

УДК 597.553.2.574.3

## ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И РОСТ ЖИЛОЙ НЕРКИ – КОКАНИ *ONCORHYNCHUS NERKA* ЕСТЕСТВЕННОЙ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ В ОЗЕРАХ КАМЧАТКИ

© 2008 г. Г. Н. Маркевич

Московский государственный университет

E-mail: g-markevich@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.06.2007 г.

Анализ роста кокани *Oncorhynchus nerka* показал, что существуют различия по ряду показателей между естественной популяцией Кроноцкого озера и искусственными – Толмачевского и Ключевого озер. Самая высокая удельная скорость роста отмечена у особей в Кроноцком озере, самая низкая – в Толмачевском и Ключевом (в 2006 г.). Для толмачевской кокани выявлена многолетняя тенденция падения приростов чешуи в поколениях, что обусловлено продолжающимся формированием популяции и истощением кормовой базы. Существенное влияние на процесс формирования толмачевской популяции кокани оказывает хозяйственная деятельность и связанное с ней преобразование озера в водохранилище.

Кокани – озерная форма нерки *Oncorhynchus nerka* – была переселена из Кроноцкого озера во многие безрыбные водоемы Камчатского п-ова. Ряд интродукций оказались успешными, сформировались самостоятельные популяции. Интродукция кокани в Толмачевское и Ключевое озера была осуществлена в середине 1980-х гг. (Куренков, 1985, 1999). С момента проведения работ по вселению кокани прошло более 20 лет, однако процесс формирования некоторых интродуцированных популяций не завершен до сих пор, что выражается в постоянном закономерном уменьшении длины рыб (Маркевич, 2007а). Изменение линейно-весовых показателей является, в первую очередь, следствием роста численности и ухудшения условий питания. В результате происходит закономерное снижение темпа роста и изменение возрастной структуры (Никольский, 1974). Многолетние материалы, собранные на Толмачевском озере, позволяют проследить изменение роста кокани за ряд лет и сравнить полученные результаты с таковыми для других дочерних и родительской популяций (Ключевое, Кроноцкое озера).

Цель исследования – выявить особенности возрастной структуры и роста кокани естественной популяции Кроноцкого озера и в некоторых водоемах Камчатки, куда она была интродуцирована.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на озерах Кроноцкое, Толмачевское и Ключевое, расположенных в восточной и юго-восточной части п-ова Камчатка, в 2003, 2004 и 2006 гг. в период с июля по октябрь.

Кроноцкое озеро находится на восточном вулканическом плато в 250 м над уровнем мо-

ря. Водоем возник в результате перегораживания древней долины р. Кроноцкая, что явилось следствием вулканической деятельности вулканов Кроноцкий и Крашенинникова 10–15 тыс. лет назад (Крохин, 1960). Площадь водоема 242 км<sup>2</sup>, длина 29 км, максимальная ширина 18 км, максимальная глубина 148 м. Водоем обычно полностью очищается ото льда к июлю, ледостав происходит в ноябре. Температура воды в водоеме в летний период достигает 12–13°C (Куренков, 1979). В озере обитают две формы кокани – планктофаги и бентофаги (Куренков, 1979), и несколько форм гольцов рода *Salvelinus*.

Толмачевское озеро расположено на обширном вулканическом нагорье (Толмачевский дол) на высоте 615 м над уровнем моря. Чаша озера находится в кальдере потухшего вулкана толмачевской группы (Святловский, 1956). Горные системы региона сложены четвертичными породами. В 1996 г. водоем подвергся антропогенному преобразованию: в истоке р. Толмачева была построена плотина, озеро преобразовано в водохранилище. Современная площадь водоема составляет примерно 25 км<sup>2</sup>, длина ~10 км, максимальная ширина ~4 км, максимальная глубина ~40 м. Водоем полностью очищается ото льда к концу июня – началу июля, ледостав происходит в ноябре. Температура воды в водоеме в летний период достигает 15–17°C. Основу кормовой базы кокани составляют бентосные организмы (хириномиды, моллюски, гаммарусы). Во время массового лета амфибиотических насекомых подавляющая часть кокани питается имаго, собирая их с поверхности воды. Другие виды рыб в озере отсутствуют.

Ключевое озеро находится на водоразделе западного и восточного побережий Камчатки

в древней кальдере вулкана Ксудач (Апродов, 1982). Высота над уровнем моря 416 м. Площадь водного зеркала составляет 5.3 км<sup>2</sup>, длина ~3.5 км, максимальная ширина ~2 км, а глубина ~96 м. Водоем полностью очищается ото льда, по-видимому, к концу июня – началу июля. Максимальные значения температуры поверхностного слоя не превышают 13°C (Погодаев, Куренков, 2007). Основу питания кокани на данный момент составляют бентосные организмы (Погодаев, Куренков, 2007). Другие виды рыб в озере отсутствуют.

В Кроноцком и Толмачевском озерах выборки кокани взяты из уловов ставных жилковых сетей длиной 30–50 м, высотой 3–5 м и шагом ячеи 30 мм. Материал из оз. Ключевое представлен рыбами, выбросившимися по непонятным пока причинам на берег. Возможно, такое явление связано с какими-то аномалиями гидрохимического режима озера. Выбросы рыбы могли быть селективными, и имеющаяся выборка не отражает реальную структуру популяции. У всех пойманных рыб измеряли длину по Смитту (АС) с точностью до 1 мм. Чешуя собрана по стандартной методике (Мартынов, 1987). Всего исследовано 773 особи (табл. 1). В тех случаях, когда материал собирали во время нерестового сезона (Кроноцкое озеро), отобраны только те экземпляры, у которых чешуя была целая, без резорбированных краев.

Собранную чешую фотографировали при помощи установки Leica DMLS-2; полученные фотографии дополнительно обрабатывали в графическом редакторе Photoshop CS 2. Все измерения и определение возраста проводили по фотографиям при помощи программы ImageJ 1.37v. Опре-

**Таблица 1.** Объем собранных материалов (экз.)

Год	Озера		
	Толмачевское	Кроноцкое	Ключевое
2003	214	26	–
2004	204	33	–
2006	224	–	72

деляли следующие параметры: возраст рыб, общий радиус чешуи (от середины центральной площадки), радиус каждого годового кольца, число склеритов в каждой годовой зоне и межсклеритные расстояния.

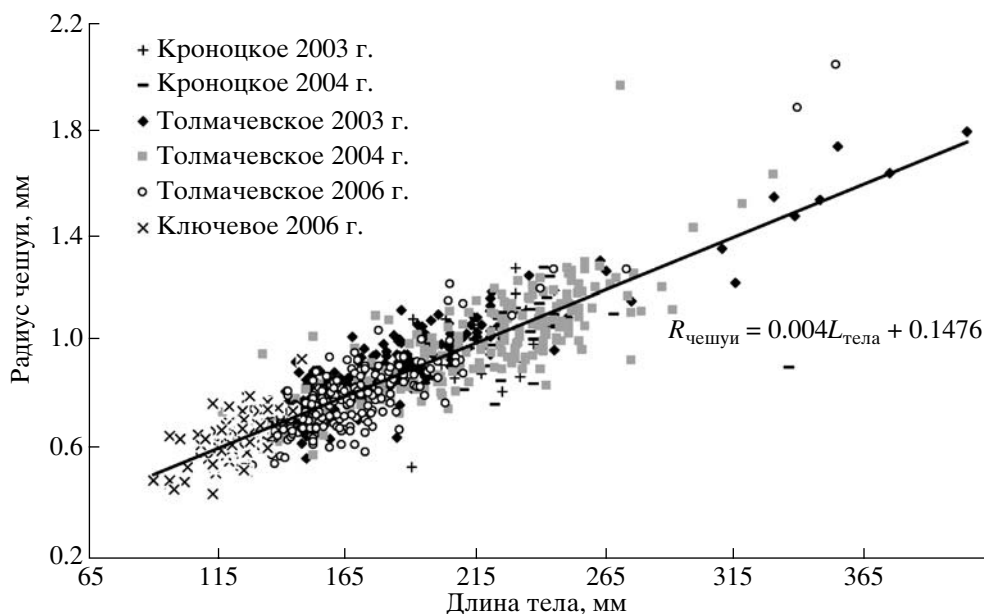
С учетом обоснованной нами ранее поправки (Маркевич, 2007б) возраст рыб, имевших в 1-й годовой зоне более 9 склеритов, оценивали как  $u + 1$ , где  $u$  – число годовых колец.

В связи с тем, что зависимость между длиной тела и конечным радиусом чешуи описывается прямой, не проходящей через начало координат (рис. 1), для обратного расчисления длины применяли формулу Розы Ли (Чугунова, 1959). Расчисления проводили только в интервалах наблюдаемых значений длины. Поскольку в уловах полностью отсутствовали сеголетки, обратное расчисление для них не проводили.

Для расчета удельной скорости роста было использовано уравнение Шмальгаузена-Броди по Мина и Клевезаль (1976):

$$C = \ln(L_{t+1}) - \ln(L_t),$$

где,  $C$  – удельная скорость роста,  $L_t$  и  $L_{t+1}$  – длина рыбы (мм) в возрасте  $t$  и  $t + 1$  (годы).



**Рис. 1.** Зависимость радиуса чешуи от длины тела (АС) кокани *Oncorhynchus nerka* из разных водоемов.

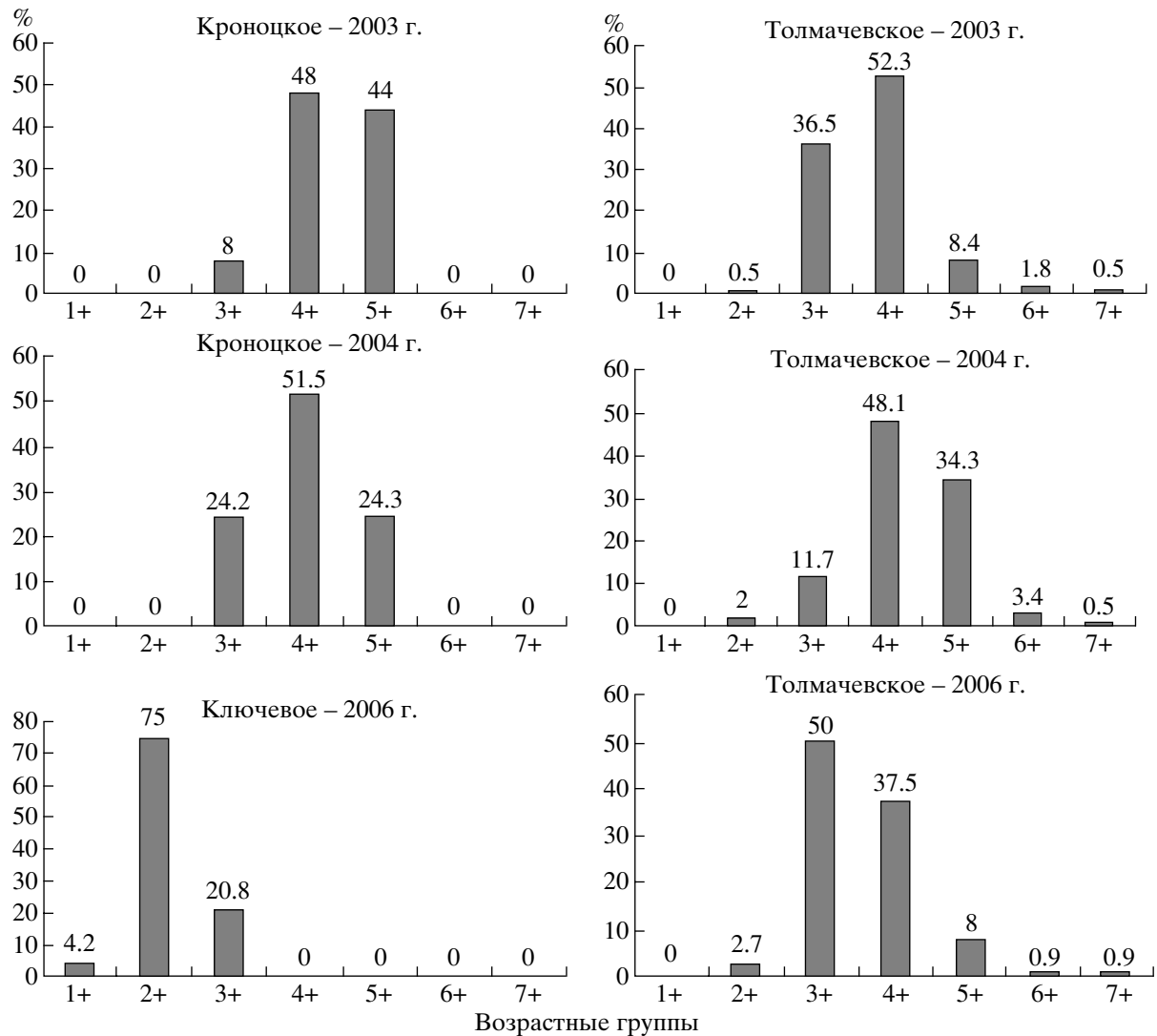


Рис. 2. Возрастной состав исследованных выборок кокани *Oncorhynchus nerka* из озер Кроноцкое, Толмачевское и Ключевое, 2003–2004 и 2006 гг.

Статистическая обработка проведена в программах Statistica 6.0 и Microsoft Excel 2003.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Соотношение между длиной рыбы и радиусом чешуи.** Между длиной кокани и радиусом ее чешуи наблюдается тесная взаимосвязь, которая хорошо описывается линейной зависимостью (рис. 1). Характер этой зависимости сходен для рыб из разных водоемов, но поля точек из-за существенной разницы в размерах рыб разных популяций разобщены. Самые крупные рыбы были пойманы в Толмачевском озере в 2003 и 2004 гг.; наиболее мелкие – в Толмачевском и Ключевом в 2006 г.; рыбы из Кроноцкого озера занимают промежуточное положение. Изменение длины в выборках может быть связано с изменением возрастной структуры популяции.

В процессе формирования популяции может происходить изменение характера роста рыб. Анализ зависимости между длиной тела и радиусом чешуи у кокани (рис. 1) дает возможность определить теоретическую длину тела молоди, при которой происходит закладка чешуи. В среднем для всех выборок длина сеголеток ( $L_0$ ) составляет 36.9 мм. Данную поправку ( $L_0$ ) необходимо ввести в уравнение Розы Ли. Для оценки роста провели анализ его удельной скорости для каждой из выборок и определили ширину каждой годовой зоны для разных поколений.

**Возрастной состав** выборок из разных популяций кокани представлен на рис. 2. В Кроноцком озере в 2003 и 2004 гг. возрастной состав уловов был сходен с таковым в Толмачевском озере за эти же годы. В уловах преобладали возрастные группы 4+, 5+; рыбы в возрасте 2+, 3+ составляли не более 37% общего улова. В 2006 г. возрастной

состав уловов в оз. Толмачевское изменился: доля младших возрастных групп увеличилась, а старших – уменьшилась. Мы предполагаем, что изменения, произошедшие к 2006 г., связаны с увеличением плотности популяции.

Половой зрелости в Кроноцком и Толмачевском озерах кокани достигает в возрасте 3+ и старше. В родительской популяции Кроноцкого озера фактически не отмечалось рыб в возрасте 6+ и 7+, в дочерней Толмачевского озера такие рыбы присутствуют. Выборка кокани из оз. Ключевое представлена в основном рыбами возраста 2+; группа 3+ составляет около 20% общего объема выборки. Старшие возрастные группы в имеющихся у нас материалах отмечены не были. Среди рыб возраста 2+ встречались половозрелые особи. На данный момент не ясно, есть ли в популяции оз. Ключевое рыбы других возрастных групп. На основании наших данных нельзя судить о реальной возрастной структуре популяции кокани этого озера.

**Удельная скорость роста.** Оценки удельной скорости роста кокани родительской и дочерних популяций в возрасте от 1+ до 5+ представлены на рис. 3<sup>1</sup>. Видно, что на ранних этапах жизненного цикла темп роста рыб из выборок Кроноцкого и Толмачевского озер в 2003 и 2004 гг. был сходен. Существенно отличаются от них выборки 2006 г. из озер Толмачевское и Ключевое (удельная скорость роста значительно ниже). Снижение удельной скорости роста особей Толмачевской популяции в возрастном диапазоне от 1+ до 2+ в 2006 г. по отношению к 2004 г. составило 19%. На последующих этапах жизненного цикла наиболее высокую удельную скорость роста демонстрируют особи из оз. Кроноцкое, самую низкую – из оз. Толмачевское в 2006 г.

Расчисленные значения длины тела кокани-доноров (оз. Кроноцкое) и кокани дочерних популяций (Толмачевское и Ключевое озера) представлены в табл. 2. Видно, что в целом длина рыб по возрастным группам в выборках оз. Кроноцкое была больше, чем в выборках Толмачевского озера (за исключением группы 5+ в 2003 и 2004 гг.). Самые малые размеры в возрастном диапазоне от 1+ до 3+ имели рыбы оз. Ключевое.

Наблюдаемые различия роста кокани разных выборок связаны, по-видимому, с состоянием популяции. На регистрирующих структурах изменения роста рыб выражаются как в уменьшении годовых приростов, так и в изменении числа приращенных склеритов.

**Приращение числа склеритов** у кокани к возрасту 0+ во всех озерах составляет в среднем от

<sup>1</sup> Выборки толмачевской популяции включают также небольшую группу рыб старшего возраста – 6+ и 7+, которые в других исследованных озерах отсутствовали. Поэтому сравнительный анализ удельных скоростей роста для этих возрастных групп не проводили. Данные для возрастных групп 6+ и 7+ из Толмачевского озера на рис. 3 не представлены.

Удельная скорость роста

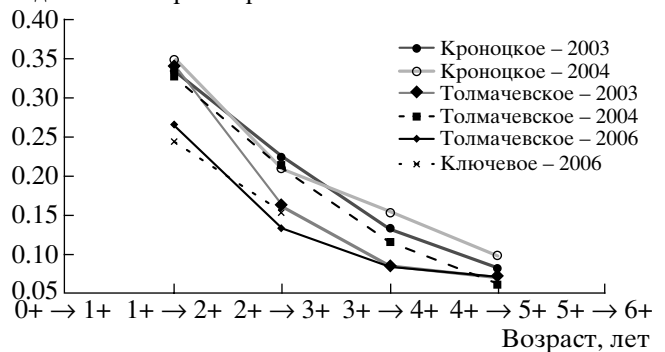


Рис. 3. Удельная скорость роста кокани *Oncorhynchus nerka* в озерах Кроноцкое, Толмачевское и Ключевое, 2003–2004 и 2006 гг. (в расчете на год).

6.9 до 8.2. Максимальное число склеритов в этой возрастной группе отмечено у популяции из Кроноцкого озера в 2004 г., минимальное – из оз. Ключевое; различия по средним значениям числа склеритов между популяциями достоверны ( $p < 0.999$ ). У толмачевской кокани в возрастных группах 1+–3+ за период с 2003 по 2006 гг. наметилась четкая тенденция к уменьшению числа сформированных склеритов. В старших возрастных группах эта тенденция не выражена, межгодовые различия не достоверны (табл. 3).

Наибольшее число склеритов во всех рассматриваемых популяциях нарастает к возрасту 1+ (в среднем 11–13). С возрастом число склеритов в годовых зонах уменьшается. Исключением является популяция кокани оз. Ключевое, где в возрасте 1+ и 2+ заложено одинаковое число склеритов – в среднем около 12 (табл. 3). По-видимому, рост рыб, обитающих в этом озере, несколько отличается от такового в других водоемах. Доказательством этого факта являются узкие межсклеритные промежутки на чешуе рыб из оз. Ключевое. Если у кокани кроноцкой популяции в возрасте 0+, 1+, 2+ в 2004 г. они составляют соответственно – 0.019, 0.017, 0.017 мм, а у толмачевской в 2006 г. – 0.019, 0.018, 0.016 мм, то у ключевой в 2006 г. – 0.015, 0.014 и 0.012 мм. Для более детального анализа особенностей роста рыб оз. Ключевое требуются дополнительные исследования.

**Расстояния между годовыми кольцами у рыб разных поколений.** Следует учитывать, что приведенное выше описание не всегда точно характеризует изменения показателей роста. Это связано с тем, что при проведении расчетов рассматриваются особи из разных поколений. Для описания изменений в характере роста необходимо рассмотреть приращение годовых колец по поколениям. Такие данные у нас имеются по толмачевской популяции (табл. 4).

Можно видеть, что расстояния между годовыми кольцами уменьшаются из года в год. За пери-

**Таблица 2.** Расчисленные оценки длины (АС, мм) кокани *Oncorhynchus nerka* разных популяций

Озеро	Год	Возраст, лет						
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Кроноцкое	2003	$\frac{109.7 \pm 4.48}{85-154(25)}$	$\frac{151.8 \pm 4.04}{122-203(25)}$	$\frac{189.1 \pm 3.42}{154-224(25)}$	$\frac{212.7 \pm 3.19}{176-237(23)}$	$\frac{225.4 \pm 4.35}{188-245(11)}$	$\frac{203}{(1)}$	–
	» 2004	$\frac{119.5 \pm 4.00}{87-171(33)}$	$\frac{167.5 \pm 3.97}{133-225(33)}$	$\frac{203.1 \pm 3.74}{169-268(32)}$	$\frac{230.9 \pm 5.37}{205-336(25)}$	$\frac{237.3 \pm 3.51}{220-252(8)}$	–	–
Толмачевское	2003	$\frac{104.4 \pm 1.29}{69-176(214)}$	$\frac{145.8 \pm 1.42}{106-229(214)}$	$\frac{171.5 \pm 1.83}{130-318(213)}$	$\frac{191.7 \pm 3.22}{141-338(135)}$	$\frac{248.6 \pm 11.19}{177-358(23)}$	$\frac{339.5 \pm 22.06}{275-405(5)}$	$\frac{375.0}{(1)}$
	» 2004	$\frac{110.5 \pm 1.32}{64-154(204)}$	$\frac{152.6 \pm 1.52}{91-204(204)}$	$\frac{189.0 \pm 2.10}{107-267(200)}$	$\frac{216.8 \pm 2.36}{117-307(176)}$	$\frac{240.8 \pm 2.98}{152-318(78)}$	$\frac{267.6 \pm 9.07}{235-321(8)}$	$\frac{330.0}{(1)}$
»	2006	$\frac{104.3 \pm 1.20}{62-150(204)}$	$\frac{135.2 \pm 1.24}{101-196(204)}$	$\frac{154.2 \pm 1.34}{108-221(198)}$	$\frac{169.9 \pm 2.40}{125-272(93)}$	$\frac{199.9 \pm 10.3}{154-329(17)}$	$\frac{279.3 \pm 50.48}{229-330(2)}$	$\frac{299.5 \pm 54.50}{245-354(2)}$
Ключевое	2006	$\frac{92.3 \pm 1.47}{64-115(72)}$	$\frac{116.8 \pm 1.21}{89-134(69)}$	$\frac{126.1 \pm 3.20}{96-147(15)}$	–	–	–	–

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя, в скобках – число исследованных особей.

**Таблица 3.** Число склеритов в годовых зонах у кокани *Oncorhynchus nerka* разных популяций (приведены данные только для полных лет жизни)

Озеро	Год	Возраст, лет						
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Кроноцкое	2003	$\frac{7.9 \pm 0.32}{5-9(20)}$	$\frac{11.6 \pm 0.36}{7-19(48)}$	$\frac{10.3 \pm 0.36}{5-15(39)}$	$\frac{9.0 \pm 0.41}{4-12(24)}$	$\frac{7.2 \pm 0.62}{5-11(11)}$	$\frac{5.0}{(1)}$	–
	» 2004	$\frac{8.2 \pm 0.15}{7-9(29)}$	$\frac{11.4 \pm 0.35}{7-18(50)}$	$\frac{10.4 \pm 0.42}{7-18(40)}$	$\frac{9.0 \pm 0.30}{7-12(9)}$	$\frac{7.0 \pm 0.50}{5-8(8)}$	–	–
Толмачевское	2003	$\frac{7.7 \pm 0.14}{5-9(80)}$	$\frac{12.8 \pm 0.16}{8-19(214)}$	$\frac{10.7 \pm 0.19}{4-17(213)}$	$\frac{7.9 \pm 0.20}{4-22(135)}$	$\frac{7.7 \pm 0.70}{4-18(23)}$	$\frac{8.2 \pm 0.49}{7-9(5)}$	$\frac{13}{(1)}$
	» 2004	$\frac{7.1 \pm 0.15}{4-9(88)}$	$\frac{12.2 \pm 0.16}{7-19(204)}$	$\frac{9.8 \pm 0.14}{6-16(200)}$	$\frac{8.9 \pm 0.19}{5-17(176)}$	$\frac{8.0 \pm 0.24}{4-16(78)}$	$\frac{6.9 \pm 0.72}{5-10(8)}$	$\frac{7}{(1)}$
»	2006	$\frac{7.1 \pm 0.12}{4-9(150)}$	$\frac{11.1 \pm 0.16}{6-17(224)}$	$\frac{8.6 \pm 0.16}{3-16(219)}$	$\frac{7.2 \pm 0.20}{4-15(107)}$	$\frac{7.0 \pm 0.51}{5-15(22)}$	$\frac{9.5 \pm 2.02}{6-13(4)}$	$\frac{10.5 \pm 2.50}{8-13(2)}$
Ключевое	2006	$\frac{6.9 \pm 0.19}{4-9(51)}$	$\frac{12.1 \pm 0.24}{8-19(69)}$	$\frac{12.3 \pm 0.51}{9-15(15)}$	–	–	–	–

Примечание как в табл. 2.

од наблюдений это уменьшение составило у молодки (0+ и 1+) около 35%, у неполовозрелых взрослых особей (2+ и 3+) – примерно 55% и у производителей (4+ и 5+) – 70%.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее, в 1980-х гг., в родительской (кроноцкой) популяции кокани находили особей семи возрастных групп, при этом существенно преобладала группа 5+ (Куренков, 1979). В настоящее время в уловах

из этого озера доминируют рыбы в возрасте 4+, рыбы в возрасте 6+ встречаются единично, в возрасте 7+ не встречаются вовсе. Возрастной состав толмачевской кокани в 2003–2004 гг. был близок к таковому кроноцкой, но в 2006 г. произошло существенное изменение соотношения возрастных групп (см. рис. 2). По литературным данным известно, что в процессе образования новой популяции часто происходят упрощения возрастной структуры (Маркевич, 1974). Однако в толмачевской популяции кокани упрощения возрастного состава не наблюдается.

Таблица 4. Расстояния между годовыми кольцами у рыб разных поколений толмачевской кокани *Oncohyalus nerka*

Поколения, год рождения	Возраст, лет							
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1995	–	$\frac{0.36(1)}{-}$	$\frac{0.21(1)}{-}$	$\frac{0.22(1)}{-}$	$\frac{0.25(1)}{-}$	$\frac{0.13(1)}{-}$	$\frac{0.37(1)}{-}$	$\frac{0.11(1)}{-}$
1996	–	$\frac{0.39(5)}{0.28-0.48}$	$\frac{0.33(5)}{0.27-0.40}$	$\frac{0.24(5)}{0.17-0.38}$	$\frac{0.21(5)}{0.14-0.29}$	$\frac{0.24(5)}{0.15-0.33}$	$\frac{0.11(5)}{0.04-0.23}$	$\frac{0.05(2)}{-}$
1997	$\frac{0.33(1)}{-}$	$\frac{0.34(25)}{0.20-0.43}$	$\frac{0.31(25)}{0.16-0.47}$	$\frac{0.21(25)}{0.14-0.32}$	$\frac{0.19(25)}{0.09-0.53}$	$\frac{0.09(25)}{0.03-0.23}$	$\frac{0.06(7)}{0.04-0.12}$	–
1998	$\frac{0.25(25)}{0.16-0.33}$	$\frac{0.33(184)}{0.15-0.61}$	$\frac{0.26(184)}{0.11-0.39}$	$\frac{0.20(184)}{0.08-0.60}$	$\frac{0.12(184)}{0.02-0.51}$	$\frac{0.07(72)}{0.02-0.35}$	$\frac{0.26(2)}{-}$	$\frac{0.13(2)}{-}$
1999	$\frac{0.23(120)}{0.11-0.33}$	$\frac{0.31(178)}{0.08-0.51}$	$\frac{0.23(178)}{0.11-0.39}$	$\frac{0.16(178)}{0.02-0.44}$	$\frac{0.08(100)}{0.03-0.36}$	$\frac{0.24(2)}{-}$	$\frac{0.04(2)}{-}$	–
2000	$\frac{0.23(23)}{0.15-0.39}$	$\frac{0.28(43)}{0.18-0.42}$	$\frac{0.21(43)}{0.11-0.34}$	$\frac{0.13(42)}{0.03-0.31}$	$\frac{0.14(18)}{0.08-0.29}$	$\frac{0.05(18)}{0.03-0.13}$	–	–
2001	$\frac{0.21(43)}{0.12-0.35}$	$\frac{0.29(89)}{0.13-0.49}$	$\frac{0.21(89)}{0.05-0.40}$	$\frac{0.15(85)}{0.08-0.27}$	$\frac{0.07(85)}{0.02-0.16}$	–	–	–
2002	$\frac{0.23(99)}{0.14-0.46}$	$\frac{0.25(109)}{0.08-0.43}$	$\frac{0.18(111)}{0.08-0.38}$	$\frac{0.09(111)}{0.02-0.17}$	–	–	–	–
2003	$\frac{0.26(6)}{0.22-0.28}$	$\frac{0.24(6)}{0.17-0.31}$	$\frac{0.11(6)}{0.09-0.13}$	–	–	–	–	–

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и (число исследованных рыб), под чертой – пределы варьирования показателя.

Напротив, в этой дочерней популяции присутствуют старшие возрастные группы, которые в родительской, по данным 2003–2004 гг., отмечены не были.

В 1990-х гг., через несколько лет после вселения кокани в пустующие водоемы, отмечался быстрый ее рост. Скорость роста была значительно выше, чем у особей родительской популяции (Куренков, 1999). В настоящее время мы наблюдаем другую картину. Самая высокая удельная скорость роста наблюдается для родительских популяций оз. Кривоножье. Выборки из Толмачевского озера за 2003 и 2004 гг. занимают промежуточное положение. В 2006 г. удельная скорость роста кокани в оз. Толмачевское заметно падает и становится близкой к таковой в оз. Ключевое, по крайней мере, до достижения возраста 3+. Поскольку Толмачевское и Ключевое озера имеют сходные температурные характеристики (Маркевич, 2007б), можно предположить, что в конечном итоге скорость роста в популяциях этих озер должна стать сходной на всем протяжении жизненного цикла. Прекращение промысла в Толмачевском озере в 2001 г., сопровождавшееся, вероятно, неконтролируемым ростом численности кокани, привело к ухудшению условий питания и, соответственно, к замедлению роста рыб. Процесс формирования этой популяции, видимо, еще не завершен. Тенденция к снижению темпа роста хорошо прослеживается и при рассмотрении расстояния между годовыми кольцами в поколениях. Из табл. 4 видно, что уменьшение годовых приростов чешуи характерно для кокани Толмачевского озера, по крайней мере, с 1995 г. Длительность процесса формирования популяции в данном случае объясняется рядом причин, в том числе, и антропогенным воздействием на экосистему. Постоянный подъем уровня воды приводит к увеличению площади водоема. Последнее обстоятельство также является одной из причин роста численности, что, в свою очередь, приводит, по-видимому, к дальнейшему ухудшению кормовых условий. Косвенным подтверждением этого служит обесцвечивание мышечных тканей у толмачевской кокани в 2006 г., что свидетельствует о недостатке каротиноидов, которые лососевые рыбы обычно получают, питаясь ракообразными (Микулин, 2000). По нашим данным, встречаемость ракообразных (*Rivulogammarus lacustris*) в желудках рыб в 2006 г. значительно упала. В конечном итоге, как известно, недостаток кормов может привести к падению численности рыб в водоеме (Карпевич, 1975).

Оз. Ключевое в отличие от Толмачевского не подвергалось антропогенной трансформации, и, по-видимому, процесс формирования популяции в Ключевом озере ближе к завершению, чем в Толмачевском.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Хотелось бы поблагодарить научных сотрудников и лаборантов, принимавших участие в полевых сборах материалов. Отдельную благодарность выражаю Е.В. Лепской за материалы из оз. Ключевого и С.Д. Павлову за материалы из оз. Кривоножье. Я глубоко признателен К.А. Савваитовой, В.Н. Леману и К.В. Кузищину за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах проведения данных работ.

Данная работа проведена при частичной финансовой и материальной поддержке: ВНИРО, КамчатНИРО, Проекта ПРООН/ГЭФ “Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование”; РФФИ, грант № 05-04-48413; Ведущие научные школы РИ-112/001/707; Университеты России № 07.03.011.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Апродов В.А. 1982. Вулканы. М.: Мысль, 362 с.
- Карпевич А.Ф. 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Наука, 431 с.
- Крохин Е.М. 1960. К вопросу о происхождении Кривоножского озера // Вопр. географии Дальнего Востока. № 4. С. 68–73.
- Куренков С.И. 1979. Популяционная структура кокани Кривоножского озера. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 250 с.
- Куренков С.И. 1985. Результаты интродукции кокани в оз. Карымское (Камчатка) // Сб. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 228. С. 98–105.
- Куренков С.И. 1999. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Тез. докл. обл. научно-практ. конф. Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Петропавловск-Камчатский. С. 30–39.
- Маркевич Г.Н. 2007а. Изменение длины жилой нерки – кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в условиях интродукции в Толмачевское озеро (Западная Камчатка) // Матлы 8-й междунар. конф. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский, 20–25 ноября 2007 г. С. 227–228.
- Маркевич Г.Н. 2007б. Формирование структуры чешуи у озерной нерки *Oncorhynchus nerka* из водоемов Камчатки и определение ее возраста // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 173–178.
- Маркевич Н.Б. 1974. Биология атерины *Atherina mitchellii* Eichw. в Аральском море. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 27 с.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Урал. отд. Коми НЦ АН СССР, 36 с.
- Микулин А.Е. 2000. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 231 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Погодаев Е.Г., Куренков С.И. 2007. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3(31). С. 394–406.
- Святловский Е.А. 1956. Южно-Быстринский хребет на Камчатке // Тр. лаб. вулканологии. Вып. 12. С. 8–15.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.