus *Oncorhynchus*, in *Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei: mater 9-i mezhdunar. konf., posvyashch. 100-letiyu s nachala Kamchatskoi ekspeditsii Imperatorskogo Russkogo geograficheskogo obshchestva, snaryazhennoi na sredstva F.P. Ryabushinskogo* (Mater. 9th Int. Sci. Conf. Commem. 100th Anniv. Kamchatka Expedition Financed by F.P. Ryabushinskii “Conservation of Biodiversity of Kamchatka and Adjacent Seas”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008a, pp. 225–229.
- Pelenev, D.V., Orlov, A.M., and Klovach, N.V.**, About harm to Pacific salmon from lamprey, *Rybn. Khoz.*, 2008b, no. 5, pp. 44–50.
- Prokhorov, V.G. and Grachev, L.E.**, On the records of the Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus* (Gairdner) in the western Bering Sea, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1965, vol. 5, no. 4(37), pp. 723–726.
- Sviridov, V.V.**, Spatiotemporal variability of distribution of the main predatory fish and fish-like species, which are consumers of Pacific salmon in the Far Eastern seas, in *Byull. N 1 realizatsii “Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei”* (Bull. No. 1 Implementation of “The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon”), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, pp. 266–276.
- Sviridov, V.V., Glebov, I.I., Ocheretyanny, M.A., and Kulik, V.V.**, Traumatization and infestation of Pacific salmon in the western Bering Sea and adjacent Pacific waters in summer-autumn period of 2003, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 84–96.
- Chereshnev, I.A.**, *Presnovodnye ryby Chukotki* (Freshwater Fishes of Chukotka), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2008.
- Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V.**, *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.
- Shevlyakov, V.A.**, Injury of and predation on Pacific salmon in the Kamchatka River by predators during pre-spawning migrations, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2010.
- Shevlyakov, V.A. and Parensky, V.A.**, The predator and parasite-caused traumatic damages of salmon in the Kamchatka River, *Vestn. Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2011, no. 3, pp. 59–69.
- Shevlyakov, V.A. and Parensky, V.A.**, Traumatization of Kamchatka River Pacific salmon by lampreys, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2010, vol. 36, no. 5, pp. 396–400.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskii lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Sea and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.
- Beamish, R.J.**, Adult biology of the river lamprey (*Lampetra ayresi*) and Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) from the Pacific coast of Canada, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, vol. 37, no. 11, pp. 1906–1923. doi 10.1139/f80-232
- Beamish, R.J. and Levings, C.D.**, Abundance and freshwater migrations of the anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentata*, in a tributary of the Fraser River, British Columbia, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1991, vol. 48, no. 7, pp. 1250–1263. doi 10.1139/f91-151

- Berst, A.H. and Wainio, A.A.**, Lamprey parasitism of rainbow trout in southern Georgian Bay, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1967, vol. 24, no. 12, pp. 2539–2548. doi 10.1139/f67-203
- Clemens, W.A. and Wilby, G.V.**, Fishes of the Pacific coast of Canada, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1961, no. 68.
- Clutter, R.I. and Whitesel, L.E.**, Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956, no. 9.
- Cochran, P.A.**, Attachment sites of parasitic lampreys: comparisons among species, *Environ. Biol. Fish.*, 1986, vol. 17, no. 1, pp. 71–79.
- Farmer, G.J.**, Biology and physiology of feeding in adult lampreys, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, vol. 37, no. 11, pp. 1751–1761. doi 10.1139/f80-220
- Farmer, G.J. and Beamish, F.W.H.**, Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) predation on freshwater teleosts, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1973, vol. 30, no. 5, pp. 601–605. doi 10.1139/f73-107
- Farmer, G.J., Beamish, F.W.H., and Robinson, G.A.**, Food consumption of the adult landlocked sea lamprey, *Petromyzon marinus*, L., *Comp. Biochem. Physiol.*, 1975, vol. 50, no. 4, pp. 753–757. doi 10.1016/0300-9629(75)90141-3
- Fukutomi, N., Nakamura, T., Doi, T., Takeda, K., and Oda, N.**, Records of *Entosphenus tridentatus* from Naka River system, central Japan: physical characteristics of possible spawning redds and spawning behavior in the aquarium, *Jpn. J. Ichthyol.*, 2002, vol. 49, no. 1, pp. 53–58.
- Hart, J.L.**, Pacific fishes of Canada, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1973, no. 180.
- Richards, J.E., Beamish, R.J., and Beamish, F.W.H.**, Descriptions and keys for ammocoetes of lampreys from British Columbia, Canada, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 39, no. 11, pp. 1484–1495. doi 10.1139/f82-200
- Royce, W.F.**, The effect of lamprey attacks upon lake trout in Seneca Lake, New York, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1949, vol. 79, no. 1, pp. 71–76. doi 10.1577/1548-8659(1949)79[71:TEOLAU]2.0.CO;2
- Scott, W.B. and Crossman, E.J.**, Freshwater fishes of Canada, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1973, no. 184.
- Williams, I.V. and Gilhousen, P.**, Lamprey parasitism on Fraser River sockeye and pink salmon during 1967, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Prog. Rep.*, 1968, no. 18.
- Promyslovye ryby SSSR*** (Commercial Fishes of the USSR), Moscow: Pishchepromizdat, 1949.

Поступила в редакцию 11.04.2019 г.

После доработки 24.05. 2019 г.

Принята к публикации 26.07.2019 г.