

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии
ДВО РАН

Камчатская Лига Независимых Экспертов

Проект ПРООН/ГЭФ
«Демонстрация устойчивого сохранения биоразнообразия на примере четырех особо охраняемых
природных территорий Камчатской области Российской Федерации»

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады
IX международной научной конференции
25–26 ноября 2008 г.

Conservation of biodiversity of Kamchatka
and coastal waters
Proceedings of IX international scientific conference
Petropavlovsk-Kamchatsky, November 25–26 2008

Петропавловск-Камчатский
Издательство «Камчатпресс»
2009

Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады IX международной научной конференции, посвященной 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф. П. Рябушинского. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. – 144 с.

Сборник включает отдельные доклады состоявшейся 25–26 ноября 2008 г. в Петропавловске-Камчатском IX международной научной конференции 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 теоретические и методологические аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

Редакционная коллегия:

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

Перевод на английский О. Н. Селивановой

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

**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 (БАСЕЙН 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 плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllbothrium* sp. смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг., а также половозрелых особей нерки стада «А» (наиболее многочисленной возрастной группы – 2.3), вернувшихся и выловленных в бассейне оз. Азабачьего в 1982–2007 гг. Показано, что между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов и половозрелых рыб стада «А» и смолтов группировки «Е» в отдельные периоды (в одноименных поколениях) существует достаточно высокая и достоверная связь с численностью рыб в море (зрелой части стада «А» и группировки «Е»).

**TO THE ISSUE ABOUT CORRELATION BETWEEN THE PLEROCERCROID
DIPHYLLOBOTHRIUM SP. DISTRIBUTION AMONG SOCKEYE SALMON
ONCORHYNCHUS NERKA SMOLTS AND MATURE REPRESENTATIVES
OF «A» STOCK AND «E» GROUP AND THEIR ABUNDANCE OF THE CARRIES
IN THE YEAR OF THEIR MASS MIGRATION (THE KAMCHATKA RIVER WATERSHED)**

V. F. BUGAEV

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

The lake Azabachye is one of principle nursery and spawning site 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 *Diphyllbothrium* sp. among smolts of the «A» stock and «E» group emerged from the Azabachye Lake in 1979–2007 and among mature individuals of the «A» stock (the most abundant age group 2.3) caught in the lake in 1982–2007 has studied. A high and authentic correlation has 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.

Нерка – важный промысловый объект международного значения, играющий заметную роль в экономике Камчатского края (Бугаев, 1995а; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев А., Бугаев, 2003; Антонов и др., 2007). Причем порядка 90 % ее добычи в Азии обеспечивает вылов нерки всего двух рек – Озерной и Камчатки. В бассейне последней из них воспроизводится второе по численности азиатское стадо нерки.

Стадо нерки р. Камчатки (в отличие от нерки р. Озерной, все воспроизводство которой сосредоточено в бассейне оз. Курильского) имеет более сложную популяционную структуру (Крогиус, 1970; Бугаев, 1983, 1986, 1995а).

Показано (Бугаев, 1983, 1986, 1995а), что ранняя форма нерки, нерестящаяся в притоках верхнего и среднего течения р. Камчатки (на территории Мильковского района), практически полностью мигрирует в море в год выхода из нерестовых гнезд – сеголетками с длиной тела всего 35–45 мм (группировка «С»). Молодь поздней формы из этого же района первый год жизни нагуливается в районе нерестилищ, скатываясь в море в возрасте годовиков – 1+ (группировка «В»). Основная масса нерки, нерестящейся в притоках среднего и нижнего течения р. Камчатки (на территории Усть-Камчатского района), сеголетками мигрирует на нагул в оз. Азабачье, расположенное в нижнем течении реки, скатываясь в море в возрасте 1+ (группировка «Е»). Одновременно в бассейне оз. Азабачьего воспроизводится и аборигенное стадо нерки, молодь которого живет в озере две зимы и мигрирует в море в возрасте 2+ (стадо «А»). Помимо названных, в бассейне р. Камчатки нерка воспроизводится в оз. Двухъярточном (стадо «Д») и в оз. Нерпичьем (стадо «Н»). Покатники стада «Д» имеют возраст 2+, стада «Н» – 1+.

В целом половой зрелости нерка р. Камчатки достигает после трех лет жизни в море. Наиболее многочисленны особи нерки стада «А» и группировки «Е», составляющие в среднем более 70 % всей нерки р. Камчатки; группировки «С», «В» и стадо «Д» имеют значительно меньшую численность, а численность стада «Н» – в настоящее время практически ничтожна. Помимо всего, среди особей группировки «Е» выделяется порядка 8–9 % рыб, относящихся к группировке «Н» (по предположению, сеголетками они мигрировали на нагул в оз. Нерпичье), но при анализе динамики численности рыб группировки «Е» из-за низкой численности их не выделяют (Бугаев, 1983, 1986, 1995а).

Пресноводный темп роста нерки неразрывно связан с динамикой ее численности, что нашло свое отражение в известной связи между размерно-массовыми показателями смолтов и численностью половозрелых рыб соответствующих поколений (Крогиус, 1961; Ricker, 1962; Foerster, 1968; Burgner, 1991; Koenings, Burkett, 1987; Koenings et al., 1993; Бугаев, 1995; и др.).

Только сравнительно недавно было показано (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004, 2007), что у нерки стада 2-го порядка оз. Азабачьего (стадо «А»), расположенного в нижнем течении р. Камчатки, имеет место положительная связь между длиной (массой) тела смолтов возраста 2+ и численностью возвратов половозрелых рыб.

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

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 *Copepoda*, а не окончательных хозяев – рыбоядных птиц и млекопитающих (Бугаев, 1982, 1995а – с. 237–248). Имеются сведения (А. М. Сердюков, персональное сообщение), что у нерки оз. Азабачьего в форме плероцеркоида паразитирует *Diphyllobothrium ditremum* (Creplin, 1825).

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

Diphyllobothrium 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, 1995а) некоторые популяции нерки. Смолты нерки (одних и тех же поколений), прожившие большее число лет в озере, заражены сильнее, чем особи, скатившиеся в более молодом возрасте (Коновалов, 1971; Бугаев, 1995а).

Как показали недавние исследования (Бугаев, 2008), имеется слабый положительный тренд связи длины (массы) тела смолтов (покатников) стада «А» возраста 2+ и их зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp., что позволяет, в свою очередь, предполагать наличие взаимосвязи между зараженностью смолтов этим паразитом и возвратами половозрелых рыб (одноименных поколений) данного стада.

В настоящей работе впервые предпринята попытка оценки корреляционной связи между зараженностью смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» (какой-то период времени нагуливающих совместно) плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. и численностью их в море в год массового полового созревания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящего исследования послужили сборы смолтов (за 1979–2007 гг.) и производителей (за 1982–2007 гг.) нерки, многие годы осуществляемые автором в бассейне оз. Азабачьего.

Смолтов нерки отлавливали в июне в истоке протоки Азабачьей мальковым тралом, а производителей (в конце июня – начале июля) – ставной сетью у р. Бушуевой (70 %) и рек Пономарки, Лотной, Култушной (30 %) (Бугаев, 1995а).

При биологическом анализе помимо длины, массы тела, взятия чешуи и других стандартных характеристик молодь и производителей нерки просматривали на зараженность плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllobothrium* sp.

Молодь нерки стада «А» скатывается в море преимущественно в возрасте 2+, группировки «Е» – 1+ (Бугаев, 1995а). Уже давно разработана методика идентификации в смешанных выборках траловых уловов в бассейне озера смолтов нерки стада «А» и группировки «Е» (Бугаев, Базаркин, 1987), которая успешно применяется уже многие годы (Бугаев, 1995а).

Смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», скатывающихся из оз. Азабачьего совместно, по специальной методике идентификации (Бугаев, Базаркин, 1987; Бугаев, 1995а) подразделяли и в дальнейшем при статистической обработке рассматривали отдельно.

Нерка стада «А» и группировки «Е» имеет темпоральные (сезонные) расы: раннюю и позднюю. Особи ранней сезонной расы стада «А» составляют в среднем 70 %, группировки «Е» – 95 %; поздней – соответственно 30 и 5 % (Бугаев, 1995а). Существующие сезонные расы стада «А» и группировки «Е» по структуре чешуи и зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. не идентифицируются.

В наших материалах половозрелая нерка стада «А» представлена только особями ранней сезонной расы, а смолты стада «А» и группировки «Е» – смешанными выборками по сезонным расам, всегда рассматриваемыми совместно (Бугаев, Базаркин, 1987; Бугаев, 1995а).

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, 1995b; Bugayev, 2000).

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; Крогиус и др., 1969; Смирнов, 1975; Burgner, 1991; Бугаев, 1995а).

Оценка численности зрелой части стада нерки р. Камчатки, по которой уже потом стандартным методом (Бугаев, 1986, 2005b; и др.) были рассчитаны численности субпопуляций 2-го порядка (стада «А» и группировки «Е»), получена путем суммирования количества рыб на нерестилищах + выловленных береговым и речным промыслом + выловленных дрейтерным промыслом в море.

Причем вылов дрейтерными судами нерки р. Камчатки за 1957–1976 гг. был оценен по данным М. М. Селифонова (Селифонов, 1975; Бугаев, 1995а); 1977–1994 гг. – стандартным экспертным методом РСЭ (Bugayev, Dubynin, 2000; Бугаев, 2004); 1995–2007 гг. – непосредственно идентификацией стад по чешуйным критериям (Бугаев А., 2003а-б, 2005, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В табл. 1 представлены данные о зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг. и идентифицированных в траловых уловах.

Как видно из этой таблицы (не принимая во внимание малочисленные сборы за 1986 г.), экстенсивность заражения за период исследований у самцов колебалась от 13,9 до 90,3 %, у самок – от 25,0 до 97,6 %. Средняя интенсивность заражения изменялась: у самцов – от 1,28 до 4,0 экз., у самок – от 1,0 до 4,02 экз. плероцеркоидов на одну особь.

Приведенные материалы свидетельствуют о наличии существенной межгодовой изменчивости в зараженности рыб, что в значительной степени определяется межгодовой численностью рачков *Cyclops scutifer* в озере (Бугаев, 1995а).

В табл. 2 приведены данные о зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из этого водоема в 1979–2007 гг. и идентифицированных в траловых уловах. При сравнении с особями стада «А» (табл. 1) особи группировки «Е» (табл. 2), как правило, имеют меньшие показатели зараженности (экстенсивности и интенсивности).

В табл. 3 помещены материалы о зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. производителей нерки стада «А» возраста 2.3.

Наличие высокой корреляционной связи между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов стада «А» возраста 2+ и половозрелыми рыбами этих же поколений возраста 2.3 было показано ранее (Бугаев, 1995а – с. 244), и мы не будем здесь останавливаться на этом вопросе. Без всякого сомнения, данная связь по отдельным периодам может и изменяться, но это не является целью наших исследований, т. к. в настоящей работе зараженность плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. не рассматривается в аспекте паразита-индикатора.

Характеристику длины и массы тела смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг., иллюстрируют рис. 1 и 2. Из этих рисунков видно, что не во все годы наблюдается синхронная изменчивость показателей смолтов стада «А» и группировки «Е». Особи стада «А» имеют большие пределы изменчивости длины и массы тела, чем группировки «Е» (рис. 1–2).

Длина тела смолтов нерки возраста 2+ стада «А» (рис. 1–2) за период исследований колебалась от 76,60 мм (в 1986 г.) и до 118,76 мм (в 1994 г.); масса тела – соответственно от 4,16 до 18,18 г.

Что касается смолтов группировки «Е» возраста 1+ (рис. 1–2), то длина тела за период наблюдений варьировала от 69,17 мм (в 1996 г.) и до 99,27 мм (в 2007 г.); масса тела соответственно – от 4,09 до 11,26 г.

И наконец, рис. 3 иллюстрирует колебания численности зрелой части стада «А» и группировки «Е» в море в 1982–2007 гг. (до начала дрейтерного промысла). Анализ этого рисунка показывает, что у нерки стада «А» и группировки «Е» за рассмотренный период наблюдались синхронные и асинхронные колебания численности.

В 1982–1991 гг. численности зрелой части стада «А» и группировки «Е» были довольно близки, а вот 1992–1997 и 2000–2003 гг. выделяются исключительным преобладанием по численности стада «А», 1999–2000 и 2006 гг. – группировки «Е» (рис. 3).

Весь рассматриваемый массив данных по годам возврата в настоящей работе был разбит на несколько периодов: 1982–1994 гг., 1995–2002 гг. и 2003–2007 гг. Период 1995–2002 гг. отделен от периода 1982–1994 гг. по той причине, что в 1995 г. произошла и несколько лет наблюдалась очень высокая численность особей стада «А».

Таблица 1. Зараженность плероцеркоидами *Diphylllobothrium* sp. смолтов нерки стада «А» (возраста 2+), мигрировавших из оз. Азабачьего в море в 1979–2007 гг.

Год скага	Самцы				Самки			
	Число рыб*	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.		Число рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	
			Пределы	Среднее			Пределы	Среднее
1979	72 (65)	90,3	1–22	3,71	70 (61)	87,1	1–10	3,31
1980	30 (26)	86,7	1–13	4,00	23 (21)	91,3	1–12	3,29
1981	–	–	–	–	–	–	–	–
1982	–	–	–	–	–	–	–	–
1983	–	–	–	–	–	–	–	–
1984	50 (26)	52,0	1–8	2,35	36 (26)	72,2	1–5	1,65
1985	36 (5)	13,9	1–4	1,80	49 (25)	51,0	1–2	1,32
1986	6 (1)	16,7	1–1	1,00	4 (0)	0,0	0–0	0,00
1987	25 (9)	36,0	1–2	1,33	23 (6)	26,1	1–1	1,00
1988	76 (21)	27,6	1–3	1,29	48 (12)	25,0	1–3	1,33
1989	98 (68)	69,4	1–9	2,65	68 (51)	75,0	1–9	2,47
1990	42 (33)	78,6	1–9	3,12	42 (41)	97,6	1–8	3,10
1991	72 (50)	69,4	1–12	2,88	55 (36)	65,5	1–8	2,83
1992	87 (68)	78,2	1–5	2,38	83 (67)	80,7	1–14	2,95
1993	156 (124)	79,5	1–10	3,02	131 (109)	83,2	1–10	3,15
1994	114 (70)	61,4	1–6	2,14	81 (58)	71,6	1–5	2,36
1995	215 (138)	64,2	1–7	1,79	125 (62)	49,6	1–5	1,98
1996	35 (21)	60,0	1–6	2,62	39 (20)	51,3	1–8	1,95
1997**	–	52,2	–	1,53	–	54,3	–	2,13
1998	73 (37)	50,7	1–7	1,95	50 (26)	52,0	1–6	2,08
1999	86 (51)	59,3	1–7	2,27	91 (63)	69,2	1–4	1,97
2000	111 (59)	53,2	1–7	1,93	119 (65)	54,6	1–4	1,89
2001	163 (137)	84,0	1–9	2,83	129 (111)	86,0	1–12	3,00
2002	122 (50)	41,0	1–11	3,78	94 (47)	50,0	1–12	4,02
2003	24 (5)	20,8	1–8	3,20	17 (2)	11,8	1–4	3,00
2004	99 (21)	21,2	1–3	1,28	66 (19)	28,8	1–3	1,37
2005	134 (32)	23,9	1–3	1,56	69 (29)	42,0	1–5	1,59
2006	122 (32)	26,2	1–5	1,28	86 (22)	25,6	1–3	1,41
2007	155 (67)	43,2	1–3	1,49	100 (51)	51,0	1–3	1,49

* – Здесь и в табл. 2–3 (в графе «Число рыб») первая цифра – общее число рыб, по которым рассчитывали экстенсивность заражения (%), в скобках – по которым рассчитывали интенсивность заражения (экз.). ** – Данные восстановлены по связи зараженности смолтов и половозрелых рыб стада «А» одноименных поколений: 1992–1999 гг. ската и 1995–2002 гг. возврата.

Таблица 2. Зараженность плероцеркоидами *Diphylobotrium* sp. смолтов нерки группировки «Е» (возраста 1+), мигрировавших из оз. Азбачьево в море в 1979–2007 гг.

Год ската	Самцы			Самки		
	Число рыб	Интенсивность, экз.		Число рыб	Интенсивность, экз.	
		Экстенсивность, %	Пределы		Экстенсивность, %	Пределы
1979	111 (58)	52,3	1–9	83 (47)	56,6	1–7
1980	68 (52)	76,5	1–14	58 (47)	81,0	1–12
1981	–	–	–	–	–	–
1982	–	–	–	–	–	–
1983	–	–	–	–	–	–
1984	39 (9)	23,1	1–4	30 (6)	20,0	1–4
1985	67 (8)	11,9	1–2	54 (5)	9,3	1–2
1986	28 (2)	7,1	1–1	24 (0)	0,0	0–0
1987	79 (10)	12,7	1–2	61 (4)	6,6	1–2
1988	59 (11)	18,6	1–2	37 (10)	27,0	1–2
1989	42 (13)	30,9	1–5	28 (10)	35,7	1–4
1990	41 (6)	14,6	1–6	34 (2)	5,9	1–2
1991	114 (40)	35,1	1–7	73 (40)	54,8	1–6
1992	150 (57)	38,0	1–5	71 (27)	38,0	1–4
1993	164 (88)	53,7	1–5	60 (33)	55,0	1–5
1994	85 (32)	37,6	1–4	46 (14)	30,4	1–3
1995	65 (33)	50,8	1–4	39 (13)	33,3	1–2
1996	23 (11)	47,8	1–6	13 (5)	38,5	1–4
1997	–	–	–	–	–	–
1998	47 (6)	12,8	1–3	35 (6)	17,1	1–3
1999	39 (11)	28,2	1–2	37 (13)	35,1	1–3
2000	36 (3)	8,3	1–1	32 (0)	0,0	0–0
2001*	–	–	–	–	–	–
2002	24 (6)	25,0	1–8	19 (5)	26,3	1–4
2003	75 (12)	16,0	1–3	44 (8)	18,2	1–3
2004	118 (12)	10,2	1–3	70 (7)	10,0	1–1
2005	42 (1)	2,4	1–1	29 (4)	13,8	1–2
2006	14 (2)	14,3	1–1	19 (5)	26,3	1–2
2007	88 (8)	9,1	1–1	55 (9)	16,4	1–2

* – Данные не приводим, т. к. в 2001 г. было поймано всего 3 экз. нерки группировки «Е».

Таблица 3. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. производителей нерки стада «А» (возраста 2.3), мигрировавших слотами из оз. Азбачьего в море в 1979–2004 гг.

Год нереста	Самцы				Самки			
	Число рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.		Число рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	
			Пределы	Среднее			Пределы	Среднее
1982	26 (22)	84,6	1-9	3,23	26 (15)	57,7	1-10	2,67
1983	50 (42)	84,0	1-6	2,10	40 (23)	57,5	1-6	1,87
1984	41 (29)	70,7	1-6	2,24	66 (34)	51,5	1-4	1,85
1985	35 (30)	85,7	1-6	2,43	49 (31)	63,3	1-7	2,19
1986	37 (21)	56,8	1-6	2,24	40 (26)	65,0	1-7	2,08
1987	44 (21)	47,7	1-4	1,76	72 (14)	19,4	1-3	1,36
1988	51 (9)	17,7	1-5	1,78	62 (9)	14,5	1-2	1,33
1989	41 (6)	14,6	1-2	1,50	115 (7)	6,1	1-3	1,43
1990	40 (11)	27,5	1-7	1,91	37 (3)	8,1	1-1	1,00
1991	94 (46)	48,9	1-5	1,85	62 (18)	29,0	1-3	1,33
1992	48 (27)	56,3	1-4	1,48	140 (68)	48,6	1-5	1,72
1993	45 (37)	82,2	1-5	2,38	78 (50)	64,1	1-5	2,16
1994	74 (54)	73,0	1-8	2,26	63 (37)	58,7	1-5	1,89
1995	39 (33)	84,6	1-7	2,33	41 (25)	61,0	1-5	2,04
1996	26 (20)	76,9	1-7	2,60	44 (23)	52,3	1-8	2,22
1997	19 (10)	52,6	1-5	2,10	23 (9)	39,1	1-2	1,33
1998	101 (65)	64,4	1-6	2,01	110 (30)	27,3	1-2	1,16
1999	80 (48)	60,0	1-6	2,41	73 (21)	28,8	1-2	1,13
2000	77 (38)	49,4	1-5	1,87	44 (13)	29,5	1-2	1,31
2001	55 (31)	56,4	1-6	2,13	49 (16)	32,7	1-5	2,19
2002	54 (32)	59,3	1-7	2,25	31 (12)	38,7	1-3	1,25
2003	85 (53)	62,4	1-6	1,81	53 (22)	41,5	1-4	1,77
2004	47 (42)	89,4	1-7	2,50	59 (36)	61,0	1-6	1,94
2005	28 (15)	53,4	1-3	1,73	38 (17)	44,7	1-5	1,65
2006	13 (6)	46,2	1-4	1,83	25 (13)	52,0	1-3	1,77
2007	34 (19)	55,9	1-4	1,63	45 (14)	31,1	1-2	1,29

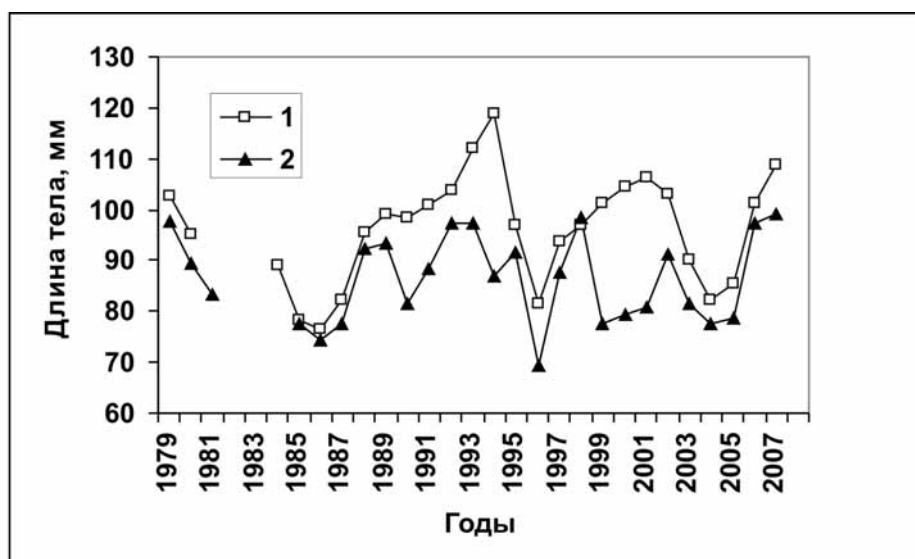


Рис. 1. Межгодовая изменчивость длины тела смолтов стада «А» – возраста 2+ (1) и группировки «Е» – возраста 1+ (2), мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг. (по: Бугаев, 1995а; Антонов и др., 2007; с дополнениями)

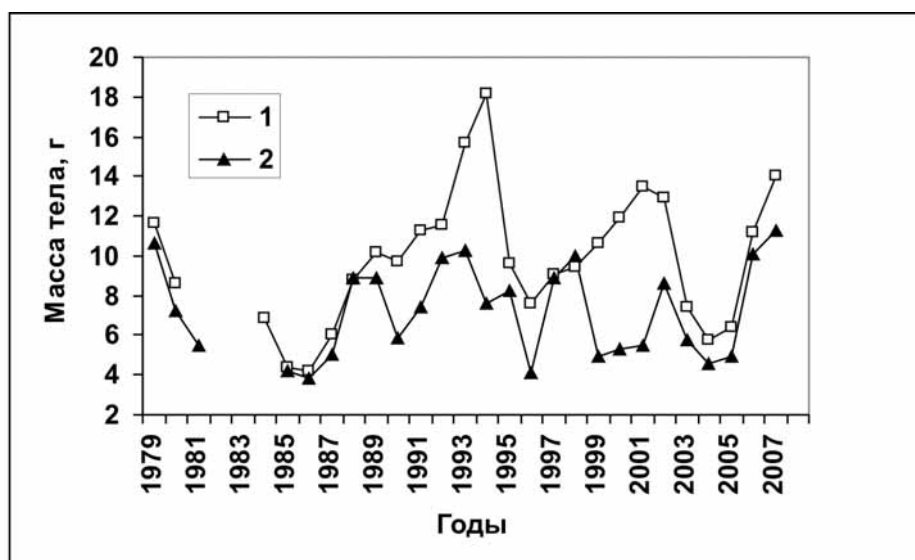


Рис. 2. Межгодовая изменчивость массы тела смолтов стада «А» – возраста 2+ (1) и группировки «Е» – возраста 1+ (2), мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг. (по: Бугаев, 1995а; Антонов и др., 2007; с дополнениями)

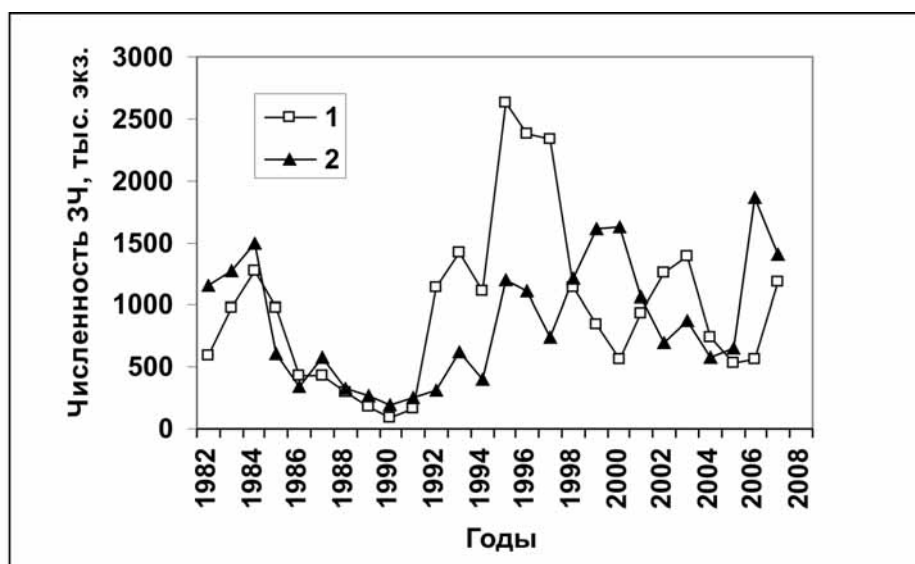


Рис. 3. Численность зрелой части стада «А» (1) и группировки «Е» (2) в 1982–2007 гг.

В свою очередь, 1995–2002 гг. были отделены от периода 2003–2007 гг. по причине того, что, по результатам работ О. М. Запорожца и др. (2007), из-за отмены в 2002 г. оперативного регулирования (Бугаев, 2005а), несовершенства законодательства и отсутствия закона о рыболовстве в 2002–2006 гг. наблюдались очень значительные искажения статистики вылова нерки и других лососевых рыб р. Камчатки. По нашему мнению, на статистику уловов нерки (именно в 2002 г.) это принципиально не повлияло, т. к. к устью р. Камчатки в названном году подошло значительно меньше рыб, чем прогнозировали; поэтому его включили в выборку 1995–2002 гг.

Прежде чем анализировать корреляции между характеристиками зараженности рыб и их численностью, рассмотрим связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов стада «А» и группировки «Е» и их численностью по общему массиву данных, трем выделенным выше периодам и некоторым другим вариантам (табл. 4).

Первое, что следует подчеркнуть из табл. 4, это отсутствие каких-либо связей у смолтов группировки «Е» по сравнению с таковыми у стада «А». В свою очередь, у последнего можно отметить, что наибольшие корреляции прослеживаются при анализе не по всему рассматриваемому массиву данных за 1982–2007 гг., а по отдельным периодам возврата, особенно – 1982–2002 гг. (рис. 4–5). Подобного уровня корреляции для нерки стада «А» были отмечены и ранее (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004). В 2003–2007 гг. связь нарушается, что, не исключено, связано с недостоверной статистикой вылова нерки р. Камчатки в этот период (Запорожец и др., 2007).

Из табл. 5 следует, что у смолтов стада «А» (самцы + самки) в отдельные периоды наблюдается достоверная связь размерно-массовых характеристик рыб и зараженности плероцеркоидом *Diphyllbothrium* sp., у особой группировки «Е» такие связи отмечаются гораздо реже (табл. 6), чем у рыб стада «А» (табл. 5).

Результаты дальнейшего анализа взаимосвязей между характеристиками зараженности плероцеркоидом *Diphyllbothrium* sp. смолтов и половозрелой нерки (по самцам и самкам раздельно) и численностью зрелой части стада

Таблица 4. Коэффициенты корреляции (r) между размерно-массовыми характеристиками смолтов нерки (самцы + самки) стада «А» возраста 2+ и группировки «Е» возраста 1+ (мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2004 гг.) и численностью зрелых рыб в море в год массового полового созревания одноименных поколений (вернувшихся в 1982–2007 гг.)

Годы ската (массового возврата)	Стадо «А»			Группировка «Е»		
	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число лет	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число лет
1979–2004 (1982–2007)	0,680**	0,680***	23	0,051	0,113	23
1979–1991 (1982–1994)	0,707*	0,684*	10	0,325	0,231	10
1992–1999 (1995–2002)	0,836**	0,792*	8	0,172	0,003	8
2000–2004 (2003–2007)	-0,109	-0,181	5	-0,397	-0,391	5
1979–1999 (1982–2002)	0,793***	0,815***	18	0,175	0,265	18
1992–2004 (1995–2007)	0,594*	0,576*	13	0,165	0,071	13

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

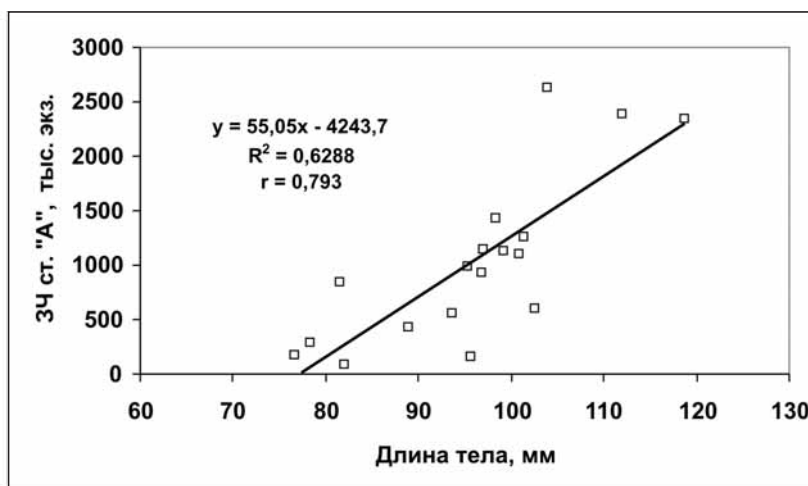


Рис. 4. Взаимосвязь между длиной тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–1999 гг., и численностью зрелой части (ЗЧ) нерки стада «А» в море до начала дрейтерного промысла в 1982–2002 гг.

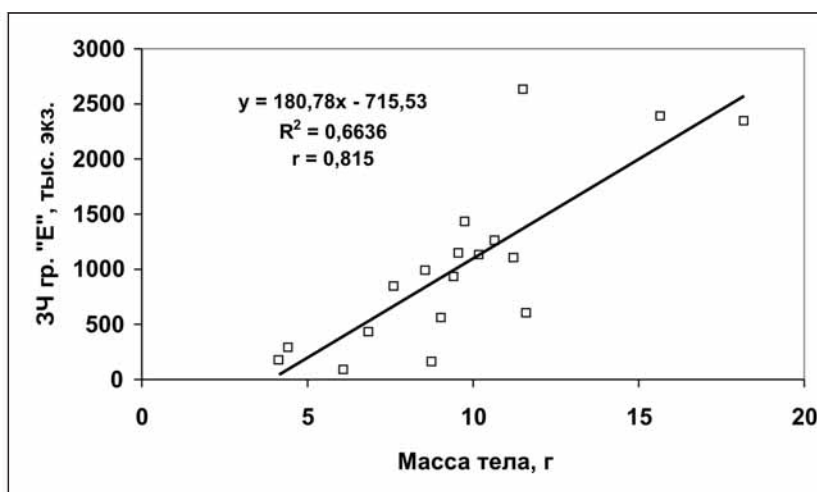


Рис. 5. Взаимосвязь между массой тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+, мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–1999 гг., и численностью зрелой части (3Ч) нерки стада «А» в море до начала дрейферного промысла в 1982–2002 гг.

Таблица 5. Коэффициенты корреляции (r) между размерно-массовыми характеристиками смолтов нерки (самцы + самки) стада «А» возраста 2+ (мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг.) и их зараженностью плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp.

Годы ската (массового возврата)	Длина тела, мм			Масса тела, г		
	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет
1979–2007 (1982–2010)	0,590*	0,472	26	0,554**	0,456	26
1979–1991 (1982–1994)	0,797**	0,809**	10	0,767	0,785**	10
1992–1999 (1995–2002)	0,651	0,451	8	0,639	0,530	8
2000–2007 (2003–2010)	0,663	0,227	8	0,698	0,284	8
1992–2004 (1995–2007)	0,663*	0,356	13	0,679**	0,413	13
1979–1999 (1982–2002)	0,672**	0,592**	18	0,616**	0,547*	18
1979–2004 (1982–2007)	0,661*	0,565**	23	0,619***	0,546*	23

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

«А» и группировки «Е» представлены в табл. 7. Из данной таблицы видно, что во всех случаях наиболее высокие связи зараженности рыб (половозрелых и смолтов) с численностью зрелой части стада «А» и группировки «Е» прослеживаются при анализе материалов по периодам, особенно 1982–1994 и 1995–2002 гг. возврата.

Анализируя периоды 1982–1994 и 1995–2002 гг. возврата у производителей нерки стада «А», можно отметить (табл. 7), что в данном случае связи с экстенсивностью заражения заметно выше, чем с интенсивностью. В случае смолтов стада «А» (табл. 7) для периодов 1982–1994 и 1995–2002 гг. этого однозначно сказать нельзя. Тем не менее при анализе экстенсивности заражения коэффициенты корреляции чаще несколько выше, чем в случае интенсивности.

У смолтов стада «А» обращает на себя внимание высокая недостоверная отрицательная корреляция в 2003–2007 гг. в случае интенсивности заражения (табл. 7). Но, учитывая, что ряд короткий, всего 5 лет, здесь еще нужны дополнительные наблюдения.

Рис. 6–7 иллюстрируют некоторые наиболее высокие взаимосвязи из табл. 7, наблюдаемые у половозрелых рыб стада «А», а рис. 9–11 – некоторые взаимосвязи из табл. 7, отмеченные у смолтов стада «А».

Рассматривая коэффициенты корреляции у группировки «Е» (табл. 7), следует подчеркнуть высокие значения этого показателя для экстенсивности и интенсивности заражения в 1982–1994 гг. Для периода 1995–2002 гг. по экстенсивности связи оказались низкими и недостоверными, но по интенсивности заражения они достаточно высоки.

Принимая во внимание, что у нерки группировки «Е» связь между размерно-массовыми характеристиками смол-

Таблица 6. Коэффициенты корреляции (r) между размерно-массовыми характеристиками смолтов нерки (самцы + самки) группировки «Е» возраста 1+ (мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг.) и их зараженностью плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp.

Годы ската (массового возврата)	Длина тела, мм			Масса тела, г		
	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет	Экст. заражения, %	Инт. заражения, экз.	Число лет
1979–2007 (1982–2010)	0,372	0,283	24	0,386	0,268	24
1979–1991 (1982–1994)	0,715*	0,649*	10	0,642*	0,579	10
1992–1999 (1995–2002)	-0,120	-0,302	7	-0,036	-0,186	7
2000–2007 (2003–2010)	0,587	0,191	7	0,553	0,170	7
1992–2004 (1995–2007)	0,250	0,244	11	0,372	0,353	11
1979–1999 (1982–2002)	0,412	0,329	17	0,456	0,330	17
1979–2004 (1982–2007)	0,469*	0,413	21	0,508*	0,419	21

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

тов и численностью последующих возвратов практически отсутствует (табл. 4), корреляционные связи, показанные в табл. 7 и относящиеся к группировке «Е», очень интересны и, возможно, перспективны.

Рис. 12–14 иллюстрируют некоторые наиболее высокие взаимосвязи из табл. 7, выявленные с численностью половозрелых рыб группировки «Е».

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Уже неоднократно было показано (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004, 2007; и др.), что длина и масса тела смолтов нерки стада «А», мигрирующих из оз. Азабачьего, отражается положительно на численности созревающих от этих смолтов рыб.

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 (табл. 4) полностью подтвердило сделанные ранее выводы (Бугаев, 2004; Бугаев и др., 2004, 2007) по стаду «А» и не подтвердило предположение (Бугаев и др., 2004) по группировке «Е»: на данном этапе исследований правильнее говорить об отсутствии связи между размерно-массовыми характеристиками смолтов и численностью созревающих рыб (одноименных поколений) вышеназванной группировки.

В настоящей работе проведено исследование зараженности плероцеркоидами паразита-индикатора *Diphyllbothrium* sp. смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачьего в 1979–2007 гг., а также половозрелых особей нерки стада «А» возраста 2.3 (наиболее многочисленных), вернувшихся и выловленных в бассейне оз. Азабачьего в 1982–2007 гг.

Показано, что между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* 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»).

Очень интересным результатом настоящего анализа является тот факт, что у особей группировки «Е» отсутствует корреляционная связь между длиной и массой тела ее смолтов и последующими возвратами группировки «Е» (табл. 4), но наблюдается (в ряде случаев достаточно высокая и достоверная) связь между зараженностью смолтов плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. и последующей численностью группировки «Е» (табл. 7).

Данная ситуация свидетельствует в пользу того, что обнаруженные связи между зараженностью смолтов нерки плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. и численностью возвратов половозрелых рыб (табл. 7) является отражением не только существующей корреляции между размерно-массовыми характеристиками смолтов и их зараженностью (табл. 5–6), но и возможным влиянием самих плероцеркоидов на формирование численности популяций нерки, что согласуется с рядом положений экологической паразитологии (Кеннеди, 1978).

Таким образом, есть некоторые дополнительные основания в пользу подтверждения сделанного ранее предположения (Бугаев, 2008) о том, что зараженность смолтов плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. может (в каких-то пределах) положительно влиять на физиологическое состояние смолтов нерки и вносить свои коррективы в формирование численности последующих возвратов.

Таблица 7. Коэффициенты корреляции между характеристиками зараженности плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. смолтов и половозрелой нерки и численностью зрелых рыб стада «А» и группировки «Е» в год массового полового созревания

	1982–2007		1982–1994		1995–2002		2003–2007	
	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.	Экстенсивность, %	Интенсивность, экз.
Производители стада «А», возраст 2.3								
	n=26		n=13		n=8		n=5	
Самцы	0,533**	0,305	0,758***	0,306	0,684	0,519	0,104	-0,242
Самки	0,443*	0,274	0,759***	0,581*	0,876**	0,481	-0,598	-0,339
Самцы+Самки	0<519**	0,321	0,777***	0,465	0,819*	0,565	-0,204	-0,301
Смолты стада «А», возраст 2+								
	n=22		n=10		n=8		n=5	
Самцы	0,532*	0,203	0,779**	0,747*	0,827*	0,563	0,020	-0,903*
Самки	0,533*	0,400	0,795**	0,806**	0,899**	0,840**	0,077	-0,879*
Самцы+Самки	0,548*	0,314	0,814**	0,786**	0,917***	0,783*	0,050	-0,892*
Смолты группировки «Е», возраст 1+								
	n=21		n=10		n=7		n=4	
Самцы	0,392	0,129	0,869**	0,900**	0,433	0,681	-0,289	-0,374
Самки	0,393	0,325	0,737*	0,892**	0,207	0,804*	0,000	0,050
Самцы+Самки	0,346	0,276	0,805**	0,926***	0,352	0,929***	-0,120	-0,173

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.



Рис. 6. Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения половозрелых самцов и самок возраста 2.3 стада «А» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.

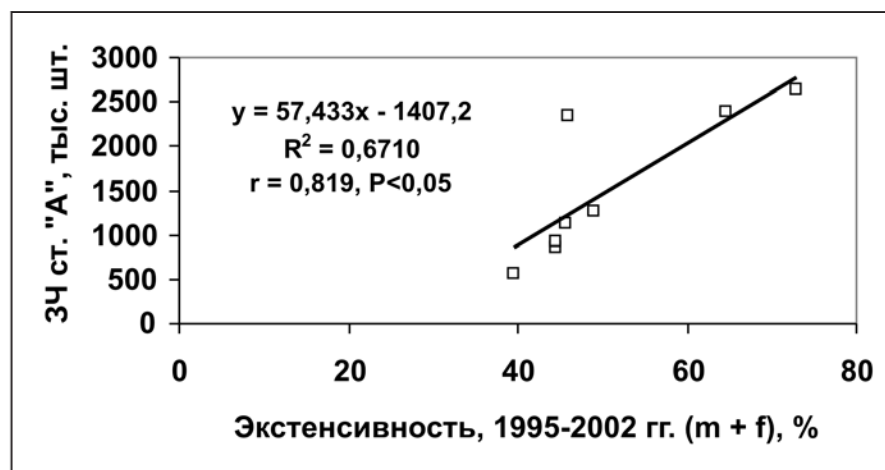


Рис. 7. Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения половозрелых самцов и самок возраста 2.3 стада «А» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.



Рис. 8. Взаимосвязь между экстенсивностью заражения половозрелых самок возраста 2.3 стада «А» (%) и численностью зрелой части (ЗЧ) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.

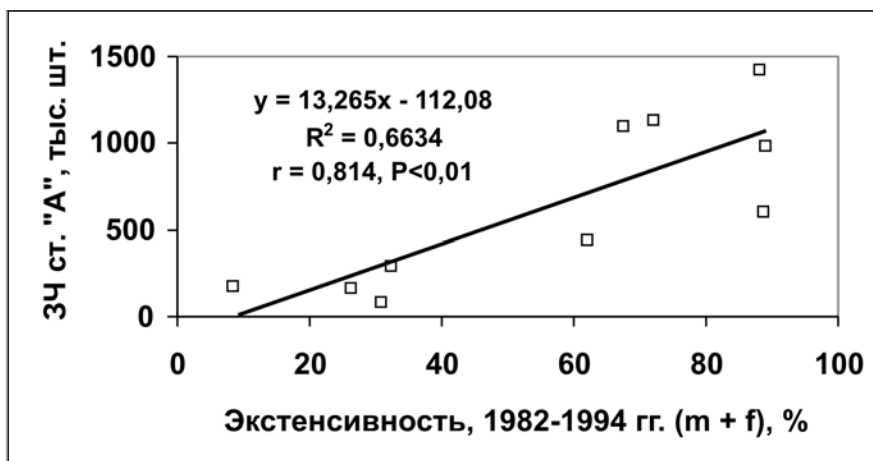


Рис. 9. Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения **самцов и самок** смолтов возраста 2+ стада «А» (%) и численностью зрелой части (3Ч) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.



Рис. 10. Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения **самцов и самок** смолтов возраста 2+ стада «А» (%) и численностью зрелой части (3Ч) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.



Рис. 11. Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения **самок** смолтов возраста 2+ стада «А» (экз.) и численностью зрелой части (3Ч) стада «А» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.



Рис. 12. Взаимосвязь между экстенсивностью заражения **самцов** смолтов возраста 1+ группировки «Е» (%) и численностью зрелой части (3Ч) группировки «Е» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.

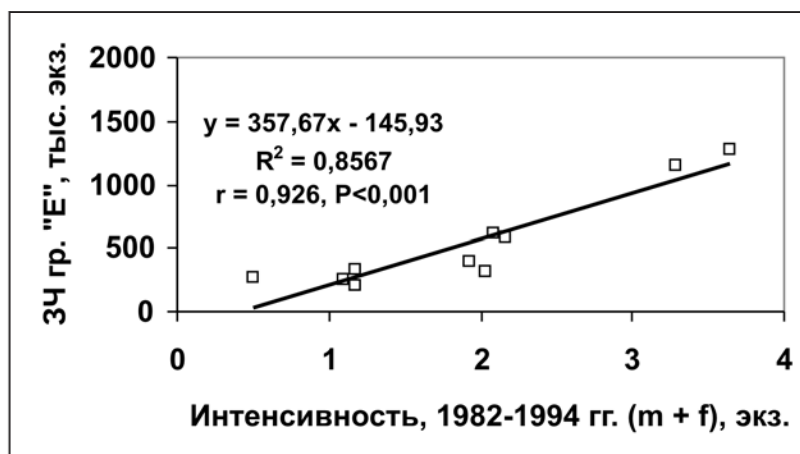


Рис. 13. Взаимосвязь между средней экстенсивностью заражения **самцов и самок** смолтов возраста 1+ группировки «Е» (%) и численностью зрелой части (3Ч) группировки «Е» (тыс. шт.) возвратов 1982–1994 гг.



Рис. 14. Взаимосвязь между средней интенсивностью заражения **самцов и самок** смолтов возраста 1+ группировки «Е» (%) и численностью зрелой части (3Ч) группировки «Е» (тыс. шт.) возвратов 1995–2002 гг.

Плероцеркоиды, вероятно, не оказывают значительного негативного 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 отнереститься, а плероцеркоид – обрести окончательного хозяина (птицу или млекопитающее).

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

С увеличением ряда наблюдений в рассмотренном в работе периоде возвратов половозрелых рыб 2003–2007 гг. (хотя бы еще на несколько лет) (табл. 7), появится возможность внести корректировки в численность зрелой части стада «А» и группировки «Е» с учетом исключительно высокого нелегального изъятия нерки р. Камчатки особенно в 2003 и 2005–2006 гг. (Запорожец и др., 2007). Это может очень существенно повлиять на выводы, которые пока просматриваются при анализе материалов табл. 7 в 2003–2007 гг.

Исследования о влиянии плероцеркоидов *Diphyllbothrium* sp. на формирование численности нерки р. Камчатки необходимо продолжать, т. к. на данном этапе полученные результаты использовать в практической деятельности еще преждевременно: связь проявляется достаточно четко только в отдельные периоды динамики численности рыб, границы выбора которых пока еще не совсем однозначны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов Н. П., Бугаев В. Ф., Дубынин В. А. 2007. Биологическая характеристика и динамика численности основных стад азиатской нерки – рек Озерной и Камчатки // *Вопр. рыболовства*. – Т. 8. – № 3 (31). – С. 418–458.
- Бугаев А. В. 2003а. Биология нерки *Oncorhynchus nerka* в период преднерестовых миграций в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток : ТИНРО; Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – 24 с.
- Бугаев А. В. 2003б. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 3 (оценка промыслового изъятия) // *Изв. ТИНРО*. Т. 132. – С. 204–229.
- Бугаев А. В. 2005. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* в дрейфтерных уловах в 2001–2002 гг. // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. – № 1. – С. 41–54.
- Бугаев А. В. 2007. Влияние дрейфтерного промысла на численность зрелой части стад нерки (*Oncorhynchus nerka*) рек Озерная и Камчатка // *Бюлл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей»*. – Владивосток : ТИНРО-центр. – С. 187–195.
- Бугаев А. В., Бугаев В. Ф. 2003. Многолетние тенденции промысла и динамика численности азиатских стад нерки *Oncorhynchus nerka* // *Изв. ТИНРО*. Т. 134. – С. 101–119.
- 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. 1995а. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). – М. : Колос. – 464 с.
- Бугаев В. Ф. 1995б. Возрастная структура производителей и смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Азабачье (Камчатка) // *Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа*. Вып. 3. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 96–100.
- Бугаев В. Ф. 2004. Некоторые замечания по оценке результатов идентификации стад нерки *Oncorhynchus nerka* и расчета их изъятия дрейфтерным промыслом в море в экономической зоне РФ по чешуе в 1995–2002 гг. : Дискуссия // *Изв. ТИНРО*. Т. 136. – С. 90–108.
- Бугаев В. Ф. 2005а. Многовидовой промысел лососей на примере р. Камчатки // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : Докл. V науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 6–14.
- Бугаев В. Ф. 2005б. 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 : Камчатпресс. – С. 99–105.
- Бугаев В. Ф. 2008. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* стада оз. Азабачье (р. Камчатка) // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : Матер. IX межд. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 33–36.
- Бугаев В. Ф., Базаркин В. Н. 1987. О строении чешуи и росте молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Азабачье (Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 27. – Вып. 1. – С. 59–72.
- Бугаев В. Ф., Базаркина Г. В., Базаркина Л. А. 2004. Жилая морфа трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* как индикатор условий нагула молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачье // *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 : КамчатНИРО. – 459 с. : 16 отд. л. цв. ил.
- 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.
- Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии – 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. 1978. 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. – Л. : Наука. – 220 с.
- Крозиус Ф. В. 1961. О связях темпа роста и численности красной // Тр. совещ. по динамике численности рыб. – М. : АН СССР. – С. 132–146.
- Крозиус Ф. В., Крохин Е. М., Менишуткин В. В. 1969. Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего. – Л. : Наука. – 88 с.
- Смирнов А. И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. – М. : МГУ. – 336 с.
- Bugayev V. F. 2000. Size of sockeye salmon smolts and freshwater age of adults in Azabachye Lake (Kamchatka River Basin) // Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon / J. H. Helle, Y. Ishida, D. Noakes and V. Radchenko (ed.). North Pac. Anadromous Fish Com. Bull. № 2. – Vancouver. Canada. – P. 131–135.
- Bugayev V. F., Dubynin V. A. 2000. Factors influencing abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) From the Ozernaya River, Southwest Kamchatka // Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon / J. H. Helle, Y. Ishida, D. Noakes and V. Radchenko (ed.). North Pac. Anadromous Fish Com. Bull. № 2. Vancouver. Canada. – P. 181–189.
- Burgner R. L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // C. Groot and L. Margolis (ed.). Pacific Salmon Life Histories. – UBC Press, Vancouver, Canada. – P. 3–117.
- Foerster R. E. 1968. The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka* // Fish. Res. Board of Canada. Bull. № 162. – 442 p.
- Koenings J. P., Burkett R. D. 1987. Population characteristics of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) smolts relative to temperature regimes, euphotic volume, fry density, and forage base within Alaskan lakes // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management / H.D. Smith, L. Margolis and C.C. Wood (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 96. – P. 216–234.
- 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. 1993. 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.