

На правах рукописи

Шевляков Валерий Александрович

Травмирование и выедание тихоокеанских лососей реки Камчатка морскими хищниками во время преднерестовых миграций

03.02.06 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2010

Работа выполнена в Лаборатории популяционной биологии рыб Института биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Паренский Валерий Александрович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Соболевский Евгений Иванович

кандидат биологических наук,
Островский Владимир Иванович

Ведущая организация

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Защита диссертации состоится “24” декабря 2010 г.

в 12 00 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, Владивосток, 41 ул. Пальчевского, 17, тел. (4232) 310905, факс (4232) 310900. Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан “18” ноября 2010 г.

Ученый секретарь диссертационного совета



Костина Е.Е.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* многочисленная группа проходных рыб, имеющая большое экономическое значение как объект рыболовного промысла и искусственного воспроизводства, которые ценятся в мире за высокие вкусовые качества.

Существует несколько аспектов проблемы травмирования хищниками лососевых рыб. Первый заключается в снижении численности рыб (в уменьшении величины пропуска лососей), второй – в ухудшении качества пропускаемых производителей и третий – в ухудшении товарного качества лососевых рыб, добываемых рыбной отраслью (Бородин, Владимиров, 2001). Степень выедания лососей, как правило, хорошо коррелирует с численностью хищника. Снижение жизнестойкости лососей происходит, если жертвам удалось вырваться. При этом на теле рыб могут оставаться травмы (от царапин до глубоких проникающих ран) (Шевляков и др., 2006). Последние значительно снижают скорость перемещения рыб и, тем самым, могут быть причиной их гибели (вследствие увеличения их доступности другим хищникам), а также могут свести на нет их способность к размножению (Смирнов, 1975). Ухудшение товарного качества лососей является следствием травмирования рыб хищниками и влияет на сортность рыб, что приводит к экономическим потерям в рыбной отрасли.

Основные типы взаимодействий между хищником и жертвой рассмотрены Риккером (Ricker, 1952, цит. по: Никольский, 1965). В отношении рассматриваемой конкретной ситуации (лососи на пути преднерестовой миграции) наиболее вероятны две стратегии отношений хищник-жертва.

Первая стратегия состоит в том, что хищники создают своеобразный барьер для лососей на пути их преднерестовых миграций к родным рекам. При этом предполагается, что численность хищников от года к году меняется слабо и в результате ежегодно хищниками выедается приблизительно постоянное количество лососей. Такую стратегию применяют кинжалозуб, аллепизавр, морской котик и ларга.

Дельфины и лососевые акулы демонстрируют вторую стратегию воздействия на популяции лососей (длительное воздействие), при которой на местах их нагула

выедают определенную (относительно постоянную) долю популяции, а кроме этого сопровождают лососей в течение их миграции к рекам.

Цели и задачи работы. Целью исследования является изучение интенсивности и характера травмирования тихоокеанских лососей во время их морского нагула и на путях преднерестовых миграций различными хищниками, а также выявление методов по оценке выедания тихоокеанских лососей различными хищниками и некоторыми видами миног.

Для реализации этой цели были поставлены следующие задачи:

1. По характерным травмам идентифицировать хищников, воздействующих на лососевых рыб в период их преднерестовой миграции.
2. Оценить масштабы и характер травмирования лососевых рыб ларгой.
3. Оценить масштабы и характер травмирования лососевых рыб кинжалозубом.
4. Оценить масштабы и характер травмирования лососевых рыб камчатской и трёхзубой миногами.
5. Оценить масштабы и характер травмирования лососевых рыб паразитическими ракообразными.
6. Сделать расчеты потенциальной убыли лососевых по отдельным хищникам (ларга, камчатская и трехзубая миноги).

Научная новизна. Проведен анализ оригинальных данных по травмированию лососей различными хищниками и экзопаразитами в исследованных регионах. Описаны новые виды травм, расширен список травм наносимых кинжалозубом, ларгой, а также камчатской и трехзубой миногами. Впервые проведена дифференциация травм, наносимых разными видами миног, что позволило получить повидовые оценки воздействия миног на лососей. Предложены и разработаны подходы к оценке потенциального ущерба лососям, атакованных ларгами и миногами в исследованных районах. На основе анализа полученных оригинальных данных впервые разработана и использована методика расчисления ущерба лососям, подвергшихся нападениям ларг и миног.

Практическая значимость. Подтверждено то, что основное воздействие хищников на динамику популяций лососевых рыб проявляется при низких численностях подходов лососей. То есть выедание и травмирование производителей лососей хищниками приводит к возникновению депенсационного эффекта в зависимости “родители-потомки”. Суть этого эффекта состоит в снижении выживаемости потомства при уменьшении величины родительского стада. Полученные результаты необходимо учитывать при оценке воспроизводительного потенциала пропуска производителей конкретного вида, стада, популяции лососей. Результаты исследования обобщают данные, опубликованные предшествующими исследователями, и в значительной степени дополняют их (Мельников, 1997; Золотухин, Капланова, 2005; Шевляков, Бугаев, 2005; Голубь, 2007 и др.). Эти результаты могут быть использованы в качестве основы для последующего мониторинга воздействия (травмирование и выедание) разнообразных хищников на разные виды и популяции тихоокеанских лососей с учетом их региональной специфичности.

Вклад автора. Личное участие состоит в планировании сбора материалов в семи экспедициях р. Медвежья (о. Итуруп, 2002), р. Кухтуй (Материковое побережье Охотского моря, 2003), р. Озерная (Западная Камчатка, 2004), р. Камчатка (Восточная Камчатка, 2006-2009 гг.). Самостоятельно осуществлял сбор материала, фотографирование травм, обработка данных с использованием пакетов прикладных статистических программ: Statistica 6.0., Microsoft Exel 2003. Все заимствованные данные, использованные в работе, имеют ссылки на их источники.

Апробация работы. Основные результаты были представлены на ежегодных институтских конференциях (ИБМ ДВО РАН) (2005-2010 гг.), на международных научных конференциях: “Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов” (Южно-Сахалинск, 2007 г.), ”Фундаментальные и прикладные исследования в биологии” (Донецк, 2009 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 работы.

Структура работы. Диссертация изложена на 119 страницах машинописного текста, иллюстрирована 18 рисунками, содержит 20 таблиц, состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и указателя цитируемой литературы, который включает 145 работ, в том числе 43 иностранных авторов.

Глава 1. Материал методика.

Основной сбор материала осуществляли в районе р. Камчатка в 2006-2009 гг. (рис. 2.1.1). В 2006 г. травмирование оценивали по данным, полученным из уловов лососей ставным и закидным неводом, а также сплавными сетями в нижнем течении реки Камчатка на удалении до 35 км от устья. В 2007 г. анализировали травмирование лососей из уловов ставного невода и сплавных сетей. В 2008-2009 гг. анализировали рыб из уловов сплавных сетей в нижнем течении реки Камчатка.

В 2006-2009 гг., в ходе проведения научного экспериментального лова лососей КамчатНИРО на реке Камчатка (п. Усть-Камчатск, Камчатская область) анализировали травмирование лососей разными видами хищников.

Дополнительный материал был собран еще в трех районах (о. Итуруп, 2002 г.; п. Охотск, р. Кухтуй, 2003 г. и р. Озерная (юг Камчатки), 2004 г.). Имеются сборы разных лет из рек Кухтуй, Озерная и в акватории бухты Медвежьей (о. Итуруп, пролив Фриза, в районе установки ставного невода).

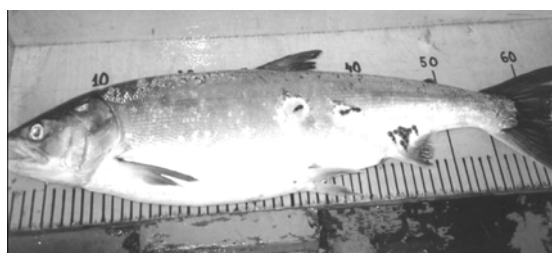
Объектом исследования послужили лососевые рыбы рода *Oncorhynchus* и *Salvelinus*: горбуша (*O. gorbuscha*), нерка (*O. nerka*), кета (*O. keta*), кижуч (*O. kisutch*), чавыча (*O. tshawytscha*) и голец (*S. malma*). Основные размерные характеристики рыб определяли по Смиуту (Правдин, 1966). Собрана информация о наличии внешних повреждений тела рыб (Шевляков и др., 2006). На основе полученных травм были установлены следующие хищники, травмирующие лососей: тихоокеанская минога (*Lethenteron camtschaticum*), трёхзубая минога (*Entosphenus tridentatus*), кинжалозуб (*Anotopterus nikparini*), ларга (*Phoca largha*), сивуч (*Eumetopias jubatus*) и китообразные (*Cetacea*).

Для определения численности, распределения и видовой принадлежности морских млекопитающих проводили их визуальный учет и идентификацию (Мельников, 2001).

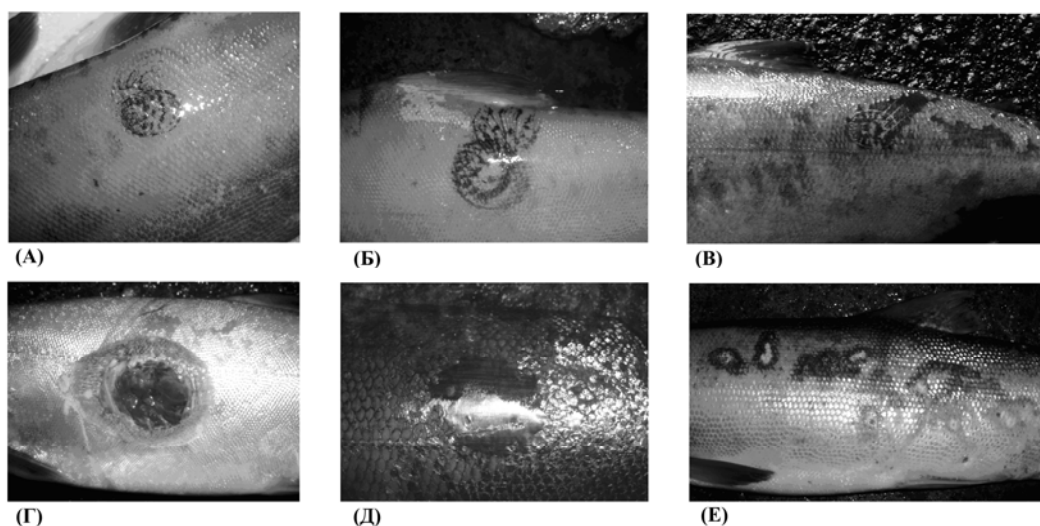
Данные обрабатывали с использованием пакетов прикладных статистических программ: Statistica 6.0., Systat 5.0., Microsoft Exel 2003.

По оригинальной методике проведена оценка гипотетического воздействия ларги и миног на численность пропусков стад лососей в реку Камчатка.

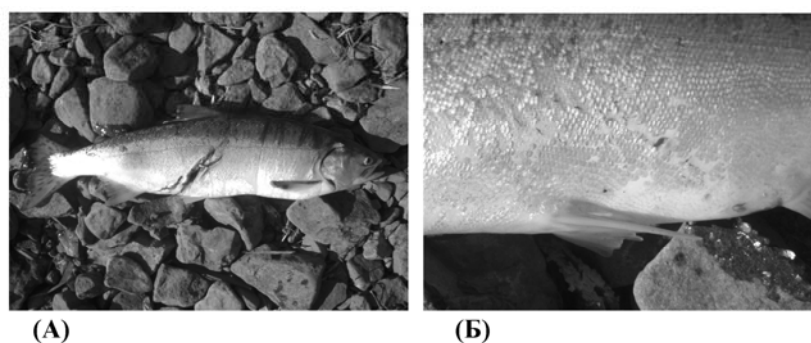
Ниже приведены фотографии основных типов травм, наносимых лососям морскими хищниками и эктопаразитами.



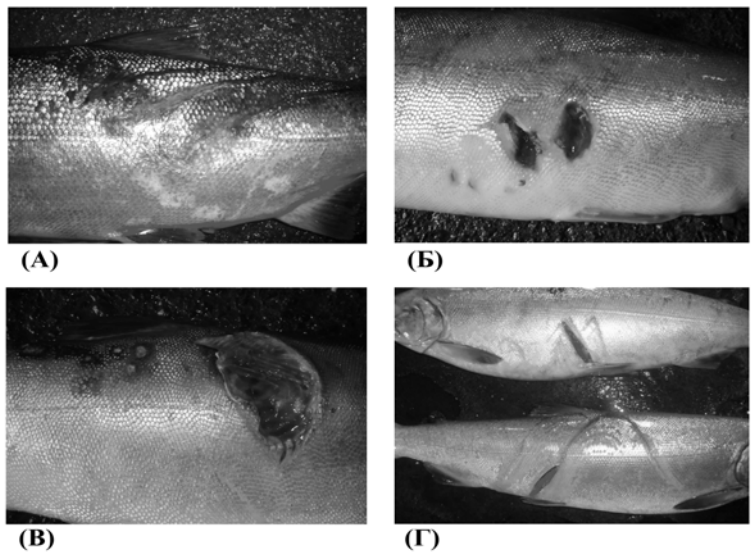
Самка кеты, пораженная паразитическими раками *Lepeophtheirus salmonis* (по Бугаев, 2009)



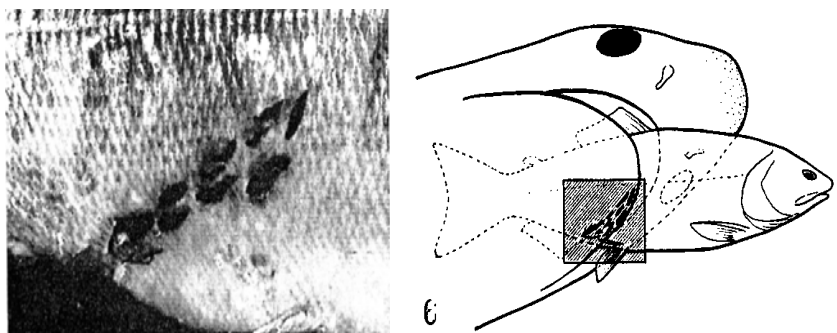
Отпечатки и травмы, оставляемые миногами на лососях (А-В – свежие следы от ротовых дисков миног; Г – голец, травмированный трехзубой миногой; Д – след неясной этиологии); Е – нерка, травмированная несколькими миногами.



Горбуша, травмированная кинжалозубом (А), обратная сторона (Б)



Травмы нанесенные ларгой: (А – следы от когтей, Б – двухсторонний прокус, В – рваная рана, Г – W-образный след от клыков)



Травмы, наносимые лососям акулами и способ их нанесения (по Sano, 1960).



Кета, травмированная белухой (по методическому руководству Шевляков и др., 2006).

Глава 2. Исторический очерк исследований взаимоотношения тихоокеанских лососей и хищников

Кратко описана история отечественных и зарубежных исследований по травмированию тихоокеанских лососей различными хищниками. Этот вопрос рассматривался многими авторами как по травмированию отдельными хищниками, так и в совокупности по основным хищникам в районах исследований (Солдатов, 1912; Бирман, 1950; Берг, 1953; Sano, 1960, 1962; Чугунков и др., 1970; Махнырь, Перлов, 1988; Welch et al., 1991; Благодеров, 1993; Рослый, Новомодный, 1996; Мельников, 1997; Ащепков, Радченко, 2000; Савиных, Глебов, 2003; Золотухин, Капланова, 2005; Орлов и др., 2007).

Глава 3. Травмирование лососей хищниками

По следам и отметинам нами было выделено несколько групп травм, оставленных различными хищниками и паразитами на телах лососевых рыб. На лососей в период анадромной миграции могут нападать следующие хищники: кинжалозуб *Anotopterus nikparini*, алеписавр *Alepisaurus ferox*, ларга *Phoca largha*, сивуч *Eumetopias jubatus*, морской котик *Callorhinus ursinus*, китообразные *Cetacea*, сельдевая акула *Lamna ditropis*, камчатская минога *Lethenteron camtschaticum*, трехзубая минога *Entosphenus tridentatus*, паразитические ракообразные *Lepeophtheirus salmonis*.

3.1. Травмирование лососей морскими млекопитающими

3.1.1. Травмирование тихоокеанских лососей китообразными

Травмы, оставляемые китообразными за все время исследований, встречались лишь единично. У горбуши р. Медвежьей (о. Итуруп, 2002 г.) было отмечено семь травм, что составляет 0,04 % всех травмированных лососей. При этом два ранения, судя по расстоянию между зубами, были нанесены косатками, остальные травмы оставлены более мелкими китообразными (Шевляков и др., 2006). По литературным данным (Капланова, Золотухин, 2002) известно, что уровень травмирования морскими млекопитающими горбуши в Амурском лимане изменяется в пределах от 35,1 до 52,5 %, летней кеты – от 52,8 до 83,0 %, осенней

кеты – от 46,6 до 87,7 %. К сожалению, эти данные приводятся авторами без дифференциации травм по видам хищников (белуха и нерпа).

3.1.2. Травмирование тихоокеанских лососей ластоногими

Травмирование лососей морскими котиками

Ларга в отличие от морских котиков и сивучей травмы лососям наносит как когтями, так и клыками. Морские котики травмируют лососей только клыками. Вследствие сходства челюстного аппарата травмы, оставляемые клыками котиков, сходны с травмами, оставляемые ларгой. Конечности ушастых тюленей (сивуч, морской котик) источниками царапин быть не могут (при удержании жертвы лапами), так как когти на лапах у них редуцированы. В нижнем течении р. Камчатка, как и в других районах исследования, присутствие морских котиков нами не отмечено.

Травмирование лососей сивучами

Различие между травмами, нанесенными ларгой и сивучем (взрослым) выражается в различном расстоянии между клыками этих ластоногих (Чугунков, 1970). При исследовании травмирования лососей хищниками на о. Итуруп (р. Медвежья) нами был отмечен единичный захват нескольких взрослых сивучей. С момента их появления в бухте в уловах ставного невода стали попадаться травмированные ими рыбы. Уровень травмирования был невелик и составил менее 1 %.

Травмирование лососей ларгой

Наиболее травмируемыми (от обследованных лососей) видами лососей за весь период наблюдений являлись нерка (7,0-21,5 %) и кижуч (7,2-19,6 %) (рис.1). В несколько меньшей степени были травмированы кета (5,1-15,0 %), горбуша (3,4-10,0 %) и чавыча (4,7-9,5 %). Наименее травмируемым видом лососей являлся голец (3,0 %). Гонец может быть энергетически выгоден хищникам только при крайне высокой концентрации, чего в последние годы не наблюдалось. Чавыча недоступна ларге как жертва по причине своих крупных размеров.

По данным Д.И. Чугункова (1970) в р. Утка максимальные скопления ларги наблюдали в середине нерестового хода горбуши. Подобные наблюдения отмечали в работе И.Ф. Правдина (1928) около устья р. Большая.

Другие исследователи отмечали схожую с наблюдаемой нами картину травмирования ларгой лососей. Так по данным Е.В. Голубь (2007 г.), доля травм, нанесенных ларгой нерке Мейныпильгынской озерно-речной системы (1998-2002 и 2004-2006 гг.) варьировала от 8,0 до 26,1 % (в среднем 17,2 %).

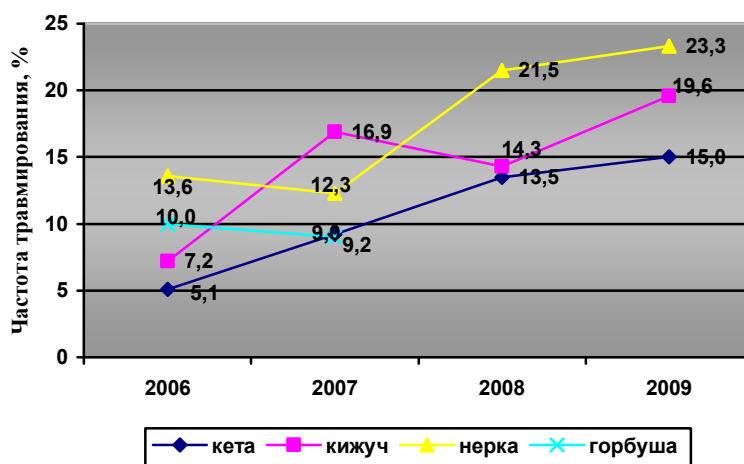


Рис. 1. Частоты травмирования тихоокеанских лососей р. Камчатка ларгой (2006-2009 гг.)

Соотношение травм, оставляемых когтями, относительно травм, оставляемых клыками значительно варьирует (от 9,1 до 49,4 %). Травмы от клыков чаще встречались на кижуче (22,2-49,4 %), кете (21,7-46,0 %) в 2006-2009 гг., нерке (23,0-45,5 %) в 2008-2009 гг. и практически отсутствовали на горбуше (14,4 %). Вероятно, что вся горбуша (как самый мелкий вид лососей), пойманная подобным образом, умерщвлялась ларгой.

Среди рваных и проникающих травм не было достаточно глубоких и сильных ран, которые могли бы привести к смерти рыб. Не исключено, что именно рыбы с глубокими ранениями (а не неповрежденные рыбы) уничтожаются хищниками в первую очередь.

Ларга чаще травмировала кижуча и нерку средних размеров, и кету минимальных размеров. У чавычи ларга также травмировала особей существенно меньших размеров, чем рыбы среднего размерного класса.

3.3. Травмирование лососей кинжалозубом

В летний период кинжалозуб распространен широким фронтом вдоль Курильских островов (Мельников, 1997) и является одним из основных источников травмирования лососей, проходящих через проливы к нерестовым рекам.

В наших исследованиях (2002-2009 гг.) частоты встречаемости травм, оставляемых кинжалозубом *Anotopterus nikparini* варьируют от 1,0 до 10,5 % обследованных лососей (табл. 1). Так, в р. Медвежья (о. Итуруп, 2002 г.) доля травмированных особей горбуши составила 4,1 %. В р. Кухтуй (2003 г.) доля травмирования кеты – 1,0 %, кижуча – 1,0 %, горбуши – 4,4 %. Уровень травмирования горбуши р. Озерной (2004 г.) составил 5,0 %, а нерки – 4,0 %. В р. Камчатка (2006-2009 гг.) травмирование лососей этим видом хищников не превышало 10,5 %, причем чаще других видов нападению кинжалозуба подвергали поздняя нерка (7,7-10,5) и горбуша (6,0-8,0 %) (рис. 2). Наименьшая частота отмечена у кеты (2,2-5,3 %) и кижуча (2,8-6,8 %).

Старые травмы от кинжалозуба были зарегистрированы на лососях р. Камчатка в основном у кеты – 54,5 % (2007 г.), и у чавычи – 28,6 % (2008 г.). Единичные шрамы отмечены у нерки и кижуча. Заросшие раны преобладали у кеты (2006 г.), кижуча (2006-2007 гг.) и нерки (2008 г.). Доля свежих ран была высока у кижуча и нерки (2006-2009 гг.), частично у кеты (2006 г.). Вся травмированная горбуша была представлена рыбами только со свежими ранами.

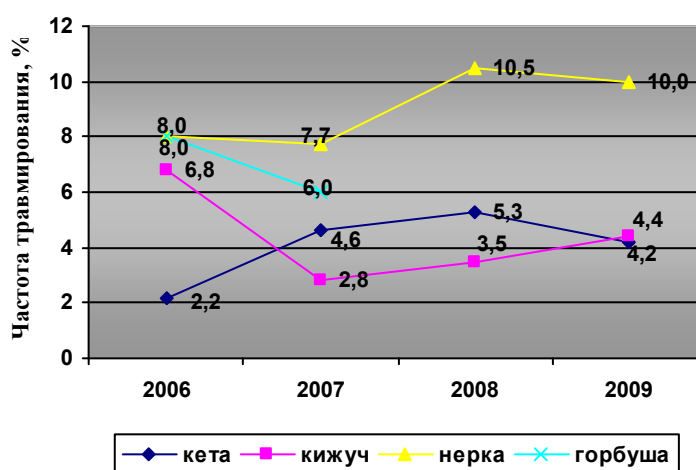


Рис. 2. Частоты травмирования тихоокеанских лососей р. Камчатка кинжалозубом (2006-2009 гг.)

Травмирование разной степени давности свидетельствует, в том числе и о возможности неоднократных во времени контактах лососей с хищниками. Фактически полное отсутствие старых травм (шрамов и зарастающих ран) на горбуше и нерке (кроме 2008 г.) может быть обусловлено двумя причинами: 1) посттравматической элиминацией выживших рыб; 2) отсутствием контакта с хищниками на ранних этапах нагула.

Глубокие, проникающие во внутреннюю полость раны, оставленные кинжалозубом, составляют всего 4,0 % от всех травм от этого хищника. При нанесении кинжалозубом глубоких проникающих порезов в полость тела рыб попадает вода, что вызывает оводнение внутренних органов, в том числе и гонад. При этом половые клетки теряют способность к оплодотворению (Смирнов, 1975).

3.4. Травмирование лососей камчатской и трехзубой миногами

Размеры следов от присосок миног варьировали от 0,5 до 5,0 см. По размерам следов от присосок можно выделить две группы отпечатков (рис. 3) (Шевляков, Паренский, 2010). Первая группа следов (диаметр < 2,2 см) была оставлена на лососях в основном камчатской миногой. Это свежие отпечатки с хорошо различимым рисунком зубов миног *L. camtschaticum* и имеющие преимущественно овальную форму. Во второй группе отпечатков (диаметр > 2,2 см), нанесенных *E. tridentatus*, встречались раны без кожного покрова по всей площади отпечатка со следами проникающего разрушения.

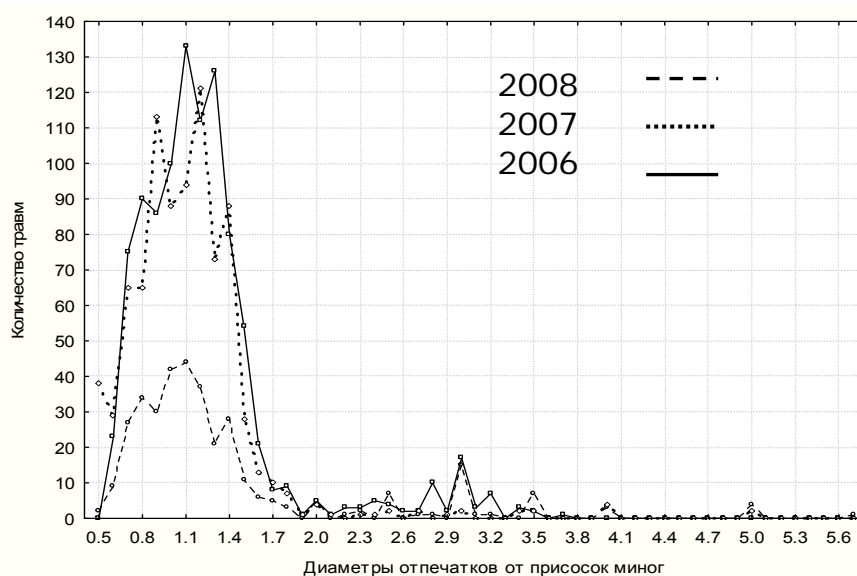


Рис. 3. Частота встречаемости отпечатков разного диаметра от присосок миног

Следы от миног с диаметром $> 2,2$ см обнаруживали чаще всего на кете. Для сравнения, частота встречаемости травм с диаметром $> 2,2$ см относительно общего количества травм, нанесенных миногами, у кеты составляла: 16,5 % (2006 г.), 23,9 % (2007 г.), 35,5 % (2008 г.), 46,0 % (2009 г.), что косвенно может свидетельствовать об увеличении численности трёхзубой миноги либо снижении численности камчатской миноги в северной части Пацифики. Максимальная же частота встречаемости среди других видов лососевых наблюдалась у нерки и составляла 6,5 % (2008 г.).

В наших исследованиях камчатской миногой наиболее сильно были поражены лососи небольших размеров – горбуша и нерка (табл. 1). В р. Камчатка уровень травмированности колебался от года к году. У горбуши он варьировал в диапазоне от 52,0 до 62,0 % (обследованных лососей), у нерки от 31,5 до 70,0 %. Сильно был поражен миногами кижуч р. Кухтуй в 2003 г. – 69,2 %, в р. Камчатка в 2006 и 2007 гг. этот показатель был меньше вдвое, а в 2008 и 2009 гг. уже вчетверо. Кета была травмирована незначительно, за исключением кеты р. Камчатка в 2007 (34,2 %) и 2009 гг. (23,6 %). Уровень травмирования чавычи р. Камчатка в годы наблюдений (2007–2008 гг.) составлял 7,1 – 12,0 %. Доля травм, нанесенных кете трёхзубой миногой составляла в р. Камчатка: в 2006 г – 2,4 %; в 2007 г. – 11,4 %; в 2008 г. – 7,0 % и в 2009 г. – 10,2 %.

Наблюдаемый высокий уровень травмирования лососей камчатской миногой свидетельствует о концентрации миног на пути их преднерестовой миграции от мест нагула до устья родной реки. В то же время камчатская минога не образует плотных скоплений на пути следования лососей на нерест (Атлас..., 2005). Существует предположение, что во время преднерестовых миграций тихоокеанских лососей камчатские миноги используют их не в качестве пищи, а как транспортное средство для достижения собственных нерестилищ (Солдатов, 1934; Третьяков, 1949; Бирман, 1950). В мае – июле миноги редко травмировали лососей. Высокий травматизм рыб наблюдали в течение августа. По свидетельству некоторых авторов заход миног в нерестовые реки совпадает по времени с анадромной миграцией таких лососей, как горбуша, поздняя нерка, кета и кижуч (Гриценко, 1968; Гриценко, 2002 и др.).

На одной рыбе могут присутствовать до 12 следов от *L. camtschaticum*. Лабораторные эксперименты (Beamish, 1980) показали, что для молодых недавно сформировавшихся миног характерны множественные атаки на рыб, но в нашем случае при заходе лососей в реки нападения на лососей совершаются взрослыми миногами. Единичное же нападение миноги зачастую не приводит к гибели (рыбы активно от них избавляются). Доля одиночных травм на лососях в 2006-2009 гг. из р. Камчатка составила: 44,0-78,0 % (кижуч), 34,8-52,7 % (кета), 11,2-53,8 % (нерка) и 22,6-31,8 % (горбуша).

Кета р. Камчатка наиболее сильно поражена трехзубой миногой. Нападения на кету, вероятно, происходят в период ее миграции из северо-западной части Берингова моря (Атлас..., 2003). В том же районе нападениям миног подвергается также мейныпильгинская нерка (Голубь, 2007), в большей степени травмированная трехзубой миногой. *E. tridentatus* широко распространена в районе Анадырского лимана и Карагинского залива (Свиридов, 2006; Орлов и др., 2008), недалеко от которых проходят миграционные потоки лососей (Варнавская, 2006), на которых, вероятно, трехзубая минога достигает мест сосредоточения в российских водах. Низкая встречаемость травм от трёхзубых миног на других видах лососей может определяться либо расхождением лососей и миног по времени в зоне контакта.

Мы воспользовались данными о размерном составе трехзубой миноги и ее численности в Северной Пацифике (Орлов и др., 2008). Используя полученное ранее уравнение $It = tl/a$, описывающее зависимость размеров ротового диска от общей длины тела *E. tridentatus*, сделали пересчет и построили распределения по диаметру ротовой воронки (рис. 4). Эти распределения могут соответствовать морскому возрасту трехзубой миноги 1+, 2+, 3+ (Beamish, 1980). Первое распределение – это миноги размером от 12 до 30 см (что соответствует размерам покатной молоди, скатывающейся из рек Американского побережья с размерами ротовой воронки от $\varnothing=0,6$ до 1,5 см (Орлов и др., 2007)). Данные о размножении трехзубой миноги в наших континентальных водах отсутствуют. Второе и третье распределения соответствуют миногам второго и третьего года нагула.

Таким образом, анализ частоты встречаемости следов разного диаметра указывает на существование двух размерных групп отпечатков. Первая группа

включает в себя следы, принадлежащие камчатской миноге. Вторая группа - принадлежащие трехзубой миноге второго-третьего годов

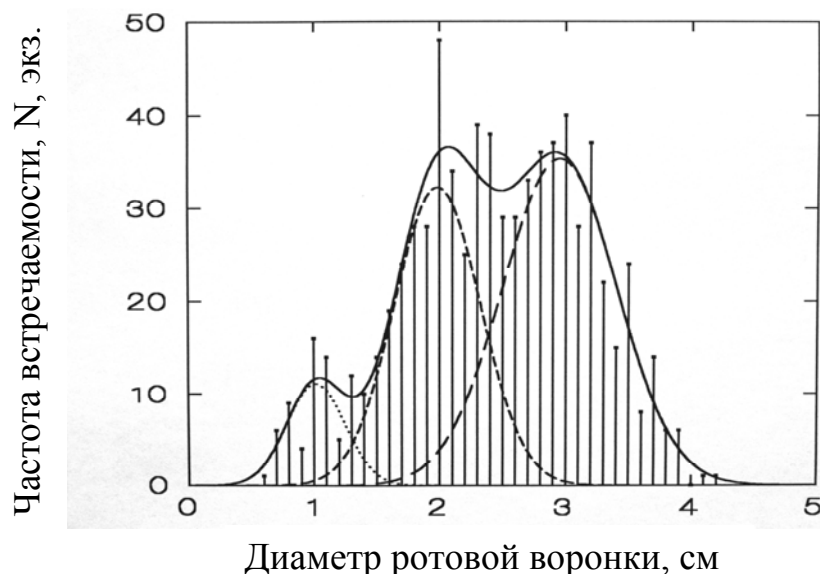


Рис. 4. Распределение следов от присосок миног по диаметру ротовой воронки

морского нагула. Можно было бы предполагать, что среди основной массы отпечатков, оставленных на лососях *L. camtschaticum*, присутствуют также следы, принадлежащие *E. tridentatus* первого года нагула, но размножение этого вида миног в континентальных водоемах Азии не обнаружено. Логично предположить, что трехзубая минога первого года морского нагула распространена в непосредственной близости от американского побережья. В то же время появление *E. tridentatus* старших возрастов в российских морских водах, вероятно, связано с появлением нагульных лососей американского происхождения в зоне общего нагула лососей американского и азиатского происхождения.

Как показали наши исследования, наиболее высокая частота травмирования трехзубой миногой отмечена для кеты. Действительно, северная граница нагульных миграций кеты приближается (или совпадает) с северной границей Алеутской котловины (Атлас..., 2002), где отмечены повышенные концентрации трехзубой миноги (Орлов, 2008). Остальные виды тихоокеанских лососей, как правило, в своих нагульных миграциях не заходят так далеко на север, в связи с

чем частота встречаемости травм, наносимых трехзубой миногой, существенно ниже.

3.5. Травмирование лососей паразитическими ракообразными

Четырехлетние наблюдения за изменением в динамике морских вшей на лососях (Nagasava et al., 1995), показали некоторую сопряженность численности морских вшей с обилием горбуши и кижуча (сопряженность изменения численности паразита с численностью других видов лососей не просматривается). В наших исследованиях *Lepeophtheirus salmonis* обнаружен в массе на чавыче р. Камчатка, другие лососи если и были заражены “морскими вшами”, то в наименьшей степени. Травмирование чавычи за годы исследований составило 52,0 % в 2007 г. и 85,7 % в 2008 г. (обследованных лососей), по другим лососям уровень травмирования не превышал 7,0 % (табл. 1).

Разная частота встречаемости *L. salmonis* связана либо с динамикой численности паразита, либо с тем, что лососи р. Камчатка проводят значительную часть нагула на акваториях, свободных от паразитов, чего нельзя сказать о чавыче. Высокая экстенсивность заражения также наблюдалась у сахалинской горбуши в прибрежных уловах в 1980-1990 гг. (экстенсивность инвазии 50-100 %, при интенсивности заражения от 1 до 80 экз.) (Вялова, 2003, цит: по Бугаев, 2009). Высокие показатели инвазии на лососях наблюдали у побережья Британской Колумбии (Beamish et al., 2004), по этим данным наименьшая инвазия наблюдалась у чавычи – 71,4 %, по другим лососям частота заражения составляла: горбуша – 98,6 %, кета – 83,3 %, нерка – 100 %, кижуч – 98,1. Можно согласиться с мнением, что причиной обильного заражения *L. salmonis* является паразитическое загрязнение, вследствие фермерского разведения и выращивания лососей на побережье Британской Колумбии (Morton et al., 2004). Из исследованных нами лососей во всех районах лишь чавыча р. Камчатка была сильно поражена этим видом паразита. Причем, по нашему мнению, заражение чавычи р. Камчатка происходит из-за контакта её с лососями американского происхождения, которые несут этих паразитов от мест искусственного разведения лососей. Другие исследованные нами лососи, по-видимому, не контактируют с лососями американского побережья по времени, либо нагуливаются в других районах.

3.6. Региональная и видовая специфика травмирования тихоокеанских лососей.

Результаты проведенного анализа позволяют заключить, что в районе о. Итуруп (2002 г.) практически отсутствуют миноги и в незначительном количестве представлены ластоногие (табл. 1). Высокий уровень травмирования лососей ларгой в р. Кухтуй (2003) и в р. Камчатка подтверждает данные визуальных наблюдений об относительно большой концентрации этого хищника в этих районах. Частая встречаемость травм на лососях от камчатских миног, помимо восточного побережья Камчатки, наблюдалась в р. Кухтуй (от 10,8 до 69,2 %). Высокая встречаемость травм свидетельствует о повышенной концентрации камчатской миноги в этих реках (р. Кухтуй и р. Камчатка). Чавыча р. Камчатка (2007-2008 гг.) - единственный вид лососей, подверженный высокому заражению паразитическими ракообразными *L. salmonis* (52,0-85,7 %). Анализируя данные по травмированию лососей кинжалозубом, мы обратили внимание на то, что максимальные частоты травмирования зарегистрированы в выборках минимально удаленных от зоны контакта хищника и лососей (восточная Камчатка). Наиболее ярко эта зависимость прослеживается на примере горбуши, кеты, нерки и кижуча, т.е. на восточном побережье Камчатки частоты травмирования выше, чем в локальностях из охотоморского бассейна (р. Озерная, р. Кухтуй).

Таблица 1.

Общий уровень травмирования лососей в районах исследования

вид	ларга	кинжа- лозуб	минога	трех- зубая минога	паразт. ракообр	кито- образые	неизв. хищник
р. Медвежья (о. Итуруп) 2002 г.							
горбуша	3,4 (1,5*)	4,06	0,13 (0,02)	-	0,3	0,037	-
р. Кухтуй (п. Охотск) 2003 г.							
горбуша	11,2 (3,2)	4,4	16,8 (4,0)	-	-	-	-
кижуч	15 (3,0)	1,0	69,2 (18,5)	-	-	-	-
кета	8,4 (2,4)	1,0	10,8 (3,0)	-	-	-	-
р. Озерная (п. Озерновский) 2004 г.							
горбуша	4,8 (2,0)	5,0	36,5 (5,0)	-	2,66	-	0,7
нерка	7 (2,0)	4,0	21,4 (4,0)	-	-	0,33	3,7
кета	12,25 (3,5)	0,0	7,8 (0)	-	-	-	-
р. Камчатка (п. Усть-Камчатск) 2006 г.							
горбуша	10,0	8,0	62,0	4,0	7,0	-	1,0
нерка	13,6	5,6	55,6	-	-	-	3,2
кижуч	7,2	6,8	30,4	1,1	3,3	0,2	1,6
кета	5,1	2,2	10,6	2,4	2,4	-	0,4
голец	3,0	-	33,0	-	-	-	-
р. Камчатка (п. Усть-Камчатск) 2007 г.							
горбуша	9,0	6,0	52,0	1,0	4,0	-	-
нерка	12,3	5,6	70,0	-	0,7	-	3,0
кижуч	16,9	2,8	34,1	1,7	1,5	-	0,6
кета	9,2	4,4	29,1	11,4	3,8	-	3,2
чавыча	4,7	8,3	12,0	-	52,0	-	3,5
р. Камчатка (п. Усть-Камчатск) 2008 г.							
нерка	21,5	10,5	31,5	1,0	-	-	5,0
кижуч	14,3	5,3	21,4	1,25	0,25	-	3,0
кета	13,5	3,5	16,5	7,0	0,25	-	3,0
чавыча	-	-	7,1	-	85,7	-	3,5
р. Камчатка (п. Усть-Камчатск) 2009 г.							
нерка	23,3	10,0	58,0	-	-	-	-
кижуч	19,6	4,4	18,2	1,2	0,4	-	1,8
кета	15,0	4,2	23,6	10,2	-	-	0,8

* - в скобках представлены фактические данные по травмированию без учета травм в виде царапин

Глава 4. Возможные подходы к оценке ущерба, наносимого хищниками и эктопаразитами лососям р. Камчатка

4.1. Гипотетические оценки выедания лососей миногами

По имеющимся данным по травмированию лососей р. Камчатка миногами мы провели соответствующие расчеты.

$$P(X) = N * (1 - 1/m)^{X_{\max}} * (1 + 1/(m-1))^X,$$

где: $P(X)$ – количество рыб травмированных миногами X раз, N – объём выборки (известно), $N * (1 - 1/m)^{X_{\max}} = N_{\text{нт}}$ – количество не травмированных рыб в выборке (известно), X_{\max} – максимальное количество травм, отмеченное на одной рыбе, в выборке (известно).

В результате были получены теоретические частоты (количество травмированных рыб X раз), которые преобладают над фактически наблюдаемыми при первом травмировании лососей миногами (реже при втором) (но только в случае травмирования камчатской миногой), что однозначно свидетельствует о потере травмированных рыб. Такая потеря может наблюдаться вследствие гибели рыб. С учетом качества наносимых повреждений, представляется маловероятной гибель лососей от единичного нападения камчатской миноги. Известно, что лососи активно избавляются от прикрепившихся миног.

Другой возможной причиной недоучета лососей, травмированных один раз, может явиться повторное нападение миног. Косвенно это подтверждает предположение о большей вероятности повторного травмирования. Таким образом, какая-то часть убыли однократно травмированных рыб может быть компенсирована последующими травмированиями. Действительно, наблюдается полная компенсация убыли однократно травмированных рыб избытком многократно травмированных рыб. Неполная компенсация (“чистая” убыль), нами не отмечена, как по камчатской, так и по трехзубой миногам.

4.2. Гипотетические оценки выедания лососей ларгой *Phoca largha*

По нашему мнению (которое подтверждается оригинальными наблюдениями А.М. Трухина (2005)), вероятность гибели рыбы, схваченной за голову, максимальна по сравнению с захватами за другие части тела, при которых у нее есть возможность вырваться. Действительно, рыба, схваченная ларгой за голову, имеет мало шансов на спасение. А поимка рыбы за хвост – это промах хищника (редкое событие), который, как правило, приводит к потере жертвы. Именно эти наблюдения и теоретические соображения легли в основу метода оценки гипотетического ущерба (выедания), наносимого ларгой популяциям тихоокеанских лососей в бассейне р. Камчатка.

Мы оценили уровень травмирования лососей ларгой в районе р. Камчатка и сделали некоторые оценочные расчеты уровня выедания лососей ларгой. Результаты приведены в таблице 2. Так, выедание лососей р. Камчатка ларгой в среднем составило (2006-2009 гг.): кета – 9,8 %, кижуч – 13,9 %, нерка – 12,4 %, горбуша – 8,1 %, чавыча – 9,3 %, голец – 8,0 %. При этом эффективность удержания лососей ларгой изменялась в зависимости от вида жертв и варьировала в пределах от 17,2 % (кета) до 74,58 % (голец), и в среднем составила около 45,0 %.

Таблица 2.

Соотношение доли травмированных, и съеденных рыб и эффективность схватывания лососей р. Камчатка ларгой по видам

Годы	Виды лососей								
	Кета			Кижуч			Нерка		
	Травми- рование	Выедание	Эффектив- ность удержания	Травми- рование	Выедание	Эффектив- ность удержания	Травми- рование	Выедание	Эффектив- ность удержания
2006	5,1/4,7	6,25	56,59	7,2/6,6	7,18	51,9	13,6/11,2	17,49	60,92
2007	9,2 /7,6	16,86	68,79	16,9/10,8	36,34	77,1	12,3/11,0	10,5	48,81
2008	13,5/13,1	2,73	17,22	14,3/13,7	3,6	20,78	21,5/16,4	18,01	52,35
2009	15,0/13,0	13,46	50,91	19,6/17,9	8,48	32,11	23,3/22,4	3,74	14,28
Среднее	10,7/9,5	9,83	48,37	14,1/11,9	13,9	45,47	16,9/14,4	12,44	44,09
	Горбуша			Чавыча			Голец		
2006	10/9,5	4,68	32,94	-	-	-	3,0/2,7	8,09	74,58
2007	9/7,9	11,64	59,42	4,7/3,3	7,22	68,55	-	-	-
2008	-	-	-	9,5/8,42	11,64	57,73	-	-	-
Среднее	9,5/8,7	8,16	46,18	5,5/5,0	9,37	63,14	3,0/2,7	8,09	74,58

Примечание: в графе травмирование над чертой частота фактического травмирования, под чертой частота травмирования с учетом выедания.

Выводы

1. По характерным травмам были определены следующие виды хищников и эктопаразитов, воздействующих на тихоокеанских лососей р. Камчатка: ларга *Phoca largha*, кинжалозуб *Anotopterus nikparini*, тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*, трёхзубая минога *Entosphenus tridentatus*, паразитические ракообразные *Lepeophtheirus salmonis*.

2. Ларга наиболее часто нападает на рыб массой от 1300 г. до 2600 г. и длиной от 49,0 до 60,0 см. Наиболее предпочитаемыми являются рыбы с массой около 2000 г. и длиной 55 см. В возвратах лососевых рыб р. Камчатка (2006-2009 гг.) уровень травмирования ларгой составил: 7,9-9,5 % для горбуши, 11,0-22,4 % для нерки, 6,6-17,9 % для кижуча, 4,7-13,1 % для кеты, 3,3-8,4 % для чавычи и 2,7 % для гольца.

Выедание ларгой является одной из главных причин гибели лососей на путях преднерестовых миграций. Уровень смертности на р. Камчатка при воздействии этого хищника для разных видов лососей в среднем за четыре года исследований составило: кета – 9,8 %, кижуч – 13,9 %, поздняя нерка – 12,4 %, горбуша – 8,1 %, чавыча – 9,3 %, голец – 8,0 %.

3. Кинжалозуб преимущественно наносит тихоокеанским лососям раны травмирующего характера. Травмирующее воздействие оказывается на рыб средних и крупных размеров (от 46 до 63 см по длине и от 1000 до 3000 г по массе), более мелкие рыбы погибают от его успешных атак.

4. Проведенный анализ подтвердил точку зрения о том, что камчатская минога *Lethenteron camtschaticum* является специфичным паразитом тихоокеанских лососей. Также подтверждена гипотеза, что камчатская минога использует лососей в качестве транспортного средства для достижения своих нерестилищ.

Полученные результаты указывают на то, что прямая или косвенная гибель лососей в связи с нападениями камчатской и трехзубой миног чрезвычайно мала. Таким воздействием на величину пропуска производителей лососей на нерестилища можно пренебречь (тем более на фоне высокой промысловой смертности лососей).

5. Во всех районах исследования травмирования тихоокеанских лососей заражение паразитическими ракообразными не превышало 7,0 % обследованных лососей.

Возможно, это связано с отсутствием масштабного садкового выращивания тихоокеанских лососей в российских территориальных водах. Исключением явилась чавыча р. Камчатка (2007-2008 гг.) у которой экстенсивность заражения составляла от 52,0 до 85,7 %.

Список работ опубликованных по теме диссертации:

Шевляков В.А., Паренский В.А., Базаркин Г.В. Травмирование лососей ларгой *Phoca largha* Pallas в нижнем течении реки Камчатка в 2006 г. // Материалы международной научной конференции “Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов” Южно-Сахалинск, Россия. 3-5 октября 2007 г. Южно-Сахалинск: Изд-во ФГУП СахНИРО 2007. стр. 41-43.

Шевляков В.А. Травмирование лососей реки Камчатка // Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых “Фундаментальные и прикладные исследования в биологии”. Донецк, Украина. 23-26 февраля 2009 г. Донецк: Изд-во Вебер, 2009. Т.1. Стр. 440-441.

Шевляков Е.А., Золотухин С.Ф., Бугаев А.В., Винников А.В., Шевляков В.А., Травин С.А. Определитель основных источников травмирования тихоокеанских лососей // М.: Изд-во ВНИРО. 2006. 79 с.

Шевляков В.А., Паренский В.А. Травмирование тихоокеанских лососей реки Камчатка миногами // Биологии моря. 2010. № 5., Т.36. с. 390-394.