

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

**Доклады
XVII–XVIII международных
научных конференций,
2016–2017 гг.**

**Conservation of biodiversity of Kamchatka
and coastal waters**

**Proceedings of XVII–XVIII international scientific conferences
Petropavlovsk-Kamchatsky, 2016–2017**



**СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ**

Петропавловск-Камчатский
Издательство «Камчатпресс»
2018

УДК 57 (265.53)

ББК 28.688

T51

Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады XVII-XVIII международных научных конференций. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. – 106 с.

ISBN 978-5-9610-0307-9

Сборник включает отдельные доклады состоявшихся 16-17 ноября 2016 г. и 15-16 ноября 2017 г. в Петропавловске-Камчатском XVII и XVIII международных научных конференций по проблемам сохранения биоразнообразия Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Обсуждаются различные аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

УДК 57 (265.53)

ББК 28.688

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, д.б.н., А. М. Токранов, д.б.н. (отв. редактор), О. А. Черныгина

Перевод на английский язык Е. М. Ненашевой

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

ISBN 978-5-9610-0307-9

© Камчатский филиал ФГБУН Тихоокеанский
институт географии ДВО РАН, 2018

УРОВЕНЬ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗНЫХ ТИПОВ СПЕЦИФИЧЕСКОГО ИНВАЗИОННОГО ПРЕССА СОБОЛЯ В КАМЧАТСКОМ КРАЕ

Н. А. Транбенкова

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии (КФ ТИГ) ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский

В результате статистического анализа материалов гельминтологических вскрытий 13508 тушек камчатского соболя за период 1952–2017 гг., уточнены характеристики специфического инвазионного пресса (СИП), как устойчивой формы биоценотических связей популяции этого хищника с фоновыми видами гельминтов. Завершена дифференцировка и определены параметры и уровень стабильности структуры четырех типов, двух подтипов и 9 вариантов этого пресса за 11-летние промежутки времени в ходе мониторинга, длившегося в исследовавшихся районах Камчатского края от 18 до 65 лет.

THE LEVEL OF THE STABILITY OF THE DIFFERENT TYPES OF THE SPECIFIC INFECTION PRESS OF THE SABLE IN THE KAMCHATKA REGION

N. A. Tranbenkova

Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute (KB PGI) FEB RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky

As a result of statistical analysis of materials of helminthological autopsies of 13508 carcasses of Kamchatka sable over the period 1952–2017, the characteristics of a specific invasive press (SIP) as a stable form of biocenotic connections of the predator population with background helminth species were refined. The differentiation was completed and the parameters and level of stability of the structure of four types, two subtypes and 9 variants of this press were determined for 11-year intervals during monitoring, which lasted from 18 to 65 years in the studied areas of the Kamchatka Territory.

Представление об инвазионном прессе камчатского соболя или специфических у него в каждом районе Камчатского края гельминтофаунистических комплексах, стало результатом статистического анализа материалов мониторинга 1952–1993 года. Так была обозначена группа фоновых, т.е., регулярно заражающих этого хищника, видов гельминтов с позиции их участия в регуляции численности (Транбенкова, 1996, 2000, 2006). О негативной роли этих паразитов охотоведы-биологи КО ВНИИОЗ говорили уже с первых лет изучения биологии и экологии соболя (Вершинин, Долгоруков, 1948).

По мере накопления данных мониторинга, характеристики пресса неоднократно уточнялись. Чтобы обозначить группу фоновых видов гельминтов соболя, указав при этом на неповторимость комбинаций показателей его зараженности в каждом районе Камчатского края, после 2011 г. стало использоваться наименование «специфический инвазионный пресс».

В 2015 г. в результате анализа материалов вскрытий 13287 тушек соболя было конкретизировано представление о динамике отдельных инвазий, их географическом размещении и структуре специфического инвазионного пресса (далее СИП). Ее основными характеристиками мы считаем ранжированную по значениям средней экстенсивности инвазии (ЭИ – % зараженных от числа исследованных) последовательность фоновых гельминтов. А также соотношение абсолютной величины средней ЭИ каждого паразита в 9 исследованных районах края. В зависимости от них были окончательно сформулированы параметры выделенных ранее 4-х типов пресса, обоснованы параметры и аббревиатура наименований двух его подтипов и 9 вариантов.

В ходе математической обработки данных за разные периоды мониторинга, обратило на себя внимание относительное постоянство структуры СИП. Ее характеристики, определенные по материалам вскрытий 12619 тушек за 1952–2010 гг., а затем 13274 тушек за 1952–2015 гг., остались аналогичны характеристиками 1952–1993 гг., когда анализировались данные вскрытий 10053 соболей. Т.е., несмотря на значительную амплитуду ежегодных колебаний значений ЭИ отдельных видов гельминтов, их последовательность в СИП и соотношение средней величины этого показателя, менялись мало.

Вывод о стабильности структуры пресса подтвердился после сравнительного анализа ее характеристик за относительно короткие, 10–11 и 12-летние промежутки времени на протяжении всего периода наблюдений в отдельных районах. Несмотря на колебания величины средней ЭИ паразитов в этих промежутках, последовательность видов в СИП, в целом, оставалась однотипной и соответствовала определенной для всего периода мониторинга. Что можно считать одним из критериев, характеризующие специфический инвазионный пресс как постоянно действующую схему биоценотических связей популяции соболя и паразитов. И при этом получить ответ на вопрос о продолжительности гельминтологического мониторинга соболя, если бы стояла задача выявления специфического инвазионного пресса.

Отмеченный в последние 10-15 и, в зависимости от района, 20 лет рост зараженности соболей нематодой *Soboliphyme baturini*, Petrow, 1930 мог изменить структуру СИП за эти промежутки времени и даже повлиять на его общие характеристики за весь период мониторинга. Для регистрации и уточнения территориальных особенностей этого явления, в 2018 г. проведен статистический анализ электронной базы данных гельминтологических вскрытий тушек соболя с 1952 по 2017 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Географические особенности специфического инвазионного пресса (СИП) соболя рассмотрены по административным районам Камчатского края. Во-первых, потому, что названия районов часто были единственными координатами места его добычи. Во-вторых, биогеографические и экологические характеристики территории каждого района отличаются за счет большой площади и значительной протяженности в широтном направлении.

Соболи обитают во всех 8 административных районах полуостровной части (полуострове Камчатка) и в обоих материковых – Пенжинском и Олюторском (рис. 1). Протяженность этой территории, вытянутой в меридиональном направлении приблизительно от 51° с. ш. до 65° с. ш., составляет порядка 1600 км.

Полуостров Камчатка простирается с юга на север почти на 1200 км, его наибольшая ширина – около 400 км. На уровне 60° с. ш. он соединяется с материковой частью края довольно узким, менее 100 км, Камчатским перешейком. С запада полуостров омывается Охотским морем, с востока – Беринговым и Тихим океаном, акватории которых формируют природно-климатические условия всей прибрежной зоны Камчатского края. Большая часть его территории мало или совсем не освоена хозяйственной деятельностью и занята охотничьими угодьями (цит. по Транбенковой, 2006).

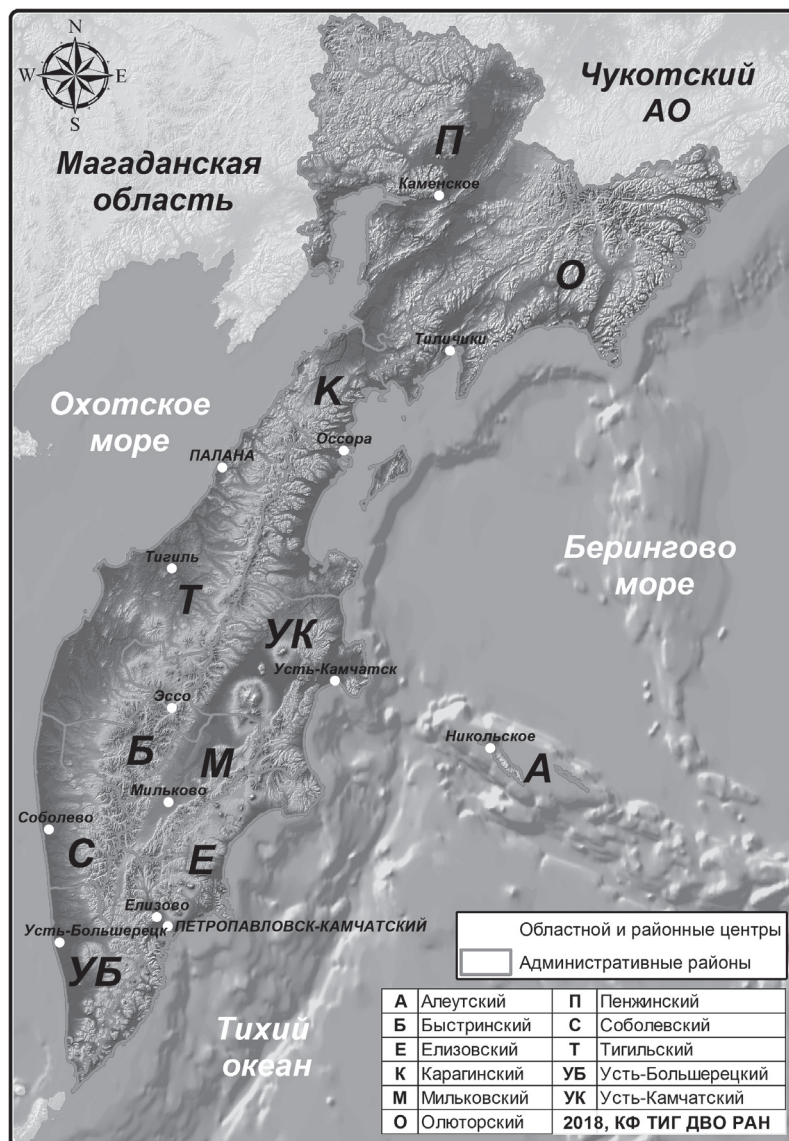


Рис. 1. Географическое местоположение административных районов исследований (автор карты В. Е. Кириченко)

На западном побережье полуострова Камчатка с юга на север расположились Усть-Большерецкий, Соболевский, Быстринский и Тигильский районы. Местообитаниями соболя в прибрежной зоне там служат тундровые редколесья и поймы рек. По мере удаления от берега Охотского моря в предгорья и среднегорья Срединного хребта, проходящего почти по осевой линии полуострова, зверьки плотно заселяют каменноберезовые леса с вкраплениями кедрового стланика.

В северной части западного побережья, на территории Быстринского и Тигильского районов, каменноберезники сменяются смешанными березово-лиственничными лесами с большими участками кедрового стланика.

Восточное побережье с юга на север занимают Елизовский, Усть-Камчатский и Карагинский районы. В пределах первого основными стациями соболя являются каменноберезовые леса с обширными зарослями кедрового стланика в среднегорьях. Как и на всей территории края, зверек тяготеет там к поймам рек и ручьев. В средней части восточного побережья – Усть-Камчатском районе соболю населяет еловые леса («хвойный остров»), а также смешанные леса долин рек. Еще севернее, в Карагинском районе, соболи живут в тундровых редколесьях и в поймах рек.

Центральную часть полуострова или «Центральную долину» бассейна р. Камчатка занимает Мильковский район. От прибрежной зоны Охотского моря с запада он отделен Срединным хребтом, с востока, от Тихоокеанского побережья – Восточным горным массивом. Биотопы соболя в этом районе наиболее разнообразны. Это пойменные и каменноберезовые леса с зарослями кедрового стланика, а также смешанные и еловые, частично заходящие на территорию Быстринского района.

В материковой части края, в Пенжинском районе, занимающем долину р. Пенжина, а также западные отроги Корякского нагорья и восточные Охотско-Колымского, соболи обитают в поймах рек и тундровых редколесьях. В Олюторском – в пойменных лесах прибрежной зоны Берингова моря и предгорий Корякского нагорья (цит. по Транбенковой, 2006).

С 1952 по 1989 гг. популяционный и гельминтологический мониторинг камчатского подвида соболя (*Martes (M) zibellina kamtschadalis* Birula, 1916) проводился Камчатским отделением Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства им. Б. М. Житкова (КО ВНИИ-ОЗ). С 1989 г. исследования продолжает лаборатория экологии высших позвоночных Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии (в настоящее время – Камчатский филиал ТИГ) ДВО РАН. В рамках мониторинга ежегодно вскрываются тушки соболей – «промысловые пробы», собранные охотниками в зимнем сезоне добычи с ноября по февраль. Соответственно, все выводы базируются здесь на анализе инвазированности хищника гельминтами в зимний период.

Статистическая обработка данных гельминтологического мониторинга осуществлялась с применением программного обеспечения Excel-7 «Описательная статистика». Анализировались материалы гельминтологических вскрытий 12686 тушек соболей промысловых проб из 7 районов Камчатского края за период 1952–2017 г. (табл. 1). Из двух, Карагинского и Пенжинского, соболи после 1993 и 1995 гг. не поступали, кроме из 6 тушек из последнего зимой 2006–2007 г. Оттуда использованы результаты предыдущего анализа данных по 2010 г. (Транбенкова, 2014). Обследование 13 тушек соболя из Олюторского района дало некоторое представление о его гельминтофауне.

Таблица 1. Продолжительность и объем материалов гельминтологического мониторинга соболя в Камчатском крае с 1952 по 2017 гг.

Районы		Период мониторинга	Сезонов вскрытий	Вскрыто соболей
Географические	Административные			
Полуостров Камчатка				
Западное побережье				
Юг	Усть-Большерецкий	1966-2017*	37**	825
Средняя часть	Соболевский	1959-2016	43	1151
	Быстринский	1956-2017	44	1053
Север	Тигильский	1956-2017	53	2252
Центральная часть полуострова				
Долина р. Камчатка	Мильковский	1952-2017	60	3631
Восточное побережье				
Юг	Елизовский	1953-2017	57	2701
Средняя часть	Усть-Камчатский	1956-2017	43	1073
Итого:				12686
Север	Карагинский	1975-1993	14	298

Окончание табл. 1

Районы		Период мониторинга	Сезонов вскрытий	Вскрыто соболей
Географические	Административные			
Континентальные районы Камчатского края				
Долина р. Пенжина	Пенжинский	1956-1995; 2006-07	17; 1	511
Побережье Берингова моря	Олюторский	1969-1970; 1984-85	1; 1	13
Всего:				13508

* – Общий период мониторинга в каждом районе отличается.

** – Количество сезонов вскрытий везде меньше, чем общая продолжительность гельминтологического мониторинга, т.к. тушки соболей поступали на исследования не ежегодно.

Из 13508 тушек соболей, методом полных гельминтологических вскрытий (ПГВ) (Скрябин, 1928; Ивашкин и др., 1971) обработано 444 и 13064 методом неполных гельминтологических вскрытий (НГВ). Согласно последнему вскрывались трахея, легкие, желудок и кишечник, поскольку нигде, кроме органов дыхания, пищеварения и мышечной ткани паразиты не были найдены.

Зараженность хищника отдельными гельминтами, а также суммарная всеми видами этих паразитов, оценивалась по величине и динамике средних значений их ЭИ (% инвазированных от числа исследованных). Показатель интенсивности инвазии (ИИ – среднее число паразитов на одного зараженного) использован как вспомогательный.

Устойчивость структуры СИП в разных районах края оценивалась при сравнении ее характеристик за весь период мониторинга и за 11-летние промежутки времени (табл. 2), как соответствующие одному большому циклу численности соболя (Вершинин, Белов, 1973; Валенцев, Филь, 2012).

Таблица 2. Число сезонов вскрытий и количество исследованных тушек соболя в каждые 11 лет на протяжении мониторинга в 9 районах Камчатского края (1952-2017 гг.)

Район	11-летние периоды					
	1952/53- 1962/63	1963/64- 1973/74	1974/75- 1984/85	1985/86 – 1995/96	1996/97- 2006/07	2007/08- 2016/17
	число сезонов промысла/количество вскрытых соболей					
1. Усть-Большерецкий	-	4/181	9/159	9/222	5/105	9/158
2. Соболевский	7/215*		11/313	10/275	6/167	9/193
3. Быстринский	4/118	4/120	9/124	10/248	7/157	10/286
4. Тигильский	7/269	11/553	11/637	11/409	4/124	9/260
5. Елизовский	10/283	9/253	11/523	11/1148	8/320	8/174
6. Усть-Камчатский	10/228		9/262	9/211	6/148	9/224
7. Карагинский	-	-	6/155	8/143	-	-
8. Мильковский	11/1075	11/1309	11/558	10/252	7/207	10/230
9. Пенжинский	4/141		7/223	7/147*		

* – столбцы объединены при условии, что число сезонов вскрытий в одном из соседних 11-летних промежутков не более 2, в другом менее 9.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определены динамические характеристики специфического инвазионного пресса (СИП), т.е., ежегодная и многолетняя изменчивость значений ЭИ фоновых гельминтов. А также условно статические или географические – уровень и особенности гельминтозных инвазий у соболей 9 исследованных районов края, видовая принадлежность и характер доминирования отдельных паразитов.

Показано, что наличие СИП или уникальной у соболей каждого района Камчатского края последовательности и величины значений средней ЭИ одних и тех же видов гельминтов, обусловлено территориальными отличиями этого показателя. В целом они объясняются трехкратным снижением общей зараженности и двукратным сокращением видового разнообразия гельминтов на протяжении всей, протянувшейся к северу почти на 1600 км, территории края. Уменьшается и число фоновых видов. На юге и в центральной части полуострова Камчатка их 11, на севере 10, а в материковой части края – Пенжинском районе – 8.

Общая зараженность хищника на одних и тех же широтах противоположных побережий полуострова тоже различается. Больше всего на юге, несмотря на то, что видовой состав гельминтов у соболей

там один и тот же и не очень большая разница климатических показателей. Так, на западном побережье, в Усть-Большерецком и Соболевском районах, всеми видами гельминтов заражено, в среднем, 80,73 и 75,6%, а на восточном – в Елизовском – 67,02% соболей. И, прежде всего, массовым паразитом – *S. baturini*. Максимальное расстояние между охотничьими угодьями обоих побережий на одной и той же широте 200-150 км и меньше.

На севере полуострова отличия общей инвазированности соболей западного и восточного побережий выражены слабее. В Тигильском районе за все время мониторинга по 2017 г., в среднем, было заражено 47,45% соболей, в Карагинском – 43,7%. В центральной части полуострова – Мильковском районе этот показатель составил 64,64%, что ближе всего к его значению в Елизовском. В Пенжинском районе, приблизительно на 100-150 км севернее Камчатского перешейка, гельминтами было заражено, в среднем, 21,53% от всех исследованных.

В зависимости от частоты обнаружения, в гельминтофауне соболя были выделены «фоновые», «редкие», «очень редкие» и «известные по литературным данным» виды (Транбенкова, 2006). В составе СИП, как уже упоминалось выше, рассматриваются только фоновые (табл. 3). Участие в нем редких и, тем более, очень редких не определено.

Таблица 3. Фоновые виды гельминтов камчатского соболя

Виды гельминтов	Локализация (органы и ткани)		Мах ЭИ за сезон %*	Место обнаружения
	Дыхания	Пищеварения		
Cestoda				
1. <i>Mesocestoides kirbyi</i> Chandl9er, 1944		X	8	все районы**
2. <i>Taenia martis</i> (Zeder, 1803) Freeman, 1956		X	51	-»-
Nematoda				
3. <i>Capillaria putorii</i> (Rudolphi, 1819), Travas- sos, 1915		X	43	-»-
4-5. g. <i>Crenosoma</i> Molin, 1861***	X		62	-»-
6. <i>Baylisascaris devosi</i> Sprent 1968		X	77	-»-
7. <i>Thominx aerophilus</i> (Creplin, 1839) Skrjabin et Schikhobalova, 1954	X		48	-»-
8. <i>Filaroides martis</i> (Werner, 1782)	X		23	-»-
9. <i>Soboliphyme baturini</i> Petrow, 1930		X	96	полуостров Кам- чатка
10. <i>Anisakis simplex</i> Dujardin, 1845 larvae ****		X	19	-»-
11. <i>Trichinella nativa</i> (larvae)	мышечные ткани			все районы

* – Среднее значение ЭИ при исследовании выборок более 29 тушек;

** – все 8 районов полуостровной части края (полуостров Камчатка) и 2 материковых.

*** – Соболя на Камчатке (Контримавичюс, 1969) указан в числе хозяев двух видов – *C. petrowi* Morosow, 1939) и *C. vulpis* (Dujardin, 1874) Railliet, 1915. В журналах вскрытий до 1993 г. использовалось только название рода *Crenosoma*;

**** – *A. simplex larvae* регулярно попадает в желудочно-кишечный тракт соболей с рыбой. Местные виды лососевых найдены осенью и зимой у 4,6 – 32,3%, а весной и летом почти у 10,0% зверьков полуостровной части края. В Пенжинском районе только у 2,1% (Белов, 1977; Валенцев, 1982). Эти цифры ежегодно зависят от кормовой базы хищника.

Среди фоновых гельминтов соболя, пять видов специфичны куньим, еще пять – нескольким семействам наземных хищных и один – морским млекопитающим. Большинство этих видов можно обнаружить ежегодно или через год почти во всех районах края при условии вскрытий 30±3 тушки соболей. Перерывы в 1-3 года свойственны *A. simplex larvae*, более трех лет – для *C. putorii* и *T. nativa* (larvae). Максимальная ежегодная ЭИ фоновых паразитов доходит почти до 100%, минимальная – менее 1%.

Для определения места и роли в структуре СИП, все они были разделены на «массовые», «обычные» и «условно-редкие» в зависимости от абсолютных значений показателей ЭИ (% зараженных от числа исследованных) и частоты обнаружения (табл. 4). Для выделения этих категорий сравнивались материалы только регулярных ежегодных вскрытий не менее 29 тушек соболей из каждого района на протяжении 10 лет и более.

Таблица 4. Сравнительная таблица минимальных и максимальных значений средней ЭИ фоновых видов гельминтов соболя в разных районах Камчатского края 1952-2017 гг.

Виды гельминтов	Средняя ЭИ % в административных районах Камчатского края			
	Max	Районы	Min	Районы
Массовые виды				
<i>S. baturini</i>	69,87	Усть-Большерецкий	0,79	Карагинский
<i>B. devosi</i>	28,19	Карагинский	0,97	Усть-Большерецкий
Обычные виды				
<i>T. martis</i>	17,7	Соболевский	7,8	Карагинский
<i>Th. aerophilus</i>	16,3	Мильковский	0,54	Пенжинский
<i>g. Crenosoma</i>	13,36	Тигильский	5,59	Пенжинский
Условно-редкие виды				
<i>F. martis</i>	4,73	Елизовский	0,52	Пенжинский
<i>A. simplex</i> (larvae)	4,04	Соболевский	0,35	Усть-Камчатский
<i>M. kirby</i>	3,15	Усть-Большерецкий	0,66	Карагинский
<i>C. putorii</i>	2,59	Усть-Камчатский	0,09	Елизовский
<i>T. nativa</i> (larvae)*	6,53	Карагинский (исследованы 100 тушек)	0,38	Усть-Большерецкий (исследованы 148 тушек)

* – Отнесена к условно-редким видам из-за регулярных перерывов в обнаружении, достигающих в некоторых районах до 5-7 лет.

К массовым видам отнесено два вида нематод – *S. baturini* и *B. devosi*. Средняя ЭИ первой из них в 6 из 9 исследованных районов, т.е., на большей части территории полуострова Камчатка, (табл. 5) выше 20%, интенсивность инвазии до 10 экз. Интервалы в их обнаружении возможны только в районах, где средняя ЭИ этих паразитов ниже 1%.

– *S. baturini* – ежегодно отмечается во всех районах южной половины территории полуострова. На севере возможны интервалы в 1-2 года и даже больше. Максимальные значения ее ЭИ за один сезон на юго-западе часто достигает до 100%. Средняя интенсивность составляет 5-8 экз., максимальная до 100 и более (максимум 207 экз.). В Пенжинском районе пока не найдена. Хотя, в соседней Магаданской области в некоторых районах, в том числе севернее Пенжинского, она была отмечена более, чем у 20% исследованных соболей (Домнич, 1983).

– *B. devosi* распространена на территории всего края. Ее максимальная ЭИ за один сезон достигает почти до 70%. Средняя ИИ менее 5 экз., максимальная – до 20 и очень редко больше (максимум 24).

У обычных видов средняя ЭИ ниже 20%, интенсивность до 5 экз. К ним относится цестода *T. martis*, нематода *Th. aerophilus* и представители рода *Crenosoma*. В большинстве районов они отмечаются ежегодно или с разрывом в 1-2 года. Максимальная ежегодная ЭИ, в зависимости от района, может достигать 60%, максимальная ИИ – 20 экз. и несколько раз более 30.

К условно-редким отнесены виды, средняя ЭИ которых в большинстве районов ниже 5%. Это 4 нематоды – *F. martis*, *A. simplex* (larvae), *C. putorii*, *T. nativa* (larvae) и одна цестода – *M. kirby*. Интервалы между обнаружением первых двух в одних и тех же районах иногда достигают до 2-4-х лет. Остальных – до 5 и больше. Максимальная ежегодная ЭИ достигает 40%. Средняя интенсивность менее 3 экз., максимальная редко больше 10. Этим характеристикам наиболее соответствуют нематода *A. simplex larvae* и цестода *M. kirby*. Нематода *F. martis* местами имеет очаговое распространение и там, в отдельные годы, бывает обычным видом. Но, очаги локальны и редки, поэтому ее средняя ежегодная ЭИ ни в одном районе не достигает 5%. У *C. putorii*, судя по многолетним наблюдениям, периодичность обнаружения колеблется от 1 года до 15.

Принадлежность отдельных паразитов к любой из этих категорий в разных районах края отличается. Но, самую высокую среднюю ЭИ, хотя бы в нескольких, имеют только массовые нематоды *S. baturini* и *B. devosi*.

Для определения роли каждого паразита в СИП соболей отдельных районов использовались не только значения их средней ЭИ, но и «доли» или % находок среди всех видов, обнаруженных за все время наблюдений. В зависимости от величины этих показателей выделены виды, доминирующие в СИП, а также субдоминанты и сопутствующие. К первым отнесены гельминты, доля которых всегда выше 30%, к субдоминантам – ниже 30%, к сопутствующим – ниже 6%.

Значения средней ЭИ доминантов в 1,7-8 раз выше, чем у субдоминантов. У субдоминантов выше, чем у сопутствующих от 3 до 70 и более раз, что обусловлено очень широким диапазоном значений ЭИ последних (табл. 5).

Таблица 5. Экстенсивность зараженности соболей разных районов Камчатского края фоновыми видами гельминтов по результатам общего периода мониторинга 1952–2017 г.

Районы Камчатского края	Значения ЭИ % фоновых видов гельминтов из разных органов и тканей									
	Желудок			Кишечник			Трахея, легкие			Мышцы
	<i>S. baturini</i>	<i>C. putorii</i>	<i>A. simplex larvae</i>	<i>B. devosi</i>	<i>T. martis</i>	<i>M. kirbyi</i>	<i>g. Crenosoma</i>	<i>Th. Aerophilus</i>	<i>F. martis</i>	<i>T. nativa larvae</i>
Усть-Большерецкий	69,87	1,60	2,43	0,97	11,62	3,15	12,70	8,68	0,80	0,38
Соболевский	67,16	0,32	4,04	1,90	17,70	1,67	10,11	3,91	0,60	0,74
Быстринский	52,87	2,23	0,49	10,04	15,71	2,84	9,49	11,34	4,01	1,52
Тигильский	20,86	1,65	0,82	8,27	14,03	3,04	13,36	5,13	1,29	1,11
Мильковский	29,06	1,33	1,15	28,22	13,36	1,78	12,00	16,3	3,09	0,64
Елизовский	44,57	0,09	2,61	17,74	7,97	1,43	13,17	9,71	4,73	1,68
Усть-Камчатский	17,31	2,59	0,35	13,23	9,72	2,35	8,43	16,10	2,50	3,22
Карагинский	0,79	0	1,92	28,19	7,80	0,66	7,80	7,41	2,70	6,53
Пенжинский	0	1,38	0	2,83	11,19	0,75	5,59	0,54	0,52	0

В зависимости от уровня и характера доминирования каждого из этих паразитов были выделены типы, подтипы и варианты СИП. В качестве их наименований предложена аббревиатура из первых букв общенаучных, в том числе биологических англоязычных терминов, обозначающих важнейшие признаки и компоненты структуры на латинице. Что облегчает дифференцирование отдельных вариантов при их описании и анализе.

Типы названы в соответствии с количеством доминантов. Если их один или два – это monodominating – **MD** или bidominating – **BD**. При отсутствии доминанта – no dominating – **ND**. Переходный, между имеющим и не имеющим доминанта, обозначен как passage – **P**.

Далее в аббревиатуре идет первая буква наименования рода доминирующего вида гельминта. Например – *S. baturini* – **S**, *B. devosi* – **B**, *T. martis* – **T**. Затем указан подтип СИП – **h** – гомогенный (homogeneous), если он более чем на 70% представлен одним доминирующим видом паразита с двумя-тремя субдоминантами. Или гетерогенный (heterogeneous) – **hh**, если доля доминанта менее 70%, а субдоминантов обычно четыре. После обозначения подтипа указан вариант прессы – **1** или **2**, если их больше одного. Если тип и подтип представлен одним вариантом, то цифра 1 не ставится.

Тип 1. – «Монодоминантный» (MD). Доминант один, его ЭИ более чем в 2,5 раза выше максимальной (тах) ЭИ субдоминантов, а доля среди всех гельминтов составляет от 60 до 85% и выше. Этот тип представлен тремя подтипами. В первом и втором из них по 2 варианта, в третьем – 1 (рис. 2).

Подтип 1. MD-S-h. Гомогенный. Доминирует нематода *S. baturini*. Ее доля среди всех паразитов выше 85%, субдоминантов не более 3-х видов.

Два варианта этого подтипа отмечены в районах южной половины западного побережья полуострова Камчатка:

– **1. – MD-S-h-1.** Доля *S. baturini* выше 85,6%. Средняя ЭИ этого паразита выше максимальной ЭИ субдоминантов не менее, чем в 5,7 раз. Субдоминантов 3 вида. (Усть-Большерецкий район).

– **2. – MD-S-h-2.** Доля *S. baturini* выше 85,6%. ЭИ доминанта превосходит тах ЭИ субдоминантов в 3,8 раза. Субдоминантов 2 вида. (Соболевский район).

Подтип 2. MD-S-hh. Гетерогенный. Доминирует *S. baturini*. Ее доля среди всех гельминтов от 60 до 68%, субдоминантов 4 вида. Представлен двумя вариантами ^{Т Краевой} – в средней части западного побережья полуострова, второй – на юге восточного:

– **1. – MD-S-hh-1.** Доля *S. baturini* выше 68%. Ее ЭИ выше тах ЭИ субдоминантов более чем в 3,3 раза. (Быстринский район).

– **2. – MD-S-hh-2.** Доля *S. baturini* 62,29%. Ее ЭИ выше тах ЭИ субдоминантов более, чем в 2,5 раза. (Елизовский район).

Подтип 3. MD-B-hh. Гетерогенный. Доминирует нематода *B. devosi*. Ее доля среди всех гельминтов выше 60%, субдоминантов 3 вида. Представлен одним вариантом на северо-востоке полуострова Камчатка:

1. – MD-B-hh. Доля *B. devosi* 61,56%. Ее ЭИ выше тах ЭИ субдоминантов 3,61 раз. (Карагинский район).

Тип II. – «Бидоминантный» (BD-SB-hh). Гетерогенный. Два равноправных доминанта – *S. baturini* и *B. devosi*. Доля каждого из них ниже 42,5%. Субдоминантов 3. Этот тип представлен одним вариантом в центральной части полуострова Камчатка.

– **1. – BD-SB-hh.** Доля *S. baturini* около 41,%. Доля *B. devosi* выше 42,4%. Показатель ЭИ обеих нематод выше тах ЭИ субдоминантов более, чем в 1,7 раза. (Мильковский район).

Тип III. – «Переходный» (P-hh). Гетерогенный. Доминант один, его доля ниже 36,5%. Значение ЭИ выше тах ЭИ субдоминантов в 2 два раза или близко к этой величине. Представлен отдельными вариантами в двух районах. В одном, на севере западного побережья доминирует *S. baturini*. Во втором, в материковой части края, доминирует цестода *T. martis*.

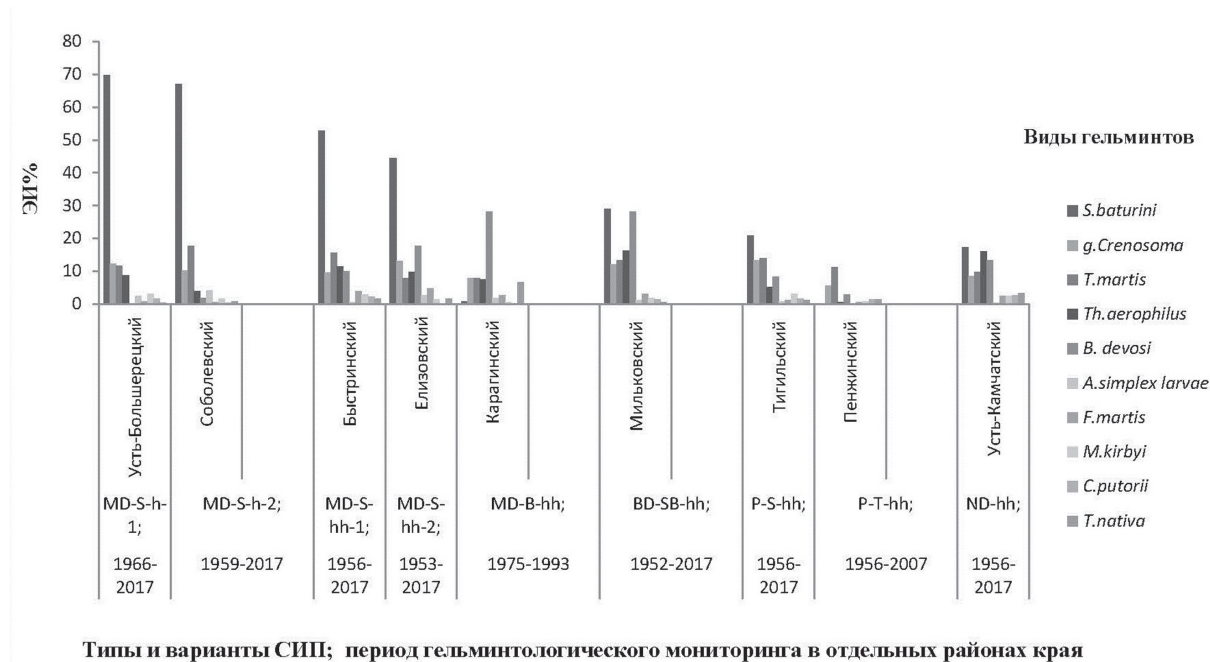


Рис. 2. Специфический инвазионный пресс (СИП) соболей Камчатского края

1. – P-S-hh. Доля *S. baturini* около 36,5%. Субдоминантов 4. ЭИ доминанта выше тах ЭИ субдоминантов в 1,5-2 раза. (Тигильский район).

2. – P-T-hh. Доля *T. martis* выше 33,7%. Субдоминантов 3. ЭИ доминанта выше тах ЭИ субдоминантов в 1,9 раза. (Пенжинский район).

Тип IV. – «Нет доминантов» (ND-hh). Гетерогенный. Один вариант в средней части восточного побережья:

1. – ND-hh. Нет постоянно выраженных доминантов. Средняя ЭИ массовых и обычных видов в его составе в разные периоды может увеличиваться или уменьшаться в 1,5-1,7 раза. Этот показатель у каждого из них выше тах ЭИ сопутствующих видов в 5-36 раз. Один вариант. (Усть-Камчатский район).

Основные характеристики всех типов и вариантов СИП обусловлены, прежде всего, территориальной рокировкой величины средней ЭИ и доли среди всех видов нематод доминантов *S. baturini* и *B. devosi* с юго-запада на северо-восток полуострова Камчатка. А также отличиями этих показателей в пределах одной и той же широты.

У *S. baturini* на западном побережье они везде выше, чем на восточном и повсеместно убывают к северу. Средняя ЭИ *S. baturini* с юга на север западного побережья снижается в 3,3 раза, восточного – в 56,4 раза, а доля среди всех гельминтов, соответственно, в 2,3 и в 44,4 раза.

Значения ЭИ и доли *B. devosi* среди всех паразитов «ведут себя» с точностью «до наоборот». На восточном побережье полуострова они выше, чем на тех же широтах западного и растут к северу. Средняя ЭИ этой нематоды на севере западного побережья в 8,5 раза выше, чем на юге, на севере восточного – в 1,6 раза. Доля среди всех к северу на западном увеличивается в 13,3 раза, на восточном в 2,4 (табл. 6).

Таблица 6. Сравнительная таблица значений ЭИ и доли в СИП *S. baturini* и *B. devosi* на юге и севере полуострова Камчатка (%) (1952-2017 гг.)

Географические и административные районы полуострова Камчатка	S. baturini		B. devosi	
	ЭИ	Доля в СИП	ЭИ	Доля в СИП
Западное побережье				
Южная часть, Усть-Большерецкий район	69,87	85,61	0,97	1,31
Северная часть, Тигильский район	20,86	36,46	8,27	17,43
Восточное побережье				
Южная часть (Елизовский район)	44,57	62,29	17,74	26,05
Северная часть (Карагинский район)	0,79	1,4	28,19	61,56

За счет этих особенностей, нематода *S. baturini* безусловно или хотя бы условно доминирует в 6 районах края. В 3-х районах западного побережья с юга на север полуострова – Усть-Большерецком, Соболевском, Быстринском и в одном на юге восточного – в Елизовском – она является единственным и безусловным доминантом. В расположенном на этих же широтах в центральной части полуострова – Мильковском районе – остается первым по значимости из двух доминантов. На севере западного побережья, в Тигильском районе, играет роль условного доминанта из-за трех и двукратного снижения ЭИ. На противоположной стороне полуострова – на северо-восточном побережье, в Карагинском районе, превращается в сопутствующий вид. Еще севернее, в Пенжинском, как уже упоминалось ранее, не найдена.

Нематода *B. devosi* является безусловным доминантом только в одном районе северо-востока полуострова – Карагинском. В Мильковском эту роль она играет вместе с *S. baturini*, немного уступая ей. Еще в пяти районах является субдоминантом и в двух – Усть-Большерецком и Соболевском – сопутствующим.

Паразит из категории обычных – цестода *T. martis* доминирует в Пенжинском районе, что косвенно свидетельствует о ее переходе в категорию массовых. И превращении нематодно-цестодной фауны соболей полуостровной части края в цестодно-нематодную, как это свойственно северным окраинам Евразии (Контримавичюс, 1969).

В Усть-Камчатском районе, в средней части восточного побережья, большую часть времени мониторинга средняя ЭИ массовых и обычных видов отличали мало и все они играли роль субдоминантов.

Стабильность, т.е., соответствие параметров структуры СИП одному и тому же типу и варианту, выявлена путем ее сравнения за весь период мониторинга и за 11-летние промежутки времени.

Как показано выше, в таблице 2, из-за неравного количества сезонов вскрытий соболей в разных районах, число сравниваемых 11-летних промежутков колебалось от 2 и 3 в Карагинском и Пенжинском районах до 5 в Усть-Большерецком, Соболевском, Усть-Камчатском и 6 – в Быстринском, Тигильском, Елизовском и Мильковском.

Наиболее стабильными оказались все варианты монодоминантного типа СИП – **MD**. Особенно, гомотипного подтипа **h**. Что иллюстрируют графики 11-летней динамики вариантов **MD-S-h-1** в Усть-Большерецком, **MD-S-h-2** Соболевском (рис. 3, 4), а также **MD-B-hh** в Карагинском, **MD-S-hh-1** в Быстринском и **MD-S-hh-2** в Елизовском районах (рис. 5, 6, 7).

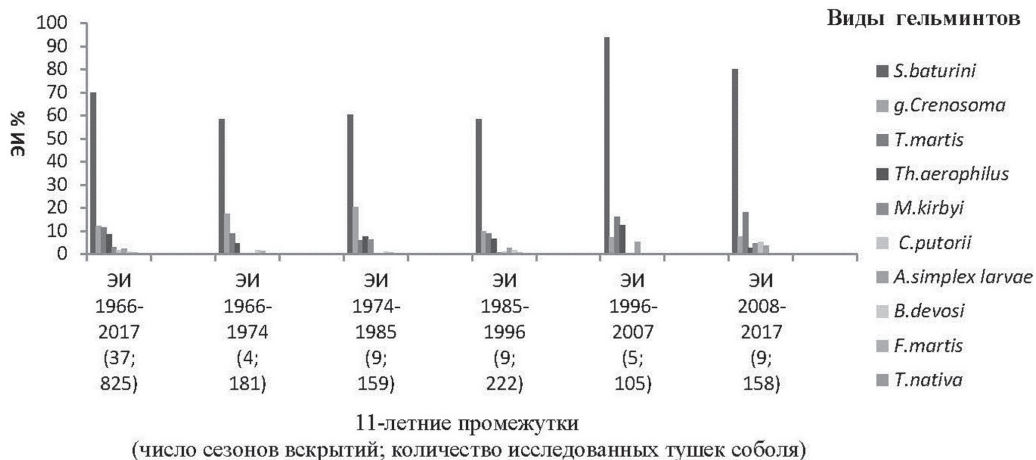


Рис. 3. Тип СИП MD-S-h-1. Усть-Большерецкий район (ЭИ общая за 1966-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)

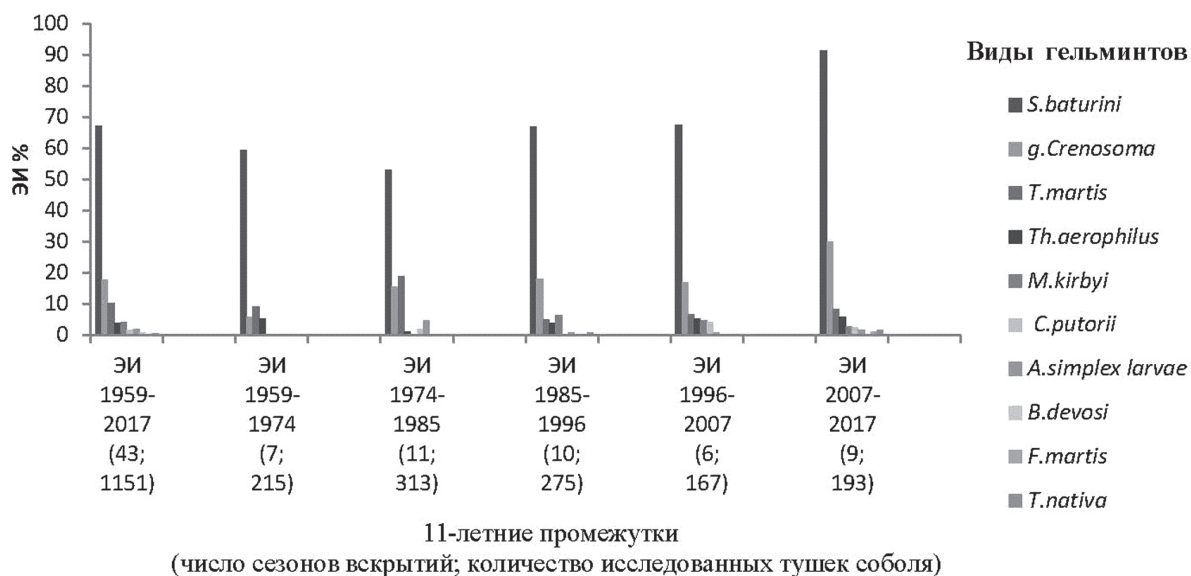


Рис. 4. Тип СИП MD-S-h-2. Соболевский район (ЭИ общая за 1959-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)

Структура вариантов СИП MD-S-h-1 и MD-S-h-2 в Усть-Большерецком и Соболевском районах максимально однотипна, несмотря на существенный рост значений ЭИ *S. baturini* в последних 11-летних промежутках. В Усть-Большерецком она неизменна при сравнении даже относительно небольшого числа сезонов вскрытий в 1966-1974 и 1996-2007 г. (рис. 3). Хотя, за счет существенных флуктуаций ЭИ субдоминантов, могла быть более неоднородной, как это наблюдается в гетерогенных вариантах типа MD-hh.

В варианте СИП – MD-B-hh в Карагинском районе (рис. 5) уровень доминирования *B. devosi* высок в обоих периодах, на которые там было поделено время мониторинга.

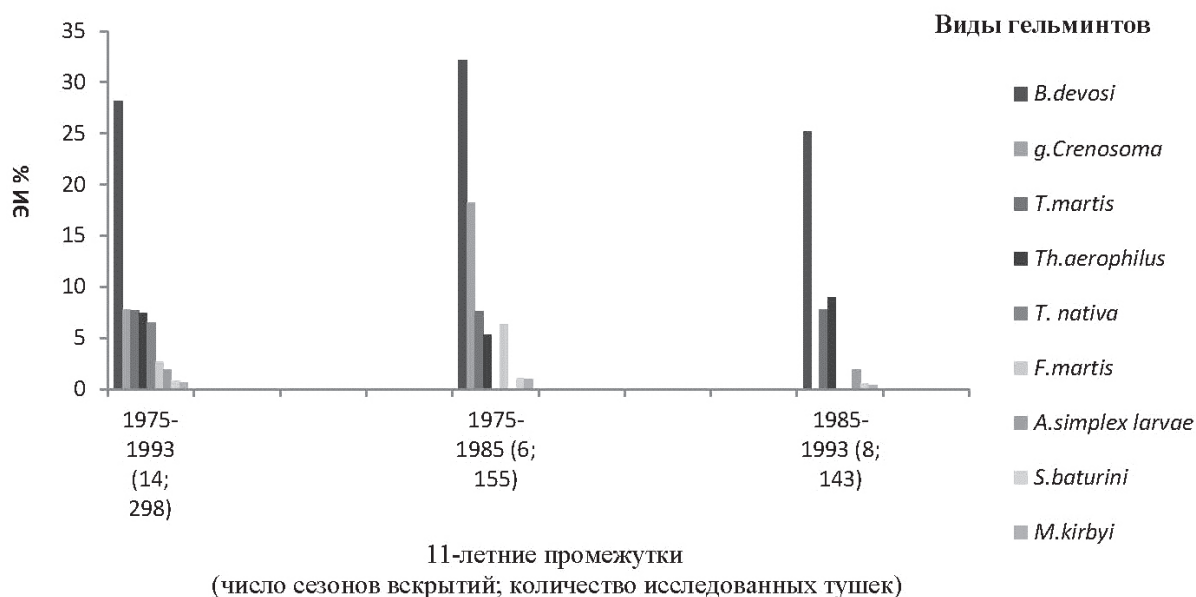


Рис. 5. Тип СИП MD-B-hh. Карагинский район (ЭИ общая за 1975-1993 гг. и в каждые 11 лет этого периода)

В варианте MD-S-hh-1 в Быстринском районе (рис. 6) на протяжении всего периода мониторинга доминирует *S. baturini*. При этом, в промежутке 1963-1974 г. когда соболи вскрывались всего 4 сезона, ее средняя ЭИ оказалась очень низкой, мало отличаясь от ЭИ субдоминанта *g. Crenosoma*.

Аналогично «ведет себя» вариант СИП MD-S-hh-2 в Елизовском районе (рис. 7).

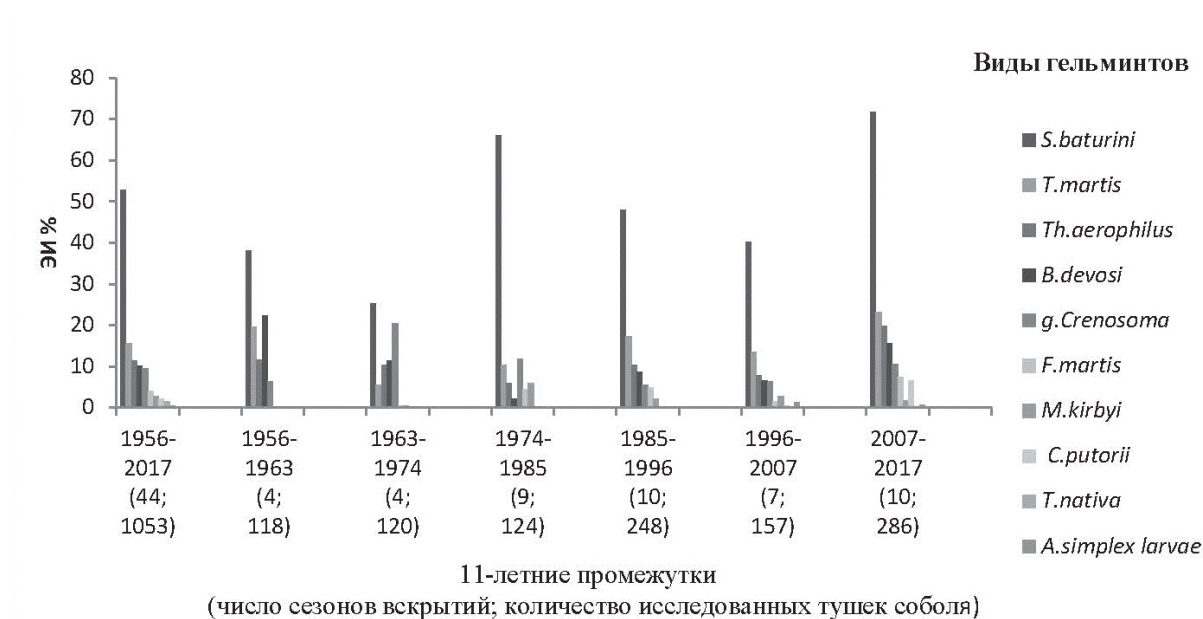


Рис. 6. Тип СИП MD-S-hh-1. Быстринский район (ЭИ общая за 1956-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)



Рис. 7. Тип СИП MD-S-hh-2. Елизовский район (ЭИ общая за 1953-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)

Там уровень доминирования *S. baturini* в 11-летнем промежутке с 1985 по 1996 гг., становится наименьшим, в сравнении с остальными.

Это явление в вариантах **MD-S-hh-1** и **MD-S-hh-2** обусловлено более низкими значениями ЭИ доминанта и их гетерогенностью, повысившей роль субдоминантов.

При сравнении вариабельности структуры бидоминантного СИП **BD-SB-hh** соболей Мильковского района (рис. 8) видно, что в четырех из шести 11-летних промежутков доминирует *S. baturini*, в двух *B. devosi*. Во всех случаях значения ЭИ обоих нематод выше, чем у субдоминантов, как и следует из определения этого типа.

Особенностью переходного типа СИП (**P**) является наличие слабо выраженного доминанта в каждом 11-летнем промежутке. В варианте **P-S-hh** у соболей Тигильского района (рис. 9) условное, т.е., с небольшим превышением, доминирование *S. baturini* выражено в четырех из них. Еще в двух промежутках доминируют *g. Crenosoma* и *T. martis*. Причем результаты анализа зараженности соболей всего за четыре сезона в промежутке 1996-2007 г. могут быть недостаточно корректными.

В варианте **P-T-hh** в Пенжинском районе (рис. 10) в двух 11-летних промежутках доминирует *T. martis* и в одном – *g. Crenosoma*. Что, как и в предыдущем варианте типа **P-hh**, свидетельствует только об условном доминировании и возможной смене доминантов.



Рис. 8. Тип СИП BD-SB-hh. Мильковский район (ЭИ общая за 1952-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)



Рис. 9. Тип СИП P-S-hh. Тигильский район (ЭИ общая за 1956-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)

В единственном варианте типа СИП **ND-hh** в Усть-Камчатском районе (рис. 11) в трех из пяти 11-летних промежутков доминантов нет, т.к. средняя ЭИ массовых *S. baturini* и *B. devosi* колеблется в тех же пределах, что и у обычных видов *g. Crenosoma*, *Th. aerophilus* и *T. martis*, играющих в СИП роль субдоминантов. Чем и обусловлено наименование этого типа. С 1996 г. по 2007 г. средняя ЭИ *B. devosi* выше максимальной ЭИ других видов в 1,8 раза. А с 2007 по 2017 г. ЭИ *S. baturini* выше, чем у остальных в 1,5 раза. Характеристики СИП в этих промежутках приблизились к переходному типу **P-hh**. Ответ на вопрос об устойчивости этой тенденции и возможной смене характеристик варианта СИП **ND-hh**, может быть получен при продолжении гельминтологического мониторинга соболя в Усть-Камчатском районе. Хотя, как уже отмечалось выше, значительное увеличение зараженности соболей *S. baturini* в последние 10-20 лет в Усть-Большерецком и Соболевском, а также Быстринском, Елизовском и Мильковском районах не меняло структуру СИП.

По мере убывания стабильности все 9 вариантов четырех типов СИП расположились следующим образом:

Максимально стабильный. – Качественные и количественные характеристики сохраняются во всех 11-летних промежутках времени в ходе мониторинга.

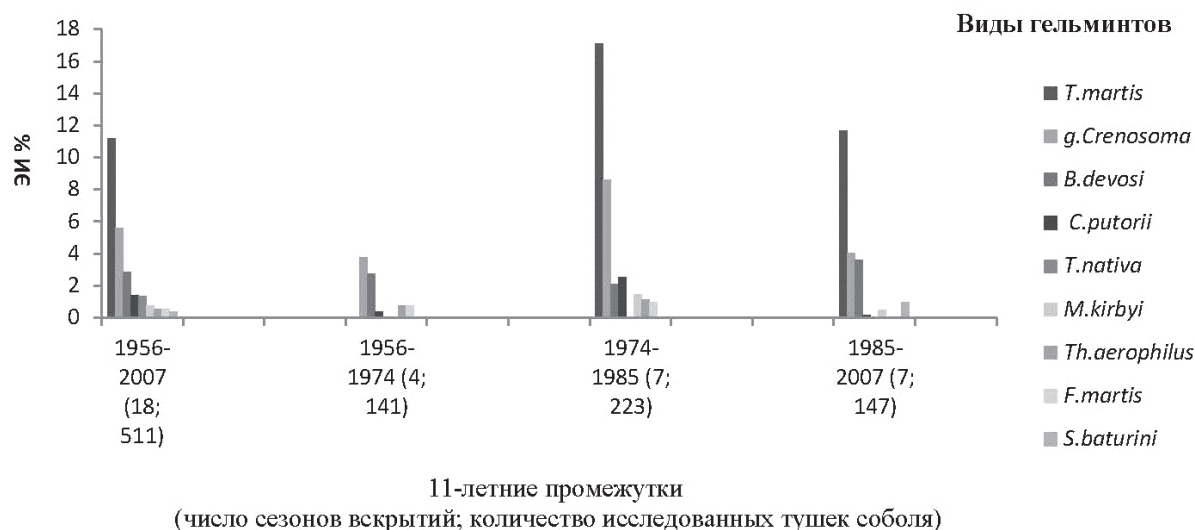


Рис. 10. Тип СИП Р-Т-hh. Пенжинский район (ЭИ общая за 1956-1985, 2006-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)

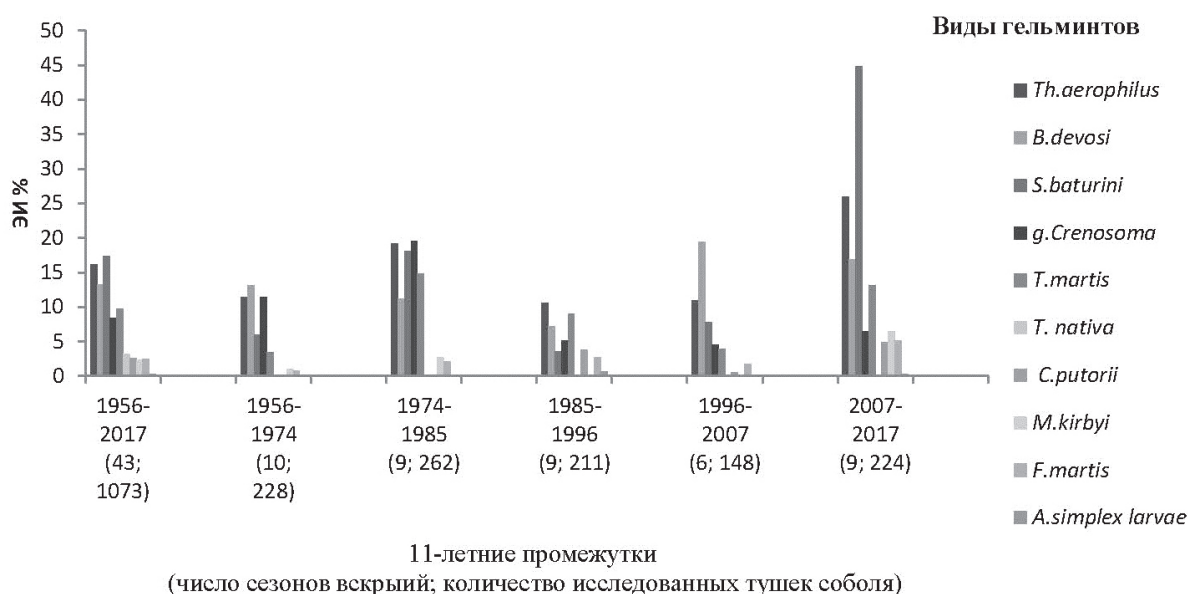


Рис. 11. Тип СИП ND-hh. Усть-Камчатский район (ЭИ общая за 1956-2017 гг. и в каждые 11 лет этого периода)

I. Оба варианта гомогенного монодоминантного типа **MD-S-h-1** и **MD-S-h-2** на юго-западе полуострова в Усть-Большерецком и Соболевском районах, где наблюдения продолжались 51 и 58 лет, соответственно.

Достаточно стабильный. Сохраняет основные характеристики во всех шести или в пяти из шести сравниваемых 11-летних промежутках.

I. Оба варианта гетерогенного (hh) монодоминантного типа **MD-S-hh – 1** и **MD-S-hh-2** в Быстринском и Елизовском районах. Отличаются от предыдущих вариантов более высокой амплитудой колебаний средней ЭИ субдоминантов на протяжении 61 года общего периода мониторинга в первом из них и 64 лет во втором.

II. Вариант гетерогенного монодоминантного типа – **MD-B-hh** с доминантом *B. devosi* в Карагинском районе. Несмотря на сходство с «максимально стабильными» вариантами, отнесен к «достаточно стабильным», т.к. сравнивались всего два 11-летних промежутка за 18 лет мониторинга. Это в 2-3 раза меньше, чем в остальных районах, что снижает уверенность в долговременной максимальной стабильности этого варианта.

III. Единственный вариант гетерогенного бидоминантного типа – **BD-SB-hh**. Доминанты *S. baturini* и *B. devosi* в Мильковском районе. Его характеристики стабильны в 5 из 6 одиннадцатилетних промежутков, т.е., в течение 58 из 65 лет наблюдений.

Относительно стабильный. Сохраняет основные характеристики в двух из трех или в четырех из пяти-шести сравниваемых 11-летних промежутков.

Оба варианта переходного типа (**P-hh**):

I. Вариант **P-S-hh** в Тигильском районе.

II. Вариант **P-T-hh** в Пенжинском. Отличается от всех предыдущих доминированием обычного вида – цестоды *T. martis*, сохранявшееся в двух из трех 11-летних промежутках.

III. Единственный вариант гетерогенного типа **ND-hh** в Усть-Камчатском районе. Отнесен к этой группе, поскольку безоговорочно соответствует своей характеристике в трех из пяти одиннадцатилеток, т.е. 40 лет из 61 года мониторинга.

ВЫВОДЫ

1. Важнейшим доводом в пользу корректности вывода о СИП можно считать его стабильность, т.е., соответствие параметров структуры одному и тому же типу и варианту в разные промежутки времени.

2. Самыми стабильными являются гомогенные варианты СИП с 4-5 – кратным превышением величины средней ЭИ доминанта над тах ЭИ субдоминантов и доли доминанта более 80% (**MD-S-h-1** и **MD-S-h-1**).

3. Флуктуации значений ЭИ доминантов и субдоминантов в гетерогенных вариантах СИП с 3-4 кратным превышением величины средней ЭИ одного или двух доминантов над тах ЭИ субдоминантов и с долей доминанта не менее 38%, влияют на структуру СИП в относительно короткие промежутки времени, но не меняют его многолетние характеристики (**MD-S-hh-1**, **MD-S-hh-2**, **BD-SB-hh**, **P-S-hh**, **ND-hh**).

4. Большее или меньшее, в зависимости от принадлежности к «максимально», «достаточно» или «относительно» стабильным вариантам, постоянство структуры и, одновременно, динамизм ее компонентов указывают на способность СИП гомеостазу в составе других природных биоценологических механизмов регуляции численности соболя в Камчатском крае.

5. Достоверность результатов сравнения стабильности вариантов СИП **MD-B-hh** и **P-S-hh** соболей Карагинского и Пенжинского районов в двух и трех 11-летних промежутках, соответственно, может вызывать сомнения. Но, учитывая, что за 14 и 19 сезонов вскрытий оттуда были исследованы вполне корректные выборки в 298 и 511 тушек, итоги сравнения приняты, как предварительные.

6. В остальных семи районах полуостровной части Камчатского края число сезонов вскрытий колебалось от 37 до 60, количество исследованных тушек соболей – от 825 до 3631, что не оставляет сомнений в достоверности результатов анализа стабильности структуры СИП соболей на протяжении всего периода мониторинга с 1952 по 2017 гг.

ЛИТЕРАТУРА

- Белов Г. А. 1977. Особенности популяций соболя на Камчатке: Автореф дис. ... канд. биол. наук. – М.: НИИ Охр. прир. и заповед. дела. – 16 с.
- Валенцев А. С. 1982. Питание камчатского соболя в весенне-летний период // Науч. конф. Охр. хищн. млекопит. Дальн. Вост.: Тез. докл. – Владивосток. – С. 47-48.
- Валенцев А. С., Филь В. И. 2012. Соболи Камчатки. Экология, охота, управление ресурсами, гманизация орудий и способов добычи. – Петропавловск-Камчатский: «ИПК» «Дальпресс». – 246 с.
- Вершинин А. А., Белов Г. А. 1973. Камчатка и о. Карагинский // Соболи, куница, харза. – М.: Наука. – С. 118-132.
- Вершинин А. А., Долгоруков Е. М. 1948. Материалы по биологии соболя и соболиному промыслу Камчатской области // Тр. ВНИОЗ. – Вып. 8. – С. 57-83.
- Домнич И. Ф. 1983. Эколого-фаунистический анализ гельминтов кунных из разных районов Магаданской области // X Всесоюз. симпози. Биол. пробл. Севера. Ч. 2. Животн. мир / секции УП, УПВ, Х-ХУ, ХУП. Тез. докл. – Магадан: ИБПС. – С. 314.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Н., Назарова Н. С. 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. – М.: Наука. – 124 с.
- Контримавичус В. Л. 1969. Гельминтофауна кунных и пути ее формирования. – М.: Наука. – 432 с.
- Скрябин К. И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая и человека. – М.: Изд-во МГУ. – 45 с.
- Транбенкова Н. А. 1996. Гельминтозные инвазии как один из механизмов регуляции численности млекопитающих (на примере кунных Камчатской области): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Владивосток: ДВГУ. – 22 с.
- Транбенкова Н. А. 2000. Некоторые принципиальные схемы участия гельминтов в регуляции численности хозяина (на примере камчатского соболя) // Тр. КИЭП ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. – Вып. 1. – С. 139-169.
- Транбенкова Н. А. 2006. Гельминты кунных Mustelidae Камчатки. – Владивосток: Дальнаука. – 254 с.
- Транбенкова Н. А. 2014. Типы и особенности специфического инвазионного пресса соболей в Камчатском крае // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XV межд. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – С. 97-100.