

УДК 597.553.2.574.3

РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ ЖИЛОЙ ФОРМЫ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* В ТОЛМАЧЁВСКОЕ ОЗЕРО (КАМЧАТКА)

© 2009 г. Г. Н. Маркевич

Московский государственный университет

E-mail: g-markevich@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.12.2007 г.

Приведены данные по современному (2003–2007 гг.) состоянию популяции нерки-кокани *Oncorhynchus nerka*, интродуцированной в Толмачёвское озеро более 20 лет назад. С момента вселения популяция кокани претерпела существенные изменения: снизились удельная скорость роста, средняя длина и масса рыб в уловах, плодовитость. Изменился характер питания с планктонного на бентосное. Кокани стала питаться во время нереста. Нерест сместился на более поздние сроки (с начала сентября на конец сентября–начало октября).

В Азии жилая форма нерки *Oncorhynchus nerka* – кокани, относительно немногочисленна. Естественные популяции известны в нескольких внутренних водоемах Японии, в оз. Сопочное на о. Итуруп (Курильская гряда) и в оз. Кроноцкое (восточная Камчатка). В Северной Америке кокани распространена значительно шире, обитает как совместно, так и отдельно от проходной нерки (Nelson, 1968; Behnke, 2002).

В Японии и США кокани была заселена во многие озёра и водохранилища. Начало широкомасштабных работ по интродукции было положено в Японии в 1894 г. (Tokui, 1965). Всего было осуществлено 65 пересадок, из которых 23 оказались удачными. В России программа по расселению жилой нерки осуществлена на Камчатке в период с 1976 по 1990 г. Кокани из оз. Кроноцкое интродуцировали в водоемы, где, как правило, другие виды рыб отсутствовали. Всего было совершено 8 вселений – в озёра Карымское, Толмачёвское, Ключевое, Демидовское, Тихое, Халактырское, Сево и Хангар. Интродукция в оз. Тихое оказалась неудачной (Погодаев, Куренков 2007). В оз. Карымское популяция была уничтожена в результате извержения одноименного вулкана (Куренков, 1999). Выжила ли кокани в озёрах Халактырское и Хангар пока неизвестно, исследований в этих водоемах не проводили. На данный момент есть сведения о 4 искусственно созданных популяциях.

Наиболее многочисленная популяция кокани обитает в Толмачёвском озере (водохранилище). До вселения кокани в этом водоеме рыбы не обитали. Непреодолимым препятствием для тихоокеанских лососей являлся 17-метровый водопад в верхнем течении р. Толмачёвка. Интродукция была проведена в два этапа. В 1985 г. из Кроноцкого озера было переселено 90 производителей; в 1988 г. из Карымского озера (куда кокани была

также вселена из Кроноцкого в 1976 г.) – 800 сеголеток (Куренков, 1999). С момента вселения кокани в Толмачёвское озеро прошло 22 года. Водоем за это время претерпел значительные изменения, связанные со строительством Толмачёвского каскада ГЭС, начатым в 1997 г., и преобразованием озера в водохранилище. Процесс формирования экосистемы в нем до сих пор не завершен, однако кокани натурализовалась в водоеме и сформировала самовоспроизводящуюся популяцию.

Исследования, проведенные нами на Толмачёвском озере в 2003–2007 гг., позволяют выявить изменения биологических параметров кокани этого водоема и оценить современное состояние ее популяции. В настоящей статье приведены данные об особенностях популяционной структуры кокани Толмачёвского озера в сравнении с таковыми родительской популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на Толмачёвском озере в 2003–2004 и 2006–2007 гг. в период с июля по октябрь. Краткая характеристика этого озера была приведена ранее (Маркевич, 2008). Обловы кокани проводили ставными сетями длиной 30–50 м, с высотой стенки 3–5 м и шагом ячеи 33, 30, 27, 25 и 22 мм. Объем собранных материалов представлен в табл. 1.

Измерение длины тела по Смитту и массы проводили по стандартным методикам (Правдин, 1966); длину измеряли с точностью до 1 мм, массу – до 0.1 г. Чешую отбирали по стандартной методике (Чугунова, 1959; Мартынов, 1987); ее обработку проводили в камеральных условиях. Чешую фотографировали при помощи установки Leica DMLS-2. Фотографии дополнительно обрабатывали в графическом редакторе Photoshop CS 2. Измерения общего радиуса чешуи (от середины

Таблица 1. Объем собранного материала (число рыб, экз.)

Показатели	Сроки сбора материала			
	20.07–10.08.2003	21.07–14.08.2004	20.07–14.09.2006	25.07–21.09.2007
Длина и масса	277	573	224	1384*
Пол	277	573	224	3922
Плодовитость	24	73	32	179
Возраст и рост	214	204	224	–
Питание	39	393	–	1465
Нерестовая окраска	–	–	–	2478
Микроструктура гонад	44	–	54	–

Примечание. * – помимо этого, выполнены тотальные промеры длины рыб в уловах – всего промерено 5407 экз.

центральной площадки) и радиусов каждого годового кольца, а также определение возраста выполняли по фотографиям при помощи программы ImageJ 1.37v.

Спектры питания исследовали в полевых условиях. Определяли степень наполнения желудков (в баллах), частоту встречаемости (доля рыб с данным пищевым объектом в желудке от общего числа исследованных рыб) и соотношение разных групп организмов в пищевом комке (произведение частоты встречаемости объекта на его среднюю долю, в %).

Формирование нерестовой окраски изучали в течение всего полевого сезона 2007 г. Всех особей (в преднерестовом состоянии и нагуливающих) по степени выраженности нерестовой окраски и некоторым другим признакам распределяли на 4 группы: 1 – нерестовая окраска не выражена – рыбы с типичной пелагической окраской (чешуя хорошо отделяется от тела, гонады находятся на II–III стадиях зрелости); 2 – нерестовая окраска выражена слабо (чешуя легко отделяется от тела, гонады IV стадии зрелости); 3 – нерестовая окраска выражена (чешуя плохо отделяется от тела, гонады IV, в редких случаях – V стадии зрелости); 4 – нерестовая окраска выражена хорошо (чешуя от тела не отделяется, гонады IV либо V стадии зрелости).

Плодовитость определяли в полевых условиях: подсчитывали число ооцитов в одной из гонад и пересчитывали данные на общую массу яичников.

Микроструктуру гонад исследовали в пробах, собранных в 2003 и 2006 г. и фиксированных в 4%-ном растворе формальдегида. Проводку осуществляли в этанол-ксилоловой среде с добавлением эозина для окрашивания мелких объектов. Срезы толщиной 5 мкм делали на микротоме сазачного типа и окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну с последующим окрашиванием эозином (Ромейс, 1953). Микрофотографии гистологических препаратов выполнены с помощью микроскопа, совмещенного с цифровой видеокамерой (система Leica DC), при

увеличении окуляра $\times 10$ и объективов $\times 10$, 20, 40, 100; обработка изображений – в программах DC Viewer и Photoshop 9.0.

Степень развития яичников определяли по старшей генерации ооцитов (при выделении ступеней цитоплазматического роста мы руководствовались методами, впервые примененными Персовым (1966) при исследовании гонад лососевых рыб).

Статистическую обработку данных проводили в пакетах программ Statistica 6.0 и Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса. Средняя длина кокани в уловах с момента ее вселения в Толмачёвское озеро в 1985 и 1988 г. ежегодно снижалась (Маркевич, 2007). По данным Куренкова (1999), в 1991 г. она составляла 420 мм, при максимальной – 525 мм. В период с 1991 по 1998 г. средняя длина снизилась до 297 мм (на 29.3%), с 1998 по 2004 г. – до 204 мм (на 31.3%). Четкая тенденция снижения длины и массы продолжается и в последние годы (табл. 2).

Средняя длина с 2004 по 2006 г. уменьшилась на 20.1%, масса тела при этом снизилась более чем в 2 раза. В 2007 г. средние показатели остались такими же, как и в 2006 г., однако максимальные продолжили снижение. Общее уменьшение средней длины в 2007 г. относительно 1991 г. составило 61.2%, максимальной – 49.7%.

Возраст и рост. В уловах кокани отмечены особи 6 возрастных групп (табл. 3); доминируют возрастные группы 3+, 4+ и 5+, доля остальных не превышает 6%. В 2003 и 2004 г. преобладала возрастная группа 4+. В 2006 г. произошло изменение возрастного состава уловов – доля рыб в возрасте 4+ снизилась, соответственно повысилась доля рыб в возрасте 3+, т.е. произошло некоторое омоложение стада.

Ранее (Маркевич, 2007) было показано, что в 2006 г. произошло также заметное снижение удельной скорости роста. В среднем по всем возрастным группам это снижение составило более

Таблица 2. Длина, масса тела и соотношение полов кокани *Oncorhynchus nerka* в уловах 2003–2007 гг.

Показатели	Годы			
	2003	2004	2006	2007
Длина, мм	$\frac{186 \pm 2.8}{131-405}$	$\frac{204 \pm 1.9}{86-329}$	$\frac{163 \pm 2.0}{108-354}$	$\frac{163 \pm 0.4}{83-264}$
Масса, г	$\frac{89.8 \pm 5.53}{27.7-705.5}$	$\frac{117.2 \pm 2.9}{6.2-441.9}$	$\frac{51.1 \pm 1.84}{12.3-334.8}$	$\frac{55.3 \pm 0.78}{6.9-187.1}$
Масса без внутренностей, г	$\frac{77.2 \pm 4.89}{22.9-605.5}$	$\frac{99.7 \pm 3.0}{5.1-394.9}$	$\frac{45.3 \pm 2.05}{11.0-312.5}$	$\frac{49.4 \pm 0.73}{6.2-174.7}$
Соотношение полов, самцы : самки	1.20 : 1	1.75 : 1	3.02 : 1	2.16 : 1

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

20%. Кроме того, в последние годы прослеживается и явная тенденция к уменьшению расстояний между годовыми кольцами на чешуе. Закономерное снижение этого показателя в поколениях толмачёвской кокани наблюдается, по крайней мере, с 1995 г.: в возрасте 0+ и 1+ на 35%, в возрасте 2+ и 3+ на 55%, в возрасте 4+ и 5+ на 70% (Маркевич, 2008).

Соотношение полов. В период с 1993 по 2002 г. соотношение полов в толмачёвской популяции никогда не было стабильным, в разные годы преобладали то самцы, то самки. По данным Куренкова (1999), соотношение самцов к самкам в 1999 г. составляло 0.4 : 1, а в 2000 г. – 1.8 : 1.

В период с 2003 по 2007 г. в популяции наблюдалось увеличение доли самцов. В 2003 г. соотношение полов было близко к 1 : 1, в 2004 г. доля самцов существенно возросла, к 2006 г. соотношение полов достигло 3 : 1, а для некоторых станций – более 4 : 1 ($n = 783$). В 2007 г. доля самцов несколько снизилась, но все же осталась высокой.

Состояние гонад и плодовитость. Средние показатели массы гонад и гонадосоматического индекса (ГСИ) у кокани существенно варьировали в разные годы (табл. 4). В 2003 и 2006 г. гонады самок были меньше, чем в 2004 и 2007 г. Такие различия объясняются, в первую очередь, степенью готовности производителей к нересту: в 2004 и 2007 г. доля рыб с гонадами IV и V стадий зрелости в выборках была значительно больше.

В течение периода наблюдений отмечено снижение абсолютной плодовитости самок, достигших преднерестового состояния: с 2003 по 2007 г. средний и максимальный показатели сократились соответственно более чем в 2 и 3 раза. По имеющимся у нас архивным данным КамчатНИРО, средняя абсолютная плодовитость в 2001 г. составляла 517 икринок, что в 1.5 раза выше, чем в 2003 г.

Микроструктура яичников. Результаты гистологических исследований показали, что в гонадах самок кокани, как правило, присутствуют несколько генераций ооцитов. По преобладанию

той или иной генерации исследованных рыб можно разделить на 3 группы: 1 – рыбы, в гонадах которых основная часть ооцитов находится на 3-й ступени цитоплазматического роста, единично встречаются также ооциты 2-й и 4-й ступеней. Сюда же отнесены самки с ооцитами всех ступеней цитоплазматического роста примерно в равном соотношении (рис. 1а); 2 – рыбы, в гонадах которых ооциты находятся на 5-й ступени цитоплазматического роста в фазе формирования кортикальных вакуолей; 3 – рыбы, в гонадах которых ооциты перешли в период вителлогенеза.

Морфологические отклонения в строении гонад. У кокани Толмачёвского озера отмечается ряд морфологических отклонений в строении гонад. Часто правая и левая гонады сильно различаются по размеру; как правило, левая гонада была в 2–5 раз меньше правой. В ряде случаев у самок в гонадах IV стадии зрелости отмечалась значительная доля резорбирующихся ооцитов. В 2003 г. в уловах встречались самки, у которых одна гонада имела естественный бледно-оранжевый цвет, а другая – зелёно-чёрный. Гистологический анализ показал, что в гонаде зелёно-чёрного цвета происходит тотальная резорбция ооцитов (рис. 1б, 1в), что не типично ни для жилых, ни для проходных тихоокеанских лососей и не описано в литературе.

Созревание и нерест. Нерест кокани в Толмачёвском озере происходит, по-видимому, в конце сентября – начале октября. Сроки созревания и

Таблица 3. Соотношение возрастных групп (%) кокани *Oncorhynchus nerka* в уловах в 2003–2006 гг.

Годы	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
2003	0.5	36.5	52.3	8.4	1.8	0.5
2004	2.0	11.7	48.1	34.3	3.4	0.5
2006	2.7	50.0	37.5	8.0	0.9	0.9

Таблица 4. Масса гонад (IV и V стадии зрелости) и абсолютная плодовитость (IV стадия зрелости) кокани *Oncorhynchus nerka* Толмачёвского озера, 2003–2007 гг.

Показатели	Годы			
	2003	2004	2005	2006
	Самцы			
Масса гонад, г	$\frac{0.87 \pm 0.13(27)}{0.24-3.00}$	$\frac{3.29 \pm 0.13(192)}{0.80-9.80}$	$\frac{2.07 \pm 0.13(63)}{0.42-4.40}$	$\frac{1.81 \pm 0.04(524)}{0.14-6.25}$
ГСИ, %	$\frac{1.2 \pm 0.13(27)}{0.4-3.0}$	$\frac{2.8 \pm 0.10(191)}{0.3-11.0}$	$\frac{3.9 \pm 0.18(63)}{0.9-8.0}$	$\frac{3.2 \pm 0.06(522)}{0.3-23}$
	Самки			
Масса гонад, г	$\frac{3.93 \pm 0.85(27)}{0.45-18.28}$	$\frac{7.16 \pm 0.63(75)}{0.70-23.60}$	$\frac{3.49 \pm 0.36(31)}{0.64-8.12}$	$\frac{6.55 \pm 0.23(192)}{0.60-15.10}$
ГСИ, %	$\frac{2.5 \pm 0.16(21)}{1.5-4.0}$	$\frac{5.5 \pm 0.31(75)}{0.8-14.0}$	$\frac{5.9 \pm 0.47(31)}{2.1-14.0}$	$\frac{11.00 \pm 0.30(192)}{2.0-21.0}$
Плодовитость, шт.	$\frac{356 \pm 41}{126-1053}$	$\frac{234 \pm 13}{89-555}$	$\frac{166 \pm 11}{63-305}$	$\frac{150 \pm 4}{36-313}$

Примечание. ГСИ – гонадосоматический индекс вычисляли как отношение массы гонад к массе рыбы без внутренностей, %. В скобках – число исследованных рыб. Остальные обозначения как в табл. 2.

нереста зависят, в первую очередь, от времени освобождения водоема ото льда, а также от температуры воды в летний период. Например, в 2007 г. зима была аномально малоснежная (в зимний период выпало только 40% климатической

нормы осадков), и озеро, по-видимому, раньше освободилось от снега и льда. В результате первые созревающие производители в уловах были отмечены уже к середине августа, зрелые рыбы (с гонадами V стадии зрелости) единично встреча-

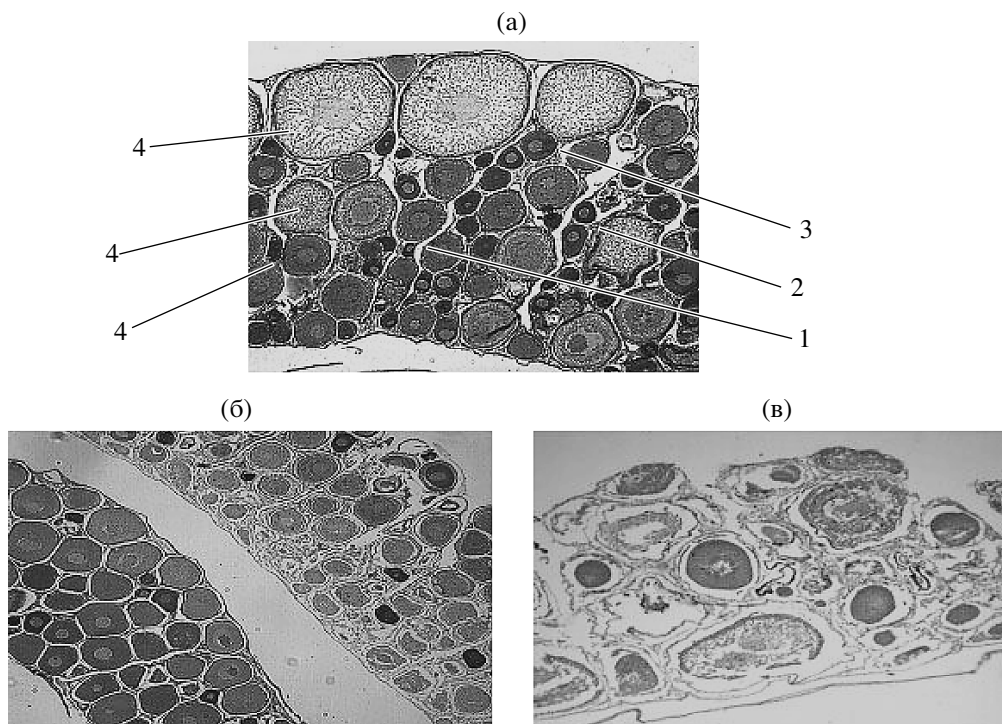


Рис. 1. Яичники кокани *Oncorhynchus nerka* из Толмачёвского озера, 02.08.2003 г.: а – гонада самки (длиной 19,6 см и массой тела 107,3 г, IV стадия зрелости) с ооцитами разных ступеней (1 – 2-я, 2 – 3-я, 3 – 4-я, 4 – 5-я ступень) цитоплазматического роста; б – поперечные срезы обеих гонад самки (131 см, 28,3 г, III стадия зрелости), слева – гонада естественного бледно-оранжевого цвета с нормально развивающимися ооцитами, справа – зеленовато-чёрного цвета с резорбирующимися ооцитами; в – гонада самки (171 см, 62,2 г, III стадия зрелости) более интенсивного зеленовато-чёрного цвета с резорбцией ооцитов и рыхлой стромой. Увеличение: а и б – 10×5 , в – 10×10 .

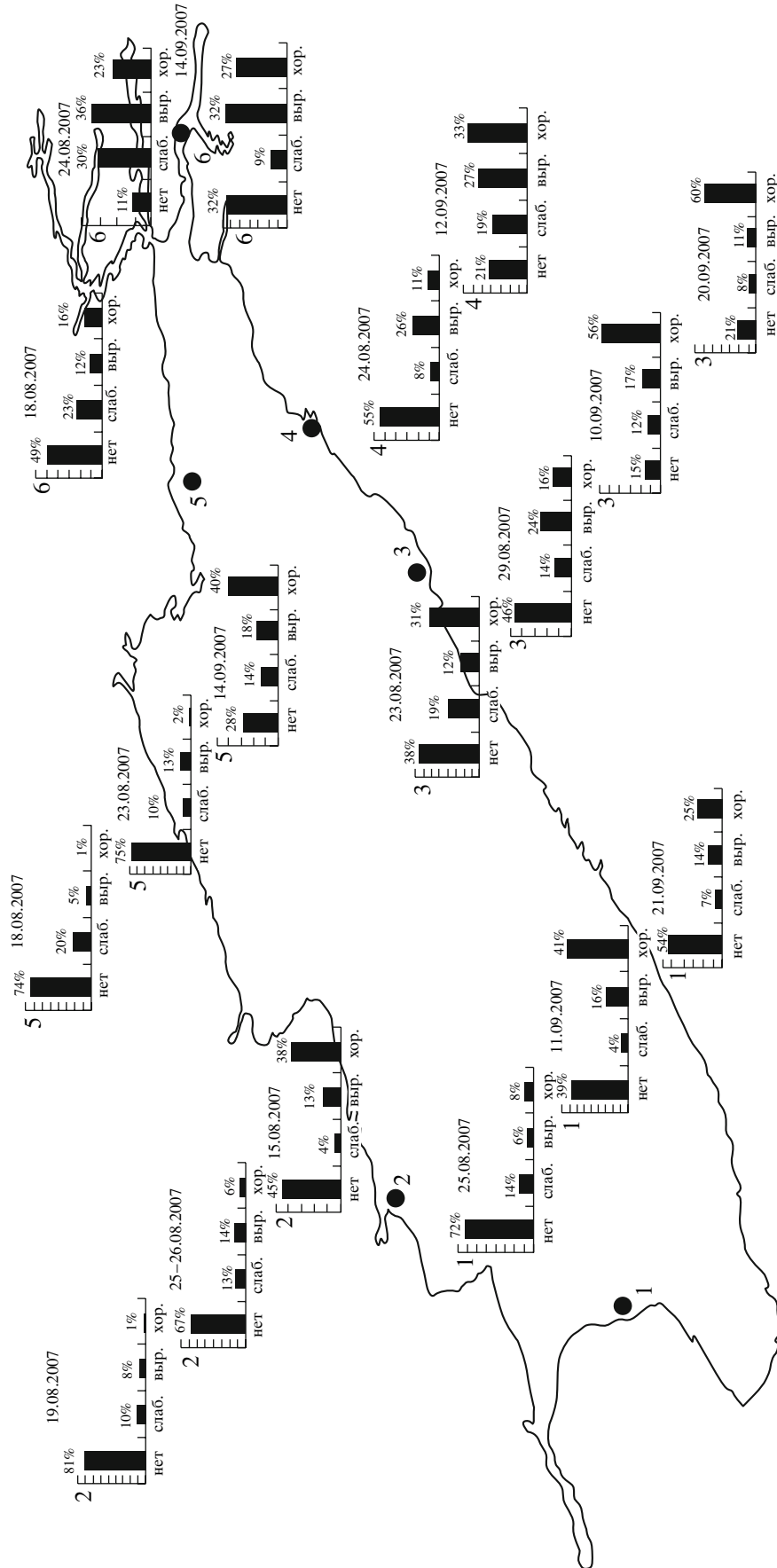


Рис. 2. Динамика созревания кокани *Oncorhynchus nerka* в Толмачёвском озере. 18.08.–21.09.2007 г. Цифрами отмечены номера станций и соответствующие им гистограммы. Обозначения: нет – нерестовая окраска не выражена, слаб. – нерестовая окраска слабо выражена, выр. – нерестовая окраска выражена, хор. – нерестовая окраска хорошо выражена.

Таблица 5. Спектр питания и наполнение желудков у неполовозрелых и половозрелых особей кокани *Oncorhynchus nerka* в разных частях оз. Толмачёвское, 2007 г.

Пищевые компоненты	Западный берег				Восточный берег			
	неполовозрелые		половозрелые		неполовозрелые		половозрелые	
	лето	осень	лето	осень	лето	осень	лето	осень
Соотношение компонентов в пищевом комке, %								
Бокоплавы	45.4	62.3	25.0	55.8	–	0.0	0	0.5
Хирономиды	1.3	0	14.3	0	–	20.5	43.4	23.2
Моллюски	0	2.9	0	3.0	–	0.0	1.5	0.3
Воздушные насекомые	20.3	0	39.4	3.0	–	11.1	2.0	2.6
Водные насекомые	0	3.2	0	0	–	0.0	0	3.2
Растительные остатки	27.1	9.3	14.3	37.0	–	3.3	53.1	31.6
Остракоды	5.7	0	7.0	0	–	35.6	0	10.6
Икра кокани	0	0	0	0	–	17.3	0	12.9
Неопределенный пищевой объект	0	9.4	0	1.2	–	8.9	0	14.9
Песок	0.2	12.9	0	0		3.3	0	0
Баллы:	Наполнение желудка, %							
0	14.8	8.8	22.2	30.9	–	0	12.1	20.5
1	0	11.8	0	20.6	–	0	3.3	25.6
2	7.4	2.9	5.6	11.4	–	0	5.5	20.5
3	25.9	35.3	44.4	20.6	–	0	48.3	10.3
4	33.4	29.4	16.7	6.2	–	0	16.5	15.4
5	18.5	11.8	11.1	10.3	–	100	14.3	7.7

лись в конце августа, а нерест, по-видимому, начался в середине сентября.

Половой зрелости кокани достигает в возрасте 3+ и старше. Нерестовая окраска весьма разнообразна и у зрелой рыбы может варьировать от лимонно-жёлтой до ярко-красной. Отмечено, что у рыб с жёлтой, лимонно-жёлтой и жёлто-красной нерестовой окраской на теле существенно больше мальковых пятен, чем у рыб с типичной красной пигментацией. Нерестовая окраска у кокани является четким индикатором, отражающим степень подготовленности рыб к нересту. В редких случаях в уловах встречались рыбы со зрелыми гонадами, но невыраженной нерестовой окраской (их доля была значительно меньше 1% и при дальнейшем анализе динамики созревания их не учитывали). Изменение соотношения рыб с разной степенью выраженности нерестовой окраски в течение нерестового периода 2007 г. представлено на рис. 2. В период с августа по сентябрь доля особей с хорошо выраженной нерестовой окраской закономерно повышается на всей акватории озера. Неполовозрелые рыбы постоянно присутствуют в уловах. К этой группе относятся особи в возрасте 2+¹ и старше с гонада-

ми II стадии зрелости. У южного, восточного и северо-восточного берегов (рис. 2: станции 3, 4, 5, 6) доля их в течение сезона постепенно снижается и к середине–концу сентября составляет не более 35% уловов. На станциях западного и северного берегов эта доля стабильна и даже во время нереста достигала 45–55% улова. По-видимому, северо-западная часть озера является в большей степени нагульной, а основные нерестовые площади сосредоточены вдоль южного берега и в восточной части водоема. Однако в небольших заливах северного берега в конце сентября нами были пойманы производители с характерными нерестовыми повреждениями (ободранными плавниками и боками), что позволяет предположить, что и здесь имеются небольшие нерестилища. Наличие на теле рыб нерестовых повреждений свидетельствует о том, что кокани, как и проходные лососи, строит гнезда на твердых галечных грунтах.

Непосредственно нерест кокани мы не наблюдали. Однако можно предположить, что нерестилища локализованы вдоль берегов на небольшой глубине, так как обловы, проведенные в середине сентября в 200 м от южного берега на глубине 20 м, результатов не дали, тогда как около берегов в этот период ловилось довольно много рыб с хорошо выраженной нерестовой окраской.

¹ Сеголетки (0+) и двухлетки (1+) в данной статье не анализируются ввиду отсутствия их в сетных уловах.

Питание. Основу кормовой базы кокани в Толмачёвском озере составляет бентос. Выделены следующие объекты: бокоплав, хирономиды, водные насекомые, остракоды, икра кокани, растительные остатки, песок. Спектры питания особей из разных частей водоёма различались коренным образом (табл. 5). В западной части озера в пище кокани преобладают гаммарусы (частота встречаемости 0.28–0.74), в восточной – хирономиды (0.29–0.88). Во время массового лёта амфибиотических насекомых значительная часть кокани у западного берега переходит на питание ими, собирая корм с поверхности воды. Насекомые встречаются в пищевом комке с частотой 0.26–0.43.

Различия в спектрах питания можно объяснить неодинаковыми условиями в разных частях водоёма. Восточная часть более мелководна (глубины не более 5 м), подвержена влиянию речного стока; грунты в основном илистые. В западной части глубины значительно больше, речного стока нет, а грунты песчаные и мелкокаменистые. Во многих случаях желудки рыб и в западной, и в восточной части водоёма были наполнены растительными остатками.

В целом, содержимое желудков у половозрелых и неполовозрелых особей было сходным в течение как летнего, так и осеннего сезонов. Характерно, что рыбы питаются даже во время нереста, хотя и менее интенсивно. И у западного, и у восточного берега более 30% половозрелых рыб в осенний период имели наполнение желудка 3–5 баллов. У производителей, пойманных на нерестилищах, в желудках найдено значительное количество лососевой икры, ее доля в среднем составляет около 13% общего объема пищевого комка.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось выше, после интродукции кокани из Кроноцкого и Карымского озёр в Толмачёвское прошло более 20 лет. За это время кокани успела сформировать в озере многочисленную популяцию. В первые годы после вселения благодаря благоприятным кормовым условиям средняя длина и масса толмачёвской кокани в несколько раз превосходили таковые родительской популяции оз. Кроноцкого (Куренков, 1999). Существенное влияние на процесс формирования популяции оказало антропогенное воздействие на экосистему и хозяйственная деятельность человека (Маркевич, 2007). В 1997 г. озеро было преобразовано в водохранилище. До строительства плотины численность популяции кокани была относительно стабильна, ее росту препятствовали неблагоприятные условия зимовки и промерзание литоральных нерестилищ (Куренков, 1999). В этот период средние показатели длины и массы рыб практически не менялись. После строительства плотины размеры кокани существенно уменьшились. В период с 1998 по 2002 г. факто-

ром, сдерживающим рост численности и поддерживающим относительную стабильность размерных показателей, явился, по-видимому, промысел. После его закрытия в 2002 г. размеры рыб продолжили уменьшаться (Маркевич, 2007). На данный момент длина и масса толмачёвской кокани существенно ниже, чем кроноцкой. Средняя длина кроноцкой кокани в уловах в 1973 г. составляла 240 мм (Куренков, 1979), т.е. была в 1.5 раза больше, чем в настоящий момент в Толмачёвском озере. При этом возрастной состав и соотношение возрастных классов в кроноцкой популяции было сходным с таковым у толмачёвской. Уменьшение длины характерно для всех интродуцированных популяций кокани. Так, в оз. Карымское за период с 1986 по 1992 г. средняя длина кокани снизилась с 330 до 182 мм (Куренков, 1999). Характерное снижение длины и массы было отмечено также для популяций озёр Ключевое и Сево (Погодаев, Куренков, 2007). Снижение длины у толмачёвской кокани связано, в первую очередь, с падением удельной скорости роста (Маркевич, 2008). Явное уменьшение приростов чешуи в поколениях прослеживается, по крайней мере, с середины 1990-х годов.

В толмачёвской популяции по-прежнему присутствуют рыбы старших возрастов (4+ и 5+), во время как в других интродуцированных популяциях они не выявлены. Кроме того, в выборках из Толмачёвского озера, в отличие от таковых из Кроноцкого, отмечены рыбы в возрасте 6+ и 7+ (Маркевич, 2008). Возрастные группы 6+ и 7+ в других дочерних популяциях отсутствуют (Куренков, 1999; Погодаев, Куренков, 2007).

За последние годы у кокани Толмачёвского озера произошел резкий сдвиг в соотношении полов в сторону преобладания самцов. Аналогичные тенденции отмечены и для популяции Карымского озера, где соотношение полов в течение ряда лет изменилось от 3 : 1 в 1984 г. до 25 : 1 в 1992 г. (значение различий в соотношении полов по критерию «фи» составляет 9.68, что достоверно с вероятностью 0.95). В Ключевом озере соотношение полов в 1991 г. составляло 1 : 1, в 1993 г. – 4 : 1 (Куренков, 1999). Сдвиг соотношения полов в сторону преобладания самцов может свидетельствовать о недостатке кормовых ресурсов в водоемах. Из литературы известно, что процесс созревания самцов требует меньших энергетических затрат (Казаков, 1982). За последние годы в Толмачёвском озере существенно снизилась плодовитость самок – с 2001 по 2007 г. почти в 3.5 раза.

Нерест кокани в Толмачёвском озере начинается позже, чем в Кроноцком. Сроки нереста сдвинуты, как минимум, на 15 дней. Вероятно, это связано с различиями в температурном режиме водоемов.

Объектом интродукции в Толмачёвское озеро была многотычиночная форма кокани Кроноцкого

озера, описанная Куренковым (1979) как планктофаг. В настоящее время кокани в Толмачёвском озере питаются исключительно бентосными организмами. Переход на бентосные корма отмечен также и для популяции оз. Ключевое (Погодаев, Куренков, 2007). Изменение характера питания может быть связано с низкой численностью зоопланктона в озерах. Интересным, ранее не описанным фактом явилось питание производителей кокани во время нерестового сезона. Зарегистрированы случаи питания непосредственно на нерестилищах, причем у существенной части рыб во время нереста в пищевом комке присутствовала икра кокани.

У кокани Толмачёвского озера в строении половых желез отмечен ряд морфологических отклонений от нормального развития. Часто две части гонады одной особи сильно различаются по размеру, в некоторых случаях у самок наблюдается частичная или тотальная резорбция ооцитов в одной из гонад. В гонадах кокани могут одновременно присутствовать ооциты разных ступеней цитоплазматического роста (со 2-й по 5-ю), что согласуется с данными по нерке Курильского озера (Городовская, 2002).

Для толмачёвской кокани отмечено разнообразие нерестовой окраски, для популяций из других водоёмов этот факт не зафиксирован. В целом, степень выраженности нерестовой пигментации зависит от содержания каротиноидов, накопленных в подкожном слое (Микулин, 2000). Интенсивность синтеза пигментов, который регулируется меланоцитстимулирующим гормоном, может сильно варьировать (Медников, 2005). Вопрос формирования нерестовой окраски у кокани требует дальнейшего детального изучения, так как известно, что признаки формирования брачной окраски лежат в основе классификации и систематики лососевых рыб (Чернавин, 1918).

В целом можно заключить, что за прошедшие годы в популяции кокани Толмачёвского озера произошли изменения многих биологических параметров, и в настоящее время она существенно отличается по ним от родительской популяции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен М.Ю. Петрову и С.В. Шмигалеву (КамчатНИРО), Е.Д. Павлову и А.И. Манухову (ВНИРО) за участие в сборе полевых материалов; Е.В. Микодиной, М.А. Седовой, А.В. Карлышевой и В.В. Чебановой (ВНИРО) за помощь в обработке и интерпретации гистологических материалов и материалов по питанию; К.А. Савваитовой (МГУ) и В.Н. Леману (ВНИРО) за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах проведения исследований.

Работа проведена при частичной финансовой и материальной поддержке ВНИРО, КамчатНИРО, Проекта ПРООН/ГЭФ “Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое ис-

пользование”; РФФИ, грант № 05-04-48413; Ведущие научные школы РИ-112/001/707; Университеты России № 07.03.011.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Городовская С.Б. 2002. Сравнительный анализ состояния яичников покотной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* из р. Озерная в разные годы // Экологическая физиология и биохимия рыб в аспекте продуктивности водоемов. Сб. науч. тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 141. С. 146–152.
- Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 144 с.
- Куренков С.И. 1979. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 250 с.
- Куренков С.И. 1999. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Тез. докл. обл. научно-практич. конф. Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Петропавловск-Камчатский. С. 30–39
- Маркевич Г.Н. 2007. Изменение длины жилой нерки – кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в условиях интродукции в Толмачёвское озеро (Западная Камчатка) // Мат-лы 8-й междунар. конф. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский, 20–25 ноября 2007 г. С. 227–228.
- Маркевич Г.Н. 2008. Возрастная структура и рост жилой нерки – кокани *Oncorhynchus nerka* естественной и интродуцированных популяций в озёрах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 494–500.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Урал. отд. Коми НИЦ АН СССР, 36 с.
- Медников Б.М. 2005. Организм, геном, язык. Избранные труды. М.: Т-во научн. изд. КМК, 452 с.
- Микулин А.Е. 2000. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 231 с.
- Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей. М.–Л.: Наука, 44 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.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 270 с.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 648 с.
- Чернавин В.А. 1918. Брачные изменения скелета лососей // Изв. Отд. рыболовства и научно-промысл. исследований. Т. 1. Вып. 1. С. 7–80.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North American. New York: Bulk Publ., 359 p.
- Nelson J.S. 1968. Distribution and nomenclature of North American kokanee *Oncorhynchus nerka* // J. Fish. Res. Board Can. V. 25. № 2. P. 409–414.
- Tokui T. 1965. Studies on the kokanee salmon. Transplantation of the kokanee in Japan // Sci. Rept. Hokkaido Salmon Hatch. № 5. P. 46–61.