

УДК 574.5(285:571.66):597.552.511

**Е.В. Лепская, М.В. Коваль, Л.А. Базаркина, Т.В. Бонк, Е.В. Бочкова,  
В.Ф. Бугаев, Д.С. Виноградова, К.В. Лосенкова, Т.В. Гаврюсева,  
В.Д. Свириденко, Н.В. Сергеенко, Е.А. Устименко, С.Б. Городовская\***

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, 683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

**СТАНОВЛЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ  
ЭКОСИСТЕМЫ ТОЛМАЧЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
(П-ОВ КАМЧАТКА) И АККЛИМАТИЗИРОВАННОЙ В НЕМ  
ПОПУЛЯЦИИ КОКАНИ (*ONCORHYNCHUS NERKA KENNERLYI*)**

Показано поэтапное развитие экосистемы водоема и искусственно созданной в нем популяции кокани. К настоящему времени на фоне усиления прогресса водной массы Толмачевского водохранилища произошло истощение запаса фосфора, азота и биодоступного железа в воде, что привело к снижению продуктивности фитопланктона. Биомасса зоопланктона в водоеме сохраняется на уровне 0,4 г/м<sup>3</sup>. В 2009–2013 гг. зоопланктон формировали копепода *Cyclops scutifer* и 3 вида мелких кладоцер: *Holopedium gibberum*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia* (*Daphnia*) группы *cristata*. В 2009–2013 гг. популяция кокани была представлена малочисленным по сравнению с периодом до 2006 г. мелкоразмерным стадом с возрастом производителей от 4 до 7 лет. Обширный пищевой спектр с большой долей непищевых объектов (щепки, растительный детрит) в сочетании с высоким коэффициентом потребления свидетельствует о недостатке кормо-

---

\* Лепская Екатерина Викторовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: lepskaya@list.ru; Коваль Максим Владимирович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: koval.m.v@kamniro.ru; Базаркина Лидия Анатольевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bazarkina.l.a@kamniro.ru; Бонк Татьяна Васильевна, научный сотрудник, e-mail: bonk.t.v@kamniro.ru; Бочкова Елена Валентиновна, научный сотрудник, e-mail: e\_v\_botch@mail.ru; Бугаев Виктор Федорович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Виноградова Дарья Сергеевна, младший научный сотрудник, e-mail: svd88@list.ru; Лосенкова Ксения Владимировна, инженер, e-mail: ksenechkal.89@mail.ru; Гаврюсева Татьяна Владимировна, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: gavruseva.t.v@kamniro.ru; Свириденко Валентина Дмитриевна, инженер, e-mail: sviridenko.v.d@kamniro.ru; Сергеенко Наталья Валентиновна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: nvsergeenko@gmail.com; Устименко Елена Александровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: ustla@mail.ru; Городовская Софья Борисовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru.

Lepskaya Ekaterina V., Ph.D., leading researcher, e-mail: lepskaya@list.ru; Koval Maxim V., Ph.D., head of laboratory, e-mail: koval.m.v@kamniro.ru; Bazarkina Lidiya A., Ph.D., leading researcher, e-mail: bazarkina.l.a@kamniro.ru; Bonk Tatyana V., researcher, e-mail: bonk.t.v@kamniro.ru; Bochkova Elena V., researcher, e-mail: e\_v\_botch@mail.ru; Bugaev Victor F., D.Sc., principal researcher, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Vinogradova Daria S., junior researcher, e-mail: svd88@list.ru; Losenkova Ksenia V., engineer, e-mail: ksenechkal.89@mail.ru; Gavruseva Tatyana V., Ph.D., head of laboratory, e-mail: gavruseva.t.v@kamniro.ru; Sviridenko Valentina D., engineer, e-mail: sviridenko.v.d@kamniro.ru; Sergeenko Natalia V., Ph.D., senior researcher, e-mail: nvsergeenko@gmail.com; Ustimenko Elena A., Ph.D., senior researcher, e-mail: ustla@mail.ru; Gorodovskaya Sofia B., Ph.D., senior researcher, e-mail: gorodovskaya.s.b@kamniro.ru.

вых ресурсов для рыб. Резорбция многочисленных ооцитов, которая идет параллельно с созреванием гонад, доказывает наличие жесткой пищевой конкуренции в популяции кокани, в том числе между созревающими самками. Искусственно созданные популяции кокани на Камчатке предлагается рассматривать не только как объект любительского и спортивного рыболовства, но и как одну из составляющих аквакультуры и перспективное дополнение к рыбоводным заводам.

**Ключевые слова:** водохранилище, биогидрохимические условия, кокани, искусственные популяции, биология кокани, состояние здоровья, перспективы использования.

**Lepskaya E.V., Koval M.V., Bazarkina L.A., Bonk T.V., Bochkova E.V., Bugaev V.F., Vinogradova D.S., Losenkova K.V., Gavrusheva T.V., Sviridenko V.D., Sergeenko N.V., Ustimenko E.A., Gorodovskaya S.B.** Formation and modern state of ecosystem in Tolmachevskoye reservoir (Kamchatka) and the acclimatized there population of kokanee (*Oncorhynchus nerka kennerlyi*) // *Izv. TINRO*. — 2014. — Vol. 178. — P. 95–115.

Evolution of local ecosystem in Tolmachevskoye reservoir and changes in its artificial population of kokanee salmon are traced on the data of authors' observations in 2009–2013 and previous archival and cited data. Decreasing of inorganic phosphorous, nitrogen, and bioavailable iron is detected in the water against a background of water warming. As the result, phytoplankton production and abundance decrease, its species composition becomes simpler, chlorophyll *a* concentration becomes lower. Zooplankton abundance is stable (1–2 g/m<sup>3</sup>), as before the reservoir appearance, but species structure of plankton crustaceans is changed, and the copepods *Cyclops scutifer*, small cladocerans *Holopedium gibberum*, *Bosmina longirostris*, and *Daphnia* (*Daphnia*) *cristata* group prevail recently. The salmon food spectrum is wide and includes a lot of unedible fractions as wood chips and plant detritus; coefficient of consumption is high — these factors indicate a deficiency of forage resources for fish. The fish condition indicates a chronic malnutrition. The state of female gonads is satisfactory, without any visible pathology, as in 2003–2007, but the oocytes resorption goes concurrently with maturation of gonads that is a sign of hard competition for the food within the kokanee population. The current stable state of the population differs from preceded stages of its development by lower stock add smaller size of fish, the age of spawning is now 4–7 years. Among other freshwater fish, the kokanee salmon is distinguished by high content of  $\omega$ -3 polyunsaturated fatty acids. Artificial populations in Kamchatka could be considered as a resource for both amateur or sport fishing and commercial aquaculture.

**Key words:** reservoir, hydrochemical conditions, kokanee salmon, artificial population, fish biology, fish decease, water biological resources.

## Введение

Рекогносцировочное обследование водоемов Камчатского края, проведенное с целью оценки их рыбохозяйственного значения сотрудниками КамчатНИРО (КоТИН-РО) в 60-е гг. XX века, выявило ряд высокопродуктивных водоемов без ихтиофауны, пригодных для вселения ценных в пищевом отношении рыб. Объектом для широко-масштабного эксперимента по вселению была выбрана жилая (пресноводная) форма нерки — кокани (*Oncorhynchus nerka kennerlyi*), природная популяция которой на Камчатке обитает в оз. Кроноцком (Куренков, 1977, 1979).

Озеро Толмачева, безрыбный водоем с высокой биомассой планктонных и бентосных ракообразных (Базаркина, 2001, 2008; Куренков С.И., 1999; Куренков И.И., 2005), оказалось в числе водных объектов, куда в 1985 г. выпустили 90 производителей кокани из оз. Кроноцкого, а в 1988 г. — 800 сеголеток из оз. Карымского, в которое кокани вселили ранее из того же оз. Кроноцкого (Куренков и др., 2000). Зарыбление оз. Толмачева положило начало его комплексному экологическому мониторингу, а преобразование озера в водохранилище после строительства Толмачевской ГЭС сделало исследования этого водоема относительно регулярными. Последнее обобщение результатов исследований экосистемы водохранилища Толмачевского и популяции кокани было сделано в 2008 г. (Лепская и др., 2009; Погодаев и др., 2010). С тех пор был расширен перечень характеристик, по которым можно судить о состоянии экосистемы водохранилища, и применена новая методика для оценки численности популяции кокани.

Цель настоящей работы — оценка биогидрохимических условий, состояния планктона и популяции кокани на современном этапе существования экосистемы

Толмачевского водохранилища по данным 2009–2013 гг. с привлечением результатов многолетнего мониторинга.

Озеро Толмачева расположено на Толмачевском долу в бассейне р. Опала в 100 км от г. Петропавловск-Камчатский. Морфометрические показатели озера и водохранилища приведены в табл. 1.

Таблица 1  
Морфометрические показатели оз. Толмачева и Толмачевского водохранилища после максимального заполнения

Table 1  
Morphometric parameters of Lake Tolmacheva and Tolmachevskoye Reservoir after maximal fillup

Показатель	Оз. Толмачева (Куренков, 2005; Погодаев и др., 2010)	Водохранилище Толмачевское (Погодаев и др., 2010)
Высота над уровнем моря, м	615	627
Длина, км	5,15	14,30
Средняя ширина, км	2,17	2,90
Максимальная ширина, км	3,2	4,1
Площадь, км <sup>2</sup>	11,2	30,3
Максимальная глубина, м	26	38
Средняя глубина, м	7,9	9,9
Длина береговой линии, км	17,15	63,20
Объем, млн м <sup>3</sup>	88,7	253,4

Характерной чертой оз. Толмачева было наличие обширного мелководья, в котором примерно половину площади (5,1 км<sup>2</sup>) занимали глубины менее 5 м (Куренков, 2005). Эта особенность сохранилась и в созданном водохранилище (рис. 1). Сроки ледостава на водоеме растянуты, что связано с его высокогорным расположением. Лед появляется в конце сентября — начале октября, окончательно устанавливается в конце октября, а полное освобождение водоема ото льда происходит в первой половине июля.

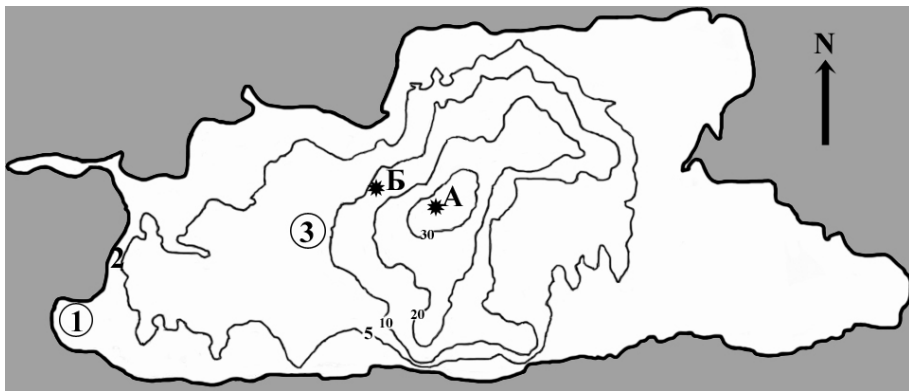


Рис. 1. Схема Толмачевского водохранилища с указанием глубин и станций отбора гидрохимических, гидробиологических (А, Б) и иктиологических (1–3) проб (пояснения в тексте)

Fig. 1. Scheme of Tolmachevskoye Reservoir. Depth and sites of chemical and plankton (A, B) and fish (1–3) samplings are shown (see explanations in the text)

Сток водоема зарегулирован и может изменяться в течение года несколько раз. Размах колебаний уровня воды может достигать 2–5 м, что ведет к перераспределению выходов грунтовых вод и, соответственно, изменению конфигурации нерестилищ. Если сбросы происходят в зимнее время, после того как нерест уже состоялся, то отложенная икра гибнет (Куренков, 1999). Кроме того, значительная гибель личинок кокани, вероятно, происходит при невозможности их выхода из грунта на обезвоженную литораль.

Водохранилище находится в зоне активного вулканизма, в непосредственной близости от извергающегося с разной интенсивностью вулкана Горелого, пепел от выбросов которого оседает на восточную часть водосбора и может попадать непо-

средственно в восточную часть акватории. Например, такой выброс авторы наблюдали 30 августа 2011 г.

Общие сведения о Толмачевском водохранилище можно найти в книге В.Ф. Бугаева, В.Е. Кириченко (2008). Краткий обзор работ по биологии кокани приведен в монографии В.Ф. Бугаева (2011).

### Материалы и методы

В 2009–2013 гг. было собрано и обработано более 70 гидрохимических и фитопланктонных проб, 10 зоопланктонных проб. В 2011–2013 гг. проведено 8 экспериментов по определению первичной продукции планктона, собрано и обработано 817 шт. кокани. У 76 экземпляров пелагической молодежи и у 92 производителей с нерестилищ был изучен состав пищи и дана количественная оценка накормленности; у 15 производителей проведены гистологические исследования гонад, а у 37 — биохимический анализ мышечной ткани. У 25 рыб проведено гистологическое обследование внутренних органов. Вирусологическому, бактериологическому и паразитологическому обследованию было подвергнуто 60 рыб.

Гидрохимические и планктонные пробы отбирали ежемесячно в период с конца июля до начала сентября. В вегетационный период (июль-август) ежемесячно проводили определение первичной продукции планктона. В этот же период делались измерения температуры и прозрачности воды, содержания в ней хлорофилла. По этим данным были рассчитаны средние значения для выявления межгодовой изменчивости.

Кокани в пелагиали отлавливали в безледный период (конец июля — начало октября). Отлов производителей кокани был приурочен к периоду нереста (конец сентября — начало октября).

В работе также были использованы архивные материалы лаборатории гидробиологии КамчатНИРО по температуре и прозрачности воды (до 2006 г.).

**Гидрологические и гидрохимические исследования.** Воду для гидрохимического анализа отбирали в центральной части водоема (станция А, рис. 1) в зоне максимальных глубин (около 30 м) и над мелководьем (станция Б, рис. 1) батометром Нансена с 5–6 горизонтов, равномерно распределяя слои облова в толще воды от поверхности до дна таким образом, чтобы полнее охватить зону фотосинтеза, которая зависела от прозрачности воды. Одновременно отбирали пробы воды для исследования фитопланктона и экспериментального определения первичной продукции планктона. Температуру воды измеряли зондами Rinko Profiler ASTD-102 и CTD Cast Away. Также были получены данные по хлорофиллу *a*. Прозрачность воды определяли диском Секи.

Для характеристики гидрохимического фона в воде определяли фосфатный фосфор ( $PO_4$ ); минеральный азот ( $N_m$ ); общее железо ( $Fe$ ) и растворенный кремний ( $Si$ ). Минеральный азот представляли как сумму аммонийной ( $NH_4$ ), нитритной ( $NO_2$ ) и нитратной ( $NO_3$ ) форм. Анализ проводили общепринятыми методиками (Алекин и др., 1973), принимая за нулевые значения содержание этих элементов, равное величине чувствительности метода (табл. 2).

Таблица 2

Чувствительность метода (аналитический нуль) при определении биогенных элементов по О.А. Алекину с соавторами (1973), мг/л

Table 2

Sensitivity of the methods by Alekin with coauthors (Алекин и др., 1973), mg/l

Элемент	$PO_4$	$NH_4$	$NO_2$	$NO_3$	Fe	Si
Чувствительность метода	0,003	0,002	0,0005	0,01	0,05	0,1

**Гидробиологические исследования.** Таксономическую идентификацию микроводорослей, доминировавших в планктоне озера, проводили согласно общепринятым определителям (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Водоросли ..., 2006) с использованием микроскопа OLYMPUS BX-4. Количество

«живых» водорослей в планктоне подсчитывали в 50 мл пробы, отфильтрованной через мембранные фильтры Millipore с диаметром пор 0,8 мкм после окрашивания осадка карболовым раствором эритрозина (Сорокин, Павельева, 1972). Биомассу рассчитывали для отдельных составляющих фитопланктона с учетом их численности и средних клеточных объемов, принимая плотность клеток равной 1.

Для характеристики гидрохимического фона и фитопланктона рассчитывали средневзвешенные значения концентраций биогенных элементов, численности биомассы микроводорослей для слоя 0 м — дно.

Пробы зоопланктона отбирали сетью Джеди в глубоководной части водоема (ст. А, рис. 1) и над глубинами < 10 м (ст. Б, рис. 1), облавливая слой от дна до поверхности. Фиксацию и обработку проб проводили стандартными методиками (Киселев, 1956; Определитель беспозвоночных ..., 1995; Определитель зоопланктона ..., 2010).

Первичную продукцию планктона определяли радиоуглеродным методом. Продукцию автотрофного планктона рассчитывали для эвфотического слоя как количество углерода под 1 м<sup>2</sup>. Для расчета Р/В-коэффициента биомассу фитопланктона пересчитывали на углерод, принимая его содержание в микроводорослях равным 10 % (Бульон, 1983; Методические рекомендации ..., 1984).

**Ихтиологические исследования.** Производителей кокани отлавливали на нерестилищах «карьер» (ст. 3 по Г.Н. Маркевичу (2009а)) и около истока р. Нижняя Толмачевка (ст. 1 и 2, рис. 1). Место отлова пелагической кокани отмечено на рис. 1 как станция 3 (ст. 7 по Г.Н. Маркевичу (2009а)). Лов вели жаберными сетями с ячейей 12, 16, 18 и 20 мм и высотой стенки 1–2 м. Сети выставляли на поверхности в пелагиали и на прибрежных нерестилищах в вечернее время, выборку проводили утром. Застой сетей составлял в среднем около 10–12 ч.

Измерения длины и массы тела рыб проводили по стандартным методикам (Правдин, 1966). Питание рыб изучали согласно общепринятым методам (Методическое пособие ..., 1974).

**Гистологические исследования.** Пробы гонад для гистологического анализа фиксировали в жидкости Буэна. Кусочки половых желез заливали в парафин с воском, готовили срезы толщиной 5–7 мкм, «проводили» через спирты возрастающей концентрации и на конечном этапе через хлороформ и парафин-хлороформ. Полученные препараты окрашивали железным гематоксилином по методике Гейденгайна (Волкова, Елецкий, 1982).

Гистологические пробы жабр, почек, печени, селезенки, желудочно-кишечного тракта, кожи и скелетной мускулатуры фиксировали в жидкости Дэвидсона (Buske, 1998), через 24–36 ч пробы переносили в 70 %-ный спирт. Дальнейшую обработку материала проводили по общепринятым методикам (Bancroft et al., 1990). Препараты окрашивали гематоксалин-эозином по Мейеру, по Романовскому-Гимза (выявление паразитов), по Цилю-Нильсену (выявление гранул цероида).

**Вирусологические, бактериологические и паразитологические исследования.** Для характеристики состояния здоровья кокани рыб отбирали методом случайных выборок, предварительно отмечая визуально внешние повреждения, механические повреждения внутренних органов, внешние и внутренние признаки патологии и наличие паразитов. Для вирусологических исследований асептически отбирали кусочки селезенки и передней почки, обрабатывали, объединяя образцы от 5 рыб в один пул. Для выделения вирусных патогенов использовали перевиваемые линии клеток CHSE-214 и EPC-1. Культивирование линий клеток, обработку материала и заражение осуществляли по общепринятым методикам (Сборник инструкций ..., 1998\*; Virology ..., 2009). Вирусную активность определяли титрованием по методу Рида и Менча (Лабораторный практикум ..., 1983). При бактериологических исследованиях рыб асептически проводили посеы из заднего отдела почки на универсальную питательную среду для

---

\* Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. М.: Отдел маркетинга АМБагро, 1998. Ч. 1. 310 с.

выявления широкого спектра бактерий и селективную — для изоляции опасного патогена лососей *Aeromonas salmonicida* (Cipriano, Bertolini, 1988). Для идентификации и классификации бактерий изучали их культуральные, морфологические и биохимические свойства. Таксономическую принадлежность микроорганизмов устанавливали по Берджи (Holt et al., 1994).

При паразитологических исследованиях проводили полное паразитологическое вскрытие. Для изготовления временных препаратов, фиксации и окрашивания постоянных препаратов использовали отечественные методики (Лабораторный практикум ..., 1983). Исследовали паразитов с помощью светового микроскопа OLYMPUS BH-2 и бинокулярного микроскопа МБС-10. Видовую принадлежность паразитов устанавливали по отечественным и зарубежным определителям (Определитель паразитов ..., 1984, 1985; Blue book ..., 1994).

**Гидроакустические исследования.** Оценку численности популяции кокани проводили гидроакустическим методом, используя приборное обеспечение новейшего поколения — цифровой научный эхолот с расщепленным лучом BioSonics DT-X (США) и лицензионное специализированное программное обеспечение для обработки результатов эхолотных съемок (программа Myriax EchoView).

## Результаты и их обсуждение

**Гидрологические условия.** Согласно архивным данным (2000–2006 гг.), до 2004 г. летний прогрев водной толщи от поверхности до дна и верхнего 10-метрового слоя неуклонно снижался, но с 2005 г. осредненная для лета температура воды повышалась в среднем на 2,5 °С в каждый последующий год (рис. 2, А), что, вероятно, связано с общей тенденцией к потеплению, которая фиксируется также в бассейнах других водоемов Камчатки (Лепская, Маслов, 2009).

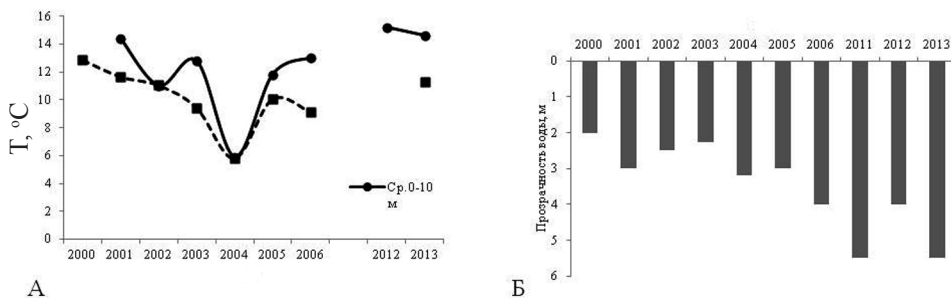


Рис. 2. Межгодовые изменения температуры (А) и прозрачности воды по диску Секи (Б) по средним за безледный период значениям

Fig. 2. Annual mean values of water temperature (А) and transparency by Secchi disk (Б), for ice-free periods

Прозрачность воды, величина которой есть функция содержания взвеси в воде, как органической (в основном фитопланктон) так и неорганической, постепенно увеличивалась от 2,0–2,5 м в 2000–2003 гг. до 4,0–6,0 м в последующие годы (рис. 2, Б). Для водохранилища этот процесс, с одной стороны, был связан с уменьшением в воде аллохтонной взвеси в виде глинистых, гумусовых и пемзовых выносов и мертвого органического вещества с затопленных территорий, с другой — с уменьшением обилия фитопланктона (см. ниже).

**Гидрохимический фон.** Предыдущие исследования гидрохимического режима озера и водохранилища показали, что содержание ионов (Ca, Mg, Na, K), определяющих минерализацию воды, оставалось в водоеме неизменным на разных стадиях его существования (Лепская и др., 2009). Для биогенного режима водохранилища в период с 1998 по 2007 г. было характерно случайное вертикальное распределение соединений в толще воды, накопление веществ в придонном слое, многолетняя тенденция снижения содержания фосфатного фосфора, нитратного азота и биодоступного железа в водной толще, и напротив, накопление аммонийного азота на фоне стабильных концентраций

кремния. Сезонная изменчивость содержания  $PO_4$  в значительной степени была сопряжена с развитием фитопланктона (Уколова, Свириденко, 2008; Лепская и др., 2009).

Многолетние изменения содержания биогенных элементов происходили независимо (рис. 3). Для фосфатного фосфора в межгодовой динамике выделяется два периода. Первый, длившийся 8 лет, приходился на начальный этап формирования водохранилища. Второй (2008–2011 гг.) — вдвое короче — наблюдался в уже сформированном водохранилище. Характерно, что среднее для каждого из выделенных периодов содержание фосфора уменьшается со временем (соответственно 0,011 и 0,008 мг/л). Представляется, что 2012 г. — начало следующего периода в динамике фосфора (рис. 3, А).

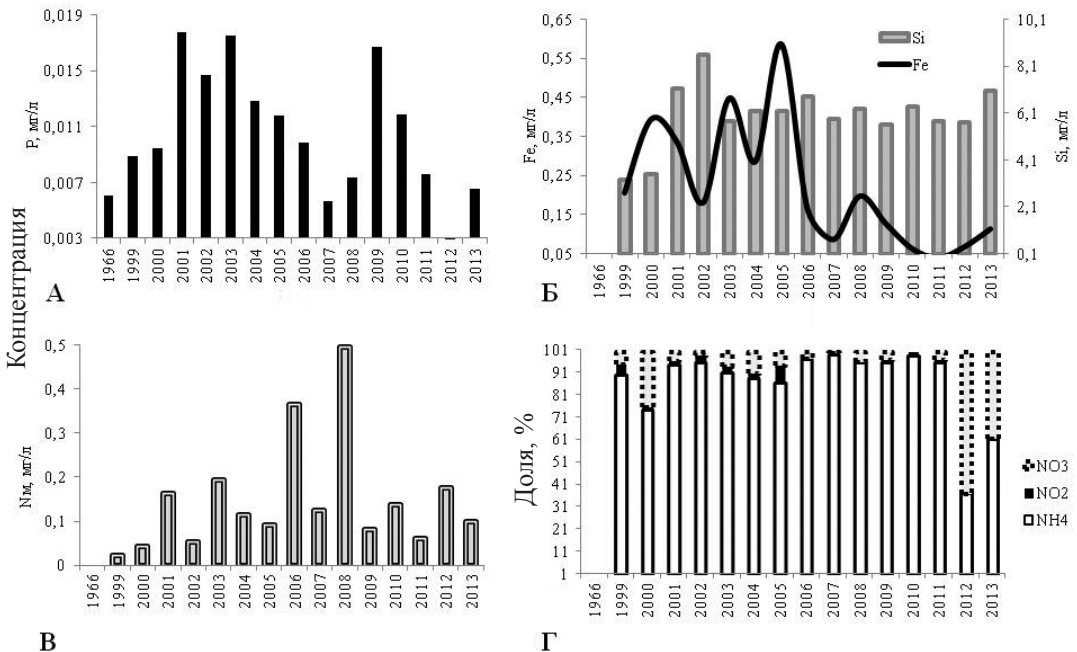


Рис. 3. Многолетние изменения биогенного фона водохранилища Толмачевского: А — фосфатный фосфор (P); Б — железо (Fe) и кремний (Si); В — минеральный азот (Nm); Г — соотношение минеральных форм азота

Fig. 3. Year-to-year changes of nutrients concentration in Tolmachevskoye Reservoir: А — phosphate (P); Б — iron (Fe) and silicon (Si); В — inorganic nitrogen (Nm); Г — ratio of nitrogen forms

Концентрация биодоступного кремния в воде увеличилась в 2,5 раза в первые 2 года после полного заполнения водохранилища (от 3,5 до 7,0 мг/л). Далее на протяжении всего периода исследований содержание этого элемента изменялось незначительно, составляя в среднем 5,5 мг/л (рис. 3, Б).

Накопление биодоступного железа в водохранилище продолжалось до 2006 г. и примерно совпало с первым фосфатным периодом. В это время его концентрация составляла в среднем 0,35 мг/л. В 2008–2009 гг. содержание железа в воде вновь незначительно увеличилось, до 0,11 мг/л, и в последующие годы стабилизировалось на уровне, близком к аналитическому нулю (рис. 3, Б).

В многолетней динамике минерального азота на фоне накопления его к 2008 г. с последовавшим резким уменьшением содержания этого элемента в воде выделяются короткие 3-летние до 2004 г. и далее 2-летние периоды (рис. 3, В). При этом до 2011 г. до 95 % в минеральном азоте приходилось на аммонийную форму. В 2012 и 2013 гг. относительное содержание этой восстановленной формы уменьшилось соответственно до 40 и 60 % (рис. 3, Г), что можно объяснить активизацией окисления органического вещества в условиях значительного (до 15 °C и выше) прогрева верхней 10-метровой толщи и мелководья.

Таким образом, современный период характеризуется низким по сравнению с предыдущими годами содержанием минерального фосфора, стабильным низким

содержанием минерального азота, минимальной (в пределах аналитического нуля) концентрацией железа и стабильно высокой концентрацией кремния. Вероятно, в настоящее время биогенные элементы поступают главным образом из вулканогенных пород водосбора, в концентрациях, фоновых для большинства камчатских лососевых озер. Водосбор водохранилища и его ложе сложены вулканическими породами, которые служат стабильным источником биодоступных (растворенных) форм фосфора, железа и кремния (Лепская и др., 2013), в отличие от донного ила в глубоководной части и почв водосбора, где биогенные элементы находятся в составе органического вещества и должны пройти микробиологическую и химическую трансформацию перед тем как быть вовлеченными в процесс создания первичной продукции планктоном.

**Фитопланктон.** В планктоне озера (проба отобрана сетью Джели), по данным И.И. Куренкова, доминировала нитчатая зеленая водоросль *Microspora* sp. Диатомовый комплекс состоял из *Aulacoseira subarctica* (= *Melosira italica* sbsp. *subarctica*), *Asterionella formosa*, *Synedra ulna*, *Tabellaria fenestrata* (Базаркина, 2001). В период формирования водохранилища (1999–2001 гг.) в планктоне было идентифицировано 39 таксонов микроводорослей из 5 отделов (Лепская, 2003). В 2002–2007 гг. количество видов микроводорослей в планктоне увеличилось до 63 (Лепская и др., 2009), а в 2008–2013 гг. — до 77. К числу появившихся в настоящее время в планктоне видов относятся диатомовые *Aulacoseira granulata*, *Cyclotella meneghiniana*, *Discostella stelligera*, *D. pseudostelligera*, *Nitzschia acicularis*, *N. cf. communis*, *N. cf. filiformis*, золотистые *Dinobryon sociale*, *Pseudokephyrion* sp., зеленые из родов *Monorhaphidium*, *Closteriopsis*, синезеленые — *Tetrarcus* sp. Перестали встречаться нитчатые синезеленые и золотистые рода *Mallomonas*. Однако представительство в планктоне микроводорослей каждого отдела осталось примерно одинаковым (рис. 4).

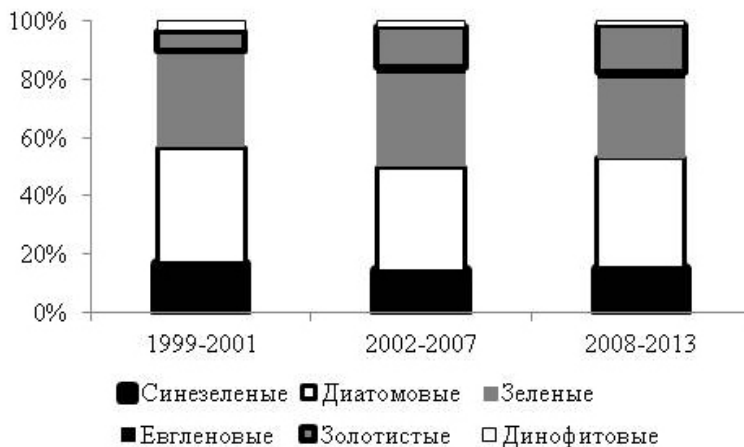


Рис. 4. Вклад микроводорослей каждого отдела в видовую структуру фитопланктона водохранилища Толмачевского

Fig. 4. Taxon structure of phytoplankton in Tolmachevskoye Reservoir

Преобразование озера в водохранилище и соответствующие изменения температурного режима и биогенного фона отразились на структуре фитопланктона. Эти изменения прослежены для фитопланктона, который исследовали как в сетных, так и в батометрических пробах. Уточним, что в пробах, отобранных сетью Джели, учитываются в основном колониальные *Aulacoseira*, *Diatoma*, *Asterionella*, *Tabellaria* и крупные одноклеточные разреженные виды *Synedra*. В пробах воды, отобранных батометром, выявляются мелкие одиночные таксоны микроводорослей, в том числе из доминантного комплекса. Это, например, диатомовые *Cyclotella*, *Discostella*, *Nitzschia*, *Synedra* (мелкие формы), зеленые *Scenedesmus*, *Crucigenia*, золотистые *Mallomonas* и многочисленные одиночные цисты золотистых *Genus* sp. sp.

По результатам изучения сетных проб показано, что диатомовые сохранили ведущую роль в планктоне. Однако к 2002 г. доминирующее положение в планктоне прочно заняла *Asterionella formosa* — широко распространенный теплолюбивый олиго-β-сапробный вид-космополит. Доминировавший в озере и в переходном водоеме аркто-альпийский ксено-сапробный вид *Aulacoseira subarctica* был вытеснен в группу



субдоминантов 1–2 порядков (Базаркина, 2001, 2008). Численность фитопланктона (825 тыс. кл./л), фактически на 100 % представленного *A. subarctica*, была максимальной в конце переходного от озера к водохранилищу периода в 1999 г. В водохранилище численность сетного фитопланктона была в 4 раза меньше, составляя в среднем 220 тыс. кл./л (Базаркина, 2001, 2008; Лепская и др., 2009).

Эти изменения количественных характеристик и структуры фитопланктона подтвердили и дополнили исследования микроводорослей в батометрических пробах (рис. 5). Численность (20 тыс. кл./мл) была максимальной в 2000 г. за счет доминирования зеленых микроводорослей, а биомасса (645 мгС/м<sup>3</sup>) — в 1999 г. при фактически моно-видовом составе фитопланктона, сформированном *Aulacoseira subarctica* (Лепская, 2002, 2003).

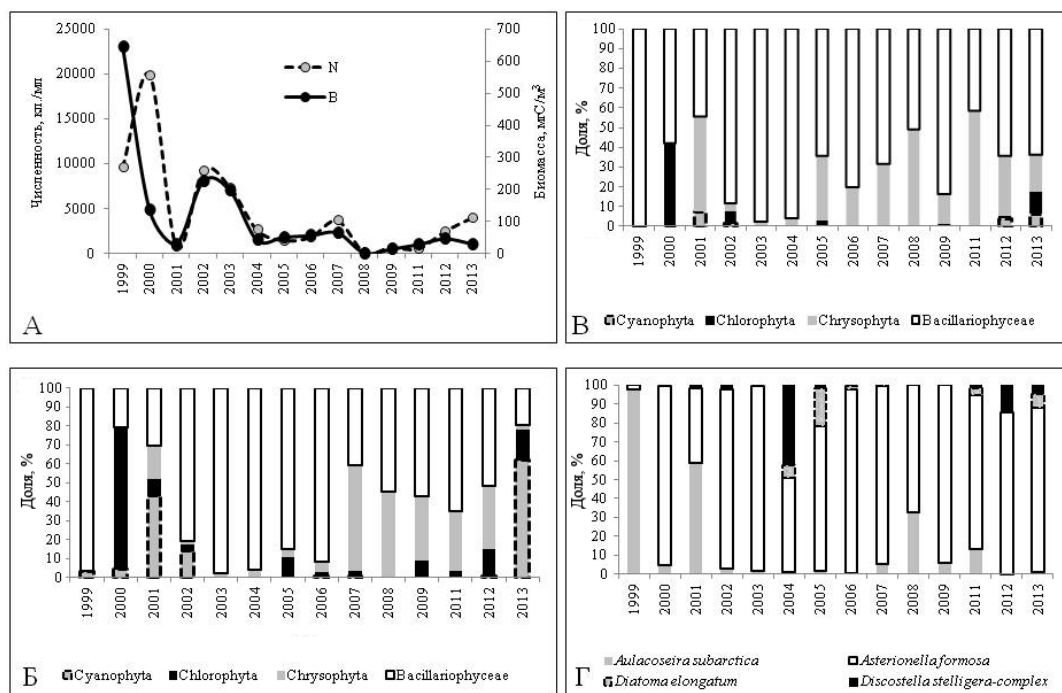


Рис. 5. Многолетние изменения количественных и структурных характеристик фитопланктона в Толмачевском водохранилище: **А** — численности (N) и биомассы (B); **Б** — вклада каждого отдела микроводорослей в формирование численности фитопланктона; **В** — вклада каждого отдела микроводорослей в формирование биомассы фитопланктона; **Г** — относительной численности компонентов планктонного диатомового комплекса

Fig. 5. Year-to-year changes of abundance and taxon structure for phytoplankton in Tolmachevskoye Reservoir: **A** — cells number (N) and biomass (B); **Б** — percentage of taxa in total cells number; **В** — percentage of taxa in total biomass; **Г** — portion of diatom species in total number of diatoms

С 2004 г. численность фитопланктона снизилась на порядок, а биомасса — в 6 раз, и до настоящего времени эти показатели изменялись незначительно, составляя в среднем 2 тыс. кл./мл и 40 мгС/м<sup>3</sup>.

Структурные перестройки в фитопланктонном сообществе в период формирования и на стадии водохранилища до 2007 г. подробно описаны в работах Е.В. Лепской с соавторами (Лепская, 2003; Лепская и др., 2008, 2009).

Для настоящего времени характерно примерно равное соотношение диатомовых и золотистых в планктоне, исключая 2013 г., когда численно доминировали мелкие синезеленые порядка Chroococcales (Хроококковые), не внося заметного вклада в фитопланктонную биомассу (рис. 5, Б, В). В диатомовом комплексе, как и в предыдущие годы, доминировала *Asterionella*. Более чем 10 %-ное содержание в планктоне *Discostella pseudostelligera* (= *Cyclotella pseudostelligera*) в 2004 и 2012 гг. свидетель-

стует о попадании вулканических пеплов в водоем за 2–3 предшествующих года (Лепская, Литовченко, 2006). В 2003 г. отмечено появление в планктоне *Aulacoseira granulata* (планктонно-бентосного, индифферентного в отношении галобности и pH вида с индексом сапробности 2,4), который прежде в водоеме не находили (рис. 5, Г).

**Хлорофилл и первичная продукция.** Содержание хлорофилла *a* в последние 2 года было почти в 5 раз меньше, чем в 2005 и 2006 гг. (рис. 6, А), хотя биомасса фитопланктона в эти годы сопоставима по величине (см. рис. 5, А). Вероятно, это связано с условиями, в которых развивались планктонные микроводоросли, в частности с биогенным режимом, который определял физиологическое состояние автотрофного микропланктона. Например, в 2005 и 2006 гг. содержание фосфатного фосфора было вдвое, а биодоступного железа в 5 раз выше по сравнению с периодом 2012–2013 гг. (см. рис. 3, А, Б).

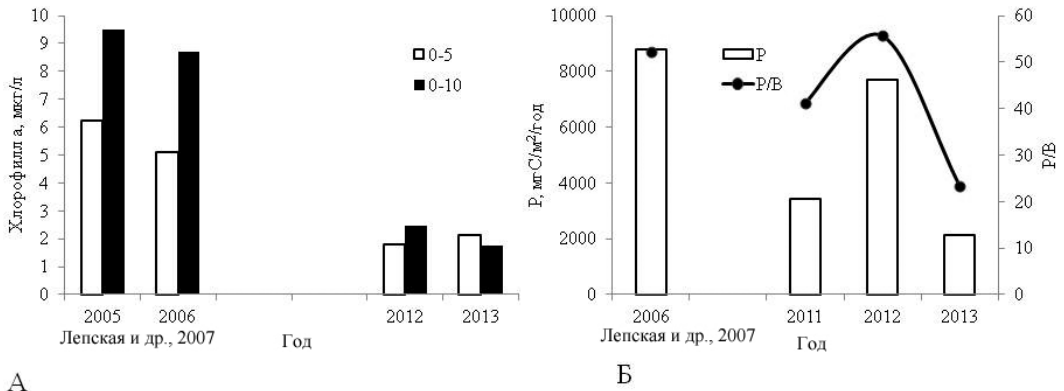


Рис. 6. Межгодовая изменчивость продукционных характеристик фитопланктона: А — содержание хлорофилла *a* в зоне максимального фотосинтеза и в эвфотическом слое; Б — годовая первичная продукция (P) и P/B-коэффициент

Fig. 6. Year-to-year changes of phytoplankton productivity parameters: А — chlorophyll *a* concentration in the layer of the maximal photosynthesis and in the euphotic layer; Б — annual primary production (P) and P/B ratio

Годовая первичная продукция планктона (P) во время относительно благополучного биогенного обеспечения (2006 г.) составляла 9 гС/м<sup>2</sup>. В 2011 и 2013 гг. низкие значения P (соответственно 3 и 2 гС/м<sup>2</sup>) явились, вероятно, следствием истощения запаса фосфатного фосфора и биодоступного железа (рис. 6, Б). Кратковременное увеличение P в 2012 г. могло быть связано с упрощением видовой структуры фитопланктона (см. рис. 5, В, Г). Скорость продуцирования первичного органического вещества, выраженная как отношение продукции к единице биомассы (P/B), напрямую зависела от последней, что характерно для экосистем, лимитированных одним или несколькими биогенными элементами.

**Зоопланктон.** Планктонные ракообразные — это важнейшая составляющая кормовой базы кокани в Толмачевском водохранилище (Маркевич, 2009а, б; Лосенкова и др., 2011), поэтому характеристика зоопланктона дается по состоянию именно этой его части. По данным И.И. Куренкова (2005), видовой состав планктонных ракообразных в 1966 г. в оз. Толмачева (*Leptodiptomus* (= *Neurodiptomus*) *angustilobus*, *Cyclops scutifer*, *Heteroscope borealis*, *Bosmina longirostris* — расположены в порядке уменьшения значения в планктоне) был в большей степени свойствен мелководным озерам. Изучение зоопланктона в озере возобновили в 1991 г., через 4 года после вселения кокани. В результате обнаружили, что в планктоне появилась крупная кладоцера *Daphnia pulex*, которую, скорее всего, завезли из оз. Карымского, где до вселения кокани эта крупная дафния была обычным видом и откуда была привезена вторая партия рыб в оз. Толмачева (Куренков С.И., 1999; Куренков И.И., 2005). Предположение о вселении этого вида из оз. Кроноцкого (Базаркина, 2001) ошибочно, потому что в этом водоеме *D. pulex* не обитала (Куренков, 2005). В 2009–2013 гг. зоопланктон глубоководной части водохранилища формировали один вид веслоно-

гих раков (Copepoda) — *Cyclops scutifer* и три вида ветвистоусых раков (Cladocera) — *Daphnia* (*Daphnia*) группы *cristata*, *Bosmina longirostris*, *Holopedium gibberum*. В 2012 г. в литоральном планктоне были найдены *Heterocope* sp. (неполовозрелые особи) и представители отряда Harpacticiformes, а в желудках пелагической кокани и у рыб с нерестилищ помимо типично планктонных представителей — ракообразные, ведущие бентосно-планктонный образ жизни: гаммарусы (Amphipoda), остракоды (Ostracoda) и *Eurycercus lamellatus* (Chydoridae). Те же ракообразные входили в состав пищи кокани из различных биотопов и в 2013 г.

Межгодовые изменения биомассы планктонных ракообразных в оз. Толмачева и впоследствии Толмачевского водохранилища описаны в публикациях С.И. Куренкова (1999), Л.А. Базаркиной (2001, 2008) и Е.В. Лепской с соавторами (2009).

Биомасса планктонных ракообразных держалась на высоком уровне (около 7 г/м<sup>3</sup>), вероятно, на протяжении 4 лет после повторного вселения кокани в озеро в 1987 г. (рис. 7, А). За это время рыбы-вселенцы освоили новое место обитания и приступили к успешному размножению, наращивая свою численность и активно выедая планктон, в первую очередь крупных каланид *Leptodiptomus* и *Heterocope* и кладоцеру *Daphnia pulex*. В результате к 1993 г. биомасса зоопланктона резко уменьшилась до 1 г/м<sup>3</sup> и сохранялась на этом уровне до конца озерной стадии водоема (1996 г.), когда в планктоне преобладающими стали более мелкие рачки — копеподы *Cyclops scutifer* (рис. 7, Б).

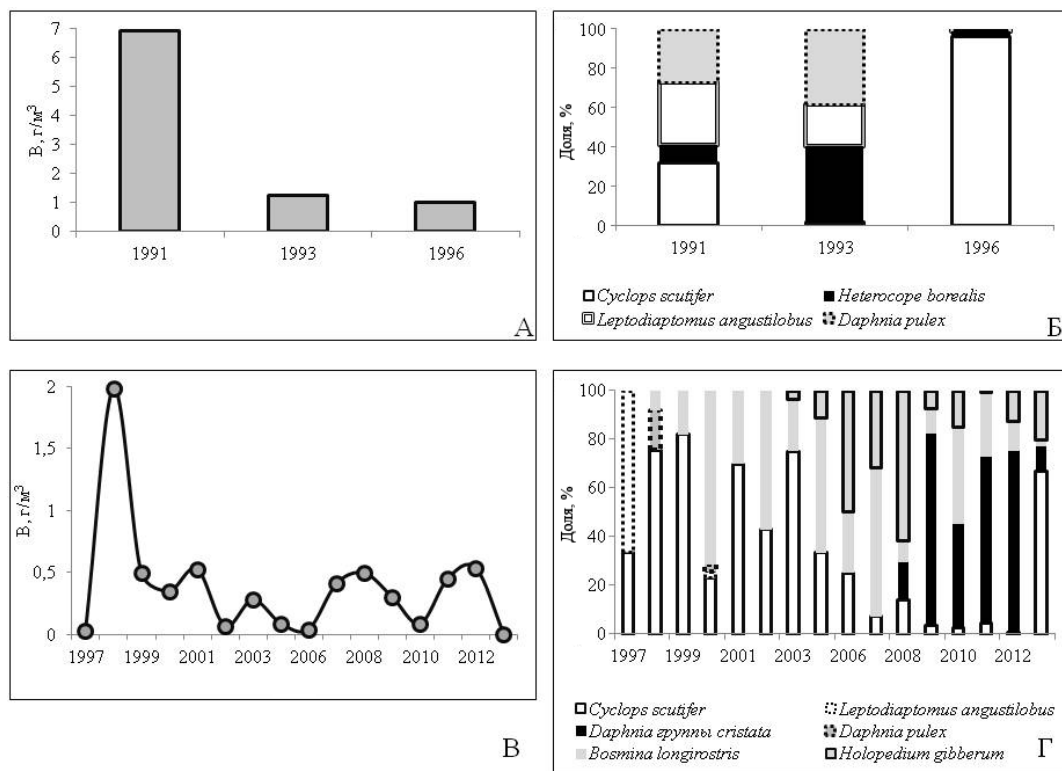


Рис. 7. Многолетние изменения количественных и структурных характеристик зоопланктона в Толмачевском водохранилище: А, В — биомассы (В) зоопланктона соответственно в озере и водохранилище; Б, Г — относительной численности компонентов комплекса планктонных ракообразных соответственно в озере и водохранилище

Fig. 7. Year-to-year changes of abundance and taxon structure of zooplankton in Tolmachevskoye Reservoir: А, В — zooplankton biomass (B) in Lake Tolmacheva and Tolmachevskoye Reservoir, respectively; Б, Г — percentage of crustaceans taxa in total number of crustaceans in Lake Tolmacheva and Tolmachevskoye Reservoir, respectively

В период, переходный к водохранилищу (за исключением 1998 г.), и в водохранилище биомасса зоопланктона оставалась на низком уровне. Она составляла

в среднем  $0,39 \text{ г/м}^3$ , что в 18 раз ниже той, которую наблюдали в начале заселения кокани (1991 г.), и в 3 раза меньше периода окончания натурализации (1993–1996 гг.) кокани в озере (рис. 7, В). С 2000 г. биомасса раков в планктоне изменялась циклично с периодом 3–4 года (рис. 7, В).

Видовая структура зоопланктона в водохранилище динамично изменялась. В первые два года в планктоне еще обитали крупные виды. В 1997 г. 60 % биомассы принадлежало каланоиде *Leptodiatomus angustilobus*, а в 1998 г. 12 % — клadoцере *Daphnia pulex* (рис. 7, Г), которые в дальнейшем в планктоне не встречались. В 1999–2002 гг. сообщество планктонных ракообразных формировали *Cyclops scutifer* и мелкая клadoцера *Bosmina longirostris*, доля которых ежегодно изменялась случайным образом. С 2003 г. в планктоне впервые появился *Holopedium gibberum*, а с 2008 г. — мелкая *Daphnia* (*Daphnia*) группы *cristata* (рис. 7, Г).

Таким образом, современный зоопланктон представлен комплексом мелких видов, которые в сумме дают низкую биомассу.

**Биологическая характеристика кокани.** Начальные этапы развития акклиматизированной популяции кокани проходили по схеме, характерной для других водоемов Камчатки (Куренков, 1999; Погодаев, Куренков, 2007). В первые годы после вселения рыбы достигали крупных размеров, а в последующие годы по мере ухудшения кормовой базы мельчали (рис. 8, А, Б).

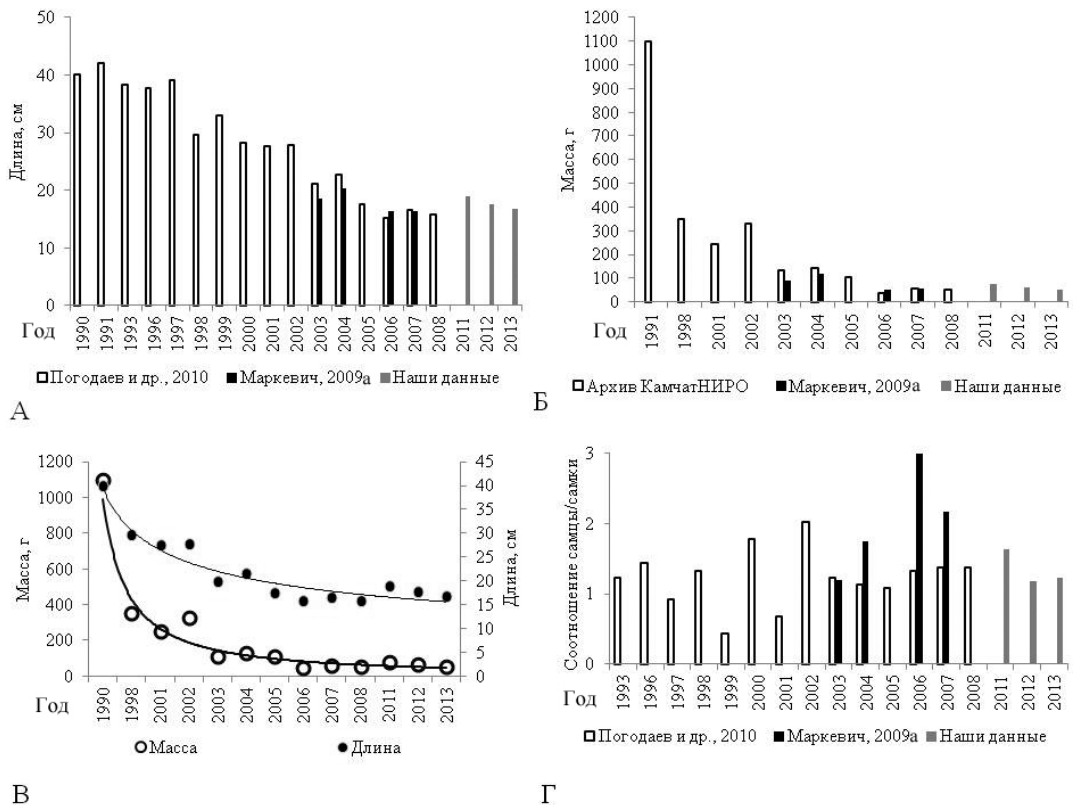


Рис. 8. Многолетние изменения биологических характеристик кокани Толмачевского водохранилища: А — длины; Б — массы; В — скорости деградации размерно-весовых характеристик; Г — соотношения полов

Fig. 8. Year-to-year changes of biological parameters for kokanee in Tolmachevskoye Reservoir: А — length; Б — weight; В — rate of length and weight parameters degradation; Г — sexual ratio

Характерно, что уменьшение длины рыб происходило постепенно. В течение 9 лет с момента начала наблюдений, до 1999 г., длина производителей превышала 30 см и только с 2000 г. начала заметно снижаться, уменьшаясь на 5 см каждые 3 года (рис. 8, А). Поэтапное уменьшение длины тела кокани Толмачевского водохранилища обсуждалось

в публикации Г.Н. Маркевича (2007). Иное дело масса. После максимального значения массы кокани, равной в среднем 1100 г, в 1991 г. буквально со следующего года начинается обвальное уменьшение массы тела рыб (рис. 8, Б). При сохраняющейся длине рыбы становятся все более тощими. Эта тенденция прослеживается на протяжении 12 лет до 2003 г., в последующие годы уменьшение длины и массы рыб идут согласованно (рис. 8, В). Вероятно, до 2003 г. происходил отбор рыб с характером роста, соответствующим установившимся кормовым условиям. В последние три года длина рыб увеличилась в среднем на 2 см, а масса — на 12 г по сравнению с предыдущим трехлетием.

Соотношение самцов и самок в популяции кокани менялось в сторону преобладания самцов до 2007 г. В настоящее время оно близко к норме (1,2), т.е. самцы и самки составляют примерно равные доли в популяции (рис. 8, Г).

Изменения возрастного состава кокани Толмачевского водохранилища подробно описаны в работах С.И. Куренкова (1999) и Е.Г. Погодаева с соавторами (2010). Мы же отметим главные моменты, наглядно проиллюстрировав тенденции в изменении видовой структуры кокани (рис. 9).

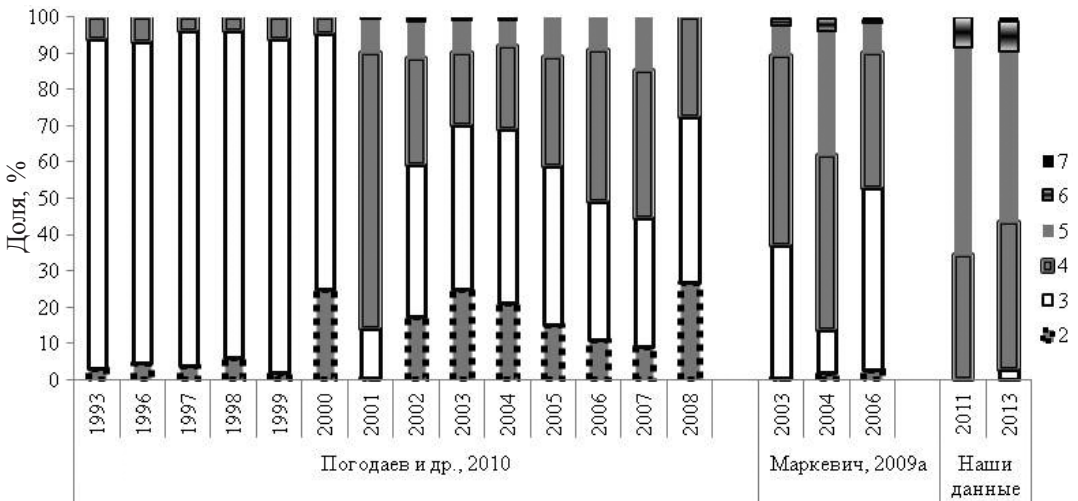


Рис. 9. Многолетние изменения возрастной структуры кокани Толмачевского водохранилища: 2–7 — возраст, лет

Fig. 9. Year-to-year changes of age structure for kokanee in Tolmachevskoye Reservoir: 2–7 — age, years

В начале существования Толмачевской популяции кокани рыбы приступали к нересту в основном в 3-летнем возрасте. Начиная с 2000 г. нерестовая часть стада разделилась на быстро созревающих особей, нерестившихся в возрасте 2 лет, доля которых в отдельные годы доходила до 25 %, и рыб, созревавших к 4–5 годам, которые в 2000–2008 гг. составляли 30–90 % производителей. В 2011 и 2013 гг. нерестились рыбы возраста 4, 5 и 6 лет, а 2- и 3-летние особи были единичны. Рыбы возраста 7 лет были впервые выявлены в 2003 г. (Маркевич, 2009а). В 2013 г. их доля среди производителей составила 1,4 %. Отметим, что в это же время отмечены половозрелые кокани возраста 8 и 9 лет (по 1 экз.). Последнее, однако, требует более пристального изучения на дополнительном материале.

**Питание кокани.** К сожалению, нет данных по питанию кокани в начальный период ее адаптации в водоеме. Начало таких исследований пришлось на период сформированного водохранилища и изменившейся структуры зоопланктона с низкой биомассой.

По данным Г.Н. Маркевича (2009б), у разновозрастных рыб состав пищи различался, зависел от места обитания и изменялся во времени. Рыбы, отловленные в пелагиали и литорали, независимо от размера питались разнообразно, отдавая, вероятно, предпочтение тому виду корма, которого было больше или который быстрее удавалось найти (рис. 9). Единственным кормом, который потреблялся рыбами с завидным по-

стоянством, были амфиподы, составлявшие и составляющие у пелагической кокани 15–27 %, а у литоральной — 45 % массы пищевого комка (рис. 10). В отличие от амфипод, вклад других пищевых компонентов в рацион кокани изменялся и, как уже было сказано, зависел от количества потребляемых организмов в водоеме. Например, значительную часть пищи пелагической кокани в 2007 г. составляли моллюски (75 %) (рис. 10, А), а литоральной — воздушные насекомые (19 %) (рис. 10, Б). В 2012 г., на пике биомассы ракообразных (см. рис. 7, В), существенную долю в пище как пелагической, так и литоральной кокани составлял зоопланктон — соответственно 32 и 25 %

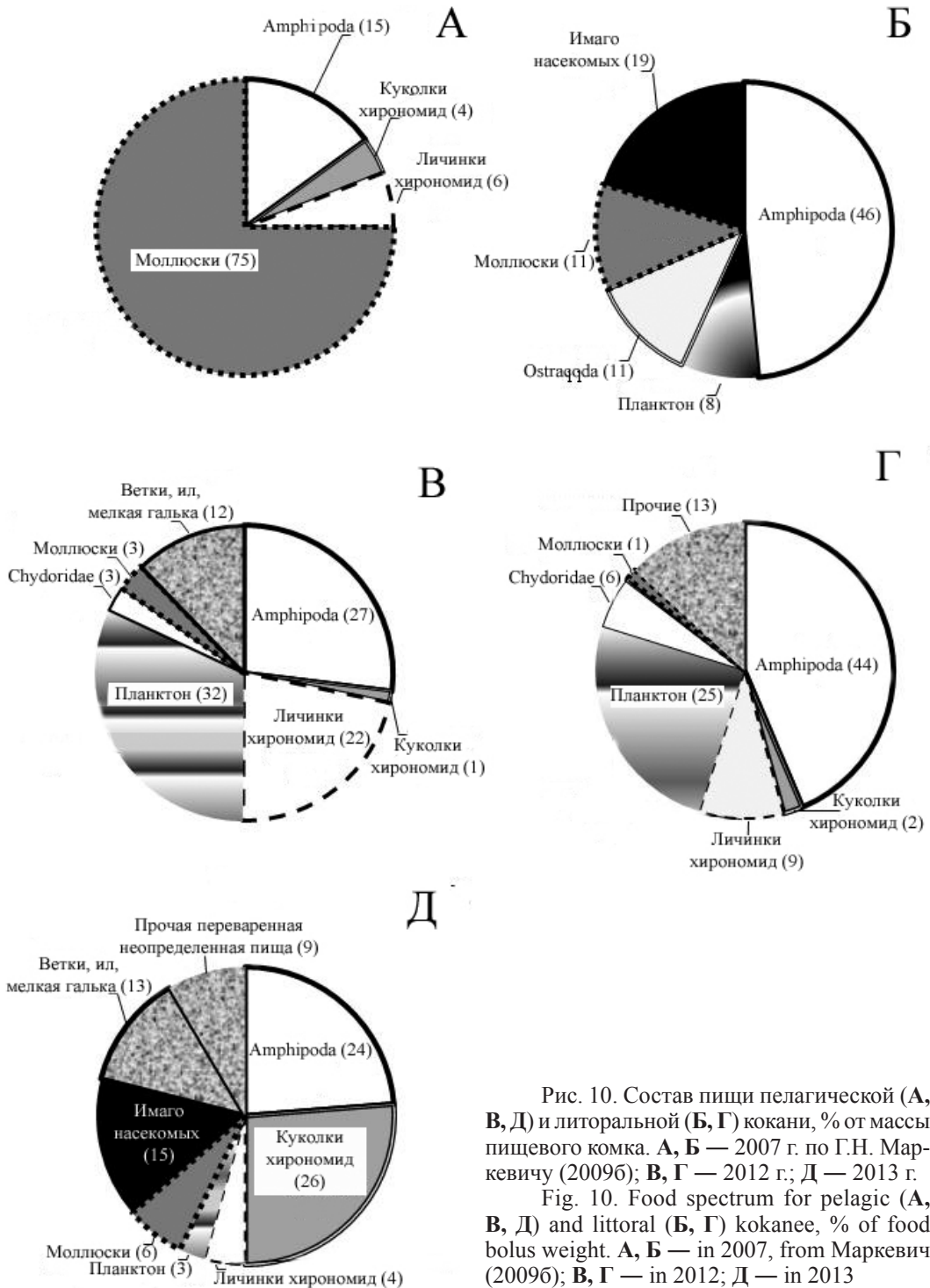


Рис. 10. Состав пищи пелагической (А, В, Д) и литоральной (Б, Г) кокани, % от массы пищевого комка. А, Б — 2007 г. по Г.Н. Маркевичу (2009б); В, Г — 2012 г.; Д — 2013 г.

Fig. 10. Food spectrum for pelagic (А, В, Д) and littoral (Б, Г) kokanee, % of food bolus weight. А, Б — in 2007, from Маркевич (2009б); В, Г — in 2012; Д — in 2013

(рис. 10, В, Г). А в 2013 г., когда биомасса планктонных раков снизилась до минимума, их доля в пище рыб также снизилась до 8 % (рис. 10, Д).

Интенсивность питания кокани, которую характеризует индекс наполнения желудка (ИНЖ), изменялась по годам (рис. 11), а самой низкой (ИНЖ = 32 ‰) была в летне-осенний период 2006–2007 гг. В 2012 г. интенсивность питания была на среднем уровне (ИНЖ = 42 ‰), а в 2003 и 2013 гг. — на высоком (ИНЖ ≈ 60 ‰).

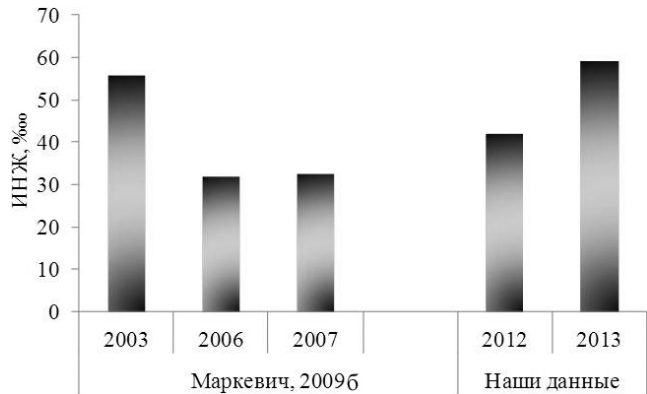


Рис. 11. Многолетние изменения значений ИНЖ, осредненные для пелагической и литоральной кокани

Fig. 11. Year-to-year changes of the stomach fullness indices, averaged for pelagic and littoral kokanee

Доля пустых желудков составляла в 2003 г. 9 %, в 2006 г. — 5, а в 2007 г. — 10 % (Маркевич, 2009б). В последние 2 года доля непитавшихся рыб несколько увеличилась и в 2012 г. была равна 17 %, а в 2013 г. — 25 %. Доля непищевых объектов в желудках кокани также увеличивалась как у мелких (длина менее 16 см), так и у крупных рыб (длина более 16 см) от 0,5–12,0 % в 2003 г. до 16,4–36,5 в 2006 г. и 33,7–49,9 % в 2007 г. (Маркевич, 2009б). В настоящее время среди рыб, питавшихся в пелагиали, доля особей, хватавших непищевые объекты (веточки, водный мох, песок и ил), несколько снизилась и составила 24 % (2012 г.) и 13 % (2013 г.) (см. рис. 10, В–Д). Тем не менее увеличившееся количество совсем не питавшихся рыб, более 10 % непищевых частиц в составе заглоченных объектов в сочетании с высоким ИНЖ в 2012–2013 гг. свидетельствуют о явном недостатке пищи.

**Состояние здоровья.** При проведении биологического анализа каждую рыбу осматривали на предмет выявления внешних и внутренних повреждений. За последние 3 года только у 1 из более чем 1000 рыб на коже были найдены язвы (рис. 12).

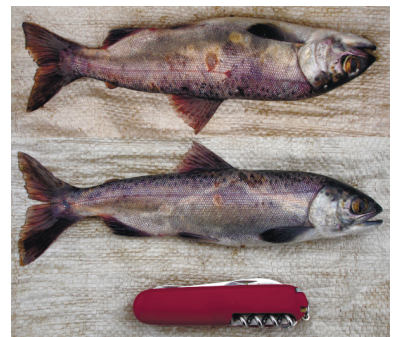


Рис. 12. Экземпляр кокани Толмачевского водохранилища с язвами на коже с левой и с правой сторон

Fig. 12. Specimen of kokanee from Tolmachevskoye Reservoir with skin sores

Примерно у 15 % обследованных рыб в желудках были обнаружены куски древесины, которые оставались там пожизненно, потому что размер этих щепок мешал их нормальному прохождению в кишечник и последующей эвакуации из организма. У одной из таких рыб (самец 5 лет) древесный осколок проткнул стенку желудка, и в месте прободения желудок прирос к стенке полости тела.

При вирусологическом исследовании материала, отобранного от кокани, на переливаемых линиях клеток ЕРС и CHSE-214 вирусных агентов не обнаружили.

Бактериологическое тестирование кокани на наличие опасного патогена — возбудителя фурункулёза *A. salmonicida* — дало отрицательные результаты. При бактери-

ологических исследованиях у 33,3 % рыб выявили подвижных аэромонад *Aeromonas hydrophila* и *A. caviae* (хемоорганотрофы, факультативные анаэробы), которые являются постоянными составляющими микрофлоры воды и различных гидробионтов. В подавляющем большинстве случаев аэромонады изолировали в чистой культуре без сопутствующей микрофлоры.

При паразитологических исследованиях у кокани обнаружили 3 вида паразитов: простейшие — 1, цестоды — 2. У рыб отмечали 100 %-ную зараженность микоспоридией *Myxobolus arcticus*. *M. arcticus* является непатогенным паразитом центральной нервной системы нерки, а также кижуча, чавычи, гольца, арктического хариуса (Коновалов, 1971; Пугачев, Хохлов, 1979; Rutherford et al., 1992) и эволюционно глубоко связан с физиологией хозяина (Шульман, 1966), поэтому при снижении иммунного статуса рыб эти паразиты могут вызывать деструктивные изменения в головном мозге (Гаврюсева, 2009).

В полости тела у 20 % обследованных рыб выявили плероцеркоидов цестоды *Diphyllobothrium* sp. В желудках 20 % особей обнаружили личинок цестод Gen. sp.

При гистологическом исследовании кокани в 2012 г. основные патологические изменения были выявлены в жабрах, почке, печени и желудочно-кишечном тракте рыб. В жабрах обнаружили умеренную гиперплазию респираторного эпителия (60 %) и паразитарных простейших, предположительно *Apiosoma conicum* (20 %), на жаберных ламеллах. В почке наблюдали гемосидероз (40,0 %) и локальное отложение цероида (20,0 %) в гемопоэтической ткани, локальную гиалиново-капельную дегенерацию нефроцитов (66,7 %) и скопление эозинофильных масс в просвете почечных канальцев (33,3 %), нефрокальциноз (6,7 %). В печени отмечали расширение кровеносных сосудов (40,0 %), локальные базофильные участки (20,0 %), фокальный некроз гепатоцитов (6,7 %) и отложение цероида (20,0 %). В желудочно-кишечном тракте регистрировали локальный некроз и слущивание клеток слизистого слоя (60 %), у отдельных особей в просвете желудка выявили трематод Trematoda gen. sp. Выявленные у кокани деструктивные изменения являются обратимыми и характерны для хронической формы токсикоза (Fish pathology ..., 1989; Ferguson, 1995; Моисеенко, Лукин, 1999; Моисеенко, 2009). В Толмачевском водохранилище при отсутствии химических загрязнений состояние, сходное с токсикозом, может провоцироваться хроническим недоеданием рыб.

**Состояние репродуктивной системы.** Для состояния гонад самок в 2011–2013 гг. были характерны те же особенности, которые отмечал Г.Н. Маркевич (2009а) в 2003–2007 гг. У большинства самок кокани в гонадах присутствовало несколько поколений ооцитов. Около 10 % самок имели гонады разной величины (рис. 13, А), при этом в мелких гонадах наряду с нормальным созреванием ооцитов наблюдали и их резорбцию (рис. 13, Б, В), что может свидетельствовать о недостаточной обеспеченности пищей.

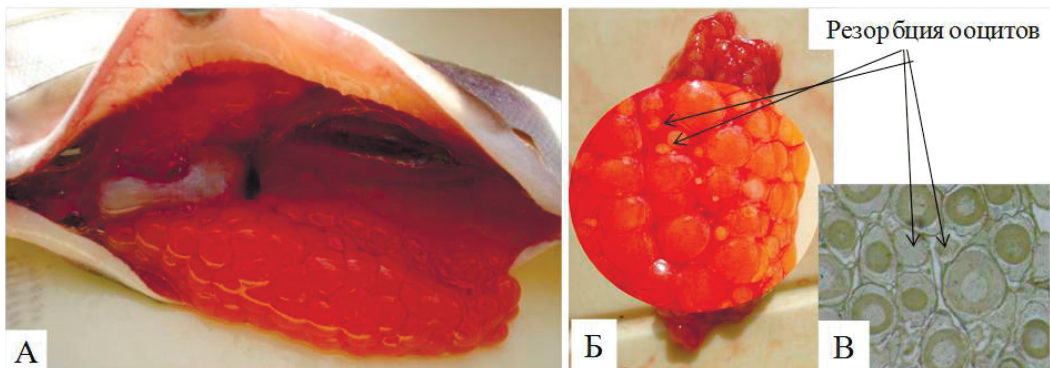


Рис. 13. Состояние гонад самок кокани в 2013 г.: А — гонады разной величины; Б — увеличенный фрагмент мелкой гонады с резорбированными ооцитами (показаны стрелками); В — гистологический срез той же гонады, стрелками указаны резорбированные ооциты

Fig. 13. Gonads of the kokanee female in 2013: А — gonads of different size; Б — scaled-up fragment of the smaller gonad with resorbed oocytes (shown by arrows); В — histological slice of the same gonad with resorbed oocytes (shown by arrows)



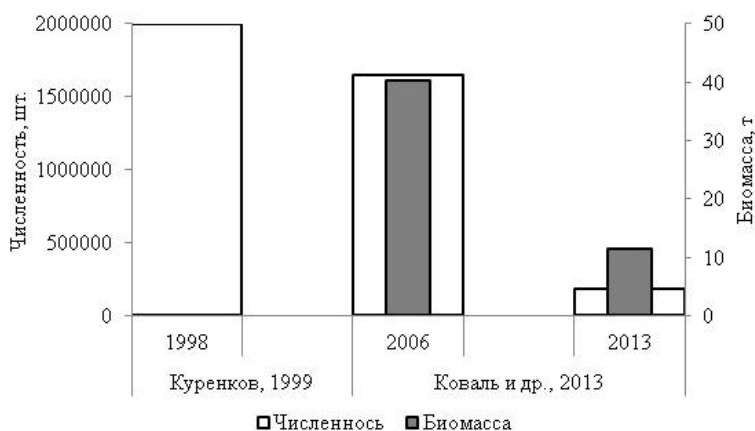
Отклонений в цвете гонад самок или полную резорбцию ооцитов в одной из них, что было довольно частым явлением в 2003–2007 гг. (Маркевич, 2008, 2009а), в последние 3 года не отмечали ни разу.

**Динамика популяции кокани.** В отличие от других искусственно созданных популяций, популяция кокани оз. Толмачева в самом начале натурализации кроме лимитирования пищей испытывала действие дополнительных ограничивающих факторов — промерзания литоральных нерестилищ и промысла в период 1993–1997 гг., изымавшего ежегодно около 15–20 тыс. особей (5–6 т). Благодаря этому численность рыб нарастала медленно, фактически стабилизировавшись на уровне 350–400 тыс. шт. производителей (Куренков, 1999). Некоторые факторы при заполнении водохранилища наряду с прекращением промысла привели к возрастанию численности популяции кокани (по экспертной оценке в 1998 г. до 2 млн шт.).

Прямой учет рыб в водохранилище был проведен в 2006 и 2013 гг. Привлечение современного программного обеспечения позволило рассчитать суммарную численность и биомассу кокани по архивным данным 2006 г. и данным, полученным при эхосъемке 2013 г. Подробно методика проведения этих работ и полученные результаты описаны в статье М.В. Коваль с соавторами (2013).

В результате суммарная численность и биомасса рыб в 2006 г. оценены в 1650,731 тыс. экз. и 40,4 т (при средней плотности рыб на акватории 9,597 тыс. экз./км<sup>2</sup>), а в 2013 г. — соответственно 186,455 тыс. экз. и 11,4 т (при средней плотности рыб на акватории 2,139 тыс. экз./км<sup>2</sup>) (рис. 14).

Рис. 14. Межгодовые изменения суммарной численности и биомассы кокани в Толмачевском водохранилище  
Fig. 14. Year-to-year changes of the kokanee total number and biomass in Tolmachevskoye Reservoir



В 1998 и 2006 гг. при одинаковой суммарной численности популяции кокани резко различались по размеру (соответственно 29,7 и 15,8 см). Масса кокани в 2006 г. составляла 45 г. К 2013 г. суммарная численность кокани в водохранилище сократилась в 9 раз, биомасса — в 4 раза при средней длине рыб 16,8 см и массе 50,5 г.

**Промысловое использование кокани.** Известно, что по содержанию незаменимых полиненасыщенных жирных кислот — веществ, необходимых для полноценного функционирования головного мозга и органов зрения (Гладышев, 2012), — кокани занимает лидирующее положение среди изученных пресноводных рыб и, следовательно, может стать полноценным источником незаменимых жирных кислот для тех, кто предпочитает пресноводную рыбу морской (Gladyshev et al., 2012). Учитывая высокую пищевую ценность этой рыбы, а также доступность этого биоресурса в Толмачевском водохранилище, кокани в этом водоеме могут со временем вновь приобрести большое промысловое значение.

В 1991–1997 гг. размеры рыб-вселенцев сохранялись в привлекательных для промысла пределах (39–42 см), и в период с 1993 по 1997 г. промыслом ежегодно изымалось 5–6 т, а в 2001 и 2002 гг. — соответственно 30 и 16 т, несмотря на снизившиеся до 29 см размеры рыб. С 2003 г. промышленный вылов кокани был прекращен. Неселективный вылов как фактор, регулирующий численность популяции, перестал

действовать. В настоящее время учтенный вылов проводится только в научных целях и составляет менее 0,1 т ежегодно. Водохранилище имеет рекреационное значение, а кокани используются как объект любительского рыболовства. Тем не менее у водоема есть потенциал для того, чтобы популяция кокани в нем снова приобрела промысловое значение. Достаточно провести мелиоративные обловы и восполнить изъятые биогенные элементы путем искусственной фертилизации водоема.

### Выводы

К 2013 г. на фоне усиления прогрева водной массы Толмачевского водохранилища произошло истощение запасов фосфора, азота и биодоступного железа в воде. Обеднение биогенной составляющей привело к снижению продуктивности фитопланктона, которое выразилось в упрощении его видовой структуры, уменьшении численности, биомассы и содержания хлорофилла *a*, а также в снижении первичной продукции планктона.

Биомасса зоопланктона в водоеме сохраняется на уровне 0,4 г/м<sup>3</sup>, установившемся в 1999 г. в заполненном водохранилище, независимо от изменений видовой структуры планктонных ракообразных. При этом зоопланктон формируют копепода *Cyclops scutifer* и 3 вида мелких кладоцер: *Holopedium gibberum*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia (Daphnia) cristata*.

Пища кокани разнообразна и состоит как из планктонных, так и из бентосных организмов. В значительной степени кокани потребляет непищевые частицы, что в сочетании с высоким ИНЖ говорит о недостатке пищевых объектов в водоеме.

Патогенов, опасных для кокани или для человека, у исследованных рыб не обнаружено, но общее состояние рыб свидетельствует о хроническом стрессе в результате нехватки пищи.

Состояние репродуктивных органов самок остается удовлетворительным, явных патологий, как, например, в 2007 г., не найдено. Резорбция многочисленных ооцитов, которая идет параллельно с созреванием гонад, может быть доказательством недостатка пищи для созревающих самок.

Прежде чем стабилизироваться в нынешнем состоянии, популяция кокани прошла в своем развитии несколько этапов. В настоящее время она представлена малочисленным по сравнению с периодом до 2006 г. мелкогабаритным стадом. Возраст репродуктивной части популяции увеличился. Большая часть рыб созревает к 4 годам, а не к 2, как было ранее. Встречаются также производители 5–7 лет.

Искусственно созданные популяции кокани на Камчатке следует рассматривать не только как объект любительского и спортивного рыболовства, но и как одну из составляющих аквакультуры и перспективное дополнение к рыбоводным заводам. Для восстановления промыслового значения стада кокани Толмачевского водохранилища достаточно провести серию мелиоративных ловов параллельно с внесением правильно рассчитанного количества биогенных элементов, прежде всего фосфора.

### Список литературы

**Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А.** Руководство по химическому анализу вод суши. — Л. : Гидрометеиздат, 1973. — 269 с.

**Базаркина Л.А.** Изменения в зоопланктоне озера Толмачева в связи со строительством ГЭС // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : сб. мат-лов 2-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчат, 2001. — С. 149–151.

**Базаркина Л.А.** Современное состояние планктонного сообщества в Толмачевском водохранилище (южная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 9-й междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — С. 24–27.

**Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка – 2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : монография. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.

**Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е.** Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) : монография. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — 280 с.

**Бульон В.В.** Первичная продукция планктона внутренних водоемов : монография. — Л. : Наука, 1983. — 150 с.

**Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов северо-запада России** : монография / под ред. К.Л. Виноградовой. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2006. — 367 с.

**Волкова О.В., Елецкий Ю.К.** Основы гистологии с гистологической техникой : монография. — М. : Медицина, 1982. — 304 с.

**Гаврюсева Т.В.** Влияние паразитарных агентов на молодь тихоокеанских лососей в озерах Камчатки // 10-й съезд Гидробиологического общества при РАН : тез. докл. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 86–87.

**Гладышев М.И.** Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека // Журн. Сибир. федерал. ун-та. Биология. — 2012. — № 5. — С. 352–386.

**Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И.** Синезеленые водоросли : монография. — М. : Сов. наука, 1953. — 652 с.

**Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С.** Диатомовые водоросли : монография. — М. : Сов. наука, 1951. — 620 с.

**Киселев И.А.** Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. — Л. : ЗИН АН СССР, 1956. — Т. 4, ч. 1. — С. 253–258.

**Коваль М.В., Лепская Е.В., Дубынин В.А. и др.** Опыт гидроакустических исследований лососей в пелагиали некоторых озер Камчатки // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 207–225.

**Коновалов С.М.** Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) : монография. — Л. : Наука, 1971. — 228 с.

**Куренков И.И.** Зоопланктон озер Камчатки : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 178 с.

**Куренков С.И.** Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Sackley) оз. Кроноцкого // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, № 4. — С. 597–606.

**Куренков С.И.** Популяционная структура кокани Кроноцкого озера : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1979. — 22 с.

**Куренков С.И.** Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : докл. обл. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 1999. — С. 139–141.

**Куренков С.И., Леман В.Н., Чебанова В.В., Упрямов В.Е.** Антропогенные преобразования озерной и речной экосистемы в результате строительства гидроэлектростанции на озере Толмачева // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : тез. докл. обл. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2000. — С. 30–38.

**Лабораторный практикум по болезням рыб** / под ред. В.А. Мусселиус. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 296 с.

**Лепская Е.В.** Фитопланктон Толмачевского водохранилища в начальной стадии его существования // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 3-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2002. — С. 60–63.

**Лепская Е.В.** Фитопланктон Толмачевского водохранилища в начальной стадии его существования // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 3-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — С. 80–86.

**Лепская Е.В., Базаркина Л.А., Уколова Т.К., Шагинян А.Э.** Развитие гидрологических процессов в Толмачевском водохранилище в период становления его экосистемы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 9-й междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. — С. 22–29.

**Лепская Е.В., Литовченко Е.В.** Предварительная реконструкция палеоэкологии оз. Курильское (Южная Камчатка) по результатам диатомового анализа керн донного грунта // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 6-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2006. — С. 85–91.

**Лепская Е.В., Маслов А.В.** Долгосрочные изменения гидрометеорологической обстановки в бассейне озера Курильского (Камчатка) и особенности трансформации «рыбного» фосфора в озерной экосистеме // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 158. — С. 293–302.

**Лепская Е.В., Маркевич Г.Н., Шубкин С.В.** Хлорофилл и первичная продукция Толмачевского водохранилища // Мат-лы 3-й Междунар. науч. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». — Минск : Изд. центр БГУ, 2007. — С. 154–155.

**Лепская Е.В., Маслов А.В., Тепнин О.Б., Свириденко В.Д.** Биогенные элементы (содержание, динамика вымывания) из разноразмерного пирокластического материала Трещинного Толбачинского извержения 2012–2013 гг. // Мат-лы конф., посвящ. Дню вулканолога «Вулканизм и связанные с ним процессы». — Петропавловск-Камчатский : ИВиС ДВО РАН, 2013. — С. 227–235.

**Лепская Е.В., Погодаев Е.Г., Шубкин С.В. и др.** Фитопланктонное сообщество Толмачевского водохранилища в 1999–2007 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 9-й междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — С. 81–84.

**Лосенкова К.В., Шубкин С.В., Шагинян А.Э.** Спектр питания молоди нерки оз. Начикинского и кокани Толмачевского водохранилища (южная Камчатка) летом 2011 г. (предварительные данные) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. 12-й междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения С.П. Крашенинникова. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — С. 66–67.

**Маркевич Г.Н.** Изменение длины тела жилой нерки-кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в условиях интродукции в Толмачевское озеро (западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 8-й междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — С. 227–228.

**Маркевич Г.Н.** Интродукция жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в безрыбные водоемы Камчатки : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2008. — 25 с.

**Маркевич Г.Н.** Результаты интродукции жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* в Толмачевское озеро (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 2009а. — Т. 49, № 1. — С. 85–92.

**Маркевич Г.Н.** Изменение характера питания кокани *Oncorhynchus nerka* оз. Толмачевское в процессе формирования популяции // Вопр. ихтиол. — 2009б. — Т. 49, № 6. — С. 809–815.

**Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Фитопланктон и его продукция** / под ред. Г.Г. Винберга и Г.М. Лаврентьевой. — Л. : ГосНИОРХ, 1984. — 32 с.

**Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях** / под ред. Е.В. Боруцкого. — М. : Наука, 1974. — 254 с.

**Моисеенко Т.И.** Водная экотоксикология: Теоретические и прикладные аспекты : монография. — М. : Наука, 2009. — 400 с.

**Моисеенко Т.И., Лукин А.А.** Патологии рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностика // Вопр. ихтиол. — 1999. — № 4. — С. 535–547.

**Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий** / под ред. С.Я. Цалолыхина. — СПб. : ЗИН, 1995. — Т. 2. — 629 с.

**Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России** / под ред. В.Р. Алексеева. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — Т. 1. — 495 с.

**Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические простейшие** / под ред. О.Н. Бауера. — Л. : Наука, 1984. — Т. 1. — 431 с.

**Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные** / под ред. О.Н. Бауера. — Л. : Наука, 1985. — Т. 2, ч. 1. — 424 с.

**Погодаев Е.Г., Куренков С.И.** Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопр. рыб-ва. — 2007. — Т. 8, № 3(31). — С. 394–406.

**Погодаев Е.Г., Куренков С.И., Базаркина Л.А. и др.** Популяция интродуцированной кокани в условиях преобразования озера Толмачева в водохранилище // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 1(41). — С. 65–78.

**Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 270 с.

**Пугачев О.Н., Хохлов П.П.** Микроспоридии рода *Muxobolus* — паразиты головного и спинного мозга лососевых рыб // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1979. — С. 137–139.

**Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б.** К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. — 1972. — Вып. 23(26). — С. 24–38.

**Уколова Т.К., Свириденко В.Д.** Биогенный режим Толмачевского водохранилища (южная Камчатка) в 1998–2006 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей :

мат-лы 9-й междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — С. 114–117.

**Шульман С.С.** Микоспоридии фауны СССР : монография. — М. ; Л. : Наука, 1966. — 507 с.

**Bancroft D., Stevens A., and Turner D.R.** Theory and practice of histological techniques / 3<sup>rd</sup> ed. Churchill Livingstone. — Edinburgh ; L. ; Melbourne ; N.Y., 1990. — 725 p.

**Blue book. Suggested procedures for the detection and identification of certain finfish and shellfish pathogens** / ed. J.C. Thoesen. — Fish Health Sec. Am. Fish. Soc. — 1994. — 294 p.

**Bucke D.** Cataracts in farmed fish — a multidisciplinary initiative for scientific progress: histological techniques for teleost eyes // Bull. Eur. Ass. Fish Path. — 1998. — Vol. 18. — P. 121–123.

**Cipriano R.C., Bertolini J.** Selection for virulence in the fish pathogen *Aeromonas salmonicida* using Coomassie brilliant blue agar // J. of Wildlife Diseases. — 1988. — Vol. 24. — P. 676–678.

**Ferguson H.W.** Systematic pathology of fish. A text and atlas of comparative tissue responses in diseases of Teleosts. — Iowa : State Univ. Press Ames., 1995. — 267 p.

**Fish pathology** / ed. by R.J. Roberts. — Stirling, Scotland, 1989. — 383 p.

**Gladyshev M.I., Lepskaya E.V., Sushchik N.N. et al.** Comparison of polyunsaturated fatty acids content in filets of anadromous and landlocked sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* // J. Food Science. — 2012. — Vol. 77, № 12. — P. 1306–1310.

**Holt J.G., Krieg N.R., Sneath P.H. et al.** Bergey's manual determinative bacteriology. — Baltimore, Maryland : Williams & Wilkins, 1994. — 787 p.

**Krammer K., Lange-Bertalot H.** Bacillariophyceae (3 Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae). — Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1991. — 576 p.

**Rutherford D.T., Wood C.C., Hyatt K.D. et al.** Biological characteristic of coastal populations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in British Columbia // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1992. — № 1849. — P. 1–47.

**Virology and Cell Culture** // Fish pathology Section Laboratory Manual / ed. by T.R. Meyers. — Alaska Dep. Fish and Game. Spec. Publ., 2009. — № 12. — P. 5–44.

*Поступила в редакцию 13.03.14 г.*