

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 957.553.2

**ПОПУЛЯЦИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ КОКАНИ В УСЛОВИЯХ
ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОЗЕРА ТОЛМАЧЕВА В ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

© 2010 г. **Е.Г. Погодаев, С.И. Куренков, Л.А. Базаркина,
С.В. Шубкин, Н.Ю. Воронин**

*Камчатский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии, Петропавловск-Камчатский 683600*

Поступила в редакцию 20.08.2007 г.

Окончательный вариант получен 10.08.2009 г.

В настоящей работе приведены результаты исследований интродуцированной в озеро Толмачева популяции кокани. Озеро Толмачева является первым водоемом Камчатки, преобразованным в водохранилище каскада Толмачевских ГЭС. Изучены основные этапы становления популяции в озере и дальнейшее ее развитие в условиях формирования водохранилища. Проанализированы многолетние данные размерно-весовых показателей и возрастной структуры популяции.

Ключевые слова: кокань, интродукция, кормовая база, размерно-весовые показатели, возрастная структура, Толмачевское водохранилище, морфология, гидрология.

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводная форма нерки – кокани, относительно широко распространена по западному побережью Северной Америки в южной и центральной части своего ареала в Британской Колумбии и штатах Вашингтон, Орегон и Дахо. В северной его части, в бассейнах рек Бристольского залива и залива Принца Уильяма и на острове Кадьяк кокани встречается редко или вообще отсутствует (Nelson, 1968; Foerster, 1968; Burgner, 1991). На североамериканском континенте условия обитания кокани достигают наибольшего разнообразия, где она прекрасно существует как совершенно независимо, так и вместе с проходной формой (Dymond, 1936; Richer, 1938, 1940; McCart, 1970; Foote et al., 1989; Wood, Foote, 1990). В Азии, в естественном состоянии кокани была обнаружена только в пяти озерах – Кроноцкое (Крохин, 1936; Куренков, 1972) и Каповое (Остроумов, 1977) на Камчатке; Акан и Чимикеппу (Oshima, 1934; Motoda, 1950) на Хоккайдо; оз. Сопочное (Иванков, 1984) на о. Итуруп.

Проблема интродукции жилых форм лососей в водоемы либо не имеющие промыслового значения, либо вообще лишенные ихтиофауны, на различных континентах и в странах решалась по-разному, и при этом, преследовались различные цели.

В США и Канаде подобные мероприятия проводились, прежде всего, в интересах спортивного рыболовства. Поскольку кокани обычна в этом регионе, то ее расселению внутри ареала уделялось мало внимания. Следует, однако, выделить три крупных мероприятия по трансплантации кокани – оз. Тахо, Гурон и систему водохранилищ Каньон Ферри – Хелена-Вэлли, расположенных в верховьях р. Миссури. Все три попытки оказались удачными, причем в водохранилище Хелена-Вэлли кокани достигла рекордных для США и Канады размеров – около 2,5 кг, а оз. Гурон стало единственным в мире водоемом, где обитают сразу три пресноводных формы тихоокеанских лососей, – нерки, горбуши и кижуча (Gordon et al., 1971; Collins, 1972; Clark, Traynor, 1972).

В Японии эти программы носили государственный статус и по значимости их можно поставить на один уровень с программами искусственного разведения кеты в этой стране. Начало широкомасштабной акклиматизации кокани в озерах Японии

было положено еще в 1894 г., когда из оз. Акан (север Хоккайдо) в озеро Сикоцу было перевезено 150 тыс. икринок (Tokui, 1965). Перевозки продолжались три года, в результате чего было создано новое крупное стадо кокани, которое уже к 1902 г. становится донорской популяцией для дальнейшего расселения этой формы. В начале прошлого века кокани была завезена и в оз. Товада (Tokui, 1959), где образовала вторую по численности (после оз. Кроноцкого) популяцию в Азии и в последствии стало основным акклиматизационным центром кокани в Японии. Многократность вселения, использование различных донорских стад и обмен посадочным материалом между вновь созданными популяциями – характерная черта японской программы по трансплантации кокани. Спектр водоемов, в которые вселялась кокани, оказался настолько широк, что в ряде случаев безнадежность попыток акклиматизации была совершенно очевидна. Тем не менее, из 65 вариантов 23 пересадки оказались удачными, что, в результате, позволило расширить ареал кокани до 35° с.ш. Более того, в Японии получили довольно широкое распространение работы по созданию стад проходной нерки из кокани в оз. Сикотцу (Kaeriyama, 1989; Urawa, 1991) и оз. Торо (Kaeriyama et al., 1992).

В СССР, а теперь и в России, с самого начала и до недавнего времени все работы в данном направлении проводились на уровне эксперимента. В последнее время значительно усилился интерес к более широкому использованию внутренних водоемов в рыбохозяйственных целях, а также к поиску новых видов рыб для искусственного разведения и акклиматизации. В этом отношении жилые формы тихоокеанских лососей, особенно нерки, на наш взгляд, являются достаточно перспективными объектами, как для полносистемного форелевого хозяйства, так и для хозяйств смешанного типа, т.е. сочетающих пастбищный нагул с искусственным разведением и подращиванием молоди. Кроме того, эта форма может быть использована для акклиматизации в пустующие или заселенные менее ценными видами рыб водоемы. Интродукция кокани в озера, полностью лишенные ихтиофауны, помимо чисто рыбохозяйственного значения, представляет определенный интерес с научной точки зрения и позволяет проследить особенности формирования популяционной структуры с момента становления популяции. Естественно, что такие исследования предполагают организацию ежегодного мониторинга над созданными популяциями, поскольку именно в первые 10-20 лет их существования протекают наиболее бурные процессы адаптации вселенцев и изменения в экосистемах водоемов, не испытывающих ранее влияния ихтиофауны. Основополагающим моментом в становлении созданных популяций является решение проблемы резко возрастающей численности интродуцентов и ограниченности кормовой базы, приводящей к активизации механизмов отбора на наиболее энергетически целесообразный генотип.

Цель настоящей работы – проанализировать характер динамики становления популяционных структур во вновь созданном стаде кокани, который в каждом отдельном случае, имеет свои отличительные черты, как в скорости, так и в направленности адаптационных процессов и зависит от уровня начальной трофности водоема и стабильности абиотических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили данные, собранные в период с 1991 по 1997 гг. на озере Толмачева и с 1998 по 2008 гг. на Толмачевском водохранилище. Сбор материала производили по стандартной схеме – температурный разрез,

гидробиологические пробы, гидрохимические пробы, отлов кокани для биологического анализа. Гидрологические, гидробиологические и гидрохимические пробы отбирали в центральной части озера и водохранилища в районе максимальной глубины батометром с горизонтов 0, 5, 10, 15, 20, 30 и 38 м. За время работ проведено более 90 температурных съемок.

Материалом для исследований кормовой базы кокани послужили пробы планктона. Тотальные пробы планктона отбирали сетью Джеди (диаметр входного отверстия 18 см, газ №67) в центральной части пелагиали озера и водохранилища с глубин 28-38 м. Пробы обрабатывали под микроскопом МБС-9 в камерах Богорова и Горяева согласно существующим рекомендациям (Киселев, 1956; Методика изучения биогеоценозов ..., 1975). В популяциях Copepoda отдельно учитывали науплиусов и копеподитов, у Cladocera – молодых особей, самок без яиц и яйценосных самок, в выводковых камерах которых просчитывали количество яиц. Биомассу планктонных организмов рассчитывали как произведение их численности на средний вес одного экземпляра. Среднюю массу тела веслоногих и ветвистоусых ракообразных определяли по зависимости: $\omega = ql^b$, где ω – масса тела рачков (мг); l – длина тела (мм); q и b – эмпирические константы для каждого отдельного вида (Балушкина, Винберг, 1979; Иванова, 1985). Всего собрано и обработано более 130 планктонных проб.

Молодь кокани облавливали ставными сетями ячеей 12 мм в литоральной и пелагической зоне. Производителей кокани отлавливали ставными сетями длиной 30 м, с ячейей 30 мм, время застоя 12 ч. На морфологический анализ отловлено 420 экз. молоди и 2 240 производителей кокани. Производителей обрабатывали в полевых условиях по общепринятой методике (Правдин, 1966). Молодь фиксировали формалином. У всех рыб измеряли две длины AC и AD, массу тела, вес пробы без внутренностей и гонад, определяли пол и стадию зрелости, у самок определяли плодовитость. Возраст определяли по чешуе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Толмачева расположено в 100 км от Петропавловска-Камчатского (рис. 1) на обширном вулканическом нагорье на высоте 626 м над уровнем моря. Оно занимает наиболее глубокую часть депрессии, расположенной в центральной части нагорья и представляющей собой кальдеру обрушивания (Святловский, 1956, 1966; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973). До начала затопления площадь озера составляла 11,2 км², максимальная глубина 26 м, средняя глубина – 7,9 м (Куренков и др., 2000). После полного заполнения у водоема существенно изменился морфологический облик озерной чаши (рис. 2). Подъем уровня на 12 м привел к увеличению площади водоема приблизительно в четыре раза и максимальной глубины до 38 м (табл. 1).

Характерной особенностью термического режима оз. Толмачева являлось слабое развитие стратификации в летне-осенний период и установление ранней осенней гомотермии, что объяснялось мелководностью водоема и значительной ветровой экспозицией. Площадь относительно глубокой зоны (глубже 10 м) была невелика (12% от общей площади зеркала озера), что существенно ухудшало зимовальные условия для кокани. Обширное мелководье, усиливая прогрев всей водной массы и интенсифицируя продукционные процессы в летний период, тем не менее, способствовало быстрому охлаждению водоема осенью и сужало рефугиальную зону зимой почти на 90%. Увеличение глубины на 12 м после строительства плотины, казалось бы, изменит данную ситуацию и поставит вновь

созданный водоем в ряд камчатских озер с традиционной для данного региона термикой. Однако, в силу специфики вновь затопленных территорий, особенно предгорных тундр и других террасированных участков, средняя глубина водоема увеличилась незначительно. Динамика вертикального распределения температур в летне-осенний период свидетельствует о значительном увеличении стратифицированности водных масс. Поверхностный 10-метровый слой стал быстрее и сильнее прогреваться. Таким образом, больший прогрев поверхностных слоев и усиление стратификации может являться свидетельством существенных изменений в характере термики водохранилища по сравнению с озером, которые могли произойти вследствие увеличения площади мелководий. На сроках ледостава эти изменения не отразились. Ледяной покров образуется в конце октября, вскрытие водоема обычно происходит в начале июля.

Таблица 1. Морфологические показатели оз. Толмачева до начала заполнения на 1 января 1996 г. и Толмачевского водохранилища после максимального заполнения на 1 января 2000 г.

Table 1. Morphological indices of Tolmachev lake before infill by January 1, 1996 and those of the Tolmachev Reservoir after maximum infill by January 1, 2000.

	озеро Толмачева	Толмачевское водохранилище
Высота над уровнем моря	615 м	627 м
Длина	5,15 км	14,3 км
Средняя ширина	2,17 км	2,9 км
Максимальная ширина	3,2 км	4,1 км
Площадь	11,2 км ²	30,3 км ²
Максимальная глубина	26 м	38 м
Средняя глубина	7,9 м	9,9 м
Длина береговой линии	17,15 км	63,2 км
Объем	88,7 млн. м ³	253,4 млн. м ³



Рис. 1. Географическое расположение исследуемых водоемов.

Fig. 1. Location of the water bodies investigated.

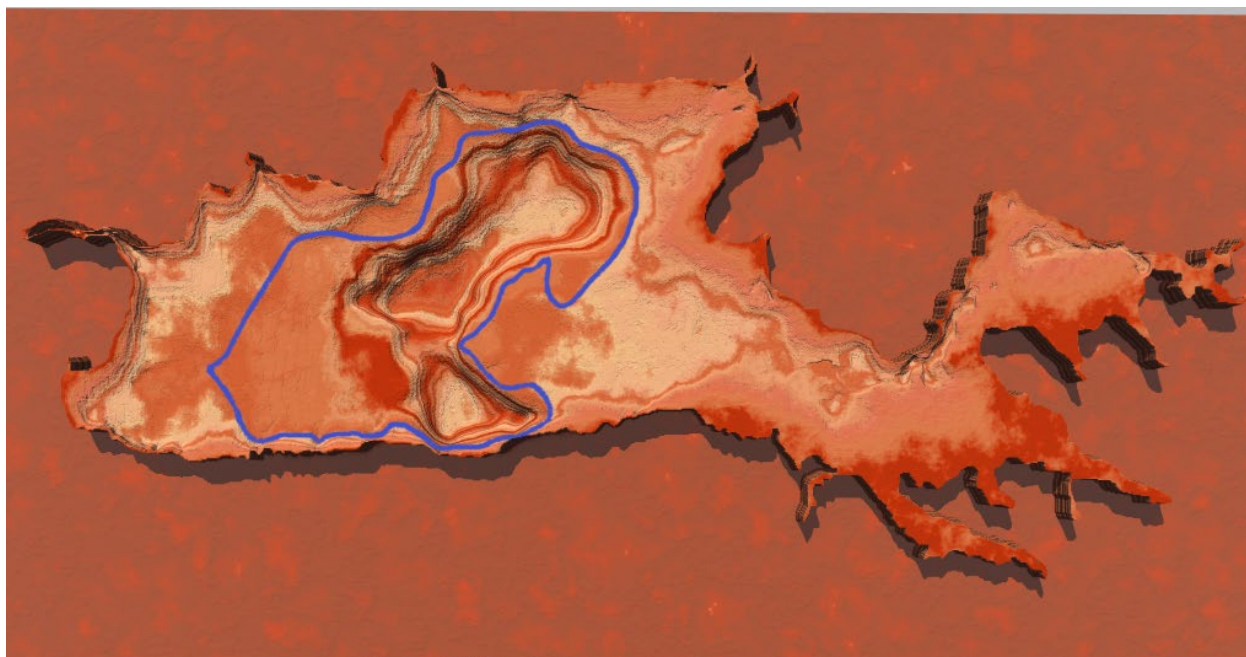


Рис. 2. Батиметрическая карта Толмачевского водохранилища (жирной линией выделен контур озера Толмачева до начала затопления).

Fig. 2. Bathimetrical map of the Tolmachev Reservoir (thick line indicates the boundaries of Tolmachev lake before infill).

В результате заполнения водохранилища произошло изменение не только морфометрических показателей водоема, но и значительное преобразование его водосбора и объема водной массы. Большая часть р. Верхняя Толмачева была затоплена и, от некогда полноводной реки, остались только две небольшие речки – Правая и Левая Толмачева. Изменилось время водообмена, являющееся производной от объема водной массы водоема, соотношение минеральных и органических форм биогенов, а также внешняя биогенная нагрузка.

Фитопланктон представлен диатомовыми водорослями из родов: *Aulacoseira*, *Asterionella*, *Diatoma*, *Synedra*, *Tabellaria*, *Fragilaria*. Зоопланктон озера состоял из небольшого количества форм, характерных для северных озер. Rotatoria включает: *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra vulgaris*. Веслоногие раки (Сорепода) представлены *Cyclops scutifer*. Ветвистоусые раки (Cladocera) представлены *Daphnia pulex* и *Bosmina longirostris*. Одним из основных компонентов питания кокани в оз. Толмачева являются беспозвоночные ракообразные.

Изучение динамики численности и биомассы популяций зоопланктона озера Толмачева позволило оценить трофические условия нагула кокани. После 1991 г., когда был зарегистрирован исторически известный максимум биомассы зоопланктона – $6,92 \text{ г/м}^3$, последовало снижение этого показателя до $0,03 \text{ г/м}^3$ в 1997 г. Заполнение водохранилища привело к затоплению обширных территорий прилегающей тундры, что, соответственно, повлекло за собой снос в озеро повышенного количества аллохтонного органического вещества. В процессе поступления дополнительного количества биогенов происходило увеличение численности аулякозеиры (основного кормового объекта ракообразных), которая к 1999 г. достигла колоссальной величины в 820 тыс. кл./л (табл. 2), что позволяло нам надеяться на увеличение биомассы рачкового планктона в последующие годы. Общая биомасса кормового зоопланктона в 1998 г. увеличилась до $1,99 \text{ г/м}^3$ (Базаркина, 2001). Как видно из приведенных данных, в 1998 г. основной прирост

биомассы пришелся на долю циклопов и дафний, в сумме составивших относительно высокий показатель.

Таблица 2. Многолетняя динамика численности диатомовых водорослей (тыс. кл./л) и биомассы кормового зоопланктона (г/м³) в августе-сентябре 1991-2007 гг.

Table 2. Long-term abundance dynamics of diatom (thous. cell./l) and fodder zooplankton biomass (g/m³) in August-September 1991-2007.

Вид	Год												
	1991	1993	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2006	2007
Bacillariophyta													
<i>Asterionella formosa</i>	76,8	1,9	0,1	0,1	–	14,8	97,6	0,5	231,0	286,4	342,0	311,3	104,0
<i>Aulacoseira subarctica</i>	293,4	99,5	0,9	93,9	210,7	820,0	22,1	21,2	29,0	7,5	21,3	8,3	13,1
<i>Tabellaria fenestrata</i>	–	–	–	–	5,9	–	1,0	1,7	0,4	2,7	8,6	11,4	1,7
Всего	370,2	101,4	1,0	94,0	216,6	834,8	120,7	23,4	260,4	296,6	371,9	331,0	118,8
Crustacea													
<i>Cyclops scutifer</i>	2,22	0,02	0,95	0,01	1,50	0,41	0,08	0,37	0,03	0,21	0,03	0,01	0,03
<i>Heterocopa borealis</i>	0,63	0,47	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Leptodiptomus angustilobus</i>	2,18	0,26	0,01	0,02	0,01	–	0,01	–	–	–	–	–	–
<i>Bosmina longirostris</i>	–	–	–	–	0,16	0,09	0,25	0,16	0,04	0,06	0,05	0,01	0,25
<i>Daphnia pulex</i>	1,89	0,47	–	–	0,32	–	0,01	–	–	–	–	–	–
<i>Holopedium gibberum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,01	0,01	0,02	0,13
Всего	6,92	1,22	0,99	0,03	1,99	0,50	0,35	0,53	0,07	0,28	0,09	0,04	0,41

Численность дафний, вследствие избирательного выедания их рыбой, увеличивалась незначительно, а для более мелкой босмины (в меньшей степени подвергающихся выеданию) улучшение трофических условий стало весьма благоприятным фактором. Лептодиаптомусы, так же как и дафнии вследствие большего размера и меньшей скорости плавания в большей степени избирательно выедались рыбой и имели невысокую численность. Циклопы в данном водоеме оказались более устойчивыми к выеданию за счет того, что их младшие возрастные стадии (в массовом количестве присутствующие в летний период) выедаются слабо из-за малого размера, а размножение взрослых особей происходит зимой, когда из-за низкой температуры воды (0-1 °С) потребление зоопланктона рыбами минимально.

В 1999 г. катастрофически снизилась численность дафнии и увеличилась численность другого, более мелкого и поэтому менее ценного в пищевом отношении для молоди рыб фильтратора – босмины, которая в последние годы стала составлять основную долю биомассы ракообразных. В начале 2000-х годов произошли существенные изменения в структуре планктонного сообщества водохранилища. Так если в 1991-1999 гг. среди диатомовых водорослей доминировала *Aulacoseira subarctica*, то с 2000 г. наиболее многочисленной была *Asterionella formosa*. С 2001 г. в пелагиали водохранилища перестали встречаться крупные виды планктонных ракообразных *Leptodiptomus angustilobus* и *Daphnia pulex*, а в 2003 г. в планктоне водоема появился *Holopedium gibberum* (Cladocera), предпочитающий подкисленные воды (Базаркина, 2008).

Исчезновение из состава зоопланктонного сообщества крупных видов и замещение их более мелкими свидетельствует об усилении пресса рыб, что наблюдается на всех нерестово-выростных водоемах Камчатки в периоды высокой численности последних.

В течение 2002-2006 гг. биомасса планктонных ракообразных понизилась от 0,08 до 0,04 г/м³ и была значительно ниже этого показателя за 2001 г. (0,53 г/м³) (табл. 2). В 2007-2008 гг. при увеличении численности голопедиума биомасса планктонных рачков возросла и в 2008 г. была равна 0,85 г/м³, что по трофности не превышало уровень олиготрофных водоемов (Китаев, 1986).

Учитывая общую тенденцию снижения всех трофических уровней и смену ролей основных пищевых объектов, следует признать состояние первого и второго трофического уровней как неустойчивое, а общие кормовые условия нагула кокани в Толмачевском водохранилище в последние годы как неудовлетворительные.

Озеро Толмачева до 1985 г. не имело ихтиофауны, так как 14-метровые пороги р. Толмачева не позволяли проходным видам лососей подниматься в озеро. Первая партия кокани, в рамках широкомасштабного эксперимента 80-х годов прошлого столетия (Куренков, 1999; Погодаев, Куренков, 2007), была интродуцирована в озеро в 1985 г. в количестве 90 производителей из оз. Кривошеинского. В 1988 г. было завезено около 800 сеголетков из оз. Карымского от потомков производителей, также интродуцированных из оз. Кривошеинского.

Оба варианта интродукции дали положительные результаты. Процесс становления и развития вновь созданной популяции кокани происходил следующим образом. Первое и второе поколение интродуцентов имели высокий темп роста и достигали максимально исторически наблюдаемых размеров. Возрастной состав производителей на данном этапе не отличался большим разнообразием (2+-5+). Основным репродуктивным возрастом самок толмачевской кокани был возраст 3+ при достаточно высокой доле созревания самцов в возрасте 2+. Это явление характерно для первых поколений вселенцев в условиях высокого уровня кормовой базы. В начале 90-х годов длина и масса тела половозрелых рыб были гораздо выше таковых для исходного материнского стада оз. Кривошеинского (табл. 3). Максимальный вес производителей кокани достигал 2,05 кг.

Таблица 3. Размерно-весовые показатели производителей донорской и интродуцированной кокани.
Table 3. Size-weight parameters of spawners of donor and introduced kokanee.

Водоем	Год	Длина тела, см	Масса, г	Возраст производителей
оз. Кривошеинское	1985	23,4 (21,7–27,5)	197,6 (110–270)	3+, 4+, 5+
оз. Толмачева	1991	42,0 (25,6–52,5)	1100 (210–2050)	2+,3+,4+, 5+

В последующих поколениях по мере роста численности популяции проявилась четкая дивергенция на мелких и крупных производителей, вызванная как сокращением вариантов репродуктивного возраста, так и замедлением роста в силу увеличения плотности нагуливаемых рыб и ухудшения кормовой базы. Кривая распределения размерных показателей приобрела двухвершинный характер. С этого момента процесс доминирования мелких производителей проходил с большей скоростью, и к концу 90-х годов крупные производители полностью исчезли из популяции. В озерах с наличием хищников, особи, обладающие замедленным ростом, элиминируются в первую очередь. Поскольку в оз. Толмачева при отсутствии хищников единственным фактором отбора является уровень кормовой базы, то при нарастании численности и плотности рыб, по мере ухудшения кормовой базы, такие рыбы, наоборот, становятся наиболее энергоцелесообразными, так как способны поддерживать максимально возможную численность популяции при минимальных кормовых ресурсах. В результате чего происходит отбор на медленно растущих и

поздносозревающих рыб. Наблюдаемое явление не только нежелательно с хозяйственной точки зрения, но и отрицательно влияет на генофонд созданной популяции.

К сожалению, прямых учетов численности, на основании которых можно было бы оценить количество производителей кокани в озере, не выполнялось. Косвенным показателем изменения плотности рыб являлись величины уловов на усилие (рис. 3). Анализ размерно-весовых характеристик кокани и результаты контрольных обловов позволили установить, что к 1993 г. в озере Толмачева сформировалось промысловое стадо кокани. В сложившихся условиях единственным методом поддержания популяции кокани озера Толмачева на высоком продукционном уровне и предотвращения обеднения генофонда, являлся интенсивный (заменяющий роль хищников) промысел неселективными орудиями лова. Подобная мера позволила бы снизить численность младших возрастных групп, чтобы ослабить пищевую конкуренцию на основном этапе дивергенции. Для предотвращения измельчания кокани в 1993 г. впервые был организован экспериментальный отлов в количестве 1,5 т рыб. Промысел 1993-1997 гг. (в среднем по 3-5 т ежегодно) позволял удерживать численность кокани на относительно постоянном уровне. В 1997 г. закончился первый, и как показали дальнейшие события, самый благополучный этап развития популяции интродуцированной кокани.

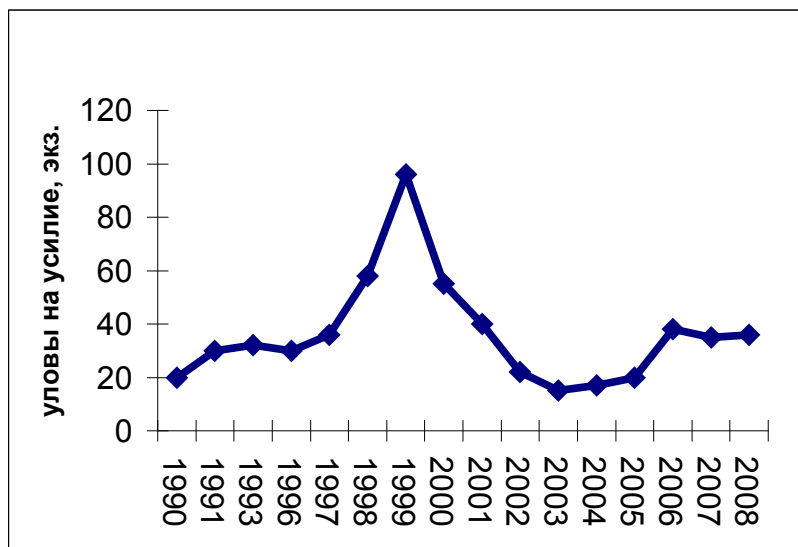


Рис. 3. Многолетняя динамика величины уловов на усилие производителей кокани в озере Толмачева до 1997 г. и в Толмачевском водохранилище с 1998 по 2008 гг.

Fig. 3. Long-term dynamics of catch per kokanee reproduction effort in the Tolmacheva Lake until 1997 and in the Tolmachevskoye Reservoir from 1998 to 2008.

Состояние относительной стабильности, в котором популяция пребывала до 1997 г., было нарушено строительством плотины и началом заполнения водохранилища. Благодаря подъему уровня воды в озере на 2 м, осенью 1997 г. значительно улучшились условия нереста производителей, что привело к резкому увеличению численности сеголетков кокани на следующий год. Отсутствие в 1998 г. промысла еще больше повысило плотность нагуливающих в водоеме рыб, а средние размеры производителей снизились почти на 10 см (рис. 4). Заполнение водохранилища продолжалось. Дальнейшее расширение нагульного пространства и привнесение в водоем дополнительной аллохтонной органики за счет затопления значительных площадей суши интенсифицировали продукционные процессы и привели к улучшению кормовых условий. Это, соответственно, сказалось на увеличении средних размеров половозрелых рыб в 1999 г.

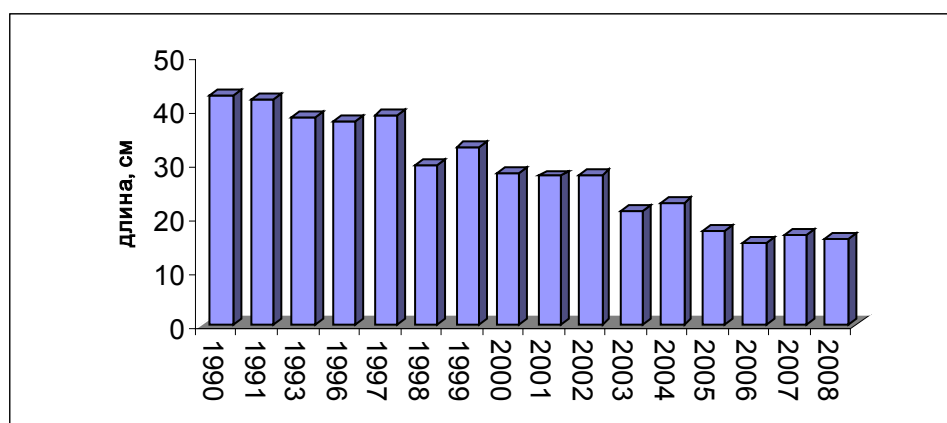


Рис. 4. Динамика изменения размерных характеристик кокани в 1990-2008 гг.

Fig. 4. Dimensional dynamics of kokanee for 1990-2008.

Осенью 2000 г. завершилось заполнение водохранилища и были запущены турбины электростанции. В период 2000-2002 гг. длина тела половозрелых рыб несколько стабилизировалась. Этому способствовало уменьшение плотности нагуливающих рыб, с одной стороны за счет дальнейшего расширения нагульного пространства, с другой, снижения численности кокани вследствие интенсификации промысла в 2000-2002 гг. (рис. 5), а также возросшей смертности молоди из-за попадания ее в водозаборное устройство турбины.

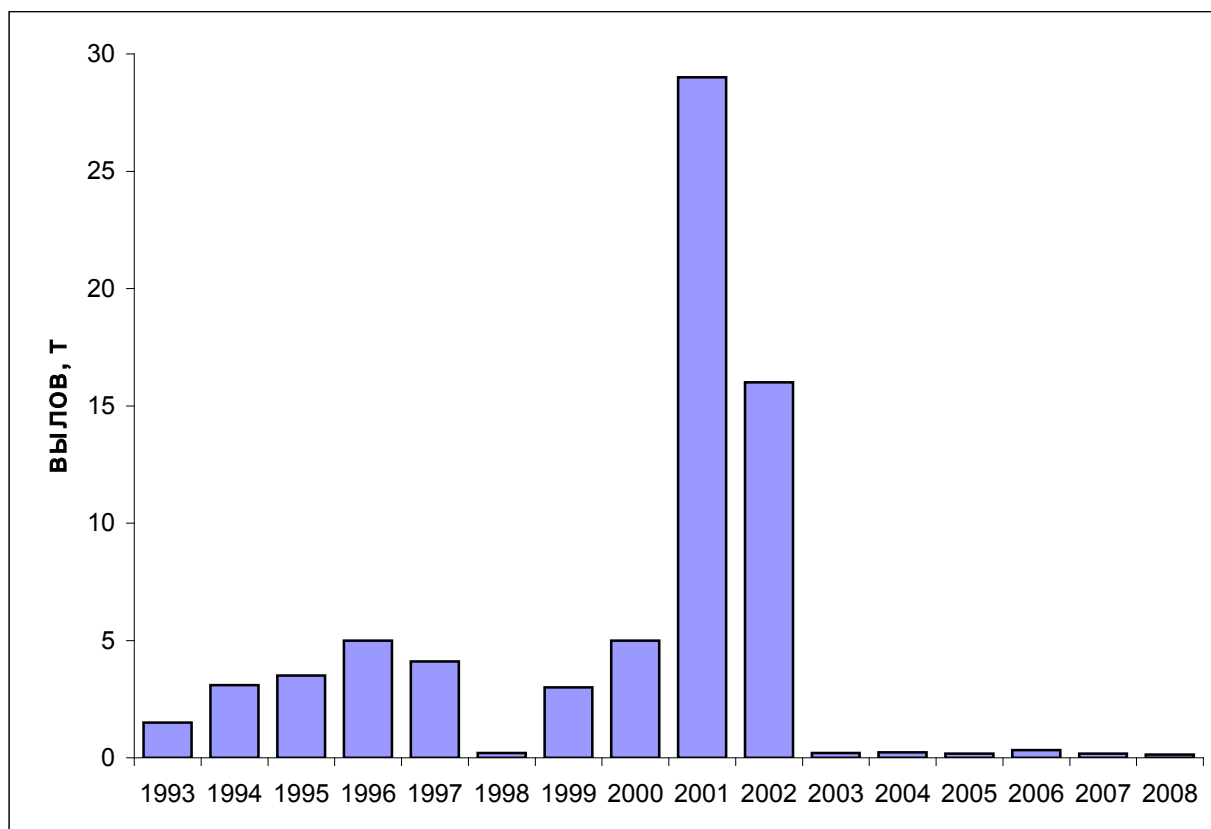


Рис. 5. Ежегодный вылов кокани в Толмачевском водохранилище.

Fig. 5. Annual catch of kokanee in the Tolmachev Reservoir.

После 2002 г. промышленный лов кокани не производился. Ежегодный вылов не превышал 300 кг и осуществлялся только для проведения научно-исследовательских работ. Таким образом, начиная с 2002 г., неселективный лов разновозрастных групп кокани утратил свое ограничивающее значение и

регулирование численности одновременно нагуливающих рыб происходило только благодаря внутрипопуляционным процессам.

Значительные изменения условий нагула, происходившие в период преобразования озера в водохранилище и после него, повлекли за собой и существенные нарушения сложившейся структуры репродуктивной части популяции. В прежние годы репродуктивное ядро было представлено производителями в возрасте 3+ (рис. 6). В 2000 г., зрелая часть стада пополнилась многочисленным поколением 1997 г. нереста. Нерест родителей которого происходил в условиях качественного и количественного увеличения нерестовых площадей за счет затопления притоков и расширения литоральной зоны озера. Именно это обстоятельство и стало основополагающим в последующих кардинальных изменениях всех популяционных параметров стада кокани, в том числе и в возрастной структуре зрелой ее части. Относительная численность возрастной группы 2+ возросла до 25%, а доля абсолютно доминировавшей ранее возрастной группы 3+ уменьшилась до 70%. Кроме того, в нересте этого года значительно преобладали самцы (табл. 4). Учитывая тот факт, что в 1999 г. в той же пропорции преобладали самки, можно говорить о наличии неблагоприятных факторов, дестабилизирующих структурные элементы популяции кокани в последние годы. В 2001-2002 гг. репродуктивная часть пополнилась особями возраста 5+. Соотношение остальных возрастных групп также существенно изменилось. В 2001 г. доминирующее значение приобрела возрастная группа 4+. В последующие годы представительство рыб различных возрастов среди производителей стало более равномерным. До 2005 г. с небольшим перевесом доминировала возрастная группа 3+, а после 2006 г. незначительное численное преимущество имели рыбы возраста 4+. Совсем выпали из возрастной структуры самые старшие производители возраста 6+.

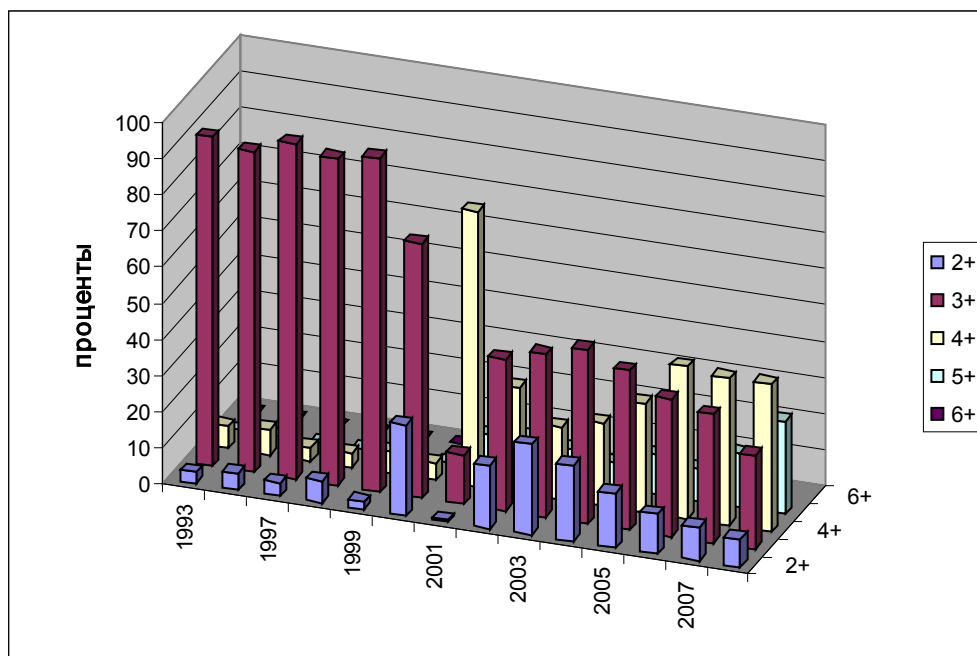


Рис. 6. Возрастной состав производителей кокани.

Fig. 6. Age composition of kokanee spawners.

Таблица 4. Соотношение полов у производителей кокани Толмачевской популяции (%).
Table 4. Ratio (in %) of sexes in kokanee spawners of Tolmachev population.

Годы	%	
	Самцы	Самки
1993	55	45
1996	59	41
1997	48	52
1998	57	43
1999	30	70
2000	64	36
2001	40,1	59,9
2002	66,9	33,1
2003	55	45
2004	53	47
2005	52	48
2006	57	43
2007	58	42
2008	58	42

В водоеме, где, в течение жизни всего двух-трех поколений, кардинально трансформируются условия обитания рыб и вследствие этих преобразований часто меняются знаки векторов воздействия отдельных средовых и внутривидовых факторов, поиск каких-либо закономерностей и количественных оценок взаимосвязей популяционных характеристик и параметров окружающей среды за весь период исследований не дал, да и не мог дать положительных результатов.

Общую динамику процесса деградации популяции толмачевской кокани можно представить в виде рисунка 7. Сопоставление длины производителей кокани и средних уловов на усилии показало, что область перелома приходится на период конца 1990-х-начала 2000-х годов, когда благоприятные условия развития популяции сменились неблагоприятными, при которых измельчение производителей происходило уже на фоне снижения уловов, что свидетельствует о постепенном ухудшении условий нагула рыб в последние годы.

Изменения, произошедшие с популяцией интродуцированной кокани в озеро Толмачева, могут быть ярким свидетельством тому, к чему могут привести действия, порой абсолютно разнонаправленных процессов в течение двух десятилетий, периода ничтожно малого с точки зрения эволюционных преобразований популяции, но ставшими основным противоречием, дестабилизирующим состояние молодой, только формирующейся биологической структуры. Если бы не сдерживающие лавинообразное увеличение численности кокани, факторы, такие как промысел и снос большого количества молоди через водозабор плотины, чему свидетельством являлось нахождение в нижнем бьефе плотины большого количества погибшей и многочисленные стайки выжившей молоди, то деградация популяции началась бы на 2-3 года раньше и протекала бы несравнимо более быстрыми темпами.

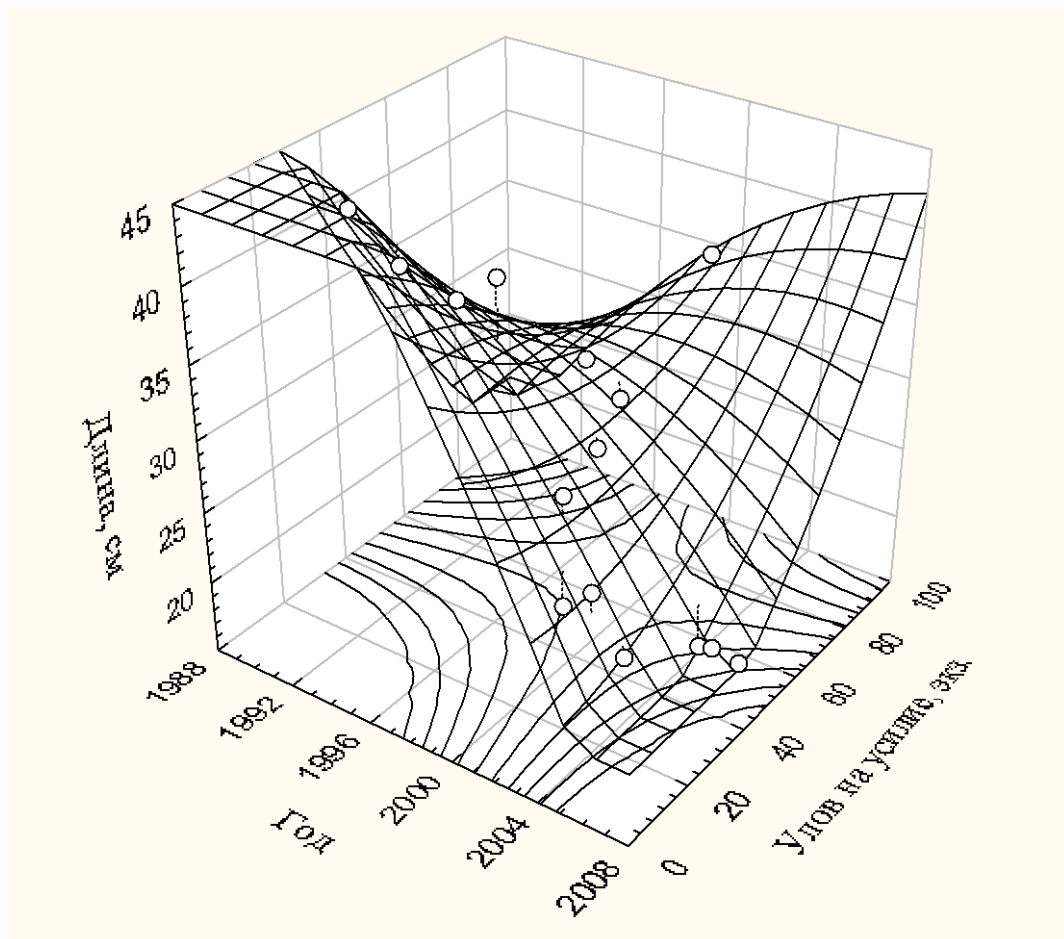


Рис. 7. Межгодовая изменчивость величины уловов на усилие и длины тела производителей кокани.
Fig. 7. Interannual dynamics of catch per effort and body length of mature kokanee.

В заключение хотелось бы отметить, что приведенные выше результаты исследований свидетельствуют о неблагоприятных условиях нагула кокани в водохранилище на современном этапе. Второй трофический уровень не в состоянии выдержать такую нагрузку потребителей, чему свидетельствуют катастрофически низкие показатели биомассы зоопланктона. Надежд на восстановление численности кормового зоопланктона естественным путем нет. Неуклонное измельчание кокани, преобладание медленнорастущих и поздносозревающих рыб, относительное старение репродуктивной части популяции, дисбаланс в соотношении полов – факторы, свидетельствующие о нахождении популяции Толмачевской кокани в состоянии деградации. Если в ближайшие годы не принять кардинальных мер по повышению продуктивности трофических уровней экосистемы, либо наладить промысел молодежи всех возрастов, то популяция кокани перейдет в депрессивное состояние со всеми вытекающими из этого последствиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базаркина Л.А. Изменения в зоопланктоценозе озера Толмачева в связи со строительством ГЭС. Сб. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат. II научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 9-10 апреля 2001 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2001. С. 149-151.

Базаркина Л.А. Современное состояние планктонного сообщества в Толмачевском водохранилище (Южная Камчатка). Сб. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат. IX науч. конф. (Петропавловск-Камчатский 25-26 ноября 2008 г.). Петропавловск-Камчатский, 2008. С. 24-27.

Балушкина Е.Ф., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных. Сб. Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука, 1979. С. 58-79.

Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 36-128.

Иванков В.Н. Проходная и жилая форма нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова). В кн.: Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Из-во Дальневосточного университета, 1984. С. 65-73.

Китаев С.П. О соотношении некоторых трофических уровней и «шкалах трофности» озер разных природных зон. V съезд Всесоюзного гидробиологического общества. Тез. Докл. Куйбышев, 1986. Ч. II. С. 254-255.

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

Крохин Е.М. Исследования Кроноцкого озера в марте-мае 1935 г. // Изв. Госуд. географ. общ. 1936. №5. С. 41-50.

Куренков С.И. Морфологические особенности жилой красной Кроноцкого озера // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 82. С. 125-134.

Куренков С.И. Интродукция кокани в озера Камчатки. Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: Тез. Докл. (Петропавловск-Камчатский, обл. науч.-практ. конф., 10-12 июня). Петропавловск-Камчатский, 1999. С. 68.

Куренков С.И., Леман В.В., Чебанова В.В., Упрямов В.Е. Антропогенные преобразования речной и озерной экосистемы в результате строительства гидроэлектростанции на озере Толмачева. Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: Тез. Докл. (Петропавловск-Камчатский, Вторая науч.-практ. конф. 3-6 октября 2000 г.). 2000. С. 139-141.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Л.: Наука, 1975. 240 с.

Остроумов А.Г. Жилая нерка *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley) в бассейне р. Воровской (Западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 5. С. 941-943.

Погодаев Е.Г., Куренков С.И. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* в озера Камчатки // Вопросы рыболовства. 2007. Т. 8. №3. С. 394-406.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. 1973. Т. 20. С. 24-25.

Святловский А.Е. Южно-Быстринский хребет на Камчатке // Тр. Лаб. Вулканологии. М.: Изд. АН СССР, 1956. Вып. 12. С. 110-190.

Святловский А.Е. Четвертичный вулканизм и география Камчатки // Вопросы географии Камчатки. Камч. отдел геогр. об-ва СССР. 1966. Вып. 4. С. 43-49.

Burgner R.L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). In Pacific salmon life histories (edited by Groot C. and L. Marholis). Vancouver. UBC Press, 1991. Pp. 1-118.

Clark J., Traynor J. Kokanee in Helena Valley Reservoir // Proc. Mont. Acad. Sci. 1972. V. 32. Pp. 48-56.

Collins J. Introduction of kokanee salmon into Lake Huron // J. Fish Res. Board Can. 1972. V. 28. №12. Pp. 1857-1871.

Dymond J.R. Some fresh-water fishes of British Columbia // Rept. Comm. Fish. B.C. 1936. Pp. 60-73.

Foerster R.E. The Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* // Bull. Fish. Res. Bd. Can. 1968. №162. 422 p.

Foote C.J., Wood C.C., Withler R.E. Biochemical genetic comparison of sockeye salmon and kokanee, the anadromous and nonanadromous forms of *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. V. 46. Pp. 149-158.

- Gordon A., Nicola P., Franz T.* The kokanee salmon in Lake Tahoe // *Calif. Fish & Game*. 1971. V. 57. №1. Pp. 28-43.
- Kaeriyama M.* Aspects of salmon ranching in Japan // *Physiol. Ecol. Japan, Spec.* 1989. V. 1. Pp. 625-638. (In Japanese with English summary).
- Kaeriyama M., Urawa S., Suzuki T.* Anadromous Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) derived from nonanadromous kokanees: Life history in lake Toro // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*. 1992. №46. Pp. 157-174. (In Japanese with English summary).
- Motoda S.* The lakes of Hokkaido // *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*. 1950. №5. Pp. 1-96. (In Japanese with English summary).
- Nelson J.S.* Distribution and nomenclature of North American kokanee, *Oncorhynchus nerka* // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1968. V. 25. Pp. 409-414.
- McCart P.J.* A polymorphic population of *Oncorhynchus nerka* in Babine Lake, British Columbia. Ph. D. Thesis. University of British Columbia. Vancouver. B.C. 1970. 47 p.
- Oshima M.* Life-history and distribution of the fresh-water salmon found in the water of Japan // *Proc. Fish. Pac. Sci. Congr.* 1934. №5. Pp. 3751-3773.
- Ricker W.E.* «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1938. V. 4. №3. Pp. 192-218.
- Ricker W.R.* On the origin of the kokanee – fresh-water type of sockeye salmon // *Trans. Roy. Soc. Canada*. 1940. Ser. III, Sect. V. 34. Pp. 121-135.
- Tokui T.* Studies on the kokanee salmon in lake Towada, northern Honsu, Japan // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*. 1959. №13. Pp. 35-44. (In Japanese with English summary).
- Tokui T.* Transplantation of the kokanee in Japan // *Stadies on Kokanee Salmon*. 1965. Pp. 73-90.
- Urawa S.* A review of sockeye salmon production in the Nishibetsu River in eastern Hokkaido // *Tech. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*. 1991. №160. Pp. 3-10. (In Japanese with English summary).
- Wood C.C., Foote C.J.* Genetic differences in the early development and growth of sympatric sockeye salmon and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), and their hybrids // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990. V. 47. Pp. 2250-2260.

THE INTRODUCENT KOKANEE POPULATION IN THE LAKE-WATER RESERVOIR TRANSFORMATION OF THE TOLMACHEVA LAKE

© 2010 y. E.G. Pogodaev, S.I. Kurenkov, L.A. Bazarkina,
S.V. Shubkin, N.Yu. Voronin

*Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Petropavlovsk-Kamchatsky*

In this work we demonstrate results from studying the introduced kokanee population in the Tolmacheva Lake. This lake is the first one in Kamchatka, engaged into transformation to be a water reservoir for the cascade of the Tolmachevskiye Hydro Power Stations. We studied the principle stages of the population in the lake after the introduction and under the terms of the water reservoir formation. We analyzed the size-weight data and the age structure of the population for many years. *Key words:* kokanee, introduction, forage base, size-weight statistic, age structure, Tolmacheva reservoir, morphology, hydrology.