

УДК 597.553.2.591.53

ИЗМЕНЕНИЕ ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ КОКАНИ *ONCORHYNCHUS NERKA* ОЗ. ТОЛМАЧЁВСКОЕ В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

© 2009 г. Г. Н. Маркевич

Московский государственный университет

E-mail: g-markevich@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.06.2008 г.

Проведен анализ питания кокани *Oncorhynchus nerka* оз. Толмачёвское, переселенной из оз. Кроноцкое более 20 лет назад. В оз. Кроноцкое обитают 2 формы кокани, различающиеся по характеру питания (планктофаги и бентофаги) и некоторым морфологическим признакам. По числу тычинок на 1-й жаберной дуге толмачёвская кокани соответствует кроноцким планктофагам, однако планктоном в водоеме вселения питаются лишь единичные рыбы и только в осенний период. Основной пищей являются более крупные организмы: летом – имаго насекомых, осенью – бентос. Характеризуется питание крупных и мелких рыб в разных районах озера в период с июля по сентябрь. Изменение экосистемы озера, связанное со строительством Толмачёвской ГЭС и образованием водохранилища, по-видимому, повлияло на характер питания рыб – за период с 2003 по 2007 г. существенно снизилось число жертв в желудках и индекс наполнения желудков, при этом резко возросла доля в составе пищевого комка непищевых объектов, в основном растительных остатков.

Ключевые слова: кокани, озерная нерка, питание, интродукция.

Кокани – жилая форма нерки *Oncorhynchus nerka* – была переселена из оз. Кроноцкое во многие безрыбные водоемы Камчатского п-ова, в частности в 1985 и 1988 г. в оз. Толмачёвское (Куренков, 1999). В настоящее время в этих озерах сформировались многочисленные популяции кокани, существенно отличающиеся от исходной меньшей длиной тела, показателями роста и плодовитости (Маркевич, 2007, 2008а, 2009). После строительства плотины ГЭС в 1996 г. оз. Толмачёвское превратилось в водохранилище, и условия обитания сформировавшейся в нем популяции кокани существенно изменились. Увеличение численности популяции и фундаментальные преобразования экосистемы озера негативно повлияли на кормовую базу кокани и вызвали изменение характера её питания.

В настоящей работе обобщены данные по питанию кокани в оз. Толмачёвское и проанализированы изменения характера питания, произошедшие за ряд последних лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в оз. Толмачёвское¹ с июля по сентябрь в 2003–2004 и 2006–2007 гг. Рыб от-

лавливали жаберными сетями (шаг ячеи 22, 25, 27, 30 мм, длина 30 м, высота стенки 3 м, экспозиция около 12 ч). Данные за 2003, 2004 и 2006 г. представлены в целом по водоему, за 2007 г. – отдельно по 7 станциям (рис. 1), характеризующимся разными экологическими условиями. Ст. 1 (южный берег) – затопленный участок кедрового и ольхового стланика, нерестилище в русле затопленного ручья; на дне ил и гниющие древесные остатки; литораль, глубина 1–2 м. Ст. 2 (южный берег) – зона, непосредственно прилегающая к коренной чаше озера; затопленной растительности почти нет, дно песчано-каменистое; узкая литораль шириной 10–15 м, далее – свал и профундаль, глубиной 10–12 м. Ст. 3 (западный берег) – затопленный участок вересковой пустоши; растительных остатков мало, дно песчаное; литораль, глубина 1–2 м. Ст. 4 (северный берег) – русло затопленного ручья; растительных остатков мало, дно песчаное; литораль, глубина 2–4 м. Ст. 5 (северный берег) – затопленный участок горного склона (лавовый поток); растительные остатки присутствуют в умеренном количестве; дно сложено крупными камнями и валунами; литораль, глубина 2–3 м. Ст. 6 (восточный берег) – затопленный участок кедрового и ольхового стланика в устье р. Правая Толмачёва; растительных остатков много, дно илистое; литораль, глубина 1–2 м. Ст. 7 (центр озера) – дно илистое; профундаль, глубина 34–37 м.

¹ Район работ был подробно описан в предыдущих публикациях (Маркевич, 2008б, 2009), и в данной статье мы его не приводим. Отметим лишь, что оз. Толмачёвское является проточным, но ввиду наличия 17-метрового водопада в верхнем течении р. Толмачёва проходные лососи в водоём не заходят.

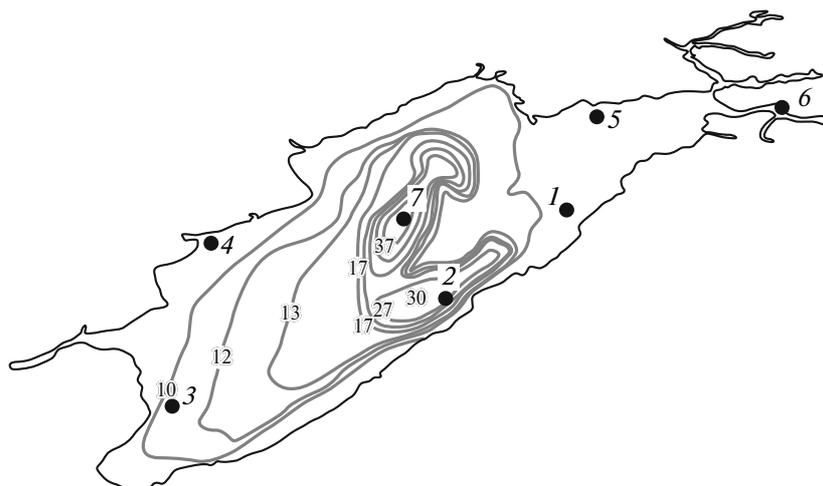


Рис. 1. Схема расположения станций облова на акватории оз. Толмачёвское. Линиями обозначены изобаты.

Сборы 2003, 2006 и 2007 г. обработаны в камеральных условиях; в 2004 г. проводили только полевую обработку материалов. Всего собрано 1655 экз. кокани длиной (по Смитту, AC) 83–405 мм, из которых пищу в желудках имели 1340 экз. (табл. 1).

Рыб разделили на 2 условные группы: мелкие особи – $AC \leq 160$ мм, в основном неполовозрелые, и крупные – $AC > 160$ мм, половозрелые. По данным Куренкова (1979), родительская популяция кокани оз. Кроноцкое представлена 2 формами – планктофагами и бентофагами, которые различаются по числу тычинок на 1-й жаберной дуге. Поэтому для определения принадлежности толмачевской кокани к той или иной форме у 84 экз. просчитали тычинки на 1-й жаберной дуге.

Содержимое желудков анализировали по стандартным методикам (Методическое пособие ..., 1974). Кормовые объекты рассматривали по группам (насекомые, моллюски, хирономиды и т.д.), определяли их число и массу (с точностью до 0.001 г), а также размеры (до 0.1 см) отдельных пищевых объектов. Индивидуальные индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) вычисляли

как отношение массы пищевого комка к массе рыбы, умноженное на 10000; среднее значение ИНЖ в выборках определяли с учетом пустых желудков. Частота встречаемости (ЧВ) рассчитана как отношение числа рыб с данным видом пищи к общему числу питающихся рыб.

Сходство пищи рыб разной длины из разных районов озера определяли с помощью индекса пищевого сходства – ИПС (Методическое пособие ..., 1974):

$$\text{ИПС} = \sum_{i=1}^n \min(X_i; Y_i),$$

где X_i, Y_i – доля данного пищевого компонента в сравниваемых группировках рыб, ‰ массы пищевого комка.

Статистическая обработка проведена в программах Microsoft Exell 2003, Microsoft Access 2003, STATISTICA 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика питания кокани. В оз. Толмачёвское кокани потребляет в основном

Таблица 1. Объем исследованного материала

Период сбора	Число рыб, экз.		Длина рыб (AC) в уловах, мм	
	всего	питающиеся	M	$min-max$
VII–VIII.2003	123	114	186	131–405
VII–VIII.2004	325	245	204	86–329
VII–VIII.2006	135	125	163	108–354
VII–IX.2007	1072	856	163	83–264
Всего	1655	1340		

Примечание. M – среднее значение показателя, $min-max$ – пределы варьирования.

Таблица 2. Характеристика содержимого в желудках кокани *Oncorhynchus nerka* оз. Толмачёвское в июле–августе 2003–2007 гг.

Кормовые объекты	Годы						
	2003		2004	2006		2007	
	ЧВ, %	ДМ, %	ЧВ, %	ЧВ, %	ДМ, %	ЧВ, %	ДМ, %
Насекомые (имаго)	76	48.1	53	75	40.7	72	61.5
Хирономиды							
куколки	41	25.1	1	19	4.4	45	6.0
личинки	15	4.4	8	16	13.2	26	6.3
Гаммарусы	19	11.1	49	38	16.7	19	12.2
Моллюски	2	0.1	9	14	18.0	11	8.6
Личинки (E + P + T)*	14	11.2	1	0	0	2	0.4
Прочие	0	0	0	4	7.0	10	5.0
ИНЖ, ‰	55.7 (0–428.6)		–	32.0 (0–239.8)		32.4 (0–356.9)	

Примечание. ЧВ – частота встречаемости кормовых организмов, ДМ – доля объекта по массе; ИНЖ – индекс наполнения желудка: за скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования; * – представители отрядов Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera.

воздушных насекомых и бентосные организмы (табл. 2). Имаго насекомых встречаются у 53–76% рыб, доля их по массе составляет от 41 до 62%. Качественный состав насекомых по годам менялся, обычно количественно преобладали имаго хирономид (Chironomidae), а в 2007 г. – цикады (Cicadidae). Куколки хирономид встречались в среднем у 1/3 рыб, составляя 4–25% массы пищи. Встречаемость гаммарусов (Gammaridae) в разные годы варьировала от 19 до 49%, причем в 2004 г. 1/4 рыб питались только ими. В 2006 г. гаммарусы встречались в питании относительно часто, но единично. Доля их по массе в период исследований составляла 11–17%. Встречаемость остальных кормовых объектов относительно невелика. Обращает на себя внимание, что личинки поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera), ручейников (Trichoptera) более или менее часто встречались только в 2003 г. Моллюски в питании кокани на литорали встречаются единично, а в профундали – у 20% рыб. Их доля по массе была низкой в 2003 г. и резко возросла в 2006–2007 гг. Потребление икры кокани и случаи каннибализма во все годы исследований были редки. Судя по индексу наполнения желудка, в 2003 г. рыбы питались значительно интенсивнее, чем в 2006 и 2007 г. – средний показатель в последние годы уменьшился более чем в 1.5 раза, снизились и его максимальные значения (табл. 2).

Существенно отличаются 2006 и 2007 гг. от 2003 г. и по числу жертв в желудках кокани (табл. 3). Число имаго насекомых снизилось в 2–4 раза, куколок хирономид – в 6–9 раз, гаммарусов – в 2 раза; личинки поденок, веснянок и ручейников практически исчезли из пищи рыб. Резко возросло число

моллюсков – более чем на порядок. Аналогичные тенденции прослеживаются и по весовым характеристикам кормовых объектов (табл. 3).

Почти у половины особей (44%) в желудках был встречен один тип пищи, при этом число жертв в одном желудке обычно не велико, хотя иногда достигало 900 экз. и более. Средние размеры кормовых объектов не превышали 2–3 мм, только гаммарусы были крупнее – в среднем 6 мм. Тем не менее, изредка в пище рыб встречались имаго насекомых длиной до 13 мм, личинки хирономид до 14 мм, гаммарусы до 20 мм и моллюски с диаметром раковины до 10 мм.

Питание крупных и мелких рыб несколько различалось, поэтому ниже мы рассматриваем их отдельно.

Особенности питания крупных и мелких рыб в течение сезона откорма в 2007 г. На рис. 2 представлены спектры питания и индексы наполнения желудков кокани в отдельных участках озера, отличающихся рельефом дна и глубиной, в течение лета и осени 2007 г.

Мелкие рыбы практически на всех прибрежных станциях летом в основном потребляли имаго насекомых. Только на северной литорали они питались преимущественно гаммарусами, а в центре озера (в глубоководной части) – моллюсками. В этот период моллюски постоянно встречались в пище рыб и на южной прибрежной станции (2), однако их доля по массе не превышала 20%. Осенью, после завершения массового лёта имаго, отчетливо проявились особенности питания рыб в разных районах озера. В южной его части на глубине (ст. 2) рыбы стали потреблять больше моллюсков – 50% по массе, а на мелково-

Таблица 3. Число жертв (над чертой) и их масса (под чертой) в одном желудке кокани *Oncorhynchus nerka* в 2003, 2006 и 2007 г.

Кормовые объекты	2003		2006		2007	
	<i>M</i>	<i>min-max</i>	<i>M</i>	<i>min-max</i>	<i>M</i>	<i>min-max</i>
Насекомые (имаго)	$\frac{44.6}{146.8}$	$\frac{0-348}{0-1200}$	$\frac{9.9}{38.5}$	$\frac{0-112}{0-337}$	$\frac{17.0}{45.4}$	$\frac{0-920}{0-1870}$
Хирономиды						
куколки	$\frac{15.4}{76.4}$	$\frac{0-230}{0-1320}$	$\frac{1.7}{4.2}$	$\frac{0-55}{0-124}$	$\frac{2.6}{4.2}$	$\frac{0-155}{0-228}$
личинки	$\frac{23.7}{13.5}$	$\frac{0-193}{0-238}$	$\frac{6.7}{12.5}$	$\frac{0-755}{0-930}$	$\frac{2.9}{6.5}$	$\frac{0-776}{0-800}$
Гаммарусы	$\frac{1.7}{33.9}$	$\frac{0-67}{0-680}$	$\frac{0.9}{15.8}$	$\frac{0-19}{0-578}$	$\frac{0.7}{12.0}$	$\frac{0-37}{0-810}$
Моллюски	$\frac{0.1}{0.1}$	$\frac{0-5}{0-4}$	$\frac{2.4}{17.1}$	$\frac{0-145}{0-1130}$	$\frac{1.3}{7.0}$	$\frac{0-113}{0-1209}$
Личинки (Е + П + Т)	$\frac{2.4}{34.3}$	$\frac{0-83}{0-1740}$	—	—	$\frac{0.1}{0.3}$	$\frac{0-4}{0-85}$

Примечание как в табл. 1.

дь (ст. 1) остракод — 35%. В это время в северо-восточной части (ст. 5) мелкие рыбы перешли на питание хирономидами — до 80% по массе, в западной (ст. 3) — гаммарусами — до 50%, а в приустьевой зоне р. Правая Толмачёва (ст. 6) в питании кокани появился придонный планктон — 22%. Соответственно сходство пищи мелких рыб в разных частях озера было менее 40%.

Индексы наполнения желудков мелких рыб в оз. Толмачёвское низкие. Летом, как правило, средний показатель не превышал 50‰. Только в южной и западной частях озера в конце июля он достигал 110‰. В сентябре практически на всех станциях ИНЖ был менее 40‰. Доля рыб с пустыми желудками от лета к осени возросла от 1 до 13%.

Крупные рыбы, в отличие от мелких, в разных частях озера питались сходно на протяжении всего сезона откорма. Летом они предпочитали насекомых, однако их доля в пищевом комке была меньше, чем у мелких рыб: на разных станциях она варьировала в июле в пределах 30–70%, в августе — 40–80% массы. В летнее время практически на всех станциях в желудках рыб встречались гаммарусы; их доля по массе достигала иногда 30–50%. Моллюски в течение июля–августа отмечены на нескольких станциях, но их вклад в питание был несущественным. Осенью на всех станциях крупные рыбы предпочитали гаммарусов (до 70–90% массы пищевого комка), и только на литорали у устья р. Правая Толмачёва (ст. 6) значительную долю в питании крупных рыб, как

и мелких, составляли планктонные организмы: придонные хидориды (*Chydorus*) и циклопы (*Cyclops*). В сентябре у южного побережья (ст. 2) существенно возросло потребление моллюсков (42%); в северной (ст. 4) и восточной (ст. 6) части озера отмечены случаи потребления собственной икры.

В течение всего сезона наблюдений ИНЖ у крупных рыб был ниже, чем у мелких. Максимальный показатель (40‰) отмечен в конце июля на участке затопленной вересковой пустоши (ст. 3). В августе ИНЖ не превышал 25‰, в сентябре — 20‰. Доля рыб с пустыми желудками от лета к осени возросла с 10 до 15%. Отчасти такие низкие значения, по крайней мере, для пойманных в сентябре рыб можно объяснить прекращением или менее активным питанием во время нереста. Следует, однако, отметить, что половозрелые особи кокани, в отличие от производителей проходных тихоокеанских лососей, питаются даже во время нереста. В сентябре встречались питающиеся особи с ярко выраженной нерестовой окраской.

В табл. 4 представлены индексы сходства пищи мелких и крупных рыб в разных районах озера.

Как видно, летом на всех участках озера заметных различий в составе пищи мелкой и крупной кокани не наблюдается: рыбы обеих размерных групп потребляют в основном имаго насекомых. Осенью, когда количество этого обильного и легкодоступного корма уменьшается, мелкие и

Таблица 4. Индексы пищевого сходства (%) мелких и крупных особей кокани *Oncorhynchus nerka* в разных районах озера, 2007 г.

Месяцы	Номера станций					
	1	2	3	4	5	6
Август	79.41	79.27	80.70	75.67	82.21	82.28
Сентябрь	12.27	52.74	75.14	52.10	16.89	58.69

Таблица 5. Сравнительная характеристика содержимого желудков мелкой и крупной кокани *Oncorhynchus nerka* в оз. Толмачёвское по годам

Годы	Число рыб, экз.	Средний ИНЖ, ‰	Доля непищевых объектов, %	Доля пустых желудков, %
Мелкие рыбы				
2003	54	59.0	0.5	11
2006	86	34.4	16.4	4
2007	499	44.8	33.7	8
Крупные рыбы				
2003	69	53.2	12.0	6
2006	49	27.7	36.5	6
2007	559	16.6	49.9	13

крупные рыбы переходят на разные пищевые объекты. Соответственно и сходство пищи мелких и крупных рыб резко снижается. Но и те и другие питаются в основном бентосными организмами, планктон обнаружен в желудках лишь у единичных особей.

Индексы наполнения желудков у мелких и крупных рыб в 2003, 2006 и 2007 г. За период исследования наблюдается устойчивое снижение ИНЖ и увеличение доли некормовых объектов (растительных остатков, песка, мелких камней) в содержимом желудков кокани разного размера (табл. 5). Наиболее отчетливо эта тенденция прослеживалась у крупных рыб: средние значения ИНЖ в 2006 и 2007 г. были соответственно в 2 и 3 раза ниже, чем в 2003 г. Доля непищевых объектов в их желудках за этот период возросла с 12 до 50%. Непищевыми объектами в основном были грубые растительные остатки, размеры отдельных фрагментов достигали 30 мм и 75 мг. Реже в желудках рыб встречались песок и мелкие камни (до 198 мг). В 2007 г. у 8% проанализированных рыб желудки были заполнены только растительными остатками, которые иногда не только повреждали стенки желудка, но и врастали в них. Причем число рыб, у которых доля растительных остатков в пищевом комке составляла 100%, с июля по сентябрь возрасла как среди мелких (с 0 до 7%), так

и среди крупных особей (с 4 до 28%). В предыдущие годы такие рыбы встречались единично. Вероятно, в последние годы кокани стали чаще питаться со дна, где скапливается много мелких обломков от затопленного ольхового и кедрового стланика.

Питание кокани родительской и интродуцированной популяций. Как отмечалось выше, в донорском водоеме — оз. Кроноцкое, из которого переселяли кокани, обитают 2 группировки жилой нерки, различающиеся некоторыми особенностями морфологии и экологии, в том числе и по характеру питания — планктофаги и бентофаги (Куренков, 1979). У планктофагов на 1-й жаберной дуге находится 38–48 тычинок, у бентофагов 31–37. У рыб с числом тычинок больше 39 в пищевом спектре доминируют (около 75%) планктонные ракообразные; суммарная доля имаго насекомых, куколок и личинок хирономид составляет 25%. Вселенная в оз. Толмачёвское кокани по числу тычинок на 1-й жаберной дуге (36–48) соответствует кроноцким планктофагам, однако планктоном практически не питается.

При рассмотрении характера питания кокани в оз. Толмачёвское следует иметь в виду 2 аспекта: изменение питания в условиях освоения новой экосистемы и изменения, произошедшие в результате превращения озера в водохранилище. На первом этапе формирования популяции кокани в безрыбном водоеме, где ее численность не регулировалась присутствием хищника, пресс на кормовую базу оказался чрезмерным. Так, в 1990-х гг. (в первые годы после вселения кокани) биомасса зоопланктона в оз. Толмачёвское составляла 6.3 г/м³, в 2000 г. снизилась до 0.27 г/м³, в 2004 г. — до 0.25 г/м³ (Базаркина, 2001). При этом в 2000–2004 гг. более чем на половину биомасса зоопланктона была представлена босминой *Bosmina longirostris*, имеющей меньшее значение в питании кокани, а численность значимых кормовых объектов (*Daphnia*, *Diaptomus*, *Cyclops*) снизилась больше чем на порядок (Базаркина, 2008, Маркевич, 2009). Для сравнения, в оз. Кроноцкое биомасса кормового зоопланктона составляла в среднем 0.66 г/м³ (Куренков, 1979). Снижение численности и биомассы зоопланктона отмечено и в других озерах, куда был интродуцирован этот вид (Погодаев, Куренков, 2007). В результате характер питания кокани в этих озерах изменился с планктонного на бентосный. Так, пищу кокани оз. Ключевое² в 1989–1993 гг. составлял исключительно зоопланктон, а с 1997 г. — только бентос, причем крупные рыбы часто поедали сеголеток своего вида (Погодаев, Куренков, 2007). На основании вышесказанного, можно предположить, что и в оз. Толмачёвское в первые годы после пе-

² Кокани была вселена в оз. Ключевое в 1985 г.

реселения кокани питалась зоопланктоном, а по мере снижения его биомассы перешла на питание бентосом.

Пока остается неясным, как повлияло строительство плотины на кормовую базу озера и, соответственно, на характер питания кокани. При заполнении водохранилища были затоплены обширные прибрежные участки, заросшие ольховым и кедровым стланиками, что повлекло за собой процесс эвтрофирования. В результате гниения растительных остатков в придонном слое коренной чаши озера в летний период резко падает концентрация кислорода и появляется сероводород. Негативные изменения экосистемы сказались, очевидно, на питании кокани — существенно уменьшилось число пищевых объектов в желудках и индексы наполнения желудков, резко возросла доля непищевых объектов, в основном растительных остатков.

Таким образом, несмотря на то, что в оз. Толмачёвское вселили кокани-планктофагов, образовавшаяся популяция в последние годы перешла на питание бентосом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен К.А. Савваитовой (МГУ) и В.Н. Леману (ВНИРО) за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах проведения исследований; В.В. Чебановой и С.Э. Френкель (ВНИРО), Ю.С. Решетникову и О.А. Поповой (ИПЭЭ РАН) за помощь в обработке и интерпретации материалов; Л.А. Базаркиной (КамчатНИРО) за любезно предоставленный материал по зоопланктону; сотрудникам ВНИРО М.Ю. Петрову, С.В. Шмигалеву, Е.Д. Павлову и А.И. Манухову, принимавшим участие в полевых сборах материалов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базаркина Л.А.* 2001 Изменение зоопланктоценоза озера Толмачёва в связи со строительством ГЭС // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат-лы II междунар. науч. конф. 9–10 апреля 2001 г., Петропавловск-Камчатский. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камшат. С. 149–151.
- Базаркина Л.А.* 2008. Современное состояние планктонного сообщества в Толмачёвском водохранилище (южная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат-лы IX междунар. науч. конф. 25–26 ноября 2008 г., Петропавловск-Камчатский. С. 24–27.
- 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. науч.-практ. конф. Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Петропавловск-Камчатский. С. 30–39.
- Маркевич Г.Н.* 2007. Изменение длины жилой нерки — кокани (*Oncorhynchus nerka*) в условиях интродукции в Толмачёвское озеро (западная Камчатка) // Мат-лы 8-й междунар. конф. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. 20–25 ноября 2007 г., Петропавловск-Камчатский. С. 227–228.
- Маркевич Г.Н.* 2008а. Возрастная структура и рост жилой нерки — кокани *Oncorhynchus nerka* в естественной и интродуцированных популяциях водоемов Камчатского полуострова // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 494–500.
- Маркевич Г.Н.* 2008б. Интродукции жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в безрыбные водоемы Камчатки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Маркевич Г.Н.* 2009. Результаты интродукции жилой нерки — кокани *Oncorhynchus nerka* в Толмачёвское озеро (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 85–92.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Погодаев Е.Г., Куренков С.И.* 2007. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kannerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3(31). С. 394–406.