

ISSN 2072-8212

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии*

*Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography*

**ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
РЕСУРСОВ КАМЧАТКИ
И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ТИХОГО ОКЕАНА**

Научный рецензируемый журнал

**Выпуск 75
2024**

**THE RESEARCHES OF THE AQUATIC
BIOLOGICAL RESOURCES
OF KAMCHATKA
AND THE NORTH-WEST PART
OF THE PACIFIC OCEAN**

Scientific peer-reviewed journal

**Volume 75
2024**



Главный редактор: д.б.н. А.В. Бугаев, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин, зав. издательством Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)

Редакционная коллегия:

д.б.н. А.М. Орлов, главный научный сотрудник Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Москва, Россия),
д.б.н. Т.И. Булгакова, главный научный сотрудник, ФГБНУ «ВНИРО» (Москва, Россия),
д.б.н. А.М. Токранов, главный научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. В.И. Карпенко, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. А.М. Бурдин, старший научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. А.М. Каев, главный научный сотрудник Сахалинского филиала ВНИРО («СахНИРО») (Южно-Сахалинск, Россия),
д.б.н. Т.А. Клочкова, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.т.н. О.М. Лапшин, ООО «АКВАРОС» (Москва, Россия),
д.б.н. О.А. Юнев, ведущий научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия),
к.б.н. Е.А. Шевляков, зав. отделом Тихоокеанского филиала ВНИРО («ТИПРО») (Владивосток, Россия),
к.б.н. С.Л. Рудакова, зам. начальника отдела ФГБНУ «ВНИРО» (Москва, Россия),
к.т.н. М.Н. Коваленко, советник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Н.Ю. Шпигальская, руководитель Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. М.В. Коваль, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Е.В. Лепская, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. А.И. Варкентин, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. С.И. Корнев, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.физ.-мат.н. И.М. Белкин, Университет Род-Айленда (США).

*Авторы выражают глубокую признательность рецензентам.
Их конструктивные замечания в значительной мере способствовали повышению качества публикаций.
The authors are deeply grateful to anonymous reviewers
for their constructive comments that have improved greatly the article quality.*

УДК 639.2.053.7(268.4)

Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Научный рецензируемый журнал. Вып. 75. 2024. 94 с.

Объектами исследований являются морские анадромные и пресноводные рыбы, промысловые беспозвоночные, морские млекопитающие, а также условия обитания видов. Рассматриваются проблемы структуры сообществ, дифференциации популяций, ихтиологии, экологии, трофологии, физиологии, гидробиологии, паразитологии, гидрологии и гидрохимии, рыбного хозяйства и экономики. Включенные в журнал работы будут интересны ихтиологам, гидробиологам, экологам, паразитологам, студентам биологических факультетов вузов, работникам рыбохозяйственных организаций, а также всем, кто связан с освоением, охраной и воспроизводством биологических ресурсов северо-западной части Тихого океана.

The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. Scientific peer-reviewed journal. Vol. 75. 2024. 94 p.

The objects of the researches made include marine, anadromous and freshwater fish species, commercial invertebrates, marine mammals and the habitats. The issues analyzed concern the structure of the communities, the differentiation of the populations, fish biology, ecology, trophology, physiology, hydrobiology, parasitology, hydrology and hydrochemistry fisheries and economics have analyzed. The articles selected in this collection are expected to be interesting for a wide circle of fish biologists, hydrobiologists, ecologists, students of high school and many other people working in the fishery institutions, i.e. to everyone whose activity might be connected to the exploration, protection and sustainable management of the aquatic biological resources in the north-west part of the Pacific Ocean.

СОДЕРЖАНИЕ

Выпуск 75, 2024

Оригинальные научные статьи

- Тепнин Олег Борисович.** Гидрометеорологические условия
Авачинской губы в период выполнения мониторинговых исследований 2013–2022 гг. 5
- Бусарова Олеся Юрьевна.** Паразитофауна гольцов
Salvelinus malma complex Камчатки 22
- Терентьев Дмитрий Анатольевич, Ильин Олег Игоревич.** Применение
модификации сепарабельной когортной модели в пространстве состояний
к оценке запасов тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae)
в Петропавловско-Командорской подзоне 53
- Загребельный Сергей Владимирович.** Береговая смертность тихоокеанских
моржей на мысе Ванкарем и факторы, влияющие на нее, в 2017–2020 гг. 67
- ### Краткие сообщения
- Кириллова Елизавета Алексеевна, Кучерявый Александр Васильевич,
Астахова Елена Алексеевна.** Новые случаи поимки трехзубой миноги
Entosphenus tridentatus (Agnatha, Petromyzontidae) в северо-западной части
Тихого океана и сведения о ее биологии в период океанического нагула 77

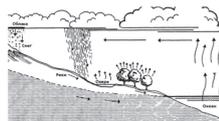
CONTENTS

Volume 75, 2024

Full Articles

- Oleg B. Tepnin.** Hydrometeorological conditions of Avacha Bay during the period of monitoring studies in 2013–2022 5
- Olesya Yu. Busarova.** Parasitofauna of Dolly Varden *Salvelinus malma* complex in Kamchatka 22
- Dmitry A. Terentyev, Oleg I. Ilin.** Using the state-space separable cohort model modification for assessment of Pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) stocks in the Petropavlovsk-Komandorskaya subzone 53
- Sergei V. Zagrebelniy.** Coastal mortality of Pacific walruses at the Cape Vankarem haulout and influencing factors in 2017–2020 67
- ### Short communication articles
- Elizaveta A. Kirillova, Alexandr V. Kucheryavyy, Elena A. Astakhova.** New findings of Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus* (Agnatha, Petromyzontidae) in the Northwest Pacific Ocean and information on its biology during the oceanic feeding period 77

Научная статья / Original article
УДК 551.58(265.52)
doi:10.15853/2072-8212.2024.75.5-21
EDN: UPVUPP



ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ В ПЕРИОД ВЫПОЛНЕНИЯ МОНИТОРИНГОВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ 2013–2022 ГГ.

Тепнин Олег Борисович

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, o.tepnin@kamniro.vniro.ru

Аннотация. Проведен анализ межгодовой изменчивости гидрометеорологических условий Авачинской губы на основе данных, полученных в ходе выполнения комплексных стандартных съемок в период с 2013 по 2022 г. Показано, что в районе Авачинской губы на протяжении всего периода проведения гидрологических исследований наблюдалось устойчивое превышение климатической нормы для температуры воздуха и количества осадков. Однако в рассматриваемом диапазоне лет температура воздуха испытывала значительные межгодовые колебания, а уровень осадков заметно возрастал только в период с 2013 по 2015 г., далее наметилась тенденция к медленному снижению с минимумом в 2022 г. Приземное атмосферное давление превышало норму летом и осенью, но зимой было ниже ее. Рассчитаны средние за десятилетний период показатели температуры, солёности, концентрации хлорофилла- α и уровня насыщения вод кислородом для апреля–октября на 10 станциях по стандартным горизонтам. Выполненный анализ межгодовой изменчивости интегральных показателей температуры и солёности всей исследуемой толщи вод Авачинской губы показал постепенный рост теплосодержания и небольшое падение солёности.

Ключевые слова: юго-восточное побережье Камчатки, Авачинская губа, гидрометеорологические условия, мониторинг, межгодовая изменчивость, внутригодовая изменчивость

Финансирование. Исследование не имело спонсорской поддержки.

Для цитирования: Тепнин О.Б. Гидрометеорологические условия Авачинской губы в период выполнения мониторинговых исследований 2013–2022 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 75. С. 5–21. EDN: UPVUPP. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.5-21

HYDROMETEOROLOGICAL CONDITIONS OF AVACHA BAY DURING THE PERIOD OF MONITORING STUDIES IN 2013–2022

Oleg B. Tepnin

Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, o.tepnin@kamniro.vniro.ru

Abstract. Interannual variability of hydrometeorological conditions in Avacha Bay was analyzed on the basis of data obtained in the course of complex standard surveys in the period from 2013 to 2022. Steady excess of climatic norm for air temperature and precipitation is shown in the area mentioned throughout the entire period of the hydrological studies. The air temperature, however, experienced significant interannual fluctuations in the considered range of years, while precipitation levels increased noticeably only in the period from 2013 to 2015, and then there was a tendency to a slow decline with a minimum in 2022. The surface atmospheric pressure exceeded the multiyear average in summer and autumn, but was below it in winter. Ten-year averages of temperature, salinity, chlorophyll- α concentration, and oxygen saturation for April through October at 10 stations on standard horizons were calculated. Analysis of interannual variability of the temperature and salinity integral indices for the entire studied water column of Avacha Bay has demonstrated a gradual increase of heat content and a slight decrease of salinity.

Keywords: southeast coast of Kamchatka, Avacha Bay, hydrometeorological conditions, monitoring, interannual variability, intra-annual variability

Funding. The study was not sponsored.

For citation: Tepnin O.B. Hydrometeorological conditions of Avacha Bay during the period of monitoring studies in 2013–2022 // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2024. Vol. 75. P. 5–21. (In Russ.) EDN: UPVUPP. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.5-21

Авачинская губа — бухта Тихого океана на юго-восточном побережье полуострова Камчатка (рис. 1). Это одна из крупнейших естественных бухт мира, которая также является удобной гаванью. Название Авачинской губы имеет ительменское происхождение и по традиции дано русскими первооткрывателями по наименованию самой крупной реки, впадающей в нее. Это соответствовало традициям того времени. На чертежах и картах первой трети XVIII века названию Авача предшествовали несколько вариантов: Суаачу, Вовача, Вавача и др. Нет единого мнения и о происхождении слова «Авача» (Полевой, 1984; Быкасов, 2011).

В геологическом плане, образовалась Авачинская губа в результате постепенного опускания блока земной коры из-за наличия мощного глубинного разлома, проходящего вдоль полуострова (рис. 2). Определенную роль в ее создании сыграли и вулканические процессы. Так образовалась, в частности, сопка Мишенная, являющаяся выжатым из глубин куполом раскаленной вязкой магмы, корень которого уходит под дно губы. По данным геологических изысканий (Гриб, 1985; Гриб и др., 1986), сопка Мишенная изливала в сторону губы небольшие потоки лавы. В самой губе, напротив бухты Мо-

ховой, обнаружен небольшой, скрытый наносами вулканический конус (Дубик, Огородов, 1970). Западнее, в самом глубоком месте под слоем наносов, обнаружено три коротких лавовых потока. В бухте Крашенинникова расположен островок вулканического происхождения. «Очевидно, что в образовании Авачинской губы значительное место принадлежит вулканотектоническим процессам» (Дмитриев, Ежов, 1977). В районе губы кроме основного разлома, выявлен и ряд более мелких. Вся эта система разломов продолжает действовать и теперь, и время от времени происходят подвижки блоков относительно друг друга, что вызывает сейсмические толчки. Нанесенные на карту их эпицентры показывают сгущение их как под самой губой, так и к северо-западу от нее. Обычно слабые, они фиксируются только приборами, но изредка могут быть и более заметными (Дмитриев, Ежов, 1977).

В настоящее время Авачинская губа является наиболее эксплуатируемой акваторией Камчатского края. На ее берегах сосредоточено большинство населения полуострова: в двух крупнейших городах и нескольких поселках располагаются основные производственные мощности (заводы, порты, военная база), а в до-



Рис. 1. Расположение Авачинской губы

Fig. 1. Location of Avacha Bay

линах питающих рек — крупные сельскохозяйственные угодья. Как следствие, акватория Авачинской губы испытывает серьезную антропогенную нагрузку (Качество морских вод по гидрохимическим показателям, 2021, 2023). В то же время, благодаря большой доступности, населенности и необходимости контроля экологической ситуации, здесь проводился и проводится достаточно объемный комплекс мониторинговых работ. На наш взгляд, наиболее полный список опубликованных за последнее столетие научных исследований приводится в работе Е.В. Лепской с соавторами (Лепская и др., 2014). Однако и за прошедшее со времени этой публикации десятилетие появилось немало исследований, касающихся разных аспектов состояния Авачинской губы (Потапов, 2014; Лепская и др., 2016, 2020; Лепская, Курбанова, 2017; Кашутин и др., 2019; Захарков и др., 2020), а также официальных докладов о ее экологическом состоянии (Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае., 2015, 2016, 2017; Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае., 2018, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023; Качество морских вод по гидрохимическим показателям: ежегодники 2014–2021). Подавляющее большин-

ство представленных работ посвящено гидрохимическому режиму, экологическому состоянию и изменчивости флоры и фауны водного объекта. Тем не менее к вопросу освещения гидрометеорологической обстановки и ее изменчивости на основе данных сколько-нибудь продолжительных натуральных наблюдений можно отнести лишь две статьи: И.Ф. Баранова «Гидрометеорологический режим Авачинского залива и бухт Юго-Восточной Камчатки» (Баранов, 1944) и В.И. Меньшикова и А.В. Лазо «Гидрометеорологический режим Авачинской губы» (Меньшиков, Лазо, 1975). Причем первая находится в архиве Камчатского УГМС и базируется на относительно небольшом и нерегулярном объеме информации, полученной в конце 30-х – начале 40-х годов прошлого века. Доступ к ней ограничен библиотекой Камчатского УГМС. Вторая — на основе экспедиционных исследований, выполненных судном «Волна» в период с 1960 по 1969 г., издана в «Трудах ДВНИГМИ» под грифом «Секретно». Возможно, именно этим и объясняется такое малое количество известных нам обобщений по интересующей тематике, в результате чего доступ к такой литературе ограничен до настоящего времени. Отдельно отметим появившиеся в по-

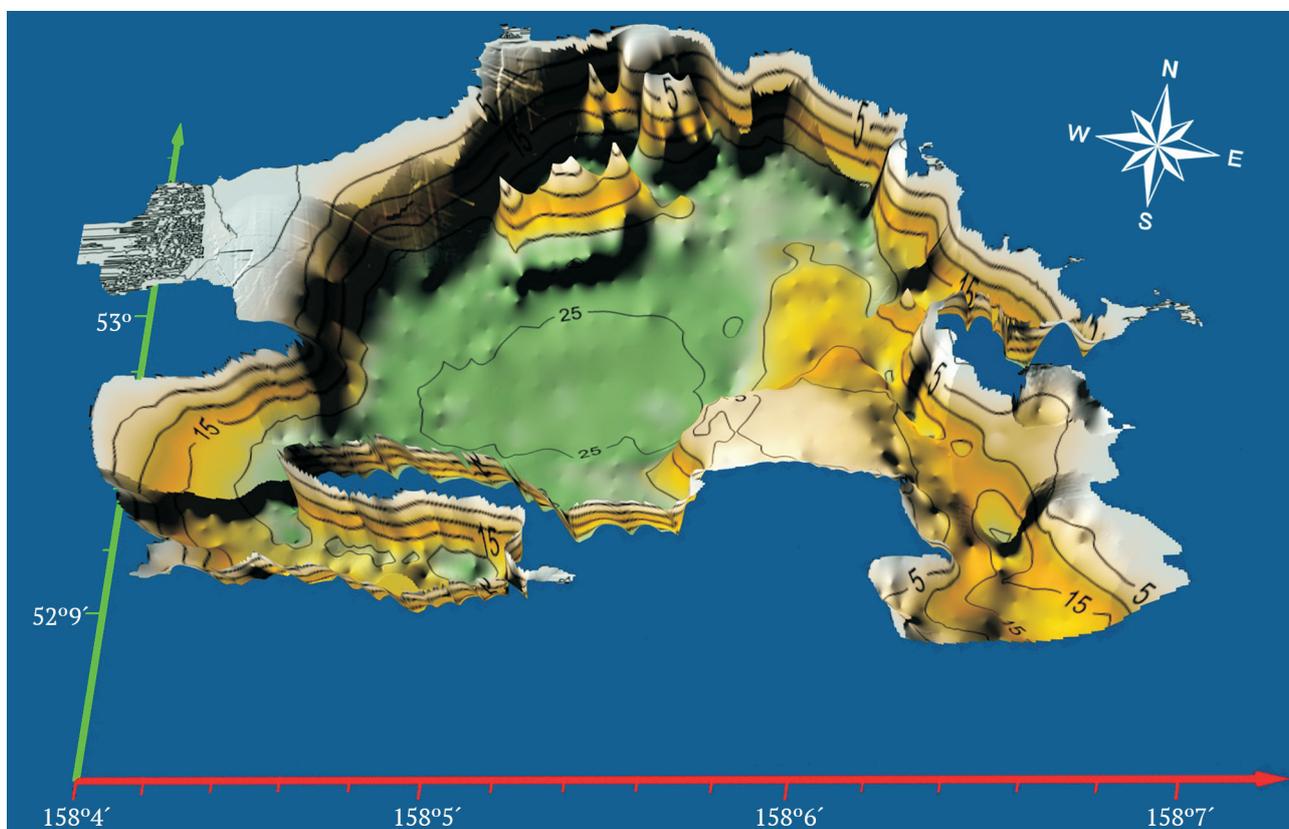


Рис. 2. Объемная батиметрическая карта Авачинской губы (оцифровка навигационной карты)
Fig. 2. Three-dimensional bathymetric map of Avacha Bay (digitized navigation map)

следние 10 лет близкие к теме гидрометеорологии работы, посвященные водному балансу Авачинской губы (Потапов, 2014; Кашутин и др., 2019).

Что касается общих географических и гидрологических сведений об Авачинской губе, то из работы (Меньшиков, Лазо, 1975) известно, что протяженность входа в бухту составляет около 8 км и он располагается в центральной части Авачинского залива. Средняя ширина этого горла — около 3 км, при глубине, меньшей чем в самой губе — от 10 до 16 м. Средняя глубина центральной чаши — 18,1 м, а максимальная достигает 28 м (на максимуме прилива). В целом же преобладают глубины 15–25 м: они занимают 70% всей площади (рис. 2). Длина собственно Авачинской губы (без пролива) по меридиану составляет 24 км, ширина по параллели — 12 км. Длина береговой линии — около 133 км. Общая площадь поверхности водного зеркала меняется в зависимости от фазы прилива/отлива от 230 до 208 км². Объем воды составляет в среднем около 3,8 км³. По большей части берега губы обрывистые, изобаты 5–10 м располагаются близко к берегу на большей его протяженности. Обширное мелководье развито лишь в приустьевых районах рек Авача и Паратунка, впадающих в губу с северо-запада. Кроме них насчитывается еще 45 рек и ручьев с длиной менее 10 км. По данным Камчатского УГМС, с использованием наблюдений за стоком р. Авачи, как основного источника притока пресных вод в Авачинскую губу, паводок наблюдается в июне, июле, межень — в марте, апреле. Суммарный годовой сток пресных вод в губу из разных источников (реки, ручьи, подземные источники, осадки, сточные воды) составляет около 6 км³ и мало изменился за последние 40 лет (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973; Кашутин и др., 2019). Такое поступление соответствует слою вод в губе около 24 м.

Основной целью данной работы является попытка проследить изменчивость гидрометеорологических условий района расположения Авачинской губы за последнее десятилетие (2013–2022 гг.), а также рассчитать и представить среднесезонные параметры и поля распределения основных измеряемых элементов гидрологического режима.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для анализа межгодовой изменчивости гидрологических условий Авачинской губы

послужили материалы, собранные сотрудниками Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО). В течение десяти лет (2013–2022 гг.) на акватории Авачинской губы с апреля по октябрь один раз в месяц выполнялись регулярные стандартные комплексные съемки (съемка II категории — ежемесячный отбор проб), во время которых было проведено 869 гидрологических зондирований толщи воды от поверхности до дна. Расположение всех выполненных станций и их нумерация приведены на рис. 3А. На рис. 3Б и 3В показаны временная и сезонная гистограммы распределения станций.

Исследования включали в себя определение температуры, электропроводности (солености), давления (глубины), уровня растворенного кислорода, мутности, концентрации хлорофилла- α в слое вод от поверхности до дна с шагом по глубине не более 1 м. Измерения проводились посредством зондирующего комплекса RINKO-Profilier ASTD-102 (JFE Advantech, Япония). При описании многолетней изменчивости гидрометеорологического режима района Авачинской губы использовались различные как архивные (Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО), ФГБУ «Камчатское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» (Камчатское УГМС)), так и открытые специализированные источники сети Интернет (<http://aisori-m.meteo.ru/>, <http://www.meteomanz.com/>) и литературные обзоры (Баранов, 1944; Меньшиков, Лазо, 1975; Потапов, 2014; Кашутин и др., 2019).

Наблюдениями были охвачены в основном прибрежные участки акватории, ее центр и пролив, соединяющий губу с Авачинским заливом (Тихим океаном). Количество выполненных станций было максимальным в 2014 г., а минимально — в 2020 г. (рис. 3Б). В сезонном плане исследованиями был охвачен период с апреля по октябрь, с минимумом наблюдений в июле и октябре (рис. 3В). В марте наблюдения носили эпизодический характер и в дальнейшей работе не использовались.

Все полученные натурные наблюдения на гидрологических станциях сводились в общую базу данных на основе специализированной программы ODV (Ocean Data View, 5.6.7 (Schlitzer, Reiner, Ocean Data View, <https://odv.awi.de>, 2023)). В ней же строилась большая часть иллюстративного материала по гидрологии района.

В связи с большим объемом исходных данных, для характеристики межгодовой измен-

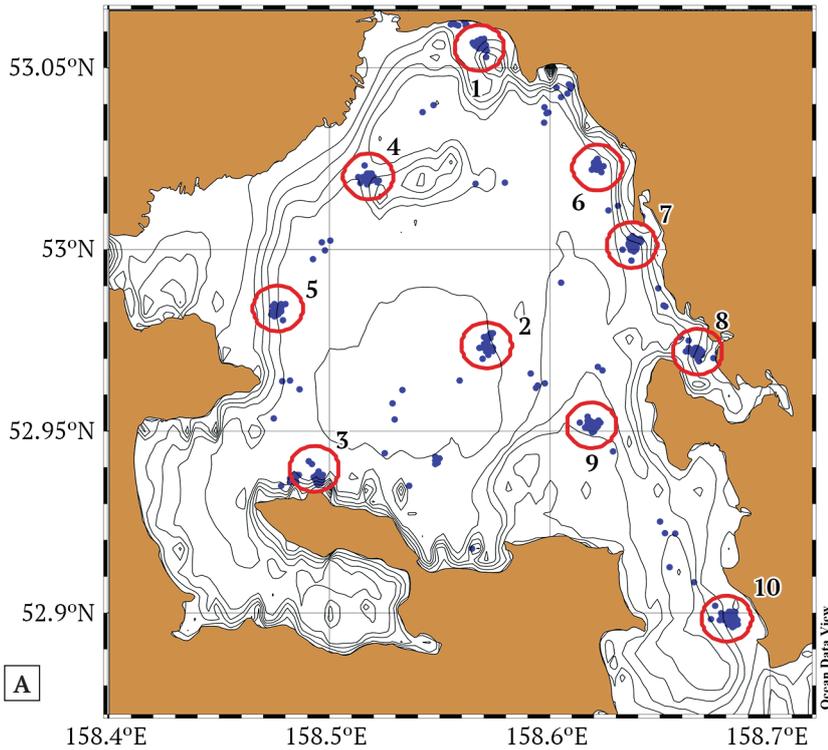
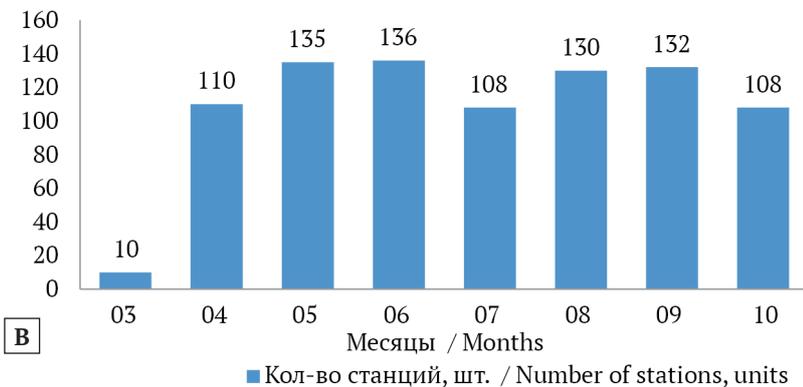
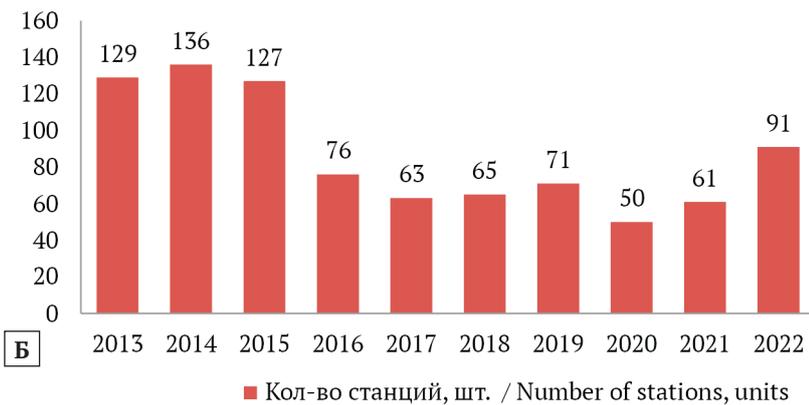


Рис. 3. А) Расположение всех использованных в работе гидрологических станций на акватории Авачинской губы, выполненных в период с 2013 по 2022 г. Выделены основные станции съемки. Б) Временная гистограмма количества станций. В) Сезонная гистограмма количества станций



чивости температуры и солености мы использовали расчет интегральных параметров для каждой станции с последующим вычислением объемного индекса для всей исследованной акватории. Отметим, что изменение хлорофилла- α , мутности и уровня насыщения вод

кислородом в этом случае не рассматривалось из-за недостаточного количества исходных данных для некоторых месяцев, отдельных станций и горизонтов. Формула расчета интеграла температуры по глубине на каждой станции приведена далее:

$$T = \int_H^0 T_h dh ,$$

где T_h — температура в °C на горизонте h ; H — максимальная измеренная глубина на станции, в метрах; dh — интервал между соседними горизонтами, в метрах, при проведении вертикального зондирования (0,5 м).

Аналогично проводили вычисление интегрального показателя для солености.

Объемный индекс (безразмерный) температуры и солености вычислялся как объем фигуры, построенной по данным всех 10 станций об интегральном показателе (рис. 4). Вычисления производили в программе GS Surfer (Golden Software Inc., США), используя в качестве метода интерполяции на регулярную сетку (100 на 75 ячеек по долготе и широте соответственно) геостатистический метод Kriging со стандартными настройками. По нашему мнению, такой показатель наиболее точно отражает состояние всей толщи исследованных вод на момент проведения наблюдений и позволяет провести межгодовое сравнение основных измеренных параметров (температура и соленость), значительно сократив объем материала на выходе (в том числе и иллюстративного материала).

Для представления среднемноголетней изменчивости измеренных элементов в пространстве и по глубине нами были рассчитаны средние за весь 10-летний период значения температуры, солености для всех 10 станций комплексной съемки, на следующих горизонтах: 0, 2, 5, 10, 15, 20 и 25 м. Расчет проводили на основе реализованных в программе ODV методик (Box Averaging) для месяцев, охваченных исследованиями. В результате по полученным данным были построены среднемноголетние карты распределения всех рассматриваемых

элементов для всех горизонтов периода с апреля по октябрь. Кроме того, строились вертикальные номограммы временной изменчивости параметров для каждой станции стандартной съемки.

Исходным источником среднемесячных данных о температуре воздуха, количестве осадков и уровне приземного давления послужили открытые ресурсы сети Интернет: <http://aisori-m.meteo.ru/> и <http://www.meteomanz.com/>. В районе Авачинской губы расположены две гидрометеорологические станции Камчатского УГМС: это Петропавловский Маяк (номер в системе Всемирной метеорологической организации (World Meteorological Organization, WMO) — 32586) и Петропавловск-Камчатский (номер WMO — 32583). Первая расположена на входе в Авачинскую губу, на мысе Маячном, а вторая непосредственно в городской черте. Мы провели сравнение климатических стандартных норм для обеих станций. Согласно регламенту WMO, период осреднения значений метеорологических параметров для получения норм составляет 30 лет. Последний утвержденный этой организацией ограничен временными рамками 1991–2020 гг. (Комиссия по климатологии. Шестнадцатая сессия. Гейдельберг. 3–8 июля 2014 г. WMO–№ 1137). Результат сравнения для полученных средних по двум станциям приведен на рис. 5. Заметно, что температура воздуха в городе в течение года устойчиво выше, чем на побережье, а уровень осадков и приземное атмосферное давление имеют подобную тенденцию в период с октября по май, тогда как летний сезон отмечается превышением этих параметров на станции Петропавловский Маяк. Все представленные климатические нормы показывают незначительное рас-

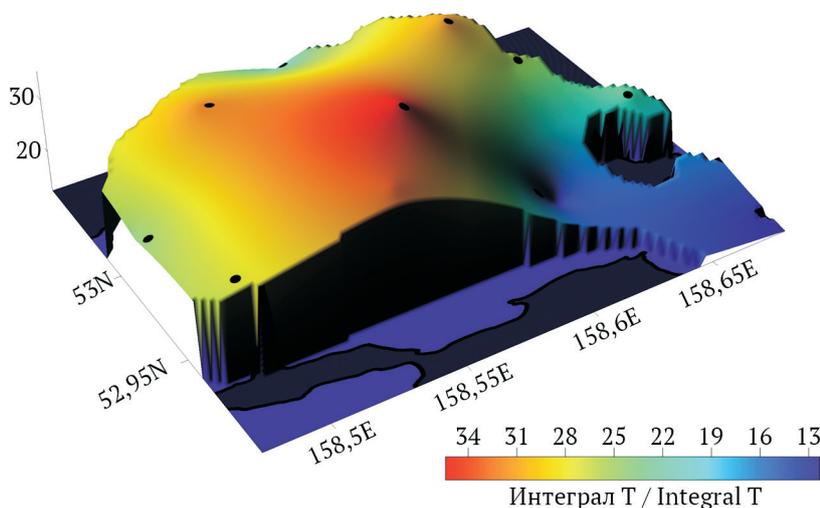


Рис. 4. Пример методики расчета объемного индекса температуры по данным для апреля 2022 г.
Fig. 4. Methodological case of calculation of the three-dimensional temperature index using data for April 2022

хождение при схожей направленности изменения, что подтверждает и проведенный корреляционный анализ. Это позволяет достаточно обоснованно выбрать в качестве реперной любую из них. Мы остановили свой выбор на ГМС Петропавловский Маяк (32586), как на менее зависимой от городского фона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Метеорологические условия

Температура воздуха

Авачинская губа хорошо защищена отрогами горных хребтов с трех сторон, и только на северо-западе ее ограничивает низменная заболоченная равнина, прорезанная многочисленными речными протоками дельт рек Авача и Паратунка.

Хотя климат Камчатки в целом муссонный, на юге полуострова, из-за значительного влияния проходящих циклонов, муссонность не так выражена (Кондратюк, 1983). Метеорологические условия в районе восточного побережья Камчатки определяются преобладающим направлением воздушного переноса с юго-запада на северо-восток и соседством с Камчатским полуостровом огромных водных пространств: Тихого океана, Охотского и Берингова морей. В результате большинство «южных» циклонов

оказывают непосредственное или опосредованное влияние на климат района Авачинской губы (увеличение количества осадков, усиление ветрового переноса, снижение уровня солнечной радиации, вторжение относительно теплых воздушных масс в холодный период года), а океан, в силу своей большей инерционности, вносит стабилизирующий фактор в ход температуры воздуха.

На рис. 6А приведен график изменения средней для периода с 2013 по 2022 г. температуры воздуха для станции Петропавловский Маяк (период выполнения комплексных съемок акватории Авачинской губы). Для сравнения там же представлен график климатической нормы, рассчитанный для стандартного периода WMO с 1991 по 2020 г. Можно отметить, что в последнее десятилетие в районе наблюдается небольшое превышение среднемесячной температуры над нормой, причем почти для каждого месяца года, кроме октября. Среднегодовая температура воздуха в районе Авачинской губы оказалась выше нормы на 0,51 °С (средняя – 2,28 °С), а для рассматриваемого в работе периода – на 0,48 °С (средняя – 7,33 °С). Самым теплым месяцем года является август (12,40 °С среднемноголетний и 12,86 °С – за исследуемый период), а самым холодным – январь (минус 7,50 °С и минус 7,31 °С соответ-

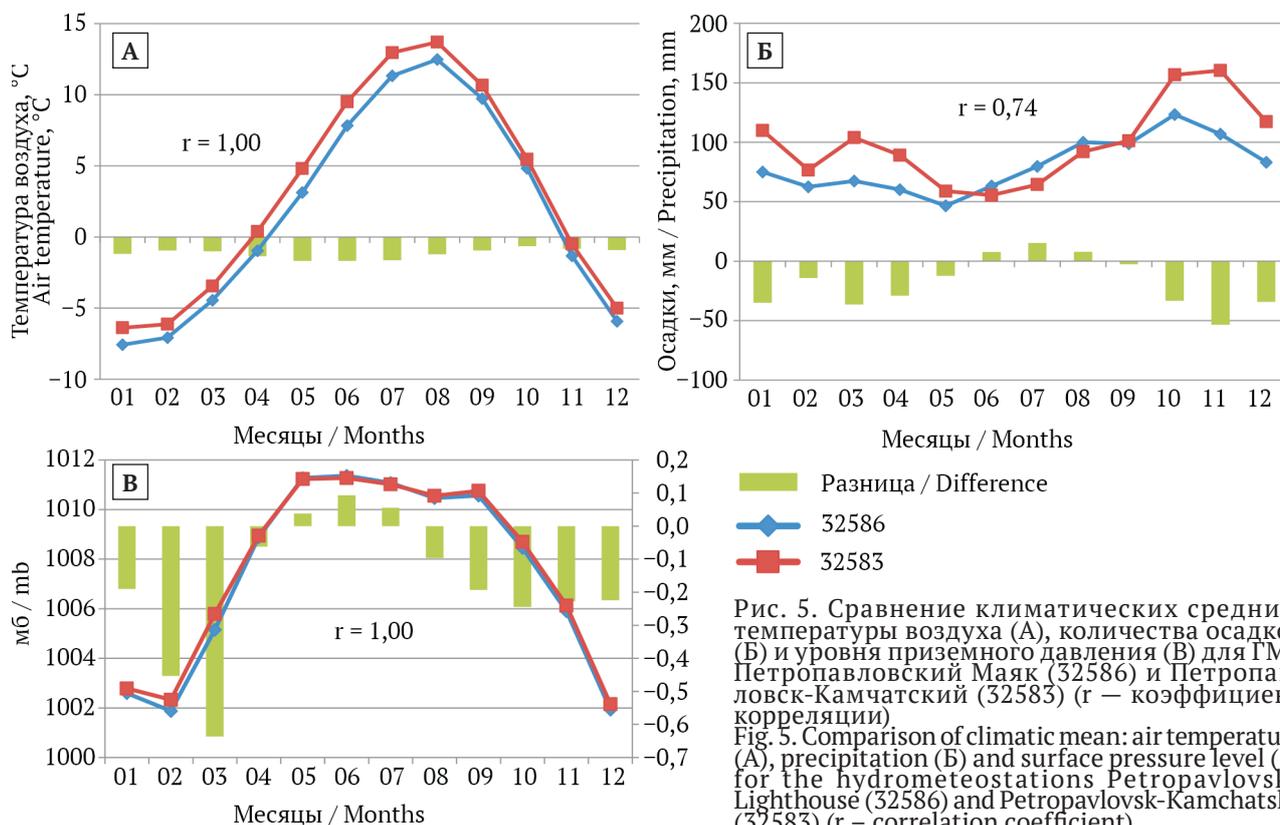


Рис. 5. Сравнение климатических средних: температуры воздуха (А), количества осадков (Б) и уровня приземного давления (В) для ГМС Петропавловский Маяк (32586) и Петропавловск-Камчатский (32583) (r – коэффициент корреляции).
Fig. 5. Comparison of climatic mean: air temperature (A), precipitation (B) and surface pressure level (B) for the hydrometeorostations Petropavlovsky Lighthouse (32586) and Petropavlovsk-Kamchatsky (32583) (r – correlation coefficient)

ственно). Переход на положительную сторону оси происходит в мае (3,16 °C и 3,61 °C соответственно), а первым месяцем с преобладанием отрицательных значений является ноябрь (минус 1,33 °C и минус 0,98 °C соответственно).

На рисунке 6Б представлен график накопленных среднемесячных аномалий температуры воздуха по годам исследования. По уровню температуры воздуха самым «теплым» в ряду наблюдений можно считать 2022 г., «холодным» — 2016 и 2019 г. При этом летние периоды 2013, 2016, 2021 и 2022 г. отметились самыми высокими значениями температуры воздуха (рис. 6В), как и весна 2017 г., а также осень 2018 и 2020 г. и зима 2022 г. Наиболее «холодными» сезонами можно назвать: для зимы — 2016 г.,

для весны — 2013 г., для лета — 2015 г., для осени — 2016 г. Т. е. становится ясно, что результирующий итог (годовой параметр) не всегда отражает внутренний сезонный ход термического режима воздушных масс над Авачинской губой. Также заметим, что за последнее десятилетие прослеживается отчетливое смещение изотермы 0 °C от начала мая к середине апреля (рис. 6Г).

Осадки

Среднегодовое количество осадков, выпадающих в районе акватории Авачинской губы (норма WMO), по данным гидрометеорологической станции Петропавловский Маяк, составляет 80,5 мм (в сумме 966,4 мм), что на

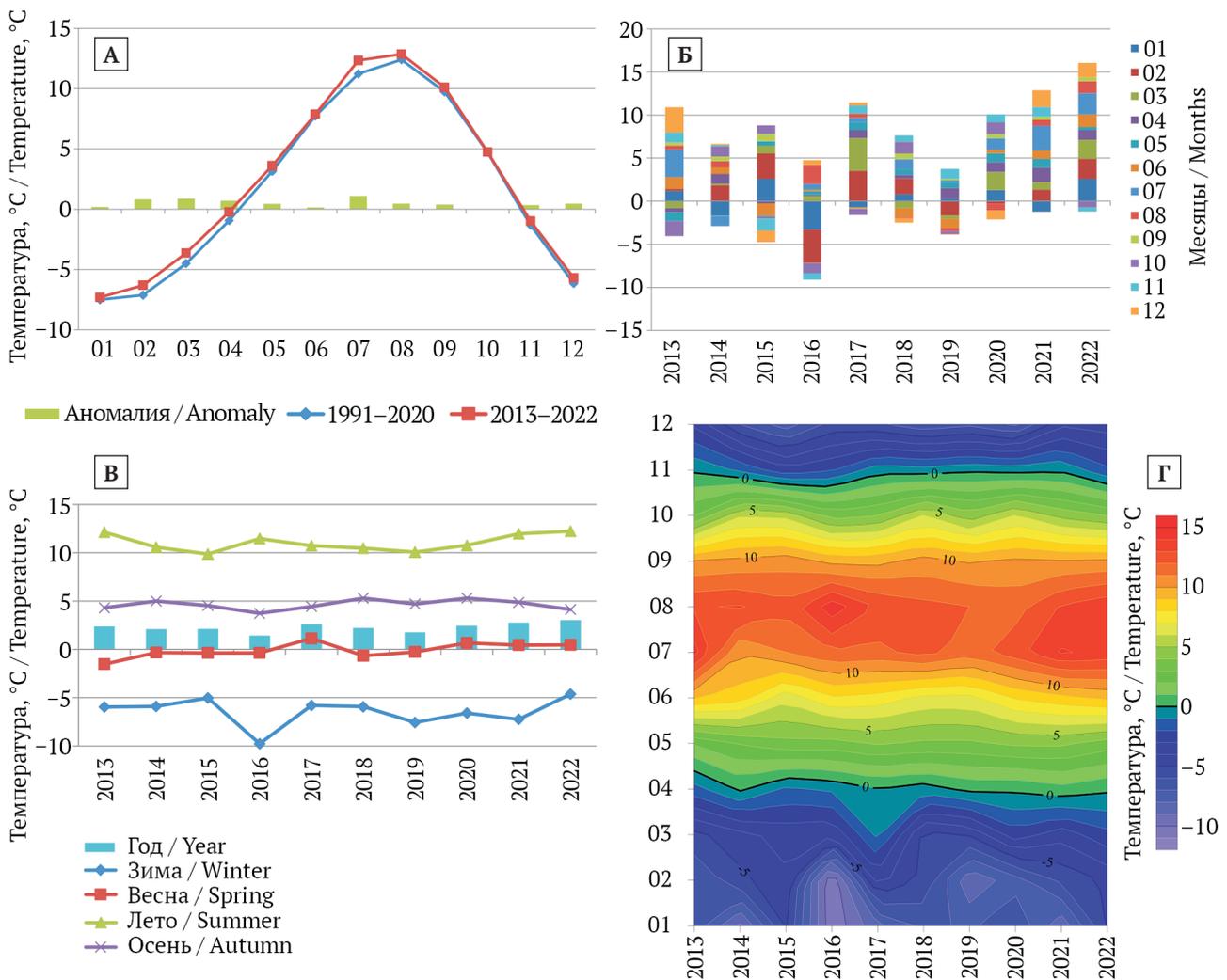


Рис. 6. А) Среднемесячное изменение температуры воздуха (в °C) в районе Петропавловска-Камчатского, по данным Камчатского УГМС: климатическая норма с 1991 по 2020 г. и для периода осреднения с 2013 по 2022 г. Б) Среднемесячная накопленная аномалия температуры воздуха для ряда лет с 2013 по 2022 г. Г) Временная диаграмма изменчивости среднемесячной температуры воздуха для того же ряда лет
 Fig. 6. A) Variation of monthly air temperature mean (in °C) in the Petropavlovsk-Kamchatsky area, according to the data of the Kamchatka Department of Hydrometeorology: climatic norm from 1991 to 2020 and for the averaging period from 2013 to 2022. B) Monthly accumulated air temperature mean anomaly for a number of years from 2013 to 2022. G) Temporal diagram of variability of monthly air temperature mean for the same series of years

9 мм (в сумме 1073,9 мм) меньше, чем для периода нашего исследования (рис. 7А). При этом для климатического среднего максимум приходится на октябрь (123,3 мм), а для последнего десятилетия отмечаются три локальных пика: в марте (91,5 мм), августе (120,3 мм) и ноябре (130,8 мм). Минимум выпадения осадков в обоих случаях отмечается в мае и различается незначительно (46,5 и 50,0 мм). Отметим, что в последнее время только в сентябре и октябре наблюдается уменьшение количества выпадающих осадков, в то время как в остальной период года это значение ощутимо возросло. Наибольшее отличие пришлось на март и ноябрь–декабрь (более 24 мм). Если же рассмотреть интересующий нас отрезок лет

в плане накопленной аномалии осадков, то в этом случае выделяется 2015 г. с самым большим превышением над нормой (рис. 7Б). В остальные годы суммарное превышение также было положительным, хотя после 2015 г. наметился некоторый тренд на снижение этого параметра. Такой вывод подтверждает и следующий рисунок (рис. 7В), где наглядно прослеживается последовательное снижение количества осадков для большинства (кроме весеннего) сезонов года. Временная диаграмма (рис. 7Г) позволяет проследить изменчивость данного параметра более подробно. Заметно, что в последнее время отмечается устойчивая тенденция к уменьшению уровня осадков для большей части года.

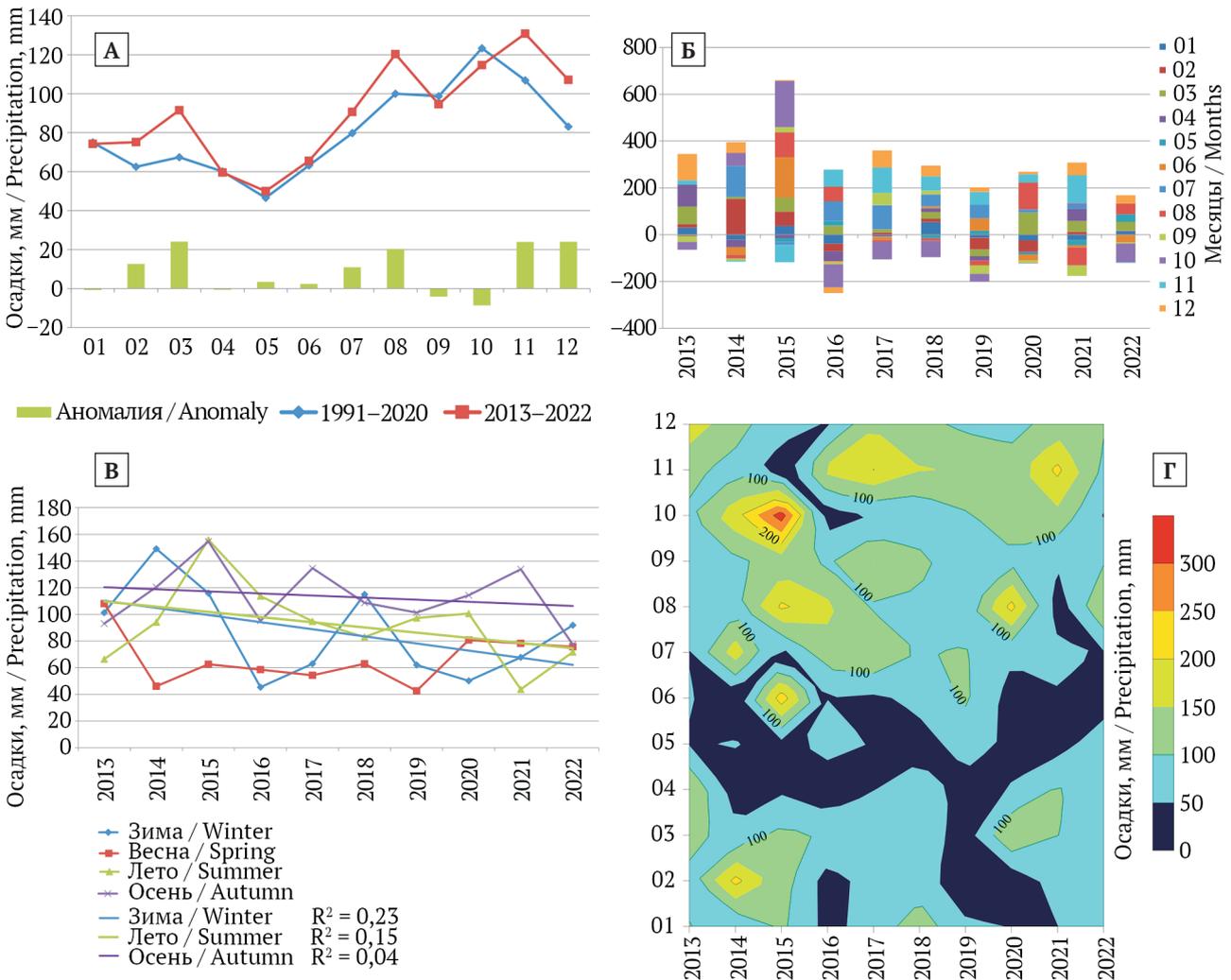


Рис. 7. А) Среднемесячное изменение количества осадков (в мм) в районе Петропавловского Маяка, по данным Камчатского УГМС: для периода осреднения с 1991 по 2020 г. и с 2013 по 2022 г. Б) Среднемесячная накопленная аномалия уровня осадков для ряда лет с 2013 по 2022 г. В) Среднесезонные значения уровня осадков для того же ряда лет. Г) Временная диаграмма изменчивости среднемесячного уровня осадков для того же ряда лет

Fig. 7. A) Variation of monthly precipitation mean (in mm) in the area of Petropavlovsky Lighthouse, according to data of Kamchatka Department of Hydrometeorology: for the averaging period from 1991 to 2020 and from 2013 to 2022. Б) Mean of monthly cumulative anomaly of precipitation level for a number of years from 2013 to 2022. В) Seasonal precipitation mean for the same series of years. Г) Temporal diagram of variability of the monthly precipitation mean for the same series of years

Приземное атмосферное давление

Среднемесячное приземное атмосферное давление, по данным станции Петропавловский Маяк, в последнее десятилетие также претерпело существенные изменения (рис. 8А). Так, в зимние месяцы оно стало ниже, тогда как в остальное время года (кроме октября) этот показатель превышал норму или был близок к ней (март, июль, апрель). За последние десять лет накопленная аномалия для всех лет оказалась положительной (рис. 8Б) с максимумом в 2015 г. и минимумом в 2018 г. Из всех сезонов года только зимой прослеживается явный тренд на снижение уровня приземного атмосферного давления (рис. 8В). В остальные сезоны, несмотря на значительные колебания значений, подобных изменений не выявлено.

Таким образом, в районе Авачинской губы на протяжении всего периода проведения гидрологических исследований в последнее десятилетие наблюдается устойчивое превышение климатической нормы для температуры

воздуха, приземного атмосферного давления и количества осадков. Однако в рассматриваемом диапазоне лет уровень температуры воздуха испытывал значительные межгодовые колебания, а количество осадков заметно возросло только в период с 2013 по 2015 г., далее наметилась тенденция к медленному снижению с минимумом в 2022 г. Отметим также, что приземное атмосферное давление превышало норму летом и осенью, но зимой было ниже ее.

Гидрологические условия Статистика изменчивости термохалинных характеристик

Температурные условия вод Авачинского залива формируются под воздействием нескольких основных факторов: обменные процессы с атмосферой — радиационный прогрев и отдача тепла в атмосферу через поверхность, а также обмен теплом с океаном через пролив посредством адвекции течениями, в том числе и приливными. Присутствует поток тепла через

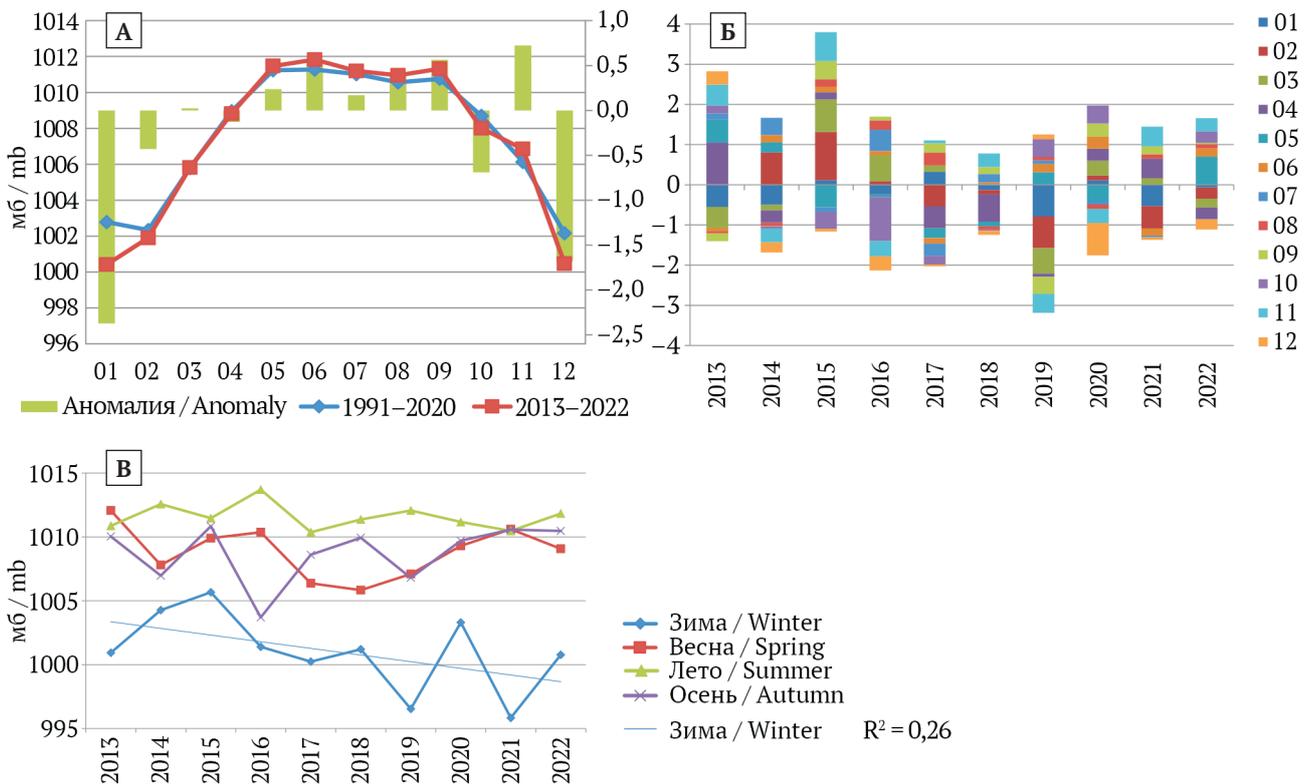


Рис. 8. Изменение среднемесячного приземного атмосферного давления (в мб) по данным ГМС Петропавловский Маяк. А) Климатическая норма (1991–2020 гг.) и средние за период с 2013 по 2022 г. Б) Накопленная аномалия приземного атмосферного давления для последнего десятилетия (2013–2022 гг.). В) Средне-сезонные значения приземного атмосферного давления для того же ряда лет
Fig. 8. Variation of the monthly surface atmospheric pressure mean (in mb) according to the data of the hydrometeorological station Petropavlovsky Lighthouse. A) Climatic norm (1991–2020) and mean for the period from 2013 to 2022. B) Accumulated anomaly of surface atmospheric pressure for the last decade (2013–2022). B) Seasonal surface atmospheric pressure mean for the same series of years

дно (рис. 9) и привнесение его с береговым стоком. Уровень солёности во многом зависит от берегового стока и количества осадков, а также обменных процессов с океаном в результате приливного цикла.

По данным десятилетних наблюдений мы рассчитали средние показатели температуры

и солёности на некоторых (стандартных) горизонтах всех 10 станций комплексной съёмки акватории Авачинской губы, а также некоторые основные статистики для каждого элемента. Результаты сведены в таблицах 1 и 2.

Графическое представление дано на рис. 9. Наглядно видно, что внутри годовой ход тем-

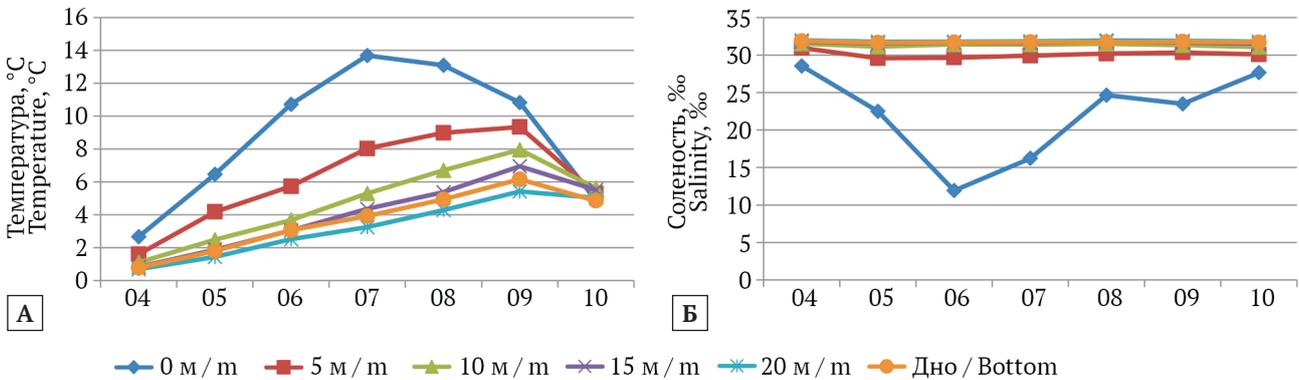


Рис. 9. Изменение средних температуры (А) и солёности (Б) вод Авачинской губы на некоторых горизонтах, осредненное для периода с 2013 по 2022 г.
Fig. 9. Variations of the temperature (А) and salinity (Б) of Avacha Bay waters at some horizons, averaged for the period from 2013 to 2022

Таблица 1. Статистика изменчивости температурных условий вод Авачинской губы для всех месяцев исследований за период с 2013 по 2022 г.
Table 1. Statistics of variability of temperature conditions in the waters of Avacha Bay for all months of studies for the period from 2013 to 2022

Апрель / April							Май / May						
H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	2,67	1,33	0,13	110	0,02	6,10	0	6,46	1,76	0,15	135	1,87	10,47
5	1,60	1,04	0,10	109	-0,49	5,08	5	4,18	1,47	0,13	135	0,78	7,71
10	1,10	0,71	0,07	92	-0,29	2,41	10	2,48	0,97	0,09	118	0,47	4,72
15	0,83	0,64	0,07	80	-0,32	1,86	15	1,88	0,80	0,08	91	0,42	3,41
20	0,69	0,64	0,09	49	-0,67	1,60	20	1,44	0,70	0,10	53	0,26	2,81
Дно / Bottom	0,78	0,73	0,07	110	-0,61	2,73	Дно / Bottom	1,80	0,93	0,08	135	0,26	4,58
Июнь / June							Июль / July						
H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	10,72	2,45	0,21	136	3,11	15,37	0	13,69	2,89	0,28	108	2,45	17,82
5	5,73	1,65	0,14	135	1,68	9,17	5	8,03	2,31	0,22	107	1,82	13,58
10	3,68	1,30	0,12	116	0,84	5,64	10	5,30	1,51	0,15	98	1,62	10,38
15	3,05	1,17	0,12	96	0,63	5,00	15	4,36	1,28	0,15	78	1,47	6,80
20	2,51	1,16	0,16	53	0,73	4,40	20	3,25	1,19	0,19	40	0,91	6,35
Дно / Bottom	3,06	1,50	0,13	136	0,63	7,63	Дно / Bottom	3,92	1,90	0,18	108	0,85	13,78
Август / August							Сентябрь / September						
H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	13,10	1,98	0,17	130	4,50	17,40	0	10,83	2,73	0,24	132	4,40	24,07
5	8,98	2,56	0,23	129	2,15	15,76	5	9,34	2,08	0,18	131	3,73	13,01
10	6,70	2,05	0,19	112	2,16	11,23	10	7,96	2,08	0,20	112	3,57	11,03
15	5,37	1,80	0,19	94	2,31	9,08	15	6,95	2,01	0,20	97	2,79	10,07
20	4,29	1,52	0,20	55	1,76	7,85	20	5,42	1,64	0,22	57	2,61	8,04
Дно / Bottom	4,94	2,26	0,20	130	1,46	14,01	Дно / Bottom	6,16	2,37	0,21	132	2,30	11,43
Октябрь / October							Год / Year						
H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	H, m	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	4,88	1,69	0,16	108	0,67	7,91	0	9,04	4,40	0,15	859	0,02	24,07
5	5,30	1,72	0,17	107	2,40	9,09	5	6,24	3,19	0,11	853	-0,49	15,76
10	5,63	1,75	0,17	100	2,76	9,28	10	4,74	2,71	0,10	748	-0,29	11,23
15	5,52	1,80	0,20	81	2,75	8,77	15	4,05	2,49	0,10	617	-0,32	10,07
20	5,03	1,89	0,26	55	2,88	8,79	20	3,30	2,15	0,11	362	-0,67	8,79
Дно / Bottom	4,85	1,86	0,18	108	2,27	9,28	Дно / Bottom	3,66	2,48	0,08	859	-0,61	14,01

Примечание: mean — среднее значение; StDev — стандартное отклонение; StErr — стандартная ошибка; nPts — количество измерений; Min — минимальное значение; Max — максимальное значение.
Note: mean — average value; StDev — standard deviation; StErr — standard error; nPts — number of measurements; Min — minimum value; Max — maximum value.

пературы на поверхности несколько отличается от наблюдающегося в остальной толще вод. Пик прогрева в первом случае приходится на июль, тогда как глубже 5 м максимум температуры наступает в сентябре. К октябрю, из-за развития осенне-зимней конвекции, большая часть толщи вод характеризуется ситуацией, близкой к изотермии.

Наибольшая изменчивость уровня солёности наблюдается в пределах верхнего 5-метрового слоя, где минимум приходится на июнь (пик паводка), а также небольшой спад — в сентябре из-за осеннего увеличения уровня осадков. В остальной же толще вод сезонная изменчивость солёности минимальна.

Внутригодовое изменение гидрологических условий

Проведенный анализ десятилетнего ряда осредненных по месяцам данных комплексных съемок показал, что временные изменения основных измеряемых параметров во всей толще вод происходят практически одинаково на девяти «внутренних» станциях и только на деся-

той имеются различия. Для примера приведем временное распределение основных измеренных параметров на станциях № 2, № 4 и № 10 (рис. 10). Это объясняется значительным и постоянным уровнем присутствия «морских вод» Авачинского залива в горле, малой глубиной станций, а также большим объемом самой губы, воды которой существенно отличаются от океанических. По этой причине в данной работе мы ограничимся рассмотрением гидрологической изменчивости только на центральной станции Авачинской губы — № 2 (рис. 10А), предполагая, что она в достаточной степени отражает присходящие процессы на большей части внутренней акватории водного объекта.

Изменчивость температуры воды с апреля по октябрь в районе глубоководной котловины Авачинской губы характеризуется постепенным переходом от практически полной вертикальной изотермии к образованию устойчивого термоклина и его последующего заглубления. Максимальный уровень прогрева вод поверхности приходится на август, но увеличение уровня теплосодержания всего слоя вод про-

Таблица 2. Статистика изменчивости солёности вод Авачинской губы для всех месяцев исследований, осредненные данные за период с 2013 по 2022 г.
Table 2. Statistics of salinity variations in the Avacha Bay waters for all months of the study averaged over the period from 2013 to 2022

Апрель / April							Май / May						
Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	28,55	2,79	0,27	110	19,02	32,27	0	22,50	7,53	0,65	135	1,73	31,78
5	30,95	0,64	0,06	109	29,28	32,47	5	29,57	1,41	0,12	135	23,69	31,77
10	31,52	0,37	0,04	92	30,39	32,37	10	31,11	0,69	0,06	118	28,49	32,68
15	31,77	0,31	0,03	80	30,74	32,30	15	31,55	0,54	0,06	91	30,18	32,25
20	31,96	0,29	0,04	49	31,37	32,43	20	31,78	0,51	0,07	53	30,49	32,59
Дно Bottom	31,86	0,41	0,04	110	30,23	32,56	Дно Bottom	31,65	0,69	0,06	135	28,67	32,87
Июнь / June							Июль / July						
Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	11,91	9,12	0,78	136	0,02	31,51	0	16,22	8,48	0,82	108	0,02	32,10
5	29,66	1,70	0,15	135	21,80	32,73	5	29,91	1,65	0,16	107	21,02	32,22
10	31,41	0,54	0,05	116	30,32	33,14	10	31,40	0,56	0,06	98	30,07	32,77
15	31,67	0,43	0,04	96	30,98	33,34	15	31,62	0,43	0,05	78	30,49	32,40
20	31,79	0,33	0,04	53	31,21	33,01	20	31,82	0,35	0,05	40	31,13	32,38
Дно Bottom	31,68	0,91	0,08	136	25,60	33,58	Дно Bottom	31,73	1,13	0,11	108	20,91	32,81
Август / August							Сентябрь / September						
Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	24,64	4,52	0,40	130	4,96	31,98	0	23,48	9,27	0,81	132	0,02	32,04
5	30,20	1,38	0,12	129	23,14	32,43	5	30,34	0,96	0,08	131	27,94	32,39
10	31,48	0,44	0,04	112	29,64	32,75	10	31,33	0,48	0,05	112	29,99	32,29
15	31,82	0,32	0,03	94	31,08	32,63	15	31,66	0,39	0,04	97	30,88	32,63
20	31,95	0,29	0,04	55	31,19	32,57	20	31,91	0,35	0,05	57	31,24	32,68
Дно Bottom	31,74	1,19	0,10	130	24,15	32,84	Дно Bottom	31,78	0,60	0,05	132	28,11	32,72
Октябрь / October							Год / Year						
Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max	Н, м	Mean	StDev	StErr	nPts	Min	Max
0	27,64	4,80	0,46	108	0,03	32,15	0	21,93	9,07	0,31	859	0,02	32,27
5	30,08	1,10	0,11	107	27,41	32,45	5	30,08	1,38	0,05	853	21,02	32,73
10	31,07	0,86	0,09	100	28,44	32,56	10	31,33	0,60	0,02	748	28,44	33,14
15	31,52	0,62	0,07	81	29,42	32,54	15	31,66	0,45	0,02	617	29,42	33,34
20	31,80	0,40	0,05	55	30,98	32,62	20	31,86	0,37	0,02	362	30,49	33,01
Дно Bottom	31,70	0,84	0,08	108	27,27	32,78	Дно Bottom	31,73	0,87	0,03	859	20,91	33,58

должается и в сентябре, что наглядно видно по заглоблению изотермы 5 °С (рис. 10А). Отметим, что прогрев вод к октябрю затрагивает всю толщу вод: так, в придонном горизонте температура возрастает более чем на 4 °С по сравнению с апрелем.

В то же время соленость ниже отметки 5 м претерпевает минимальные изменения. В верхнем же слое вод, подверженном распределению береговым стоком, минимум солености приходится на время паводка наиболее крупных рек, Авача и Паратунка, в июне–июле. Причем по мере удаления от устьев рек этот минимум смещается на июнь (рис. 10А). Интересно, что в июле проявилось некоторое увеличение солености в глубоководной котловине от придонного горизонта до уровня порядка тех же 5 м.

Межгодовое изменение гидрологических условий

Для представления межгодового изменения гидрологических условий акватории Авачинской губы за период проведения стандартных комплексных мониторинговых съемок нами были построены временные диаграммы интегрального объемного индекса температуры (рис. 11А) и солености (рис. 11Б).

Как наглядно видно, в последнее время наблюдается постепенный рост температуры всей толщи вод Авачинской губы: весной и летом изолинии объемного индекса, соответствующие 1 и 2, постепенно смещаются к более ранним срокам, и особенно быстро этот процесс происходил в 2013–2014 гг. При этом максимум значений (индекс более 3) приходился на август–сентябрь 2018–2020 гг., в то время как

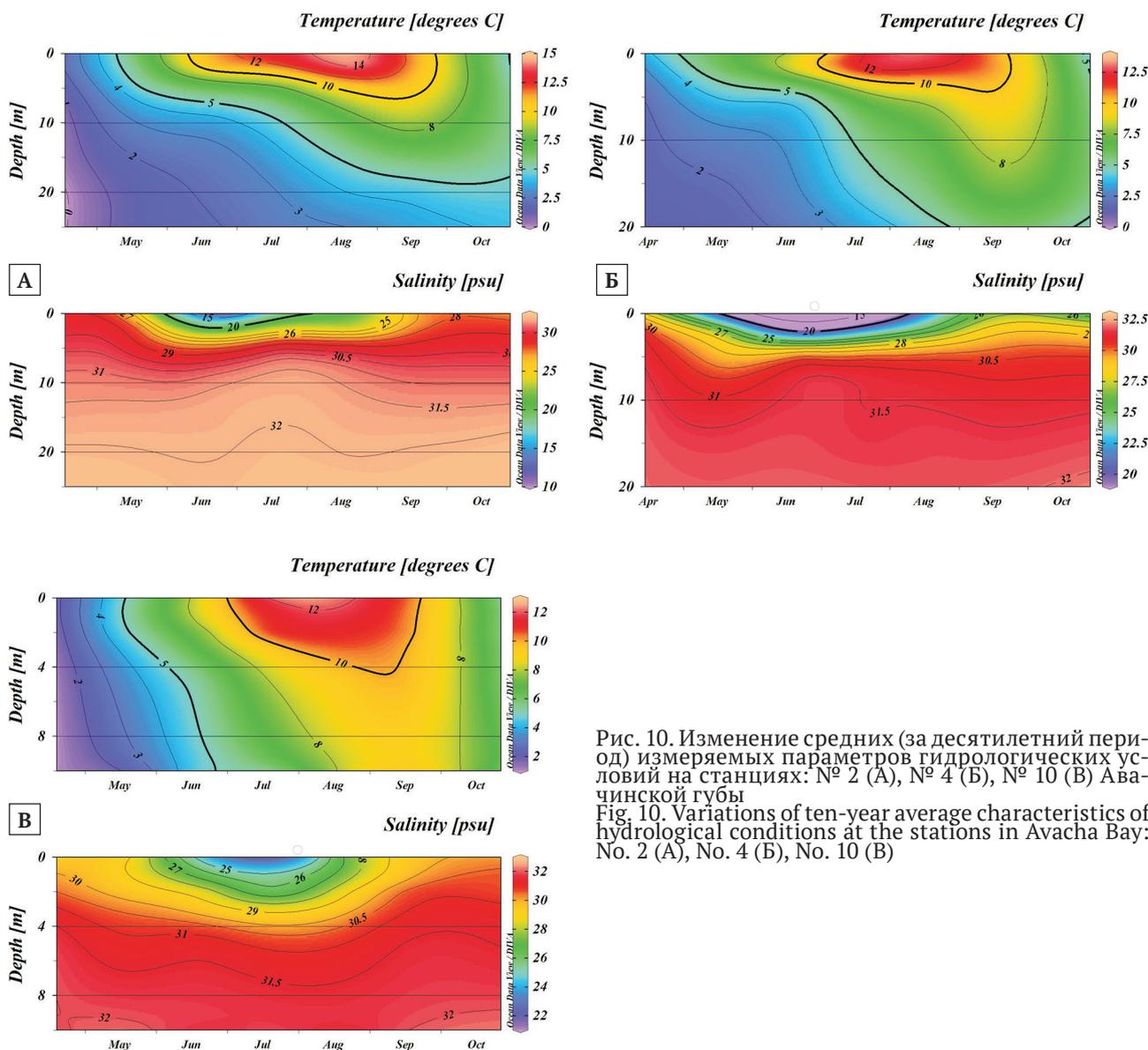


Рис. 10. Изменение средних (за десятилетний период) измеряемых параметров гидрологических условий на станциях: № 2 (А), № 4 (Б), № 10 (В) Авачинской губы
 Fig. 10. Variations of ten-year average characteristics of hydrological conditions at the stations in Avacha Bay: No. 2 (A), No. 4 (B), No. 10 (B)

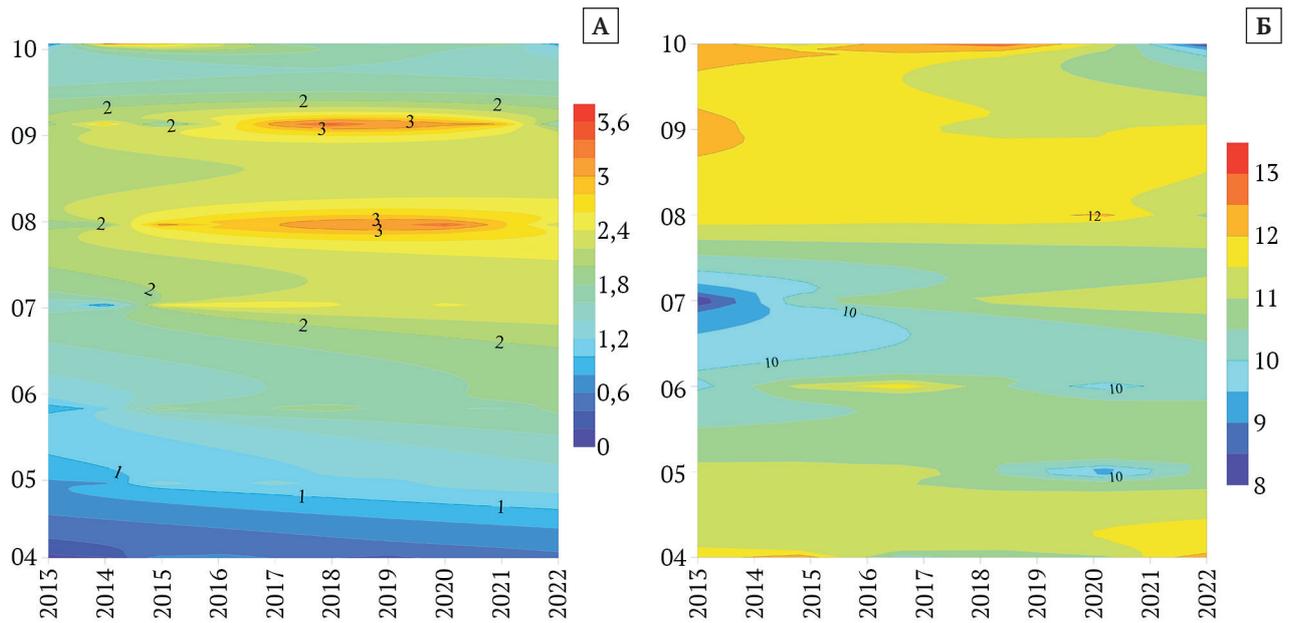


Рис. 11. Межгодовое изменение объемного индекса температуры (А) и солёности (Б) вод Авачинской губы
 Fig. 11. Interannual variation of 3D indices of water temperature (A) and salinity (B) in Avacha Bay

в 2021–2022 гг. наблюдалось отсутствие такого пика. В то же время начало осенне-зимнего охлаждения вод смещается не так активно: изолиния индекса, равная 2, очень незначительно отклоняется в сторону октября и имеет тенденцию к возврату на конце временного интервала. Таким образом, можно отметить значительное увеличение прогрева вод Авачинской губы в весенне-летний период 2013–2022 гг. и очень незначительный рост расчетного параметра осенью 2013–2020 гг. Т. е. последние два года наблюдается некоторое снижение уровня теплосодержания вод губы осенью при продолжающемся повышении данного показателя в весенне-летний период года, что может говорить об усилении процессов отдачи тепла в атмосферу на начальном этапе осенне-зимнего выхолаживания.

Диаграмма изменения интегрального индекса солёности (рис. 11Б) позволяет выявить смещение минимума этого показателя на более ранние сроки, с июня–июля в 2013–2015 гг. на май–июнь в 2020–2021 гг. Также заметно общее понижение уровня солёности объема вод Авачинской губы в осенние месяцы при небольшом росте данного показателя в летний период года. Это довольно хорошо согласуется с рассмотренным выше изменением уровня осадков в регионе, по данным ГМС Петропавловский Маяк.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большой объем накопленной за десятилетие проведения стандартных гидрологических

съепок на акватории Авачинской губы натурной информации позволил рассчитать средне-многолетние показатели для температуры и солёности с достаточной степенью точности. На основании этих данных были построены графики внутригодового хода всех перечисленных параметров на десяти станциях. Последующий анализ межгодового изменения гидрометеорологических условий позволил выявить некоторые их особенности. На протяжении всего периода проведения гидрологических исследований наблюдается устойчивое превышение климатической нормы для температуры воздуха и осадков. Однако на рассматриваемом диапазоне лет температура воздуха испытывала значительные межгодовые колебания, а уровень осадков заметно возрастал только в период с 2013 по 2015 г., далее наметилась тенденция к медленному снижению с минимумом в 2022 г. Приземное атмосферное давление превышало норму летом и осенью, но зимой было ниже ее. Рассчитаны средние за десятилетний период показатели температуры, солёности, концентрации хлорофилла- α и уровня насыщения вод кислородом для апреля–октября на 10 станциях по стандартным горизонтам. Выполненный анализ межгодовой изменчивости интегральных показателей температуры и солёности всей исследуемой толщи вод Авачинской губы показал постепенный рост теплосодержания и небольшое падение солёности, которое хорошо согласуется с аналогичным уменьшением уровня осадков.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Баранов И.Ф.* 1944. Гидрометеорологический режим Авачинского залива и бухт Юго-Восточной Камчатки. Петропавловск-Камчатский: ГФД КУГКС. 147 с.
- Быкасов В.Е.* 2011. Поход Родиона Преснецова // *Вопр. истории Камчатки*. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский: Новая книга. С. 245–285.
- Гриб Е.Н.* 1985. Андезиты горы Мишенной // *Вопр. географии Камчатки*. Вып. 9. Стр. 130–133.
- Гриб Е.Н., Делемень И.Ф., Федотов С.А.* 1986. Строение, состав и происхождение андезитового купола г. Мишенной (Камчатка) // *Вулканология и сейсмология*. № 6. С. 29–45.
- Дмитриев В.Д., Ежов Б.В.* 1977. К вопросу о происхождении Авачинской губы // *Вопр. географии Камчатки*. Вып. 7. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, Камч. отд. С. 45–47.
- Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае в 2017 году. 2018. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 377 с. С. 68–75.
- Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае в 2018 году. 2019. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 395 с. С. 77–83.
- Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае в 2019 году. 2020. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 403 с. С. 78–83.
- Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае в 2020 году. 2021. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 385 с. С. 66–68.
- Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае в 2021 году. 2022. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 405 с. С. 70–72.
- Доклад о состоянии окружающей среды в Камчатском крае в 2022 году. 2023. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 418 с. С. 81–85.
- Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2014 году. 2015. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 316 с. С. 39–49.
- Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2015 году. 2016. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 374 с. С. 42–49.
- Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2016 году. 2017. Петропавловск-Камчатский: Мин-во природ. ресурсов и экологии Камчатского края. 328 с. С. 45–49.
- Дубик Ю.М., Огородов Н.В.* 1970. Вулканический конус в Авачинской губе // *Вопр. географии Камчатки*. Вып. 6. С. 171–172.
- Захарков С.П., Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Штрайхерт Е.А., Гордейчук Т.Н.* 2020. Первичная продукция Авачинской бухты летом 2017 г. // *Вестник ДВО РАН*. № 1 (209). С. 83–89.
- Качество морских вод по гидрохимическим показателям: Ежегодники 2014–2021. Под ред. А.Н. Коршенко. М.: Наука.
- Кашутин Ф.Н., Климова А.В., Егорова Е.В.* 2019. Физико-географические условия водного баланса Авачинской губы // *Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса*. № 1 (39). С. 16–21.
- Кондратюк В.И.* 1983. Климат Петропавловска-Камчатского. Л.: Гидрометеоздат. С. 170.
- Лепская Е.В., Курбанова Л.В.* 2017. Фитопланктон как индикатор экологического состояния пелагиали Авачинской губы (Камчатка) / *Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление* : Сб. матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию КамчатНИРО (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2017 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 320–321.
- Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Канапацкий Т.А.* 2020. Результаты определения р/в фитопланктона в Авачинской губе (Восточная Камчатка) / *Морские исследования и образование (MARESEDU-2019)* : Тр. VIII Междунар. науч.-практ. конф. (Москва, 28–31 октября 2019 г.). Т. II (III). М.: ООО «ПолиПРЕСС». С. 318–320.
- Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Коломейцев В.В., Устищенко Е.А., Сергеенко Н.В., Виноградова Д.С., Свириденко В.Д., Походина М.А., Щеголькова В.А., Максименков В.В., Полякова А.А., Галямов Р.С., Горин С.Л., Коваль М.В.* 2014. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. Вып. 34. С. 6–21.
- Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Полякова А.А.* 2016. Планктон Авачинской губы (Камчатка) как индикатор комплексного воздействия природных и антропогенных факторов / *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Т. 2. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 339–342.

Меньшиков В.И., Лазо А.В. 1975. Гидрометеорологический режим Авачинской губы // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 21. С. 63–79.

Полевой Б.П. 1984. Кем и когда была открыта Авачинская губа / Норд-ост. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. книжн. изд-во, Камч. отд. С. 75–81.

Потапов В.В. 2014. Гидрологическая характеристика Авачинской губы // Фундаментальные исследования. № 9–10. С. 2227–2231.

Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Глав. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР... Камчатка / 6 т. Под ред. канд. геогр. наук М.Г. Васьяковского. Л.: Гидрометеиздат. 367 с.

Schlitzer, Reiner, Ocean Data View, <https://odv.awi.de>, 2023

REFERENCES

Baranov I.F. *Gidrometeorologicheskiiy rezhim Avachinskogo zaliva i bukht Yugo-Vostochnoy Kamchatki* [Hydrometeorological regime of Avacha Gulf and bays of South-East Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky: GFD KUGKS, 1944, 147 p.

Bykasov V.Ye. Rodion Presnetsov's Campaign. *Voprosy istorii Kamchatki*, 2011, vol. 5, pp. 245–285. (In Russ.)

Grib Y.N. Andesites of Mount Mishennaya. *Voprosy geografii Kamchatki*, 1985, vol. 9, pp. 130–133. (In Russ.)

Grib Y.N., Delemen I.F., Fedotov S.A. Structure, composition and origin of the andesite dome of Mount Mishennoy (Kamchatka). *Volcanology & Seismology*, 1986, no. 6, pp. 29–45. (In Russ.)

Dmitriev V.D., Yezhov B.V. On the origin of Avacha Bay. *Voprosy geografii Kamchatki*, 1977, issue 7, pp. 45–47. (In Russ.)

Report on the state of the environment in Kamchatka Krai in 2017. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2018, pp. 68–75. (In Russ.)

Report on the state of the environment in Kamchatka Krai in 2018. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2019, pp. 77–83. (In Russ.)

Report on the state of the environment in Kamchatka Krai in 2018. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2019, pp. 78–83. (In Russ.)

Report on the state of the environment in Kamchatka Krai in 2020. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2021, pp. 66–68. (In Russ.)

Report on the state of the environment in Kamchatka Krai in 2021. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2022, pp. 70–72. (In Russ.)

Report on the state of the environment in Kamchatka Krai in 2022. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2023, pp. 81–85. (In Russ.)

Report on the environmental situation in Kamchatka Krai in 2014. 2015. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2015, pp. 39–49. (In Russ.)

Report on the environmental situation in Kamchatka Krai in 2015. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2016, pp. 42–49. (In Russ.)

Report on the environmental situation in Kamchatka Krai in 2016. Petropavlovsk-Kamchatsky: *Ministry of Natural Resources and Ecology of Kamchatka Krai*, 2017, pp. 45–49. (In Russ.)

Dubik Y.M., Ogorodov N.V. Volcanic cone in Avacha Bay. *Voprosy geografii Kamchatka*, 1970, issue 6, pp. 171–172. (In Russ.)

Zakharkov S.P., Lepsкая E.V., Tepnin O.B., Shtraikhert E.A., Gordeichuk T.N. Primary production of the Avacha Bay in Summer 2017. *Vestnik DVO RAN*, 2020, no. 1 (209), pp. 83–89. (In Russ.)

Kachestvo morskikh vod po gidrokhimicheskim pokazatelyam: Yezhegodniki 2014–2021 [Seawater quality by hydrochemical indicators: Yearbooks 2014–2021]. Korshenko A.N. Moscow: Nauka.

Kashutin A.N., Klimova A.V., Egorova E.V. Hydrographic characteristics of water balance of Avacha Bay. *Theoretical and Applied Problems of Agro-industry*, 2019, no. 1 (39), pp. 16–21. (In Russ.)

Kondratyuk V.I. *Klimat Petropavlovsk-Kamchatskogo* [Climate of Petropavlovsk-Kamchatsky]. L.: Gidrometeoizdat, 1983, 170 p.

Lepsкая E.V., Kurbanova L.V. The phytoplankton as an indicator of the ecological state of pelagic zone in Avachinskaya Bay (Kamchatka). *Aquatic biological resources of Russia: status, monitoring, management: Coll. materials of the All-Russian scientific conference with international participation, dedicated to the 85th anniversary of KamchatNIRO*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, pp. 320–321. (In Russ.)

Lepsкая E.V., Tepnin O.B., Kolomeitsev V.V., Ustimenko E.A., Sergeenko N.V., Vinogradova D.S., Sviridenko V.D., Pokhodina M.A., Schegolkova V.A., Maksimenkov V.V., Polyakova A.A., Galyamov R.S., Gorin S.L., Koval M.V. Historical review of studies of Avachinskaya Bay and principle results of complex ecological monitoring 2013. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 34, pp. 5–21. (In Russ.)

Lepsкая E.V., Tepnin O.B. Results of determination of phytoplankton in Avacha Bay (Eastern Kam-

chatka) / *Marine Research and Education (MARESE-DU-2019)*, 2020, vol. II (III), pp. 318–320. (In Russ.)

Lepskaya E.V., Tepnin O.B., Polyakova A.A. Plankton of Avachinskaya Bay (Kamchatka), as an indicator of complex native and man-made impacts. *Marine biodiversity and problems of its conservation*, 2016, vol. 2, pp. 339–342. (In Russ.)

Menshikov V.I., Lazo A.V. Hydrometeorological regime of Avacha Bay. *Trudy DVNIGMI*, 1975, issue 21, pp. 63–79. (In Russ.)

Polevoy B.P. *Kem i kogda byla otkryta Avachinskaya guba* [By whom and when was Avacha Bay discovered]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Far Eastern Book Publishing House, 1984, pp. 75–81.

Potapov V.V. Hydrological characteristics of Avacha Bay. *Fundamental research*, 2014, no. 9–10, pp. 2227–2231. (In Russ.)

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR [Surface water resources of the USSR]. L.: Gidrometeoizdat, 1973, vol. 6, Kamchatka, 367 p.

Schlitzer, Reiner, Ocean Data View, <https://odv.awi.de>, 2023

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Автор заявляет, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки оформлены в соответствии с ГОСТом.

The author declares that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references are formatted in accordance with GOST (the Russian State Standard).

Информация об авторе

О.Б. Тепнин — зав. сектором океанографии,
Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО).
ORCID: 0000-0001-9596-4336

Information about the author

Oleg B. Tepnin – Head of Oceanography Division,
KamchatNIRO.
ORCID: 0000-0001-9596-4336

Статья поступила в редакцию / Received:
04.12.2023

Одобрена после рецензирования / Revised:
11.12.2023

Статья принята к публикации / Accepted:
03.12.2024

Научная статья / Original article
УДК 576.89:597.552.51(282.257.21)
doi:10.15853/2072-8212.2024.75.22-52
EDN: SUATFI



ПАРАЗИТОФАУНА ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS MALMA* COMPLEX КАМЧАТКИ

Бусарова Олеся Юрьевна

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,
Владивосток, Россия, olesyabusarova@mail.ru

Аннотация. По материалам собственных и литературных данных приводится систематизированная информация о видовом составе паразитов *S. malma* complex в водоемах Камчатки. Представлен таксономический список паразитов, в котором для каждого вида указаны локализация, распространение, круг хозяев, сведения о находках паразита с указанием водоема, формы мальмы, показателей зараженности и авторов находок. Паразитофауна мальмы Камчатки включает 65 видов, относящихся к 3 царствам, 10 типам, 15 классам, 25 отрядам и 42 семействам. Наиболее разнообразно представлены трематоды (16 видов), нематоды (10), миксоспоридии (10), цестоды (8) и скребни (7). Основу паразитофауны мальмы Камчатки формируют пресноводные виды (47), виды, имеющие сложный жизненный цикл (50), использующие рыб в качестве окончательных хозяев (38), имеющие голарктическое и циркумполярное распространение (29), входящие в состав арктического пресноводного и тихоокеанского предгорного фаунистического комплексов (33), специфичные для рыб рода *Salvelinus*, семейства Salmonidae и отряда Salmoniformes (39). Высокое видовое и экологическое разнообразие паразитов мальмы обусловлено ее повсеместным распространением в регионе и сложной популяционной структурой, включающей несколько экотипов и форм, различающихся жизненной стратегией, питанием и биотопами.

Ключевые слова: видовой состав паразитов, анализ паразитофауны, мальмоидные гольцы, северная мальма, Dolly Varden, род *Salvelinus*, Salmonidae, Камчатка

Благодарности: автор выражает глубокую признательность доктору биологических наук профессору Т.Е. Буториной (ФГБОУ ВО «Дальрыбвтуз») за всестороннюю помощь и ценные рекомендации при работе над рукописью статьи.

Финансирование. Исследование не имело спонсорской поддержки.

Для цитирования: Бусарова О.Ю. Паразитофауна гольцов *Salvelinus malma* complex Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 75. С. 22–52. EDN: SUATFI. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.22-52

PARASITOFAUNA OF DOLLY VARDEN *SALVELINUS MALMA* COMPLEX IN KAMCHATKA

Olesya Yu. Busarova

Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Russia, olesyabusarova@mail.ru

Abstract. Systematized information on the species composition of parasites of *S. malma* complex in the water bodies of Kamchatka based on own and literature data is provided. Presented taxonomic list of parasites gives information about localization, distribution, host range, findings with indication of water body, malmoid form, infestation indices and authors of findings for each species. The parasitofauna of Dolly Varden in Kamchatka includes 65 species from 3 kingdoms, 10 types, 15 classes, 25 orders and 42 families. The most diverse taxa are trematodes (16 species), nematodes (10), myxosporidia (10), cestodes (8) and acanthocephalans (7). The basis of the parasitofauna of Dolly Varden in Kamchatka is formed by freshwater species (47), species with a complex life cycle (50), using fish as definitive hosts (38), having Holarctic and circumpolar distribution (29), being a part of the Arctic freshwater and Pacific piedmont faunal complexes (33), specific to fish of the genus *Salvelinus*, family Salmonidae and the order Salmoniformes (39). The high species and ecological diversity of Dolly Varden parasites is due to its ubiquitous distribution in the region and its complex population structure, including several ecotypes and forms that differ in life strategy, diet, and habitats.

Keywords: parasite species composition, analysis of parasite fauna, malmoid chars, Dolly Varden, genus *Salvelinus*, Salmonidae, Kamchatka

Acknowledgments: Author is deeply grateful to T.E. Butorina (Doctor of Biology Sciences in “Dalrybvtuz”) for her comprehensive assistance and valuable recommendations during the work on the manuscript of the article.

Funding. The study was not sponsored.

For citation: Busarova O.Yu. Parasitofauna of Dolly Varden *Salvelinus malma* complex in Kamchatka // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2024. Vol. 75. P. 22–52. (In Russ.) EDN: SUATFI. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.22-52

Паразиты рыб представляют собой важные компоненты водных экосистем, оказывая прямое или косвенное влияние на их структуру и функционирование (Poulin, 1999; Marcogliese, 2004). В результате длительных тесных адаптаций паразиты воздействуют на своих хозяев — рыб, изменяя их поведение, морфологию, физиологию, регулируя репродуктивные возможности, таким образом оказывая эффект не только на отдельных рыб, но и на целые популяции (Шигин, 1986; Lafferty, 2008; Timi, Poulin, 2020). Передаваясь по трофическим сетям, паразиты связывают звенья экосистем и могут использоваться при изучении биологии рыб-хозяев как высокочувствительные индикаторы их пищевой специализации, миграций, биотопов (Коновалов, 1971; Буторина, 1980). Паразиты коэволюционно тесно связаны со своими хозяевами, и данные о них информативны при изучении биогеографии, филогении, происхождения и расселения рыб в историческом прошлом (Ройтман, 1993; Пугачев, 1999; Hoberg, Klassen, 2002). Паразиты восприимчивы к изменению состояния окружающей среды (Lafferty, 2008), так как они подвергаются прямому либо косвенному (через своих хозяев) влиянию среды, что позволяет использовать паразитов в качестве биоиндикаторов антропогенного влияния на локальные водные системы и изменения среды в целом (Буторина, Дегтева, 2024; Landsberg et al., 1998; Palm, 2011). Также стоит учитывать значимость паразитов как возбудителей болезней у рыб и человека (Десямура и др., 1985; Гаевская, 2005), видимое заражение паразитами может способствовать снижению сортности рыбной продукции (Шевляков, 2010; Бусарова и др., 2018).

На Камчатке наиболее широко распространенным видом рыб, составляющим основу пресноводной ихтиофауны, является северная мальма *Salvelinus malma*. Мальма в регионе населяет всевозможные водоемы и образует ряд экотипов и форм (Савваитова, 1989). Повсеместное распространение и доступность для населения в течение всего года определяет промысловое значение мальмы как объекта традиционного и промышленного рыболовства (Бугаев, 2007; Стратегии промысла., 2022; Коваль, 2024), поэтому сведения о паразитах мальмы имеют не только теоретическое, но и практическое значение. К настоящему времени накоплен бо-

гатый материал о паразитах мальмы из водоемов Камчатки, однако отсутствуют обобщающие работы, анализирующие фауну паразитов мальмы в региональном масштабе. Также значение представленной работы заключается в необходимости данных, которые можно рассматривать в качестве опорных при проведении наблюдений за изменениями состояния окружающей среды, в том числе глобального изменения климата.

Цель работы — на основании анализа собственных и литературных данных систематизировать сведения о паразитах мальмы из водоемов Камчатки и представить их в виде таксономического списка, а также провести таксономический и экологический анализ паразитофауны *S. malma* complex региона в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Salvelinus malma на Камчатке имеет сложную структуру, сформированную локальными популяциями, географическими изолятами, симпатрическими формами, которые различаются жизненной стратегией, питанием, занимаемыми биотопами, морфологией, зараженностью паразитами (Савваитова, 1989; Буторина и др., 2011; Есин, Маркевич, 2017). Некоторые эндемичные мальмоидные гольцы имеют валидный видовой статус: белый голец *S. albus* Glubokovsky, 1977, длинноголовый голец *S. kronocius* Viktorovsky, 1987, носатый голец *S. schmidtii* Viktorovsky, 1987, каменный голец *S. kuznetzovi* Taranetz, 1933 (Черешнев и др., 2002; Шейко, Федоров, 2000; GBIF.org). Этих гольцов рассматривают в составе *S. malma* complex (Атлас., 2003) или относят к северной мальме *S. malma*, а имеющиеся видовые названия приводятся в качестве синонимов (Есин, Маркевич, 2017; Красная книга Камчатского края, 2018). Таксономический вопрос в отношении различных форм мальмоидных гольцов остается нерешенным, в данной работе мы рассматриваем все их разнообразие в составе *S. malma* complex (Есин, 2024).

За период, охваченный в обзоре (1955–2022 гг.), для обозначения гольцов разными авторами использовались разные названия. Для того, чтобы не затруднять восприятие материала, гольцов оз. Кроноцкого мы называем белый (= *S. albus*), длинноголовый (= *S. kronocius*), носатый (= *S. schmidtii*), большеротый и малоро-

тый (Викторовский, 1978; Есин, Маркевич, 2017); гольцов оз. Азабачье — (озерно-речные) хищники (= *S. albus*) и бентофаги, ручьевые гольцы (Савваитова, 1989). У носатого гольца оз. Кроноцкое, озерно-речной мальмы оз. Дальнее и бентофагов оз. Азабачье мы выделяем трофические группы А и G (Бусарова и др., 2016, 2017; Бусарова, 2022). Формы мальмы из других водоемов названы, как указано авторами. В обзоре мы не приводим данные о формах мальмы, если их выделение вызывает сомнение.

Материалом для работы послужили собственные и литературные данные о паразитах различных форм мальмы из водоемов Камчатки (рис. 1). В общей сложности в обзоре используются данные о 1498 экз. рыб:

Север Камчатки:

– р. Пенжина: проходная мальма, 2 экз. (Трофименко, 1962);

– р. Березовка: проходная мальма, 23 экз. (Трофименко, 1962);

– р. Апука: проходная мальма, 20 экз. (Трофименко, 1962).

Нижнее течение р. Камчатки:

– оз. Азабачье и р. Азабачья: озерно-речные хищники (белый голец *S. albus*), 15 экз. (Коновалов, 1971), 12 экз. (Буторина, 1980), 1 экз. (Пугачев, 1984), 30 экз. (Бусарова, 2022); озерно-речные бентофаги, 15 экз. (Коновалов, 1971), 53 экз. (Буторина, 1980), 6 экз. (Пугачев, 1984), бентофаги группы А, 30 экз., бентофаги группы G, 15 экз. (Бусарова, 2022); ручьевые гольцы, 45 экз. (Буторина, 1980), 34 экз. (Буторина, Горювая, 2007), 30 экз. (Бусарова, 2022);

– оз. Курсинка: молодь, 36 экз. (Горювая, Буторина, 2007а);

– р. Радуга: речная хищная мальма (белый голец *S. albus*), 15 экз. (наши данные);

– р. Камчатка: проходная мальма, 26 экз. (Ахмеров, 1955), 15 экз. (Буторина и др., 1980), 9 экз. (Пугачев, 1984), 20 экз. (наши данные);

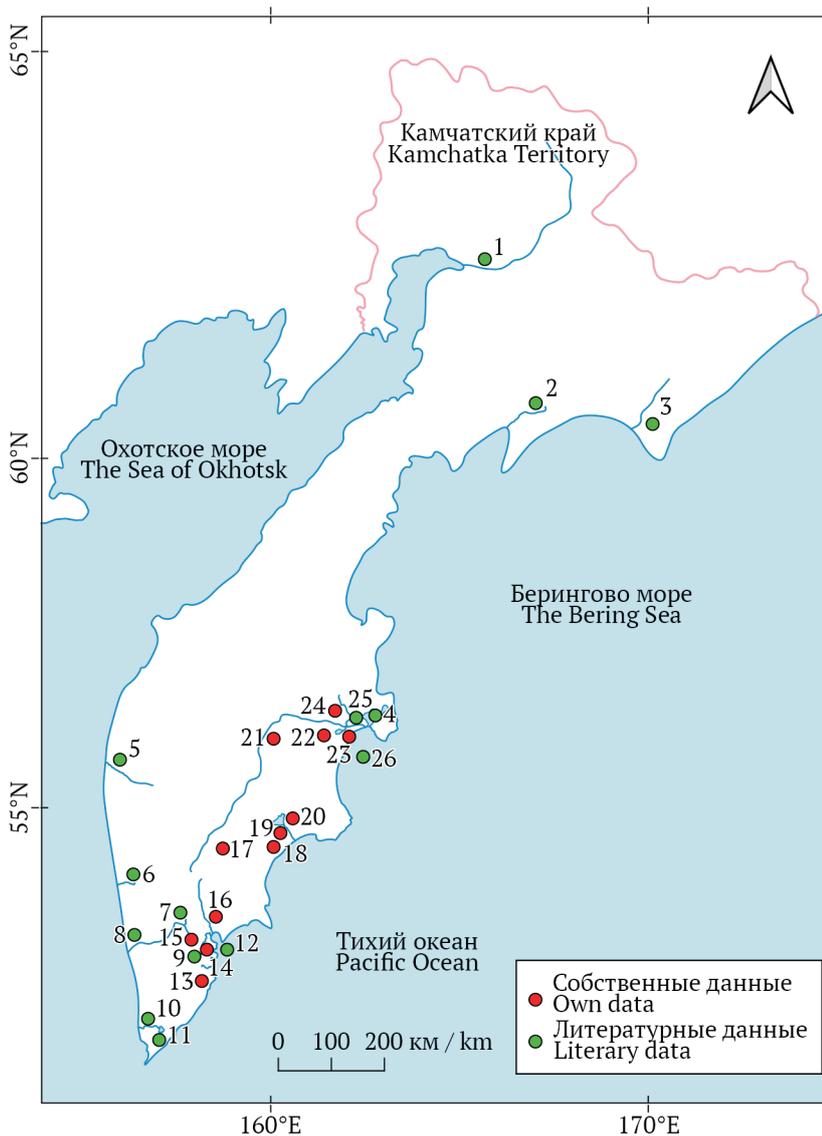


Рис. 1. Карта-схема районов, для которых имеются данные о паразитах *S. malma* complex в Камчатском крае: 1 – р. Пенжина, 2 – р. Березовка, 3 – р. Апука, 4 – оз. Нерпичье, 5 – р. Ича, 6 – р. Красная (приток р. Коль), 7 – р. Плотникова, 8 – р. Большая, 9 – р. Паратунка, 10 – р. Озерная, 11 – оз. Курильское, 12 – Авачинский зал., Авачинская губа, 13 – р. Фальшивая, 14 – оз. Дальнее (юг), 15 – оз. Начикинское, 16 – р. Авача, 17 – оз. Сево, 18 – водная система кальдеры влк. Узон (оз. Дальнее, оз. Центральное – р. Шумная), 19 – оз. Крокур, 20 – оз. Кроноцкое и р. Кроноцкая, 21 – оз. Ушки, 22 – бассейн оз. Азабачье-го (оз. Азабачье, р. Азабачья, р. Пономарка), 23 – оз. Курсинка, 24 – р. Радуга, 25 – нижнее течение р. Камчатки, 26 – Камчатский зал.

Fig. 1. Schematic map of locations of sampling parasites of *S. malma* complex in Kamchatka Territory: 1 – Penzhina R., 2 – Berezovka R., 3 – Apuka R., 4 – Nerpichye L., 5 – Icha R., 6 – Krasnaya R. (Kol R. tributary), 7 – Plotnikova R., 8 – Bolshaya R., 9 – Paratunka R., 10 – Ozerneya R., 11 – Kuril'skoye L., 12 – Avachinsky Gulf, Avacha Bay, 13 – Falshivaya R., 14 – Dalnee Lake (south), 15 – Nachikinskoye Lake, 16 – Avacha R., 17 – Sevo Lake, 18 – Uzon volcano caldera water system (Dalnee Lake, Tsentralnoye Lake – Shumnaya R.), 19 – Krokur Lake, 20 – Kronotskoye Lake and Kronotskaya R., 21 – Ushki Lake, 22 – Azabachye Lake basin (Azabachye Lake, Azabachya R., Ponomarka R.), 23 – Kursinka R., 24 – Raduga R., 25 – lower part of Kamchatka R., 26 – Kamchatsky Gulf

каменный голец (= *S. kuznetzovi*), 8 экз. (Буторина и др., 2011);

– оз. Нерпичье: проходная мальма, 6 экз. (Стрелков, 1960);

– Камчатский зал.: проходная мальма, 15 экз. (Буторина, 1980).

Кроноцкий заповедник:

– р. Кроноцкая: речная мальма, 46 экз. (Буторина и др., 2008);

– оз. Кроноцкое: длинноголовый (= *S. kronocius*), 11 и 26 экз., белый (= *S. albus*), 7 и 44 экз. (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), носатый (= *S. schmidti*), 6 экз. (Буторина и др., 2008), носатый группы А, 100 экз., носатый группы G, 100 экз., малоротый, 30 экз., большеротый, 35 экз. (Бусарова и др., 2016);

– озеро-маар Крокур: озерная мальма, 17 экз. (Бусарова и др., 2015);

– оз. Центральное – р. Шумная: озерно-речная мальма, 13 экз. (Бусарова, Есин, 2015);

– озеро-маар Дальнее (Узон): озерная мальма, 5 экз. (Бусарова, Есин, 2015).

Центральная Камчатка:

– оз. Ушки: жилая мальма («ушковский голец»), 31 экз. (Буторина и др., 2009);

– оз. Сево: озерные бентофаги, 58 экз., озерные хищники, 7 экз. (Бусарова и др., 2022).

Юг и юго-восток Камчатки:

– оз. Курильское: проходная мальма, 15 экз. (Коновалов, 1971);

– р. Озерная: проходная мальма, 25 экз., молодь, 7 экз. (Мамаев и др., 1959);

– оз. Дальнее и р. Паратунка: проходная мальма, 51 экз. (Коновалов, 1971), 10 экз. (Мамаев и др., 1959); озерно-речная мальма, 24 экз. (Мамаев и др., 1959), 40 экз. (Коновалов, 1971), 16 экз. (Горовая, Буторина, 2007б), в том числе группа А, 26 экз., и группа G, 16 экз. (Бусарова и др., 2017); молодь мальмы (число рыб не указано) (Карманова, 1998);

– оз. Начикинское: озерно-речная мальма, 6 экз. (Буторина, Горовая, 2010);

– р. Плотникова, включая р. Сокоч и Сокочское озеро: проходная мальма, 6 экз., жилая мальма, 100 экз. (Спасский и др., 1961);

– р. Фальшивая: ручьевая мальма, 26 экз. (Бусарова, Есин, 2017);

– р. Авача: молодь мальмы, 27 экз. (Бусарова и др., 2020);

– Авачинская губа: проходная мальма, 14 экз. (Стрелков, 1960);

– Авачинский зал.: проходная мальма, 26 экз. (Мамаев и др., 1959).

Запад Камчатки:

– р. Большая: молодь, 15 экз. (Ахмеров, 1955);

– р. Ича: проходная мальма, 20 экз. (Мамаев и др., 1959);

– р. Коль: молодь мальмы, 26 экз. (Соколов, Кузищин, 2005).

При составлении списка паразитов мальмы Камчатки мы придерживались таксономической системы Глобального информационного фонда по биоразнообразию Global Biodiversity Information Facility. В систематическом списке виды паразитов распределены по царствам, типам, классам, отрядам и семействам, внутри них — в алфавитном порядке. За анализируемый период (1955–2022 гг.) некоторые виды паразитов обозначались разными названиями, в обзоре мы приводим названия паразитов, актуальные в 2024 г. согласно GBIF и WoRMS, без указания синонимов. Виды паразитов, по каким-то признакам отличающиеся от типичных представителей или находки которых вызывают сомнения, в анализе не использовались.

Для каждого вида паразитов указаны локализация, распространение, хозяева, через которых проходит их жизненный цикл, и сведения о находках паразита: водоем, форма мальмы, показатели зараженности, авторы находок. В качестве показателей зараженности рыб паразитами приводятся экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО). ЭИ — доля зараженных рыб в выборке (%), ИО — число особей паразитов, приходящееся на одну рыбу в выборке. В некоторых случаях вместо ЭИ приводится число обследованных рыб / число зараженных рыб, вместо ИО — диапазон числа обнаруженных особей паразитов у зараженных рыб, как указано авторами находок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав паразитофауны *S. malma* complex Камчатки

По нашим и имеющимся литературным сведениям, у разных популяций, форм и географических изолятов мальмы из водоемов Камчатского края отмечено 65 видов паразитов, относящихся к 3 царствам, 10 типам, 15 классам, 24 отрядам и 42 семействам.

Царство **Protozoa**
Тип **Metamonada**
Класс **Trepomonadea**

Отряд **Distomatida**Семейство **Hexamitidae****Hexamita truttae** (Schmidt, 1920)

Пресноводный. Локализация: желчный пузырь, кишечник. Распространение: реки бассейнов Северного Ледовитого и северных частей Атлантического и Тихого океанов (Пугачев, 2001; Ермоленко, Беспрозванных, 2009). Хозяева: различные рыбы (Пугачев, 2001).

Hexamita truttae отмечен в оз. Азабачье у хищников (ЭИ 15% [здесь и далее в скобках приводятся показатели зараженности рыб паразитами. ЭИ, % – экстенсивность инвазии: доля зараженных рыб в выборке либо число обследованных рыб / число зараженных рыб]) (Буторина, 1980) и в р. Камчатке у каменного гольца (8/1) (Буторина и др., 2011).

Тип **Choanozoa**Класс **Ichthyosporea**Отряд **Ichthyosporida**Семейство **Dermocystidae****Dermocystidium salmonis** Davis, 1947

Пресноводный. Локализация: жабры, между жаберными лепестками. Распространение: Северная Америка, Сибирь, Камчатка (Пугачев, 2001; Olson, Holt, 1995). Хозяева: лососевые рыбы (Olson, Holt, 1995).

Dermocystidium salmonis отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (6,6; 9; 6/6) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984), хищников (8) и ручьевых гольцов (2,2) (Буторина, 1980).

Царство **Chromista**Тип **Ciliophora**Класс **Kinetofragminophora**Отряд **Suctorida**Семейство **Trichophryidae****Capriniana piscium** (Bütschli, 1889)

Пресноводный. Локализация: жабры. Распространение: Евразия, Северная Америка (Пугачев, 2001). Хозяева: разнообразные рыбы (Пугачев, 2001).

Capriniana piscium отмечена в оз. Азабачье у бентофагов (93; 49; 6/2), хищников (87; 31; 1/1) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984) и ручьевых гольцов (36) (Буторина, 1980); в оз. Курсинка — у молоди (11) (Горовая, Буторина, 2007а); в оз. Кроноцкое — у белого (4/3) и носатого гольцов (6/3) (Буторина и др., 2008).

Класс **Oligohymenophorea**Отряд **Peritrichida**Семейство **Trichodinidae****Trichodina nigra** Lom, 1960

Пресноводный. Локализация: жабры. Распространение: Евразия, Северная Америка (Пу-

гачев, 2001). Хозяева: разнообразные рыбы (Пугачев, 2001).

Trichodina nigra отмечена в оз. Азабачье у бентофагов (33; 6,7) и хищников (13, 15) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980), в оз. Крокур — у озерной мальмы (29) (Бусарова и др., 2015).

Trichodina truttae Mueller, 1937

Пресноводный. Локализация: кожа, жабры. Распространение: бассейн Тихого океана (Пугачев, 2001). Хозяева: рыбы родов *Oncorhynchus*, *Salvelinus* (Пугачев, 2001; Ермоленко, Беспрозванных, 2009).

Trichodina truttae отмечена в оз. Азабачье у хищников (15) (Буторина, 1980), в р. Паратунка — у молоди мальмы (показатели не указаны) (Карманова, 1998).

Trichodina sp. отмечена в оз. Кроноцкое у большеротого (14) и малоротого гольцов (4/1) (Бусарова и др., 2016).

Царство **Animalia**Тип **Cnidaria**Класс **Myxozoa**Отряд **Bivalvulida**Семейство **Sphaerosporidae****Sphaerospora krogiusi** Konovalov et Schulman, 1965

Пресноводный. Локализация: мочевой пузырь. Распространение: Камчатка, Приморье (Пугачев, 2001). Хозяева: жизненный цикл не изучен, отмечают преимущественно у лососевых рыб (Пугачев, 2001). Жизненные циклы миксоспоридий изучены слабо, заражение рыб миксоспоридиями в пресных водах связывают с участием кольчатых червей и мшанок (Okamura et al., 2015).

Как *Leptotheca krogiusi* отмечена в оз. Азабачье у ручьевых гольцов (2,2) (Буторина, 1980).

Семейство **Chloromyxidae****Chloromyxum coregoni** Bauer, 1948

Пресноводный. Локализация: желчный пузырь. Распространение: Палеарктика, Северная Америка (Пугачев, 2001). Хозяева: жизненный цикл не изучен, отмечают у лососеобразных рыб, вероятно, специфичен сиговым рыбам (Пугачев, 2001; Ермоленко, Беспрозванных, 2009; Okamura et al., 2015).

Chloromyxum coregoni отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (3,8) и ручьевых гольцов (4,4) (Буторина, 1980), в оз. Дальнее (Узон) — у озерной мальмы (5/1) (Бусарова, Есин, 2015).

C. wardi Kudo, 1919

Пресноводный. Локализация: желчный пузырь. Распространение: Камчатка, Япония (Пу-

гачев, 2001). Хозяева: жизненный цикл не изучен, отмечают преимущественно у лососевых рыб (Пугачев, 2001).

Chloromyxum wardi отмечен в оз. Курсинка у молоди (8,3) (Горовая, Буторина, 2007а); в оз. Ушки — у жилой мальмы (3,2) (Буторина и др., 2009); в оз. Кроноцкое — у белого (8), носатого группы А (7,7) и группы G (5,3), большеротого (52) и малоротого гольцов (25) (Бусарова и др., 2016); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (7) (Горовая, Буторина, 2007б); в р. Авача — у молоди (7,4) (Бусарова и др., 2020).

Семейство **Myxobolidae**

Myxobolus arcticus Pugachev et Khokhlov, 1979

Пресноводный. Локализация: продолговатый мозг. Распространение: Северная Азия, Северная Америка (Пугачев, 2001). Хозяева: окончательные — олигохеты (экспериментально) (Kent et al., 1993), промежуточные — рыбы родов *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Hucho*, *Thymallus* (Пугачев, Хохлов, 1979; Пугачев, 2001; Ермоленко, Беспрозванных, 2009).

Myxobolus arcticus отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (64; 6/5), хищников (69; 1/1) (Буторина, 1980; Пугачев, 1984) и ручьевых гольцов (29; 19) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007); в оз. Курсинка — у молоди (36) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/2) (Буторина и др., 2011); в оз. Кроноцкое — у белого (100; 58) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), носатого (9/8) (Буторина и др., 2008), длинноголового (57), носатого группы А (85) и группы G (47), большеротого (76) и малоротого гольцов (83) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (12) (Бусарова и др., 2015); в оз. Ушки — у жилой мальмы (45) (Буторина и др., 2009); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (100) (Горовая, Буторина, 2007б), в том числе у группы А (87) и группы G (83) (Бусарова и др., 2017); в оз. Начининское — у озерно-речной мальмы (6/6) (Буторина, Горовая, 2010); в р. Авача — у молоди (37) (Бусарова и др., 2020); у проходной мальмы — в Камчатском зал. (47) и р. Камчатка (53) (Буторина, 1980).

M. neurobius Schuberg et Schröder, 1905

Пресноводный. Локализация: продолговатый мозг. Распространение: Голарктика (Коновалов, 1971). Хозяева: жизненный цикл не изучен, отмечают преимущественно у лососевых и хариусовых рыб (Пугачев, 2001).

Myxobolus neurobius отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (100) и хищников (100) (Коновалов,

1971); в оз. Ушки — у жилой мальмы (23) (Буторина и др., 2009); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (36) (Горовая, Буторина, 2007б); в оз. Начининское — у озерно-речной мальмы (6/3) (Буторина, Горовая, 2010); у проходной мальмы оз. Курильское (67) (Коновалов, 1971).

Myxobolus arcticus был описан в 1979 г. (Пугачев, Хохлов, 1979), поэтому в более ранних работах возможно объединение этих видов под названием *M. neurobius*.

M. krokhini Kononov et Schulman, 1966

Пресноводный. Локализация: стенка кишечника, брыжейка, желчный пузырь. Распространение: Камчатка, Приморье, Аляска (Пугачев, 2001; Ермоленко, Беспрозванных, 2009). Хозяева: жизненный цикл не изучен, специфичен лососевым рыбам (Пугачев, 2001; Ермоленко, Беспрозванных, 2009).

Myxobolus krokhini отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (3,8) (Буторина, 1980) и в оз. Ушки у жилой мальмы (9,7) (Буторина и др., 2009).

M. dermatobius (Ishii, 1915)

Пресноводный. Локализация: поверхность тела, чешуйные кармашки. Распространение: Япония, Камчатка, Амур (Коновалов, 1971; Sekiya et al., 2024). Хозяева: жизненный цикл не изучен, отмечают преимущественно у лососевых рыб (Пугачев, 2001; Sekiya et al., 2024).

Myxobolus dermatobius отмечен в оз. Азабачье у ручьевых гольцов (6,5) (Буторина, Горовая, 2007) и в оз. Курсинка у молоди (11) (Горовая, Буторина, 2007а).

Henneguya zschokkei (Gurley, 1894)

Пресноводный. Локализация: под кожей, основание плавников, мускулатура. Распространение: циркумполярное (Пугачев, 2001). Хозяева: окончательные — олигохеты (экспериментально), промежуточные — сиговые рыбы (Osman, 2013), также указывают у лососевых и хариусовых рыб (Пугачев, 2001).

Henneguya zschokkei отмечена в оз. Азабачье у бентофагов (13; 15; 6/1) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984), хищников (13, 10) (Коновалов, 1971; Бусарова и др., 2018) и ручьевых гольцов (2,2) (Буторина, 1980); в оз. Курсинка — у молоди (8) (Горовая, Буторина, 2007а); в оз. Кроноцкое — у носатого (25/8) (Буторина и др., 2008), белого (10/3; 33) и длинноголового гольцов (7/2; 21) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у носатых группы А (39) и группы G (63), большеротого (24) и малоротого гольцов (50) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (59) (Бусарова и др., 2015); в оз. Сево — у бентоядной и хищной мальмы (по-

казатели не указаны) (Бусарова и др., 2022); в оз. Курильское — у проходной мальмы (13) (Коновалов, 1971).

Семейство **Myxidiidae**

Myxidium salvelini Konovalov
et Schulman, 1966

Пресноводный. Локализация: мочевой пузырь. Распространение: Азия и Северная Америка, Япония (Пугачев, 2001; Sekiya et al., 2024). Хозяева: жизненный цикл не изучен, отмечают преимущественно у лососевых рыб (Пугачев, 2001).

Myxidium salvelini отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (87; 17), хищников (67; 23) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980) и ручьевых гольцов (4,4; 10) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007); в оз. Курсинка — у молоди (28) (Горová, Буторина, 2007а); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/2) (Буторина и др., 2011); в оз. Кроноцкое — у белого (4/0), носатого (6/2) (Буторина и др., 2008), длинноголового (14), большеротого (67) и малоротого гольцов (33), у носатых гольцов группы А (23) и группы G (10) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (47) (Бусарова и др., 2015); в оз. Ушки — у жилой мальмы (32) (Буторина и др., 2009); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (50) (Горová, Буторина, 2007б), в том числе у группы А (44) и группы G (38) (Бусарова и др., 2017); в р. Фальшивая — у речной мальмы (12) (Бусарова, Есин, 2017); в р. Авача — у молоди (15) (Бусарова и др., 2020); у проходной мальмы оз. Курильское (6,6) (Коновалов, 1971) и р. Камчатка (6,7) (Буторина, 1980).

Zschokkella orientalis Konovalov
et Schulman, 1966

Пресноводный. Локализация: желчный пузырь. Распространение: р. Камчатка, р. Лена, р. Охота (Пугачев, 2001). Хозяева: жизненный цикл не изучен, отмечают преимущественно у лососевых рыб (Пугачев, 2001).

Zschokkella orientalis отмечена в оз. Азабачье у бентофагов (6,6; 1,9), хищников (73; 31) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980) и ручьевых гольцов (2,2) (Буторина, 1980); в оз. Курсинка — у молоди (28) (Горová, Буторина, 2007а); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/1) (Буторина и др., 2011); в оз. Кроноцкое — у белого (4/1) (Буторина и др., 2008) и большеротого гольцов (38), у носатых гольцов группы А (30) и группы G (16) (Бусарова и др., 2016); в оз. Ушки — у жилой мальмы (3,2) (Буторина и др., 2009); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (14) (Горová, Буторина, 2007б).

Тип **Platyhelminthes**

Класс **Monogenea**

Отряд **Gyrodactylidea**

Семейство **Gyrodactylidae**

Gyrodactylus birmani Konovalov, 1967

Пресноводный. Локализация: плавники. Распространение: Камчатка, Приморье (Пугачев, 2002). Хозяева: рыбы рода *Salvelinus* (Коновалов, 1971).

Gyrodactylus birmani отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (ЭИ 6,6%, ИО 0,1 экз./рыбу [здесь и далее в скобках приводятся показатели зараженности рыб паразитами (ЭИ, ИО): ЭИ, % — доля зараженных рыб в выборке либо число обследованных и число зараженных рыб; ИО, экз./рыбу — число особей паразитов, приходящееся на одну рыбу в выборке; вместо ИО может быть указан диапазон числа обнаруженных особей паразитов у зараженных рыб]; 1,9, 0,1) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980) и хищников (20, 2,2) (Коновалов, 1971); в оз. Курсинка — у молоди (50, 3,2) (Горová, Буторина, 2007а); в оз. Кроноцкое — у белого (7/5, 6–109) и носатого гольцов (13,6, 3–16) (Sokolov, Gordeev, 2014), у носатого группы А (70, 1,3) и большеротого гольцов (46, 0,7) (Бусарова и др., 2016); в р. Авача — у молоди (70, 2,8) (Бусарова и др., 2020).

Отряд **Dactylogyridea**

Семейство **Tetraonchidae**

Salmonchus alaskensis (Price, 1937)

Пресноводный. Локализация: жаберные лепестки. Распространение: циркумполярное (Пугачев, 2002). Хозяева: рыбы рода *Salvelinus* (Пугачев, 2002).

Salmonchus alaskensis отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (27, 3; 5,7, 0,2; 6/1, 1,3) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984) и хищников (8, 0,1) (Буторина, 1980); в оз. Курсинка — у молоди (7, 0,1) (Горová, Буторина, 2007а); в оз. Кроноцкое — у носатого группы А (10, 0,1) и большеротого гольцов (4,8, 0,1) (Бусарова и др., 2016); в оз. Ушки — у жилой мальмы (6,5, 0,1) (Буторина и др., 2009).

Класс **Cestoda**

Отряд **Bothriocephalidea**

Семейство **Triaenophoridae**

Eubothrium crassum (Bloch, 1779)

Солоноватоводный. Локализация: тонкий кишечник. Распространение: циркумполярное (Пугачев, 2002). Хозяева: окончательные — лососевидные рыбы, первые промежуточные — циклопы, вторые промежуточные или резервуарные — различные рыбы (Куперман, 1978; Пугачев, 2002).

Eubothrium crassum отмечен у проходной мальмы в р. Апука (5, 0,1) (Трофименко, 1962),

Камчатском зал. (33, 1) (Буторина, 1980), р. Камчатка (20, 1) (наши данные), оз. Нерпичье (6/1, 0,3), Авачинской губе (21, 0,4) (Стрелков, 1960), р. Озерная (24, 0,2), р. Ича (80, 10), Авачинском зал. (4, 0,1), р. Паратунка (30, 2) (Мамаев и др., 1959), р. Большая (53) (Ахмеров, 1955).

E. salvelini (Schrank, 1790)

Пресноводный. Локализация: тонкий кишечник. Распространение: циркумполярное (Пугачев, 2002). Хозяева: окончательные — лососевые рыбы, специфичен роду *Salvelinus*, промежуточные — циклопы *Cyclops scutifer*, резервуарные — различные рыбы (Куперман, 1978; Пугачев, 2002; Kennedy, 1978).

Eubothrium salvelini отмечен в оз. Азабачье у хищников (87, 97; 92, 31; 1/1, 241; 93, 25) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Бусарова, 2022), ручьевых гольцов (23, 0,5; 6,7, 1) (Буторина, Горювая, 2007; Бусарова, 2022) и бентофагов (13, 3; 6/1, 1,5) (Коновалов, 1971; Пугачев, 1984), в том числе группы А (10, 0,2) и группы G (13, 0,1) (Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (44, 5) (Горювая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (100, 50) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/7, 38) (Буторина и др., 2011); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (33, 1) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (7/6, 61; 59, 14), длинноголового (100, 132; 92, 216) (Буторина и др., 2008; Бусарова, 2016), носатого гольцов (6/1, 0,8) (Буторина и др., 2008), носатого группы А (81, 3) и группы G (11, 0,4), большеротого (97, 11) и малоротого гольцов (57, 1) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (65, 15) (Бусарова и др., 2015); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/11, 26), в оз. Дальнее (Узон) — у озерной мальмы (5/3, 5,4) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (32, 9; 7, 1) (Мамаев и др., 1959; Горювая, Буторина, 2007б); в р. Плотникова — у жилой мальмы (1, 0,1) (Спасский и др., 1961).

Отряд **Diphyllobothriidea**

Семейство **Diphyllobothriidae**

Dibothriocephalus dendriticus

(Nitzsch, 1824) larvae

Пресноводный. Локализация: стенки желудка, поверхность внутренних органов. Распространение: Голарктика (Десямура и др., 1985). Хозяева: окончательные — чайковые и др. птицы, млекопитающие и человек, первые промежуточные — планктонные ракообразные *Diatomus*, *Eudiatomus*, *Cyclops*, вторые промежуточные и резервуарные — преимущественно лососеобразные рыбы (Десямура и др., 1985).

Dibothriocephalus dendriticus отмечен в оз. Курсинка у молоди (6, 0,2) (Горювая, Буторина, 2007а) и в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/1, 0,2) (Бусарова, Есин, 2015).

D. ditremus (Creplin, 1825) larvae

Пресноводный. Локализация: стенки желудка, поверхность внутренних органов. Распространение: Голарктика (Десямура и др., 1985). Хозяева: окончательные — крачковые, гагаровые и др. птицы, первые промежуточные — планктонные ракообразные *Eudiatomus*, *Cyclops*, вторые промежуточные и резервуарные — преимущественно лососеобразные рыбы (Десямура и др., 1985).

Dibothriocephalus ditremus отмечен в оз. Кроноцкое у гольцов (форма и показатели инвазии не указаны) (Атрашкевич и др., 2005); в оз. Крокур — у озерной мальмы (12, 0,1) (Бусарова и др., 2015); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/3, 0,6) (Бусарова, Есин, 2015).

***Dibothriocephalus* sp.**

Виды рода *Dibothriocephalus* не всегда идентифицировали, часто объединяли.

Dibothriocephalus sp. отмечен в оз. Азабачье у хищников (100, 48; 85, 8; 1/1, 1; 60, 4) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Бусарова, 2022); в р. Радуга — у белого гольца (27, 2) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/1, 0,5) (Буторина и др., 2011); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (4,4, 0,1), в оз. Кроноцкое — у носатого (6/1, 0,2) (Буторина и др., 2008), белого (7/3, 6; 16, 8) и длинноголового гольцов (83, 24; 89, 92) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у носатого гольца группы А (3, 0,1) и группы G (5, 0,2) (Бусарова и др., 2016); в оз. Сево — у бентоядной (7, 0,1) и хищной мальмы (7/6, 119) (Бусарова и др., 2022); у проходной мальмы р. Камчатка (5, 0,2) (наши данные), р. Плотникова (6/1, 0,3) (Спасский и др., 1961), р. Ича (10, 1,5) (Мамаев и др., 1959).

Отряд **Phyllobothriidea**

Семейство **Phyllobothriidae**

Pelichnibothrium speciosum

Monticelli, 1889 larvae

Морской. Локализация: кишечник. Распространение: бассейны Тихого и Атлантического океанов (Ермоленко и др., 2013). Хозяева: окончательные — хрящевые рыбы, первые промежуточные — веслоногие рачки, вторые промежуточные — костные рыбы, раки, головоногие моллюски (Ермоленко и др., 2013; Scholz et al., 1998).

Pelichnibothrium speciosum отмечен у проходной мальмы в р. Апука (60, 1–19), р. Березовка (39, 1–10) (Трофименко, 1962), Камчатском зал. (60, 3) (Буторина, 1980), р. Камчатка (60, 13; 95, 15) (Буторина, 1980; наши данные), оз. Дальнее (6, 2) (Коновалов, 1971), р. Плотникова (6/1, 0,2) (Спасский и др., 1961), а также в оз. Азабачье у хищников (40, 1; 20, 0,6) (Буторина, 1980; Бусарова, 2022) и в оз. Курсинка у молодежи (3, 0,03) (Горовая, Буторина, 2007а).

Отряд **Onchoproteocephalidea**

Семейство **Proteocephalidae**

Proteocephalus longicollis (Zeder, 1800)

Пресноводный. Локализация: тонкий кишечник. Распространение: циркумполярное (Пугачев, 2002). Хозяева: окончательные — лососевые, хариусовые, сиговые рыбы, промежуточные — планктонные ракообразные (циклопы, диаптомусы), резервуарные — планктоядные рыбы (Аникиева и др., 1983; Willemse, 1969).

Proteocephalus longicollis отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (6,6, 0,7; 17, 0,5) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980), хищников (6,6, 5; 8, 0,1; 13, 0,3) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Бусарова, 2022) и ручьевых гольцов (18, 0,4; 26, 0,6; 10, 0,2) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022), у бентофагов группы А (10, 0,3) (Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молодежи (14, 0,3) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (13, 0,2) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/1, 0,1) (Буторина и др., 2011); в оз. Ушки — у жилой мальмы (16, 0,5) (Буторина и др., 2009); в оз. Сево — у бентоядной (30, 4) и хищной мальмы (7/1, 1) (Бусарова и др., 2022); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (9, 0,3) (Буторина и др., 2008); оз. Кроноцкое — у белого (7/1, 33; 68, 183) и длинноголового гольцов (8, 0,1; 85, 306) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у носатого группы А (63, 3,5) и группы G (2, 0,02), большеротого (94, 17) и малоротого гольцов (97, 67) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (6, 0,1) (Бусарова и др., 2015); в оз. Дальнее (Узон) — у озерной мальмы (5/1, 0,4) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (21, 11; 42, 9) (Коновалов, 1971), в том числе у группы А (22, 0,8) и группы G (25, 1,8) (Бусарова и др., 2017); в оз. Начининское — у озерно-речной мальмы (6/2, 0,5) (Буторина, Горовая, 2010); в р. Плотникова — у жилой мальмы (20, 1–21) (Спасский и др., 1961); в р. Коль — у молодежи (42, 1) (Соколов, Кузищин, 2005); в р. Авача — у молодежи (11, 0,3) (Бусарова и др., 2020); у проходной мальмы в р. Пенжина (по-

казатели не указаны), р. Апука (20, 1–7), р. Березовка (8, 0,1) (Трофименко, 1962), р. Озерная (4, 0,04), р. Ича (15, 2,7) (Мамаев и др., 1959), оз. Курильское (20, 0,2) (Коновалов, 1971).

Отряд **Spathebothriidea**

Семейство **Acrobothriidae**

Cyathocephalus truncatus (Pallas, 1781)

Пресноводный. Локализация: пилорические придатки. Распространение: циркумполярное (Коновалов, 1971). Хозяева: окончательные — преимущественно лососевые рыбы, промежуточные — гаммариды (Vik, 1958; Awachie, 1966).

Cyathocephalus truncatus отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (6,6, 0,1; 34, 5) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980), в том числе группы G (13, 0,1), и ручьевых гольцов (37, 16) (Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молодежи (17, 1) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (2,2, 0,1) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у носатого (6/3, 22) (Буторина и др., 2008), длинноголового (8, 0,1) и белого гольцов (27, 37), у носатого группы А (17, 0,4) и группы G (100, 180) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (35, 6) (Бусарова и др., 2015); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (4, 0,1; 36, 13) (Мамаев и др., 1959; Горовая, Буторина, 2007б), в том числе у группы А (4,4, 0,1) и группы G (100, 38) (Бусарова и др., 2017); в р. Плотникова — у жилой мальмы (2, 0,1) (Спасский и др., 1961).

Отряд **Trypanorhyncha**

Семейство **Tentaculariidae**

Nybelinia surmenicola Okada, 1929 larvae

Морской. Локализация: полость тела, мышцы. Распространение: Пацифика (Пугачев, 2002). Хозяева: окончательные — акулы и скаты, первые промежуточные не известны, вторые промежуточные — проходные рыбы родов *Onchorhynchus*, *Salvelinus*, *Parahucho*, *Hypomesus* (Пугачев, 2002; Ермоленко и др., 2013).

Nybelinia surmenicola отмечена у проходной мальмы в р. Апука (5, 0,1) (Трофименко, 1962), Камчатском зал. (20, 0,3) (Буторина, 1980), оз. Курильское (6,6, 0,2) (Коновалов, 1971), р. Плотникова (6/1, 0,2) (Спасский и др., 1961), р. Большая (23) (Ахмеров, 1955), р. Ича (5, 0,1) (Мамаев и др., 1959).

Класс **Trematoda**

Отряд **Diplostomida**

Семейство **Diplostomidae**

Diplostomum rutili Razmashkin, 1969 mtc.

Пресноводный. Локализация: хрусталик глаза. Распространение: Палеарктика (Мета-

церкарии., 2002). Хозяева: окончательные — чайки, крачки, первые промежуточные — моллюски *Lymnaea ovata*, *L. fontinalis*, *L. bactriana*, вторые промежуточные — разнообразные рыбы, преимущественно карпообразные (Шигин, 1986; Метацеркарии., 2002; Беспровзванных и др., 2012).

Diplostomum rutili отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (6/3, 11) (Пугачев, 1984), у всех гольцов (показатели не указаны) (Шедько, 2001).

***Diplostomum pungiti* Shigin, 1965**

Пресноводный. Локализация: жидкие среды задней камеры глаза, сосудистая и сетчатая оболочка глаза (Метацеркарии., 2002). Распространение: Палеарктика (Пугачев, 2003). Хозяева: окончательные — рыбаодные утки, кулик-черныш, первые промежуточные — моллюски *Radix balthica*, *L. ovata*, *L. peregra*, вторые промежуточные — разнообразные рыбы (Шигин, 1986; Метацеркарии., 2002; Karvonen et al., 2006).

Как *Diplostomum gasterostei* отмечен в оз. Азабачье у хищников (75, 12; 80, 8) (Буторина, 1980; Бусарова, 2022), ручьевых гольцов (23, 1; 37, 16) (Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022), бентофагов (80, 10; 6/5, 129) (Буторина, 1980; Пугачев, 1984), в том числе группы А (100, 19) и группы G (33, 2,4) (Бусарова, 2022), у всех гольцов (показатели не указаны) (Шедько, 2001); в р. Камчатка — у проходной мальмы (13, 1) (Буторина, 1980) и у каменного гольца (8/2, 3) (Буторина и др., 2011); в оз. Курсинка — у молоди (28, 0,4) (Горовая, Буторина, 2007а); в оз. Начининское — у озерно-речной мальмы (6/5, 2) (Буторина, Горовая, 2010).

***D. spathaceum* (Rudolphi, 1819) mtc.**

Пресноводный. Локализация: хрусталик глаза. Распространение: Палеарктика (Метацеркарии., 2002). Хозяева: окончательные — чайковые птицы, первые промежуточные — моллюски *Lymnaea auricularia*, *L. bactriana*, *L. pereger*, *L. stagnalis*, вторые промежуточные — разнообразные рыбы (Метацеркарии., 2002; Беспровзванных и др., 2012; Karvonen et al., 2006).

Diplostomum spathaceum отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (79, 8) и хищников (25, 0,1) (Буторина, 1980), ручьевых гольцов (4,4, 0,2; 36, 0,4) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007), у всех гольцов (единично) (Шедько, 2001); в оз. Курсинка — у молоди (22, 1) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Камчатка — у проходной мальмы (6,7, 1) (Буторина, 1980) и каменного гольца (8/2, 1) (Буторина и др., 2011).

***Diplostomum* sp.**

Метацеркарии трематод рода *Diplostomum*, локализирующихся в глазах у рыб, не всегда идентифицируют до вида, обозначая как *Diplostomum* sp.

Diplostomum sp. (хрусталик) отмечен в оз. Ушки у жилой мальмы (6,5, 0,1) (Буторина и др., 2009); в оз. Кроноцкое — у белого гольца (2,3, 0,02) и носатого гольца группы А (6, 0,1) и группы G (8, 0,2) (Бусарова и др., 2016); в оз. Дальнее — у группы А (13, 0,2) (Бусарова и др., 2017).

Diplostomum sp. (внутренняя среда глаз) отмечен в оз. Азабачье у хищников (80, 8), бентофагов группы А (100, 19) и группы G (33, 2) и ручьевых гольцов (37, 16) (Бусарова, 2022); в оз. Ушки — у жилой мальмы (6,5, 0,1) (Буторина и др., 2009); в оз. Кроноцкое — у длинноголового (96, 27), белого (86, 27), носатого группы А (98, 62) и группы G (98, 44), большеротого (80, 7) и малоротого гольцов (100, 64) (Бусарова и др., 2016); в оз. Дальнее — у группы А (100, 6) и группы G (88, 4) (Бусарова и др., 2017); в оз. Начининское — у озерно-речной мальмы (6/6, 64) (Буторина, Горовая, 2010).

Diplostomum sp. (без указания локализации, возможно объединение видов) отмечен в р. Радуга — у белого гольца (13, 0,5) (наши данные); в р. Камчатка — у проходной мальмы (35, 1) (наши данные); в оз. Крокур — у озерной мальмы (53, 3) (Бусарова и др., 2015); в оз. Сево — у бентоидной (100, 30) и хищной мальмы (7/7, 13) (Бусарова и др., 2022); в р. Авача — у молоди (11, 0,3) (Бусарова и др., 2020); в Авачинском зал. — у проходной мальмы (4, 0,1) (Мамаев и др., 1959).

***Tylodelphys podicipina* Kozicka et Niewiadomska, 1960**

Пресноводный. Локализация: стекловидное тело глаз (Метацеркарии., 2002), жидкие среды задней камеры глаз (Шедько, 2001). Распространение: Урал, Сибирь, Европа (Определитель., 1987). Хозяева: окончательные — поганки (род *Podiceps*), первые промежуточные — пресноводные улитки, вторые промежуточные — окунь, ерш, налим (Метацеркарии., 2002; Kozicka, Niewiadomska, 1960).

Tylodelphys podicipina отмечен у гольцов оз. Азабачье (форма мальмы и показатели инвазии не указаны) (Шедько, 2001; личное сообщение Т.Е. Буториной).

Семейство **Strigeidae**

***Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) mtc.**

Пресноводный. Локализация: поверхность сердца. Распространение: Евразия и Северная

Америка (Беспозванных и др., 2012). Хозяева: окончательные — чайки, гагары, первые промежуточные — моллюски рода *Valvata (Cincinnati)*, вторые промежуточные — лососеобразные рыбы (Olson, 1979).

Ichthyocotylurus erraticus отмечен в оз. Азабачье у хищников (1/1, 32) и бентофагов (6/4, 100) (Пугачев, 1984), в том числе группы А (10, 0,3) (Бусарова, 2022), у всех гольцов (показатели не указаны) (Шедько, 2001); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/1, 0,4) (Буторина и др., 2011); в оз. Кроноцкое — у носатого группы А (12, 0,3) и группы G (27, 0,5) и длинноголового гольца (19, 0,2) (Бусарова и др., 2016); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/10, 11) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (21,4, 0,9) (Горовая, Буторина, 2007б), в том числе у группы А (100, 30) и группы G (94, 19) (Бусарова и др., 2017).

Отряд **Plagiorchiida**

Семейство **Allocreadiidae**

Crepidostomum farionis (Müller, 1780)

Пресноводный. Локализация: толстый кишечник. Распространение: Голарктика (Беспозванных и др., 2012). Хозяева: окончательные — преимущественно лососевые рыбы (Пугачев, 2003), первые промежуточные — моллюски семейства *Sphaeriidae* (*Pisidium*, *Sphaerium*, *Euglesa*), вторые промежуточные — личинки поденок и веснянок, амфиподы (Прозорова, Шедько, 2003; Brown, 1927; Awachie, 1968).

Crepidostomum farionis отмечен в оз. Азабачье у хищников (80, 34; 92, 21; 1/1, 12; 30, 1), бентофагов (93, 46; 45, 15; 6/5, 107) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Бусарова, 2022), в том числе у группы А (27, 1) и группы G (100, 52) (Бусарова, 2022), у ручьевых гольцов (9, 2; 26, 1; 7, 0,2) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (19, 1) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (33, 1) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/5, 13) (Буторина и др., 2011); в оз. Ушки — у жилой мальмы (6,5, 0,3) (Буторина и др., 2009); в оз. Сево — у бентоядной (32, 10) и хищной мальмы (7/6, 0,4) (Бусарова и др., 2022); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (38, 1,5) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (7/7, 323), носатого (6/3, 13), длинноголового гольцов (92, 17) (Буторина и др., 2008); в оз. Крокур — у озерной мальмы (59, 5) (Бусарова и др., 2015); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/7, 4) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (92, 36; 95, 106; 100, 185) (Мамаев и др., 1959; Коновалов,

1971; Горовая, Буторина, 2007б), в том числе у группы А (96, 54) и группы G (69, 3) (Бусарова и др., 2017); в оз. Начикинское — у озерно-речной мальмы (6/3, 41) (Буторина, Горовая, 2010); в р. Плотникова — у жилой мальмы (24; 1–35) (Спасский и др., 1961); у молоди в р. Большая (6) (Ахмеров, 1955), р. Озерная (1, 0,1) (Мамаев и др., 1959), р. Авача (11, 0,1) (Бусарова и др., 2020); у проходной мальмы в р. Апука (5, 0,1), р. Березовка (4, 0,2) (Трофименко, 1962), р. Камчатка (10, 0,3) (наши данные), в р. Большая (9) (Ахмеров, 1955), Авачинской губе (14, 1) (Стрелков, 1960), Авачинском зал. (4, 0,3) и р. Ича (10, 1) (Мамаев и др., 1959).

C. metoecus (Braun, 1900)

Пресноводный. Локализация: тонкий кишечник. Распространение: Голарктика (Пугачев, 2003). Хозяева: окончательные — лососевые рыбы, первые промежуточные — моллюски рода *Lymnaea*, вторые промежуточные — гаммариды (Пугачев, 2003; Awachie, 1968).

Crepidostomum metoecus отмечен в оз. Азабачье у хищников (6,7, 0,1) и бентофагов группы G (100, 99) (Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (28, 9) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (13, 0,3), в оз. Кроноцкое — у белого (7/7, 514), носатого (6/4, 7) и длинноголового гольцов (75, 6) (Буторина и др., 2008); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/12, 36) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (93, 174) (Горовая, Буторина, 2007б), в том числе у группы G (100, 268) (Бусарова и др., 2017); в р. Плотникова — у проходной мальмы (6/2, 2,8) (Спасский и др., 1961).

Виды рода *Crepidostomum* не всегда разделяют, объединяют, обозначая как *Crepidostomum* sp., поэтому возможно, что *C. metoecus* указан как *C. farionis*. Между тем эти виды имеют разных промежуточных хозяев, через которых происходит заражение рыб (Brown, 1927; Awachie, 1968).

Crepidostomum sp. отмечен в р. Коль у молоди (42, 1) (Соколов, Кузищин, 2005); в р. Плотникова — у жилой мальмы (24, 1–35) (Спасский и др., 1961); в оз. Кроноцкое — у длинноголового (85, 15), белого (91, 242), носатого группы А (80, 13) и группы G (100, 3461), большеротого (26, 0,5) и малоротого гольцов (37, 2) (Бусарова и др., 2016).

Семейство **Azygiidae**

Azygia robusta Odhner, 1911

Пресноводный. Локализация: жабры, ротовая полость. Распространение: Восточная Па-

леарктика, Амур, Приморье, Сахалин (Пугачев, 2003; Беспрозванных, 2005). Хозяева: окончательные — различные рыбы, промежуточный — моллюск *Anisus centrifugus* (Пугачев, 2003; Беспрозванных, 2005).

Azygia robusta отмечена в р. Апука у проходной мальмы (10, 0,3) (Трофименко, 1962).

Семейство **Bucephalidae**

Prosorhynchoides gracilescens (Rudolphi, 1819)

Морской. Локализация: кишечник, пилорические придатки. Распространение: Голарктика (Пугачев, 2003). Хозяева: окончательные — различные виды рыб, в том числе *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. masou*, *O. keta*, *Salvelinus malma*, *S. leucomaenis*, *Tribolodon brandti*, первые промежуточные — моллюски *Abraalba*, вторые промежуточные — разные рыбы, преимущественно тресковые (Пугачев, 2003; Беспрозванных и др., 2012; Matthews, 1974).

Как *Bucephalopsis gracilescens* отмечен у проходной мальмы в р. Апука (5, 1), р. Березовка (4, 0,2) (Трофименко, 1962), оз. Нерпичье (6/2, 6–13) (Стрелков, 1960), р. Камчатка (13, 1,5) (Буторина, 1980), р. Плотникова (6/4, 48–98) (Спасский и др., 1961), оз. Курильское (20, 4) (Коновалов, 1971), р. Большая (5) (Ахмеров, 1955), р. Ича (60, 4), Авачинском зал. (4, 0,2) (Мамаев и др., 1959); в оз. Азабачье у хищников (13, 0,3) (Буторина, 1980).

Семейство **Derogenidae**

Derogenes varicus (Müller, 1784)

Морской. Локализация: желудок. Распространение: бассейны Северного Ледовитого и Тихого океанов (Беспрозванных и др., 2012). Хозяева: окончательные — различные костистые рыбы, в том числе *Oncorhynchus gorbuscha*, *Osmerus eperlanus*, первые промежуточные — моллюски рода *Natica*, вторые промежуточные — веслоногие рачки, резервуарные? — различные беспозвоночные и рыбы (Пугачев, 2003; Беспрозванных и др., 2012; Køie, 1979).

Derogenes varicus отмечен у проходной мальмы в оз. Нерпичье (6/1, 0,5), Авачинской губе (7, 0,2) (Стрелков, 1960) и Авачинском зал. (4, 0,1) (Мамаев и др., 1959).

Progonus muelleri (Levinsen, 1881)

Морской. Локализация: желудок. Распространение: северное полушарие (Пугачев, 2003). Хозяева: окончательные — морские и проходные лососевые рыбы, первые промежуточные не известны, вторые промежуточные — амфиподы *Caprella septentrionalis* (Пугачев, 2003).

Progonus muelleri отмечен у проходной мальмы в оз. Курильское (6,6, 0,1) (Коновалов, 1971).

Семейство **Faustulidae**

Pronoprimna petrowi (Layman, 1930)

Морской. Локализация: кишечник. Распространение: Арктика (Пугачев, 2003). Хозяева: окончательные — морские рыбы, преимущественно сельдевые, жизненный цикл не известен (Пугачев, 2003; Shimazu, 2018).

Pronoprimna petrowi отмечена у проходной мальмы в Авачинском зал. (12, 1) (Мамаев и др., 1959).

Семейство **Gorgoderidae**

Phyllodistomum umblae (Fabricius, 1780)

Пресноводный. Локализация: мочеточники. Распространение: циркумполярное (Коновалов, 1971). Хозяева: окончательные — лососевые, промежуточные — моллюски семейства *Sphaeriidae* (Буторина, Синебокова, 1987; Пугачев, 2003).

Phyllodistomum umblae отмечен в оз. Азабачье у хищников (46, 3; 6,7, 0,1) (Буторина, 1980; Бусарова, 2022), бентофагов (67, 133; 58, 39; 6/6, 1091) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984), а именно у группы А (6,7, 4) (Бусарова, 2022); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/1, 0,3) (Буторина и др., 2011); в оз. Кроноцкое — у белого и носатого гольцов (показатели не указаны) (Буторина и др., 2008), у длинноголового (46, 3), белого (50, 8), носатого группы А (90, 27) и группы G (31, 2), большеротого (6, 0,5) и малоротого гольцов (10, 1) (Бусарова и др., 2016).

Семейство **Hemiuridae**

Hemiurus levinseni Odhner, 1905

Морской. Локализация: желудок. Распространение: Голарктика (Пугачев, 2003). Хозяева: окончательные — рыбы, указывают приуроченность к лососевым, первые промежуточные — гастроподы рода *Cylichna*, вторые промежуточные — планктонные веслоногие рачки, могут участвовать щетинкочелюстные (Пугачев, 2003; Беспрозванных и др., 2012; Krupenco et al., 2020).

Hemiurus levinseni отмечен у проходной мальмы в оз. Курильское (27, 0,5) (Коновалов, 1971), р. Большая (5) (Ахмеров, 1955), оз. Нерпичье (6/4, 1–5), Авачинской губе (21, 3–6) (Стрелков, 1960) и Авачинском зал. (4, 0,1) (Мамаев и др., 1959).

Brachyphallus crenatus (Rudolphi, 1802)

Морской. Локализация: желудок. Распространение: Голарктика (Пугачев, 2003). Хозяева: окончательные — преимущественно рыбы родов *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, *Parahucho*, также различные морские и проходные рыбы, первые промежуточные — моллюск *Retusa obtusa*,

вторые промежуточные — копеподы (Пугачев, 2003; Беспрозванных и др., 2012; Shimazu, 2018).

Brachyphallus crenatus отмечен у проходной мальмы в р. Апука (10, 1–2), р. Березовка (10, 1–15) (Трофименко, 1962), р. Камчатка (20, 1) (наши данные), оз. Нерпичье (6/3, 0,2), Авачинской губе (50, 1–79) (Стрелков, 1960), р. Большая (15) (Ахмеров, 1955), р. Плотникова (6/1, 0,2) (Спасский и др., 1961), р. Озерная (16, 1), р. Ича (50, 7), р. Паратунка (10, 0,1), Авачинском зал. (16, 0,3) (Мамаев и др., 1959), а также в оз. Курсинка у молодежи (11, 0,3) (Горовая, Буторина, 2007) и в оз. Азабачье у хищников (13, 0,2) (Бусарова, 2022).

Семейство **Lecithasteridae**

Lecithaster gibbosus (Rudolphi, 1802)

Морской. Локализация: кишечник. Распространение: Северное полушарие (Беспрозванных и др., 2012). Хозяева: окончательные — морские и проходные рыбы, первые промежуточные — моллюски родов *Odostomia* и *Nucella*, вторые промежуточные — каланиды (Коновалов, 1971; Køie, 1989; Shimazu, 2018).

Lecithaster gibbosus отмечен у проходной мальмы в р. Апука (15, 2–5), р. Березовка (44, 1–8) (Трофименко, 1962), оз. Курильское (27, 1) (Коновалов, 1971), Камчатском зал. (40, 0,5) и р. Камчатка (67, 14) (Буторина, 1980), р. Большая (5) (Ахмеров, 1955), оз. Нерпичье (6/1, 0,2) (Стрелков, 1960), р. Озерная (4, 3), р. Ича (70, 9,8), Авачинском зал. (8, 0,5) (Мамаев и др., 1959); в оз. Азабачье у хищников (6,7, 0,1) (Буторина, 1980).

Тип **Acanthocephala**

Класс **Palaeacanthocephala**

Отряд **Echinorhynchida**

Семейство **Echinorhynchidae**

Echinorhynchus gadi Zoega, 1776

Морской. Локализация: кишечник, мезентерий. Распространение: Северный Ледовитый океан, Тихий океан (Ермоленко и др., 2013). Хозяева: окончательные — тресковые и проходные лососевые рыбы, промежуточные — амфиподы (Кулачкова, Тимофеева, 1977; Пугачев, 2004).

Echinorhynchus gadi отмечен у проходной мальмы в р. Березовка (18, 1–3) (Трофименко, 1962), оз. Курильское (6,6, 0,1) (Коновалов, 1971), Камчатском зал. (67, 6) и р. Камчатка (73, 28; 15, 18) (Буторина, 1980; наши данные); Авачинской губе (29, 2–60), оз. Нерпичье (6/1, 1–10) (Стрелков, 1960), р. Плотникова (6/2, 1–3) (Спасский и др., 1961), р. Озерная (24, 1,4), р. Ича (70, 8), Ава-

чинском зал. (20, 0,4), р. Паратунка (20, 0,2) (Мамаев и др., 1959); в оз. Азабачье у хищников (20, 0,3) (Буторина, 1980).

E. salmonis Müller, 1784

Эстуарно-пресноводный. Локализация: кишечник. Распространение: Азиатская Субарктика (Атрашкевич и др., 2016). Хозяева: окончательные — лососевые, сиговые, хариусовые, щуковые рыбы, промежуточные — амфиподы (Атрашкевич и др., 2016; Пугачев, 2004).

Echinorhynchus salmonis отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (60, 28; 47, 29; 6/4, 38), хищников (87, 4; 77, 6,5; 1/1, 12; 6,7, 0,1) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Бусарова, 2022) и ручьевых гольцов (2,2, 0,1; 16, 1; 6,7, 0,1) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молодежи (14, 1) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/7, 35) (Буторина и др., 2011); в р. Радуга — у белого гольца (40, 3) (наши данные); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (2,2, 0,1) (Буторина и др., 2008); в оз. Сево — у бентоядной (95, 420) и хищной мальмы (7/6, 845) (Бусарова и др., 2022); у проходной мальмы в р. Камчатка (6,7, 4) (Буторина, 1980).

Отряд **Polymorphida**

Семейство **Polymorphidae**

Bolbosoma caeniforme Heitz, 1920 larvae

Морской. Локализация: кишечник. Распространение: Северная Пацифика (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — китообразные и ластоногие, промежуточные — эуфазиды, паратенические — проходные лососевые рыбы (Пугачев, 2004; Ермоленко и др., 2013; Wash, 1993).

Bolbosoma caeniforme отмечен у проходной мальмы в р. Апука (35, 1–3), р. Березовка (22, 3–20) (Трофименко, 1962), оз. Курильское (60, 1,8), оз. Дальнее (юг) (4, 15) (Коновалов, 1971), Камчатском зал. (33, 1), р. Камчатка (40, 2) (Буторина, 1980), в Авачинской губе (21, 2–15), оз. Нерпичье (6/1, 0,3) (Стрелков, 1960), р. Плотникова (6/1, 0,2) (Спасский и др., 1961), р. Озерная (58, 2), р. Ича (30, 0,6), р. Паратунка (30, 8) (Мамаев и др., 1959); в оз. Азабачье у хищников (20, 0,1) (Буторина, 1980); в р. Радуга у белого гольца (13, 0,2) (наши данные).

Corynosoma semerme (Forssell, 1904) larvae

Морской. Локализация: кишечник. Распространение: циркумполярное (Leidenberger et al., 2020). Хозяева: окончательные — млекопитающие, преимущественно ластоногие, промежуточный — *Monoporeia affinis*, паратенические — разнообразные рыбы (Leidenberger et al., 2020).

Corynosoma semerme отмечена у проходной мальмы в реках Апука и Березовка (показатели не указаны) (Трофименко, 1962).

C. strumosum (Rudolphi, 1802) larvae

Морской. Локализация: кишечник, брюшная полость, печень. Распространение: Северное полушарие на юг до Средиземного моря и Калифорнии (Leidenberger et al., 2020). Хозяева: окончательные — морские млекопитающие, преимущественно тюлени, промежуточные — амфиподы (потенциально), паратенические — разнообразны рыбы, случайные — рыбоядные птицы и млекопитающие, в том числе человек (Leidenberger et al., 2020).

Corynosoma strumosum отмечена у проходной мальмы в реках Большая (22) (Ахмеров, 1955), Апука и Березовка (единично) (Трофименко, 1962), Ича (10, 0,2) (Мамаев и др., 1959); у хищников оз. Азабачье (6,7, 0,1) (Буторина, 1980).

C. villosum Van Cleave, 1953 larvae

Морской. Локализация: кишечник. Распространение: Северная Пацифика (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — морские млекопитающие, преимущественно морские котики, промежуточные — амфиподы (потенциально), паратенические — разнообразны рыбы, прежде всего камбалы (Sasaki et al., 2019).

Corynosoma villosum отмечена у проходной мальмы в оз. Курильское (6,6, 0,3) (Коновалов, 1971).

Класс **Eoacanthocephala**

Отряд **Neoechinorhynchida**

Семейство **Neoechinorhynchidae**

Neoechinorhynchus salmonis Ching, 1984

Пресноводный. Локализация: кишечник. Распространение: Голарктика (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — лососеобразные рыбы, промежуточный — остракода *Cypria kolytensis* (Михайлова, 2015).

Neoechinorhynchus salmonis отмечен в оз. Азабачье у бентофагов (6,6, 0,1) (Коновалов, 1971), хищников (33, 2; 46, 9; 40, 3) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Бусарова, 2022) и ручьевых гольцов (6,5, 0,1; 6,7, 0,1) (Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (28, 3) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (20, 53) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/1, 0,3) (Буторина и др., 2011); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (13, 1) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (58, 62; 7/5, 162; 46, 17), длинноголового (72, 79; 92, 111; 89, 230) и носатого гольцов (23, 0,7; 6/1, 0,1) (Атрашкевич и др., 2005; Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у но-

сатого группы А (45, 1,2) и группы G (7, 0,4), большеротого (9, 0,1) и малоротого гольцов (30, 1,5) (Бусарова и др., 2016); в оз. Ушки — у жилой мальмы (3,2, 0,03) (Буторина и др., 2009); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (5, 0,5; 4, 0,6) (Коновалов, 1971; Мамаев и др., 1959); в р. Коль — у молоди (7,7, 0,6) (Соколов, Кузичин, 2005); в р. Авача — у молоди (7,4, 0,1) (Бусарова и др., 2020); у проходной мальмы в р. Озерная (8, 0,2) и Авачинском зал. (4, 0,04) (Мамаев и др., 1959).

Тип **Nematoda**

Класс **Chromadorea**

Отряд **Rhabditida**

Семейство **Anisakidae**

Anisakis simplex (Rudolphi, 1809) larvae

Морской. Локализация: полость тела, мышцы, печень. Распространение: всесветное (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — морские млекопитающие, первые промежуточные — преимущественно эвфаузииды, вторые промежуточные и резервуарные — рыбы, кальмары, каракатицы; факультативные — наземные млекопитающие, человек (Гаевская, 2005; Moravec, 1994; Klimpel et al., 2004).

Anisakis simplex отмечен у проходной мальмы в р. Апука, р. Березовка, р. Пенжина (показатели не указаны) (Трофименко, 1962), оз. Курильское (60, 2), оз. Дальнее (юг) (22, 0,3) (Коновалов, 1971), р. Большая (5) (Ахмеров, 1955), Авачинской губе (14, 1–3), оз. Нерпичье (6/3, 2–10) (Стрелков, 1960), р. Озерная (44, 1), р. Ича (55, 3), Авачинском зал. (12, 0,5), р. Паратунка (20, 0,1) (Мамаев и др., 1959), Камчатском зал. (20, 0,3) (Буторина, 1980), р. Камчатка (33, 0,4; 80, 7) (Буторина, 1980; наши данные); а также отмечен в оз. Азабачье у хищников (57, 4; 84, 6), бентофагов группы А (10, 0,2) и группы G (13, 0,2), ручьевых гольцов (6,7, 0,1) (Бусарова, 2022; Бусарова и др., 2018); в оз. Курсинка — у молоди (8,3, 0,2) (Горовая, Буторина, 2007); в р. Радуга — у белого гольца (53, 4) (наши данные); в оз. Начининское — у озерно-речной мальмы (6/1, 0,2) (Буторина, Горовая, 2010); в р. Авача — у молоди (7,4, 0,1) (Бусарова и др., 2020).

Семейство **Cucullanidae**

Cucullanus truttiae Fabricius, 1794

Пресноводный. Локализация: кишечник. Распространение: циркумполярное (Пугачев, 2004; Moravec, 1994). Хозяева: окончательные и постциклические — лососевые рыбы, возможно участие миног в качестве промежуточного или окончательного хозяина (Буторина, 1988; Пугачев, 2004; Moravec, 1994).

Cucullanus truttae отмечен в оз. Азабачье у хищников (20, 1; 70, 4; 37, 3) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Бусарова, 2022), бентофагов (13, 1; 55, 3) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980), бентофагов группы А (10, 0,2) и группы G (53, 1) (Бусарова, 2022), ручьевых гольцов (82, 3; 58, 2; 63, 3) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (75, 5) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (27, 1) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/7, 18) (Буторина и др., 2011); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (67, 3) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (7/6, 62; 52, 5), длинноголового (42, 4; 27, 1), носатого гольцов (6/3, 2) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у носатого группы А (50, 1) и группы G (11, 0,2), большеротого (6, 0,1) и малоротого гольцов (7, 0,2) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (41, 1) (Бусарова и др., 2015); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/6, 4), в оз. Дальнее (Узон) — у озерной мальмы (5/1, 0,2) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Ушки — у жилой мальмы (52, 2) (Буторина и др., 2009); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (59, 5; 28, 3; 29, 2) (Мамаев и др., 1959; Коновалов, 1971; Горовая, Буторина, 2007б), в том числе у группы А (17, 0,4) и группы G (13, 0,1) (Бусарова и др., 2017); в оз. Начининское — у озерно-речной мальмы (6/4, 1) (Буторина, Горовая, 2010); в р. Плотникова — у жилой мальмы (66) (Спасский и др., 1961); в р. Озерная — у молоди (5, 0,1) (Мамаев и др., 1959); в р. Фальшивая — у речной (12, 0,1) (Бусарова, Есин, 2017); в р. Авача — у молоди (59, 2) (Бусарова и др., 2020); в р. Коль — у молоди (62, 1) (Соколов, Кузицин, 2005); а также у проходной мальмы в р. Апука (10, 1–23), р. Березовка (70, 1–23) (Трофименко, 1962), Камчатском зал. (40, 1), р. Камчатка (53, 4; 15, 1) (Буторина, 1980; наши данные), оз. Нерпичье (6/3, 1–3) (Стрелков, 1960), оз. Курильское (47, 1), оз. Дальнее (юг) (33, 3) (Коновалов, 1971), Авачинской губе (14, 4–5), Авачинском зал. (68, 1), р. Ича (20, 0,6), р. Озерная (48, 1), р. Паратунка (10, 1) (Мамаев и др., 1959), р. Плотникова (6/4) (Спасский и др., 1961).

Семейство Cystidicolidae

Cystidicola farionis Fischer, 1798

Пресноводный. Локализация: плавательный пузырь. Распространение: Голарктика (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — лососеобразные рыбы, промежуточные — амфиподы (Пугачев, 2004; Black, Lankester, 1980).

Cystidicola farionis отмечена в оз. Азабачье у хищников (80, 155; 85, 82; 1/1, 32; 57, 8) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Бусарова, 2022), бентофагов (53, 9; 53, 28; 6/4, 10) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984), в том числе группы А (23, 0,4) и группы G (100, 94) (Бусарова, 2022), ручьевых гольцов (31, 6; 19, 1,1; 13, 0,4) (Буторина, 1980; Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (36, 4) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (33, 17) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/7, 79) (Буторина и др., 2011); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (6,7, 1) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (7/3, 11; 36, 10) и длинноголового гольцов (8, 1; 31, 4) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у носатого гольца (6/6, 142) (Буторина и др., 2008), в том числе группы А (10, 0,2) и группы G (100, 169), у большеротого (9, 0,1) и малоротого гольцов (20, 0,2) (Бусарова и др., 2016); в р. Большая — у молоди (20) (Ахмеров, 1955); в оз. Сево — у бентоядной (91, 81) и хищной мальмы (7/6, 119) (Бусарова и др., 2022); а также у проходной мальмы в р. Березовка (8,7, 0,4) (Трофименко, 1962), р. Камчатка (20, 11) (Буторина, 1980), оз. Курильское (27, 0,5) (Коновалов, 1971), р. Плотникова (6/6, 6) (Спасский и др., 1961), р. Озерная (8, 0,2) и Авачинском зал. (28, 5) (Мамаев и др., 1959).

Salvelinema salmonicola (Ishii, 1916)

Пресноводный. Локализация: желудок. Распространение: северо-восточная часть Тихого океана (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — лососевые рыбы, промежуточные — амфиподы (Пугачев, 2004; Moravec, Nagasawa, 1986).

Salvelinema salmonicola отмечена в оз. Дальнее (юг) у озерно-речной мальмы (29, 21) (Горовая, Буторина, 2007б) и в оз. Ушки у жилой мальмы (3, 0,1) (Буторина и др., 2009).

Salmonema ephemeridarum (Linstow, 1872)

Пресноводный. Локализация: желудок. Распространение: Голарктика, Япония (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — лососеобразные рыбы, промежуточные — личинки поденок, паратенические — нехищные рыбы, постциклические — хищные рыбы (Пугачев, 2004; Moravec, 1994).

Salmonema ephemeridarum отмечена в оз. Азабачье у бентофагов (6,6, 0,2), хищников (6,6, 0,1; 1/1, 4) (Коновалов, 1971; Пугачев, 1984) и ручьевых гольцов (32, 1,3; 43, 3) (Буторина, Горовая, 2007; Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (50, 4) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (9, 0,3) (Буторина и

др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (7/2, 27) и носатого гольцов (6/1, 0,3) (Буторина и др., 2008), у длинноголового (27, 3), белого (30, 1,8), носатого группы А (12, 0,2) и группы G (11, 0,2) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (65, 2) (Бусарова и др., 2015); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/2, 1,2) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Ушки — у жилой мальмы (13, 0,5) (Буторина и др., 2009); в р. Плотникова — у жилой мальмы (51) (Спасский и др., 1961); в оз. Начикинское — у озерно-речной мальмы (6/1, 1,5) (Буторина, Горовая, 2010); в р. Авача — у молоди (63, 5) (Бусарова и др., 2020); в р. Коль — у молоди (100, 8) (Соколов, Кузицин, 2005); у проходной мальмы в оз. Курильское (Коновалов, 1971) и р. Плотникова (Спасский и др., 1961).

Семейство **Philonematidae**

Philonema oncorhynchi Kuitunen-Ekbaum, 1933

Пресноводный. Локализация: полость тела. Распространение: тихоокеанское побережье, Гренландия, Норвегия (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — лососевые рыбы, промежуточные — планктонные ракообразные (циклопы), паратенические — различные рыбы (Пугачев, 2004; Platzer, Adams, 1967; Moravec, 1994).

Philonema oncorhynchi отмечена в оз. Азабачье у хищников (70, 3; 1/1, 1; 43, 3; 36, 2) (Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Бусарова, 2022; Бусарова и др., 2018), ручьевых гольцов (2,2, 0,1) и бентофагов (6, 0,1; 4, 0,1) (Буторина, 1980; Бусарова и др., 2018), в том числе у группы А (3,3, 0,1) (Бусарова, 2022); в оз. Курсинка — у молоди (28, 1) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (33, 3) (наши данные); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/2, 4) (Буторина и др., 2011); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (42, 2) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (7/6, 47; 46, 7), длинноголового (92, 109; 85, 53) и носатого гольцов (6/2, 2) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у носатого группы А (76, 3) и группы G (62, 2), большеротого (97, 10) и малоротого гольцов (10, 6) (Бусарова и др., 2016); в оз. Крокур — у озерной мальмы (47, 2) (Бусарова и др., 2015); в оз. Центральное — у озерно-речной мальмы (13/1, 1) (Бусарова, Есин, 2015); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (18, 0,4) (Коновалов, 1971); в р. Плотникова — у жилой мальмы (1, 0,1) (Спасский и др., 1961); в р. Большая — у молоди (показатели не указаны) (Ахмеров, 1955); а также у проходной мальмы в р. Березовка (4,3, 0,1) (Трофименко, 1962), оз. Нерпичье (6/1, 0,2) (Стрелков, 1960),

р. Озерная (8, 0,2), р. Паратунка (10, 0,1) (Мамаев и др., 1959) и р. Камчатка (6,7, 0,1) (Буторина, 1980).

Семейство **Raphidascarididae**

Hysterothylacium aduncum

(Rudolphi, 1802) larvae

Морской. Локализация: кишечник. Распространение: Палеарктика, Амур, Япония (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — различные хищные рыбы, первые промежуточные — различные беспозвоночные (копеподы, изоподы, мизиды, полихеты), вторые промежуточные — нехищные рыбы (Гаевская, 2005; Kjøie, 1993).

Hysterothylacium aduncum отмечен у проходной мальмы в р. Апука (5, 0,2) (Трофименко, 1962), р. Камчатка (20, 0,2; 15, 0,4) (Буторина, 1980; наши данные), Авачинской губе (21, 2–5) (Стрелков, 1960), р. Плотникова (6/1, 0,3) (Спасский и др., 1961), р. Озерная (8, 0,1), р. Ича (25, 0,5), Авачинском зал. (8, 0,1), р. Паратунка (40, 6) (Мамаев и др., 1959), р. Большая (46) (Ахмеров, 1955); а также в оз. Азабачье — у хищников (20, 0,1; 23, 2,3) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980), бентофагов (4, 0,1), ручьевых гольцов (4,4, 0,2) (Буторина, 1980); в оз. Курсинка — у молоди (5,6, 0,1) (Горовая, Буторина, 2007а); в р. Радуга — у белого гольца (13, 1) (наши данные); в р. Большая — у молоди (87) (Ахмеров, 1955); в оз. Дальнее (юг) — у озерно-речной мальмы (5, 0,1) (Коновалов, 1971).

Семейство **Rhabdochonidae**

Rhabdochona denudata (Dujardin, 1845)

Пресноводный. Локализация: кишечник. Распространение: Палеарктика, Япония (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — карповые рыбы, промежуточные — личинки поденок (Штейн, 1959; Пугачев, 2004; Moravec, 1994).

Rhabdochona denudata отмечена в р. Апука у проходной мальмы (15) (Трофименко, 1962).

R. oncorhynchi (Fujita, 1921)

Пресноводный. Локализация: кишечник. Распространение: Палеарктика (Moravec, 1994). Хозяева: окончательные — лососевые, промежуточные — личинки поденок, веснянок, ручейников (Штейн, 1959; Moravec, 1994).

Rhabdochona oncorhynchi отмечена в оз. Ушки у жилой мальмы (16, 0,3) (Буторина и др., 2009).

Отряд **Trichinellida**

Семейство **Capillariidae**

Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria)

salvelini (Polyanski, 1952)

Пресноводный. Локализация: кишечник. Распространение: Голарктика (Пугачев, 2004). Хозяева: окончательные — лососеобразные

рыбы, промежуточные — олигохеты (Ломакин, Трофименко, 1982; Пугачев, 2004).

Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria) salvelini отмечена в р. Азабачья у бентофагов (6,7, 0,1) (Буторина, 1980).

Тип **Annelida**

Класс **Clitellata**

Отряд **Acanthobdellida**

Семейство **Acanthobdellidae**

Paracanthobdella livanowi (Epstein, 1966)

Пресноводный. Локализация: поверхность тела. Распространение: Чукотка, Камчатка, побережье Охотского моря (Utevsky et al., 2013). Хозяева: рыбы семейств *Salmonidae* и *Thymallidae* (Эпштейн, 1966), в основном род *Salvelinus* (Utevsky et al., 2013).

Paracanthobdella livanowi отмечена в оз. Азабачье у хищников (47), бентофагов (40; 6,7) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980) и ручьевых гольцов (3,2) (Буторина, Горювая, 2007), у гольцов (форма не указана) (5–31) (Utevsky et al., 2013); в оз. Курсинка — у молоди (5,6) (Горювая, Буторина, 2007а); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/1) (Буторина и др., 2011); в оз. Кроноцкое — у носатого (25/1; 48) (Буторина и др., 2008; Utevsky et al., 2013), длинноголового (7/2; 8/3; 46) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016; Utevsky et al., 2013), белого (17/4; 27) (Бусарова и др., 2016; Utevsky et al., 2013), носатого группы А (20) и группы G (42), большеротого (14) и малоротого гольцов (37) (Бусарова и др., 2016); в оз. Сево — у бентоядной и хищной мальмы (показатели не указаны) (Бусарова и др., 2022); в оз. Дальнее (юг) (форма и показатели не указаны) (Эпштейн, 1966); в р. Красная — у молоди (35), в оз. Начикинское (форма не указана) (15) (Utevsky et al., 2013).

Тип **Mollusca**

Класс **Bivalvia**

Отряд **Unionida**

Семейство **Unionidae**

Beringiana beringiana (Middendorff, 1851)

Пресноводный. Локализация: плавники, жабры, кожа, во рту (Саенко и др., 2001). Распространение: Аляска, Камчатка, северное Охотоморье, Парамушир (Прозорова, Шедько, 2003). Хозяева: трехиглая и девятииглая колюшки, молодь *O. tschawytscha* и *O. nerka*, гольцы (Саенко и др., 2001; Пугачев, 2004).

Beringiana beringiana отмечена в оз. Азабачье у бентофагов (6,6, 0,4; 9, 0,8; 6/5, 23; 47, 1–11) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Саенко и др., 2001) и хищников (23, 0,5; 1/1, 1; 27, 3–8) (Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Саенко

и др., 2001); в оз. Курсинка — у молоди мальмы (11, 0,2) (Горювая, Буторина, 2007а); в оз. Дальнее — у озерно-речной мальмы (14) (Горювая, Буторина, 2007б).

Unionidae gen. sp. отмечена в р. Коль — у молоди мальмы (42, 1,2) (Соколов, Кузищин, 2005).

Тип **Arthropoda**

Класс **Copepoda**

Отряд **Cyclopoida**

Семейство **Ergasilidae**

Ergasilus briani Markevich, 1933

Пресноводный. Локализация: жаберные лепестки. Распространение: Евразия (Пугачев, 2004). Хозяева: преимущественно карповые рыбы (Пугачев, 2004).

Ergasilus briani отмечен в оз. Курсинка у молоди (11, 1) (Горювая, Буторина, 2007а).

Отряд **Siphonostomatoida**

Семейство **Lernaepodidae**

Salmincola carpionis (Krøyer, 1837)

Пресноводный. Локализация: ротовая полость. Распространение: циркумполярное (Шедько, Шедько, 2002). Хозяева: специфичен для гольцов рода *Salvelinus* (Шедько, Шедько, 2002).

Salmincola carpionis отмечена в оз. Азабачье у хищников (33, 0,3; 23, 2; 1/1, 2) (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984) и бентофагов (11, 0,2; 6/4, 0,1) (Буторина, 1980; Пугачев, 1984); в бассейне р. Камчатка (формы не указаны) (до 23%, 1–16) (Шедько, 2005); в оз. Курсинка (20/1) (Шедько, Шедько, 2002); в р. Радуга (20/4) (Шедько, Шедько, 2002); в р. Камчатка — у каменного гольца (8/2, 1,5) (Буторина и др., 2011); в р. Кроноцкая — у речной мальмы (7,7, 3) (Буторина и др., 2008); в оз. Кроноцкое — у белого (95, 2–14; 93, 6; 39, 2), длинноголового (85, 2–8; 81, 8; 42, 1), носатого гольцов (26, 1–3; 47, 1) (Шедько, 2005; Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), носатого группы А (12, 0,2) и группы G (20, 0,4) (Бусарова и др., 2016).

S. edwardsii (Olsson, 1869)

Пресноводный. Локализация: жаберная полость. Распространение: циркумполярное (Шедько, Шедько, 2002). Хозяева: специфичен для гольцов рода *Salvelinus* (Шедько, Шедько, 2002).

Salmincola edwardsii отмечена в оз. Азабачье у бентофагов (6/1, 0,1) (Пугачев, 1984); в оз. Курсинка (20/5) (Шедько, Шедько, 2002); в р. Радуга (20/1) (Шедько, Шедько, 2002); в бассейне р. Камчатка (формы не указаны) (Шедько, 2005); в оз. Кроноцкое — у белого (7, 0,3; 7, 0,1) и длин-

ноголового гольцов (19, 1; 15, 0,4) (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2016), у носатого группы А (7, 0,1) и группы G (13, 0,2) (Бусарова и др., 2016); в оз. Сево — у бентоядной (14, 1,2) и хищной мальмы (7/6, 3,4) (Бусарова и др., 2022); в р. Большая — у молоди (6) (Ахмеров, 1955); в р. Коль — у молоди (19, 0,2) (Соколов, Кузищин, 2005).

В ранних работах не всегда дифференцировали виды рода *Salmincola*, возможно указание находок двух видов рода *Salmincola* под разными названиями (Шедько, 2005).

Класс Arachnida

Отряд Trombidiformes

Семейство Hydrachnidae

***Hydrachna globosa* (De Geer, 1778)**

Пресноводный. Локализация: кожа, жабры. Распространение: широкое распространение (Определитель..., 1987). Хозяева: вобла, лещ, сазан (Определитель..., 1987).

Hydrachna globosa отмечена в р. Паратунка у молоди мальмы (показатели не указаны) (Карманова, 1998).

Семейство Unionicolidae

***Unionicola crassipes* (Müller, 1776)**

Пресноводный. Локализация: стенки пищевода. Распространение: широкое распространение (Определитель..., 1987). Хозяева: разнообразные рыбы (Определитель..., 1987).

Unionicola crassipes отмечена в р. Паратунка у молоди мальмы (показатели не указаны) (Карманова, 1998).

Помимо указанных видов у мальмы в оз. Курильское отмечен *Porrocaecum sp.* larvae (Коновалов, 1971), в оз. Азабачье, р. Пономарка и оз. Кроноцкое отмечены инфузории *Apioso-*

ma sp. (Буторина, 1980; Бусарова и др., 2016), в озерах Азабачье, Курсинка и р. Камчатка указывают наличие ран от укусов миног (Горовая, Буторина, 2007а; Шевляков, 2010; Бусарова и др., 2018). В дальнейшем анализе паразитофауны мальмы данные об этих паразитах не учитывали.

Анализ паразитофауны

***S. malma* complex Камчатки**

Паразитофауна *S. malma* complex Камчатки насчитывает 65 видов, относящихся к 3 царствам, 10 типам, 15 классам, 25 отрядам и 42 семействам (таблица). Видовое богатство паразитофауны мальмы Камчатки составляет 80% от числа видов паразитов, указанных для северной мальмы по ареалу (Буторина и др., 2011). **Таксономический анализ** паразитофауны показал, что большинство видов паразитов мальмы входит в царство Animalia (92% от общего числа видов), представленное 7 типами. Наибольшее число видов содержит тип Platyhelminthes (26 видов, которые составляют 40% от числа указанных видов): класс Trematoda (2 отряда, 10 семейств, 16 видов), Cestoda (6 отрядов, 6 семейств, 8 видов), Monogenea (2 отряда, 2 семейства, 2 вида). Тип Cnidaria представлен классом Мухозоа (1 отряд, 4 семейства, 10 видов). Тип Acanthocephala включает классы Palaeacanthocephala (2 отряда, 2 семейства, 6 видов) и Eoacanthocephala (1 вид). Тип Nematoda включает класс Chromadorea (2 отряда, 7 семейств, 10 видов). Типы Annelida и Mollusca включают по 1 виду. Тип Arthropoda представлен классами Соперода (2 отряда, 2 семейства, 3 вида) и Arachnida (1 отряд, 2 се-

Таблица. Распределение паразитов *S. malma* complex по таксономическим группам
Table. Distribution of parasites of *S. malma* complex by taxonomic groups

Тип Type	Класс Class	Отряды Orders	Сем. Fam.	Виды Species	Пресновод- ные (П) Freshwater	Морские (М) Marine	Специфичные (П/М) Specific
Metamonada	Trepomonadea	1	1	1	1	0	0
Choanozoa	Ichthyosporea	1	1	1	1	0	1/0
Ciliophora	Kinetofragminophora	1	1	1	1	0	0
	Oligohymenophorea	1	1	2	2	0	1/0
Cnidaria	Мухозоа	1	4	10	10	0	10/0
	Monogenea	2	2	2	2	0	2/0
Platyhelminthes	Cestoda	6	6	8	5	3 ²	5/2
	Trematoda	2	10	16	9	7	4/2
Acanthocephala	Palaeacanthocephala	2	2	6	1 ¹	5	0/1
	Eoacanthocephala	1	1	1	1	0	1/0
Nematoda	Chromadorea	2	7	10	8	2	7/0
Annelida	Clitellata	1	1	1	1	0	1/0
Mollusca	Bivalvia	1	1	1	1	0	0
Arthropoda	Соперода	2	2	3	3	0	2/0
	Arachnida	1	2	2	2	0	0
Всего / In total		25	42	65	48	17	39 (34/5)

Примечание: ¹ — включая эстуарно-пресноводный *E. salmonis*; ² — включая эстуарно-морской *E. crassum*.
Note: ¹ Including estuarine-freshwater *E. salmonis*; ² Including estuarine-marine *E. crassum*.

мейства, 2 вида). Царство Protozoa включает тип Metamonada с классом Tricomonadea (1 вид) и тип Choanozoa с классом Ichthyosporea (1 вид). Царство Chromista включает тип Ciliophora с классами Kinetofragminophora (1 вид) и Oligohymenophorea (2 вида). Наиболее разнообразно у мальмы представлены трематоды (16 видов), нематоды (10), миксоспоридии (10), цестоды (8) и скребни (7), которые составляют 79% от общего числа обнаруженных видов (рис. 2).

В составе фауны паразитов мальмы Камчатки преобладают пресноводные виды, они составляют 72% (47 видов), на морские виды приходится 25% (16), на эстуарные — 3% (2) (рис. 3). 7 типов из 10 или 10 классов из 14 содержат только пресноводные виды.

Эколого-фаунистический анализ паразитофауны мальмы Камчатки показал, что большая часть видов паразитов (50 видов или 77%) имеют сложный жизненный цикл и развиваются при участии нескольких хозяев, прямое развитие лишь у 15 видов (23%). Все морские и эстуарные паразиты имеют сложный жизненный цикл. Из 47 пресноводных видов у 32 — сложный жизненный цикл, у 15 — простой. Из 32 видов пресноводных паразитов со сложным жизненным циклом заражение большинством видов происходит при питании или контакте с бентосными беспозвоночными (26 видов или 81%), при питании планктоном мальме передается лишь 6 видов (19%) (рис. 3). Для 38 видов (58,5%) паразитов, отмеченных у мальмы, рыбы являются окончательными хозяевами, для 25 видов (38,5%) паразитов — промежуточными или резервуарными хозяевами, для 2 видов (3%) — временными хозяевами.

Паразитофауна мальмы Камчатки характеризуется высоким видовым и экологическим разнообразием, что обусловлено повсеместным распространением мальмы в водоемах региона и образованием различных экологических типов и форм. Проходная мальма в море питается эвфаузидами, гипериидами и copeподами, незначительно потребляет молодь рыб, личинок креветок и крабов (Чучукало, 2006); при этом мальма приобретает паразитов, связанных в жизненном цикле с различными группами морских гидробионтов. В пресных водах мальма образует ряд жилых форм, различающихся жизненной стратегией и питанием. В большинстве водоемов мальма питается бентосом (моллюски, амфиподы, личинки насекомых), хищные формы мальмы, питаются рыбой, приобретают паразитов, промежуточными хозяевами которых являются планктонные беспозвоночные. Таким образом, состав паразитофауны отражает широкие экологические связи мальмы с различными группами бентосных и планктонных организмов, рыб, птиц и млекопитающих в пресных и морских водах.

В составе фауны паразитов мальмы Камчатки некоторые виды относятся к «специфичным», т. е. образуют систему «паразит–хозяин» с одним или ограниченным числом видов гольцов рода *Salvelinus* или с семейством Salmonidae (Буторина и др., 2011). Более широкой специфичностью обладают виды паразитов, встречающиеся у рыб нескольких семейств в рамках отряда (Русинек, 2007). В данной работе мы относим к специфичным видам те, которые образуют систему «паразит–хозяин» с рыбами

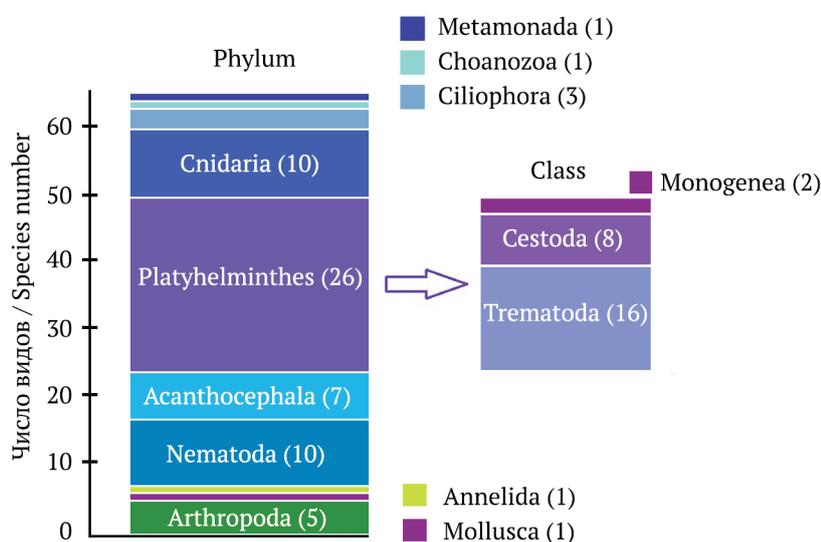


Рис. 2. Таксономический состав паразитов *S. malma* complex Камчатки
Fig. 2. Taxonomic composition of parasites of *S. malma* complex in Kamchatka

рода *Salvelinus*, семейства Salmonidae и отряда Salmoniformes.

В качестве паразитов, специфичных для гольцов рода *Salvelinus*, указывают *G. birmani*, *S. alaskensis*, *E. salvelini*, *S. carpionis*, *S. edwardsii* и *P. livanowi* (Коновалов, 1971; Шедько, Шедько, 2002; Kennedy, 1978; Utevsky et al., 2013). Однако некоторые из этих видов встречаются и у других рыб, в частности *S. alaskensis*, *E. salvelini*, *S. edwardsii* отмечены у нерки оз. Кроноцкое, *S. alaskensis* — у молоди кижуча в р. Кроноцкая, *P. livanowi* — у молоди микижи р. Красная (Соколов, Кузищин, 2005; Бусарова и др., 2015, 2016б). Поэтому к узкоспецифичным видам можно отнести *G. birmani* и *S. carpionis*, которые паразитируют только у гольцов. К видам, специфичным для семейства Salmonidae, относят *D. salmonis*, *T. truttae*, *S. krogiusi*, *C. wardi*, *M. krokhini*, *M. dermatobius*, *M. salvelini*, *Z. orientalis*, *C. truncatus*, *Cr. farionis*, *C. metoecus*, *P. muelleri*, *P. umblae*, *H. levinsenii*, *B. caeniforme*, *C. truttae*, *S. salmonicola*, *R. onchorhynchi*, *P. oncorhynchi*. Более широкой специфичностью обладают виды, паразитирующие у рыб разных семейств в отряде Salmoniformes: *C. coregoni*, *M. arcticus*, *M. neurobius*, *H. zschokkei*, *E. crassum*, *D. dendriticus*, *D. ditremus*, *P. longicollis*, *N. surmenicola*, *I. erraticus*, *N. salmonis*, *Cy. farionis*, *S. ephemeridarum*, *P. salvelini*. В общей сложности к специфичным видам, образующим систему «паразит-хозяин» с родом *Salvelinus*, семейством Salmonidae и отрядом Salmoniformes, относятся 39 видов (60%) от всего числа видов паразитов мальмы на Камчатке. Среди специфичных паразитов у мальмы преобладают пресноводные — 34 вида (90%), на морские виды приходится лишь 10% (таблица). Высокая доля специфичных видов в паразитофауне мальмы отражает ее древние коэволюционные связи с

лососеобразными, и прежде всего лососевыми рыбами (Ройтман, 1993; Пугачев, 1999). К видам-генералистам, т. е. имеющим широкий круг хозяев (Русинек, 2007), относятся 26 видов (40%) от всех отмеченных паразитов мальмы на Камчатке, из них 10 видов (15%) указаны у мальмы только единожды (пресноводные *D. rutili*, *T. podicipina*, *A. robusta*, *R. denudata*, *E. brianii*, *H. globosa*, *U. crassipes* и морские *P. muelleri*, *P. petrowi*, *C. villosum*).

Эколого-географический анализ паразитофауны мальмы Камчатки показал, что в ее составе чаще встречаются виды, имеющие голарктическое (18 видов) и циркумполярное распространение (11 видов), на долю которых приходится 45% от общего числа видов; 7 видов паразитов распространены в Палеарктике, 6 — в Пацифике, а 7 видов встречаются только в восточной части Тихого океана (Камчатка, Чукотка, Приморье, Япония): *S. krogiusi*, *C. wardi*, *M. krokhini*, *M. dermatobius*, *G. birmani*, *S. salmonicola*, *P. livanowi*.

Пресноводная фауна паразитов мальмы Камчатки сформирована видами, относящимися к разным фаунистическим комплексам, т. е. «связанными не столько общностью происхождения, сколько развитием в одной географической зоне» (Буторина и др., 2011). Согласно классификации видов паразитов, приведенной в работе Т.Е. Буториной с соавторами (2011), среди паразитов мальмы Камчатки преобладают виды арктического пресноводного комплекса (24 вида): *C. coregoni*, *M. arcticus*, *H. zschokkei*, *D. salmonis*, *S. alaskensis*, *G. birmani*, *C. truncatus*, *E. salvelini*, *D. dendriticus*, *D. ditremus*, *P. longicollis*, *Cr. farionis*, *A. robusta*, *P. umblae*, *D. gasterostei*, *I. erraticus*, *Cy. farionis*, *C. truttae*, *E. salmonis*, *N. salmonis*, *P. livanowi*, *B. beringiana*, *S. carpionis*, *S. edwardsii*; к ти-

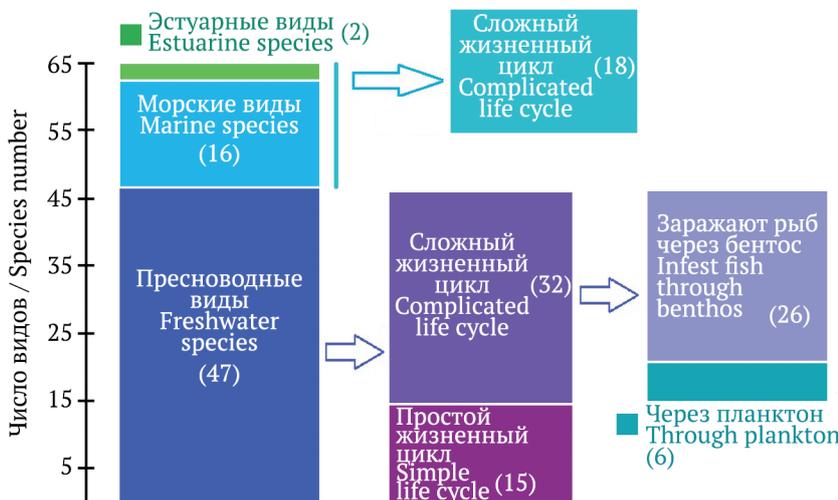


Рис. 3. Экологическое разнообразие паразитов *S. malma* complex Камчатки
 Fig. 3. Ecological diversity of parasites of *S. malma* complex in Kamchatka

хоокеанскому предгорному комплексу относятся *M. salvelini*, *Z. orientalis*, *S. krogiusi*, *C. wardi*, *M. dermatobius*, *M. krokhini*, *S. salmonicola*, *R. oncorhynchi*, *P. oncorhynchi* (9 видов); к бореальному предгорному комплексу — *H. truttae*, *M. neurobius*, *T. truttae*, *C. metoecus*, *P. salvelini*, *S. ephemeridarum*, *R. denudata* (7 видов); к бореальному равнинному комплексу — *T. nigra*, *C. piscium*, *D. rutili*, *D. spathaceum*, *T. podicipina* (5 видов). Результаты анализа паразитофауны показали, что у мальмы на Камчатке преобладают виды, распространенные в Голарктике и относящиеся к арктическому пресноводному комплексу; также в составе паразитофауны значим вклад тихоокеанских видов.

Ареал северной мальмы *S. malma* включает не только Камчатку, этот вид широко распространен в Северной Пацифике и Арктике, охватывая также Чукотку, Охотоморье и тихоокеанское побережье Аляски (Есин, Маркевич, 2017). В эволюционной истории северные мальmoidные гольцы выделились из берингийского популяционного центра, до отступления ледников южной границей ареала *S. malma* был незамерзающий бассейн реки Камчатка, после потепления мальма расселилась на север и запад (там же). Паразитологические данные не противоречат этой гипотезе, доминирование в составе паразитофауны мальмы Камчатки холодолюбивых видов арктического пресноводного и бореального предгорного комплексов может быть обусловлено северным происхождением *S. malma*.

Из всех исследованных водоемов на Камчатке максимальное видовое разнообразие паразитов (52 вида) характерно для гольцов в бассейне р. Камчатка. Это связано прежде всего с тем, что в бассейне реки мальма представлена множеством экотипов и форм: в русле реки и притоках встречаются проходная мальма, белый голец, каменный голец; в бассейне оз. Азабачье — озерно-речные хищники (белый голец) и бентофаги, ручьевые гольцы, в оз. Ушки — жилая мальма (ушковский голец), которые занимают в водной системе разные топические и трофические ниши. Максимальное видовое разнообразие паразитов мальмы в бассейне р. Камчатки согласуется с мнением об определяющем значении реки в формировании мальмы как вида (Есин, Маркевич, 2017). Также по разнообразию видового состава паразитов мальмы выделяется бассейн оз. Кроноцкое (29 видов) и бассейн р. Паратунка и оз. Дальнее (25 видов). Большое число обнаруженных видов

паразитов у гольцов в бассейнах р. Камчатка, оз. Кроноцкое и р. Паратунка во многом связано с тем, что эти районы были наиболее полно охвачены паразитологическими исследованиями (Мамаев и др., 1959; Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984; Шедько, 2001, 2005; Буторина и др., 2008, 2009; Бусарова и др., 2016, 2017; и др.). Среди изученных экотипов и форм мальмы региона видовое разнообразие паразитов существенно богаче у хищного белого гольца из нижнего течения р. Камчатка и бассейна оз. Азабачье (38 видов), т. к. эти рыбы приобретают пресноводных паразитов различных экологических групп и морские виды, заносимые в озерно-речную систему проходными рыбами (Бусарова, 2022).

Таким образом, анализ паразитофауны мальмы Камчатки показал, что ее состав во многом определяется, с одной стороны, географическим распространением видов паразитов в регионе, с другой стороны — экологическими особенностями конкретных популяций и форм мальмы. Мальма на Камчатке представлена проходным экотипом и множеством пресноводных форм, что обогащает фауну ее паразитов пресноводными, морскими и эстуарными видами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные в статье данные свидетельствуют, что паразитофауна *S. malma* complex Камчатки характеризуется высоким видовым богатством и экологическим разнообразием: паразиты относятся к 3 царствам, 10 типам, 15 классам, 25 отрядам и 42 семействам, в состав паразитофауны входят пресноводные, морские и эстуарные виды с простым и сложным жизненным циклом, использующие рыб-хозяев на разных этапах своего развития. Высокое разнообразие паразитов мальмы определяется ее повсеместным распространением в регионе и большим числом форм, различающихся жизненной стратегией, питанием, топической приуроченностью. Состав паразитофауны отражает широкие экологические связи мальмы с различными группами бентосных и планктонных беспозвоночных, рыб, птиц и млекопитающих, выступающих в качестве хозяев для паразитических видов и образующих между собой сеть паразитарных систем. Современное видовое разнообразие паразитофауны мальмы на Камчатке сформировано в результате контактов и длительной коэволюции мальмы с лососевыми, сиговыми, хариусовыми рыбами и их паразитами.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.
- Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. 2003. (Под ред. Ю.С. Решетникова). М.: Наука. 379 с.
- Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И., Орловская О.М., Поспехов В.В. 2016. Биоразнообразии скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики // Паразитология. Т. 50, вып. 4. С. 263–290. EDN: WKUXKJ.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Михайлова Е.И., Фролов С.В., Романов Н.С., Репин М.Ю. 2005. Гельминты лососевых рыб Кроноцкого озера (Камчатка) / Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке : Матер. II Межрегион. науч. конф. Новосибирск: Арт-Авеню. С. 8–10. EDN: LNIGFK.
- Ахмеров А.Х. 1955. Паразитофауна рыб р. Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 43. С. 99–137.
- Беспрозванных В.В. 2005. Жизненные циклы трематод *Azygia hwangtsiytii* и *A. robusta* (Azygiidae) в условиях Приморского края // Паразитология. Т. 39, вып. 4. С. 278–284. EDN: HRVYUW.
- Беспрозванных В.В., Ермоленко А.В., Надточий Е.В. 2012. Паразиты человека и животных юга Дальнего Востока. Ч. 2. Трематоды. Владивосток: Дальнаука. 238 с.
- Бугаев В.Ф. 2007. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 192 с.
- Бусарова О.Ю. 2022. Трофическая специализация симпатрических форм мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) озера Азабачье, Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 62, № 5. С. 621–633. EDN: FADVQV. doi:10.31857/S0042875222040051
- Бусарова О.Ю., Анисимова Л.А., Маркевич Г.Н. 2015. Первые сведения о паразитах гольца *Salvelinus malma* озера Крокур (Восточная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Докл. XV Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 14–21. EDN: UWEVLV. doi:10.7868/S0042875215060065
- Бусарова О.Ю., Есин Е.В. 2015. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) озерно-речной системы кальдеры Узон (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 55, № 6. С. 743–746. https://doi.org/10.1134/S0032945215060041
- Бусарова О.Ю., Есин Е.В. 2017. Возможные причины обеднения паразитофауны мальмы *Salvelinus malma* Walb. (Salmonidae) р. Фальшивая, Камчатка // Паразитология. Т. 51, вып. 4. С. 329–338.
- Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Буторина Т.Е., Есинов А.В., Маркевич Г.Н. 2017. Экологическая дифференциация жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) озера Дальнее, Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 57, № 4. С. 424–434.
- Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2020. Питание и паразиты молоди мальмы *Salvelinus malma* реки Авачи (Юго-Восточная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXI Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 33–37.
- Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2022. Трофические отношения между аборигенной мальмой *Salvelinus malma* Walb. и интродуцированной неркой *Oncorhynchus nerka* Walb. в оз. Сево, Камчатка // Биология внутренних вод. № 2. С. 170–179.
- Бусарова О.Ю., Кнудсен Р., Маркевич Г.Н. 2016. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкое, Камчатка // Паразитология. Т. 50, вып. 6. С. 409–425.
- Бусарова О.Ю., Колтун Г.Г., Подвалова В.В. 2018. Паразиты лососевых рыб (Salmonidae) озера Азабачье (Камчатка), опасные для здоровья человека и влияющие на качество сырья // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 48. С. 31–42. doi:10.15853/2072-8212.2018.48.31-42
- Буторина Т.Е. 1980. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки / Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 65–81.
- Буторина Т.Е. 1988. О роли миог в жизненном цикле нематод лососевых рыб на Камчатке // Биология моря. № 4. С. 66–67.
- Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В. 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: *Salvelinus*) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 281 с.
- Буторина Т.Е., Горювая О.Ю. 2007. Паразитофауна ручьевых гольцов (*Salvelinus malma*) из типового местообитания — реки Пономарка (бассейн озера Азабачье) на Камчатке / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. VIII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 303–307.
- Буторина Т.Е., Горювая О.Ю. 2010. О паразитах гольцов озера Начикинское на Камчатке / Теоретические и практические проблемы паразитологии : Матер. Междунар. науч. конф. М.: Россельхозакадемия. С. 76–80.
- Буторина Т.Е., Горювая О.Ю., Журба В.А., Романов Н.С. 2009. Ушковская мальма — молодой эндемик Камчатки: паразитофауна, экология, морфология, генетика / Тр. Камчат. фил-ла Ти-

- хоокеанского ин-та геогр. ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 72–90.
- Буторина Т.Е., Дегтева Е.Д. 2024. Использование паразитов для изучения состояния пресных водоемов Приморского края / Биологические проблемы Севера : Матер. науч. конф. М.: Знание-М. С. 40–41.
- Буторина Т.Е., Пугачев О.Н., Хохлов П.П. 1980. Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода *Salvelinus* Тихоокеанского бассейна / Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 82–95.
- Буторина Т.Е., Синебокова М.Б. 1987. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков Камчатки / Гельминты и вызываемые ими заболевания. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 66–77.
- Буторина Т.Е., Шедько М.Б., Горовая О.Ю. 2008. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* бассейна оз. Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиологии. Т. 48, № 5. С. 652–667.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 106 с.
- Гаевская А.В. 2005. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 223 с.
- Горовая О.Ю., Буторина Т.Е. 2007а. Паразитофауна гольцов озера Курсин из нижнего течения реки Камчатка / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. VIII науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 34–37.
- Горовая О.Ю., Буторина Т.Е. 2007б. Паразитофауна озерно-речной мальмы (*Salvelinus malma*) озера Дальнее на Камчатке // Науч. тр. Дальрыбвтуза. Вып. 19. С. 174–181.
- Делямуре С.Л., Скрябин А.С., Сердюков А.М. 1985. Основы цестодологии. Т. XI. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука. 199 с.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. 2009. Паразиты животных и человека юга Дальнего Востока. Ч. 1. Простейшие, кишечнополостные и моногенеи. Владивосток: Дальнаука. 186 с.
- Ермоленко А.В., Мельникова Ю.А., Беспрозванных В.В., Надточий Е.В. 2013. Паразиты животных и человека юга Дальнего Востока. Ч. 3. Цестоды и скребни. Владивосток: Дальнаука. 154 с.
- Есин Е.В. 2024. Эволюция мальмоидных гольцов (*Salvelinus malma* complex, Salmonidae) Камчатки : Дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 59 с.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 188 с.
- Карманова И.В. 1998. Паразиты тихоокеанских лососей в эпизоотической обстановке паразитозов в бассейне реки Паратунки (Камчатка) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 23 с.
- Коваль М.В. 2024. Эстуарная ихтиофауна Камчатки: условия формирования, видовое разнообразие и экологическая характеристика // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 72. С. 9–235. EDN: AMHUAQ. doi:10.15853/2072-8212.2024.72.9-235
- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.
- Красная книга Камчатского края. 2018. Т. 1. Животные (под ред. А.М. Токранова). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 196 с.
- Кулачкова В.Г., Тимофеева Т.А. 1977. Скребень *Echinorhynchus gadi* (Zoega) из реликтовой трески озера Могильное // Паразитология. Т. 11, вып. 4. С. 316–320.
- Куперман Б.И. 1978. Особенности жизненного цикла и биологии цестод из камчатских лососей // Биология моря. Т. 4, № 4. С. 53–60.
- Ломакин В.В., Трофименко В.Я. 1982. Капиллярииды (Nematoda: Capillariidae) пресноводных рыб фауны СССР // Тр. ГЕЛАН. Т. 3, № 1. С. 60–87.
- Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О.М., Ошмарин П.Г. 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб. Владивосток: Примор. кн. изд-во. 74 с.
- Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. 2002. Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. М.: Наука. 298 с.
- Михайлова Е.И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) Северо-Восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН. 22 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Ч. 2). Л.: Наука. 583 с.
- Прозорова Л.А., Шедько М.Б. 2003. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценотическое значение // Тр. Камчат. фил-ла Тихоокеанского ин-та геогр. ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 120–151.

- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии. Л.: ЗИН АН СССР. 156 с.
- Пугачев О.Н. 1999. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: ЗИН РАН. 50 с.
- Пугачев О.Н. 2001. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. СПб.: ЗИН РАН. 242 с.
- Пугачев О.Н. 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды // Тр. ЗИН РАН. Т. 297. 248 с.
- Пугачев О.Н. 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды // Тр. ЗИН РАН. Т. 298. 224 с.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи // Тр. ЗИН РАН. Т. 304. 250 с.
- Пугачев О.Н., Хохлов П.П. 1979. Микроспоридии рода *Muxobolus* — паразиты головного и спинного мозга лососевидных рыб / Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 137–139.
- Ройтман В.А. 1993. Гельминты лососевидных рыб и их коэволюция с хозяевами : Дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС. 62 с.
- Русинек О.Т. 2007. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). М.: Тов-во науч. изданий КМК. 571 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 223 с.
- Саенко Е.М., Шедько М.Б., Холин С.К. 2001. Морфология и некоторые особенности биологии глосидиев моллюсков рода *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) Камчатки и Северных Курил // *Vestnik zoologii*. Vol. 35, № 4. С. 59–68.
- Соколов С.Г., Кузищин К.В. 2005. Паразитологический анализ молоди микижи *Parasalmo mykiss*, кижуча *Oncorhynchus kisutsch* и мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae, Osteichthyes) реки Красная (бассейн реки Коль, Западная Камчатка) как подход к изучению ее экологических особенностей // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45, № 3. С. 405–410.
- Спасский А.А., Ройтман В.А., Шагаева В.Г. 1961. К гельминтофауне рыб бассейна р. Плотникова Камчатской области // Тр. ГЕЛАН СССР. Т. 11. С. 270–285.
- Стратегии промысла тихоокеанских лососей и гольцов (рода *Salvelinus*) в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2022 году. 2022. М.: ВНИРО. 45 с.
- Стрелков Ю.А. 1960. Эндопаразитические черви морских рыб Восточной Камчатки. Материалы по паразитологии рыб дальневосточных морей // Тр. Зоологич. ин-та АН СССР. М.-Л.: АН СССР. Т. 28. С. 147–197.
- Трофименко В.Я. 1962. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки // Тр. ГЕЛАН СССР. Т. 12. С. 232–262.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр. 484 с.
- Шевляков В.А. 2010. Травмирование и выедание тихоокеанских лососей реки Камчатка морскими хищниками во время преднерестовых миграций : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 24 с.
- Шедько М.Б. 2001. Трематоды отряда Strigeidida в биоценозах бассейна оз. Азабачьего / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. II науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 109–111.
- Шедько М.Б. 2005. Фауна паразитических копепод рода *Salmincola* (Lernaeopodidae) рыб Камчатки / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Докл. V науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 128–139.
- Шедько М.Б., Шедько С.В. 2002. Паразитические копеподы рода *Salmincola* (Copepoda, Lernaeopodidae) дальневосточных гольцов *Salvelinus* (Salmonidae) с описанием нового вида *S. markewitschi* // *Зоологич. журнал*. Т. 81, № 2. С. 141–153.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Глава 1. Рыбообразные и рыбы. Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камч. печат. двор. 166 с.
- Шугин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука. 253 с.
- Штейн Г.А. 1959. К вопросу о жизненном цикле и условиях обитания нематоды *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845) // *Докл. АН СССР*. Т. 127, № 6. С. 1320–1321.
- Эпитейн В.М. 1966. *Acanthobdella livanowi* sp. n. — новый вид древних пиявок (Archihirudinea) из водоемов Камчатки // *Докл. АН СССР*. Т. 168, № 4. С. 955–958.
- Awachie J.B.E. 1966. Observation on *Cyathocephalus truncatus* Pallas, 1781 (Cestoda: Spathebothriidea) in its intermediate and definitive hosts in a

- trout stream // J. of Helminthology. Vol. 10. Iss. 1–2. P. 1–10.
- Awachie J.B.E. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadidae) // Parasitology. Vol. 58. Iss. 2. P. 307–325.
- Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts // Canadian J. of Zoology. Vol. 58. Iss. 11. P. 1997–2005.
- Brown F.J. 1927. On *Crepidostomum farionis* O. F. Müll. (= *Stephanophiala laureata* Zeder), a distome parasite of the trout and grayling. I. The life history // Parasitology. Vol. 19. Iss. 1. P. 86–99.
- Global Biodiversity Information Facility. www.gbif.org. (дата обращения: 18.10.2024)
- Hoberg E.P., Klassen G.J. 2002. Revealing the faunal tapestry: co-evolution and historical biogeography of hosts and parasites in marine systems // Parasitology. Vol. 124. Iss. 7. P. 3–22.
- Karvonen A., Terho P., Seppä L.A., Jokela L., Valtonen E.T. 2006. Ecological divergence of closely related *Diplostomum* (Trematoda) parasites // Parasitology. Vol. 133. P. 229–235.
- Kennedy C.R. 1978. Studies on the biology of *Eubothrium salvelini* and *E. crissum* in resident and migratory *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* and in *S. salar* in North Norway and the islands of Spitsbergen and Jan Mayen // J. of Fish Biology. Vol. 12. Iss. 2. P. 147–162.
- Kent M.L., Whiteker D.J., Margolis L. 1993. Transmission of *Myxobolus arcticus* Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of Pacific salmon, via a triactinomyxon from aquatic oligochaete *Stylodrilus heringianus* (Lumbriculidae) // Canadian J. of Zoology. Vol. 71. Iss. 6. P. 1207–1211.
- Klimpel S., Palm H.W., Ruckert S., Piatkowski U. 2004. The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (Northern North Sea) // Parasitology Research. Vol. 94. Iss. 1. P. 1–9.
- Køie M. 1979. On the morphology and life-history of *Derogenes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuridae) // Zeitschrift für Parasitenkunde. Vol. 59. Iss. 1. P. 67–78.
- Køie M. 1989. On the morphology and life history of *Lecithaster gibbosus* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1901 (Digenea, Hemiuroidea) // Parasitology Research. Vol. 75. Iss. 5. P. 361–367.
- Køie M. 1993. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Canadian J. of Zoology. Vol. 71. Iss. 7. P. 1289–1296.
- Kozicka J., Niewiadomska K. 1960. *Tylodelphys podicipina* sp. n. (Trematoda, Strigeidae) and its life-cycle // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 8. No. 1/7. P. 25–36.
- Krupenko D.Yu., Gonchar A.G., Kremnev G.A., Uryadova A.A. 2020. On the life cycle of *Hemiurus levinseni* Odhner, 1905 (Digenea: Hemiuridae) // Invertebrate Zoology. Vol. 17. Iss. 3. P. 205–218.
- Lafferty K.D. 2008. Ecosystem consequences of fish parasites // J. of Fish Biology. Vol. 73. Iss. 9. P. 2083–2093.
- Landsberg J.H., Blakesley B.A., Reese R.O., McRae G., Forstchen P.R. 1998. Parasites of fish as indicators of environmental stress // Environmental Monitoring and Assessment. Vol. 51. Iss. 1/2. P. 211–232.
- Leidenberger S., Boström S., Wayland M.T. 2020. Host records and geographical distribution of *Corynosoma magdalenii*, *C. semerme* and *C. strumosum* (Acanthocephala: Polymorphidae) // Biodiversity Data J. Vol. 8. e50500.
- Marcogliese D.J. 2004. Parasites: small players with crucial roles in the ecological theater // EcoHealth. Vol. 1. Iss. 2. P. 151–164.
- Matthews R.A. 1974. The life cycle of *Bucephaloides graciliscens* (Rudolphi, 1819) Hopkins, 1954 (Digenea: Gasterostomata) // Parasitology. Vol. 68. Iss. 1. P. 1–12.
- Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 473 p.
- Moravec F., Nagasawa K. 1986. New records of amphipods as intermediate hosts for salmonid nematode parasites in Japan // Folia Parasitologica. Vol. 33. Iss. 1. P. 45–49.
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. 2015. Myxozoan evolution, ecology and development. Springer International Publishing. 441 p.
- Olson R.E. 1979. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae) // J. of Parasitology. Vol. 56. Iss. 1. P. 55–63.
- Olson R.E., Holt R.A. 1995. The gill pathogen *Deremocystidium salmonis* in Oregon salmonids // J. of Aquatic Animal Health. Vol. 7. Iss. 2. P. 111–117.
- Osman Z.F. 2013. Development of *Henneguya zschokkei* (Myxozoa: Myxosporea) actinospores in oligochaetes and plasmodia in whitefish *Coregonus lavaretus*. Master's thesis: University of Jyväskylä. 30 p.
- Palm H.W. 2011. Fish parasites as biological indicators in a changing world: can we monitor environmental impact and climate change? / Progress in Parasitology. P. 223–250.
- Platzer E.G., Adams J.R. 1967. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka* // Canadian J. of Zoology. Vol. 45. Iss. 1. P. 31–43.

- Poulin R. 1999. The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? // International J. for Parasitology. Vol. 29. Iss. 6. P. 903–914.
- Sasaki M., Katahira H., Kobayashi M., Kuramochi T., Matsubara H., Nakao M. 2019. Infection status of commercial fish with cystacanth larvae of the genus *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) in Hokkaido, Japan // International J. of Food Microbiology. Vol. 305. P. 108256.
- Sekiya M., Sakai H., Li Y.C., Rosyadi I., Yunus M., Sato H. 2024. Morphological and molecular characterization of three myxosporean species of the genera *Myxobolus*, *Henneguya*, and *Myxidium* (Cnidaria: Myxozoa) infecting freshwater fish, isolated for the first time in Japan // Life. Vol. 14. Iss. 8. P. 974.
- Shimazu T. 2018. Adult digeneans (Trematoda) parasitic in *Hypomesus nipponensis* (Osteichthyes, Osmeridae) from brackish-water lakes of Japan // Bulletin of the National Museum of Natural Sciences, Series A. Vol. 44. P. 57–68.
- Sokolov S.G., Gordeev I.I. 2014. The first record of Monogenea (Plathelminthes) parasitic on char (Salmonidae: *Salvelinus*) from Kronotsky Lake (Kamchatka Peninsula), Russia // Invertebrate Zoology. Vol. 11. Iss. 2. P. 353–359.
- Timi J.T., Poulin R. 2020. Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake // International J. for Parasitology. Vol. 50. Iss. 10–11. P. 755–761.
- Utevsky S.Y., Sokolov S.G., Shedko M.B. 2013. New records of the chaetiferous leech-like annelid *Paracanthobdella livanowi* (Epshtein, 1966) (Annelida: Clitellata: Acanthobdellida) from Kamchatka, Russia // Systematic Parasitology. Vol. 84. Iss. 1. P. 71–79.
- Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda) // Nytt Magazin for Zoologi. Vol. 6. P. 97–110.
- Wash J.H.S. 1993. Annotated list of metazoan parasites reported from the Blue Whale, *Balaenoptera musculus* // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. Vol. 60. Iss. 1. P. 62–66.
- Willemse J.J. 1969. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands // J. of Helminthology. Vol. 43. Iss. 1–2. P. 207–222.
- World Register of Marine Species. URL: www.marinespecies.org (дата обращения: 18.10.2024).
- REFERENCES
- Anikiyeva L.V., Malakhova R.P., Iyeshko Ye.P. *Ekologicheskiy analiz parazitov sigovykh ryb* [Ecological analysis of whitefish parasites]. Leningrad: Nauka, 1983, 167 p.
- Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fishes of Russia]. Ed. Yu.S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 2003, vol. 1. 379 p.
- Atrashkevich G.I., Mikhailova E.I., Orlovskaya O.M., Pospekhov V.V. Biodiversity of acanthocephalans (Acanthocephala) in freshwater fishes of Asiatic Sub-Arctic Region. *Parazitologiya*, 2016, vol. 50, iss. 4, pp. 263–290. EDN: WKUXKJ.
- Atrashkevich G.I., Orlovskaya O.M., Mikhailova E.I., Frolov S.V., Romanov N.S., Repin M.Yu. Helminths of salmon fishes of Kronotsky Lake (Kamchatka). *Parasitological studies in Siberia and the Far East: Proceedings of the II interregional scientific conf.* Novosibirsk: Art-Avenue, 2005, pp. 8–10. EDN: LNIGFK.
- Akhmerov A.Kh. The parasite fauna of the Kamchatka River. *Izvestiya TINRO*, 1955, vol. 43, pp. 99–137. (In Russ.)
- Besprozvannykh V.V. Life cycles of the trematode species *Azygia hwangtsiytii* and *A. Robusta* (Azygiidae) in Primorsky Territory. *Parazitologiya*, 2005, vol. 39, iss. 4, 278–284. (In Russ.) EDN: HRVYYV.
- Besprozvannykh V.V., Ermolenko A.V., Nadtochiy E.V. *Parazity cheloveka i zhitovnykh yuga Dalnego Vostka. Chast 2. Trematody* [Parasites of humans and animals in the Southern Far East. Part 2. Trematodes]. Vladivostok: Dalnauka, 2012, 238 p.
- Bugaev V.F. *Ryby basseyna reki Kamchatki (chislenost, promysel, problemy)* [Fishes of the Kamchatka River basin (abundance, fishery, problems)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, 192 p.
- Busarova O.Yu. Trophic specialization of sympatric forms of Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) from Azabachye Lake, Kamchatka. *Journal of Ichthyology*, 2022, vol. 62, no. 5, pp. 621–633. EDN: FADVQV. doi:10.31857/S0042875222040051
- Busarova O.Yu., Anisimova L.A., Markevich G.N. Primary data about parasites of charr *Salvelinus malma* from the Krokur Lake (Eastern Kamchatka). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters* Proceedings of XV International scientific conference. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2015, pp. 14–21. EDN: UWEVLV. doi:10.7868/S0042875215060065
- Busarova O.Yu., Esin E.V. Parasite fauna of landlocked Dolly Varden (*Salvelinus*, Salmonidae) from the river-lake system of Uzon caldera (Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, 2015, vol. 55, iss. 6, pp. 933–936. <https://doi.org/10.1134/S0032945215060041>
- Busarova O.Yu., Esin E.V. Possible reasons for the degradation of *Salvelinus malma* Walb. (Salmonidae) parasite fauna in the Falshivaya River, Kamchatka.

- Parazitologiya*, 2017, vol. 51, iss. 4, 329–338. (In Russ.)
- Busarova O.Y., Butorina T.E., Esin E.V., Markevich G.N., Esipov A.V. Ecological differentiation of resident Dolly varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) from Lake Dalnee, Kamchatka. *Journal of Ichthyology*, 2017, vol. 57, no. 4, pp. 569–579.
- Busarova O.Yu., Esin E.V., Markevich G.N. Nutrition and parasites of juvenile Dolly varden *Salvelinus malma* of the Avacha River (Southeastern Kamchatka). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2020, pp. 33–37. (In Russ.)
- Busarova O.Yu., Esin E.V., Markevich G.N. Trophic relations between native *Salvelinus malma* Walb. and introduced *Oncorhynchus nerka* Walb. in the landlocked Lake Sevo, Kamchatka. *Inland Water Biology*, 2022, vol. 15, no. 2, pp. 160–169.
- Busarova O.Yu., Knudsen R., Markevich G.N. Parasites fauna of the Lake Kronotskoe charrs (*Salvelinus*), Kamchatka. *Parazitologiya*, 2016, vol. 50, no. 6, pp. 409–425. (In Russ.)
- Busarova O.Yu., Koltun G.G., Podvalova V.V. Parasites of Salmonidae in the Azabachye Lake (Kamchatka), dangerous for human health or affecting quality and commercial value of fish. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2018, vol. 48, pp. 31–42. (In Russ.) doi:10.15853/2072-8212.2018.48.31-42
- Butorina T.E. *Ecological analysis of the parasite fauna of char (Salvelinus) in the River Kamchatka. Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* [Population biology and taxonomy of salmonids]. Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1980, pp. 65–81.
- Butorina T.E. On the role of lampreys in the life cycle of salmonid nematodes in Kamchatka. *Russian journal of marine biology*, 1988, no. 4, pp. 66–67.
- Butorina T.E., Busarova O.Yu., Ermolenko A.V. *Parazity golcov (Salmonidae: Salvelinus) Golarktiki* [Parasites of the Goldfish (Salmonidae: *Salvelinus*) of the Holarctic]. Vladivostok: Dalnauka, 2011, 281 p.
- Butorina T.E., Gorovaya O.Yu. The parasite fauna of brook char (*Salvelinus malma*) from the original location – Ponomarka River in the Azabachye Lake basin. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastalwaters: Materials of VIII International scientific conference*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, pp. 303–307.
- Butorina T.E., Gorovaya O.Yu. On the parasites of chars of Lake Nachikinskoye in Kamchatka. *Proceedings of the Int. scientific conf. "Theoretical and practical problems of parasitology"*. Moscow: Russian agricultural academy, 2010, pp. 76–80.
- Butorina T.E., Gorovaya O.Yu., Zhurba V.A., Romanov N.S. 2009. Ushkovskaya malma – a young endemic of Kamchatka: parasite fauna, ecology, morphology, genetics. *Trudy KF TIG DVO RAN*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009, pp. 72–90. (In Russ.)
- Butorina T.E., Degteva E.D. Using parasites to study the state of fresh water bodies in Primorsky Krai. *Conservation of biological problems of the North*. Magadan, 2024, pp. 40–41. (In Russ.)
- Butorina T.E., Pugachev O.N., Khokhlov P.P. Some issues of ecology and zoogeography of chars of the genus *Salvelinus* of the Pacific basin. *Population biology and systematics of salmonids*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1980, pp. 82. (In Russ.)
- Butorina T.E., Sinebokova M.B. 1987. On the fauna of trematode larvae from freshwater mollusks of Kamchatka. *Helminths and diseases caused by them*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences. P. 66–77. (In Russ.)
- Butorina T.E., Gorovaya O.Yu., Shedko M.B. Specific features of ecology of chars of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) from the Basin of Lake Kronotskoe (Kamchatka) according to parasitological data. *Journal of Ichthyology*, 2008, vol. 48, pp. 622–636.
- Viktorovskiy R.M. *Mekhanizmy vidoobrazovaniya u goltsov Kronotskogo ozera* [Mechanisms of speciation in chars of Kronotskoye Lake]. Moscow: Nauka, 1978, 106 p.
- Gaevskaya A.V. *Anizakidnye nematody i zabolevaniya, vzyvaemye imi u zhitovnykh i cheloveka* [Anisakid nematodes and diseases caused by them in animals and man]. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2005, 223 p.
- Gorovaya O.Yu., Butorina T.E. Parasite fauna of char of Lake Kursin from the lower reaches of the Kamchatka River. *Proceedings of the VIII scientific conf. "Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas"*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, pp. 34–37.
- Gorovaya O.Yu., Butorina T.E. Parasite fauna of lake-river char (*Salvelinus malma*) of Lake Dalneye in Kamchatka. *Scientific works of the Far Eastern Fishery Technical University*, 2007, iss. 19, pp. 174–181. (In Russ.)
- Delyamure S.L., Skryabin A.S., Serdyukov A.M. *Osnovy tsestodologii. T. XI. Difillobotriidy – lentochnyye gelminty cheloveka, mlekopitayushchikh i ptits* [Fundamentals of Cestodology. T. XI. Diphyllbothria – tapeworms of humans, mammals and birds]. Moscow: Nauka, 1985, 199 p.
- Yermolenko A.V., Besprozvannykh V.V. *Parazity zhitovnykh i cheloveka yuga Dalnego Vostoka. Chast*

1. *Prosteyshiye, knidarii i monogenei* [Parasites of animals and humans in the south of the Far East. Part 1. Protozoa, cnidarians and monogeneans]. Vladivostok: Dalnauka, 2009, 186 p.
- Yermolenko A.V., Melnikova Y.A., Besprozvannykh V.V., Nadtochiy Ye.V. *Parazity zhivotnykh i cheloveka yuga Dalnego Vostoka. Chast 3. Tsestody i skrebni* [Parasites of animals and humans in the south of the Far East. Part 3. Cestodes and acanthocephalans]. Vladivostok: Dalnauka, 2013, 154 p.
- Yesin Ye.V. *Evolyutsiya malmoidnykh goltsov (Salvelinus malma complex, Salmonidae) Kamchatki. Diss. ... d-ra biol. nauk* [Evolution of malmoid chars (*Salvelinus malma* complex, Salmonidae) of Kamchatka. Diss. ... Dr. of Biological Sciences]. Moscow: IPEE RAN, 2004, 59 p.
- Yesin Ye.V., Markevich G.N. *Goltsy roda Salvelinus aziatskoy chasti Severnoy Patsifiki: proiskhozhdeniye, evolyutsiya i sovremennoye raznoobraziye* [Chars of the genus *Salvelinus* of the Asian part of the North Pacific: origin, evolution and modern diversity]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017, 188 p.
- Karmanova I.V. 1998. *Parazity tikhookeanskikh lossosy v epizooticheskoy obstanovke parazitov v bassejne reki Paratunki (Kamchatka). Avtoreferat disertatsii kandidata biologicheskikh nauk* [Parasites of pacific salmon in epizootic situation of parasites in Paratunka River basin (Kamchatka). Extended Abstract of Cand. Sci. Dissertation]. Vladivostok, 1998, 23 p.
- Koval M.V. Estuarine ichthyofauna of Kamchatka: formation conditions, species diversity and ecological characterization. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*. 2024. Vol. 72. P. 9–235. (In Russ.) EDN: AMHUAK. doi:10.15853/2072-8212.2024.72.9-235
- Konovalov S.M. *Differentsiatsiya lokalnykh stad nerki Oncorhynchus nerka (Walbaum)* [Differentiation of local populations of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)]. Leningrad: Nauka, 1971, 229 p.
- Krasnaya kniga Kamchatskogo kraya. Tom 1. Zhivotnyye* [Red Book of Kamchatka Krai. Volume 1. Animals]. (Ed. A.M. Tokranov). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, 196 p.
- Kulachkova V.G., Timofeeva T.A. Acanthocephalan *Echinorhynchus gadi* (Zoega) from relict cod of Lake Mogilnoye. *Parazitologiya*, 1977, vol. 11, iss. 4, pp. 316–320.
- Kuperman B.I. 1978. Peculiarities of the life cycle and biology of cestodes from Kamchatka salmon. *Biol. of the sea*, 1978, vol. 4, no. 4, pp. 53–60. (In Russ.)
- Lomakin V.V., Trofimenko V.Ya. Capillariids (Nematoda: Capillariidae) of freshwater fishes of the USSR fauna. *Proceedings of GELAN*, 1982, vol. 3, no. 1, pp. 60–87. (In Russ.)
- Mamayev Y.L., Parukhin A.M., Bayeva O.M., Oshmarin P.G. *Gelmintofauna dalnevostochnykh lossosykh v svyazi s voprosom o lokalnykh stadakh i putyakh migratsiy etikh ryb* [Helminth fauna of Far Eastern salmonids in connection with the issue of local stocks and migration routes of these fish]. Vladivostok: Primorskoye knizhnoye izd-vo, 1959, 74 p.
- Metatserkarii trematod – parazity presnovodnykh gidrobiontov tsentralnoy Rossii* [Metacercariae of trematodes – parasites of freshwater hydrobionts of Central Russia]. Sudarikov V.Ye., Shigin A.A., Kurochkin Y.V., Lomakin V.V., Stenko R.P., Yurlova N.I. Moscow: Nauka, 2002, 298 p.
- Mikhaylova E.I. *Skrebni roda Neoechinorhynchus (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) severovostochnoy Azii (taksonomiya, zoogeografiya, ekologiya). Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Acanthocephalans of the genus *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) of North-Eastern Asia (taxonomy, zoogeography, ecology). Abstract of Cand. of Biological sciences diss.]. SPb.: ZIN RAS, 2015, 22 p.
- Opredelitel parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. T. 3. Paraziticheskiye mnogokletochnyye (Vtoraya chast)* [Identifier of parasites of freshwater fishes of the USSR fauna. 1987. Vol. 3. Parasitic multicellular (Part 2)]. Leningrad: Nauka, 1987, 583 p.
- Prozorova L.A., Shedko M.B. Mollusks of Lake Azabachye (Kamchatka) and their biocenotic significance. *Trudy KF TIG DVO RAN*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. 2003, pp. 120–151.
- Pugachev O.N. *Parazity presnovodnykh ryb Severo-Vostoka Azii* [Parasites of freshwater fishes of North-East Asia]. Leningrad: Nauka, 1984, 156 p.
- Pugachev O.N. *Parazity presnovodnykh ryb Severnoy Azii (fauna, ekologiya parazitarnykh soobshchestv, zoogeografiya). Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Parasites of freshwater fish of Northern Asia (fauna, ecology of parasitic communities, zoogeography). Abstract of Dr. of Biological Sciences Dissertation]. SPb.: ZIN RAN, 1999, 50 p.
- Pugachev O.N. *Katalog parazitov presnovodnykh ryb Severnoy Azii. Prosteyshie* [Checklist of the freshwater fish parasites of the Northern Asia. Protozoa]. St. Petersburg, 2001, 242 p.
- Pugachev O.N. Catalogue of parasites of freshwater fishes of Northern Asia. Cnidarians, monogeneans, cestodes. *Trudy ZIN*, 2002, vol. 297, 248 p. (In Russ.)

- Pugachev O.N. Catalogue of parasites of freshwater fish of Northern Asia. Trematodes. *Trudy ZIN*, 2003, vol. 298, 224 p. (In Russ.)
- Pugachev O.N. 2004. Catalogue of parasites of freshwater fish of Northern Asia. Nematodes, acanthocephalans, leeches, mollusks, crustaceans, mites. *Trudy ZIN*, 2003, vol. 304, 250 p. (In Russ.)
- Pugachev O.N., Khokhlov P.P. Myxosporeans of the genus *Myxobolus* – parasites of the brain and spinal cord of salmonid fish. *Systematics and ecology of fish in continental waters of the Far East*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1979, pp. 137–139. (In Russ.)
- Roytman V.A. *Gelminty lososevidnykh ryb i ikh koevolutsiya s khozyayevami*. Diss. ... d-ra biol. nauk [Helminths of salmonid fishes and their coevolution with hosts. Diss. ... Dr. of Biol. Sci.] Moscow: VIGIS, 1993, 62 p.
- Rusinek O.T. *Parazity ryb ozera Baykal (fauna, soobshchestva, zoogeografiya, istoriya formirovaniya)* [Parasites of fish of Lake Baikal (fauna, communities, zoogeography, history of formation)]. Moscow: Tovar-vo nauchn. izdaniy KMK, 2007, 571 p.
- Savvaitova K.A. *Arkticheskiye goltsy (struktura populatsionnykh sistem, perspektivy khozyaystvennogo ispolzovaniya)* [Arctic char (structure of population systems, prospects for economic use)]. Moscow: Agropromizdat, 1989, 223 p.
- Sayenko Y.M., Shedko M.B., Kholin S.K. Morphology and some features of biology of glochidia of mollusks of the genus *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) of Kamchatka and the Northern Kuril Islands. *Vestnik zoologii*, 2001, vol. 35, no. 4, pp. 59–68. (In Russ.)
- Sokolov S.G., Kuzishchin K.V. Parasitological analysis of juvenile Kamchatka Steelhead *Parasalmo mykiss*, *Oncorhynchus kisutch* and Malma *Salvelinus malma* (Salmonidae, Osteichthyes) from the River Krasnaya (Kol River Basin, Western Kamchatka) as an approach to the study of ecological characteristics. *Journal of Ichthyology*, 2005, vol. 45, no. 3, pp. 405–410. (In Russ.)
- Spasskiy A.A., Roytman V.A., Shagaeva V.G. On the helminth fauna of fishes from the Plotnikova River basin (Kamchatka). *Proceedings of the USSR Academy of Sciences Laboratory of Helminthology*, 1961, vol. 11, pp. 270–285. (In Russ.)
- Strategies for Pacific salmon and char (genus *Salvelinus*) fishing in the Far Eastern fishery basin in 2022. 2022. Moscow: VNIRO, 45 p.
- Strelkov Yu.A. Endoparasitic worms of marine fishes of Northern Kamchatka. *Trudy ZIN*, 1960, vol. 28, pp. 147–196. (In Russ.)
- Trofimenko V.Ya. Data on the helminth fauna of freshwater and anadromous fishes from Kamchatka. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences Laboratory of Helminthology*, 1962, vol. 12, pp. 232–262. (In Russ.)
- Chereshnev I.A., Volobuev V.V., Shestakov A.V., Frolov S.V. *Lososevidnyye ryby Severo-Vostoka Rossii* [Salmonids of the North-East of Russia]. Vladivostok: Dalnauka, 2002, 496 p. (In Russ.)
- Chuchukalo V.I. *Pitaniye i pishchevyye otnosheniya nektona i nektobentosa v dalnevostochnykh moryakh* [Nutrition and food relationships of nekton and nektobenthos in the Far Eastern seas]. Vladivostok: TINRO-Center, 2006, 484 p.
- Shevlyakov V.A. *Travmirovaniye i vyyedaniye tikhookeanskikh lososey reki Kamchatka morskimi khishchnikami vo vremya prednerestovoykh migratsiy*. *Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Injury and predation of Pacific salmon of the Kamchatka River by marine predators during pre-spawning migrations. Abstract of Cand. Sci. (Biol.)]. Vladivostok: IBM FEB RAS, 2010, 24 p.
- Shedko M.B. Trematodes of the order Strigeidida in the biocenose of Azabachje Lake basin (Kamchatka). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of II International scientific conference*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2001, pp. 108–111. (In Russ.)
- Shedko M.B. Fauna of parasitic copepods of the genus *Salmincola* (Lernaeopodidae) of Kamchatka fishes. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2005, pp. 128–139. (In Russ.)
- Shedko M.B., Shedko S.V. Parasitic copepods of the genus *Salmincola* (Lernaeopodidae) from the far eastern chars *Salvelinus* (Salmonidae) with description of the new species *S. markewitschi*. *Zoology*, 2002, vol. 81, no. 2, pp. 141–153. (In Russ.)
- Sheyko B.A., Fedorov V.V. Glava 1. *Ryboobraznyye i ryby. Katalog pozvonochnykh Kamchatki i sopedelnykh morskikh akvatoriy* [Fish-like animals and fishes. Catalogue of vertebrates of Kamchatka and adjacent marine areas]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskiy pechatnyy dvor, 2000, 166 p.
- Shigin A.A. *Trematody fauny SSSR. Rod Diplostomum. Metacerkarii* [Trematode fauna of the USSR. Genus *Diplostomum*. Metacercariae]. Moscow: Nauka, 1986, 253 p.
- Stein G.A. On the life cycle and habitat conditions of the nematode *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845). *Reports of the USSR Academy of Sciences*, 1959, vol. 127, no. 6, pp. 1320–1321. (In Russ.)
- Epshtein V.M. *Acanthobdella livanowi* sp. n. – a new species of ancient leeches (Archihirudinea) from Kamchatka reservoirs. *Reports of the USSR Academy*

- of Sciences, 1966, vol. 168, no. 4, pp. 955–958. (In Russ.)
- Awachie J.B.E. Observation on *Cyathocephalus truncatus* Pallas, 1781 (Cestoda: Spathebothriidea) in its intermediate and definitive hosts in a trout stream. *J. of Helminthology*, 1966, vol. 10, iss. 1–2, pp. 1–10.
- Awachie J.B.E. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae). *Parasitology*, 1968, vol. 58, iss. 2, pp. 307–325.
- Black G.A., Lankester M.W. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts. *Canadian J. of Zoology*, 1980, vol. 58, iss. 11, pp. 1997–2005.
- Brown F.J. On *Crepidostomum farionis* O.F. Müll. (= *Stephanophiala laureata* Zeder), a distome parasite of the trout and grayling. I. The life history. *Parasitology*, 1927, vol. 19, iss. 1, pp. 86–99.
- Global Biodiversity Information Facility. www.gbif.org. (Available at: 18.10.2024)
- Hoberg E.P., Klassen G.J. Revealing the faunal tapestry: co-evolution and historical biogeography of hosts and parasites in marine systems. *Parasitology*, 2002, vol. 124, iss. 7, pp. 3–22.
- Karvonen A., Terho P., Seppä L.A., Jokela L., Valtonen E.T. Ecological divergence of closely related *Diplostomum* (Trematoda) parasites. *Parasitology*, 2006, vol. 133, pp. 229–235.
- Kennedy C.R. Studies on the biology of *Eubothrium salvelini* and *E. crissum* in resident and migratory *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* and in *S. salar* in North Norway and the islands of Spitsbergen and Jan Mayen. *J. of Fish Biology*, 1978, vol. 12, iss. 2, pp. 147–162.
- Kent M.L., Whiteker D.J., Margolis L. Transmission of *Myxobolus arcticus* Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of Pacific salmon, via a triactinomyxon from aquatic oligochaete *Stylodrilus heringianus* (Lumbriculidae). *Canadian J. of Zoology*, 1993, vol. 71, iss. 6, pp. 1207–1211.
- Klimpel S., Palm H.W., Ruckert S., Piatkowski U. The life cycle of *Anisakis simplex* in the Norwegian Deep (Northern North Sea). *Parasitology Research*, 2004, vol. 94, iss. 1, pp. 1–9.
- Køie M. On the morphology and life-history of *Dero-genes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuridae). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 1979, vol. 59, iss. 1, pp. 67–78.
- Køie M. On the morphology and life history of *Lecithaster gibbosus* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1901 (Digenea, Hemiuroidea). *Parasitology Research*, 1989, vol. 75, iss. 5, pp. 361–367.
- Køie M. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae). *Canadian J. of Zoology*, 1993, vol. 71, iss. 7, pp. 1289–1296.
- Kozicka J., Niewiadomska K. *Tylodelphys podicipina* sp. n. (Trematoda, Strigeidae) and its lifecycle. *Acta Parasitologica Polonica*, 1960, vol. 8, no. 1/7, pp. 25–36.
- Krupenko D.Yu., Gonchar A.G., Kremnev G.A., Uryadova A.A. On the life cycle of *Hemiurus levinseni* Odhner, 1905 (Digenea: Hemiuridae). *Invertebrate Zoology*, 2020, vol. 17, iss. 3, pp. 205–218.
- Lafferty K.D. Ecosystem consequences of fish parasites. *J. of Fish Biology*, 2008, vol. 73, iss. 9, pp. 2083–2093.
- Landsberg J.H., Blakesley B.A., Reese R.O., McRae G., Forstchen P.R. Parasites of fish as indicators of environmental stress. *Environmental Monitoring and Assessment*, 1998, vol. 51, iss. 1/2, pp. 211–232.
- Leidenberger S., Boström S., Wayland M.T. Host records and geographical distribution of *Corynosoma magdaleni*, *C. semerme* and *C. strumosum* (Acanthocephala: Polymorphidae). *Biodiversity Data J.*, 2020, vol. 8. e50500.
- Marcogliese D.J. Parasites: small players with crucial roles in the ecological theater. *EcoHealth*, 2004, vol. 1, iss. 2, pp. 151–164.
- Matthews R.A. The life cycle of *Bucephaloides graciliscens* (Rudolphi, 1819) Hopkins, 1954 (Digenea: Gasterostomata). *Parasitology*, 1974, vol. 68, iss. 1, pp. 1–12.
- Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994, 473 p.
- Moravec F., Nagasawa K. New records of amphipods as intermediate hosts for salmonid nematode parasites in Japan. *Folia Parasitologica*, 1986, vol. 33, iss. 1, pp. 45–49.
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. Myxozoan evolution, ecology and development. Springer International Publishing, 2015, 441 p.
- Olson R.E. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae). *J. of Parasitology*, 1979, vol. 56, iss. 1, pp. 55–63.
- Olson R.E., Holt R.A. The gill pathogen *Dermocystidium salmonis* in Oregon salmonids. *J. of Aquatic Animal Health*, 1995, vol. 7, iss. 2, pp. 111–117.
- Osman Z.F. Development of *Henneguya zschokkei* (Myxozoa: Myxosporidia) actinospores in oligochaetes and plasmodia in whitefish *Coregonus lavaretus*. Master's thesis: University of Jyväskylä, 2013, 30 p.
- Palm H.W. Fish parasites as biological indicators in a changing world: can we monitor environmental impact and climate change? *Progress in Parasitology*, 2011, pp. 223–250.

Platzer E.G., Adams J.R. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka*. *Canadian J. of Zoology*, 1967, vol. 45, iss. 1, pp. 31–43.

Poulin R. The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International J. for Parasitology*, 1999, vol. 29, iss. 6, pp. 903–914.

Sasaki M., Katahira H., Kobayashi M., Kuramochi T., Matsubara H., Nakao M. Infection status of commercial fish with cystacanth larvae of the genus *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) in Hokkaido, Japan. *International J. of Food Microbiology*, 2019, vol. 305, pp. 108256.

Sekiya M., Sakai H., Li Y.C., Rosyadi I., Yunus M., Sato H. Morphological and molecular characterization of three myxosporean species of the genera *Myxobolus*, *Henneguya*, and *Myxidium* (Cnidaria: Myxozoa) infecting freshwater fish, isolated for the first time in Japan. *Life*, 2024, vol. 14, iss. 8, 974 p.

Shimazu T. Adult digeneans (Trematoda) parasitic in *Hypomesus nipponensis* (Osteichthyes, Osmeridae) from brackish-water lakes of Japan. *Bulletin of the National Museum of Natural Sciences*, 2018, series A, vol. 44, pp. 57–68.

Sokolov S.G., Gordeev I.I. The first record of Monogenea (Plathelminthes) parasitic on char (Salmonidae: *Salvelinus*) from Kronotsky Lake (Kamchatka Peninsula), Russia. *Invertebrate Zoology*, 2014, vol. 11, iss. 2, pp. 353–359.

Timi J.T., Poulin R. Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake. *International J. for Parasitology*, 2020, vol. 50, iss. 10–11, pp. 755–761.

Utevsky S.Y., Sokolov S.G., Shedko M.B. New records of the chaetiferous leech-like annelid *Paracanthobdella livanowi* (Epshtein, 1966) (Annelida: Clitellata: Acanthobdellida) from Kamchatka, Russia. *Systematic Parasitology*, 2013, vol. 84, iss. 1, pp. 71–79.

Vik R. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda). *Nytt Magazin for Zoologi*, 1958, vol. 6, pp. 97–110.

Wash J.H.S. Annotated list of metazoan parasites reported from the Blue Whale, *Balaenoptera musculus*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 1993, vol. 60, iss. 1, pp. 62–66.

Willemsse J.J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. *J. of Helminthology*, 1969, vol. 43, iss. 1–2, pp. 207–222.

World Register of Marine Species. URL: www.marinespecies.org (available at: 18.10.2024).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Автор заявляет, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки оформлены в соответствии с ГОСТом.

The author declares that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references are formatted in accordance with GOST (the Russian State Standard).

Информация об авторе

О.Ю. Бусарова — канд. биол. наук, доцент, Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет. ORCID: 0000-0003-3246-9658

Information about the author

Olesya Yu. Busarova – Ph. D. (Biology), Associate Professor, Far Eastern State Technical Fisheries University. ORCID: 0000-0003-3246-9658

Статья поступила в редакцию / Received: 23.10.2024

Одобрена после рецензирования / Revised: 29.10.2024

Статья принята к публикации / Accepted: 02.12.2024

Научная статья / Original article

УДК 597.555.51(365.52)/639.2.053.7

doi:10.15853/2072-8212.2024.75.53-66

EDN: JNBING



ПРИМЕНЕНИЕ МОДИФИКАЦИИ СЕПАРАБЕЛЬНОЙ КОГОРТНОЙ МОДЕЛИ В ПРОСТРАНСТВЕ СОСТОЯНИЙ К ОЦЕНКЕ ЗАПАСОВ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS* (GADIDAE) В ПЕТРОПАВЛОВСКО-КОМАНДОРСКОЙ ПОДЗОНЕ

Терентьев Дмитрий Анатольевич, Ильин Олег Игоревич

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, d.terentev@kamniro.vniro.ru, o.ilin@kamniro.vniro.ru

Аннотация. Представлены результаты применения когортной модели в пространстве состояний со сглаживающим сигма-точечным фильтром Калмана для оценки запасов и популяционных параметров тихоокеанской трески в Петропавловско-Командорской подзоне. Проведен ряд численных экспериментов с различными вариантами модели для пополнения. Результаты выполненной работы могут быть использованы при подготовке прогнозов ОДУ морских промысловых рыб при условии, что данные наблюдений позволяют использовать структурированных по возрасту моделей в пространстве состояний.

Ключевые слова: *Gadus macrocephalus*, Gadidae, Петропавловско-Командорская подзона, оценка запасов, когортная модель, фильтр Калмана

Финансирование. Исследование не имело спонсорской поддержки.

Для цитирования: Терентьев Д.А., Ильин О.И. Применение модификации сепарабельной когортной модели в пространстве состояний к оценке запасов тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в Петропавловско-Командорской подзоне // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 75. С. 53–66. EDN: JNBING. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.53-66

USING THE STATE-SPACE SEPARABLE COHORT MODEL MODIFICATION FOR ASSESSMENT OF PACIFIC COD *GADUS MACROCEPHALUS* (GADIDAE) STOCKS IN THE PETROPAVLOVSK-KOMANDORSKAYA SUBZONE

Dmitry A. Terentyev, Oleg I. Ilin

Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, d.terentev@kamniro.vniro.ru, o.ilin@kamniro.vniro.ru

Abstract. Results of using a state-space cohort model with smoothing unscented Kalman filter for assessment of Pacific cod stock abundance and the other population parameters in the Petropavlovsk-Komandorskaya Subzone are presented. Series of numerical experiments were carried out with various variants of the recruitment model. The results of the work performed can be used in preparing forecasts of the TAC of marine commercial fish in terms that the observational data allow the use of age-structured models in the state space.

Keywords: *Gadus macrocephalus*, Gadidae, Petropavlovsk-Komandorskaya subzone, inventory estimation, cohort model, Kalman filter

Funding. The study was not sponsored.

For citation: Terentyev D.A., Ilin O. I. Using the state-space separable cohort model modification for assessment of Pacific cod *Gadus macrocephalus* (Gadidae) stocks in the Petropavlovsk-Komandorskaya subzone // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2024. Vol. 75. P. 53–66. (In Russ.) EDN: JNBING. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.53-66

Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* (Gadidae) является придонно-пелагическим бореальным видом. Она традиционно добывается в водах Камчатки и в северо-западной части Берингова моря в режимах прибрежного и промышленного рыболовства и является важным объектом экспорта. Мороженая треска занима-

ет пятое место по объемам в общей экспортной продукции (Топ-6 видов., 2023). Эти объемы превышают 50,0% от общего вылова трески в Дальневосточном бассейне и в 2023 году были отправлены в пять стран: Китай, Корею, Нидерланды, Белоруссию и Японию (Ситуация на российском рынке рыбы., 2024).

Наибольшие объемы вылова тихоокеанской трески традиционно приходятся на три рыбопромысловых района: Западно-Беринговоморскую зону, Карагинскую и Петропавловско-Командорскую подзоны. В 2023 г. доля вылова трески в этих районах составляла 38,2, 16,2 и 11,8% от общего вылова в Дальневосточном бассейне.

Состояние запасов тихоокеанской трески во многом определяется особенностями ее биологии. Одним из важных факторов является формирование численности поколений, которое наряду с относительно коротким жизненным циклом может резко изменять величину промыслового запаса. Значительную роль в росте численности популяции оказывают урожайные поколения (Антонов, 2014).

Несмотря на то, что состояние запасов трески в Петропавловско-Командорской подзоне в 2020–2023 гг. оставалось достаточно стабильным (о чем косвенно свидетельствует ее вылов в этот период, который варьировал от 12,1 (2022 г.) до 14,2 тыс. т (2023 г.)), общий вылов трески в Дальневосточном бассейне в это время последовательно снижался с 170,2 (2020 г.) до 108,9 тыс. т в 2023 г. Это может говорить о негативных изменениях в состоянии запасов трески в смежных с Петропавловско-Командорской подзоной рыбопромысловых районах.

Поскольку последние работы, в которых затрагивается вопрос изменения запасов трески в Петропавловско-Командорской подзоне, публиковались достаточно давно (Терентьев и др., 2010; Антонов, 2014), настоящая работа посвящена оценке ее состояния именно в этом районе.

Когортные модели, которые учитывают как ошибки наблюдения в данных, используемых для оценки параметров модели, так и ошибки процесса в уравнениях динамики запаса, обычно называют моделями в пространстве состояний, поскольку они сочетают в себе стохастические предположения как о наблюдаемых величинах, так и о ненаблюдаемых состояниях исследуемого запаса. Подход к моделированию динамики запаса в пространстве состояний на основе данных об уловах по возрастам ввел Дж. Гудмундссон (Gudmundsson, 1994). Дальнейшее развитие этот подход получил в последующих работах (Ильин и др., 2016; Ильин, 2022; Gudmundsson, Gunnlaugsson, 2012; Berg et al., 2014; Nielsen, Berg, 2014; Cadigan, 2015; Berg, Nielsen, 2016; Nielsen et al., 2021).

Для моделей в пространстве состояний эффективным рекурсивным алгоритмом оцени-

вания ненаблюдаемого состояния системы в реальном времени являются фильтры Калмана. Они позволяют найти несмещенную оценку вектора состояния системы, являющуюся функцией измерений и минимизирующую дисперсию ошибки оценивания. В настоящей работе используется один из современных методов нелинейной калмановской фильтрации — сигма-точечный фильтр Калмана (Julier et al., 1995). На каждом этапе его алгоритма вокруг оценки вектора состояния выбирается набор сигма-точек, используемых затем для аппроксимации первых двух моментов распределения случайного вектора состояния системы. Для систем с достаточно гладкими функциями сигма-точечный фильтр Калмана обеспечивает второй порядок аппроксимации математического ожидания неизвестного вектора состояния.

Ранее в проведенном численном эксперименте (на искусственно сгенерированных данных) было показано (Ильин, 2022), что эффективность когортной модели в пространстве состояний со сглаживающим расширенным или сигма-точечным фильтром Калмана (Särkkä, Hartikainen, 2010) может быть выше, чем у модели «Синтез» (Ильин и др., 2014), по критерию накопленной среднеквадратической ошибки (ARMSE). В связи с этим представляет интерес применение когортной модели в пространстве состояний со сглаживающим фильтром Калмана для оценки запасов трески на примере Петропавловско-Командорской подзоны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Петропавловско-Командорская рыбопромысловая подзона расположена у восточного побережья Камчатки, между мысами Африка и Лопатка, и включает в себя Камчатский, Кроноцкий и Авачинский заливы (рис. 1). Согласно «Положению по функционированию...» (1996), ей присвоен цифровой код 265 (Терентьев и др., 2019).

Основой для оценки текущего и перспективного состояния запаса, определения величины ОДУ трески в подзоне 61.02.2 традиционно являются:

- многолетние материалы, собранные сотрудниками ФГБНУ «ВНИРО» в Петропавловско-Командорской подзоне на рыбообработывающих предприятиях, донном ярусном, траловых и снюрреводном промыслах (массовые промеры и биоанализы);
- результаты донных траловых съемок;

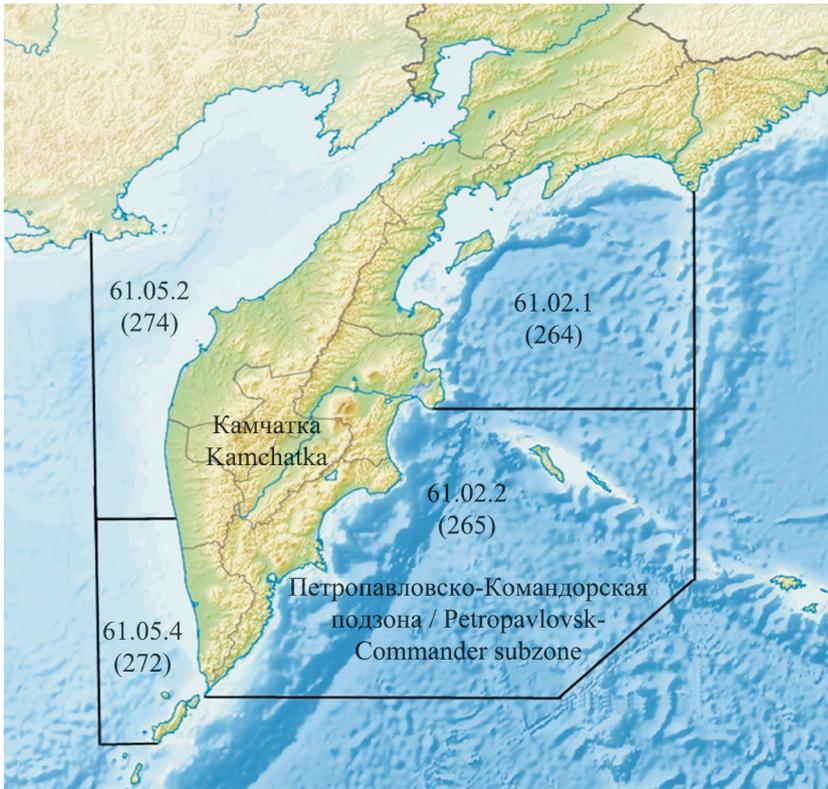


Рис. 1. Схема расположения рыбопромысловых районов в прикамчатских водах
 Fig. 1. Schematic distribution of the fishery districts in the waters off Kamchatka

– данные оперативной отчетности предприятий (ООП) и судовых суточных донесений (ССД) из отраслевой системы мониторинга водных биологических ресурсов, наблюдения и контроля за деятельностью промысловых судов (ОСМ).

Ежегодно обновляется и используется для моделирования динамики возрастной структуры трески Петропавловско-Командорской подзоны следующая информация:

– данные о вылове $C_{t,a}$ (млн экз.) по возрастам (2–12 лет) и годам (1990–2022 гг.);

– средняя масса рыб $m_{t,a}$ по возрастным группам и годам промысла (среднеголетняя масса представлена на рис. 2А);

– среднеголетняя доля половозрелых рыб $\rho_{t,a}$ по возрастным группам, рассчитанная по результатам массовых промеров со вскрытием, выполненных в осенне-зимний период (рис. 2Б);

– уловы на единицу промыслового усилия (т/судо-сутки) в 2003–2022 гг. (как индекс промыслового запаса I_t^1), стандартизованные по обобщенной линейной модели (GLM) относительно судов типа СЯМ, ведущих промысел донным ярусом в декабре (рис. 3). В качестве предикторов выбраны факторы года, месяца, типа промыслового судна и типа орудия лова. Стандартизация по GLM осуществлялась средствами статистического пакета R.

Исходя из имеющихся наблюдений, рассматриваемая в настоящей работе сепарабельная когортная модель для трески имеет вид:

$$\ln N_{t,1} = \ln N_{t-1,1} + \varepsilon_{t-1}^R, \quad t = 1, \dots, n_y; \quad (1)$$

$$\ln N_{t,a} = \ln N_{t-1,a-1} - Z_{t-1,a-1} + \varepsilon_{t-1,a-1}^N, \quad (2)$$

$$t = 1, \dots, n_y; a = 2, \dots, n_a;$$

$$Z_{t,a} = F_{t,a} + M_{t,a};$$

$$F_{t,a} = F_t \times s_{t,a}, \quad t = 0, \dots, n_y; a = 1, \dots, n_a;$$

где $N_{t,a}$ – численность рыб, $Z_{t,a}$, $F_{t,a}$ и $M_{t,a}$ – мгновенные коэффициенты общей, промысловой и естественной смертности в возрасте a в год t , ε_t^R , ε_t^N – нормально распределенные некоррелированные во времени (белые) шумы. Понятно, что одношаговый прогноз пополнения, равный оценке пополнения в предыдущий год, нельзя назвать наилучшим. Однако для оценки пополнения в ретроспективе можно формально использовать модель (1) с большим шумом процесса ε_{t-1}^R .

Коэффициенты интенсивности промысла F_t изменяются в соответствии с моделью гауссовского случайного блуждания:

$$\ln F_t = \ln F_{t-1} + \varepsilon_{t-1}^F, \quad t = 1, \dots, n_y; \quad (3)$$

где ε_t^F – белый шум. Это предположение представляется достаточно разумным, учитывая, что, с одной стороны, число судов на промысле изменяется из года в год не быстрыми темпами, а с другой стороны, различие в величинах годового вылова трески в смежные годы также невелико.

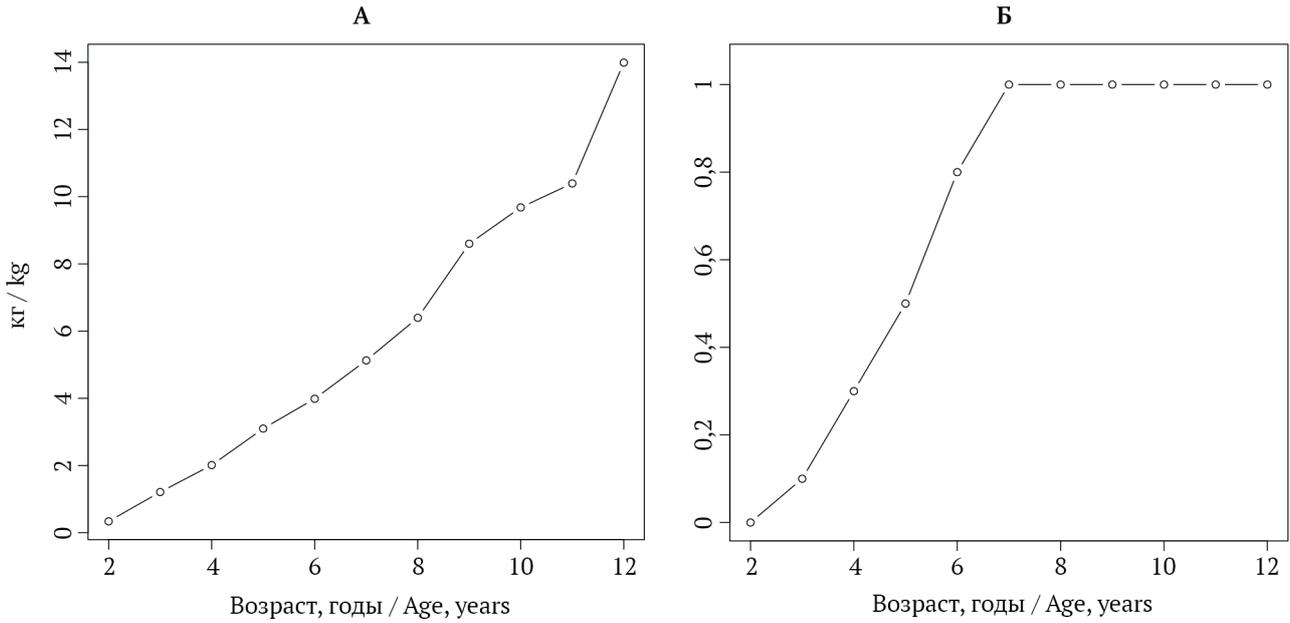


Рис. 2. Среднеголетняя масса (А) и доля зрелых рыб (Б) трески Петропавловско-Командорской подзоны
 Fig. 2. Average annual mass (A) and proportion of mature Pacific cod individuals (B) in the Petropavlovsk-Komandorskaya subzone

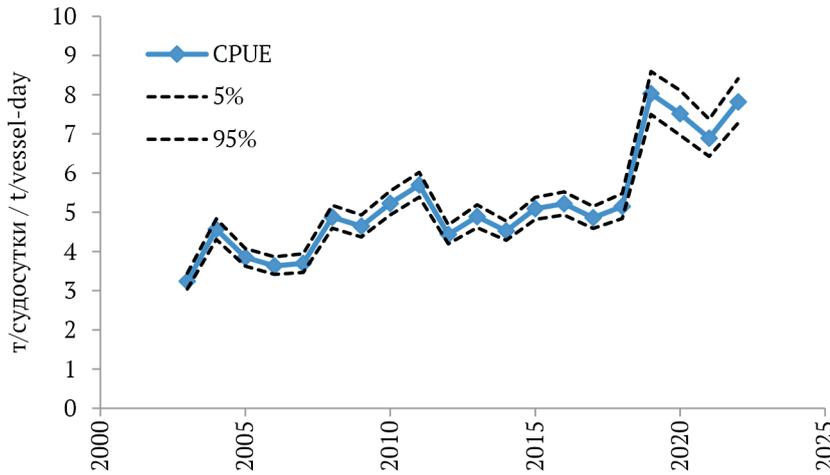


Рис. 3. Стандартизированные уловы на единицу промыслового усилия
 Fig. 3. Standardized catches per unit of fishing effort

Предварительные расчеты и предыдущие оценки запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны показали, что наиболее предпочтительный вид моделируемой функции селективности — логистический:

$$S_{t,a} = \frac{1}{1 + \exp(-r_{1t}(a - r_{2t}))}. \quad (S1)$$

Здесь a — возраст рыб, а для параметров r_{kt} , $k = 1, 2$ используется модель гауссовского случайного блуждания:

$$\ln r_{kt} = \ln r_{k,t-1} + \varepsilon_{rk,t-1}, \quad t = 1, \dots, n_y; \quad (4)$$

где $\varepsilon_{rk,t}$ — нормально распределенные некоррелированные во времени белые шумы. Выбор в пользу (4) был сделан ввиду того, что процентное соотношение судов с различными орудиями лова на промысле (ярус и снюрревод) изменяется из года в год незначительно, и его мож-

но считать равным прошлогоднему в первом приближении.

Уравнения наблюдения для уловов по возрастным группам $C_{t,a}$ и индексов запаса I_t^k , $k = 1, \dots, N_I$ записываются в виде:

$$\ln C_{t,a} = \ln N_{t,a} + \ln F_{t,a} - \ln Z_{t,a} + \ln(1 - \exp(-Z_{t,a})) + \varepsilon_{t,a}^C, \quad (5)$$

$$t = 1, \dots, n_y; a = 1, \dots, n_a;$$

$$\ln I_t^k = \ln \left[q_k \sum_a (w_{t,a}^k N_{t,a} \exp(-\Delta_k Z_{t,a})) \right] + \varepsilon_t^{I^k}; \quad (6)$$

где q_k — коэффициенты улавливаемости, а $w_{t,a}^k$ — коэффициенты, характеризующие k -й индекс запаса I_t^k . Так, $w_{t,a}^k = m_{t,a}^k, m_{t,a}^k \rho_{t,a}$ или $m_{t,a}^k s_{t,a}^k$, если I_t^k — индекс биомассы общего, нерестового или промыслового запаса соответственно,

Δ_k — доля года от его начала до времени проведения наблюдения I_t^k . Здесь $m_{t,a}$ обозначает массу рыб, а $\rho_{t,a}$ — долю зрелых рыб в возрасте a в год t . Предполагается, что $\varepsilon_{t,a}^C, \varepsilon_{t,a}^F$ — нормально распределенные некоррелированные во времени шумы. Кроме этого, предполагается, что шумы процессов и наблюдений не коррелированы между собой.

Применение сглаживающего сигма-точечного фильтра Калмана для оценки состояния запаса в представленной сепарабельной когортной модели в пространстве состояний (1)–(6) было подробно изложено нами ранее (Ильин, 2022).

При моделировании запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны нами предполагалось, что:

- мгновенные коэффициенты естественной смертности (МКЕС) постоянны и являются оцениваемым параметром модели, $M_{t,a} = \text{const}$;
- шум процесса для пополнения $\varepsilon_t^R \sim N(0, \sigma_R^2)$;
- шум процесса для коэффициента промысловой смертности $\varepsilon_t^F \sim N(0, \sigma_F^2)$;
- шумы процесса для параметров логистической функции селективности:

$$\varepsilon_{r1,t} \sim N(0, \sigma_{r1}^2), \varepsilon_{r2,t} \sim N(0, \sigma_{r2}^2);$$

- шум процесса для уравнения динамики численности когорт $\varepsilon_{t,a}^N \sim N(0, \sigma_N^2)$, $\sigma_N = 0.1$;
- шум наблюдений для индекса промысловой биомассы I_t^1 (улов на единицу промыслового усилия) $\varepsilon_t^{I1} \sim N(0, \sigma_{I1}^2)$;
- шум наблюдений для уловов по возрастным группам $\varepsilon_{t,a}^N \sim N(0, \sum_c)$. Зависимость от возраста рыб диагональных элементов ковариационной матрицы для уловов по возрастам \sum_c предполагается кусочно-квадратичной (в виде двух ветвей парабол с разным наклоном и общим минимумом), корреляционная структура матрицы \sum_c — типа авторегрессии второго порядка (AR(2)):

$$\sum_c = \text{diag}[\sigma_c(2), \dots, \sigma_c(12)] \times R_c \times \text{diag}[\sigma_c(2), \dots, \sigma_c(12)], \quad (7)$$

$$\sigma_c(a) = \begin{cases} A(a_0 - a)^2 + \sigma_{c0}, & a < a_0 \\ B(a - a_0)^2 + \sigma_{c0}, & a > a_0 \end{cases},$$

где R_c — матрица с элементами:

$$R_c^{i,j} = r_{|i-j|}, \text{ где } r_0 = 1, r_1 = \frac{\varphi_1}{1 - \varphi_2}, r_k = r_{k-1}\varphi_1 + r_{k-2}\varphi_2,$$

$$\varphi_2 = -1 + (2 - |\varphi_1|)\bar{\rho}, \quad -2 \leq \varphi_1 \leq 2, \quad \bar{\rho} = \frac{\rho}{1 + \rho}, \quad \rho \geq 0.$$

Параметры $A, B, a_0, \sigma_{c0}, \rho, \varphi_1, \sigma_{I1}^2, \sigma_{r1}^2, \sigma_{r2}^2, \sigma_R^2, \sigma_F^2, q_1$, и M оцениваются в модели по данным наблюдений из условия максимума апостериорной плотности распределения вероятности (Ильин, 2022).

Для коэффициента естественной смертности трески Петропавловско-Командорской подзоны выбрано априорное распределение $\ln M \sim N(0.36, 0.2^2)$, априорные распределения остальных оцениваемых параметров принимались неинформативными. Для неизвестных параметров шумов процесса $\sigma_{r1}^2, \sigma_{r2}^2$ нижняя граница допустимой области оценок была определена значением 0,001. Если при оптимизации целевой функции оценка какого-либо из параметров выходила на нижнюю границу, его исключали из оцениваемых параметров, а значение параметра принимали равным 0,001 при окончательном расчете.*F*

Априорная оценка вектора состояния основывается на предыдущих оценках состояния запаса этого объекта:

$$\hat{X}_0 = E(X_0) = \left[\ln(\hat{N}_{0,2}), \dots, \ln(\hat{N}_{0,12}), \right.$$

$$\left. \ln(\hat{N}_{0,12}), \ln(\hat{F}_0), \ln(\hat{r}_{10}), \ln(\hat{r}_{20}) \right];$$

$$N_{0,a} = 156 \exp(-0.51a), \quad a = 2, \dots, 12;$$

$$\hat{F}_0 = 0.4; \quad \hat{r}_{10} = 1.3; \quad \hat{r}_{20} = 5.$$

Априорную ковариационную матрицу ошибки оценивания задали в виде диагональной единичной матрицы:

$$R_0 = \text{diag} \left[\underbrace{1, \dots, 1}_{n_a=11}, 1, 1, 1 \right].$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Необходимо отметить, что оценка запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны несколько осложняется отсутствием надежных данных учетных съемок о величине запаса.

Был проведен ряд численных экспериментов с моделью и шумом процесса для пополнения. На рисунке 4 представлены некоторые результаты по модели для пополнения (1) при $\sigma_R^2 = 0,0022$ (оптимальная оценка), а также при $\sigma_R^2 = 0,250, \sigma_R^2 = 1,000$. Кроме того, на рис. 4 представлены результаты по модели для пополнения, использованной нами ранее (Ильин и др., 2016):

$$\ln N_{t,1} = \ln N_{t-1,1} + a_t, \quad t = 1, \dots, n_y; \quad (1^*)$$

где a_t — оцениваемые параметры, характеризующие различие в величинах пополнения в смежные годы t и $t-1$, шум отсутствует. В этом случае величины численности пополнения оцениваются последовательно через параметры без каких-либо ограничений. При этом для запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны число параметров для моделирования динамики пополнения возрастает с 13 до 44 (на

$n_y - 2$ параметров). Такое увеличение числа оптимизируемых параметров существенно увеличивает время работы вычислительного алгоритма.

Из рис. 4 видно, что оценки состояния по модели (1) с увеличением шума процесса пополнения приближаются к оценкам состояния по модели без шума (1*). Вместе с тем максимум логарифма плотности апостериорной вероятности для модели (1) достигается при $\sigma_R^2 = 0,0022$, но он ниже, чем для модели (1*) (табл. 1). Для рассматриваемого запаса одношаговые прогнозы сигнала ("one step ahead predictions"), входящие в выражение для апостериорной плотности вероятности, по модели (1) при $\sigma_R^2 = 0,0022$ хуже описывают реальные наблю-

дения, чем одношаговые прогнозы сигнала по модели (1*).

Формально при большом шуме процесса для пополнения основной вклад в оценку состояния пополнения будут вносить наблюдения, а не предсказание по модели. Для этого шум процесса должен быть достаточно большой, так как ошибки наблюдения в уловах по возрастам, по которым оценивается величина пополнения, как правило, огромны. В этом случае оценки пополнения по моделям (1) и (1*) не будут сильно различаться. Учитывая, что полученные оценки состояния по модели (1) с $\sigma_R^2 = 1,000$ и модели без шума (1*) довольно близки, в настоящей работе при оценке запасов трески в ретроспективе мы формально использо-

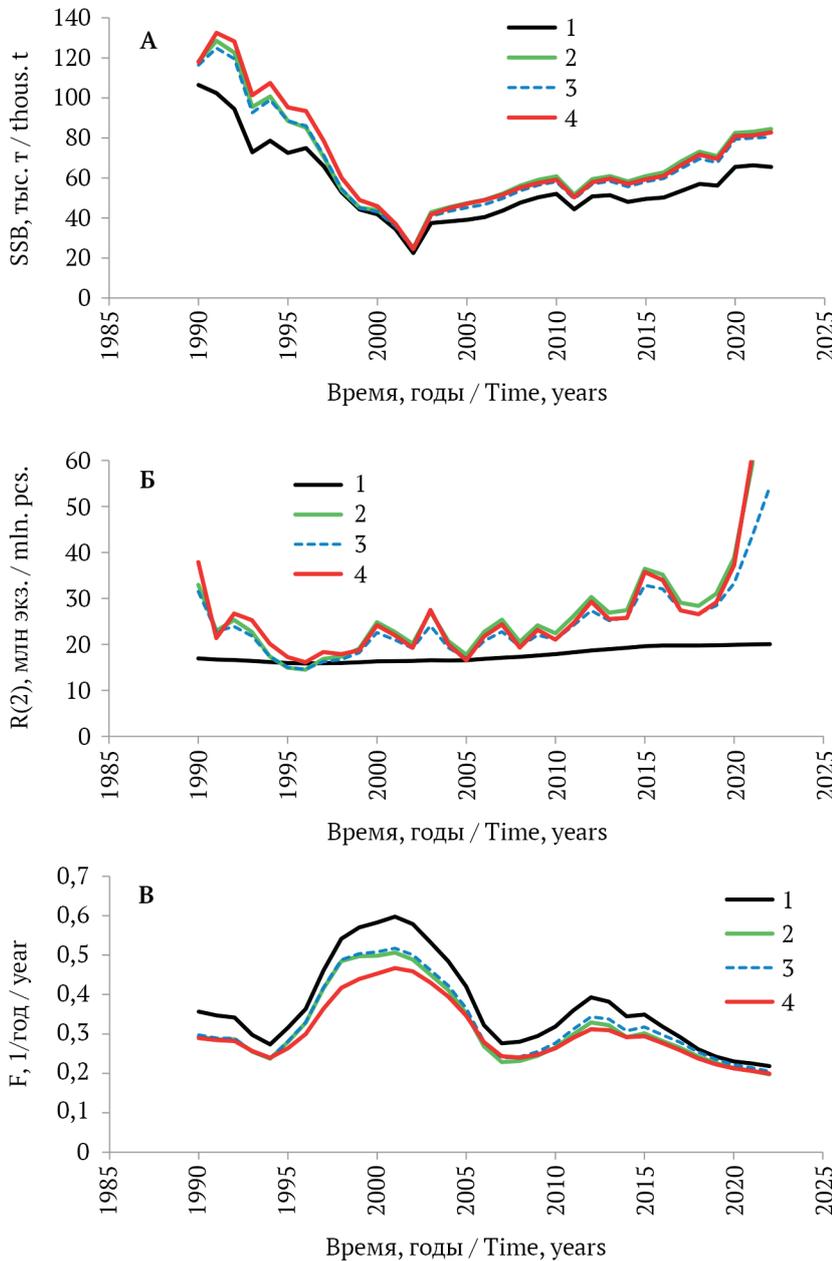


Рис. 4. Оценки биомассы нерестового запаса (А), численности пополнения (Б), коэффициента промысловой смертности (В) при $\sigma_R^2 = 0,0022$ (1), $\sigma_R^2 = 1,000$ (2), $\sigma_R^2 = 0,250$ (3) и по модели (1*) (4)
 Fig. 4. Estimates of spawning stock biomass (А), recruitment (Б) and fishing mortality rate (В) for $\sigma_R^2 = 0,0022$ (1), $\sigma_R^2 = 1,000$ (2), $\sigma_R^2 = 0,250$ (3) and according to model (1*) (4)

вали модель (1) с заданной большой интенсивностью шума. Полагаем, для целей практики значение $\sigma_R^2 = 1,000$ вполне подходит: так как $\exp(3 \cdot 1) \approx 20,09$, то по правилу трех сигм при заданной интенсивности шума с вероятностью 99,7% смежные поколения различаются не более чем в 20,1 раз.

Основные результаты моделирования представлены на рисунках 5–8 и табл. 2. Согласно модельным оценкам, с 2002 г. общий и нерес-

товый запасы трески Петропавловско-Командорской подзоны растут (рис. 5А, Б). За последнее десятилетие пресс промысла на запас существенно снизился (рис. 5Г). В последние 15–20 лет также заметен тренд на увеличение пополнения (рис. 5В), при этом необходимо отметить большой разброс и возможное завышение его оценок в последние годы. Величина промыслового запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны в терминальный 2022 г.

Таблица 1. Значения максимума целевой функции при различных вариантах модели для пополнения и дисперсиях шума процесса для пополнения (с точностью до постоянного слагаемого)
Table 1. Values of the objective function maximum for different variants of the recruitment model and variances of the recruitment process noise (up to a constant term)

Модель динамики пополнения Recruitment dynamics model	Шум процесса для пополнения σ_2^R	Максимум логарифма плотности апостериорной вероятности Maximum of the logarithm of the aposterior probability density function
(1)	1	36,486
(1)	0,25	53,63
(1)	0,0022	70,78
(1*)	0	82,57

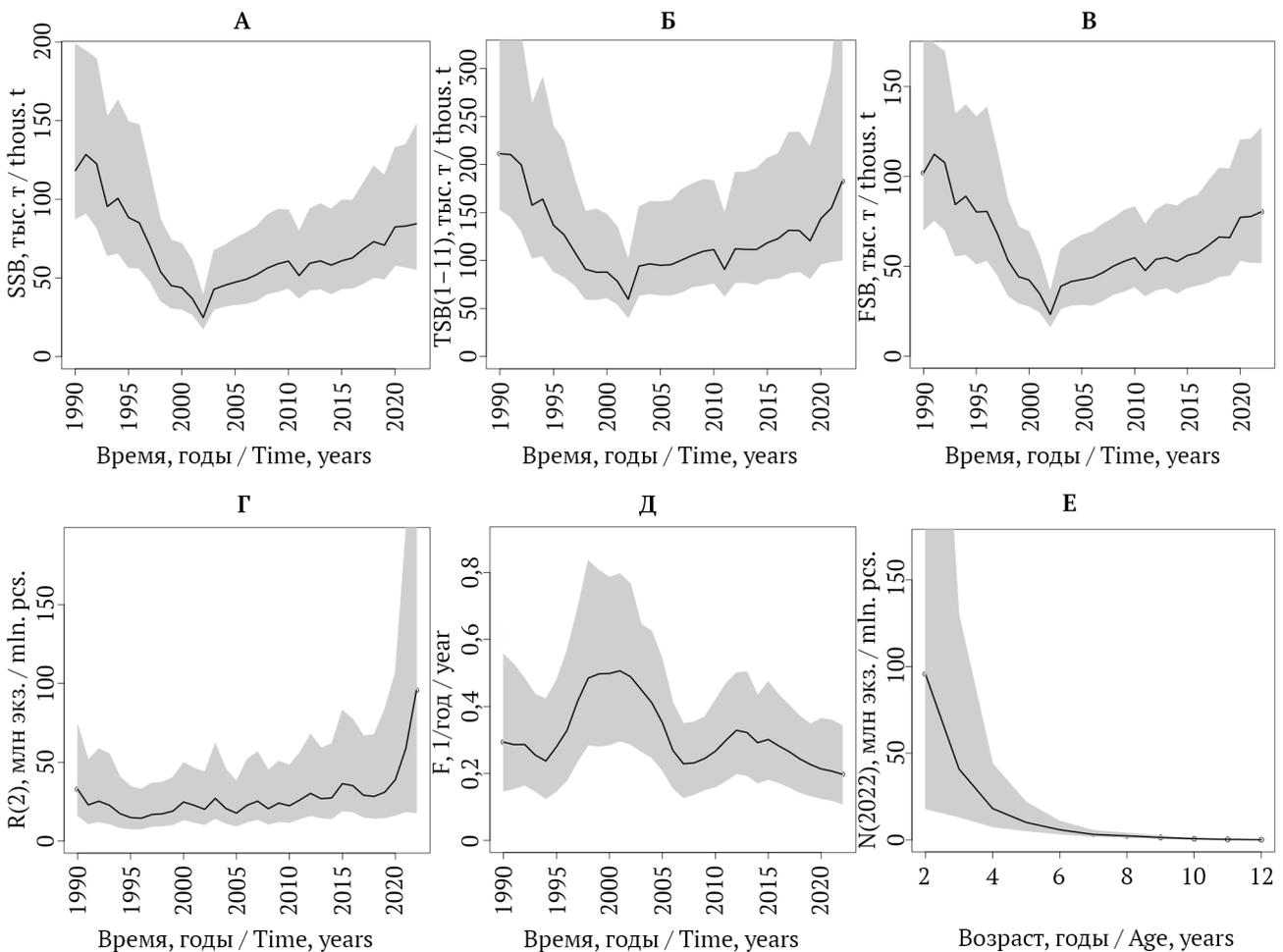


Рис. 5. Модельные оценки нерестовой биомассы (А), общей биомассы в возрасте 2–12 лет (Б) и промысловой биомассы (В), пополнения (Г), коэффициента промысловой смертности (Д), терминальной численности запаса по возрастам (Е). Серым цветом выделены 90%-е доверительные интервалы
Fig. 5. Model estimates of spawning biomass (A), total biomass at the age of 2–12 years (B) and commercial biomass (B), recruitment (Г), coefficient of fishing mortality (Д), terminal stock abundance by age (E). 90% confidence intervals are marked in gray

оценивается в 80,3 тыс. т, нерестового запаса — в 84,5 тыс. т.

Изменение во времени параметров функции селективности иллюстрирует рис. 6. Устойчивый тренд на снижение параметра функции селективности r_1 (рис. 6А) говорит о неуклонном увеличении селективности в отношении младших возрастных групп трески во времени, второй параметр r_2 (возраст 50%-й селективно-

сти) изменялся незначительно. Динамика селективности представлена на рис. 7.

Кусочно-квадратичную зависимость от возраста диагональных элементов ковариационной матрицы для уловов по возрастам иллюстрирует рисунок 8. Наименьшая ошибка наблюдения приходится на возрастную группу 5 лет, наибольшая — в младшей возрастной группе. Оценки коэффициентов корреляции оши-

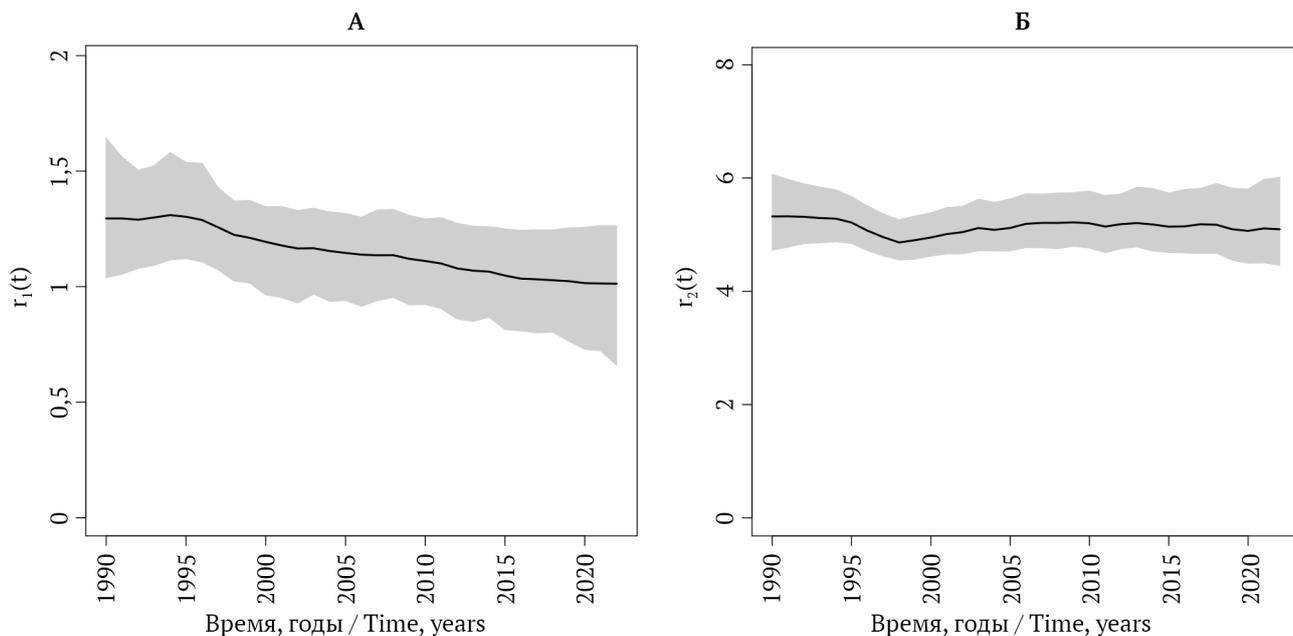


Рис. 6. Модельные оценки параметров логистической функции селективности. Серым цветом выделены 90%-е доверительные границы
 Fig. 6. Model estimates of the selectivity logistic function parameters. The 90% confidence limits are marked in gray

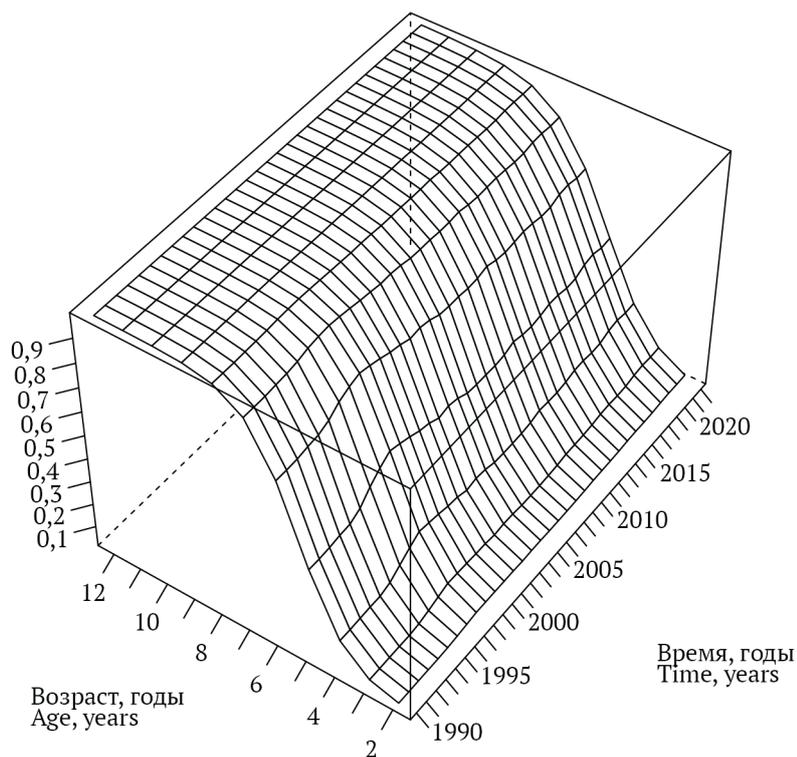


Рис. 7. Модельные оценки коэффициента селективности
 Fig. 7. Model estimates of the selectivity coefficient

бок наблюдения в уловах по возрастам оказались положительными для всех значений лага по возрасту (разности в годах между возрастными группами).

Логарифмические отклонения между наблюдаемыми уловами по возрастным группам и их «наилучшим приближением» (т. е. погреш-

ность аппроксимации сглаживающего фильтра), полученным с помощью сглаживающего фильтра, представлены на рис. 9. Наибольшая погрешность аппроксимации — в младших и старших возрастах. Межгодовая динамика наблюдаемых и модельных значений индекса I_t^1 в сравнении представлена на рис. 10.

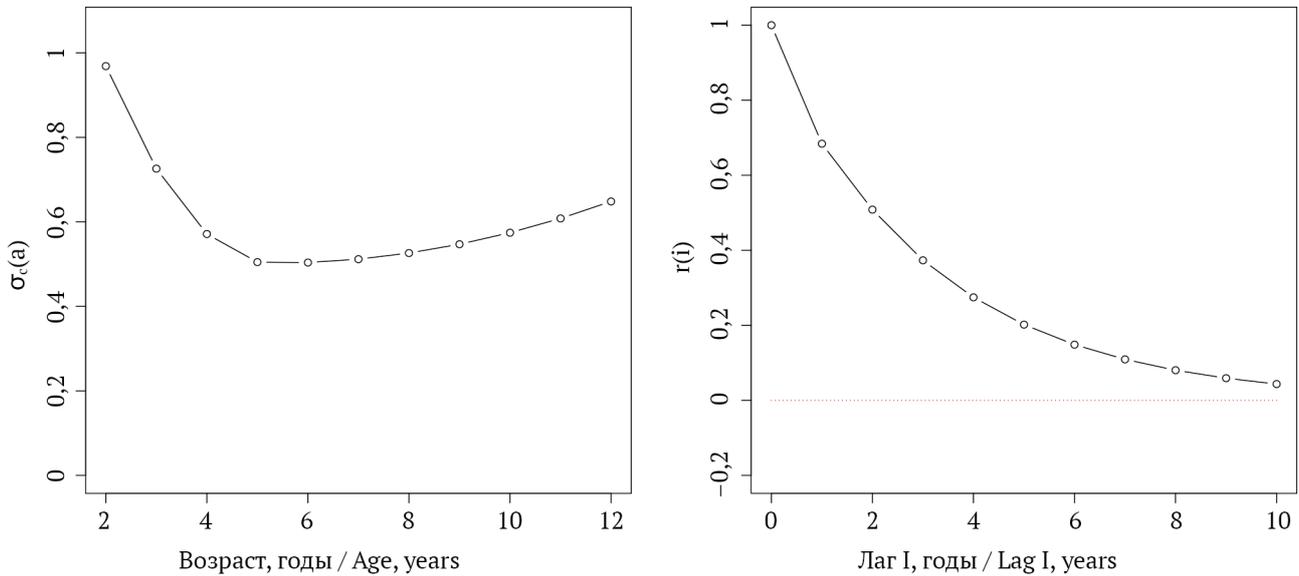


Рис. 8. Изменение стандартного отклонения ошибки наблюдения в уловах в зависимости от возраста рыб (слева) и зависимость элементов корреляционной матрицы ошибки наблюдения в уловах от разности возрастов (справа)
 Fig. 8. The changes in the observation error standard deviation in catches depending on the age of fish (left) and the dependence of the elements of the observation error correlation matrix in catches on the age difference (right)

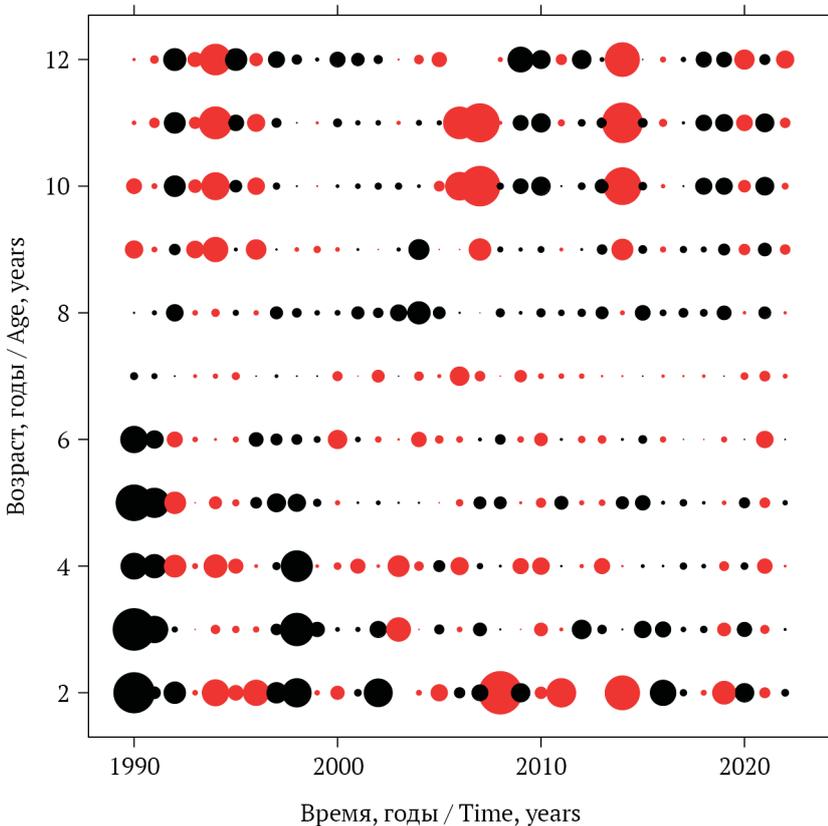


Рис. 9. Логарифмические отклонения между наблюдаемыми и полученными с помощью модели в пространстве состояний со сглаживающим фильтром значениями уловов по возрастам
 Fig. 9. Logarithmic residuals between observed and model-derived catches by age

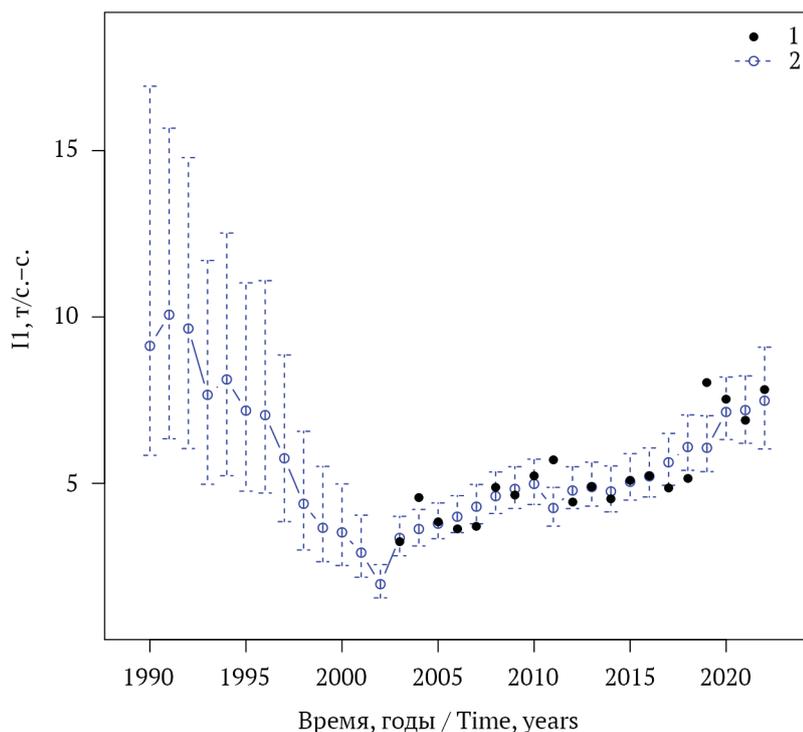


Рис. 10. Наблюдаемые значения индекса запаса (1) и их модельные аналоги с 95%-ми доверительными границами (2)
 Fig. 10. The stock index observed values (1) and their model analogues with the 95% confidence limits (2)

Таблица 2. Оценки параметров модели и их коэффициенты вариации (CV)
 Table 2. Model parameter estimates and their coefficients of variation (CV)

Параметр Parameter	Оценка Estimate	CV	Параметр Parameter	Оценка Estimate	CV
q_1	0,120	0,249	A	0,044	0,647
σ_F^2	0,043	0,635	B	0,003	0,817
σ_{r1}^2	0,002	1,426	σ_{I1}^2	0,020	0,454
σ_{r2}^2	0,0010	—	φ_1	0,632	0,070
σ_R^2	1,0000	—	ρ	3,685	0,246
a_0	5,255	0,174	M	0,354	0,144
σ_0	0,502	0,121			

Поскольку в выражении целевой функции предполагается нормальное распределение отклонений логарифмов наблюдений от их одношаговых прогнозов по модели, необходимо проверить эти предположения. Проверка гипотез о нормальности распределения и равенстве нулю математических ожиданий отклонений осуществлялась с помощью тестов Шапиро-Уилка и Стьюдента. Для промысловых уловов и индекса промыслового запаса I_t^1 на уровне значимости $p < 0,05$ нет оснований отвергнуть эти гипотезы.

Расчетные оценки параметров модели и их коэффициенты вариации представлены в табл. 2. Модельная оценка мгновенного коэффициента естественной смертности трески Петропавловско-Командорской подзоны составила 0,354 в год при коэффициенте вариации 0,144.

Была проведена проверка модели на наличие ретроспективной смещенности. Результаты ретроспективного анализа представлены на

рисунке 11. Значение показателя Мона ρ (Mohn, 1999) для ретроспективных оценок пополнения составило 10,1%, для ретроспективных оценок нерестовой биомассы — 0,9%. Нижним пороговым значением показателя Мона ρ для долгоживущих видов предложено значение -15% , верхним — $+20\%$ (Hurtado-Ferro et al., 2015). Исходя из этого, можно говорить об отсутствии значимой ретроспективной смещенности в модельных оценках пополнения и нерестовой биомассы трески Петропавловско-Командорской подзоны.

Качественно представленные ретроспективные оценки запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны сопоставимы с оценками по модели «Синтез» (Ильин и др., 2014), представленными в материалах обоснований ОДУ этого вида (рис. 12). Количественные различия в оценках связаны в основном с существенной разницей в коэффициентах естественной смертности и настройках используемых моделей. Так, в модели «Синтез» были

использованы значения МКЕС по возрастам, рассчитанные «косвенными» методами. Кроме того, заранее экспертно были заданы весовые коэффициенты для всех используемых данных наблюдений. В когортной модели в пространстве состояний со сглаженным сигма-точечным фильтром Калмана, напротив, все указанные параметры оцениваются из условия максимума апостериорной плотности вероятности, ковариационная матрица ошибок в уловах по возрастам имеет более сложную структуру (см. формулу 7). Все это в конечном счете приводит к большему разбросу оценок последней (рис. 11). Оцененное значение МКЕС (табл. 2) оказалось ниже значений МКЕС для наиболее представленных в уловах возрастов (4–6 лет), рассчитанных «косвенными» методами, на 1,1%. Для других возрастных групп эта разница выше.

В целом оценки запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны по когортной модели в пространстве состояний оказались ниже оценок по модели «Синтез». При этом их 90%-е доверительные интервалы в значительной мере перекрываются. В терминальный год нерестовый запас трески по когортной модели в пространстве состояний оценивается выше, а тенденция к его росту сохраняется.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе мы применили когортную модель в пространстве состояний со сглаживающим сигма-точечным фильтром Калмана для оценки запасов и популяционных параметров тихоокеанской трески в Петропавловско-Командорской подзоне. Был проведен ряд численных экспериментов с различными вариантами настройки модели.

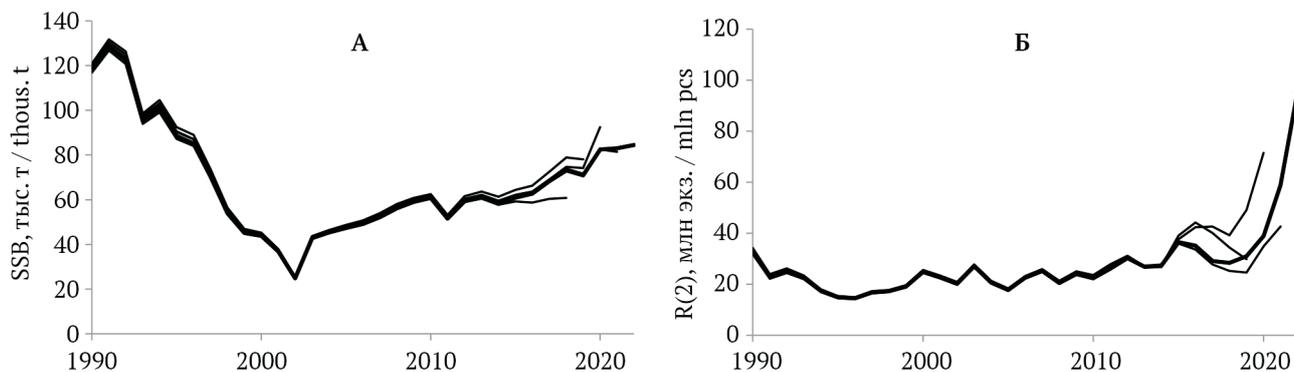


Рис. 11. Результаты ретроспективного анализа для оценок нерестовой биомассы (А) и пополнения (Б)
Fig. 11. Results of retrospective analysis for the estimates of spawning biomass (A) and recruitment (B)

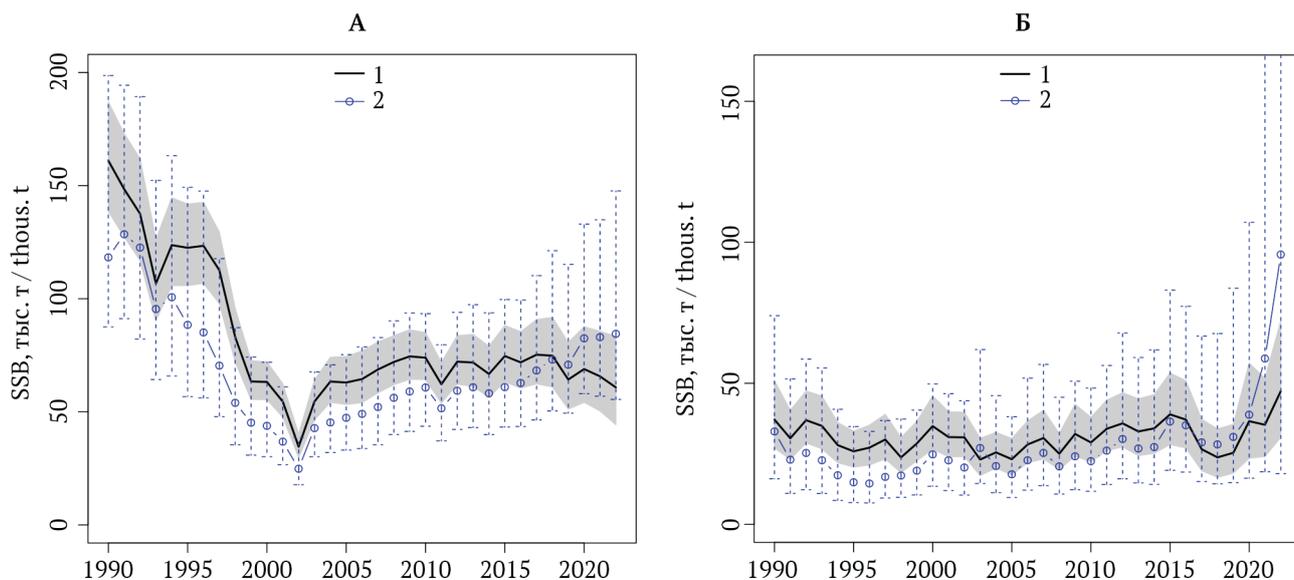


Рис. 12. Оценки нерестовой биомассы (А) и пополнения (Б) трески Петропавловско-Командорской подзоны по модели «Синтез» (1) и модели в пространстве состояний со сглаживающим сигма-точечным фильтром Калмана (2)
Fig. 12. Estimates of spawning biomass (A) and recruitment (Б) of Pacific cod in the Petropavlovsk-Komandorska subzone using the «Synthesis» model (1) and the state-space model with smoothing unscented Kalman filter (2)

Полученные ретроспективные оценки запасов трески качественно схожи с оценками по модели «Синтез», представленными в материалах обоснований ОДУ этого вида. Качественные различия в оценках обусловлены разницей в значениях коэффициентов естественной смертности и настройках используемых когортных моделей. Полученные 90%-е доверительные интервалы оценок запасов трески по когортной модели в пространстве состояний в значительной мере покрывают 90%-е доверительные границы оценок по модели «Синтез».

Оцененные нами значения МКЕС оказались ниже средних значений МКЕС (для наиболее представленных в уловах возрастных классов), приводимых в материалах обоснований ОДУ этого вида и рассчитанных «косвенными» методами. Различие в оценках составило 1,1%.

Величина промыслового запаса трески Петропавловско-Командорской подзоны в терминальный 2022 г. оценивается нами в 80,3 тыс. т, нерестового запаса — в 84,5 тыс. т. Этот уровень можно охарактеризовать как высокий. Тренд на увеличение запасов трески Петропавловско-Командорской подзоны сохраняется.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Антонов Н.П. 2014. Треска *Gadus macrocephalus* прикамчатских вод / Тихоокеанская треска дальневосточных вод России (под ред. А.М. Орлова). М.: ВНИРО. С. 151–158.
- Ильин О.И. 2022. О применении фильтров Калмана в когортных моделях // Изв. ТИНРО. Т. 202, № 3. С. 601–622. EDN: FWGTMH. doi:10.26428/1606-9919-2022-202-601-622
- Ильин О.И., Варкентин А.И., Смирнов А.В. 2016. Об одном модельном подходе к оценке состояния запасов минтая *Theragra chalcogramma* в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 186. С. 107–117. EDN: WRJDJJ.
- Ильин О.И., Сергеева Н.П., Варкентин А.И. 2014. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // Сб. науч. тр. ВНИРО. Т. 151. С. 62–74. EDN: TFVZUT.
- Положение по функционированию отраслевой иерархической информационно-аналитической автоматизированной системы управления использованием водных биоресурсов. Прилож. к приказу Госкомрыболовства России от 10.10.1996 № 185. М. 78 с.
- Ситуация на российском рынке рыбы. Проблемы и драйверы роста. 2024 // Российский продовольственный рынок. № 1. URL: <https://foodmarket.spb.ru/archive/2024/222980/222991>
- Терентьев Д.А., Василец П.М., Матвеев А.А. 2019. Структура уловов на различных видах промысла в 2003–2017 гг. и организация многовидового рыболовства на примере Петропавловско-Командорской подзоны // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 53. С. 5–23. EDN: IEPMDQ. doi:10.15853/2072-8212.2019.53.5-21
- Терентьев Д.А., Винников А.В., Золотов А.О., Сергеева Н.П. 2010. Промысел и многолетняя динамика запасов тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в прикамчатских водах // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 16. С. 107–116. EDN: MWFACX.
- Топ-6 видов экспортной рыбопродукции из России по итогам января–июля 2023 года. 2023. 2 августа. URL: <https://www.fishnet.ru/news/rynok/top-6-vidov-eksportnoy-ryboprodukcii-iz-rossii-po-itogam-yanvaryaya-iyulya-2023-goda>.
- Berg C.W., Nielsen A. 2016. Accounting for correlated observations in an age-based state-space stock assessment model // ICES J. of Marine Science. Vol. 73 (7). P. 1788–1797. doi:10.1093/icesjms/fsw046
- Berg C.W., Nielsen A., Kristensen K. 2014. Evaluation of alternative age-based method for estimating relative abundance from survey data in relation to assessment models // Fisheries Research. Vol. 151. P. 91–99. URL: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.10.005>
- Cadigan N.G. 2015. A state-space stock assessment model for northern cod, including under-reported catches and variable natural mortality rates // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 73. P. 296–308.
- Gudmundsson G. 1994. Time series analysis of catch-at-age observations // J. of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics). Vol. 43. P. 117–126. doi:10.2307/2986116
- Gudmundsson G., Gunnlaugsson T. 2012. Selection and estimation of sequential catch-at-age models // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 69. P. 1760. doi:10.1139/f2012-095
- Hurtado-Ferro F., Szuwalski C.S., Valero J.L., Anderson S.C., Cunningham C.J., Johnson K.F., Licandeo R., McGilliard C.R., Monnahan C.C., Muradian M.L., Ono K., Vert-Pre K.A., Whitten A.R., Punt A.E. 2015. Looking in the rear-view mirror: bias and retrospective patterns in integrated, age-structured stock assessment models // ICES J. of Marine Science, 72: 99–110. doi:10.1093/icesjms/fsu198

Julier S.J., Uhlmann J.K., Durrant-Whyte H. 1995. A new approach for filtering nonlinear systems / Proc. of the "American Control Conference". Seattle, WA. P. 1628–1632.

Mohn R. 1999. The retrospective problem in sequential population analysis: an investigation using cod fishery and simulated data // ICES J. of Marine Science, 56: 473–488. doi:10.1006/jmsc.1999.0481

Nielsen A., Berg C.W. 2014. Estimation of time-varying selectivity in stock assessments using state-space models // Fisheries Research. Vol. 158. P. 96–101. doi:10.1016/j.fishres.2014.01.014

Nielsen A., Hintzen, N.T., Mosegaard H., Trijoulet V., Berg C.W. 2021. Multi-fleet state-space assessment model strengthens confidence in single-fleet SAM and provides fleet-specific forecast options // ICES J. of Marine Science, 78(6). P. 2043–2052. EDN: HCTVNO. doi:10.1093/icesjms/fsab078

Särkkä S., Hartikainen J. 2010. On Gaussian optimal smoothing of nonlinear state space models // IEEE Transactions on Automatic Control. Vol. 55 (8). P. 1938–1941. doi:10.1109/TAC.2010.2050017

REFERENCES

Antonov N.P. Cod *Gadus macrocephalus* of Kamchatka waters. *Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia* (Ed. Orlov A.M.). Moscow: VNIRO, 2014, pp. 151–158. (In Russ.)

Ilin O.I. On application of Kalman filters in cohort models. *Izvestiya TINRO*, 2022, vol. 202 (3), pp. 601–622. (In Russ.) EDN: FWGTMH. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-601-622>

Ilyin O.I., Varkentin A.I., Smirnov A.V. On one model approach to assessment of state for the stock of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Northern Okhotsk Sea. *Izvestiya TINRO*, 2016, vol. 186, pp. 107–117. (In Russ.) EDN: WRJDJJ.

Ilyin O.I., Sergeeva N.P., Varkentin A.I. East-Kamchatka walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) stock and TAC assessment based on the precautionary approach. *Trudy VNIRO*, 2014, vol. 151 pp. 62–74. (In Russ.) EDN: TFVZUT.

Regulations on the functioning of the industry hierarchical information and analytical automated management system for the use of aquatic biore-sources. *Appendix to the order of the State Fisheries Committee of Russia* dated 10.10.1996 No. 185. M. 78 p.

Russian food market (No. 1/2024). Situation on the Russian fish market. Problems and growth drivers. <https://foodmarket.spb.ru/archive/2024/222980/222991>.

Terentyev D.A., Vasilets P.M., Matveev A.A. The catch structure based setting the multispecies fish-

ery in different types of fishing in the Petropavlovsk-Commander subzone in 2003–2017. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019, vol. 53, pp. 5–21. (In Russ.) EDN: IEPMDQ. doi:10.15853/2072-8212.2019.53.5-21

Terentiev D.A., Vinnikov V.A., Zolotov A.O., Sergeeva N.P. Fishery and longterm dynamic stock of Pacific Cod *Gadus macrocephalus* in waters of Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2010, vol. 16, pp. 107–116. (In Russ.) EDN: MWFACX.

Top 6 types of exported fish products from Russia based on the results of January-July 2023. <https://www.fishnet.ru/news/rynok/top-6-vidov-eksportnoy-ryboprodukcii-iz-rossii-po-itogam-yanvaryayulya-2023-goda>.

Berg C.W., Nielsen A. Accounting for correlated observations in an age-based state-space stock assessment model. *ICES J. of Marine Science*, 2016, vol. 73 (7), pp. 1788–1797. doi:10.1093/icesjms/fsw046

Berg C.W., Nielsen A., Kristensen K. Evaluation of alternative age-based method for estimating relative abundance from survey data in relation to assessment models. *Fisheries Research*, 2014, vol. 151, pp. 91–99. URL: <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.10.005>

Cadigan N.G. A state-space stock assessment model for northern cod, including under-reported catches and variable natural mortality rates. *Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2015, vol. 73, pp. 296–308.

Gudmundsson G. Time series analysis of catch-at-age observations. *J. of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*, 1994, vol. 43, pp. 117–126. doi:10.2307/2986116

Gudmundsson G., Gunnlaugsson T. Selection and estimation of sequential catch-at-age models. *Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2012, vol. 69, pp. 1760. doi:10.1139/f2012-095

Hurtado-Ferro F., Szuwalski C.S., Valero J.L., Anderson S.C., Cunningham C.J., Johnson K.F., Licandeo R., McGilliard C.R., Monnahan C.C., Muradian M.L., Ono K., Vert-Pre K.A., Whitten A.R., Punt A.E. Looking in the rear-view mirror: bias and retrospective patterns in integrated, age-structured stock assessment models. *ICES J. of Marine Science*, 2015, vol. 72, pp. 99–110. doi:10.1093/icesjms/fsu198

Julier S.J., Uhlmann J.K., Durrant-Whyte H. A new approach for filtering nonlinear systems. *Proc. of the "American Control Conference"*. Seattle, WA. 1995, pp. 1628–1632.

Mohn R. The retrospective problem in sequential population analysis: an investigation using cod fishery and simulated data. *ICES J. of Marine Science*, 1999, vol. 56, pp. 473–488. doi:10.1006/jmsc.1999.0481

Nielsen A., Berg C.W. Estimation of time-varying selectivity in stock assessments using state-space models. *Fisheries Research*, 2014, vol. 158, pp. 96–101. doi:10.1016/j.fishres.2014.01.014

Nielsen A., Hintzen, N.T., Mosegaard H., Trijoulet V., Berg C.W. Multi-fleet state-space assessment model strengthens confidence in single-fleet SAM and provides fleet-specific forecast options. *ICES J. of Marine Science*, 2021, vol. 78(6), pp. 2043–2052. EDN: НСТVNO. doi:10.1093/icesjms/fsab078

Särkkä S., Hartikainen J. 2010. On Gaussian optimal smoothing of nonlinear state space models. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 2010, vol. 55 (8), pp. 1938–1941. doi:10.1109/TAC.2010.2050017

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Авторы заявляют, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные оформлены в соответствии с ГОСТом. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data used in the review are formatted in accordance with GOST (the Russian State Standard). The authors declare that they have no conflict of interest.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ / AUTHORS' CONTRIBUTION

Концепция статьи, подготовка иллюстраций — Д.А. Терентьев; обработка первичных данных, математическое моделирование и расчеты, подготовка иллюстраций — О.И. Ильин; написание текста статьи, обсуждение результатов и формулировка выводов выполнены авторами совместно.

Concept of the article and illustration process by Dmitry A. Terentyev; processing of primary data, mathematical modeling and calculations, creation of the illustrations by Oleg I. Ilin; writing the text of the article, discussion of the results and formulation of conclusions were done by the authors together.

Информация об авторах

Д.А. Терентьев — канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник, Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО).

О.И. Ильин — канд. физ.-мат. наук, вед. науч. сотрудник, Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО).

Information about the authors

Dmitry A. Terentyev – Ph. D. (Biology), Leading Researcher (KamchatNIRO).

Oleg I. Ilin – Ph. D. in Physics and Mathematics, Leading Researcher (KamchatNIRO).

Статья поступила в редакцию / Received:
12.12.2024

Одобрена после рецензирования / Revised:
13.12.2024

Статья принята к публикации / Accepted:
16.12.2024

Научная статья / Original article
УДК 599.745.2 (268.56)
doi:10.15853/2072-8212.2024.75.67-76
EDN: TWJZRS



БЕРЕГОВАЯ СМЕРТНОСТЬ ТИХООКЕАНСКИХ МОРЖЕЙ НА МЫСЕ ВАНКАРЕМ И ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА НЕЕ, В 2017–2020 ГГ.

Загребельный Сергей Владимирович

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, Россия, zagrebelniy@vniro.ru

Аннотация. Анализ краткосрочных угроз для благополучия группировки тихоокеанских моржей (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815) на лежбище мыса Ванкарем показал, что за 10 лет, прошедших со времени последних исследований, произошли значительные изменения в структуре причин и силе их воздействия на животных. Сократилось антропогенное беспокойство со стороны рейсовых вертолетов и традиционного промысла (забоя животных методом покола). Основным фактором беспокойства стала хозяйственная деятельность человека (жилищно-коммунальное обеспечение и «северный завоз»), в результате чего уровень смертности, особенно сеголетов, стал значительно выше по сравнению с уровнем смертности на удаленном от населенного пункта лежбище. На втором месте отмечено влияние белых медведей и собак местных жителей.

Ключевые слова: тихоокеанский морж, мыс Ванкарем, Чукотский полуостров, береговая смертность, белый медведь, козотка, хозяйственная деятельность, факторы беспокойства

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО».

Для цитирования: Загребельный С.В. Береговая смертность тихоокеанских моржей на мысе Ванкарем и факторы, влияющие на нее, в 2017–2020 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 75. С. 67–76. EDN: TWJZRS. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.67-76

COASTAL MORTALITY OF PACIFIC WALRUSES AT THE CAPE VANKAREM HAULOUT AND INFLUENCING FACTORS IN 2017–2020

Sergei V. Zagrebelniy

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),
Moscow, Russia, zagrebelniy@vniro.ru

Abstract. Analysis of short-term threats to the welfare of a group of Pacific walruses (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815) at the Cape Vankarem haulout showed significant changes in the structure and strength of sources of disturbance to the animals appeared over the 10 years since the last survey. Anthropogenic disturbance from passenger helicopters and traditional hunting (by spear slaughter) has decreased. The main sources of disturbance have been utilities and “northern importation”, which has increased mortality, especially of young animals. It is significantly higher than in haulouts remote from populated areas. Polar bears and local dogs are the next sources of concern.

Keywords: Pacific walrus, Cape Vankarem, Chukotka Peninsula, coastal mortality, polar bear, killer whale, economic activity, disturbance factors

Funding. The study was carried out within the framework of the State financing of VNIRO.

For citation: Zagrebelniy S.V. Coastal mortality of Pacific walruses at the Cape Vankarem haulout and influencing factors in 2017–2020 // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2024. Issue. 75. P. 67–76. (In Russ.) EDN: TWJZRS. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.67-76

Считается, что на благополучие популяции ластоногих в целом и моржей в частности влияет ряд факторов, которые условно можно разделить на следующие группы:

– непосредственные угрозы: традиционный промысел, случайная добыча в орудиях рыболовства, хищничество;

– угрозы короткого периода действия: беспокойство животных; массовая смертность от эпизоотий; деградация и исчезновение местобитаний (следовательно, сокращение доступности корма; зависит от коммерческого рыболовства, от загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами и органохлоринами, раз-

ведка и добыча полезных ископаемых на шельфе);

– факторы долгосрочного воздействия: изменение климата; изменения генетического многообразия популяции в результате резкого сокращения численности (Reijnders et al., 1993).

Предполагается, что долгосрочные последствия изменения климата для морских млекопитающих Арктики могут быть в виде прямого воздействия, такого как сокращение площади ледового покрова, пригодного для обитания животных, и повышение уровня моря в районе лежбищ; и косвенного воздействия — в виде изменений в наличии и доступности объектов питания, влияющих на распределение, численность и миграции животных, на структуру их сообществ, восприимчивость к болезням и загрязнителям (Learmonth et al., 2006). При этом виды морских млекопитающих, географическое распространение которых ограничено (например, морскими льдами, как у моржей и белых медведей), без возможности расширения ареала в ответ на изменение климата, могут быть особенно уязвимы к последствиям изменения климата. Разрушение местообитаний моржа в результате климатических изменений, особенно паковых льдов, может привести к гибели животных, в основном ослабленных, при поиске привычных кормовых ресурсов или в результате длительных миграций на береговые залежки и лежбища (Carleton et al., 2016).

В настоящее время наблюдается ряд негативных последствий от этих процессов на побережье Чукотки, где почти ежегодно от мыса Рубикон (Берингово море) до пролива Лонга (Восточно-Сибирское море) отмечаются исхудавшие, истощенные и заболевшие моржи (Кочнев, 1998; Кочнев и др., 2011, 2012; Овсяников, Менюшина, 2012; Отчеты о НИР). Помимо этого, последние 40 лет отмечается постепенное сокращение числа залежек и лежбищ тихоокеанского моржа на восточном побережье Камчатки и Чукотки и образование новых залежек (зачастую заселение исторических) на арктическом побережье Чукотского моря, т. е. идет смещение популяции в арктическую часть ареала (Мымрин, Грачев, 1986; Бурканов, 1988; Мымрин и др., 1990; Смирнов, 1999; Смирнов и др., 1999, 2002; Кочнев, 2004а, б, 2006, 2010; Тестин, 2004; Кавры и др., 2006, 2008; Кочнев и др., 2008; Овсяников и др., 2008; Овсяникова, 2012; Загребельный, Кочнев, 2017).

Помимо упомянутых долгосрочных факторов, влияющих на благополучие и численность

тихоокеанского подвида моржа, значительное воздействие также оказывает краткосрочный фактор в виде беспокойства животных, которые в результате распада паковых льдов выходят на побережье в период осенней миграции из Чукотского и Восточно-Сибирского морей в Берингово море. Исследованиями, проведенными на лежбищах о. Врангеля, установлено, что основной фактор, влияющий на численность местной группировки тихоокеанских моржей — беспокойство от белых медведей, при этом количество моржей, задавленных в ходе паник, вызванных медведями, в 4,3 раза выше, чем число непосредственно убитых медведем особей (Кочнев, 2015).

Хищничество косаток также является одним из факторов беспокойства. Считается, что помимо самого хищничества эти китообразные могут влиять и опосредованно на своих жертв: например, на о. Св. Лаврентия косатки выгнали на берег моржей, и в результате паники 200 животных были задавлены (Collins, 1940).

Лежбище на мысе Ванкарем — сравнительно молодое, начало постоянно функционировать с 1996 г., а в 2007 г. на мысе был организован Памятник природы регионального значения (Кавры и др., 2008). Исследованиями 2011–2012 гг. показано, что в связи с тем, что лежбище располагается в непосредственной близости от населенного пункта (села Ванкарем), основное беспокойство у береговой группировки моржей на залежке, от рейсового вертолета, от посещений лежбища собаками (Крюкова, Кочнев, 2012; Крюкова, 2015).

В настоящей работе мы актуализировали и обобщили данные по влиянию фактора короткого периода действия — фактора беспокойства — на группировку тихоокеанских моржей на мысе Ванкарем в период нашей работы на лежбище в осенний сезон 2017, 2018, 2020 г. Представлены данные по частоте воздействия, по числу сошедших животных в результате различного вида беспокойства, а также данные по береговой смертности моржей. Часть информации (оценка численности белых медведей и их влияние на функционирование лежбища, сведения по уровню береговой смертности моржей в разные периоды) уже были представлены в некоторых наших публикациях (Загребельный, 2022а, 2002б). В данной работе актуализировали данные по смертности моржей разного пола и возраста на лежбище Ванкарем, где достаточно высок антропогенный пресс, и

сравнили эти данные с уровнем смертности животных на лежбище, удаленном от населенного пункта и, следовательно, относительно изолированном от хозяйственной деятельности человека (лежбище на мысе Сердце Камень).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оценку факторов беспокойства проводили в период осенней миграции тихоокеанских моржей с августа по октябрь 2017, 2018, 2020 г. Фиксировались дата, время схода моржей, оценивались количество сошедших животных, причина паники. При фиксации пустующих участков на лежбище во время ежедневного утреннего учета за количество сошедших животных брались данные от общей численности на этом участке за предыдущий день наблюдений.

Оценку общей численности животных на лежбище проводили ежедневно, если позволяло состояние погоды, с помощью квадрокоптеров DJI Phantom 4 ProPlus и Mavic 2 PRO. В 2017 г. работы с квадрокоптером только тестировались, поэтому использовали данные учетов численности с помощью традиционных (визуальных) методов, которые были примерно на 30% ниже численности, полученной при съемке БПЛА (Скоробогатов и др., 2018). Невидимые с берега или недоступные для съемки участки лежбища осматривались во время пеших маршрутов, если позволяли обстановка и расположение зверей на лежбище. Численность зверей на берегу и на воде оценивалась отдельно.

Смертность животных различных возрастных групп на лежбище оценивалась по фиксируемым ежедневно трупам моржей на берегу в окрестностях мыса в радиусе до 3 км от лежбища. Для исключения повторного учета павших отрезали крайнюю фалангу на одном из пальцев на заднем лапте. Устанавливали пол и примерный возраст павших: сеголетки (0+), годо-

валы (1+), двухлетки (2+), трехлетки (3+), 4–5-летние моржи обоих полов, самцы и самки 6–9 лет, 10–15 лет и старше 15 лет (Fay, 1982; Fay et al., 1984). Также фиксировалось состояние трупа, при необходимости делали фото.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Беспокойство моржей

В целом за три года наблюдений общее количество моржей, покинувших лежбище Ванкарем из-за различного рода беспокойств, составило около 130 тыс. животных, из них наибольшее беспокойство было от хозяйственной деятельности человека. Отмечено 5 случаев, когда дым и звуки от поселка, запах от работающего дизеля судна, которое привезло генеральный груз (северный завоз), ветром относило к лежбищу, в результате чего сошло в общей сложности около 45 000 моржей (от 18 до 65% от общей численности береговой группировки за сутки). Случаи сгона пришлось как раз на период массовой миграции самок и щенков, что значительно повышает риск их травмирования и гибели при панике. Также мощный фактор беспокойства — белые медведи: было отмечено 22 случая сгона, при этом сошло в общей сложности около 44 500 моржей, от 5,4 до 68% от общей численности животных на лежбище (рис. 1–3).

Отмечено три случая сгона собаками, в общей сложности сошло с лежбища около 23 000 моржей (распугивалось до 63% от всех моржей на лежбище). При этом число сгонов от собак было несколько больше, т. к. животные в основном посещали лежбище рано утром, до прохода наблюдателя.

Сходы животных от вертолетов и от звуков военной техники были многократными, но значительного беспокойства отмечено не было (со-

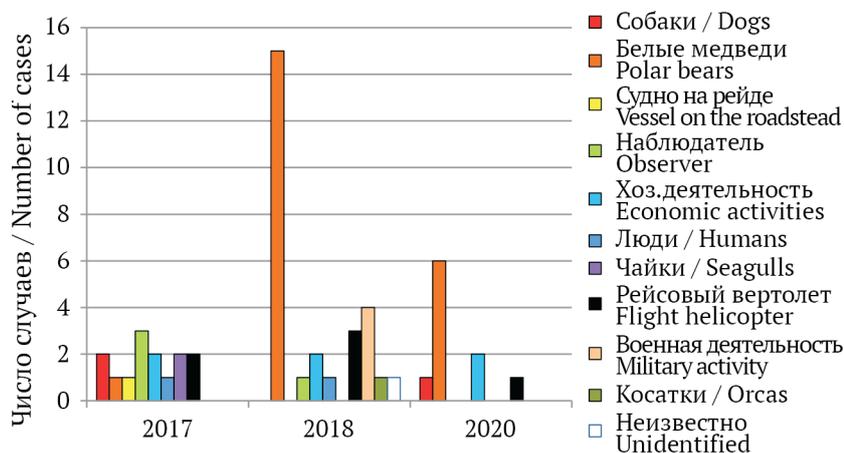


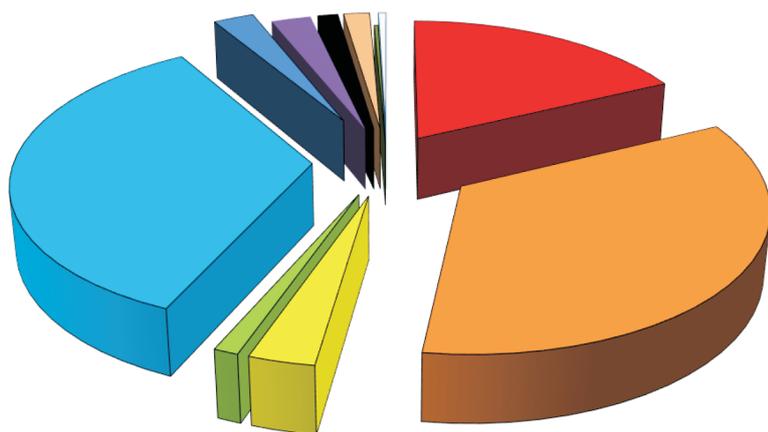
Рис. 1. Регистрация фактов беспокойства моржей на лежбище Ванкарем в 2017–2020 гг.
Fig. 1. Records of walrus disturbance at the Vankarem haulout in 2017–2020

шло в общей сложности около 3700 особей, или от 5,5 до 25,4% от численности наземной группировки, по причине того, что эти события происходили в отсутствие большого количества зверей на берегу в августе и начале сентября.

Сходы животных от прохода людей, в том числе от наблюдателя, были относительно редки, при этом число сошедших зверей незначительно (сходили отдельные животные или мелкие группы). Однако в случае сгона человеком белого медведя, который идет напролом через

моржей к морю (например, 27.09.2018), может сходить большая группа зверей (в нашем случае сошло около 500 моржей; рис. 3).

В одном случае отмечали беспокойство моржей от косаток, которые охотились на моржей рядом с мысом (удаление около 1 км). Моржи при этом с прилегающей акватории скопились плотной группой на воде у северо-восточной оконечности мыса, на берег не выходили — выжидали. С берега при этом животные не сходили, давки не было.



- Собаки / Dogs — 23 000 (18%)
- Белые медведи / Polar bears — 44 500 (34%)
- Судно на рейде / Vessel on the roadstead — 4 000 (3%)
- Наблюдатель / Observer — 1 500 (1%)
- Хоз. деятельность / Economic activities — 45 000 (35%)
- Люди / Humans — 3 300 (3%)
- Чайки / Seagulls — 3 200 (2%)
- Рейсовый вертолет / Flight helicopter — 1 618 (1%)
- Военная деятельность / Military activity — 2 100 (2%)
- Косатки / Orcas — 300 (0%)
- Неизвестно / Unidentified — 600 (0%)

Рис. 2. Общее количество животных, сошедших в результате разных факторов беспокойства в 2017–2020 гг. на лежбище Ванкарем
Fig. 2. Total number of walrus displacements caused by different sources of disturbance at the Vankarem haulout in 2017–2020



Рис. 3. Сгон медведем участка лежбища (01.09.2020, фото автора)
Fig. 3. Walrus displacing caused by a polar bear (09/01/2020, photo by author)

Уровень береговой смертности моржей разных возрастных групп на лежбище

С 2017 по 2020 г. на лежбище и в его окрестностях было зафиксировано 1108 погибших моржей. Считаем, что число погибших было на 200–300 животных больше, т. к. не были учтены животные на занятых моржами не обследованных нами участках. Основная масса павших — моржата первого года жизни (сеголетки возраста 0+; 928 шт., 83,7%; таблица). Доля взрослых зверей старше 6 лет (6+) — 7,4%; доля молодых моржей от 1 года до 5 лет — 8,5%. Было также найдено 12 абортированных моржат, однако какой-либо прямой связи между их встречами и беспокойством животных мы не отметили, т. к. эти встречи были через некоторое время после последнего беспокойства животных (по физиологическим причинам).

В целом за три года сезонная береговая смертность моржей на лежбище Ванкарем составляет в среднем 1,11% (от 0,8 до 1,27% от максимально зарегистрированной суточной численности животных за сезон).

Проведенный анализ выявил основные факторы беспокойства, воздействие которых на группировку тихоокеанских моржей на м. Ванкарем по отдельности или в совокупности друг с другом влияет на локальную смертность моржей в ходе их осенней миграции.

Основные факторы влияния на благополучие местной группировки моржей — это беспокойство от белых медведей и хозяйственной деятельности человека в виде работы местного коммунального хозяйства, проезда автомобильной техники по селу, работы морского транспорта на рейде. В обычных условиях, ког-

да направление ветров благоприятно для животных (ветер дует от лежбища на село, обычно северное или северо-западное направление), животные практически не обращают внимания на жизнь поселка, который расположен в 100 м от лежбища. При смене ветра на южные румбы моржи беспокоятся и сходят в воду, при этом иногда оголяются целые участки лежбища. В начальный период миграции, когда на лежбище выходят в основном взрослые самцы (выходят в основном на мыс, расстояние от поселка до животных при этом около 1000–1200 м), такие неконтролируемые сходы не опасны для животных, однако в период массовой миграции самок со щенками (обычно через 10–15 дней после выхода самцов на берег, животные при этом массово выходят уже в границах села) возможно возникновение паник с давкой молодняка, травмированием и спонтанными абортными у самок, результатом чего является повышенная смертность молодых и ослабленных животных. Американские исследователи считают, что антропогенное беспокойство на Чукотке выражено гораздо сильнее, т. к. именно здесь располагаются основные лежбища моржей, значительная часть из которых — вблизи населенных пунктов (Ristroph, 2017).

Сравнивая показатели смертности моржей на лежбище Ванкарем в 2017–2020 гг. с аналогичными данными Н.В. Крюковой за 2011–2012 гг., отметим, что число погибших моржей на лежбище составляло в 2011–2012 гг. 0,7–0,8% от максимальной численности животных на лежбище (Крюкова, Кочнев, 2012; Крюкова, 2015). К 2020 г. смертность сеголеток и неполовозрелых животных (до 6 лет) возросла при-

Таблица. Береговая смертность моржей разных возрастных групп на лежбище Ванкарем с 2017 по 2020 г. (%/особей)

	2017			2018			2020			Всего Total
	Самцы Males	Самки Females	Пол не опр. Under-term. sex	Самцы Males	Самки Females	Пол не опр. Under-term. sex	Самцы Males	Самки Females	Пол не опр. Under-term. sex	
0+	40,0/152	28,5/107	11,8/45	51,6/99	27,6/53	7,3/14	43,4/237	29,3/150	13,0/71	83,7/928
1+	2,1/8	2,4/9	1,1/4	1,0/2	1,0/2	0/0	1,6/9	2,0/11	0,4/2	4,2/47
2+	1,6/6	1,1/4	0,3/1	2,6/5	0/0	0/0	0,9/5	1,3/7	0,4/2	2,7/30
3+	0,8/3	1,3/5	0/0	0/0	0/0	0/0	0,2/1	0,4/2	0/0	1,0/11
4–5	0,5/2	0,3/1	0,3/1	0/0	0/0	0/0	0,5/3	0/0	0/0	0,6/7
6–9	1,1/4	2,6/10	0,3/1	0,5/1	0/0	0/0	0,2/1	0,7/4	0/0	1,9/21
10–15	1,1/4	1,8/7	0,5/2	1,6/3	2,6/5	3,1/6	0,5/3	4,6/25	0/0	4,9/55
15+	1,1/4	0/0	0/0	0,5/1	0,5/1	0/0	0/0	0,5/3	0/0	0,8/9
Всего павших Dead in total	380			192			546			1108
Макс. общая числ-ть за сезон Maximum total number per season	30 000 (данные Д.О. Скоробогатова)			23 000 (данные автора)			43 000 (данные автора)			

мерно на 10% (в основном за счет увеличения гибели сеголеток), одновременно снизилась смертность животных от 6 лет и старше. В 2011–2012 гг. основные факторы беспокойства — покол копыями моржей на залежке, пролет рейсового вертолета, посещение лежбища собаками. В 2017–2020 гг. основными причинами массовых сходов, как уже отмечалось, были хозяйственная деятельность человека, беспокойство от белых медведей и собак местных жителей. Единичные случаи схода были в результате беспокойства от чаек, от прохода людей (жителей и туристов) и наблюдателя. Покол моржей в настоящее время в с. Ванкарем не практикуется, животных добывают в основном с лодок на удалении нескольких километров от берега.

Сравнивая наши данные с данными по крупнейшему из существующих на сегодня лежбищу тихоокеанского моржа на мысе Сердце Камень, где в период осенней миграции концентрируется до 50% от всей его мировой популяции, отметим, что здесь с 2009 г. смертность сеголеток составляет в среднем 44,85% среди всех погибших. Это примерно в 2 раза ниже, чем на м. Ванкарем. По данным сотрудника Чукотского отделения ТИНРО М.В. Чакилева, число павших самок детородного возраста (старше 6 лет) на м. Сердце Камень 35,5%, в то время как на м. Ванкарем — 5,7% (Отчеты о НИР); общая сезонная береговая смертность моржей на м. Сердце Камень составляет в среднем за 10 лет около 0,3% (в среднем гибнет 281 морж в год). На м. Ванкарем этот показатель составляет в среднем 1,11% (от 0,8 до 1,27% от максимально зарегистрированной численности животных за сезон). Это связано с тем, что лежбище Сердце Камень расположено примерно в 15 км от ближайшего населенного пункта, и мы полагаем, что разница в общем уровне береговой смертности более чем в 2 раза, особенно среди молодняка, может быть как раз из-за влияния антропогенного фактора на моржей в районе лежбища Ванкарем (т. к. белые медведи на данном лежбище отмечаются достаточно редко).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ влияния некоторых краткосрочных факторов на благополучие локальной группировки тихоокеанского моржа в районе мыса Ванкарем показал, что за 10 лет со времени последних исследований произошли изменения, которые заключаются в следующем:

– сократилось влияние антропогенного беспокойства от рейсовых вертолетов и традиционного промысла: коренные жители стали добывать моржей в основном в море на удалении от лежбища, рейсовые вертолеты в период функционирования лежбища стали облетать район концентрации моржей при выполнении авиаперевозок;

– основная причина беспокойства — влияние хозяйственной деятельности человека: звуки и запахи от котельной, дизельной электростанции, от техники, т. к. при изменении направления ветра от источника беспокойства к лежбищу идет массовый сход моржей, в результате давки травмируется и гибнет значительное число животных, в основном сеголеток и молодых;

– беспокойство от белых медведей — вторая причина по количеству сходов и гибели животных на лежбище, причем медведи не охотятся на моржей, а потребляют павших в результате давки животных;

– влияние местных собак также является серьезной угрозой для благополучия местной группировки моржей.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Бурканов В.Н. 1988. Современное состояние ресурсов морских млекопитающих на Камчатке / Рациональное использование биоресурсов Камчатского шельфа. Главрыбвод: Петропавловск-Камчатский. С. 138–175.
- Загребельный С.В. 2022а. Численность, возрастно-половой состав, уровень и состав береговой смертности тихоокеанского моржа *Odobenus rosmarus divergens* (Illiger, 1815) на береговом лежбище Ванкарем (Чукотский автономный округ) в 2017–2021 г. / Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии : Матер. XI Съезда териологического общества при РАН. М. С. 118.
- Загребельный С.В. 2022б. Оценка влияния белых медведей на группировку тихоокеанских моржей на лежбище Ванкарем по результатам мониторинга численности хищников и их жертв в летне-осенний период в 2017–2021 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 65. С. 80–89.
- Загребельный С.В., Кочнев А.А. 2017. Влияние изменений климата на летне-осеннее распределение тихоокеанского моржа в западной части Берингова моря: анализ причин и следствий // Изв. ТИНРО. Т. 190. С. 62–72.
- Кавры В.И., Болтунов А.Н., Никифоров В.В. 2008. Новые береговые лежбища моржей *Odobenus*

- rosmarus divergens* — ответ на изменение климата / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. междунар. конф. (Одесса, 14–18 октября 2008 г.). С. 248–251.
- Кавры В.И., Кочнев А.А., Никифоров В.В., Болтунов А.Н. 2006. Мыс Ванкарем — природно-этнический комплекс на арктическом побережье Чукотки / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 10–14 сентября 2006 г.). С. 227–230.
- Кочнев А.А. 1998. Гибель китообразных (*Cetaceae*) в Чукотском море и проливе Лонга: видовой состав, распределение и причины гибели // Зоологич. журнал. Т. 77 (5). С. 601–605.
- Кочнев А.А. 2004а. Половозрастная структура группировок тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) на береговых лежбищах и ее влияние на результаты аэрофотосъемки / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Коктебель, 11–17 октября 2004 г.). С. 280–284.
- Кочнев А.А. 2004б. Потепление Восточной Арктики и современное состояние популяции тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) / Морские млекопитающие Голарктики: Матер. Междунар. конф. (Коктебель, 11–17 октября 2004 г.). С. 284–287.
- Кочнев А.А. 2006. Лежбище моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) на острове Колючин, Чукотское море / Морские млекопитающие Голарктики: Матер. Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 10–14 сентября). СПбГУ. С. 266–270.
- Кочнев А.А. 2010. Численность, распределение и половозрастная структура тихоокеанских моржей (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815) в прибрежных водах острова Врангеля (1995–1998) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 19. С. 74–89.
- Кочнев А.А. 2015. Факторы, определяющие состояние и динамику популяции тихоокеанского моржа *Odobenus rosmarus divergens* в районе острова Врангеля в XX веке : Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. Северцева. 184 с.
- Кочнев А.А., Здор Э.В., Сирабидзе Л.Х., Чакилев М.В., Крюкова Н.В., Переверзев А.А., Голубь Е.В. 2012. Вспышка неизвестного заболевания кольчатой нерпы (*Phoca hispida*) на Чукотке в 2011 г. / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Суздаль, 24–28 сентября). С. 317–322.
- Кочнев А.А., Крюкова Н.В., Переверзев А.А., Иванов Д.И. 2008. Береговые лежбища тихоокеанских моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) в Анадырском заливе Берингова моря в 2007 г. / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Одесса, 14–18 октября). С. 267–272.
- Кочнев А.А., Литовка Д.И., Чакилев М.В., Блохин С.А., Мещерский И.В. 2011. Исследования морских млекопитающих прибрежной зоны Берингова и Чукотского морей, динамика численности, мониторинг состояния запасов / Отчет о НИР: ТИНРО-Центр (Чукотский филиал). Анадырь. 100 с.
- Крюкова Н.В., Кочнев А.А. 2012. Лежбище моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) на мысе Ванкарем в 2011 г. / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Суздаль, 24–28 сентября). С. 344–349.
- Крюкова Н.В. 2015. Современное состояние группировок тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) на береговых лежбищах Чукотского полуострова : Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 150 с.
- Мымрин Н.И., Грачев А.И. 1986. Численность и половой состав моржей на лежбищах Анадырского залива и острова Аракамчечен в 1984 г. / Морские млекопитающие : Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рац. использ. мор. млекопитающих. Архангельск. С. 286.
- Мымрин Н.И., Смирнов Г.П., Гаевский А.С., Коваленко В.Е. 1990. Сезонное распределение и численность моржей в Анадырском заливе Берингова моря // Зоологич. журнал. Т. 69, № 3. С. 105–113.
- Овсянников Н.Г., Менюшина И.Е., Безруков А.В. 2008. Необычная гибель моржей у острова Врангеля в 2007 г. / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Одесса, 14–18 октября). С. 413–416.
- Овсянников Н.Г., Менюшина И.Е. 2012. Распределение береговых лежбищ моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) на о. Врангеля как реакция на хищничество белых медведей (*Ursus maritimus*) / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Суздаль, 24–28 сентября). С. 499–503.
- Овсянникова Е.Н. 2012. Встречи моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) на северо-востоке Камчатки и юге Чукотки по результатам наблюдений с борта круизных судов / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Суздаль, 24–28 сентября). С. 510–514.
- Отчеты о НИР «Исследования морских млекопитающих прибрежной зоны Берингова и Чукотского морей. Динамика численности. Мониторинг состояния запасов в 2003–2022 гг.». ФГБНУ «ТИНРО-Центр» (ЧукотНИО). Архив.
- Скоробогатов Д.О., Загребельный С.В., Бурканов В.Н. 2018. Первый опыт применения квад-

рокоптера Фантом 4 ПРО для оценки численности тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) на лежбище мыс Ванкарем, Чукотка, в 2017 г. / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Архангельск, 29 октября – 2 ноября 2018 г.). Т. 2. С. 131–136.

Смирнов Г.П. 1999. Летнее распределение и численность моржа залива Креста в 1996 г. // Изв. ТИНРО-Центра. Т. 126, ч. 2. Владивосток. С. 507–511.

Смирнов Г.П., Кочнев А.А., Литовка Д.И. 1999. Мониторинг популяции моржа Анадырского залива. Отчет о НИР. Анадырь. 85 с.

Смирнов Г.П., Кочнев А.А., Литовка М.И., Компанцева Е.И., Григорович П.В. 2002. Мониторинг береговых лежбищ моржа Анадырского залива / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (с. Листвянка, 10–15 сентября). С. 228–229.

Тестин А.И. 2004. Численность и проблемы сохранения тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) на береговых лежбищах северо-востока Камчатки / Морские млекопитающие Голарктики : Матер. Междунар. конф. (Коктебель, 11–17 октября 2004 г.). С. 535–538.

Carleton G.R., Hufford G.L., Overland J.E., Krupnik I., McCormick-Ray J., Frey K., Labunski E. 2016. Decadal Bering Sea seascape change: consequences for Pacific walrus and indigenous hunters // Ecological Applications. Vol. 26 (1). P. 24–41.

Collins G. 1940. Habits of the pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) // J. of Mammology. Vol. 21 (2). P. 138–144.

Fay F.H. 1982. Ecology and biology of the Pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger // North Amer. fauna, N. 74. Washington, D.C.: US Dep. Interior, Fish Wildl. Service. 279 p.

Fay F.H., Kelly B.P., Genrich P.H., Sease J.L., Hoover A.A. 1984. Modern population, migrations, demography, trophics, and historical status of the Pacific walrus / NOAA/OCSEAP Environmental Assessment Alaskan Continental Shelf. Final Report. 142 p.

Learmonth J.A., Macleod C.D., Santos M.B., Pierce G.J., Crick H.Q.P., Robinson R.A. 2006. Potential effects of climate change on marine mammals // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. Vol. 44. P. 431–464.

Reijnders P., Brasseur S., Jaap van der Toorn, Peter van der Wolf, Boyd I., Harwood J., Lavigne D., Lowry L. 1993. Seals, fur seals, sea lions, and walrus / Status Survey and Cons. Plan / IUCN/SSC Seal Specialist Group. 94 p.

Ristroph E. 2017. Pacific Walrus Protection and Management in a Changing Climate // BRICS Law Journal. Vol. 4 (2). P. 6–39.

REFERENCES

Burkanov V.N. *Sovremennoe sostoyanie resursov morskikh mlekopitavushchikh na Kamchatke* [Current status of marine mammal resources in Kamchatka].

Ratsionalnoe ispolzovanie bioresursov Kamchatskogo shelfa [Rational utilization of the bioresources of the Kamchatkan shelf]. Petropavlovsk-Kamchatsky, 1988, pp. 138–175.

Zagrebely S.V. The number, age-sex composition, level and composition of coastal mortality of the Pacific walrus *Odobenus rosmarus divergens* (Illiger, 1815) at the Vankarem coastal rookery (Chukotka Autonomous District) in 2017–2021. Mammals in a changing world: Current Problems of Theriology. *Materials of the XI Congress of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences*, Moscow, 2022a, p. 118. (In Russ.)

Zagrebely S.V. Assessment of the impact of polar bears on the grouping of Pacific walrus at the Cape Vankarem rookery during the summer-autumn period in 2017–2021. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*. 2022b, vol. 65, pp. 80–89. (In Russ.) doi:10.15853/2072-8212.2022.65.80-89

Zagrebely S.V., Kochnev A.A. The impact of climate change on the summer-autumn distribution of the Pacific walrus in the western part of the Bering Sea: an analysis of causes and consequences. *Izvestiya TINRO*, 2017, vol. 190, pp. 62–72. (In Russ.) doi:10.26428/1606-9919-2017-190-62-71

Kavry V.I., Boltunov A.N., Nikiforov V.V. New coastal haulouts of walrus *Odobenus rosmarus divergens* – response to the climate changes. *Marine mammals of the Holarctic*, 2008, pp. 248–251. (In Russ.)

Kavry V.I., Kochnev A.A., Nikiforov V.V., Boltunov A.N. Cape Vankarem – nature ethnic complex at the Arctic coast of Chukotka. *Marine mammals of the Holarctic*, 2006, pp. 227–230. (In Russ.)

Kochnev A.A. Death of whales (*Cetacea*) in the Chukchee Sea and the Longa strait: Species composition, distribution and causes of death. *Zoological Journal*, 1998, vol. 77, No. 5, pp. 601–605. (In Russ.) EDN: MPAEMB

Kochnev A.A. Sex-age composition of Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) on coastal haulouts and its influence to results of aerial photo survey. *Marine mammals of the Holarctic*. 2004a, pp. 280–284. (In Russ.)

Kochnev A.A. Warming of Eastern Arctic and present status of the Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) population. *Marine mammals of the Holarctic*, 2004b, pp. 284–287. (In Russ.)

Kochnev A.A. The rookery of walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) on Kolyuchin Island, Chukchi

- Sea. *Marine mammals of the Holarctic*, 2006, pp. 266–270. (In Russ.)
- Kochnev A.A. Stock abundance, distribution and sex/age structure of Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815) in the Wrangel Island coastal waters in 1995–1998. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2010, vol. 19, pp. 74–89. (In Russ.)
- Kochnev A.A. Factors determining the status and dynamics of the Pacific walrus population *Odobenus rosmarus divergens* in the area of Wrangel Island in the XX century. Diss. kand. biol. sciences. Moscow: IPEE, 2015, 184 p. (In Russ.)
- Kochnev A.A., Zdor E.V., Sirabidze L.H., Chakilev M.V., Kryukova N.V., Pereverzev A.A., Golub E.V. Outbreak of uncertain illness of ringed seals (*Phoca hispida*) in Chukotka, 2011. *Marine mammals of the Holarctic*, 2012, pp. 317–322. (In Russ.) EDN: VKRMNQ.
- Kochnev A.A., Kryukova N.V., Pereverzev A.A., Ivanov D.I. Coastal haulouts of the Pacific walruses (*Odobenus rosmarus divergens*) in Anadyr Gulf (Bering Sea) in 2007. *Marine mammals of the Holarctic*, 2008, pp. 267–272. (In Russ.)
- Kochnev A.A., Litovka D.I., Chakilev M.V., Blokhin C.A., Meshchersky I.V. Marine mammals researches of the coastal zone of the Bering and Chukchi Seas, population dynamics, monitoring of the state. *Scientific Report ChukotNIO*, Anadyr, 2011, 100 p. (In Russ.)
- Kryukova N.V., Kochnev A.A. The haulout of Pacific walruses (*Odobenus rosmarus divergens*) on the Cape Vankarem in 2011. *Marine mammals of the Holarctic*, 2012, pp. 344–349. (In Russ.)
- Kryukova N.V. The current status of Pacific walrus groupings (*Odobenus rosmarus divergens*) on the coastal haulouts of the Chukchi Peninsula. Diss. Ph.D. biol. sci. Moscow, VNIRO, 2015, 150 p. (In Russ.) EDN: YSXWAP.
- Mymrin N.I., Grachev A.I. Population density and sex ratio of walruses of the Anadyr Bay and Arakamchen Island rookeries in 1984. *Abstracts of the IX All-Union Conference by investigation on study, protection and rational use of marine mammals*, Arkhangelsk, 1986, pp. 286. (In Russ.)
- Mymrin N.I., Smirnov G.P., Gaevsky A.S., Kovalenko V.E. Seasonal distribution and numbers of walruses in the Gulf of Anadyr, Bering Sea. *Zoological Journal*, 1990, vol. 69, No. 3, pp. 105–113. (In Russ.)
- Ovsyanikov N.G., Menyushina I.E., Bezrukov A.V. Unusual Pacific walrus mortality at Wrangel Island in 2007. *Marine mammals of the Holarctic*, 2008, pp. 413–416. (In Russ.)
- Ovsyanikov N.G., Menyushina I.E. Distribution of coastal rookeries of walruses (*Odobenus rosmarus divergens*) on the Island Wrangel as a reaction to predation by polar bears (*Ursus maritimus*). *Marine mammals of the Holarctic*, 2012, pp. 499–503. (In Russ.)
- Ovsyannikova E.N. Meetings of walruses (*Odobenus rosmarus divergens*) in the north-east of Kamchatka and south of Chukotka according to the results of observations from cruise ships. *Marine mammals of the Holarctic*, 2012, pp. 510–514. (In Russ.)
- Issledovaniya morskikh mlekopitayushchih pribrezhnoy zony Beringova i Chukotskogo morej. Dinamika chislennosti. Monitoring sostoyaniya zapasov v 2003–2018 gg.* [Science report “Marine mammals investigation of sea shore zone of Bering and Chukchi Seas. Population dynamic and monitoring of population reserve in 2003–2018”]. Archive of ChukotNIO (TINRO-Centre).
- Skorobogatov D.O., Zagrebelny S.V., Burkanov V.N. The first experience of using the Phantom 4 PRO quadcopter to estimate Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) abundance at Cape Vankarem, Chukotka, 2017. *Marine mammals of the Holarctic*, 2018, vol. 2, pp. 131–136. (In Russ.) EDN: VJEWK. doi: 10.35267/978-5-9904294-7-5-2020-1-131-136
- Smirnov G.P. Summer distribution and number of Krest Bay walruses in 1996. *Izvestiya TINRO*, 1999, vol. 126 (2), pp. 507–511. (In Russ.)
- Smirnov G.P., Kochnev A.A., Litovka D.I. *Monitoring populyacii morzha Anadyrskogo zaliva* [Monitoring of the Anadyr Bay walrus population]. Research report. Anadyr, 1999, 85 p.
- Smirnov G.P., Kochnev A.A., Litovka M.I., Kompantseva E.I., Grigorovich P.V. Monitoring of the coastal walrus haulouts on the Gulf of Anadyr. *Marine mammals of the Holarctic*, 2002, pp. 228–229. (In Russ.)
- Testin A.I. The number and conservation problems of the Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) in the coastal rookeries of the northeast of Kamchatka. *Marine mammals of the Holarctic*, 2004, pp. 535–538. (In Russ.)
- Carleton G.R., Hufford G.L., Overland J.E., Krupnik I., McCormick-Ray J., Frey K., Labunski E. Decadal Bering Sea seascape change: consequences for Pacific walruses and indigenous hunters. *Ecological Applications*, 2016, vol. 26 (1), pp. 24–41.
- Collins G. Habits of the Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*). *J. of Mammalogy*, 1940, vol. 21 (2), pp. 138–144.
- Fay F.H. Ecology and biology of the Pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger. *North Amer. fauna*, N. 74, Washington, D.C.: US Dep. Interior, Fish Wildl. Service, 1982, 279 pp.

Fay F.H., Kelly B.P., Genrich P.H., Sease J.L., Hoover A.A. Modern population, migrations, demography, trophics, and historical status of the Pacific walrus. *NOAA/OCSEAP Environmental Assessment Alaskan Continental Shelf. Final Report*, 1984, p. 142.

Learmonth J.A., Macleod C.D., Santos M.B., Pierce G.J., Crick H.Q.P., Robinson R.A. Potential effects of climate change on marine mammals. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 2006, vol. 44, pp. 431–464.

Reijnders P., Brasseur S., Jaap van der Toorn, Peter van der Wolf, Boyd I., Harwood J., Lavigne D., Lowry L. Seals, fur seals, sea lions, and walrus. *Status Survey and Cons. Plan / IUCN/SSC Seal Specialist Group*, 1993, 94 pp.

Ristroph E. Pacific Walrus Protection and Management in a Changing Climate. *BRICS Law Journal*, 2017, vol. 4 (2), pp. 6–39.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Автор заявляет, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки оформлены в соответствии с ГОСТом.

The author declares that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references are formatted in accordance with GOST (the Russian State Standard).

Информация об авторе

С.В. Загребельный — вед. науч.
сотрудник отдела морских
млекопитающих департамента
промысловых гидробионтов, ВНИРО.
ORCID: 0009-0007-7565-3187

Information about the author

Sergey V. Zagrebelniy –
Leading Researcher of the Marine
Mammal Division of the Department
of Commercial Hydrobionts, VNIRO.
ORCID: 0009-0007-7565-3187

Статья поступила в редакцию / Received:
11.10.2024

Одобрена после рецензирования / Revised:
15.11.2024

Статья принята к публикации / Accepted:
17.11.2024

Краткое сообщение / Short communication article

УДК 597.2(265.5)

doi:10.15853/2072-8212.2024.75.77-85

EDN: HXHPZS



НОВЫЕ СЛУЧАИ ПОИМКИ ТРЕХЗУБОЙ МИНОГИ *ENTOSPHENUS TRIDENTATUS* (AGNATHA, PETROMYZONTIDAE) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И СВЕДЕНИЯ О ЕЕ БИОЛОГИИ В ПЕРИОД ОКЕАНИЧЕСКОГО НАГУЛА

Кириллова Елизавета Алексеевна^{1,2}, Кучерявый Александр Васильевич²,
Астахова Елена Алексеевна²

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, e.kirillova@kamniro.vniro.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН), Москва, Россия

Аннотация: Описаны новые случаи поимки трехзубой миноги в северо-западной части Тихого океана. Представлены новые сведения по морфологии и биологии вида в период океанического нагула.

Ключевые слова: *Entosphenus tridentatus*, морфология, биология, океанический нагул

Финансирование. Исследование не имело спонсорской поддержки.

Для цитирования: Кириллова Е.А., Кучерявый А.В., Астахова Е.А. Новые случаи поимки трехзубой миноги *Entosphenus tridentatus* (Agnatha, Petromyzontidae) в северо-западной части Тихого океана и сведения о ее биологии в период океанического нагула // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 75. С. 77–85. EDN: HXHPZS. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.77-85

NEW FINDINGS OF PACIFIC LAMPREY *ENTOSPHENUS TRIDENTATUS* (AGNATHA, PETROMYZONTIDAE) IN THE NORTHWEST PACIFIC OCEAN AND INFORMATION ON ITS BIOLOGY DURING THE OCEANIC FEEDING PERIOD

Elizaveta A. Kirillova^{1,2}, Alexandr V. Kucheryavy², Elena A. Astakhova²

¹Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, e.kirillova@kamniro.vniro.ru

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (IPEE RAS), Moscow, Russia

Abstract: New findings of Pacific lamprey in the Northwestern Pacific Ocean are described. New information on the morphology and biology of the species during the oceanic feeding period is provided.

Key words: *Entosphenus tridentatus*, morphology, biology, oceanic feeding

Funding. The study was not sponsored.

For citation: Kirillova E.A., Kucheryavy A.V., Astakhova E.A. New findings of Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus* (Agnatha, Petromyzontidae) in the Northwest Pacific Ocean and information on its biology during the oceanic feeding period // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2024. Vol. 75. P. 77–85. (In Russ.) EDN: HXHPZS. doi:10.15853/2072-8212.2024.75.77-85

Трехзубая минога *Entosphenus tridentatus* — широко распространенный в Северной Пацифике проходной паразитический вид. Репродуктивная часть ареала трехзубой миноги ограничена североамериканским побережьем Тихого океана от Калифорнии до Аляски и Алеутских островов (Орлов и др., 2007; Scott, Crossman, 1973; Beamish, Levings, 1991; Orlov et al., 2009). На азиатском побережье трехзубая минога воспроизводится в реках о-ва Хоккайдо и цен-

тральной части о-ва Хонсю (Япония) (Fukutomi et al., 2002). В морской период жизни трехзубая минога обитает в Беринговом море и, предположительно, в южной части Охотского моря (Прохоров, Грачев, 1965; Фадеев, 2005; Орлов и др., 2007; Орлов, 2012; Орлов, Байталюк, 2015). При этом неизвестны достоверные случаи обнаружения вида в российских реках в пределах как тихоокеанского, так и охотоморского побережий (Прохоров, Грачев, 1965; Атлас пре-

сноводных рыб., 2003; Фадеев, 2005; Орлов, 2012; Орлов, Байталюк, 2015).

Биология трехзубой миноги в пресноводный период жизни изучена всесторонне и детально (Beamish, Levings, 1991; Gunckel et al., 2009; Dawson et al., 2015; Goodman et al., 2015). Сведения о морском периоде жизни (пространственном распределении, миграциях, морфобиологических характеристиках, физиологическом состоянии, питании) весьма фрагментарны. Наименее изученными остаются те аспекты биологии, для исследования которых необходимо непосредственное наличие особей вида. Дефицит биологического материала обусловлен как сложностью поимки миног в море, так и пренебрежением стандартными процедурами исследования биологических объектов (Орлов и др., 2007; Орлов, 2012). Так, промысловые орудия лова отцеживающего типа (тралы) имеют крупную ячейку, через которую миноги легко проходят. Тралы, применяемые для учетных съемок, оснащенные мелкоячейной вставкой в кутце, также недостаточно эффективны для отлова миног. В случаях поимки не всегда выполняли биологический анализ и собирали материал для последующих камеральных исследований.

Имеющиеся к настоящему времени эмпирические данные о размерных показателях, пространственном распределении и питании основаны главным образом на немногочисленных поимках трехзубой миноги в северо-западной части Берингова моря, а также в тихоокеанских водах, прилежащих к Курильским островам и юго-восточному побережью Камчатки. Подробный перечень случаев поимок представлен в работах А.М. Орлова с соавторами (Орлов и др., 2007; Орлов, 2012). Более обширные сведения о распространении в море и питании получены на основе косвенных данных — анализа встречаемости рыб и морских млекопитающих, имеющих раны от укусов трехзубой миноги, а также случаев обнаружения трехзубой миноги в содержимом желудков различных гидробионтов.

Новые случаи поимки двух особей трехзубой миноги в северо-западной части Тихого океана расширяют сведения о морфологических признаках вида и биологии особей в морской период жизни. Описание этих случаев определило цель настоящего сообщения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Траловая съемка для учета nekтона и макропланктона верхней эпипелагиали северо-за-

падной части Тихого океана проведена по стандартной методике в сроки с 02 июня по 07 июля 2023 г. на НИС «ТИНРО». Общие результаты съемки представлены в работе А.Н. Старовойтова (2024), однако ключевым объектом публикации являются тихоокеанские лососи *Oncorhynchus*, а прочие объекты представлены как биотическая составляющая среды обитания.

В течение рейса все траления выполнены разноглубинным канатным тралом РТ 80/396 м с мелкоячейной (шаг ячеи дели 10 мм) вставкой в кутце, вооруженным по 4-кабельной схеме. Длина кабелей трала составляла 120 м. Верхняя подбора — щиток (лента брезентовая) шириной 60 см и длиной 10 м, оснащенный по краю кошельковыми наплавами (35 шт.). Нижняя подбора трала оснащена якорной цепью длиной 10 м, массой 100 кг. В качестве грузов-углубителей применены груза массой по 75 кг. В качестве распорных средств использованы прямоугольные щелевые доски Polar Jupiter площадью в плане 5,5 м² и массой 1600 кг каждая.

Траления выполняли круглосуточно. Ночными считали траления, выполненные с 20:00 до 04:00 по судовому времени (GMT + 10 ч). Продолжительность тралений составляла 1 ч в горизонте хода верхней подборы 0 м. За время съемки выполнено 95 тралений в восьми меридиональных разрезах (рис. 1).

Непосредственно после поимки были определены общая длина (TL) и масса тела (W) обеих особей трехзубой миноги, после чего они были заморожены при температуре минус 18 °С и в замороженном виде доставлены в ИПЭЭ РАН для камеральных исследований. В процессе камеральной обработки выполнено морфометрическое исследование пойманных особей: пластические признаки выражали в абсолютных величинах (мм) и в относительных (% от TL).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Локации поимок трехзубой миноги

Первая особь поймана 05.06.2023 в дневные часы (11:29–12:29) в тихоокеанских водах у центральной части Курильской островной дуги при выполнении первого разреза съемки. Вторая особь — 08.06.2023 в ночные часы (20:17–21:17) в северной оконечности второго разреза, в акватории, прилежащей к юго-восточному побережью Камчатки (рис. 1). Первая поимка произошла в границах V биостатистического рай-

она, вторая — VII (Атлас., 2005). Акватория, где пойманы обе особи, относится к исключительной экономической зоне России.

Параметры тралений представлены в таблице 1.

Диапазон глубин в местах выполнения тралений составил 2800–2900 м и 6500 м соответственно. Температура поверхности воды — 3,3 и 4,4 °С. Волнение не превышало 1 балла.

Морфобиологическая характеристика

Внешнее строение тела и строение ротовой воронки обеих особей типичны для вида (Атлас пресноводных рыб., 2003; Тупоногов, Кодолов, 2014; Scott, Crossman, 1973). Два спинных плав-

ника разделены выемкой, но они почти соприкасаются, первый плавник низкий и короткий, второй — высокий и длинный (рис. 2а, б). Верхнечелюстная пластинка с двумя краевыми одноворшинными зубами, разделенными мостом, который несет один зуб посередине (рис. 3а, б); экзолатеральные зубы отсутствуют; нижнегубные зубы расположены в один неразрывный ряд, вершин на нижнечелюстной пластинке 5; рядов эндолатеральных зубов — по 4 с каждой стороны, у маргинальных зубов основание не вытянутое, диаметр ротовой воронки меньше 6,5% TL (по одной особи).

Особь № 1: TL 41 см (после транспортировки и разморозки — 38,6 см), W 122 г (после разморозки)

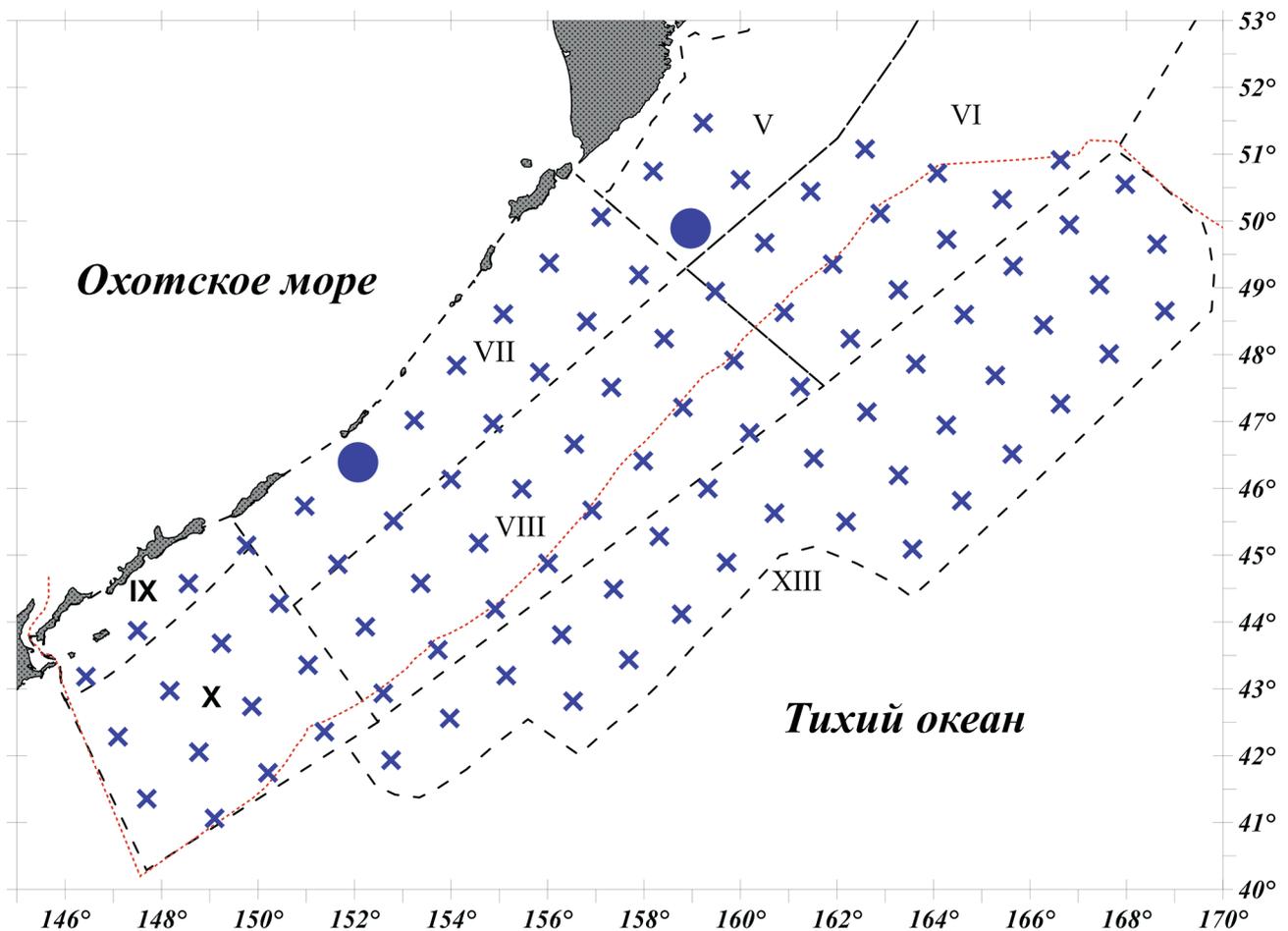


Рис. 1. Сетка станций и локация поимок трехзубой миноги. Серые пунктирные линии — границы биостатистических районов, красная линия — граница ИЭЗ РФ
 Fig. 1. Grid of trawl stations and Pacific lamprey catch sites. Gray dashed lines – boundaries of biostatistical areas, red line – border of the Russian EEZ

Таблица 1. Параметры тралений и локация поимок трехзубой миноги
 Table 1. Trawling parameters and sites of Pacific lamprey captures

№	Дата Date	Время Time	Координаты тралений Coordinates of trawlings		Раскрытие трала, м Trawl mouth height, m	
			Взятие на стопор Start	Отдача стопора Stop	Вертикальное Vertical	Горизонтальное Horizontal
1	05.06.2023	11:29–12:29	N 46° 22,7' E 152° 05,9'	N 46° 22,8' E 152° 11,8'	31,7	45,0
2	08.06.2023	20:17–21:17	N 49° 49,9' E 159° 00,1'	N 49° 44,4' E 159° 02,5'	32,0	42,8

розки — 108,4 г). Пластические признаки, в мм (% от TL), после транспортировки: преджаберный отдел — 43 (11,14); жаберный отдел — 41 (10,62); туловищный отдел — 201 (52,07); хвостовой отдел — 90 (23,32); горизонтальный диаметр глаза — 5 (1,30); диаметр ротовой воронки — 22 (5,70); расстояние между D1 и D2 — 18 (4,7). Вторичные половые признаки не выражены. Озубление: маргинальные зубы — 51; верхнечелюстная пластинка с тремя вершинами (3uni), средняя вершина меньше крайних; нижнегубных — 5 одновершинных зубов (5uni); рядов эндолатеральных зубов — 4 с каждой стороны, формула: 2-3-3-2; 2 ряда верхнегубных зубов, в первом ряду 5, во втором — 3; экзолатеральные отсутствуют; один ряд нижнечелюстных зубов с 20 вершинами, крайние двураздельные (1bi-16uni-1bi); поперечная язычная пластина с 14 вершинами (14uni), средняя

вершина немного крупнее остальных; левая и правая продольные язычные пластины с 22 вершинами каждая (22uni). Цвет тела серо-голубой, хвостовой плавник темно-коричневый, второй спинной плавник темный без пятна (рис. 2а). Форма хвостового плавника лопатовидная. Пищеварительная система хорошо развита, кишечник полный. Цвет содержимого пищеварительной системы после фиксации формалином — темный, консистенция жидкая, однородная.

Особь № 2. У второй особи вследствие травмы ампутированы хвостовой и часть второго спинного спинного плавника (рис. 2б). При поимке TL 36 см, W 104 г. После заморозки и транспортировки — TL 34 см, W 91,4 г. Пластические признаки (в мм): преджаберный отдел — 48; жаберный отдел — 41; туловищный отдел — 311; горизонтальный диаметр глаза — 7; диаметр ро-



Рис. 2. Внешний вид пойманных особей трехзубой миноги: а — особь № 1; б — особь № 2; D1 — первый спинной плавник; D2 — второй спинной плавник; С — хвостовой плавник; прямоугольник — ампутированный хвостовой плавник и часть второго спинного плавника
Fig. 2. External appearance of captured Pacific lamprey individuals: а — specimen No. 1; б — specimen No. 2; D1 — the first dorsal fin; D2 — the second dorsal fin; C — the caudal fin; rectangle — amputated caudal fin and a part of the second dorsal fin

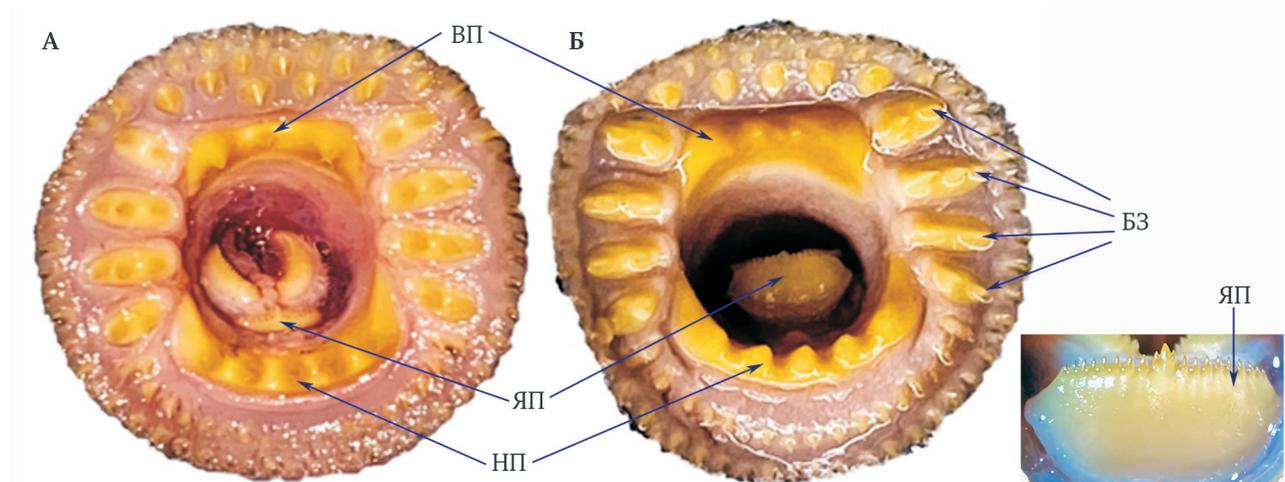


Рис. 3. Строение ротовых воронок пойманных особей трехзубой миноги: а — особь № 1; б — особь № 2; ВП — верхнечелюстная пластинка; НП — нижнечелюстная пластинка; БЗ — боковые зубы; ЯП — поперечная язычная пластина
Fig. 3. Structure of the buccal funnels of captured Pacific lamprey individuals: а — specimen No. 1; б — specimen No. 2; ВП — supra-oral tooth plate; НП — infra-oral tooth plate; БЗ — lateral teeth; ZG — tongue tooth plate

товой воронки — 23. Озубление: маргинальные зубы — 51; верхнечелюстная пластинка с тремя вершинами (3uni), средняя вершина меньше крайних; нижнегубных — 5 одновершинных зубов (5uni); рядов эндолатеральных зубов — 4 с каждой стороны, формула: 2–3–2–2; 2 ряда верхнегубных зубов, в первом ряду 5, во втором — 7; экзолатеральные отсутствуют; один ряд нижнечелюстных зубов с 19 вершинами, крайние двураздельные (1bi–15uni–1bi); поперечная язычная пластина с 19 вершинами (8uni–1tri–8uni), средняя вершина немного крупнее остальных; правая продольная язычная пластина с 24 вершинами (24uni), на левой — 23, средняя вершина двураздельная (11uni–1bi–10uni). Цвет тела темный. Второй спинной плавник темный, без пятна (рис. 2б). Пищеварительная система хорошо развита, кишечник полный. Цвет содержимого пищеварительной системы после фиксации формалином — светлый, молочный, консистенция жидкая, однородная.

В западной части Берингова моря длина особей, отловленных для мечения, варьировала от 29 до 68 см (Орлов, 2012; Murauskas et al., 2019), что позволяет предположить, что за время миграции из морского побережья на океанические нагульные акватории длина тела миног увеличивается в два–три раза: известно, что длина тела смолтов трехзубой миноги во время ската в море составляет в среднем 12–16 см (Van de Wetering, 1999; McGree et al., 2008).

Максимальные размеры, указанные в литературе — 76–85 см (Орлов, 2012; Eschmeyer et al., 1983). Следует отметить, что региональное происхождение пойманных особей не представляется возможным установить без дополнительных генетических исследований. Географическая приближенность мест поимки к достоверно известным местам воспроизводства на о-вах Хоккайдо и Хонсю позволяет допустить, что обе особи трехзубой миноги японского происхождения. В то же время подтвержденный случай трансокеанической миграции трехзубой миноги из западной части Берингова моря в бассейн реки Британская Колумбия (Murauskas et al., 2019), а также поимки трехзубой миноги в западной части Берингова моря при отсутствии ее воспроизводства в реках Камчатки и Чукотки доказывают возможность совершения видом протяженных (>5 тыс. км) миграций, по-видимому, приуроченных к нагульным миграциям тихоокеанских лососей.

На момент поимки обе особи трехзубой миноги были неполовозрелыми. Известно, что пороговая длина тела, при которой начинается половое созревание трехзубой миноги — 41 см (Hugg, 1996).

Биология трехзубой миноги

В составе уловов на станциях, где были пойманы трехзубые миноги, присутствовали потенциальные жертвы этого вида: тихоокеанские лососи — горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* и кета *O. keta*, а также минтай *Gadus chalcogrammus* (Orlov et al., 2009). При этом в первом случае в улове одна особь кеты имела свежий след от укуса миноги. Укус был расположен на спине, с правой стороны, под спинным плавником, на участке II в соответствии с классификацией мест укусов, разработанной Орловым с соавторами (2007). По-видимому, минога была поймана во время атаки на жертву, что позволяет предполагать, что трехзубая минога питается в приповерхностном слое воды. Подтверждением этого предположения выступает то, что большинство известных поимок трехзубой миноги были зафиксированы на глубинах менее 200 м (Орлов, 2012; Орлов, Байталюк, 2015).

Помимо рыб, на которых паразитирует трехзубая минога, в уловах присутствовали виды рыб, случаи нападения миноги на которые неизвестны: большеголовый кинжалозуб *Anotopterus nikparini*; дальневосточная серебрянка *Leuroglossus schmidtii*, рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus*. Эти виды не входят в число жертв трехзубой миноги, вероятно в силу того, что не образуют плотных скоплений (кинжалозуб, рыба-лягушка) и малых размеров тела (серебрянка).

Также в уловах присутствовали кальмары (*Boreoteuthis borealis*, *Gonatus madokai*) и медузы (*Phacellophora camtshchatica*, *Chrysaora melanaster*, *Calycopsis nematophora*, *Aurelia limbata*, *Aequorea* sp.). Эти виды, в свою очередь, входят в спектр питания тихоокеанских лососей и минтая (Карпенко и др., 2013; Волков, 2022).

В случае первой поимки трехзубой миноги, виды, выступающие ее жертвами, составляли абсолютное большинство как по численности, так и по биомассе (таблица 2). Во втором случае доминирующим по численности и биомассе видом был северный кальмар, однако биомасса этого вида ненамного превышала биомассу горбуши — объекта питания трехзубой миноги.

Таблица 2. Видовой состав уловов, в которых присутствовала трехзубая минога, и соотношение видов по количеству и по массе
 Table 2. Species composition of catches in which Pacific lamprey were represented and the number and weight ratio of species in catches

Траление Trawling	Вид / Species	Соотношение в улове, % / Ratio in the catch, %	
		по количеству / by number	по массе / by weight
1	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> *	57,14	58,98
	<i>Oncorhynchus keta</i> *	0,89	2,70
	<i>Gadus chalcogrammus</i> *	32,59	34,54
	<i>Anotopterus nikparini</i>	0,45	0,39
	<i>Entosphenus tridentatus</i>	0,45	0,07
	<i>Aequorea</i> sp.	1,34	0,23
	<i>Phacellophora camtshchatica</i>	1,79	0,50
	<i>Chrysaora melanaster</i>	5,36	2,58
2	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> *	3,07	24,71
	<i>Oncorhynchus keta</i> *	0,66	9,66
	<i>Gadus chalcogrammus</i> *	0,50	2,72
	<i>Leuroglossus schmidti</i>	0,17	0,04
	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,25	1,17
	<i>Entosphenus tridentatus</i>	0,08	0,09
	<i>Boreoteuthis borealis</i>	90,12	33,65
	<i>Gonatus madokai</i>	0,17	0,34
	<i>Aequorea</i> sp.	0,08	0,85
	<i>Phacellophora camtshchatica</i>	1,00	2,72
	<i>Chrysaora melanaster</i>	3,57	23,89
	<i>Calyropsis nematophora</i>	0,25	0,01
	<i>Aurelia limbata</i>	0,08	0,15

*Виды — жертвы трехзубой миноги / Species that are preys of the Pacific lamprey

Размеры рыб – объектов питания трехзубой миноги в уловах составляли: горбуша — 35–51 см, кета — 44–61 см, минтай — 39–58 см.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые поимки трехзубой миноги в северо-западной части Тихого океана позволяют расширить представления о распространении, миграциях, морфологии и биологии этого вида. Подтверждено, что протяженность нагульных миграций в океанический период жизни, в зависимости от региона воспроизводства, могут превышать 5 тыс. км.

Маршруты нагульных миграций определяются миграциями и распределением потенциальных жертв, которыми питается трехзубая минога. Отмечено, что травмы, нарушающие локомоторные способности (ампутация хвостового плавника и части спинного) не выступают помехой для протяженных миграций в океане.

Впервые для строения ротовой воронки трехзубой миноги уточнена зубная формула: обнаружен новый для вида вариант признака «строение поперечной язычной пластинки», что может быть применено для уточнения таксономического статуса трехзубой миноги различных регионов воспроизводства.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана. 2005.

Под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. М.: Нац. рыбные ресурсы. 1082 с.

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука. 379 с.

Волков А.Ф. 2022. Основные элементы трофологии минтая и его кормовой базы // Тр. ВНИРО. Т. 189. С. 45–72. EDN: CCKWMA. doi:10.36038/2307-3497-2022-189-45-72

Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 304 с. EDN: WEXBZT.

Орлов А.М. 2012. Трехзубая минога *Lampetra tridentata*. Морской период жизни. Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing. 96 с.

Орлов А.М., Байталюк А.А. 2015. Сравнительный анализ распределения двух видов анадромных паразитических миног в Северной Пацифике // Тр. ВНИРО. Т. 154. С. 39–56. EDN: UADJVB.

Орлов А.М., Винников А.В., Пеленев Д.В. 2007. К методике изучения морского периода жизни проходных паразитических миног на примере трехзубой миноги *Lampetra tridentata* (Gairdner, 1836) сем. Petromyzontidae // Вопр. рыболовства. Т. 8, № 2 (30). С. 287–312. EDN: KWKEET.

Прохоров В.Г., Грачев Л.Е. 1965. О нахождении трехзубой миноги *Entosphenus tridentatus* (Gairdner) в западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 5, вып. 4. С. 723–726.

Старовойтов А.Н. 2024. Результаты тралового учета nekтона и макропланктона в период пред-

- анадромных миграций тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в 2023 г. // Бюл. № 18 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 157–170. EDN: FXRHBC. doi:10.26428/losos_bull18-2024-157-170
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский Остров. 336 с.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с. EDN: QKXHKH.
- Beamish R.J., Levings C.D. 1991. Abundance and freshwater migrations of the anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentata*, in a tributary of the Fraser River, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 48. P. 1250–1263. doi:10.1139/f91-151
- Dawson H.A., Quintella B.R., Almeida P.R., Treble A.J., Jolley J.C. 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys / Docker M.F. (ed.) Lampreys: biology, conservation and control. Springer, Dordrecht. P. 75–137. EDN: VFHIOJ. doi:10.1007/978-94-017-9306-3_3
- Eschmeyer W.N., Herald E.S., Hammann H. 1983. A field guide to Pacific coast fishes North America. Houghton Mifflin Co., Boston, MA. 336 p.
- Fukutomi N., Nakamura T., Doi T., Takeda K., Oda N. 2002. Records of *Entosphenus tridentatus* from Naka River system, Central Japan: physical characteristics of possible spawning redds and spawning behavior in the aquarium // Jap. J. Ichthyol. Vol. 49, № 1. P. 53–58.
- Goodman D.H., Reid S.B., Som N.A., Poytress W.R. 2015. The punctuated seaward migration of Pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*): environmental cues and implications for streamflow management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 72. P. 1817–1828. EDN: YEKJUN. doi:10.1139/cjfas-2015-0063
- Gunckel S.L., Jones K.K., Jacobs S.E. 2009. Spawning distribution and habitat use of adult Pacific and western brook lampreys in Smith River, Oregon // American Fisheries Society Symposium, Maryland. Vol. 72. P. 173–189.
- Hugg D.O. 1996. MAPFISH georeferenced mapping database. Freshwater and estuarine fishes of North America. Life Science Software. Dennis O. and Steven Hugg, 1278 Turkey Point Road, Edgewater, Maryland, USA.
- McGree M., Whitesel T.A., Stone J. 2008. Larval and metamorphosis of individual Pacific Lamprey reared in captivity // Trans. Am. Fish. Soc. Vol. 137. P. 1866–1878. doi:10.1577/T07-206.1
- Murauskas J.G., Orlov A.M., Maznikova O.A., Keller L., Glebov I.I. 2019. Transoceanic Migration of Pacific Lamprey, *Entosphenus tridentatus* // J. Ichthyology. Vol. 59, No. 2. P. 280–282. EDN: UOQHDS. doi:10.1134/S0032945219330014
- Orlov A.M., Beamish R.J., Vinnikov A.V., Pelenev D.V. 2009. Feeding and prey of Pacific lamprey in coastal waters of the Western North Pacific / Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment. American Fisheries Society. P. 875–877.
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board. Can. № 184. 966 p.
- Van de Wetering S.J. 1999. Aspects of life history characteristics and physiological processes in smolting Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) in a central Oregon coast stream. Master's thesis. Oregon State University.

REFERENCES

- Atlas kolichestvennogo raspredeleniya nektona v severo-zapadnoj chasti Tikhogo okeana* [Atlas of the quantitative distribution of necton in the Northwestern Pacific Ocean]. (Ed.: Shuntov V.P., Bocharov L.N.) Moscow: FSUE Nation. fish. resources, 2005, 1082 p.
- Atlas presnovodnyx ryb Rossii* [Atlas of freshwater fish of Russia]. Vol. 1. Moscow: Nauka, 2003, 379 p.
- Volkov A.F. The basis of pollock trophology and its food supply. *Trudy VNIRO*, 2022, vol. 189, pp. 45–72. (In Russ.) EDN: CCKWMA. doi:10.36038/2307-3497-2022-189-45-72
- Karpenko V.I., Andrievskaya L.D., Koval M.V. *Pitanie i osobennosti rosta tikhookeanskix lososej v morskikh vodah* [Nutrition and growth characteristics of Pacific salmon in marine waters]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2013. 304 p. EDN: WEXBZT.
- Orlov A.M. The Pacific lamprey *Lampetra tridentata*. *The marine period of life*. Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing, 2012, 96 p. (In Russ.)
- Orlov A.M., Baitalyuk A.A. 2015. Comparative analysis of distribution of two anadromous parasitic lampreys in the North Pacific. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 154, pp. 39–56. (In Russ.) EDN: UADJVB.
- Orlov A.M., Vinnikov A.V., Pelenev D.V. On the methodology of studying the marine period of life of anadromous parasitic lampreys on the example of Pacific lamprey *Lampetra tridentata* (Gairdner, 1836), sem. Petromyzontidae. *Problems of Fisheries*, 2007, vol. 8, no. 2 (30), pp. 287–312. (In Russ.) EDN: KWKEET.
- Prokhorov V.G., Grachev L.E. On the finding of Pacific lamprey *Entosphenus tridentatus* (Gairdner) in the western part of the Bering Sea. *Journal of Ichthyology*, 1965, vol. 5, no. 4, pp. 723–726. (In Russ.)
- Starovoytov A.N. Results of the trawl survey of nekton and macroplankton during preanadromous mi-

grations of pacific salmon in the North-West Pacific in 2023. *Bulletin on the study of Pacific salmon in the Far East*. Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 157–170. (In Russ.). EDN: FXRHBC. doi:10.26428/lossos_bull18-2024-157-170

Tuponogov V.N., Kodolov L.S. *Polevoj opredelitel promyslovyh i massovyh vidov ryb dalnevostochnyh morej Rossii* [Field determinant of commercial and mass species of fish in the Far Eastern seas of Russia]. Vladivostok: Russian Island, 2014. 336 p. (In Russ.)

Fadeev N.S. *Spravochnik po biologii i promyslu ryb severnoj chasti Tikhogo okeana* [Handbook of Biology and Fisheries of the North Pacific Ocean]. Vladivostok: TINRO center, 2005. 366 p. (In Russ.) EDN: QKXHKH.

Beamish R.J., Levings C.D. Abundance and freshwater migrations of the anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentata*, in a tributary of the Fraser River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1991, vol. 48, pp. 1250–1263. doi:10.1139/f91-151

Dawson H.A., Quintella B.R., Almeida P.R., Treble A.J., Jolley J.C. The ecology of larval and metamorphosing lampreys. *Lampreys: biology, conservation and control*. Springer, Dordrecht, 2015, pp. 75–137. EDN: VFHIOJ. doi:10.1007/978-94-017-9306-3_3

Eschmeyer W.N., Herald E.S., Hammann H. A field guide to Pacific coast fishes North America. Houghton Mifflin Co., Boston, MA, 1983, 336 p.

Fukutomi N., Nakamura T., Doi T., Takeda K., Oda N. Records of *Entosphenus tridentatus* from Naka River system, Central Japan: physical characteristics of possible spawning redds and spawning behavior in the aquarium. *Jap. J. Ichthyol.*, 2002, vol. 49, no. 1, pp. 53–58.

Goodman D.H., Reid S.B., Som N.A., Poytress W.R. The punctuated seaward migration of Pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*): environmental cues and implications for streamflow management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2015, vol. 72, pp. 1817–1828. EDN: YEKJUN. doi:10.1139/cjfas-2015-0063

Gunckel S.L., Jones K.K., Jacobs S.E. Spawning distribution and habitat use of adult Pacific and western brook lampreys in Smith River, Oregon. *American Fisheries Society Symposium*, Maryland, 2009, vol. 72, pp. 173–189.

Hugg D.O. MAPFISH georeferenced mapping database. Freshwater and estuarine fishes of North America. *Life Science Software*. Dennis O. and Steven Hugg, 1278 Turkey Point Road, Edgewater, Maryland, USA, 1996.

McGree M., Whitesel T.A., Stone J. Larval and metamorphosis of individual Pacific Lamprey reared

in captivity. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2008, vol. 137, pp. 1866–1878. doi:10.1577/T07-206.1

Murauskas J.G., Orlov A.M., Maznikova O.A., Keller L., Glebov I.I. Transoceanic migration of Pacific Lamprey, *Entosphenus tridentatus*. *J. Ichthyology*, 2019, vol. 59, no. 2, pp. 280–282. EDN: UOQHDS. doi:10.1134/S0032945219330014

Orlov A.M., Beamish R.J., Vinnikov A.V., Pelenev D.V. Feeding and prey of Pacific lamprey in coastal waters of the Western North Pacific. *American Fisheries Society Symposium* 6, 2009, pp. 875–877.

Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Board. Can.*, 1973, no. 184. 966 p.

Van de Wetering S.J. Aspects of life history characteristics and physiological processes in smolting Pacific Lamprey (*Lampetra tridentata*) in a Central Oregon coast stream. Master's thesis. Oregon State University, 1999.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Авторы заявляют, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные оформлены в соответствии с ГОСТом. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data used in the review are formatted in accordance with GOST (the Russian State Standard). The authors declare that they have no conflict of interest.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ / AUTHORS' CONTRIBUTION

Кириллова Е.А. — сбор образцов во время выполнения комплексной траловой съемки верхнего слоя эпипелагиали тихоокеанских вод, выполненной на НИС «ТИНРО» 06.06–07.07.2023, первичная биометрическая обработка и транспортировка образцов в ИПЭЭ РАН, текст статьи, за исключением описания морфологических характеристик. Кучерявый А.В. — камеральная обработка проб: полный биологический и морфометрический анализ и описание результатов. Астахова Е.А. — участие в камеральной обработке образцов.

Kirillova E.A. – sampling in the course of complex trawl survey of the upper epipelagic waters of Pacific Ocean performed at “TINRO” research vessel

02.06–07.07.2023, primary biometric analyzing and transportation of the samples to IPEE RAS, preparing the text of the article, except description of morphological characteristics. Kucheryavyy A.V. – laboratory processing of the samples, making complete biological and morphometric analysis and description of the results. Astakhova E.A. – participation in the laboratory processing of the samples.

Информация об авторах

Е.А. Кириллова — канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник Сектора тихоокеанских лососей, Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО); инженер лаборатории поведения низших позвоночных, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН).
ORCID: 0000-0002-0482-8353

А.В. Кучерявый — канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник лаборатории поведения низших позвоночных, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН).
ORCID: 0000-0003-2014-5736

Е.А. Астахова — инженер лаборатории поведения низших позвоночных, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН)

Information about the authors

Elizaveta A. Kirillova – Ph. D. (Biology), Leading Researcher of Pacific Salmon sector (KamchatNIRO); Research Engineer in the Lab. of lower vertebrates behaviour (IPEE RAS).
ORCID: 0000-0002-0482-8353

Alexandr V. Kucheryavyy – Ph. D. (Biology), Senior Scientist of the Lab. of lower vertebrates behaviour (IPEE RAS).
ORCID: 0000-0003-2014-5736

Elena A. Astakhova – Engineer in the Lab. of lower vertebrates behaviour (IPEE RAS)

Статья поступила в редакцию / Received:
10.12.2024

Одобрена после рецензирования / Revised:
16.12.2024

Статья принята к публикации / Accepted:
17.12.2024

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Публикация статей для аспирантов бесплатна.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности предоставленного материала. Статьи, отклоненные редколлегией, повторно не принимаются и не рассматриваются.

Редколлегия журнала оставляет за собой право изменять название статей по согласованию с авторами, а также вносить сокращения и иные редакционные правки в рукопись.

Положение об ответственности авторов

Авторы гарантируют, что направленный для публикации материал не был ранее опубликован на русском языке, а также не находится на рассмотрении в другом журнале.

Авторы гарантируют, что в предоставляемом материале соблюдены все авторские права: среди авторов указаны только те, кто сделал значительный вклад в исследование, все заимствованные фрагменты (текстовые цитаты, таблицы, рисунки и формулы) процитированы корректно, с указанием источников, позволяющих идентифицировать их авторов.

Авторы осознают, что факты научной недобросовестности, выявленные как в процессе рецензирования, так и после публикации статьи (плагиат, повторная публикация, раскрытие защищенных данных), могут повлечь не только снятие статьи с публикации, но и уголовное преследование со стороны тех, чьи права будут нарушены в результате обнародования текста.

Статьи авторов, которые не могут или не считают нужным нести ответственность за предоставляемые материалы, редакцией не рассматриваются.

Предоставление статей

В редакцию журнала направляются статьи обязательно и в электронном, и в печатном виде. На каждом листе печатного варианта — личная подпись автора и дата.

Электронные материалы должны содержать в отдельном виде следующие файлы:

- текстовый файл;
- файлы, содержащие иллюстрации (один рисунок — один файл. Графики и диаграммы — в Excel, таблицы — в формате Word, рисунки — TIF, JPEG, AI, EPS);
- файл с подрисуночными подписями.

Авторы обязаны сопровождать статью, направляемую в редакцию, двумя экземплярами подписанного соглашения о передаче авторского права (форма соглашения доступна для скачивания по ссылкам: http://www.kamniro.vniro.ru/soglasiye_avtor/ (статья с одним автором), http://www.kamniro.vniro.ru/soglasiye_soavtor/ (соавторство).

Исправленные после замечаний рецензентов материалы принимаются по электронной почте (pressa@kamniro.vniro.ru).

Общие требования к оформлению рукописей

Текст

При наборе текста статьи использовать редактор MS Word, шрифт Times New Roman.

В начале текстового файла должны быть указаны следующие данные:

- рубрикация статьи по УДК;
- заголовок статьи (латинское обозначение объекта приводится полностью);

- фамилия, имя и отчество автора/авторов;
- название научного учреждения, город, страна, электронный адрес. Если авторов несколько, и они работают в разных учреждениях, то эти данные приводятся в том порядке, в каком расположены фамилии авторов;

— краткая аннотация (согласно ГОСТ Р 7.0.7–2021, не более 250 слов);

- ключевые слова (от 3 до 15), не используя обобщенные и многозначные слова, а также словосочетания, содержащие причастные обороты;
- благодарности (при необходимости);
- информация о финансировании исследования;
- библиографическая запись для цитирования.

Далее в таком же порядке указываются сведения на английском языке.

Структура статьи должна быть выдержана в обязательном порядке и содержать разделы: введение, материал и методика, результаты и обсуждение, заключение, список источников, дополнительные сведения об авторе (авторах): должность, научная степень, ORCID.

В тексте и таблицах в числах десятичные знаки отделяются запятой.

Таксоны: род и вид набираются курсивом.

Знаки: градус, минута (3°C ; $46^{\circ}74'$ с. ш.), плюс-минус (\pm), процент (%), промилле (‰), продецимилле (‱) и умножение (\times) набираются символами.

Иллюстративный материал

Все рисунки должны быть пронумерованы в последовательности, соответствующей упоминанию в статье, и номерами привязаны к подрисуночным подписям. Нумерация рисунков сквозная.

Для обозначения осей графиков, легенды, начертания формул на графиках применять размер шрифта 11, начиная с большой буквы (Длина, Вес, и т. д.), с указанием через запятую размерности (кг, м, тыс. т, млн экз.). Оси должны быть четко видны (не пунктиром). На рисунок наносятся только цифровые и буквенные обозначения, все остальные пояснения — в подрисуночной подписи.

В таблицах допускаются только горизонтальные линии. Вертикальные линии можно использовать в заголовках граф.

Графический материал в электронной версии принимается как сканированный, так и рисованный на компьютере в черно-белом или цветном исполнении (оригиналы сканируются в режиме «градации серого» для черно-белых и в цветовой модели RGB для цветных с разрешением не менее 300 dpi, но не более 450 dpi на дюйм, сохраняются в файл JPG, качество «наилучшее», базовое (!). При невозможности самостоятельного качественного сканирования оговорить с редакцией вариант предоставления оригинала.

Для растровых рисунков использовать формат TIF, JPEG (базовый) с разрешением 300 dpi, в режиме gray scale или RGB; векторные рисунки предоставляются в формате программы CorelDraw или в форматах EPS, AI.

Список источников

В список источников включаются только рецензируемые источники (статьи из научных журналов и монографии), используемые в тексте статьи. Если необходимо сослаться на статью в общественно-политической газете, текст на сайте или в блоге, следует поместить ссылку с информацией об источнике.

Ссылки на принятые к публикации, но еще не опубликованные статьи, должны быть помечены словами «в печати»; авторы должны получить от редакции, куда сдана статья, письменное разрешение для ссылки на такие документы и подтверждение того, что они будут опубликованы.

Информация из неопубликованных источников должна быть помечена ссылкой «неопубликованные данные/документы», авторы также должны получить письменное подтверждение от источника данных на использование таких материалов.

Список источников составляется в алфавитном порядке; сначала источники на русском языке, затем — на иностранном. Указываются только опубликованные работы, отмеченные ссылками в тексте.

В списке источников указываются фамилии всех авторов. В тексте, при ссылке на источник, в круглых скобках приводятся фамилия автора или двух авторов и год издания (Иванов, 1980; Иванов, Петров, 1980); если же авторов три и более, то приводится фамилия первого с пометкой «и др.» — для русских, «et al.» — для иностранных публикаций (Иванов и др., 1990; Ivanov et al., 1990).

Выходные данные источников литературы приводятся в следующем порядке.

Для книг: фамилия и инициалы автора(ов) (курсив), год издания, название книги, место издания, издательство, количество страниц. Например:

Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 218 с.

Другие издательства: (М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 466 с.), (Новосибирск: Наука. 221 с.), (Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 580 с.), (М.: Мир. 740 с.), и т. д.

Для тезисов, докладов, материалов: фамилия и инициалы автора(ов) (курсив), год издания, название тезисов, две косые линии, (если конференция тематическая, то тема конференции), где и когда докладывались, место издания, издательство, количество страниц. Например:

Трифорова И.С. 1998. Водоросли фитопланктона как индикаторы эвтрофирования // Проблемы бо-

таники на рубеже XX–XXI веков : Тез. докл. II съезда Русского ботанического об-ва (Санкт-Петербург, 26–29 мая 1998 г.). СПб.: Ботанический ин-т РАН. Т. 2. С. 118–119.

... // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. IV науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 71–76.

Для статей из сборников и журналов: фамилия и инициалы автора(ов) (курсив), год издания, название статьи, две косые линии, название сборника трудов (раскрытое), том, выпуск (номер), страницы, DOI.

Новиков Н.П. 1974. Рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть. 308 с.

Трувеллер К.А. 1979. Дифференциация популяции сельди *Clupea harengus* в Северном море по антигенам эритроцитов и электрофоретическим спектрам белков : Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 153 с.

ФИО автора. Год. Название статьи // Тр. ВНИРО. Т. 141. С. 229–239.

... // Гидробиол. журнал. Т. 28, № 4. С. 31–39.

... // Вопр. ихтиологии. Т. 36, № 3. С. 416–419.

... // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 21 (24). С. 285–294.

... // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 308. С. 85–100.

... // Исслед. водн. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 7. С. 261–269.

... // Журнал общей биологии. Т. XL, № 5. С. 689–697.

... // Альгология. Т. 12, № 2. С. 259–272.

... // Зоологич. журнал. Т. 47, № 12. С. 1851–1856.

... // Изв. ТИНРО. Т. 128, № 2. С. 768–772.

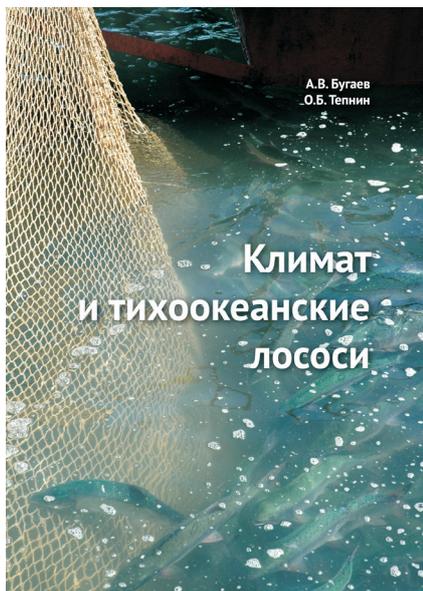
... // Вестник МГУ. Биология, почвоведение. № 3. С. 37–42.

По всем возникающим вопросам обращаться в редакцию журнала:

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18. Тел.: 8 (4152) 41-27-01.

E-mail: pressa@kamniro.vniro.ru.

ИЗДАТЕЛЬСТВО КАМЧАТСКОГО ФИЛИАЛА ФГБНУ «ВНИРО» («КАМЧАТНИРО») ПРЕДЛАГАЕТ:



Бугаев А.В. **Климат и тихоокеанские лососи.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2024. 280 с.

В монографии представлены материалы, характеризующие анализ комплексности влияния глобальных климатических факторов на динамику численности тихоокеанских лососей Северной Пацифики в XX в. и начале XXI в. В процессе работы рассмотрены нагульные ареалы всех видов лососей, воспроизводящихся в четырех странах — России, Японии, США и Канады. Обобщена и классифицирована информация о климатических факторах, которые максимально влияют на океанологические условия нагула лососей в бассейне Северной Пацифики. Описаны физические принципы и динамика межгодовой изменчивости климатических индексов. На основе этих данных были выделены три группы индексов: метеорологические, океанологические и планетарно-космические. Проведен анализ временных рядов уловов лососей в основных центрах воспроизводства стран Северо-Тихоокеанского региона по данным 1925–2015 гг. Выполнено моделирование взаимосвязей, отражающих многофакторное влияние климатической изменчивости на продуктивность запасов и биологические показатели (навеска) лососей Азии и Северной Америки. Оценено влияние зональных аномалий температуры поверхности морских/океанских вод Северной Пацифики в период осенней откочевки и первого зимнего нагула молоди на формирование численности запасов лососей.

Издание предназначено для широкого круга читателей: специалистов в области рыбохозяйственных исследований, студентов биологических профильных специальностей, экологов, работников рыбоохранного и рыбохозяйственного комплексов.



КамчатНИРО — 85 (1932–2017). Воспоминания. Стихи. Рассказы / Составители: В.Ф. Бугаев, М.В. Варкентин, Ю.А. Кудлаева. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 280 с.

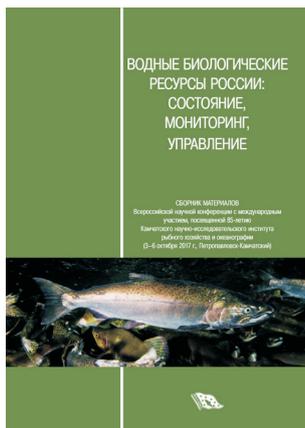
Издание посвящено 85-летию юбилею Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО, КО ТИНО, КоТИРХ — аббревиатуры организации в разные годы). В альбом включены воспоминания и записки бывших и настоящих сотрудников института, их друзей и близких, рассказывающие об истории КамчатНИРО и направлениях исследований, знакомящие с коллективом и повседневной работой, отражающие романтику и трудности работы ихтиологов, гидробиологов, генетиков, паразитологов, вирусологов, зоологов, экологов и представителей других редких профессий.

Все научные сотрудники — талантливые люди, поэтому в издание включены также их стихи и рассказы. В одних случаях эти произведения связаны

непосредственно с работой и окружающей природой, в других — посвящены романтике жизни на Севере, а известный генетик с мировым именем д. б. н. Н.В. Варнавская даже писала и публиковала научно-фантастические романы (его отрывок также представлен читателям).

Издание иллюстрировано исключительно черно-белыми архивными фотографиями, что усиливает эффект проникновения Прошлого в наши дни и повышает его достоверность. Используются фотографии из лабораторных архивов, а также из частных собраний сотрудников КамчатНИРО: В.Ф. Бугаева, Т.Л. Введенской, М.А. Жилина, С.И. Корнева, И.И. Лагунова, А.В. Маслова, В.Ф. Севостьянова, О.В. Тимофеевой, С.А. Травина и других.

Открывает юбилейный альбом уникальная рукопись доктора биологических наук Фаины Владимировны Крогиус «Воспоминания о Камчатке и о создании научной работы» (1932–1985), найденная в 2016 г. в архиве Камчатского края и опубликованная впервые.



Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (3–6 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 398 с. — Научное электронное издание сетевого распространения: Размер файла 80Мб. Систем. требования: Intel; Microsoft Windows (XP, Vista, Windows 7,8, Mac OS); разрешение экрана не ниже 1024×768; PDF Reader.

DOI: 10.15853/978-5-902210-51-1. ISBN 978-5-902210-51-1

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: воспроизводство и динамика запасов водных биологических ресурсов; методические аспекты мониторинга, оценки и прогнозирования состояния запасов водных биологических ресурсов, стратегии управления промыслом; популяционные и генетические исследования гидробионтов; условия среды обитания и экология гидробионтов; состояние и динамика водных сообществ в условиях возрастающего антропогенного воздействия; болезни гидробионтов и их профилактика; искусственное воспроизводство водных биологических ресурсов. Главный редактор — Ю.П. Дьяков, д. б. н., гл. н. с. КамчатНИРО.

Электронная версия доступна по ссылке: <http://www.kamniro.ru/files/2017.pdf>



Тиллер И.В. Биология и динамика численности проходной *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 96 с.

В монографии обобщены сведения, характеризующие биологию и динамику численности проходной мальмы Камчатки. Рассмотрены основные этапы жизненного цикла мальмы (сроки нереста, миграции, морской нагул). По материалам собственных исследований автором рассматриваются структура популяций и динамика ее элементов за многолетний период. Исследовано питание молоди мальмы в речной период жизни и взрослых рыб во время ската на морской нагул. Отмечено значительное потребление мальмой покатной молоди горбуши на северо-востоке Камчатки. Приведены данные о динамике вылова проходной мальмы на Камчатке. Проведена оценка смертности и состояния запасов этого вида на Камчатке.



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

В представленной монографии рассмотрен заключительный этап морского периода жизни азиатских тихоокеанских лососей во время преднерестовых миграций в беринговоморских и тихоокеанских водах исключительной экономической зоны Российской Федерации (ИЭЗ РФ). Наблюдениями охвачен ряд 1995–2008 гг. В работе задействован массив многолетних данных, полученных в результате исследований, проводимых на дрейфтерных судах в юго-западной части Берингова моря и северо-западной части Тихого океана. В сборе материала принимали участие сотрудники многих рыбохозяйственных НИИ Дальнего Востока и Москвы. Всего в работе использованы данные показателей контрольных уловов и биологических анализов, полученные в результате 177 рейсов российских и японских дрейфтерных судов (7208 сетепостановок). Объектами исследований были пять видов тихоокеанских лососей — нерка, кета, горбуша, чавыча и кижуч. В процессе работы биоанализу подвергнуто около 140 тыс. рыб. Накопленная информация позволила рассмотреть важнейшие жизненные критерии созревающих тихоокеанских лососей — пространственно-темпоральное распределение и динамику уловов, ос-

новные биологические показатели, питание, внутривидовую структуру преднерестовых скоплений, а также выявить основные факторы, определяющие характер их преднерестовых миграций. Систематизирован массив биологических данных на уровне рассматриваемого 14-летнего периода дрейфтерных наблюдений. Проведен сравнительный анализ полученной информации в связи с заметным ростом численности лососей, который был отмечен во всех регионах Северной Пацифики в начале 2000-х годов. В книгу включено много первичных данных, позволяющих их использовать в дальнейших исследованиях. Она адресована научным сотрудникам, занимающимся вопросами биологии морского периода жизни тихоокеанских лососей, экологам, студентам высших учебных заведений, работникам рыбохозяйственных предприятий и силовых структур, контролирующим воспроизводство и добычу лососей.



Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов. Сборник материалов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова (7–9 октября 2015 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. 235 с.

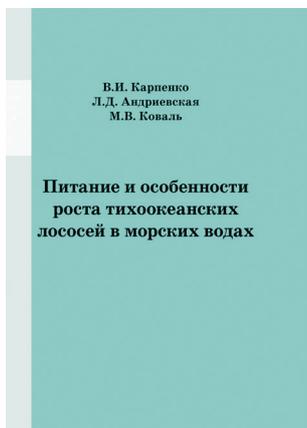
Один из основоположников пресноводной гидробиологии на Дальнем Востоке, Игорь Иванович был признанным ведущим специалистом в области изучения фауны лососевых нерестово-выростных водоемов. Он исследовал множество озер полуострова, и результатом стала уникальная работа — «Зоопланктон озер Камчатки». Изучение влияния вулканического пепла на биологическую продуктивность водных объектов воплотилось в идею фертилизации камчатских водоемов, которая затем была с успехом реализована, он также был «первооткрывателем» использования геотермальных вод при искусственном воспроизводстве лососей.

В честь И.И. Куренкова назван один из видов веслоногих ракообразных (*Eurytemora kurenkovi*), встречающийся в устьях камчатских рек и прибрежных озерах, и малощетинковый червь (*Spirosperma kurenkovi*), обитающий в озерах полуострова Кам-

чатка. В окрестностях оз. Кроноцкого высокогорное бессточное озеро Крокур увековечило имена двух известных ученых — Е.М. Крохина и И.И. Куренкова.

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: методы изучения внутренних водоемов; результаты применения методов прямого учета численности и математического моделирования в исследованиях пресноводных биоресурсов; условия обитания гидробионтов в экосистемах внутренних водоемов: гидрология, гидрохимия и геоморфология; сезонная и многолетняя динамика функционирования сообществ внутренних водоемов; биоразнообразие и продуктивность экосистем внутренних водоемов; антропогенное воздействие и проблемы сохранения экосистем внутренних водоемов; рыбохозяйственное использование внутренних водоемов для целей промышленного и любительского (спортивного) рыболовства, акклиматизации и аквакультуры.

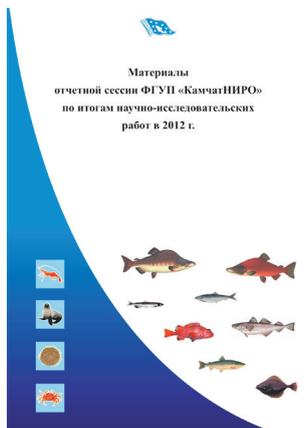
Электронная версия доступна по ссылке: www.kamniro.ru/publishing/kamniro/sovremennoe_sostoyanie_i_metody_izucheniya_ekosistem_ynutrennih_vodoemov



Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. **Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. 304 с.

Монография представляет собой обобщение накопленной в лаборатории морских исследований лососей ФГУП «КамчатНИРО» многолетней архивной информации, а также результатов собственных исследований питания и роста тихоокеанских лососей в морской период жизни. В течение 50-летнего периода изучения использована единая методика сбора, обработки и анализа трофологических материалов.

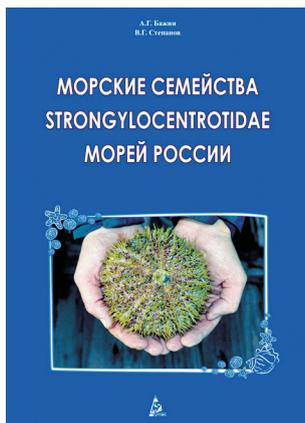
Описаны районы обитания лососей камчатских популяций и исследованы основные факторы среды, влияющие на их питание и рост в море. Для этого изучен состав пищи и оценены пищевые потребности пяти видов (горбуши, кеты, нерки, кижуча и чавычи) на отдельных этапах морского периода жизни. Изучена многолетняя динамика весового роста лососей, возвращающихся на нерест к побережью Камчатки. Исследованы межвидовые пищевые отношения лососей в море.



Материалы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2013. 367 стр.

В сборник включены материалы, отражающие результаты исследований ученых разных поколений. Отдельно представлены итоги работы всех лабораторий института в 2012 г.: обобщены данные, полученные в результате исследования морских промысловых рыб, тихоокеанских лососей, промысловых беспозвоночных, а также проведения биохимических, генетических, морфологических и учетных работ.

Сборник предназначен для специалистов рыбохозяйственных НИИ, рыбопромышленников, студентов профильных вузов, органов рыбоохраны.



Бажин А.Г., Степанов В.Г. **Морские семейства Strongylocentrotidae морей России.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 196 с.

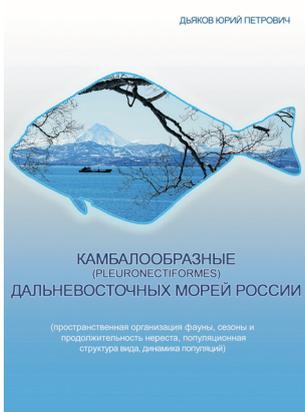
Монография посвящена описанию основных биологических особенностей морских ежей семейства Strongylocentrotidae морей России, их видового состава, распространения, морфологии и изменчивости, процессов размножения и развития, экологии. Кроме того, содержит материалы о практическом использовании, технологиях переработки и особенностях промысла морских ежей и о некоторых аспектах их использования в научных целях.

Книга адресована биологам, специалистам по добыче и обработке морского биологического сырья, а также студентам рыбохозяйственных, биологических и рыбопромысловых факультетов и всем, интересующимся природой моря.



Снюрреводный лов. Под общ. ред. к.т.н., доцента М.Н. Коваленко / Коваленко М.Н., Широков Е.П., Малых К.М., Сошин А.В., Адамов А.А. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 168 с.

В монографии рассмотрены вопросы становления и современного состояния технологии снюрреводного лова с судов среднего, малого и маломерного классов на Камчатке. Работа представляет собой обобщение накопленной в лаборатории промышленного рыболовства ФГУП «КамчатНИРО» информации о снюрреводном лове, а также результатов собственных исследований. Предназначена для специалистов добычи, судоводителей, конструкторов и научных сотрудников, занятых на промысле и проведении научно-исследовательских работ при лове донных видов рыб снюрреводами с судов среднего, малого и маломерного флота, а также студентов, обучающихся по специальностям «Промышленное рыболовство» и «Промысловое судовождение».



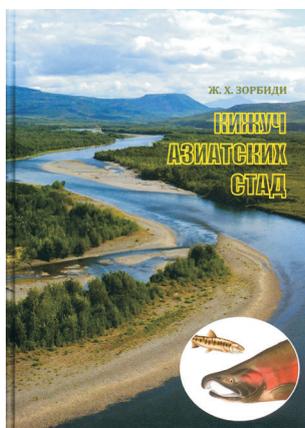
Дьяков Ю.П. **Камбалообразные (PLEURONECTIFORMES) дальневосточных морей России** (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 428 с.

В монографии обобщены сведения о географической изменчивости фауны камбал в водоемах, омывающих дальневосточные берега России, изложены результаты исследования ее пространственной структуры. Рассмотрены особенности сезонного батиметрического и термического распределения представителей камбалообразных рыб в различных районах. Проведена классификация различных типов их распределения по глубинам. Установлено образование камбалами комплексов видов, местообитания которых характеризуются близкими глубинными и температурными условиями. Исследована географическая изменчивость сроков нереста у 56 видов камбалообразных рыб. Высказана гипотеза о наличии у камбал северной части Тихого океана двух адаптивных стратегий нереста. Построена общая концепция популяционной структуры тихоокеанского черного палтуса. Дана характеристика динамики численности популяций пяти массовых видов камбал восточной части Охотского моря. На основе ряда наблюдений построены математические модели популяционного роста численности и биомассы этих рыб, а также формирования численности их поколений в зависимости от некоторых популяционных и внепопуляционных факторов.



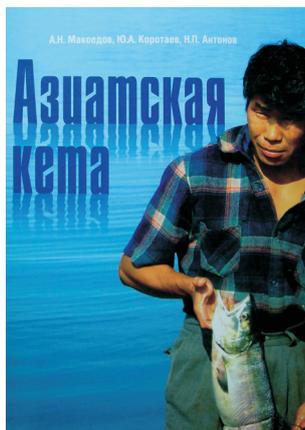
Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. **Шкала стадий зрелости гонад минтая.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 92 с.

Минтай — наиболее значимый объект современного рыболовства в Дальневосточном регионе. На основании полученных авторами ранее результатов по исследованию особенностей полового созревания, оогенеза и сперматогенеза североохотоморского минтая приводится шкала стадий зрелости гонад минтая, включающая определение семи стадий, характеризующих развитие половых желез самок, и шести стадий — самцов. Дается описание величины и внешнего вида гонад, степени упругости, зернистости (самки), текущей семенной жидкости, ГСИ, состава и размеров ооцитов текущего фонда. Каждая выделенная стадия иллюстрируется характерным фотоизображением гонады в полости тела, извлеченной гонады, показаны вид ооцитов при просмотре с помощью бинокля и соответствующий стадии гистологический срез яичника и семенника. Также показаны изменения цвета и величины гонад в процессе созревания и нереста, характерные образы гонад разных стадий зрелости часто встречаемых оттенков цветов. Приводится словарь с пояснениями используемых терминов.



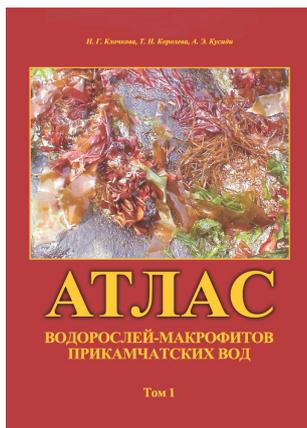
Зорбиди Ж.Х. **Кижуч азиатских стад.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2010. 306 с.

В монографии обобщены сведения о характере промысла азиатского кижуча *Acipenser kishka* в многолетнем аспекте и представлен ретроспективный анализ его особенностей за более чем 50-летний период. Приводятся данные официальной статистики берегового и японского морского промысла азиатского кижуча, сведения о вылове американских стад, результаты идентификации стад азиатского кижуча. Анализируются динамика численности, пропуск на нерестилища, состояние запасов в современный период и миграции кижуча в северо-западной части Тихого океана. Уточнены некоторые взгляды на характер его посткатадромных и преднерестовых миграций. По материалам собственных исследований и литературным источникам рассматриваются структура популяций и внутривидовая дифференциация кижуча, сроки нерестового хода, особенности нереста и экология развития в раннем онтогенезе, размерно-возрастной, половой состав нерестовых стад, качественные характеристики производителей и молоди. Выявлены изменения в структуре популяций кижуча, которые носят колебательный характер и, вероятно, вызваны не только изменениями условий среды, но и численностью самого вида. Особое внимание уделено результатам исследования биологии вида в естественных условиях. Представлены данные, характеризующие особенности экологии молоди кижуча в разных типах водоемов.



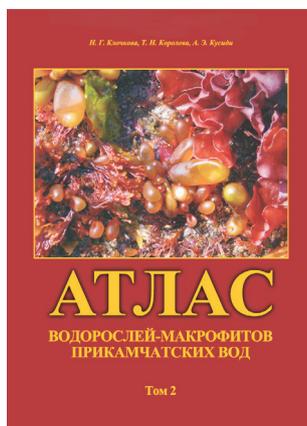
Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. **Азиатская кета.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 356 с.

Монографический обзор одного из наиболее ценных объектов рыболовства, кеты, в азиатской части ареала вида. Основное внимание сосредоточено на российских районах воспроизводства, поскольку более южные природные популяции кеты были почти полностью истреблены еще в начале XX века, отчего современный японский промысел ориентирован на лососей заводского происхождения. Приведены общая характеристика вида и основные этапы его изучения. Опираясь на собственные результаты исследований и литературные данные, подробно описана биология кеты из различных районов размножения. Рассмотрены особенности различных отрезков пресноводного и морского периодов жизни. Дана информация об истории развития и современном состоянии искусственного воспроизводства обсуждаемого вида тихоокеанских лососей. Рассмотрены абиотические, биотические, популяционные и антропогенные факторы, регулирующие численность и биомассу кеты. Приведены расчеты общей оценки выживаемости природных группировок данного вида. Большое внимание уделено вопросам, связанным с хозяйственным освоением азиатской кеты, и факторам, препятствующим рациональному ведению лососевого хозяйства в целом. Предложены рекомендации, направленные на устранение существующих недостатков.



Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 1.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 218 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 32 зеленых (отдел Chlorophyta) и 58 бурых (отдел Phaeophyta) водорослей, встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряют описание основных особенностей организации представителей отделов и характеристика местообитаний. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевищ, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, в том числе и антропогенном влиянии, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко: в пределах всех морей российского Дальнего Востока или Мирового океана. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. Завершают книгу краткие сведения по состоянию промысла ламинарии в прикамчатских водах и очерк о благотворном влиянии на здоровье человека морских водорослей и продуктов их переработки.



Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 2.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 304 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 132 видов красных водорослей (отдел Rhodophyta), встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряет описание основных особенностей организации представителей отделов. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевищ, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. В книгу включены краткие рекомендации, касающиеся сбора водорослей на морском берегу и изготовления из них гербария и препаратов для изучения внутреннего строения растений.



Шагинян Э.Р. **Методические рекомендации по определению видового состава крабов и возможности их возвращения в среду обитания в прикамчатских водах.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 32 с.

Краткое пособие для определения видового состава, степени жизнедеятельности крабов, а также возможности их возвращения в естественную среду обитания при производстве промысловых, исследовательских работ, а также для оперативной оценки работниками природоохранных учреждений возможного ущерба при незаконном промысле. Кратко освещены вопросы размножения, питания, миграций и промысла основных промысловых крабов прикамчатских вод. Основное внимание уделено морфологическим особенностям рассматриваемых видов с целью их видовой идентификации в полевых условиях. Даются рекомендации по определению жизнеспособности крабов и целесообразности их выпуска в среду обитания. Пособие подкреплено хорошо выполненными иллюстрациями.

Для приобретения изданий необходимо выслать (факсом или электронной почтой) заявку, с указанием реквизитов, согласно которой будет выставлен счет на предоплату.

После оплаты счета заказанная литература отправляется почтой по указанному адресу.

Пересылка — за счет заказчика.

Адрес издательства Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»)

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Тел.: (4152) 412-701

E-mail: kamniro@vniro.ru

Научный рецензируемый журнал
**«Исследования водных биологических ресурсов Камчатки
и северо-западной части Тихого океана»**

Выпуск 75. 2024

ISSN 2072-8212

Журнал с 2010 года входит в Перечень ведущих рецензируемых научных изданий ВАК РФ.
С 29.12.2015 включен в новую редакцию Перечня

Главный редактор: А.В. Бугаев
Выпускающий редактор: Т.В. Борисова
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин
Корректор: Т.В. Борисова
Перевод на английский: А.А. Шурыгина

Регистрационный номер ПИ № ФС 77-77203, дата регистрации 08.11.2019,
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Адрес редакции:

683000 Камчатский край, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел./факс: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: kamniro@vniro.ru, pressa@kamniro.vniro.ru

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
Адрес учредителя: 105187, Москва, Окружной проезд, д. 19.
Тел.: 8 (499) 264-93-87. Факс: 8 (499) 264-91-87. E-mail: vniro@vniro.ru

Издатель:

Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
(КамчатНИРО)

Адрес издателя: 683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, д. 18.

Подписано в печать 23.12.2024. Дата выхода 28.12.2024, № 4 (75), 2024.

Формат 60×84/8. Печать офсетная.

Заказ № КП00-5397. Тираж 300 экз. Цена свободная.

Отпечатано в Типографии ООО «Камчатпресс».

Адрес: 683024 Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, д. 12а.