

**ОБ ИЗМЕНЕНИИ СВЯЗИ ЗАРАЖЕННОСТИ
ПЛЕРОЦЕРКОИДАМИ *DIPHYLLOBOTHRIUM* SP.
СМОЛТОВ И ПОЛОВОЗРЕЛОЙ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS*
NERKA СТАДА ОЗ. АЗАБАЧЬЕГО (БАССЕЙН Р. КАМЧАТКИ)
С ЕЕ ЧИСЛЕННОСТЬЮ В МОРЕ В ГОД МАССОВОГО
ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ**

В. Ф. Бугаев

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

**TO THE DYNAMICS OF THE RELATION 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*

В бассейне р. Камчатки воспроизводится второе по значению азиатское стадо нерки, высокая численность которой определяется преимущественно наличием в нижнем течении реки оз. Азабачье, где в отдельные годы нагуливается до 70–80 % всей молоди нерки этой реки. В озере воспроизводится собственное стадо нерки оз. Азабачье (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. Азабачье в возрасте 2+, а группировки «Е» – 1+. В период покатной миграции смолтов нерки можно дифференцировать по принадлежности к стаду «А» или группировки «Е» (Бугаев, 1995, 2011).

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

Рыбы-планктофаги могут быть дополнительными (вторыми) промежуточными хозяевами лентецов рода *Diphyllobothrium*. 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, 1995, 2011).

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 рыбоядных птиц (Бугаев, 1995, 2011). Имеются сведения (А. М. Сердюков, персональное сообщение), что у нерки оз. Азабачьево в форме плероцеркоида паразитирует *Diphyllbothrium ditremum* (Creplin, 1825).

В годы хорошей кормовой обеспеченности молоди нерки, прежде всего рачками *Soropoda*, увеличиваются длина и масса тела смолтов нерки, мигрирующих из озерных водоемов, и наоборот. Издавна исследователи отмечали у ряда стад американкой и азиатской нерки наличие положительной связи между размерно-массовыми показателями ее смолтов и численностью вернувшихся поколений. Подобная связь (в отдельные периоды) отмечена и у нерки стада «А», воспроизводящегося в оз. Азабачьем (Бугаев и др., 2007; Бугаев, 2011; и др.).

Условия нагула молоди нерки группировки «Е» в оз. Азабачьем в меньшей степени оказывают влияние на динамику численности рыб этой группировки, по сравнению с рыбами стада «А» (Бугаев, 2011). Поэтому в данном сообщении мы не будем рассматривать ситуацию с особями группировки «Е».

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

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

В предыдущих работах (Бугаев, 2011) весь рассматриваемый массив данных по годам возврата половозрелой нерки стада «А» 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.

Как видно из таблицы 1 (материалы за 1982–1994 и 1995–2002 гг. взяты из предыдущей публикаций – Бугаев, 2011), в 2003–2014 гг. во всех случаях, в отличие от двух предыдущих периодов, обнаружены негативные связи. Причем связи были достоверны по экстенсивности заражения у производителей нерки стада «А», а по интенсивности заражения – у смолтов нерки стада «А». Достаточно продолжительный ряд наблюдений (12 лет) свидетельствует о неслучайном характере этого явления.

Таблица 1. Коэффициенты корреляции Пирсона (*r*) между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов (возраста 2+) и половозрелой нерки (возраста 2.3) и численностью зрелых рыб стада «А» в море в год массового полового созревания в 1982–1994, 1995–2002 и 2003–2014 гг.

Пол рыб	Периоды возвратов половозрелых рыб					
	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.
Производители нерки, 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
Смолты нерки, 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*

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

В таблице 2 приведены средние характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов, половозрелой нерки и численностью зрелых рыб стада «А» 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.

Таблица 2. Средние характеристики зараженности плероцеркоидами *Diphylobothrium* ср. смолтов нерки стада «А» (возраста 2+) и половозрелой нерки стада «А» (возраста 2.3) по периодам массовых возрастов 1982–1994, 1995 и 2003–2014 гг.

Показатели	Периоды возрастов половозрелых рыб					
	1982–1994		1995–2002		2003–2014	
	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее	Пределы средних	Среднее
Смолты нерки, 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)
Численность циклопов в октябре, экз./м ³ *	11 775–159 461	62 902 (n=8)	53 137–153 800	98 536 (n=8)	46 010–120 425	87 962 (n=12)
Производители нерки, 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. Азабачье (не охватывают год ската в море). n – число лет наблюдений.

Прежде всего обращает на себя внимание (табл. 2), 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».

В период 1995–2002 и 2003–2014 гг. 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 свидетельствует 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.

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

На рисунке 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.

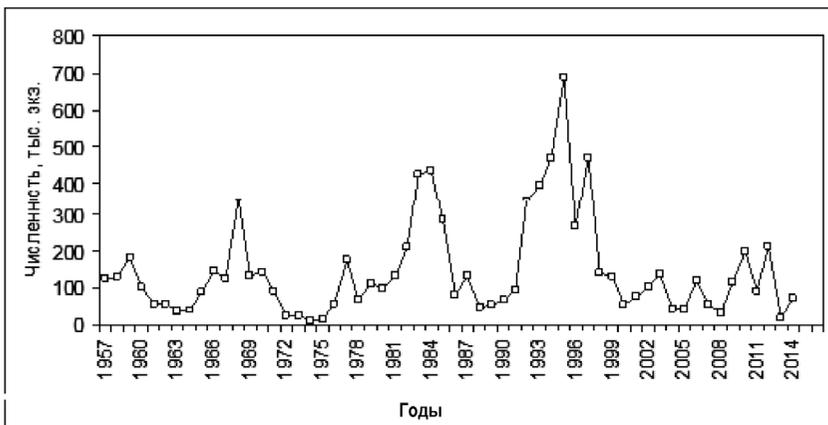


Рис. 1. Численность производителей нерки, пропущенных на нерест в бассейн оз. Азабачье в 1957–2014 гг., тыс. шт. (по: Бугаев, 2011, с дополнениями)

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, 2011; и др.). То есть на основании данных рисунка можно утверждать, что на протяжении 17 лет в оз. Азабачьем пропускали в среднем оптимальное количество производителей (за исключением двух несмежных 2010 и 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 (рисунок).

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 оз. Азабачьего в год нерестовой миграции всегда были положительны и часто высоко достоверны. Но в последующий период 2003–2014 гг. все связи стали носить негативный характер (в некоторых случаях они были достоверны) (табл. 1).

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 и др., 2007; Бугаев, 2011 и др.), увеличение численности нерестящейся нерки в бассейне оз. Азабачьего достоверно приводит к увеличению численности бурых медведей, нагуливающих и обитающих там.

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 *Haliaeetus albicilla* (Бугаев и др., 2007; Бугаев, 2011; и др.), которые также могут быть окончательными хозяевами лентецов *Diphyllobothrium* sp.).

При увеличении численности нерки, нерестящейся в бассейне оз. Курильское (р. Озерная), исследователи также отмечали увеличение численности зимующих крупных рыбоядных птиц в бассейне этого озера (Лобков, 2008) и бурых медведей (А. В. Маслов, персональное сообщение).

Можно предполагать, что из-за наблюдающегося в течение 17 лет оптимального пропуска производителей в бассейн оз. Азабачье на нерест, в этом районе произошло снижение численности млекопитающих (прежде всего – бурых медведей) и птиц, являющихся окончательными хозяевами лентецов рода *Diphyllobothrium*. Пропускаемое в озеро оптимальное количество производителей нерки не могло поддерживать необходимый уровень пищевой обеспеченности для окончательных хозяев, сложившийся при менее интенсивном многолетнем промысле нерки р. Камчатки. Снижение численности окончательных хозяев, вероятно, и является основной причиной разрыва жизненного цикла лентецов рода *Diphyllobothrium*, что, в свою очередь, и привело к снижению уровня зараженности плероцеркоидами особей нерки стада «А» и изменению характера связей (с положительных на отрицательные), наблюдавшихся ранее.

ЛИТЕРАТУРА

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. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. научн. трудов Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. – С. 21–39.

Базаркина Л. А., Бугаев В. Ф., Базаркин Г. В., Свириденко В. Д. 2012. Динамика гидробиологических процессов, определяющих кормовые условия молоди нерки в пелагиали оз. Азабачье в 2006–2010 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. научн. трудов Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 24. – С. 5–29.

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

Бугаев В. Ф. 2011. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.): монография. – Петропавловск-Камчатский : Изд-во Камчатпресс. – 380 с. + цв. вкл. 20 с.

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

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

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

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