

Камчатское краевое отделение
Русского географического общества
Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН
Камчатское филиал Тихоокеанского института
географии ДВО РАН

ВОПРОСЫ ГЕОГРАФИИ КАМЧАТКИ

Выпуск четырнадцатый

Петропавловск-Камчатский
2016

УДК 913(571.66)(063)
ББК 26.890(2Рос-4Кач)я431
В74

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, А. М. Токранов, О. А. Чернягина,
Я. Д. Муравьев (ответственный редактор)

Вопросы географии Камчатки: сборник материалов
В74 XVI международной научной конференции 18–19 ноября
2015 г. Вып. 14. – Петропавловск-Камчатский, Ярославль :
Филигрань, 2016. – 300 с.

ISBN 978-5-906682-83-3

Выпуск включает отдельные доклады состоявшейся 18–19 ноября 2015 г. в Петропавловске-Камчатском XVI международной научной конференции по проблемам сохранения биологического разнообразия Камчатки и прилегающих морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Описана методика создания цифровой карты растительности Камчатского края в масштабе 1:1 000 000. Опубликовано решение конференции. Завершает сборник информация о «Научном музее вулканологии» Института вулканологии и сейсмологии ДВО РАН.

Печатается по решению
Редакционной коллегии Камчатского регионального отделения
Русского географического общества от 20. 11. 2016 г.
и решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

*Издание осуществлено при финансовой поддержке агентства
по внутренней политике правительства Камчатского края*

УДК 913(571.66)(063)
ББК 26.890(2Рос-4Кач)я431

ISBN 978-5-906682-83-3

© Камчатское региональное отделение Русского
географического общества, 2016
© ФГБУН Институт вулканологии и сейсмологии
ДВО РАН, 2016
© Камчатский филиал ФГБУН Тихоокеанский
институт географии ДВО РАН, 2016

**О положительной и отрицательной
корреляционной связи
заражённости плероциркоидами
Diphyllobothrium sp. смолтов
и половозрелой нерки
Oncorhynchus nerka стада «А»
и группировки «Е»
с их численностью в море
в год массового
полового созревания
(бассейн р. Камчатки)**

В. Ф. Бугаев

*Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО),
Петропавловск-Камчатский*

Озеро Азабачье – наиболее важный нагульно-нерестовый водоем нерки бассейна р. Камчатки. В озере воспроизводится собственное стадо нерки (стадо «А») и в него на нагул мигрируют сеголетки нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатки (группировка «Е»). Смолты (покатники) стада «А» в массе скатываются из оз. Азабачьего в возрасте 2+, а группировки «Е» – 1+. Исследована зараженность плероциркоидами паразита-индикатора *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2014 гг., а также половозрелых особей нерки стада «А» (наиболее

многочисленной возрастной группы – 2.3), вернувшихся и выловленных в бассейне оз. Азабачьего в 1982–2014 гг. Показано, что между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелых рыб стада «А» и смолтов группировки «Е», в отдельные периоды (в одноименных поколениях) существует достаточно высокая и достоверная положительная (отрицательная) связь с численностью рыб в море (зрелой части стада «А» и группировки «Е»).

**On the positive/negative
correlation between the plerocercoid
Diphyllobothrium sp. distribution
among smolts
and mature sockeye
salmon *Oncorhynchus nerka*
of the azabachye lake stock
(the Kamchatka river system)
and generation abundance
at sea in the year
of mass maturation**

V. F. Bugaev

*Kamchatka Research Institute of Fisheries
and Oceanography (KamchatNIRO),
Petropavlovsk-Kamchatsky*

The lake Azabachye is one of the principle nursery and spawning sites for sockeye salmon in the Kamchatka River watershed. There is an aboriginal stock of sockeye salmon («A» stock) in the lake, meanwhile juvenile sockeye salmon emerging from the upper and mediate reaches of the Kamchatka River («E» group) also migrate there for feeding. Smolts of the «A» stock leave the Azabachye Lake being 2+, and smolts of the «E» group – 1+. Distribution of the parasite-indicator *Diphyllobothrium* sp. among smolts of the «A» stock and «E» group emerged from the Azabachye Lake in 1979–2014 and among mature individuals of the «A» stock (the most abundant age group 2.3) caught in the lake in 1982–2014 has been studied. A high and authentic positive/negative correlation has been demonstrated between the distribution of the plerocercoid among smolts and mature individuals of the «A» stock and «E» group in particular periods (in same generations) and the oceanic abundance of the mature part of the «A» stock and «E» group.

В бассейне р. Камчатки воспроизводится второе по значению азиатское стадо нерки, высокая численность которой определяется преимущественно наличием в нижнем течении реки оз. Азабачьего, где в отдельные годы нагуливается до 70–80 % всей молоди нерки этой реки. В озере воспроизводится собственное стадо нерки (стадо «А») и в него на нагул мигрируют сеголетки нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатки (группировка «Е»). Смолты (пokatники) стада «А» в массе скатываются из оз. Азабачьего в возрасте 2+, а группировки «Е» – 1+ (Бугаев, 1983, 1995).

Рыбы-планктофаги могут быть дополнительными (вторыми) промежуточными хозяевами лентецов рода *Diphyllbothrium*. Они заражаются в результате питания веслоногими рачками *Soropoda*, инвазированными процеркоидами (Догель, 1947; Коновалов, 1971).

В бассейне р. Камчатки находится только два водоема – озера Азабачье и Двухюрточное, где в массовых количествах происходит заражение молоди нерки плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. (Бугаев, 1982, 1995).

Проведенные исследования показали, что возможность инвазии плероцеркоидами молоди нерки в бассейне р. Камчатки следует рассматривать скорее в связи с наличием в водоемах бассейна реки различных видов веслоногих рачков *Soropoda*, а не окончательных хозяев – млекопитающих и рыбаодных птиц (Бугаев, 1982, 1995, 2011). Имеются сведения (А. М. Сердюков, персональное сообщение), что у нерки оз. Азабачьего в форме плероцеркоида паразитирует *Diphyllbothrium ditremum* (Creplin, 1825).

Diphyllbothrium sp. – это хорошо зарекомендовавший себя паразит-индикатор, позволяющий в комплексе со структурой чешуи идентифицировать в море (Коновалов, 1971) и бассейнах крупных рек (Бугаев, 1982, 1986, 1995) некоторые популяции нерки.

В годы хорошей кормовой обеспеченности молоди нерки, прежде всего рачками *Soropoda*, увеличиваются длина и масса тела смолтов нерки, мигрирующих из озерных водоемов и, наоборот (Forester, 1954; Крогиус, 1961; Ricker, 1962; Forester, 1968; Куренков, 1975; Burgner, 1991; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000; Бугаев, 2011; и др.)

Издавна исследователи отмечали у ряда стад американкой и азиатской нерки наличие положительной связи между размерно-массовыми показателями ее смолтов (покатников) и численностью вернувшихся поколений (Forester, 1954; Крогиус, 1961; Ricker, 1962; Forester, 1968; Burgner, 1991; и др.). Подобная связь отмечена и у нерки стада «А», воспроизводящемся в оз. Азабачьем (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004, 2007; и др.).

Как продемонстрировали недавние исследования (Бугаев, 2008, 2011), имеется слабая положительная связь длины (массы) тела смолтов стада «А» возраста 2+ с их зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. Данный факт позволяет объяснить наличие взаимосвязи между зараженностью смолтов этим паразитом и численностью возвратов половозрелых рыб (одноименных поколений) данного стада (Бугаев, 2009, 2011).

В настоящей работе продолжен начатый ранее анализ (Бугаев, 2008, 2009, 2011) корреляционной связи между зараженностью смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» (какой-то период времени нагуливающих совместно) плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. и численностью нерки стада и группировки в море в год массового полового созревания. Рассмотрены причины изменения знака корреляционных связей в возвратах нерки возраста 2.3 в 2003–2014 гг., по сравнению с периодами 1982–1994 и 1995–2002 гг.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили сборы смолтов (за 1979–2014 гг.) и производителей (за 1982–2014 гг.) нерки многие годы собираемые автором в бассейне оз. Азабачье. Напомним, что в работе исследованы характеристики зараженности половозрелых рыб стада «А» возраста 2.3 (самой массовой возрастной группы, ежегодно составляющей в среднем около 70 % всех особей данной популяции) (Бугаев, 1995, 2011).

Размерно-массовые характеристики смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» изучали без подразделения по полу особей, т. к. достоверных различий здесь не наблюдается, что согласуется с мировой практикой подобных исследований (Foerster, 1968; Burgner, 1991; Бугаев, 1995; и др.). А вот зараженность *Diphyllbothrium* sp. у молоди и половозрелых рыб рассматривали и анализировали по каждому полу отдельно, т. к. имеются сведения, что зараженность плероцеркоидами этого паразита может зависеть от пола рыб (Коновалов, 1971; Бугаев, 1995; и др.).

Оценка численности зрелой части стада нерки р. Камчатка по которой уже потом стандартным методом (Бугаев, 2004, 2005; и др.) были расчислены численности субпопуляций 2-го порядка (стада «А» и группировки «Е») получена путем суммирования количества рыб на нерестилищах + выловленных береговым и речным промыслом + выловленных дрифтерным промыслом в море.

Причем, вылов дрефтерными судами нерки р. Камчатки за 1957–1976 гг. оценен по данным М. М. Селифонова (Селифонов, 1975; Бугаев, 1995); 1977–1994 гг. – стандартным экспертным методом РСЭ (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, 2004); 1995–2014 гг. – непосредственно идентификацией стад по чешуйным критериям (Бугаев А., 2015).

Показано (Бугаев, 2009, 2011), что между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелых рыб стада «А» и группировки «Е», в отдельные периоды (в одноименных поколениях) существует достаточно высокая и достоверная положительная связь с численностью рыб в море (зрелой части стада «А» и группировки «Е»).

В предыдущих работах (Бугаев, 2009, 2011), весь рассматриваемый массив данных по годам возврата половозрелой нерки стада «А» и группировки «Е» анализировали по нескольким периодам: 1982–1994 гг., 1995–2002 гг., 2003–2010 гг. Период 1995–2002 гг. отделили от периода 1982–1994 гг. по той причине, что в 1995 г. произошла и много лет наблюдалась очень высокая численность особей стада «А», многие десятки лет не поднимавшаяся до такого уровня.

По опубликованным (Базаркина, 2004, 2007; Базаркина и др., 2012) и последним данным (Л. А. Базаркина, персональное сообщение), были рассчитаны средние значения копеподитов всех стадий *Cyclops scutifer* в оз. Азабачьем в октябре в первый – второй годы нагула смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (скатившихся в 1979–1991, 1992–1999, 2000–2011 гг.),

вернувшихся половозрелыми рыбами в возрасте 2.3 в 1982–1994, 1995–2002 и 2003–2014 гг.

При подразделении периодов на 1995–2002 и 2003–2007 гг., впервые было подмечено (Бугаев, 2009), что в 2003–2007 гг. у нерки стада «А» и группировки «Е» изменился знак корреляционных связей зараженности рыб плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. и численностью зрелой части стада и группировки (Бугаев, 2009). В настоящей работе оставили принятую ранее границу выделенных периодов (Бугаев, 2009, 2011).

Включение в расчеты скрытых уловов нерки в бассейне р. Камчатки (Запорожец и др., 2007) в возвраты 2003–2010 гг. заметно не повлияло на выводы (Бугаев, 2011), что свидетельствует о незначительном влиянии фактора скрытых уловов в данном случае (часть уловов рыбопромышленники скрывали, скрывают и будут скрывать всегда – это систематический фактор) на фоне других, более существенных. Поэтому, в работе использовали только официальную статистику вылова.

Результаты исследований

Неоднократно демонстрировали (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004, 2007; и др.), что в некоторые периоды длина и масса тела смолтов (покатников) нерки стада «А», мигрирующих из оз. Азабачьего, отражается положительно на численности созревающих от этих смолтов производителей, что объясняется лучшей выживаемостью более крупных рыб в море.

В случае группировки «Е», также предполагали (Бугаев и др., 2004) очень слабое положительное влияние размерно-массовых показателей ее смолтов на формирование численности половозрелых рыб, но оно было значительно слабее, чем влияние характеристик смолтов стада «А» на численность созревающих от этих смолтов особей.

Увеличение ряда наблюдений (Бугаев, 2011), полностью подтвердило сделанные ранее выводы (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004, 2007) по стаду «А» и не подтвердило предположение (Бугаев и др., 2004, 2007) по группировке «Е»: на данном этапе исследований, правильнее говорить об отсутствии достоверной связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов и численностью созревающих рыб (одноименных поколений) выше названной группировки (Бугаев, 2011).

Уже первые исследования показали (Бугаев, 2009, 2011), что в периоды 2003–2007 и 2003–2010 гг. у нерки стада «А» и группировки «Е», в отличие от периодов 1982–1994 и 1995–2002 гг., между зараженностью плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. и численностью зрелых рыб во время массового полового созревания наблюдаются принципиальные различия в характере связей. Так, если в 1982–1994 и 1995–2002 гг. связи всегда носили положительный характер и часто были высоко достоверны (Бугаев, 2009, 2011), то в 2003–2007 гг. они являлись преимущественно отрицательными и только в двух случаях достоверными (Бугаев, 2009). Причины изменения характера связей оставались не ясны.

Дальнейшие исследования на материалах 2003–2010 гг. подтвердили, что в этот период выше на-

званные связи были полностью отрицательными и, в ряде случаев, достоверны (Бугаев, 2011). Накопление ряда наблюдений (до 2014 г. включительно) позволило более обоснованно рассмотреть выявленную ситуацию.

В табл. 1 представлены новые материалы о зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки стада «А» возраста 2+ и группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 2010–2014 гг., и идентифицированные в мальковых траловых уловах, а также данные о зараженности производителей нерки стада «А», отловленных в бассейне оз. Азабачьего в 2010–2014 гг. Материалы за предыдущие годы исследований опубликованы ранее (Бугаев, 2009, 2011).

Представленные в таблице 1 сведения однозначно свидетельствуют о довольно слабой зараженности в эти годы нерки стада «А» и группировки «Е» плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp., если их сравнить с предыдущими литературными данными (Бугаев, 2007, 2011).

Как видно из таблицы 2 (материалы за 1982–1994 и 1995–2002 гг. взяты из предыдущей публикации – Бугаев, 2011), в 2003–2014 гг. почти во всех случаях, в отличие от двух предыдущих периодов, обнаружены отрицательные связи (у смолтов группировки «Е» встречались позитивные связи). Причем, связи были достоверны по экстенсивности заражения у производителей нерки стада «А», а по интенсивности заражения – у смолтов нерки стада «А». Достаточно длинный ряд наблюдений (12 лет) свидетельствует о неслучайном характере этого явления.

Зараженность плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов и половозрелой нерки стада «А» и смолтов нерки группировки «Е», выловленных в оз. Азабачьем в 2010–2014 гг.

Год стада или возврата	Самцы				Самки			
	Число рыб*	Экстенсив- ность, %	Интенсивность, экз.		Число рыб	Экстен- сивность, %	Интенсивность, экз.	
			Пределы	Среднее			Пределы	Среднее
Смолты нерки стада «А», возраст 2+								
2010	255 (70)	27.5	1-3	1.20	206 (52)	25.2	1-3	1.31
2011	145 (68)	46.9	1-5	1.60	132 (54)	40.9	1-4	1.59
2012	123 (57)	46.3	1-3	1.42	76 (32)	42.1	1-3	1.53
2013	115 (66)	57.4	1-5	1.64	101 (58)	57.4	1-4	1.69
2014	90 (11)	12.2	1-3	1.45	78 (10)	24.4	1-2	1.05
Производители нерки стада «А», возраст 2.3								
2010	-	-	-	-	-	-	-	-
2011	54 (22)	40.7	1-4	1.55	105 (37)	35.2	1-3	1.27
2012	46 (10)	21.7	1-3	1.50	84 (25)	29.8	1-5	1.56

Год ската или возврата	Самцы			Самки		
	Число рыб*	Экстенсив- ность, %	Интенсивность, экз.	Число рыб	Экстен- сивность, %	Интенсивность, экз.
			Пределы			Среднее
2013	32 (9)	28.1	1-3 1.44	110 (37)	33.6	1-3 1.46
2014	27 (3)	11.1	1-2 1.04	57 (10)	19.5	1-2 1.04
Смолты нерки группировки «Е», возраст 1+						
2010	34 (2)	5.9	1-1 1.00	27 (8)	29.6	1-3 1.25
2011	52 (15)	28.8	1-2 1.33	29 (10)	34.5	1-2 1.20
2012	78 (11)	14.1	1-3 1.36	37 (5)	13.5	1-4 2.00
2013	32 (10)	31.3	1-1 1.00	11 (3)	27.3	1-1 1.00
2014	63 (1)	1.6	1-1 1.00	43 (2)	4.7	1-1 1.00

* В графе «Число рыб» первая цифра – общее число рыб, по которым рассчитывали экстенсивность заражения (%), в скобках – по которым рассчитывали интенсивность заражения (экз.).

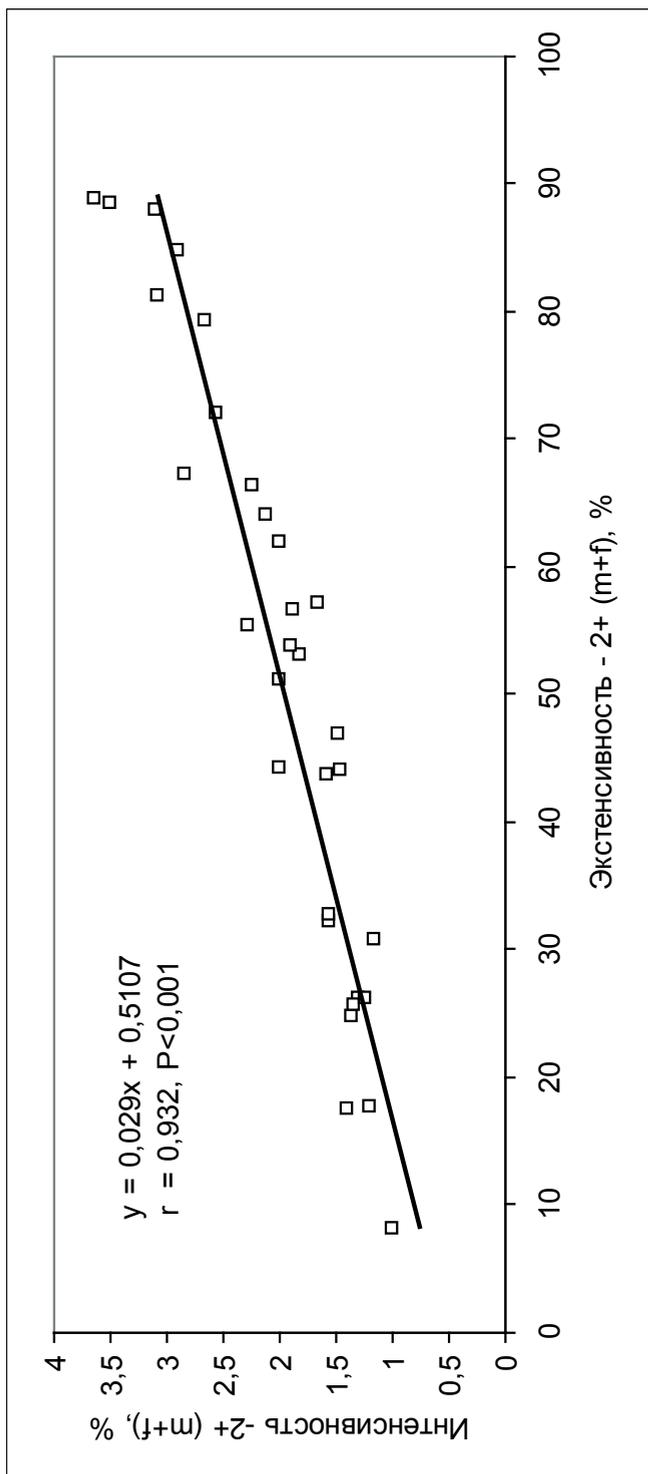


Рис. 1. Взаимосвязь между экстенсивностью и интенсивностью заражения (среднее самцы + самки) у смолтов нерки стада «А» возраста 2+ ската 1979–2014 гг. (без данных за 2002–2003 гг.: 2002 г. – 45.5 % и 3.9 экз.; 2003 г. – 16.30 % и 3.1 экз.)

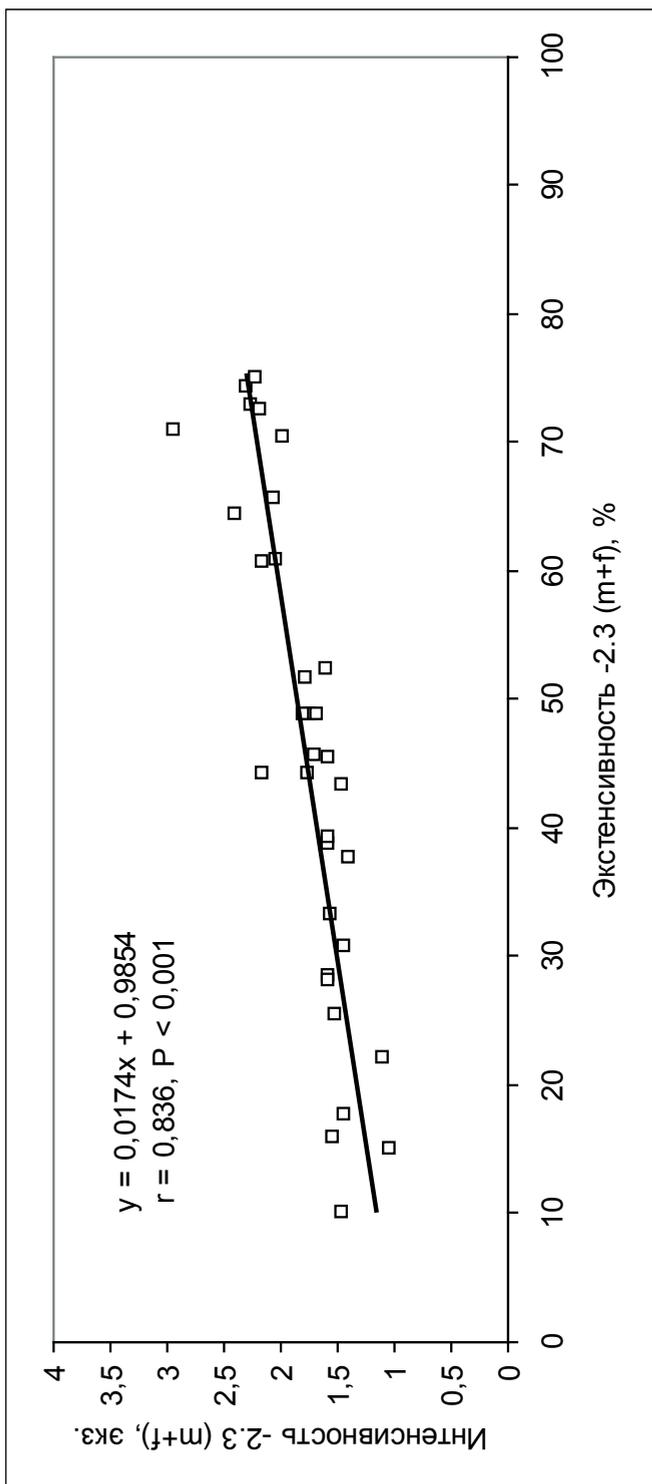


Рис. 2. Взаимосвязь между экстенсивностью и интенсивностью заражения (среднее самцы + самки) у половозрелой нерки стада «А» возраста 2.3 возвратов 1982–2014 гг. (включены возвраты 2005–2006 гг.).

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолгов (возраста 2+) и половозрелой нерки (возраста 2.3) и численностью зрелых рыб стада «А» и группировки «Е» в море в год массового полового созревания в 1982–1994, 1995–2002 и 2003–2014 гг. (по: Бугаев, 2011; с дополнениями)

Пол рыб	Периоды возвратов половозрелых рыб					
	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.
	Производители стада «А», возраст 2.3					
	n = 13		n = 8		n = 12	
Самцы	0.758***	0.306	0.645	0.475	-0.665*	-0.483
Самки	0.759***	0.581*	0.845**	0.468	-0.543	-0.321
Самцы+Самки	0.777***	0.465	0.781*	0.538	-0.646*	-0.425

Периоды возвратов половозрелых рыб						
Пол рыб	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.
	Смолты стада «А», возраст 2+					
	n = 10		n = 8		n = 12	
Самцы	0.779**	0.747*	0.788**	0.525	-0.284	-0.713**
Самки	0.795**	0.836***	0.861**	0.818*	-0.276	-0.642*
Самцы+Самки	0.814***	0.803***	0.877**	0.749*	-0.266	-0.682*
	Смолты группировки «Е», возраст 1+					
	n = 10		n = 7		n = 11	
Самцы	0.869***	0.900***	0.371	0.676	-0.304	-0.377
Самки	0.737**	0.948***	0.145	0.771*	+0.296	+0.039
Самцы+Самки	0.805***	0.952***	0.270	0.902**	+0.048	-0.261

Примечание: * – P < 0.05; ** – P < 0.01; *** – P < 0.001; n – число лет наблюдений.

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов (возраста 2+) и половозрелой нерки (возраста 2.3) и численностью зрелых рыб стада «А» и группировки «Е» в год массового полового созревания в 2003–2014 (без возвратов 2005–2006) гг.

Пол рыб	Период возвратов половозрелых рыб	
	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.
	2003–2014 (без возвратов 2005–2006) гг.	
	Производители стада «А», возраст 2.3, $n = 10$	
Самцы	-0.688*	-0.470
Самки	-0.383	-0.445
Самцы+Самки	-0.599	-0.339
	Смолты стада «А», возраст 2+, $n = 10$	
Самцы	-0.403	-0.573

Пол рыб	Период возвратов половозрелых рыб 2003–2014 (без возвратов 2005–2006) гг.	
	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.
Самки	-0.547	-0.435
Самцы+Самки	-0.480	-0.510
Смолты группировки «Е», возраст 1+, n = 9		
Самцы	-0.145	-0.020
Самки	+0.433	+0.648
Самцы+Самки	+0.253	+0.500

Примечание: * – $P < 0.05$; n – число лет наблюдений.

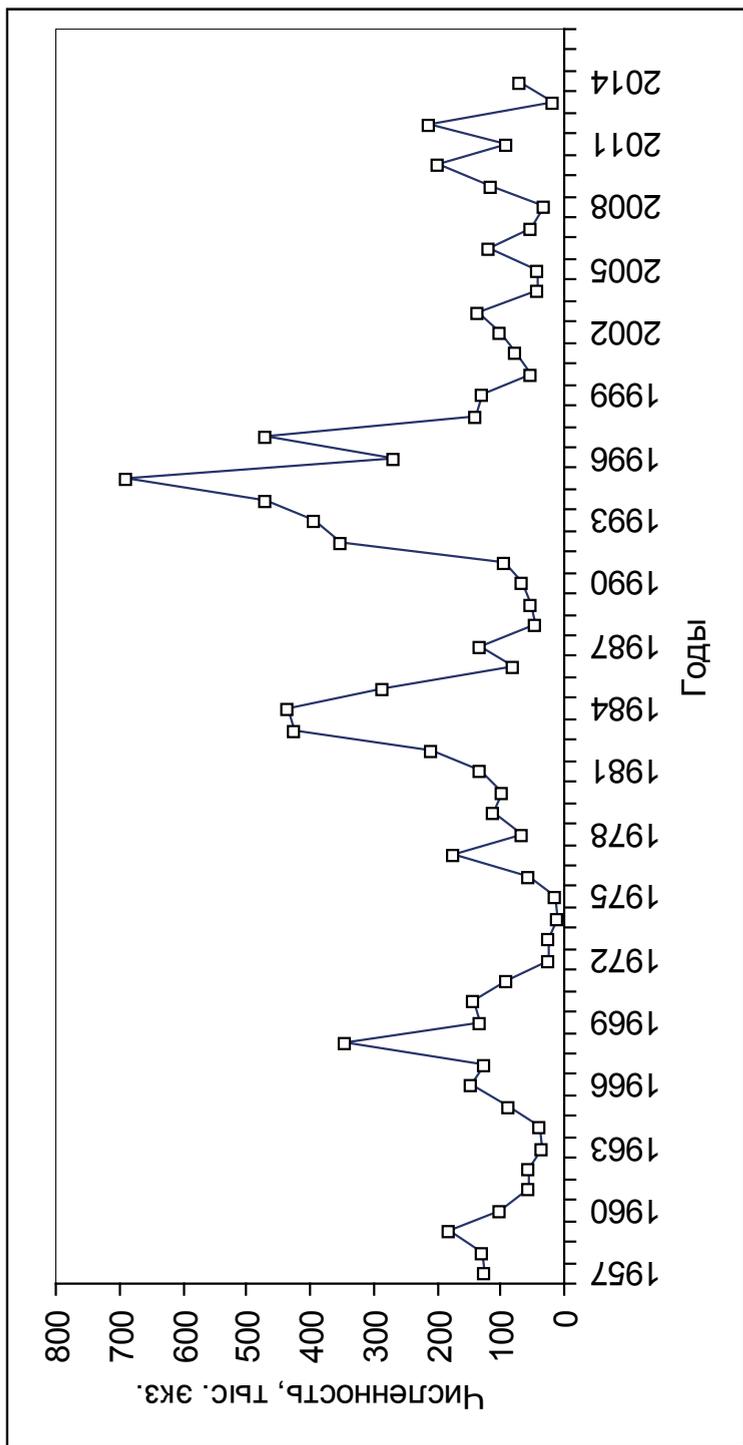


Рис. 3. Численность производителей нерки, пропущенных в оз. Азабачье на нерест в 1957–2014 гг., тыс. шт.
 (по: Бугаев. 2011, с дополнениями С. В. Шубкина и И. Н. Киреева)

При более детальном анализе взаимосвязи экстенсивности (%) и интенсивности (экз.) заражения у смолтов нерки стада «А» возраста 2+, скатившихся из оз. Азабачьего в 1979–2014 гг., при исключении значений 2002–2003 гг. была обнаружена высоко достоверная корреляция $r = 0.933$ ($P < 0.001$; $n=31$) (рис. 1). Но при включении этот анализ «выпадающих» данных за 2002–2003 гг. – коэффициент корреляции значительно уменьшался, хотя и оставался высоко достоверным ($r = 0.623$ ($P < 0.001$; $n=33$)).

Для выяснения причин «выпадения» точек из общей взаимосвязи, автор на половозрелой нерке стада «А» возраста 2.3 возвратов 1982–2014 (ската 1979–2011) гг. провел подобный анализ (рис. 2), как и у смолтов возраста 2+ (рис. 1). Согласно рис. 2, коэффициенты корреляции между экстенсивностью и интенсивностью заражения у половозрелой нерки были высоки и достоверны ($r=0.836$; $P<0.001$; $n=33$). При этом, исключенные из анализа генерации смолтов 2002–2003 гг. (рис. 1), не выделялись из общей зависимости (рис. 2).

Так как проверку зараженности молоди и половозрелых нерки на *Diphyllobithrium* sp. во все годы проводил только один специалист – В. Ф. Бугаев, то версию о субъективной ошибке просмотра особей нерки на зараженность плероцеркоидами можно исключить, а согласиться с фактом, что показатель интенсивности заражения (экз.) у смолтов, скатившихся в 2002–2003 гг. действительно был высокий и не совпадает с таковым, наблюдавшимся позднее у вернувшихся половозрелых рыб. На данном этапе исследований, автор эти два года исключил из дальнейшего анализа.

Как видно из таблицы 3, в отличие от данных таблицы 2 (относящихся к периоду 2003–2014 гг.) значительно сократилось число случаев достоверных корреляций (остался лишь один), но преобладающие связи в большинстве своем продолжают иметь отрицательный характер. На приведенных материалах, в целом, пока можно говорить только об отсутствии связи между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. и численностью нерки.

В таблицах 4–5 приведены средние характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов, половозрелой нерки и численностью зрелых рыб стада «А» и группировки «Е» в год массового полового созревания, совмещенные с размерно-массовыми показателями смолтов и обилием циклопов в те годы нагула, от которых произошли массовые возвраты взрослых рыб в 2003–2014 гг.

Прежде всего обращает на себя внимание (табл. 4–5), что в первые два периода 1982–1994 и 1995–2002 гг. (классификация по половозрелым рыбам), экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения по одним и тем же позициям (самцы, самки, самцы + самки) была всегда выше, чем в третий период 2003–2014 гг., как у смолтов и половозрелых рыб стада «А», так и смолтов группировки «Е».

В период 1995–2002 и 2003–2014 гг. (табл. 4) средние характеристики длины и массы тела смолтов нерки были значительно выше и довольно близки (длина – 100.63 и 100.63 мм; масса тела – 11.46 и 11.14 г), если сравнивать со значениями в 1982–1994 гг. (длина – 91.80 мм; масса тела – 8.17 г). Этот факт свидетель-

ствует о более сходных и близких условиях нагула для смолтов нерки, созревших в 1995–2002 и 2003–2014 гг., по сравнению с рыбами, вернувшимися ранее в 1982–1994 гг. (табл. 4).

Сделанный вывод подтверждают и данные о численности *Cyclops scutifer* по периодам, средняя численность которых, для рыб вернувшихся в 1995–2002 и 2003–2014 гг., имела большее сходство по значениям (соответственно – 98 536 и 87 962 экз./м³), чем для рыб, вернувшихся в 1982–1994 гг. (62 902 экз./м³). В комплексе, выше приведенные материалы свидетельствуют о более лучших условиях нагула для молоди нерки стада «А» в последние два периода, по сравнению с первым (табл. 4).

А вот средняя экстенсивность и интенсивность заражения плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. (у самцов, самок и самцов + самок) в третий период была значительно ниже, чем в первые два. То есть получается, что несмотря на хорошие условия нагула и роста молоди нерки стада «А» в оз. Азабачьем в третий период, заражение плероцеркоидами оказалось меньше не только во второй (сходный по условиям период), но и даже в первый, когда условия нагула молоди были значительно хуже, чем в третий (что уже рассматривали выше).

Но если обратиться к численности нерки стада «А», то во второй и третий периоды численность нерки этого стада была достаточно сходной, по сравнению с первым периодом (табл. 4). Последнее вполне согласуется с ранее сделанным выводом для нерки стада «А»: чем в среднем крупнее смолты, тем выше возвраты (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004, 2007; и др.).

Более низкой зараженностью (самцы, самки, самцы + самки) выделяется третий период и у смолтов нерки группировки «Е» (табл. 4), хотя размерно-массовые характеристики особей этой группировки (не столь очевидно, как у рыб стада «А») свидетельствуют о худших условиях нагула для этих рыб в первый период.

На рисунке 3, по данным КамчатНИРО, представлена численность производителей нерки (стада «А»), пропущенных в бассейн оз. Азабачье в 1957–2014 гг.; в частности, в 1998–2014 гг. в озеро пропускали на нерест от 18 до 212 (в среднем – 95,6) тыс. производителей нерки.

В настоящее время определено, что оптимальная численность для нерки стада «А» составляет 50–100 (в отдельные годы – до 150) тыс. шт. производителей нерки (Бугаев, 1995, 2003, 2011; Бугаев, Дубынин, 2002; и др.). То есть, на основании данных рисунка 3 можно утверждать, что на протяжении 17 лет в оз. Азабачье пропускали в среднем оптимальное количество производителей (за исключением двух несмежных 2010–2012 гг.).

Учитывая, что у нерки стада «А» основное заражение плероцеркоидами происходит на втором году, т. к. период питания циклопами значительно продолжительнее, чем на первом году жизни (Бугаев, 1995), то можно утверждать о полном совпадении третьего периода возврата половозрелых рыб 2003–2014 гг. (поколения 1997–2011 гг.) с периодом длительного оптимального заполнения нерестилищ производителями этого вида в бассейне озера (рис. 3).

Обсуждение результатов

Как предполагали ранее (Бугаев, 2011), нельзя исключать возможность влияния самих плероцеркоидов *Diphyllbothrium* sp. на формирование численности популяций нерки на Камчатке, что согласуется с рядом положений экологической паразитологии (Кеннеди, 1978).

Плероцеркоиды, вероятно, не оказывают значительного отрицательного токсического воздействия на рыб в которых они живут, т. к. они для собственного успешного выживания, как минимум, должны быть нейтральны по отношению к своему хозяину. Ведь у плероцеркоида, живущего на стенке желудка смолта нерки (как и у самого смолта), задача одна и та же – выжить в море и вернуться в родной водоем. Здесь половозрелая нерка может онереститься, а плероцеркоид – обрести окончательного хозяина (млекопитающего или птицу).

Более того, имеются сведения (Кеннеди, 1978), что зараженность паразитами в определенных случаях может повышать иммунитет хозяина, что приводит к увеличению численности последнего.

В полости тела малька нерки, процеркоид из заглоченного циклопа, превращается в плероцеркоид – наблюдается некоторый рост паразита (при этом выделяются продукты метаболизма, которые и могут быть стимулятором повышения иммунитета зараженной молодежи). Исследования о влиянии плероцеркоидов *Diphyllbothrium* sp. на формирование численности нерки р. Камчатки необходимо продолжать.

Тем не менее, при высокой интенсивности заражения паразитами молоди рыб, возможна и дальнейшая элиминация таких особей (Кеннеди, 1978).

Как свидетельствуют материалы о численности *Cyclops scutifer* по периодам (табл. 4–5), в оз. Азабачье в 1999–2011 (2014) гг. сложилась благоприятная кормовая ситуация для нагула молоди нерки. Все это явилось следствием ряда пеплопадов, прошедших над оз. Азабачьем в 1990, 2004–2012 гг., что отразилось, отражается и еще отразится положительно на увеличении численности циклопов, размерно-массовых характеристиках молоди нерки и на численности возвратов половозрелых рыб (Куренков, 1975; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Базаркина, 2012; и др.).

На возникновение такой ситуации, по мнению автора, возможно воздействие двух причин, которые в совокупности могут снижать численность *Diphyllobothrium* sp. у нерки стада «А» бассейна оз. Азабачьего и действовать в одном направлении.

Во-первых, из-за высокой численности нагуливающейся в оз. Азабачьем молоди нерки в 2003–2011 гг. (предположение основано на высокой численности нерки стада «А» в 2006–2014 гг.), вполне возможна миграция значительной части рыб из пелагиали на обширное мелководье в озере («Тундру»). Такая миграция могла способствовать переходу потребления части молоди стада «А» с массового питания зоопланктоном на питание бентосом (в данном случае у этой части рыб происходит разрыв цикла воспроизводства *Diphyllobothrium* sp. за счет снижения зараженности молоди). Никаких данных в подтверждение первого предположения, из-за отсутствия соответствующих исследований, в настоящее время нет, но это

не позволяет, на данном этапе исследований, отвергать ее.

Во-вторых, снижение численности окончательных хозяев лентеца *Diphyllobothrium* sp. в бассейне оз. Азабачьего, могло привести к разрыву жизненного цикла этого вида и снижению зараженности молодежи и половозрелой нерки его плероцеркоидами. Рассмотрим данную версию подробнее.

Среди всех млекопитающих и птиц, бурый медведь *Ursus ursus arctos* – это самый важный окончательный хозяин лентеца *Diphyllobothrium* sp. на Камчатке, т. к. из-за крупных размеров тела он потребляет на 1–2 порядка по численности больше лососей, чем другие млекопитающие и птицы. Поэтому, вероятность заражения лентецом бурых медведей, гораздо выше, чем других животных.

Как было показано ранее на основе корреляционного анализа (Бугаев, Остроумов, 2004; Бугаев и др., 2007; Бугаев, 2011; и др.), увеличение численности нерестящейся нерки в бассейне оз. Азабачьего достоверно приводит к увеличению численности бурых медведей (одни из окончательных хозяев паразита *Diphyllobothrium* sp.), нагуливающих и обитающих там. Так, в 1977–1996 гг. значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) между численностью производителей нерки и численностью бурых медведей в разных вариантах возрастных групп составляло:

$$r = 0.802 - 0.828, P < 0.01$$

(Бугаев, Остроумов, 2004; Бугаев и др., 2007; Бугаев, 2011; и др.).

Также на основе корреляционного анализа было показано, что увеличение численности нерестящейся

нерки в бассейне оз. Азабачьего достоверно приводит к увеличению численности крупных рыбоядных птиц белоплечего орлана *Haliaeetus perlagicus* и орлана-белохвоста *H. albicilla* (Бугаев, Остроумов, 2004; Бугаев и др., 2007; Бугаев, 2011; и др.), которые также могут быть окончательными хозяевами лентецов *Diphyllobothrium* sp.). Увеличение численности зимующих крупных рыбоядных птиц в бассейне оз. Курильского, с увеличением численности бурых медведей, было продемонстрировано и для нерки р. Озерной (Лобков, 2008).

К сожалению, данные о численности бурых медведей, белоплечих орланов, орланов-белохвостов и других рыбоядных птиц в бассейне оз. Азабачьего после 1996 г. отсутствуют. Сведений о численности других животных (млекопитающих и птиц), которые потенциально могут быть окончательными хозяевами лентеца *Diphyllobothrium* sp., в КамчатНИРО нет.

Бурые медведи являются наиболее важным регулятором численности лососей на нерестилищах (Коновалов, Шевляков, 1980; Островский, 1980; Бугаев и др., 2007; Бугаев, 2011; и др.). По оценке исследователей (Коновалов, Шевляков, 1980; Бугаев и др., 2007; Бугаев, 2011) в годы низкой численности нерки (несколько десятков тыс. шт.) медведи могут выедать до 20–30 % её производителей, пропущенных в бассейн оз. Азабачьего на нерест, чем в отдельные годы способны существенно подрывать нерестовый потенциал нерки стада «А». В годы оптимальных пропусков нерки в бассейн оз. Азабачьего отрицательное влияние на численность отнерестившихся производителей нерки стада «А» будет выше, чем в годы более многочисленных пропусков.

Поэтому, многолетнее снижение численности производителей нерки в 1998–2014 гг. (исключение 2010 и 2012 гг. – рис. 3) в бассейне озера до оптимальной, без сомнения, привело к снижению численности бурых медведей в районе озера, особенно, в последние 8–10 лет, когда многочисленные поколения медведей 1992–1997 гг., народившиеся в годы экстремально высоких пропусков нерки в оз. Азабачье (рис. 3), уже окончили свое существование.

Об этом свидетельствуют наблюдения сотрудников Азабачинского наблюдательного пункта КамчатНИРО, которые на берегах озера и впадающих в него рек стали встречать бурых медведей значительно реже. Более того, медведи начали несколько раньше покидать нерестилища из-за быстрого выедания ими производителей нерки.

Тем не менее, на основании вышеизложенного, есть основания предполагать о снижении общего количества окончательных хозяев (млекопитающих и птиц) для лентца *Diphyllobothrium* sp. в бассейне оз. Азабачье в последние 17 лет, по сравнению с предыдущими годами (рис. 3), когда неоднократно происходили высокие пропуски производителей нерки в бассейне оз. Азабачьего.

Снижение численности окончательных хозяев лентца могло привести к меньшему и дискретному засеву акватории озера яйцами лентца, попадающими с фекалиями млекопитающих и птиц в воду и, в некоторые годы, частичному локальному разрыву жизненного цикла *Diphyllobothrium* sp. в экосистеме оз. Азабачьего. Последнее могло привести к снижению численности зараженных производителей нерки в 2003–2014 гг. (табл. 4–5), которое уже само

по себе предполагает снижение вероятности заражения окончательных хозяев этого вида в бассейне озера и т. д.

В этой ситуации, вероятность частичного разрыва жизненного цикла *Diphyllobothrium* sp. еще более возрастает. Поэтому, данный пример интересен в динамике: как с течением времени, и при сохранении оптимального пропуска производителей нерки в бассейн оз. Азабачьево, может развиваться ситуация с численностью *Diphyllobothrium* sp. в этом важно районе воспроизводства нерки на Камчатке.

Требует своего объяснения высокая интенсивность заражения смолтов нерки стада «А» в 2002–2003 гг. (рис. 1), которая не была отмечена в 2005–2006 гг. на возвращающихся половозрелых рыбах (рис. 2). Данными о зараженности производителей группировки «Е» автор не располагает, поэтому все приведенные ниже рассуждения относятся к рыбам стада «А».

Как следует из имеющихся материалов, за все годы наблюдений (Бугаев, 2009, 2011; табл. 1 – настоящая статья), в 2002–2003 гг. у смолтов нерки стада «А» наблюдалась почти самая высокая средняя интенсивность заражения плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp.:

2002 г. – 3,78 (самцы) – 4,02 (самки) экз.;

2003 г. – 3,20 (самцы) – 3,00 (самки) экз.

Не исключено, что высокая интенсивность заражения могла привести к элиминации части сильно зараженных рыб (Кеннеди, 1978) и понизить ее интенсивность в дальнейшем у половозрелых особей в возврате (рис. 1–2).

Кроме того, не исключено, что из-за очень суровых гидрологических условий в оз. Азабачьем в 1999 г., приведенное несоответствие интенсивности зараже-

ния молоди и половозрелых рыб (рис. 1–2), связано с дискретным заражением молоди нерки и ее дискретным выловом, изменением сроков развития циклопов и изменением сроков покатных миграций смолтов стада «А» возраста 2+ и мест нагула, остающейся на дальнейший нагул молоди нерки стада «А» возраста 1+ в оз. Азабачьем.

Рассматривая вторую версию, напомним, что в 1999 г. гидрологические условия в оз. Азабачьем были очень суровыми: вскрытие ледяного покрова произошло только 1 июля (обычно это происходит 12–17 июня). До 1999 г. достаточно близкая ситуация наблюдалась в оз. Азабачьем лишь в 1953 г., когда озеро вскрылось 28 июня (Крохин, 1972).

Смолты нерки в возрасте 2+ в 2002–2003 гг. скатились от нереста производителей в 1999–2000 гг. То есть нагул молоди происходил после сильного выхолаживания водоема, что могло повлиять на циклы развития *Cyclops scutifer* – основного кормового объекта молоди нерки в озере и на ее распределение в водоеме, которое может значительно различаться в теплые и холодные годы (Бугаев, 1995, 2011; Бугаев и др., 2007).

Поэтому, автор считает, что необходимо дождаться сходной с 1953 и 1999 гг. повторной гидрологической ситуации в оз. Азабачьем и провести у смолтов нерки изучение их зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp., которое позже следует сравнить с характеристиками зараженности половозрелых рыб.

Существует и третья версия – она связана с дискретным распределением окончательных хозяев, кормящихся и сосредоточивающихся на самых круп-

ных нерестилищах, что могло привести к дискретному (по интенсивности) заражению молоди нерки в озере.

Зная, что заражение молоди нерки плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. чаще происходит на втором году жизни, вполне допустимо считать, что заражение смолтов нерки стада «А» возраста 2+, скатившихся из озера в 2002–2003 гг., могло произойти в 2001–2002 гг. когда в течение двух лет еще могла наблюдаться высокая численность окончательных хозяев-медведей.

Не исключено, что высокая численность в бассейне озера носила локальный характер, что привело к достаточно низкой экстенсивности (%), при высокой интенсивности (экз.) заражения плероцеркоидами. На возможный локальный характер заражения молоди нерки, из-за локальных скоплений медведей на самых крупных нерестилищах, указывает неравномерный характер заражения смолтов нерки в разных пробах, собранных в течение ската, а также неравномерность присутствия зараженных производителей нерки в 2005–2006 гг. в отдельные даты сбора. Было подмечено, что в эти годы более сильно зараженные рыбы встречались в более поздних сборах.

Скорее всего все три перечисленных выше фактора действуют в одном направлении, так как однозначного объяснения сложившаяся ситуация пока не имеет.

Средние характеристики зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтгов нерки стада «А» (возраста 2+) и половозрелой нерки стада «А» (возраста 2.3) по периодам массовых возвратов 1982–1994, 1995 и 2003–2014 гг.

Показатели	Периоды возвратов половозрелых рыб					
	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее
Смолтгы нерки стада «А», возраст 2+						
Длина тела, мм	76.60–102.60	91.80 (n=10)	81.61–118.76	100.63 (n=8)	82.20–118.06	100.63 (n=12)
Масса тела, г	4.16–11.61	8.17 (n=10)	7.61–18.18	11.46 (n=8)	5.73–14.07	11.14 (n=12)
Экстенсивность заражения (самцы), %	13.90–90.30	54.06 (n=10)	50.70–79.50	63.19 (n=8)	13.10–84.00	36.67 (n=12)
Экстенсивность заражения (самки), %	0.00–97.60	59.08 (n=10)	49.60–83.20	63.99 (n=8)	11.80–86.00	40.66 (n=12)
Экстенсивность заражения (самцы + самки), %	8.35–88.10	56.57 (n=10)	51.35–81.35	64.25 (n=8)	16.3–85.00	38.67 (n=12)
Интенсивность заражения (самцы), экз.	1.00–3.71	2.41 (n=10)	1.53–3.02	2.21 (n=8)	1.20–3.78	1.94 (n=12)
Интенсивность заражения (самки), экз.	1.00–3.29	2.13 (n=10)	1.95–3.15	2.32 (n=8)	1.31–4.02	2.04 (n=12)
Интенсивность заражения (самцы + самки), экз.	1.00–3.11	2.27 (n=10)	1.83–3.09	2.27 (n=8)	1.25–3.90	1.99 (n=12)

Показатели	Периоды возвратов половозрелых рыб					
	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее
Численность циклопов в октябре, экз./м ³ *	11775–159461	62902 (n=8)	53137–153800	98536 (n=)	46010–120425	87962 (n=12)
Производители нерки стада «А», возраст 2.3						
Экстенсивность заражения (самцы), %	14.60–85.70	57.67 (n=13)	49.40–84.60	62.95 (n=8)	11.10–89.40	41.14 (n=12)
Экстенсивность заражения (самки), %	6.10–64.10	41.81 (n=13)	27.30–61.00	38.67 (n=8)	19.3–61.00	35.17 (n=12)
Экстенсивность заражения (самцы + самки), %	10.30–74.50	49.72 (n=13)	39.50–72.80	50.80 (n=8)	15.20–75.20	38.15 (n=12)
Интенсивность заражения (самцы), экз.	1.50–3.23	2.09 (n=13)	1.87–2.60	2.21 (n=8)	1.04–2.50	1.64 (n=12)
Интенсивность заражения (самки), экз.	1.00–2.67	1.76 (n=13)	1.16–2.22	1.58 (n=8)	1.00–1.94	1.47 (n=12)
Интенсивность заражения (самцы + самки), экз.	1.45–2.95	1.92 (n=13)	1.59–2.41	1.90 (n=8)	1.10–2.22	1.56 (n=12)
Численность ЗЧС стада «А», тыс. шт.	83.8–1423.8	696.1 (n=13)	542.1–2548.6	1459.3 (n=8)	525.9–3194.3	1663.5 (n=12)

*По материалам исследований Л. А. Базаркиной (Базаркина, 2004, 2007; Базаркина и др., 2012; и др.). Сведения относятся к периоду нагула молоди нерки стада «А» возраста 2+ (в октябре) в первые два года жизни в оз. Азабачьем (не охватывают год ската в море).
n – число лет наблюдений

Средние характеристики зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтгов нерки группировки «Е» (возраста 1+) по периодам массовых возвратов в 1982–1994, 1995 и 2003–2014 гг.

Показатели	Периоды возвратов половозрелых рыб					
	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее
Смолтгы нерки группировки «Е», возраст 1+						
Длина тела, мм	74.20–97.70	85.51 (n=10)	69.17–98.40	88.24 (n=7)	77.72–99.27	86.60 (n=11)
Масса тела, г	3.83–10.59	6.75 (n=10)	4.09–10.29	7.85 (n=7)	4.60–10.06	7.12 (n=11)
Экстенсивность заражения (самцы), %	7.10–76.50	28.28 (n=10)	12.8–53.7	38.41 (n=7)	2.40–28.80	13.17 (n=11)
Экстенсивность заражения (самки), %	0.00–81.00	29.69 (n=10)	17.10–55.00	35.34 (n=7)	0.00–34.50	18.88 (n=11)
Экстенсивность заражения (самцы + самки), %	3.55–78.75	28.98 (n=10)	14.95–54.35	36.88 (n=7)	8.10–31.65	16.03 (n=11)
Интенсивность заражения (самцы), экз.	1.00–3.56	2.07 (n=10)	1.18–1.82	1.57 (n=7)	1.00–2.83	1.28 (n=11)

Показатели	Периоды возвратов половозрелых рыб					
	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее
Интенсивность заражения (самки), экз.	1.00–3.74	1.85 (n=10)	1.29–2.40	1.65 (n=7)	1.00–1.80	1.21 (n=11)*
Интенсивность заражения (самцы + самки), экз.	1.00–3.65	1.96 (n=10)	1.36–2.03	1.61 (n=7)	1.00–2.31	1.24 (n=11)
Численность циклопов в октябре, экз./м ³ *	11775–159461	62902 (n=8)	53137–153800	98536 (n=8)	46010–120425	87962 (n=12)
Численность ЗЧС группировки «Е», тыс. шт.	197.8–1494.7	600.7 (n=13)	600.7–1619.7	1125.2 (n=8)	535.1–2431.8	1595.1 (n=12)

* По материалам исследований Л. А. Базаркиной (Базаркина, 2004, 2007; Базаркина и др., 2012; и др.). Сведения относятся к периоду нагула молоди нерки группировки «Е» возраста 1+ (в октябре) в первые два года жизни в оз. Азабачьем (второй год – охватывают год ската в море). n – число лет наблюдений.

Выводы

1. Исследована зараженность плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2014 гг., а также половозрелых особей нерки стада «А» возраста 2.3 (наиболее многочисленных), вернувшихся и выловленных в бассейне оз. Азабачье в 1982–2014 гг.

2. В 1982–1994 и 1995–2002 гг. коэффициенты корреляции Пирсона (r) между экстенсивностью (%) и интенсивностью (экз.) заражения плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. половозрелых рыб и численностью зрелой части стада «А» в год нерестовой миграции всегда были положительны и часто высоко достоверны. Но в последующий период 2003–2014 гг. связи стали носить преимущественно отрицательный характер и, за исключение одного случая, были недостоверны. Этот факт, в целом, позволяет пока признать утрату данной связи в последний период.

3. Возможность инвазии плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. молоди нерки в бассейне р. Камчатки следует рассматривать скорее в связи с наличием в водоемах бассейна реки различных видов веслоногих рачков *Soropoda*, а не окончательных хозяев – млекопитающих и рыбоядных птиц. Озеро Азабачье – самый крупный очаг дифиллоботриоза в бассейне р. Камчатки.

4. Из-за наблюдающегося в течение 17 лет оптимального пропуска производителей в бассейн оз. Азабачьего на нерест, произошло снижение численности млекопитающих (прежде всего – бурых медведей) и птиц,

являющихся окончательными хозяевами лентецов рода *Diphyllbothrium*. Пропускаемое в озеро оптимальное количество производителей нерки не может обеспечить уровень пищевой обеспеченности для окончательных хозяев, сложившийся при менее интенсивном многолетнем промысле нерки р. Камчатка. Снижение численности окончательных хозяев привело к разрыву жизненного цикла лентецов рода *Diphyllbothrium*.

5. При оптимальном пропуске производителей нерки в оз. Азабачье, фактор зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. при прогнозировании численности нерки р. Камчатки, из-за отсутствия высоких достоверных связей, применить невозможно.

Список литературы

Базаркина Л. А. 2004. Механизмы регуляции численности в популяциях планктонных ракообразных мезотрофного лососевого озера Азабачье (Камчатка) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 21 с.

Базаркина Л. А. 2007. Динамика гидробиологических процессов, определяющих кормовые условия молоди нерки в пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Вып. 9. – С. 21–39.

Базаркина Л. А., Бугаев В. Ф., Базаркин Г. В., Свириденко В. Д. 2012. Динамика гидробиологических про-

цессов, определяющих кормовые условия молоди нерки в пелагиали оз. Азабачье в 2006–2010 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – Вып. 24. – С. 5–29.

Бугаев А. В. 2015. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 416 с.

Бугаев В. Ф. 1982. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) бассейна р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. – Т. 22. – Вып. 3. – С. 489–497.

Бугаев В. Ф. 1983. Пространственная структура популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ. – 22 с.

Бугаев В. Ф. 1986. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. – Т. 26. – Вып. 4. – С. 600–609.

Бугаев В. Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). – М.: Колос. – 464 с.

Бугаев В. Ф. 2003. Особенности динамики численности нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье и современная стратегия рационального использования нерки р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: докл. III научн. конф. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. – С. 11–23.

Бугаев В. Ф. 2004. Некоторые замечания по оценке результатов идентификации стад нерки *Oncorhynchus nerka* и расчета их изъятия дрефтерным промыслом в море в экономической зоне РФ по чешуе в 1995–2002 гг. Дискуссия // Изв. ТИНРО. – Т. 136. – С. 90–108.

Бугаев В. Ф. 2005. К вопросу о методике идентификации в промысловых уловах рыб локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* 2-го порядка бассейна р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VI науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 29–30 ноября 2005 г.) – Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. – С. 99–105.

Бугаев В. Ф. 2008. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* стада оз. Азабачьего (р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. IX межд. научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 25–26 ноября 2008 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – С. 33–36.

Бугаев В. Ф. 2009. К вопросу о связи зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелой нерки *Oncorhynchus nerka* стада «А» и группировки «Е» с их численностью в море в год массового полового созревания (бассейн р. Камчатки) Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: докл. IX межд. научн. конф. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». – С. 6–21.

Бугаев В. Ф. 2011. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад

в конце XX – начале XXI вв.). – Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. – 380 с. + цв. вкл. 20 с.

Бугаев В. Ф., Базаркина Л. А. 2013. Влияние вулканизма на численность нерки *Oncorhynchus nerka* р. Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. XII–XIII межд. научн. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – С. 52–66.

Бугаев В. Ф., Базаркин Г. В., Базаркина Л. А. 2004. Жилая морфа трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* как индикатор условий нагула молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачьем // Изв. ТИНРО. – Т. 139. – С. 134–144.

Бугаев В. Ф., Вронский Б. Б., Заварина Л. О., Зорбиди Ж. Х., Остроумов А. Г., Тиллер И. В. 2007. Рыбы реки Камчатка / под ред. В. Ф. Бугаева. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. – 459 с.: 16 отд. л. цв. ил.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 1999. Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки *Oncorhynchus nerka*, мигрирующих из оз. Курильского (р. Озерная) и оз. Азабачье (р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. – Т. 126. – Ч. 2. – С. 383–400.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 2000. Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки (*Oncorhynchus nerka*), мигрирующих из оз. Курильское (р. Озерная) и оз. Азабачье (р. Камчатка). Анализ методом пошаговой регрессии // Сб. научн. докл. российско-американской конф. по сохранению лососевых. Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. – Хабаровск: Хабаровское отд. ТИНРО-центра. – С. 35–49.

Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. ТИНРО. – Т. 130. – Ч. 2. – С. 679–757.

Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г. 2004. Влияние численности производителей нерки *Oncorhynchus nerka* на численность бурого медведя *Ursus ursus arctos* и некоторых видов птиц в бассейне оз. Азабачьего (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. V научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г.). – Петропавловск–Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». – С. 264–267.

Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии: монография. – Л.: Учпедгиз. – 371 с.

Запорожец О. М., Шевляков Е. А., Запорожец Г. В., Антонов Н. П. 2007. Возможности использования данных о нелегальном вылове тихоокеанских лососей для реальной оценки запасов // Вопр. рыболовства. – Т. 8. – № 3 (31). – С. 471–483.

Кеннеди К. Р. 1987. Экологическая паразитология / пер. с англ. / под ред. К. М. Рыжикова и О. Н. Бауера. – М.: Мир. – 232 с.

Коновалов С. М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки: монография. – Л.: Наука. – 220 с.

Коновалов С. М., Шевляков А. Г. 1980. Наследование размеров, формы и массы тела у тихоокеанских лососей // Популяционная биология и систематика лососевых. – Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР. – С. 30–50.

Крогиус Ф. В. 1961. О связях темпа роста и численности красной // Тр. совещ. по динамике числ. рыб. – М.: Изд. АН СССР. – С. 132–146.

Крохин Е. М. 1972. Озеро Азабачье (физико-географический очерк) // Изв. ТИНРО. – Т. 82. – С. 3–31.

Куренков И. И. 1975. Изменение биологической продуктивности озера под влиянием вулканического пеплопада. – Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. – Новосибирск: Наука. – С. 127–130.

Лобков Е. Г. 2008. Птицы в экосистемах лососевых водоемов Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – 96 с.

Островский В. И. 1980. Роль естественного отбора в формировании возрастной структуры субизолятов нерки озера Азабачьего // Популяционная биология и систематика лососевых. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – С. 24–29.

Burgner R. L. 1991. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / C. Groot and L. Margolis (ed.). – Vancouver, Canada: UBC Press. – P. 3–117.

Foerster R. E. 1968. The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka* // Bull. Fish. Res. Board Canada. – № 162. – 442 p.

Foerster R. E. 1954. On the relation of adult salmon (*Oncorhynchus nerka*) returns to known smolt seaward migration // J. Fish. Res. Bd. of Canada. – Vol. 11. – P. 339–350.

Koenings J. P., Geiger H. J., Hasbrouck J. J. 1993. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon: effects

of smolt length and geographic latitude when entering the sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – Vol. 50 (3). – P. 600–611.

Ricker W. E. 1962. Comparison of ocean growth and mortality of sockeye salmon during their last two years // J. Fish. Res. Bd. of Can. – Vol. 19. – № 4. – P. 531–560.