УДК 574.5(285:571.66):597.552.511 DOI: 10.15853/2072-8212.2017.47.46-64

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ КОКАНИ (*ONCORHYNCHUS NERKA*) ТОЛМАЧЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 2017 Г.

Е.В. Лепская, М.В. Коваль, О.Б. Тепнин, В.Ф. Бугаев, Т.В. Рязанова, А.В. Согрина, И.А. Заочный

Зав. лаб., к. б. н.; зав. отд., к. б. н.; зав. лаб.; гл. н. с., д. б. н.; вед. н. с., к. б. н.; ст. н. с., к. б. н.; инж.-исслед.; Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18. Тел./факс: (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya@list.ru

КОКАНИ, РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ СТРУКТУРА, ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА, ПЛОДОВИТОСТЬ, СОСТОЯНИЕ ЗДОРОВЬЯ РЫБ, СОСТОЯНИЕ ЗАПАСА, ТОЛМАЧЕВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ, КАМЧАТКА

Представлены результаты мониторинга состояния популяции кокани *Oncorhynchus nerka* Толмачевского водохранилища в 2017 г. в сравнении с 2011–2016 гг. Рассматриваются размерно-весовая, возрастная, половая структура, плодовитость, состояние здоровья рыб нагульной и нерестовой части популяции в континууме «водохранилище–река». Дана оценка запаса и пространственного распределения кокани по данным гидроакустических съемок.

CONDITION OF KOKANEE (*ONCORHYNCHUS NERKA*) POPULATION IN TOLMACHEVSKOYE RESERVOIR IN 2017

Ekaterina V. Lepskaya, Maksim V. Koval, Oleg B. Tepnin, Viktor F. Bugaev, Tatiana V. Ryazanova, Anastasiia V. Sogrina, Igor A. Zaochny

Head of Lab., Ph. D. (Biology); Head of Dep., Ph. D. (Biology); Head of Lab.; Leading Scientist, Dr. Sc. (Biology); Leading Scientist, Ph. D. (Biology); Senior Scientist, Ph. D. (Biology); Research engineer;
Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18. Tel./fax: (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya@list.ru

KOKANEE, SIZE AND WEIGHT STRUCTURE, AGE STRUCTURE, GENDER STRUCTURE, FECUNDITY, FISH HEALTH CONDITION, STOCK CONDITION, TOLMACHEVSKOYE RESERVOIR, KAMCHATKA

Results of monitoring of the condition of kokanee *Oncorhynchus nerka* population in Tolmachevskoye reservoir in 2017 are demonstrated comparing the period 2011–2016. Analysis of the length-weight, age and gender structures, fecundity, health condition of feeding and spawning parts of the population in the river-reservoir continuum is provided. Assessment of stock abundance and spatial distribution of kokanee on the acoustic data is made.

В 1950–60-е гг. на Камчатке велись поиски озер, перспективных в плане их рыбохозяйственного использования. В результате обнаружили ряд безрыбных высококормных водоемов, которые было предложено заселить озерной/жилой неркой — кокани. Широкомасштабный эксперимент по ее расселению проведен в 1980-е гг. Всего кокани вселили в девять озер: Крокур (Введенская, 2017); Хангар, Сево, Карымское, Демидовское, Халактырское, Тихое, Толмачева, Ключевое (кальдера влк. Ксудач) (Куренков, 1999). Во всех перечисленных водоемах, кроме озер Тихое и Крокур и, вероятно, Халактырского, кокани успешно натурализовалась. Строительство Толмачевской ГЭС и, соответственно, дороги к оз. Толмачева, преобразованного в 1997 г. в Толмачевское водохранилище, предоставило возможность регулярного мониторинга популяции кокани, заселенной в этот водоем в 1985 и 1987 гг.

Известно, что в Толмачевском водохранилище кокани успешно натурализовалась и сформировала промысловую популяцию (Погодаев и др., 2010). Однако в последнее время промысел ее считается нерентабельным и не ведется уже более 10 лет.

Отсутствие промысла, который выступал как механизм, регулирующий численность популяции (что позволяло последней сохранять промысловую размерно-весовую структуру), привело к измельчанию рыб и увеличению их репродуктивного возраста (Лепская и др., 2014, 2017).

В настоящее время популяция кокани Толмачевского водохранилища должна опромышляться рыбодобывающей компанией, у которой водоем находится в долгосрочной аренде, поэтому ежегодный мониторинг биологических характеристик этого вида и оценка его запаса актуальны и востребованны.

Цель данного исследования — оценить состояние популяции и запаса кокани Толмачевского водохранилища в 2017 г. в сравнении с периодом 2011–2016 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2017 г. исследования толмачевской кокани проведены на акватории Толмачевского водохранилища, а также в водотоках и водоемах, где расположен каскад Толмачевских ГЭС. Работы выполнены в период с 21 по 26 августа 2017 г. Все исследования на акватории водохранилища выполняли с борта моторной лодки Кайман N400 с подвесным мотором YAMAHA мощностью 30 л. с. Обследования в районе каскада ГЭС проведены с применением автотранспорта.

В качестве основных орудий лова для оценки распределения и сбора материалов о биологическом состоянии рыб использованы жаберные сети (длиной 10, 15 и 25 м, с высотой стенки 1,8, 2,0 и 2,5 м и ячей 18 и 20 мм). Всего выполнено 10 сетных обловов на 10 контрольных станциях (рис. 1).

Материалом для оценки размерно-весовой структуры популяции кокани и биологического состояния рыб послужили результаты биологических анализов, которые проводили непосредственно в полевых условиях на свежем материале по общепринятым методикам (Правдин, 1966). Возраст рыб определяли по чешуе, учитывая особенности ее формирования (Маркевич, 2008). Всего в 2017 г. проанализировано (с той или иной степенью детализации) 728 рыб. Для выявления многолетних изменений размерно-весовых параметров и возрастной структуры привлечены данные авторов за период 2011–2016 гг.; динамики численности популяции Толмачевской кокани — данные за 2006 и 2013 гг. (Коваль и др., 2013), а также данные авторов за 2014 и 2016 гг.

В качестве основного инструмента для изучения количественного распределения и оценки общей численности кокани на акватории Толмачевского водохранилища применяли цифровой научный эхолот BioSonics DT–X (США) с частотой антенны 200 кГц. Методы проведения и анализа результатов гидроакустических исследований для Толмачевского водохранилища подробно описаны нами ранее (Коваль и др., 2013). Учетная гидроакустическая съемка проведена в пелагиали водохранилища в дневное время 22 августа 2017 г. Общая длина гидроакустических галсов на съемке составила 55,3 км (рис. 1).

Для анализа результатов эхолотных съемок, включающего выяснение размерного состава рыб в зависимости от силы цели TS, использован метод эхосчета. Для расчетов численности и биомассы рыб, а также для анализа их количественного распределения на акватории, применяли метод эхоинтегрирования (NOAA protocols.., 2004; Parker-Stetter et al., 2009). Основную камеральную обра-

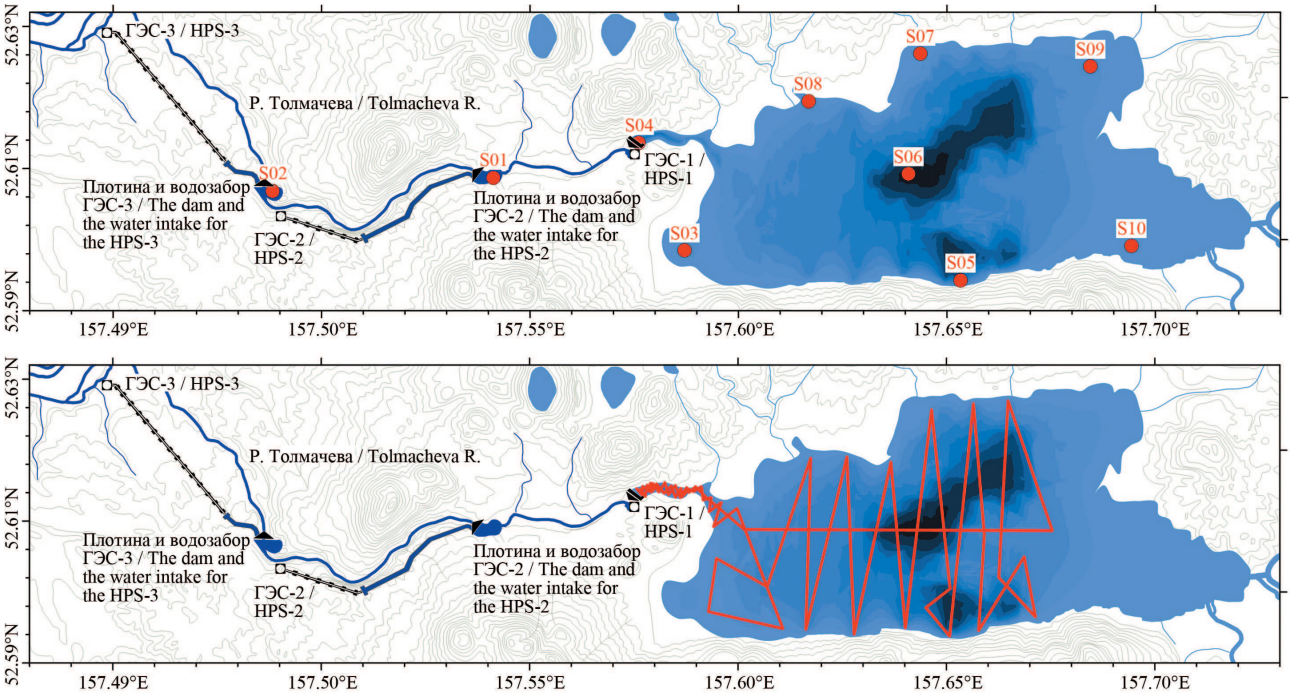

Рис. 1. Схема расположения контрольных ихтиологических станций (верхний рис.) и галсов гидроакустической съемки (нижний рис.), выполненных на акватории Толмачевского водохранилища и в районе каскада Толмачевских ГЭС в августе 2017 г.
Fig. 1. The schematic distribution of control ichthyological stations (upper) and trajectories of hydroacoustic survey (lower) in the mirror of Tolmachevskoye reservoir near the cascade of Tolmachevsky HPSs in August of 2017

ботку гидроакустических данных выполняли с помощью специализированной лицензионной программы Myriax EchoView (версия 6.0) (Higginbottom et al., 2008).

Для исследования состояния здоровья кокани, сразу после вылова рыб осматривали на предмет выявления травм, различных отклонений в строении и окраске тела, состоянии внутренних органов и гонад. У всех особей осматривали наружные покровы, жабры, внутренние органы для выявления макропаразитов. Для дальнейших исследований от 81 экз. кокани выделили и зафиксировали в 4%-м формалине желудочно-кишечный тракт. А также методом случайных выборок были отобраны 32 экз. рыб для оценки состояния здоровья и паразитологических исследований в условиях лаборатории.

Рыб доставили в лабораторию в замороженном состоянии. Проводили их неполное паразитологическое исследование в соответствии со стандартными методиками. Мазки-отпечатки продолговатого мозга фиксировали метанолом с последующей окраской по методу Романовского–Гимзы (Быховская-Павловская, 1985; Карманова, 2008). Кроме того, провели исследования хрящевой ткани этих рыб для выявления особо опасного паразита — миксоспоридии *Myxosoma cerebralis* (Blue book, 1994). Для идентификации паразитов использовали световой микроскоп Olimpus BH-2 и бинокуляр МБС-10. Статистическую обработку проводили общепринятым методом (Ройтман, Лобанов, 1985). Видовую принадлежность устанавливали с помощью определителей (Определитель паразитов.., 1984, 1987).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-весовая характеристика

В августе 2017 г. нагульная часть популяции (т. е. та, которая не будет участвовать в нересте в текущем году) формировалась за счет незрелых (ювенильных) особей, а также рыб на 1 стадии зрелости (ст. зр.). Рыбы 2 и 3 ст. зр. с большой долей вероятности отнерестятся в текущем году и, соответственно, представляют нерестовую, условно зрелую часть популяции.

Соотношение зрелых и незрелых рыб закономерно различалось по биотопам водохранилища: на нерестилищах рыбы нерестовой части составляли 78%, а в пелагиали — 50%. В реке, где, по нашим данным, образуются речные группировки из кокани, прошедшей через каналы каскада ГЭС, 98% рыб — это ювенильные особи (рис. 2).

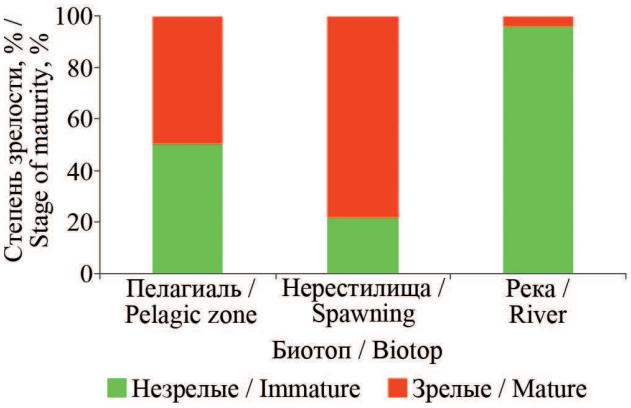

Рис. 2. Соотношение нагульной (незрелые) и нерестовой (зрелые) частей в популяции кокани в августе 2017 г.
Fig. 2. The ratio between feeding (immature) and spawning (mature) parts of kokanee population in August of 2017

Вопрос о статусе этих речных группировок до настоящего времени не получил ответа. Не понятно, могут ли особи кокани успешно отнереститься в водоемах у водозаборов ГЭС?

Средняя длина тела незрелых рыб из разных участков водохранилища практически не отличалась и для пелагиали составила 14,8 см, а для нерестилищ —14,4 см. В реке особи кокани оказались крупнее — 15,9 см (рис. 3, А). Минимальная длина незрелых рыб в пелагиали была 12,6 см, на нерестилищах — 11,2 см, в реке — 12,0 см, а максимальная — 16,7 см, 18,8 и 20,7 см соответственно. В зрелой части популяции рыбы были закономерно крупнее. Их средняя длина по биотопам водохранилища составила в пелагиали 16,2 см, а на нерестилищах 18,6 см. В реке поймано две зрелые рыбы длиной 18,6 и 19,8 см. Минимальная длина зрелых рыб в пелагиали и на нерестилищах водохранилища соответственно равнялась 13,5 и 13,9 см, а максимальная — 23,8 и 28,5 см.

Средний вес (масса) рыб, составлявших нагульную часть популяции в водохранилище, различался мало и не зависел от места вылова при существенно большем размахе колебаний этого показателя у особей с нерестилищ (рис. 3, Б). Так, средняя масса рыб в пелагиали была 32,4 г (минимум 19,7, максимум 48,4), а на нерестилищах — 34,2 г (минимум 15,5, максимум 78,5).

В нерестовой части популяции различия в массе тела кокани в пелагиали и на нерестилищах более заметны. Так, средняя масса рыб, отловлен-

ных в центральной части озера, составила 45,7 г (минимум 23,8, максимум 82,5), а на нерестилищах — 74,6 г (минимум 28,5, максимум 199,8).

В разных биотопах выловлены особи кокани, пол и стадия зрелости которых не поддавались определению. Все рыбы визуально были здоровыми, имели серебристую окраску и нитевидные гонады, структура которых не просматривалась. По соотношению длины и массы тела (рис. 4) эта группа рыб разбилась на две подгруппы. Первая — это особи в широком размерном диапазоне (16–20 см) с низкой массой тела (50,3–69,8 г). Вторая — относительно крупные рыбы (19–22 см), масса которых резко отличается от массы кокани первой подгруппы в большую сторону.

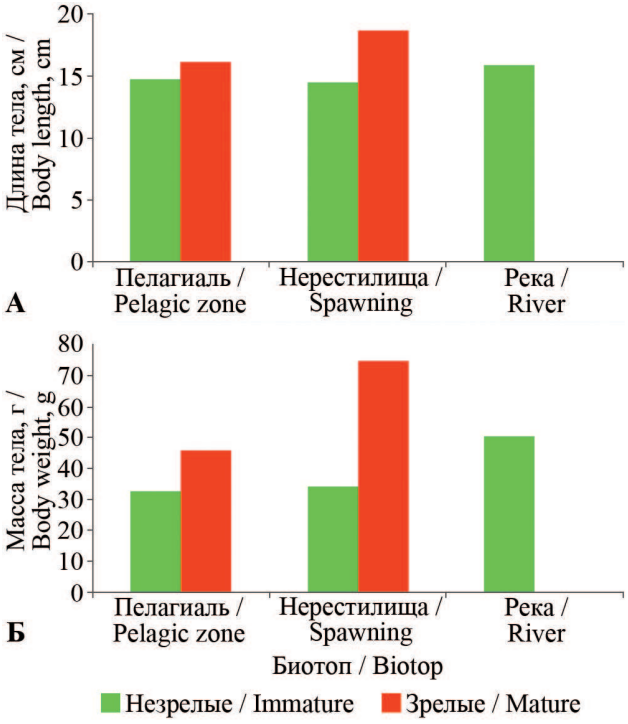

Рис. 3. Размерная (А) и массовая (весовая) (Б) структура кокани в Толмачевском водохранилище и в районе каскада Толмачевских ГЭС в августе 2017 г.
Fig. 3. The size (A) and weight (Б) structure of kokanee in Tolmachevskoye reservoir and near the cascade of Tolmachevsky HPSs in August 2017

Мы предполагаем, что первая группа — это стерильные рыбы, которые никогда не будут нереститься, а кокани второй группы могут после нереста выжить и превратиться в постпроизводителей. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Рыбы промыслового размера длиной от 20 см и более встречены нами в основном на нерестилищах (рис. 5). Отметим, что в водозаборе ГЭС-1 (S04) отловлена самая крупная особь в выборке 2017 г. — ювенильный самец длиной 27 см.

Большинство кокани промыслового размера имели длину тела 20–21 см. Начиная с 22 см, количество особей этой длины и более резко уменьшается (рис. 6). Всего в 2017 г. рыб свыше 20 см выловлено 99 экз., или 14% от всего количества рыб. Это значит, что у толмачевской популяции сохраняется потенциал для восстановления промыслового значения.

Анализ межгодовых изменений размерно-весовых характеристик толмачевской кокани показал, что в ряду последних шести лет наблюдений средние размеры и масса тела рыб этой популяции, зарегистрированные в 2017 г., сравнимы с показателями 2012 г. и, более того, сохранились на уровне 2016 г. (рис. 7).

Возрастная структура

Рыбы нагульной части популяции, не участвующие в нересте 2017 г., относились к пяти возрастным группам (рис. 8, А). Самые младшие особи были трехгодовиками (3+), а самые старшие — семигодовиками (7+). Большая часть особей относилась к четырех- (4+) — 39% и пятигодовикам (5+) — 35%. Сравнительно высока была доля рыб возраста

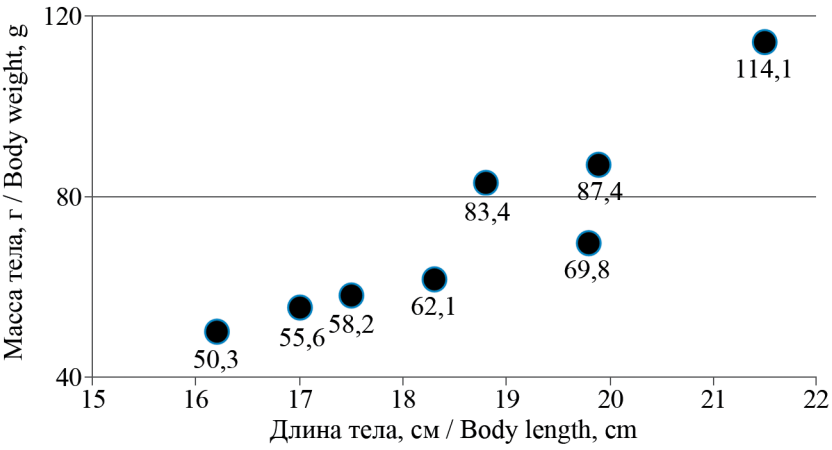

Рис. 4. Соотношение длины и массы тела у рыб не установленной половой принадлежности в популяции кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г.
Fig. 4. The ratio between the body length and weight of kokanee individuals of none identified sex in the population of Tolmachevskoye reservoir in August 2017

3+ (16%). Совершенно иное соотношение возрастных групп наблюдали у нерестовой кокани (рис. 8, Б). Ядро этой части популяции составили более старшие возрастные группы: 6+ (30%) и 7+ (43%). Только среди рыб, готовящихся к нересту, встречены особи возраста 8+ (6%), 9+ (1%) и 10+ (1%).

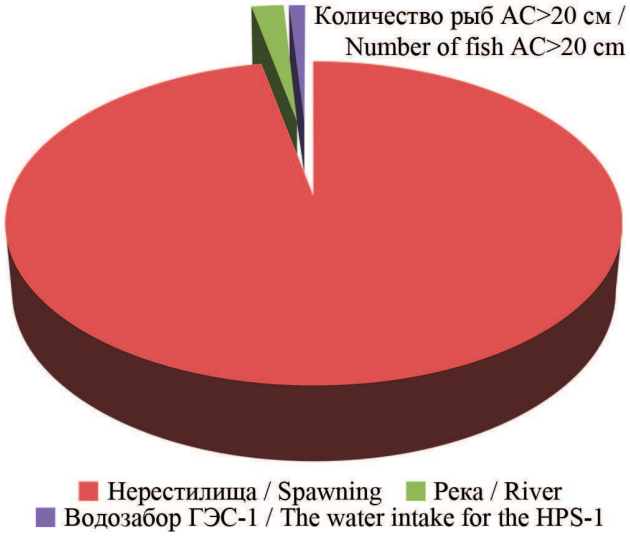

Рис. 5. Распределение рыб длиной ≥ 20 см по биотопам Толмачевского водохранилища
Fig. 5. The distribution of the individuals with the body length ≥ 20 cm at biotops in Tolmachevskoye reservoir

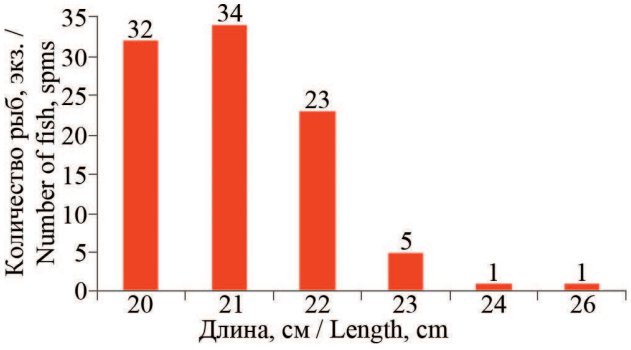

Рис. 6. Размерная структура привлекательной для промысла части популяции кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г.
Fig. 6. The size structure of potentially commertial part of the Tolmachevskoye reservoir kokanee population in August of 2017

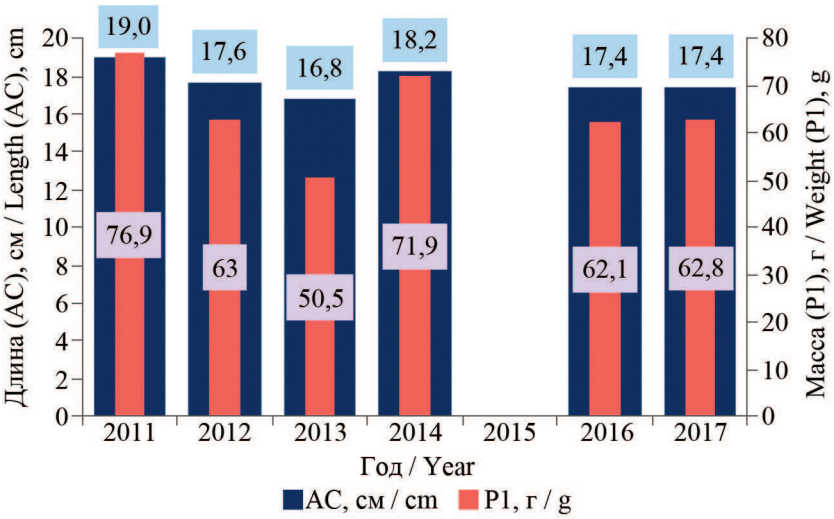

Рис. 7. Межгодовая динамика размерно-весовых характеристик кокани Толмачевского водохранилища
Fig. 7. The interannual dynamics of the size-weight indexes of kokanee in Tolmachevskoye reservoir

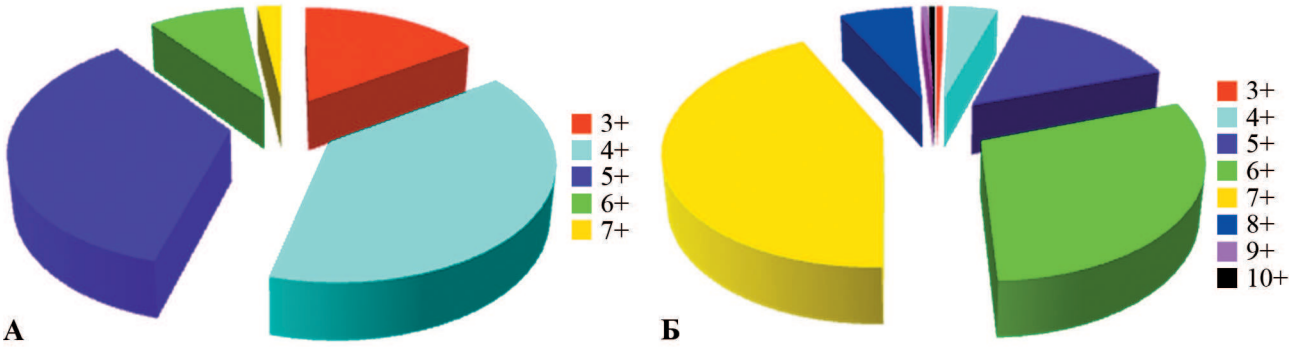

Рис. 8. Возрастная структура популяции кокани Толмачевского водохранилища в 2017 г. А — нагульная часть; Б — нерестовая часть
Fig. 8. The age structure of the Tolmachevskoye reservoir kokanee population in 2017. A – feeding part; Б – spawning part

Возрастная структура кокани менялась в зависимости от биотопа, хотя и в пелагиали, и в реке она была сходная (рис. 9). Здесь преобладали рыбы возрастов 4+ и 5+. Незначительная доля (8 и 10% соответственно) приходилась на особей возраста 3+, а также рыб-семигодовиков (3 и 2% соответственно). Особи возраста 6+ оказались многочисленнее в пелагиали, составляя 18%. В реке же их представительство было значительно меньше — всего 8%. Сходство возрастной структуры рыб пелагиали и нижележащей реки свидетельствует об однородности этой характеристики в озерно-речном континууме, при условии, что речные популяции образовались за счет пассивного ската кокани через каскад ГЭС в текущем году.

На нерестилищах возрастная структура кокани заметно отличалась и характеризовалась наибольшим разнообразием, включая все встреченные в 2017 г. возрастные группы: от трехгодовиков до одиннадцати- (двенадцати-?) -годовиков. Основной возрастной группой были рыбы возраста 7+ (40%). В меньшей степени были представлены рыбы возраста 6+ (29%) и 5+ (14%). Рыбы старше 7+ найдены только на нерестилищах, при этом восьмигодовики составили 6%, а более старшие особи обнаружены единично.

Примечательно, что, в отличие от предыдущих лет, не найдено ни одной рыбы возраста 2+ даже среди ювенильных особей.

Половая структура и плодовитость

Половая структура кокани в зависимости от места обитания на акватории водохранилища довольно изменчива, что вызвано, скорее всего, случайными причинами естественного характера (рис. 10). В пелагиали самцы составляли 50% как в нагульной, так и в нерестовой частях популяции. На нерестилищах доля самцов достигала 70%, а в реке она была минимальна — не более 45%, и лишь у нагульной части рыб.

За последние шесть лет наших наблюдений явное доминирование самцов в толмачевской популяции кокани было отмечено только в 2011 г. Тогда по данным контрольных уловов на одну самку приходилось два самца. В 2012 и 2013 гг. соотношение самцов и самок было примерно равным, с незначительным преобладанием самцов. С 2014 г. в популяции начинают незначительно преобладать самки. В 2017 г. картина вновь меняется в сторону увеличения самцов (рис. 11).

Абсолютная плодовитость преднерестовой части популяции кокани варьировала в широких пределах и в среднем составила 205 икринок при минимальном значении 45 и максимальном 383. В августе 2017 г. рыбы находились в процессе созревания, когда одновременно с формированием полноценных половых клеток происходила резорбция ооцитов (Павлов и др., 2010). Этим и объясняется не столь явная, как в 2016 г., связь абсо-

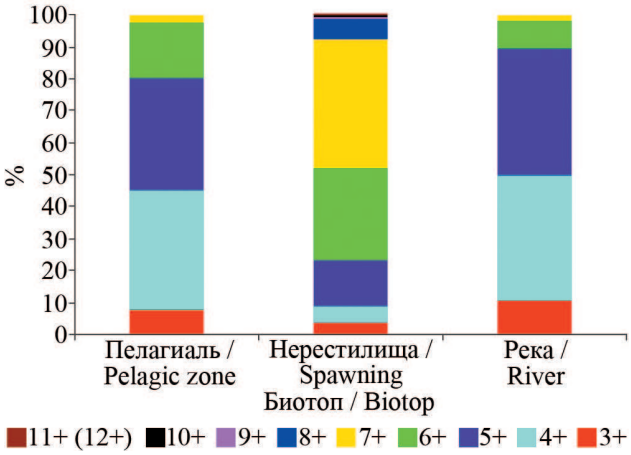

Рис. 9. Возрастная структура популяции кокани бассейна Толмачевского водохранилища в 2017 г.
Fig. 9. The age structure of the Tolmachevskoye reservoir kokanee population in 2017

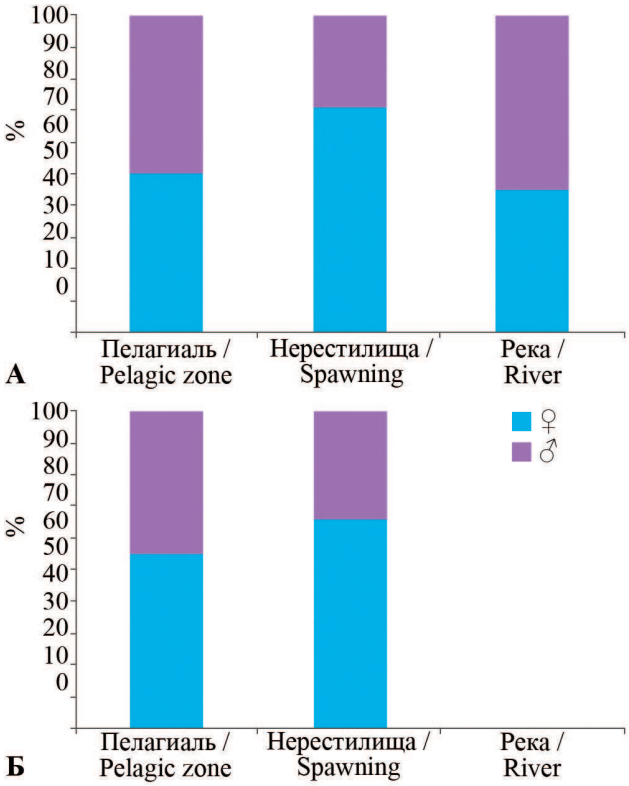

Рис. 10. Половая структура кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г. (А — нагульная часть популяции; Б — нерестовая часть популяции)
Fig. 10. The gender ratio of the Tolmachevskoye reservoir kokanee population in August of 2017 (A – feeding part of the population; Б – spawning part of the population)

лютной плодовитости с длиной (рис. 12, А) и массой тела рыб (рис. 12, Б).

Состояние здоровья

Список визуально заметных характеристик рыб, отнесенных нами к отклонениям от нормы, приведен в таблице 1.

Как следует из таблицы, наиболее часто встречались отклонения в строении гонад, что отмечено и в 2016 г. (Лепская и др., 2017). Отмеченные нами в гонадах самок черные включения — это, собственно, некротизированные икринки. Разрушение и резобция половых клеток, так же как выявленные уродства в строении гонад (одна гонада, гонады разной величины), могут отражать нарушение репродуктивной функции в замкнутой и скученной популяции, испытывающей недостаток пищи. Возможно, особи с нитевидными гонадами и низкой массой тела отражают ту же тенденцию.

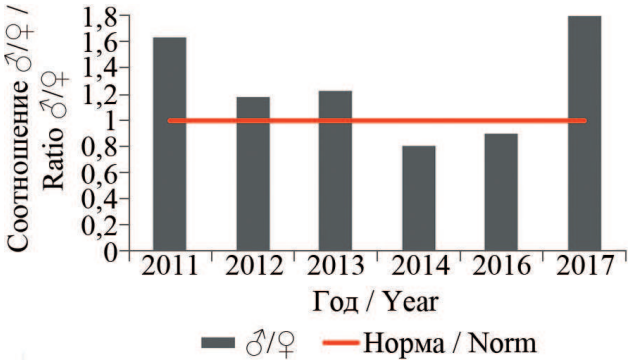

Рис. 11. Соотношение самцов и самок в популяции кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г.
Fig. 11. The ratio between males and females in the Tolmachevskoye reservoir kokanee population in August of 2017

В отличие от результатов исследований предыдущего года, в 2017 г. не обнаружено рыб с искривленным позвоночником. Однако в 2016 г. было зарегистрировано 0,6% рыб с этой патологий (Лепская, Кириллова, 2017) (рис. 14).

Обычно такие уродства появляются у рыб, перенесших «вертеж», возбудителем которого является миксоспоридия *M. cerebralis* (особо опасный паразит). Известно, что большая часть молоди, зараженной *M. cerebralis*, погибает. У выживших экземпляров искривляется позвоночник, а рыло приобретает характерную притупленную форму. Такие рыбы хуже плавают и в популяциях проходных форм во время миграции элиминиру-

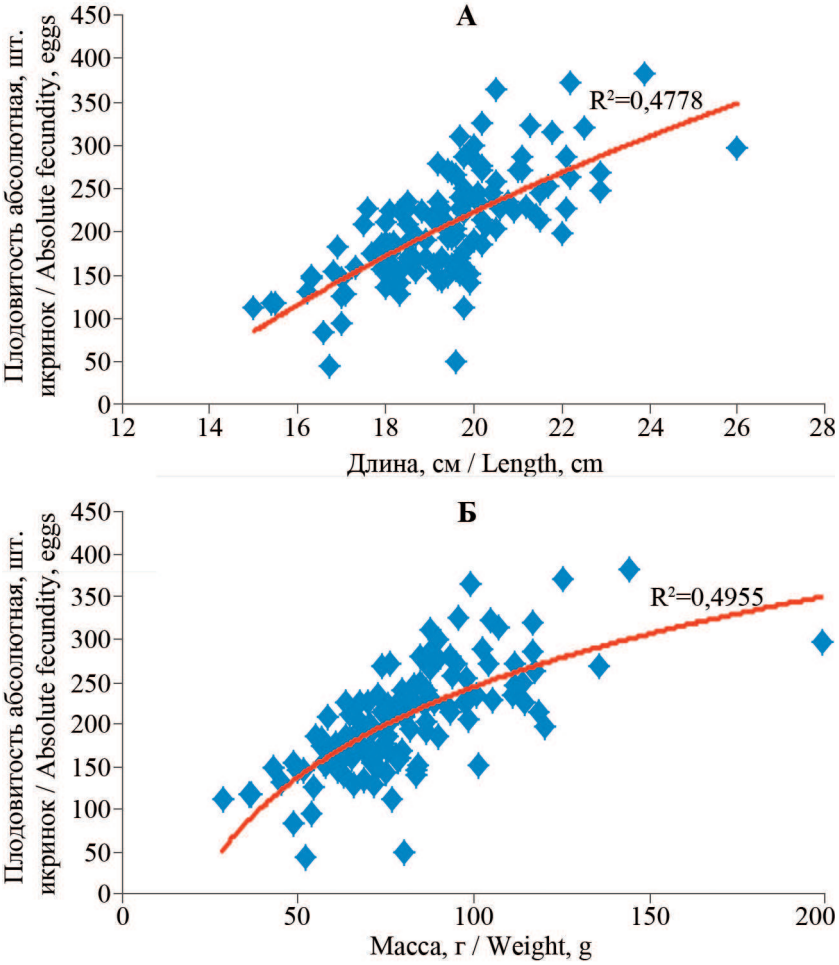

Рис. 12. Зависимости абсолютной плодовитости от размерно-весовых показателей в популяции кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г.
Fig. 12. The correlation between the absolute fecundity and the length-weight indexes in the Tolmachevskoye reservoir kokanee population in August of 2017

Таблица 1. Отклонения от нормы, обнаруженные у кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г.
Table 1. Deviations from the norm, revealed in kokanee individuals in Tolmachevskoye reservoir in August of 2017

Отклонения от нормы / Deviation from the norm	Количество рыб, экз. / Number of fish, spms	%
1 гонада / 1 gonad	8	1,1
Гонады разной величины (самки) / Gonads (female) of different size	83	11,0
Гонады с черными включениями (самки) (рис. 13, А) Gonads (female) with black inclusions (fig. 13, A)	1	0,1
Гонады желтого цвета (самки) / Gonads (female) of yellow color	4	0,5
Искривленный хвостовой стебель и редуцированная лопасть хвостового плавника (рис. 13, Б) Curved caudal peduncle and reduced flippers of caudal fin (fig. 13, B)	1	0,1
«Сухой» хвостовой стебель (рис. 13, В) / “Dried” caudal peduncle (fig. 13, B)	1	0,1
Всего исследовано, экз. / Examined in the total, spms	728	

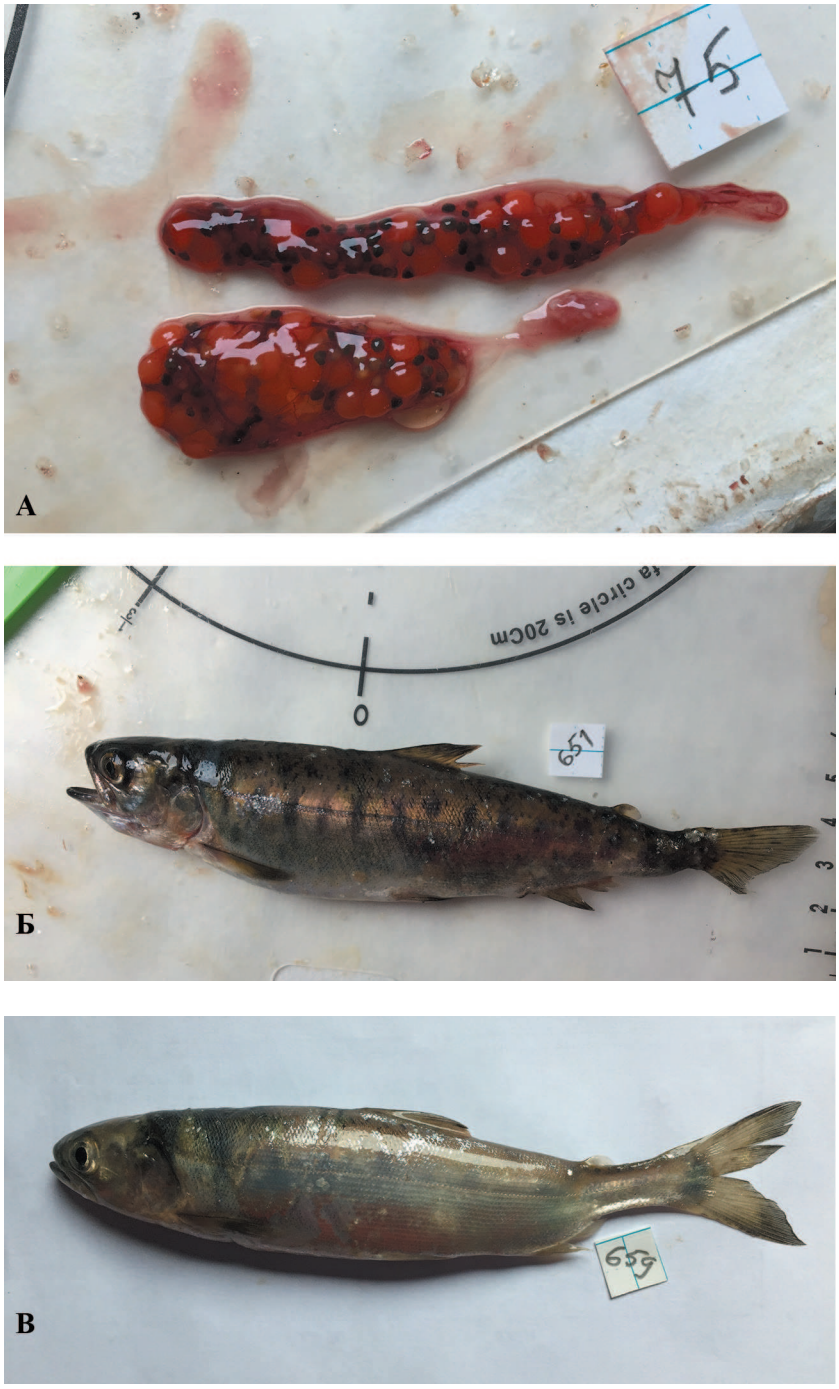

Рис. 13. Некоторые аномалии в строении гонад и тела кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г. (фото Е.В. Лепской): А — гонады самки с черными включениями; Б — искривленный хвостовой стебель и редуцированная лопасть хвостового плавника; В — «сухой» хвостовой стебель
Fig. 13. Some gonad and body structural abnormalities in the Tolmachevskoye reservoir kokanee population in August of 2017 (photo by E.V. Lepskaya): A – Female gonads with black inclusions; Б – Curved caudal peduncle and reduced caudal fin; B – “Dry” caudal peduncle

ются хищниками в первую очередь. В Толмачевском водохранилище нет хищников, поэтому кокани с изуродованным телом доживает до нереста и успешно нерестится. Следует отметить, что на Камчатке единственный случай инвазии нерки миксоспоридией *M. cerebralis* был отмечен в оз. Начикинском в 2003 г. У 10% обследованной молоди при гистологических исследованиях выявили локальные деструктивные изменения в хрящевой ткани головы и позвоночника: лизис хондроцитов и формирование гранулем эпителиального типа вокруг пораженного участка ткани. В очагах некроза обнаружили скопление плазмодиев и спор миксоспоридии, по морфологии соответствующих *M. cerebralis*. К сожалению, генетических исследований для подтверждения видовой принадлежности паразита проведено не было (Гаврюсева и др., 2012). В результате многолетних мониторинговых исследований половозрелых лососей и молоди на рыбоводных заводах Камчатки этого опасного возбудителя не выявляли. Известно, что у заводской молоди сходные уродства могут развиваться при избыточной концентрации железа в воде (много выше ПДК), недостатке витамина С, а также при поражении некоторыми вирусами. Для Камчатки известен случай массового ската молоди кижуча и гольцов с подобными изменениями в строении тела в р. Утхолок в 2005 г., тогда как в последующие годы в нерестовых возвратах рыбы с искривленным позвоночником не отмечены (Лепская, Кириллова, 2017). Таким образом, для выяснения причин искривления позвоночника у кокани в Толмачевском водохранилище необходимы дополнительные исследования рыб разных возрастных групп.

При проведении паразитологических исследований особей, доставленных в лабораторию, внешних признаков патологии не отмечено. Паразитарных агентов в полости тела, внутренних органах и мускулатуре рыб не обнаружено.

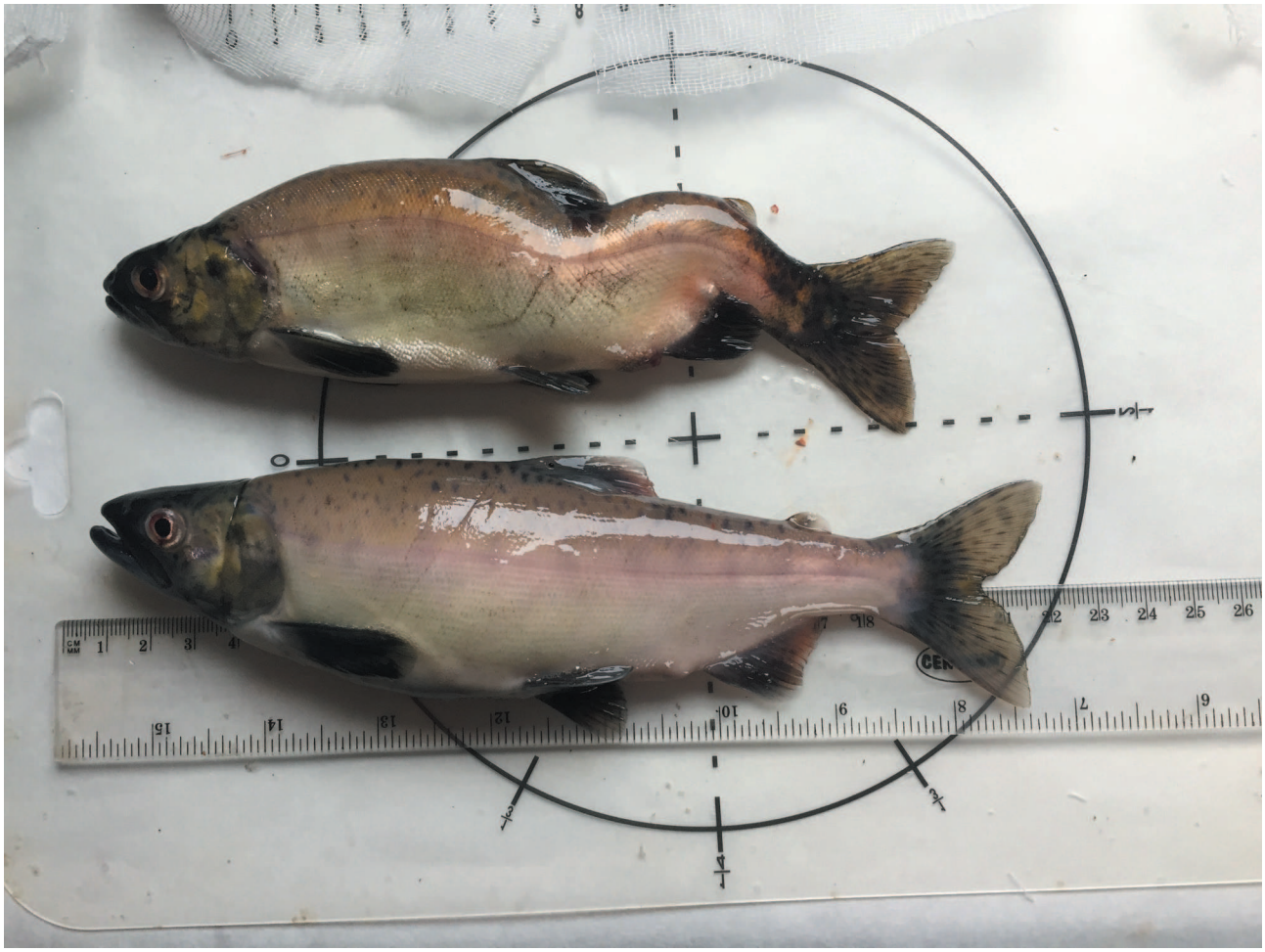

Рис. 14. Кокани Толмачевского водохранилища из выборки 2016 г. Вверху рыба с искривленным позвоночником, внизу — с нормальным телом (фото Е.В. Лепской)
Fig. 14. Kokanee individuals from Tolmachevskoye reservoir sampled in 2016. At the top: with curved spine; at the bottom: with normal body (photo by E.V. Lepskaya)

В отпечатках продолговатого мозга у 93,7% рыб обнаружили миксоспоридий *Myxobolus arcticus* (от 1 до 20 экз. в одном поле зрения). Эти показатели несколько ниже уровня зараженности кокани Толмачевского водохранилища данным паразитом в 2015 г., когда были отмечены 100%-я экстенсивность инвазии и до 50 экз. миксоспор в одном поле зрения микроскопа (Бусарова, Есин, 2017). По данным промежуточного научно-исследовательского отчета Л.В. Овчаренко, в 2009 г. половозрелая кокани также была поражена *M. arcticus* в 100% случаях. В поле зрения отмечали от 1 до 95 экз. миксоспор. Часть цикла развития *M. arcticus* проходят в олигохетах. Паразит поражает эпителий кишки червя, и, проходя стадии развития, образует панспороцисты, которые содержат актиноспоры. В среднем этот период длится три месяца. Рыбы заражаются при заглатывании пораженных олигохет либо контактируя с актиноспорами, которые покинули кольчатых червей и находятся в воде, сохраняя жизнеспособность до двух недель. Миксоспоридия *M. arcticus* широко распространена в водоемах Камчатки у лососей различных видов. По данным лаборатории здоровья гидробионтов КамчатНИРО, наибольшая зараженность наблюдается у нерки, единичные случаи инвазии зафиксированы у кижуча, кеты и чавычи. Данных о воздействии *M. arcticus* на состояние здоровья рыб-хозяев в доступной литературе мы не обнаружили.

При исследовании желудочно-кишечного тракта кокани на предмет выявления кишечных паразитов, у одного экземпляра обнаружили двух нематод, локализованных в желудке. Определение до вида обнаруженных нематод не проводилось.

Анализируя полученные результаты, мы наблюдаем значительное снижение числа представителей паразитофауны кокани из Толмачевского водохранилища. Так, Л.В. Овчаренко в 2009 г. у 20% обследованных рыб отмечала в полости тела плероцеркоидов *Diphyllobotrium* sp., а в желудках двух рыб ею же были обнаружены плероцеркоиды без установления таксономической принадлежности. Общеизвестно, что любой паразит (особенно эндопаразит) гораздо более характеризует определенные биотопы, чем его хозяин. Паразиты словно этикетка показывают присутствие в данном биотопе целого комплекса животных, без которых наличие его в биотопе немыслимо (Догель, 1947). Не менее показательно отсутствие паразитов. Известно, что одним из промежуточных хозяев для дифиллоботриид являются циклопы. В наших исследованиях плероцеркоиды *Diphyllobotrium* sp. у кокани не обнаружены. Это может свидетельствовать об уменьшении доли планктона в озере или о возможной активизации иных лимитирующих факторов для данного паразита. Таким образом, состав паразитов у кокани Толмачевского водохранилища остается крайне бедным, при том что зараженность единственным обнаруженным паразитом очень высока.

Количественное распределение

На акватории Толмачевского водохранилища в августе 2017 г. относительные сетные уловы кокани колебались на отдельных участках акватории от 0,38 до 2,80 экз./м^2 сети (в среднем 1,37), причем в уловах присутствовали в основном рыбы без нерестовых изменений. В верхнем бьефе ГЭС-1, поблизости от водозабора, относительные уловы кокани в исследуемый период в целом были ниже, чем на акватории водохранилища, и не превышали 0,68 экз./м^2 сети (рис. 15, табл. 2). Максимальные уловы кокани в августе 2017 г. отмечены на обширном мелководье в юго-восточной части во-

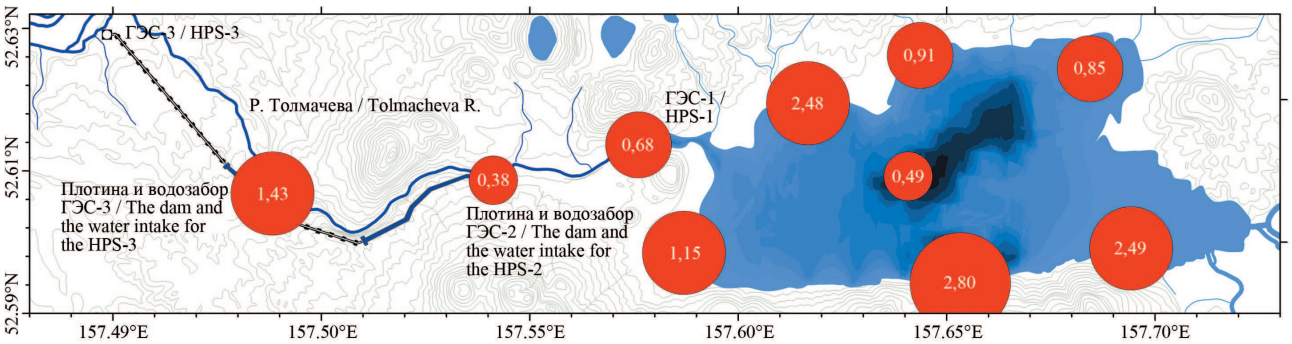

Рис. 15. Распределение относительных сетных уловов (экз./м^2 сети) кокани на акватории Толмачевского водохранилища и в районе каскада Толмачевских ГЭС в августе 2017 г.
Fig. 15. The distribution of the relative net catches (spm/m^2 of the net) of kokanee in the waters of Tolmachevskoye reservoir and near the cascade of Tolmachevsky HPSs in August of 2017

дохранилища, в месте впадения р. Верхняя Толмачева, на северо-западном мелководье и в глубоководной впадине у южного берега (рис. 15).

Согласно данным, полученным в ходе гидроакустической съемки, выполненной 22 августа 2017 г., максимальная относительная численность (тыс. экз.) и биомасса (т) на единицу площади (км^2) кокани отмечена, как и в предыдущие годы, в районе глубоководной котловины Толмачевского водохранилища (рис. 16). В 2017 г. эти показатели могли достигать на отдельных участках в центральной его части до 351,4 тыс. экз./км^2 и 9,99 т/км^2, а в среднем по водоему составили 96,17 тыс. экз./км^2 и 2,73 т/км^2 соответственно. Максимальные скопления кокани (с относительной численностью и биомассой более 200 тыс. экз./км^2 и 5–10 т/км) зарегистрированы в районе свала глубин в южной и северной частях водохранилища (рис. 16). На основной же его акватории в этот период относительное количество рыб в скоплениях было в пределах 50–200 тыс. экз./км^2 и 0,5–5,0 т/км^2 соответственно.

Анализ вертикального распределения кокани в пелагиали водохранилища, выполненный на основании результатов гидроакустического учета, показал, что в августе 2017 г. рыбы встречались во всей водной толще (от поверхности до дна), однако максимальная их численность отмечена на средних горизонтах с глубинами 15–20 м (рис. 17).

В целом, результаты контрольных обловов и гидроакустических наблюдений, выполненных в августе 2017 г., еще раз подтвердили вывод о том, что в летне-осенний период толмачевская кокани активно осваивает всю площадь водохранилища и встречается практически на любых его участках от поверхности до дна. Особенности количественного распределения рыб в водохранилище определяются сроками нагульных и нерестовых миграций. В летний период особи всех размерно-возрастных групп распространяются по всему водоему, образуя скопления, в основном, на свале глубин и в районе глубоководной котловины.

Динамика численности популяции

Оценка текущего состояния численности популяции кокани Толмачевского водохранилища в августе 2017 г. выполнена на основании данных площадной эхолотной съемки. Как показал анализ результатов гидроакустического учета, на исследованной площади Толмачевского водохранилища в августе 2017 г. зарегистрировано 6611 экз. одиночных рыб (табл. 3). Их средняя длина тела, по данным анализа силы цели, составляла 16,2 см, что сопоставимо с данными, полученными на основании анализа размерной структуры кокани по результатам контрольных сетных уловов.

Остальные рыбы в пелагиали водохранилища образовывали скопления различной плотности, и оценка их общей численности возможна только с применением метода эхоинтегрирования (Simmonds, MacLennan, 2005). Согласно этого метода, суммарная численность и биомасса рыб (размерами 5–30 см) на акватории Толмачевского водохранилища в августе 2017 г. оценены в 2324,391 тыс. экз. и 66,124 т (при средней плотности рыб на акватории 96,117 тыс. экз./км^2 и 2,734 т/км^2) (табл. 4).

Сравнение расчетов общей численности кокани в Толмачевском водохранилище, по результатам гидроакустической съемки, выполненной в августе 2017 г., с результатами, полученными на основании гидроакустических съемок предыдущих лет, указывает на очень широкий размах оценок. К примеру, по данным эхоинтегрирования, общая численность и биомасса кокани (размерами более 5 см) на акватории водохранилища составила в сентябре 2006 г. 1,694 млн экз. и 38,9 т; в июле 2013 г. — 0,205 млн экз. и 8,8 т; в октябре 2014 г. — 0,092 млн экз. и 3,1 т; в июле 2016 г. — 0,530 млн экз. и 20,9 т; в октябре 2016 г. — 0,077 млн экз. и 2,4 т (табл. 5).

Оценка численности кокани в районе гидротехнических сооружений каскада Толмачевских ГЭС

Для оценки общей численности, особенностей распределения и поведения кокани в районе гидросооружений Толмачевских ГЭС в августе 2017 г. на отдельных объектах каскада были выполнены подводные видеонаблюдения (применена камера GoPro). Дополнительным источником информации о численности кокани, а также о ее биологическом состоянии в пределах каскада Толмачевских ГЭС, послужили результаты контрольных ловов жаберными сетями, выполненных на отдельных его участках (станции S1, S2).

Оценку общей численности рыб в исследованных объектах проводили на основании визуальных подсчетов в ходе анализа видеоматериалов, а также по формуле:

$P = S*a/b*\varphi$ (1),

Таблица 2. Параметры контрольного сетного лова кокани на акватории Толмачевского водохранилища и в районе каскада Толмачевских ГЭС в августе 2017 г.
Table 2. Parameters of control nets fishing of kokanee in Tolmachevskoye reservoir and near the cascade of the Tolmachevsky HPS in August of 2017

№* станции Station №	Дата постановки сетей / Date of setting the net	Время постановки сетей Time of setting the net	Дата выборки сетей Date of lifting the net	Застой, ч Duration of fishing, hours	Широта постановки Latitude	Долгота постановки Longitude
S01	24.08.2017	18,05	25.08.2017	14,0	52,36522	157,32473
S02	24.08.2017	18,52	25.08.2017	13,5	52,36410	157,29296
S03	23.08.2017	20,22	24.08.2017	12,0	52,35910	157,35222
S04	25.08.2017	19,21	26.08.2017	12,5	52,36818	157,34564
S05	22.08.2017	19,59	23.08.2017	12,5	52,35655	157,39195
S06	21.08.2017	18,21	22.08.2017	13,5	52,36554	157,38447
S07	22.08.2017	20,10	23.08.2017	12,5	52,37570	157,38616
S08	23.08.2017	20,31	24.08.2017	12,0	52,37169	157,37007
S09	21.08.2017	18,38	22.08.2017	13,5	52,37461	157,41062
S10	21.08.2017	18,49	22.08.2017	13,0	52,35947	157,41653

№* станции Station №	Длина сетей, м Net length, m	Высота стенки, м Net height, m	Ячея, мм Mesh, mm	Макс. глубина на станции, м Maximal depth, m	Площадь сетного полотна, м² Net square	Примечания Notes
S01	30	1,8	18	3,0	54,0	Заводь у плотины и водозабора ГЭС-2 / Creec near the dam and the HPS-2's water intake
S02	10	1,8	18	4,0	18,0	Заводь у плотины и водозабора ГЭС-3 / Creec near the dam and the HPS-3's water intake
S03	25	2,5	20	2,5	62,5	Юго-западная часть вдхр., нерестилище The south-west part of the reservoir, spawning ground
S04	30	1,8	18	8,0	54,0	Верхний бьеф ГЭС-1, 20 м от водоприемника Upper bief of the HPS-1, 20 m from water intake
S05	25	2,0	20	3,0	50,0	Южная часть вдхр. Southern part of reservoir
S06	40	1,8	18	34,0	72,0	Центральная часть вдхр. Central part of reservoir
S07	25	2,5	20	2,5	62,5	Северная часть вдхр. Northern part of reservoir
S08	25	2,0	20	2,5	50,0	Северо-западная часть вдхр. North-west part of reservoir
S09	25	2,5	20	2,5	62,5	Северо-восточная часть вдхр. North-east par of reservoir
S10	25	2,0	20	2,5	50,0	Юго-восточная часть вдхр. South-east part of reservoir

№* станции Station №	Улов / Catch		Относительный улов на усилие / Relative catch per effort			
	Экз. spms	Кг kg	Экз./пм сети spms/m of net	Экз./м² сети spms/m² of net	Экз./пм сети на 12 ч застоя / spms/m of net for 12-hour fishing	Экз./м² сети на 12 ч застоя / spms/m² of net for 12-hour fishing
S01	24	1,211	0,80	0,44	0,7	0,38
S02	29	1,537	2,90	1,61	2,6	1,43
S03	72	4,613	2,88	1,15	2,9	1,15
S04	38	2,110	1,27	0,70	1,2	0,68
S05	146	10,229	5,84	2,92	5,6	2,80
S06	40	1,563	1,00	0,56	0,9	0,49
S07	59	4,353	2,36	0,94	2,3	0,91
S08	124	9,348	4,96	2,48	5,0	2,48
S09	60	3,339	2,40	0,96	2,1	0,85
S10	135	7,360	5,40	2,70	5,0	2,49
Ср. / Mean	*73*	*4,566*	*2,98*	*1,45*	*2,82*	*1,37*

*Примечание: номера станций в таблице соответствуют номерам на рисунке 1.
*Note: the numbers of the stations in the table are the numbers in the Figure 1.

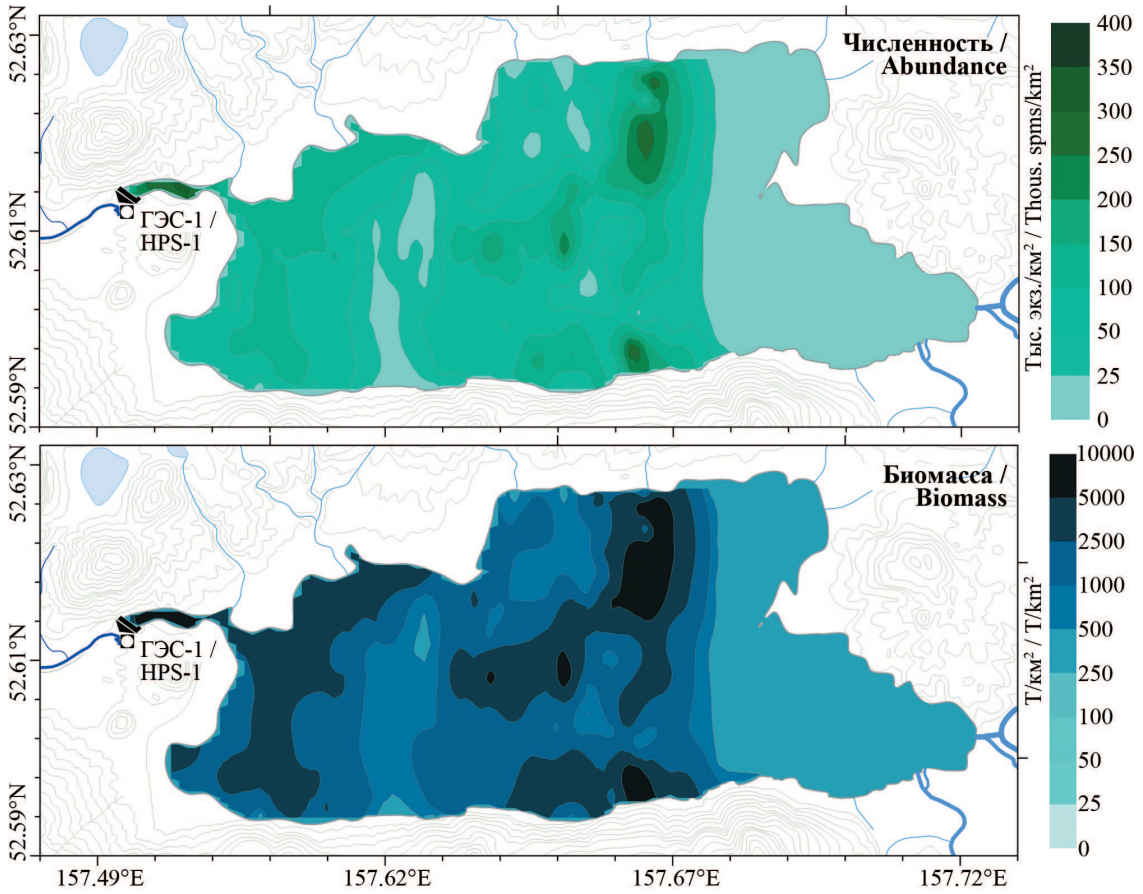

Рис. 16. Распределение относительной численности (тыс. экз./км²) и биомассы (т/км²) кокани в Толмачевском водохранилище в августе 2017 г.
Fig. 16. The distribution of the relative abundance (thousand spms/km²) and biomass (t/km²) of kokanee in Tolmachevskoye reservoir in August of 2017

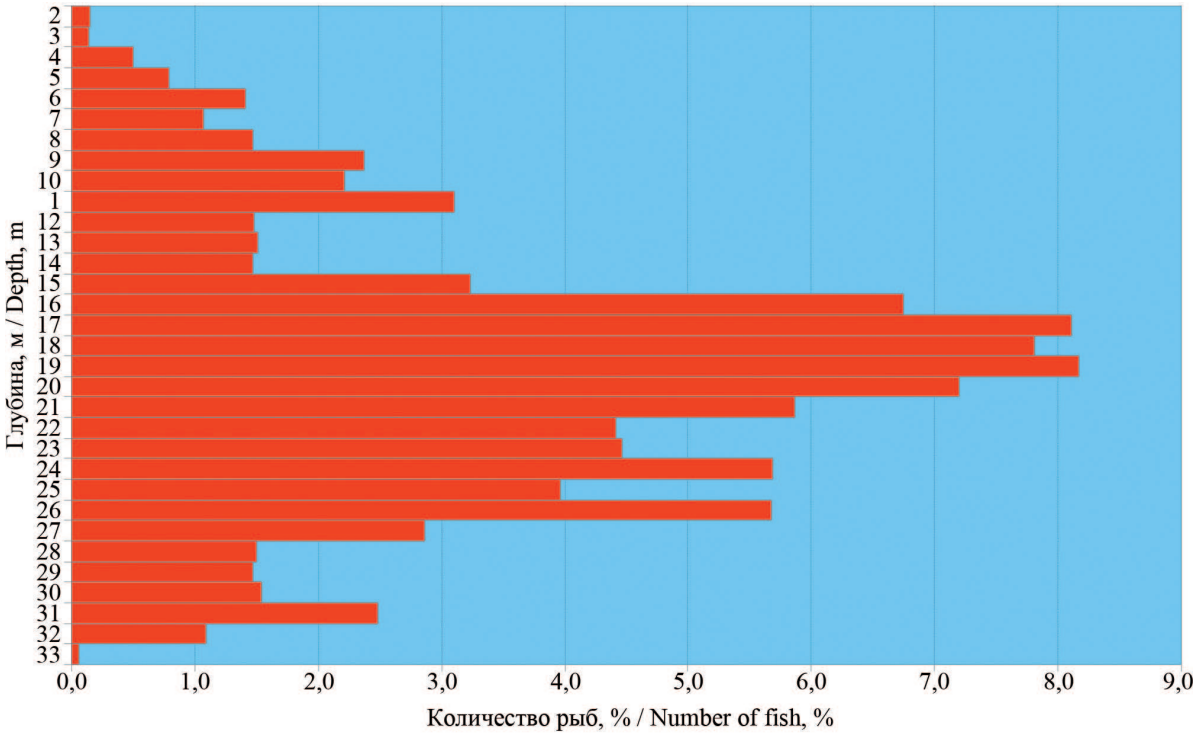

Рис. 17. Гистограмма вертикального распределения кокани (%, от общего количества рыб, учтенных эхосчетом) в слое 2–33 м в Толмачевском водохранилище в августе 2017 г.
Fig. 17. The histogramme of the vertical distribution of kokanee (% in the total number of fish recorded by acoustic counting) in the layer 2–33 m in Tolmachevskoye reservoir in August of 2017

Таблица 3. Общая численность (N, тыс. экз.), биомасса (B, т) и доля различных размерных групп (%) кокани на акватории Толмачевского водохранилища, рассчитанная на основании гидроакустической съемки, выполненной в августе 2017 г.
Table 3. The total number (N, thous.), the biomass (B, t) and the percent of different size groups (%) of kokanee of Tolmachevskoye reservoir, calculated on the hydroacoustic survey data, obtained in August of 2017

Размерная группа / Size group	N	B	%
5–10 см (cm)	1071,544	6,965	46,1
10–15 см (cm)	692,669	18,286	29,8
15–20 см (cm)	399,795	23,108	17,2
20–25 см (cm)	155,734	16,835	6,7
25–30 см (cm)	4,649	0,930	0,2
Сумма / The sum	2324,391	66,124	100,0
Ср. плотность рыб (тыс. экз./км^2 | т/км^2) Density of fish (thous./km^2 | t/km$^{2)}$	96,117 | 2,734		
Количество одиночных рыб (по данным эхосчета) Number of singls (acoustic counting)	6611		
Ср. длина рыб (по данным анализа силы цели, TS) Mean length of fish (analysis of target strength, TS)	16,22		

Таблица 4. Общая численность (N, тыс. экз.), биомасса (B, т) и доля различных размерных групп (%) кокани на акватории Толмачевского водохранилища, рассчитанная на основании гидроакустических съемок, выполненных в 2006, 2013 и 2014 гг.
Table 4. The total number (N, thous.), the biomass (B, t) and the percent of different size groups (%) of kokanee in the waters of Tolmachevskoye reservoir, calculated on the base of acoustic suvey data, obtained in 2006, 2013 and 2014

Размерная группа	Сентябрь, 2006 / September			Июль, 2013 / July			Октябрь, 2014 / October		
Size group	N	B	%	N	B	%	N	B	%
5–10 см (cm)	1000,039	6,500	59,0	57,432	0,373	28,0	32,877	0,214	35,6
10–15 см (cm)	425,733	11,239	25,1	61,965	1,636	30,2	31,278	0,826	33,8
15–20 см (cm)	188,894	10,918	11,1	50,807	2,937	24,8	19,212	1,110	20,8
20–25 см (cm)	61,497	6,648	3,6	34,213	3,698	16,7	8,996	0,972	9,7
25–30 см (cm)	17,958	3,592	1,1	0,697	0,139	0,3	0,092	0,018	0,1
Сумма / The sum	1694,121	38,897	100,0	205,114	8,784	100,0	92,455	3,141	100,0
Ср. плотность рыб (тыс. экз./км^2 | т/км^2) Average density of fish (thous./km^2 | t/km^2)	85,139 | 1,955			8,274 | 0,354			6,031 | 0,205		
Количество одиночных рыб (по данным эхосчета) Number of single fish (acoustic counting)	13 364			747			821		
Ср. длина рыб (по данным анализа силы цели, TS) Average length of fish (target strength analysis data, TS)	10,25			14,56			13,26		

Таблица 5. Общая численность (N, тыс. экз.), биомасса (B, т) и доля различных размерных групп (%) кокани на акватории Толмачевского водохранилища, рассчитанная на основании гидроакустических съемок в 2016 г.
Table 5. The total number (N, thous.), the biomass (B, t) and the percent of different size groups (%) of kokanee in the waters of Tolmachevskoye reservoir, calculated on the acoustic survey data in 2016

Размерная группа /	Июль, 2016 / July			Октябрь, 2016 / October		
Size group	N	B	%	N	B	%
5–10 см (cm)	145,879	0,948	27,5	37,516	0,244	48,5
10–15 см (cm)	160,202	4,229	30,2	20,222	0,534	26,2
15–20 см (cm)	171,342	9,904	32,3	10,656	0,616	13,8
20–25 см (cm)	51,986	5,620	9,8	8,817	0,953	11,4
25–30 см (cm)	1,061	0,212	0,2	0,062	0,012	0,1
Сумма / The sum	530,470	20,913	100,0	77,272	2,359	100,0
Ср. плотность рыб (тыс. экз./км^2 | т/км^2) Average density if fish (thous./km^2 | t/km^2)	23,095 | 0,911			4,957 | 0,151		
Количество одиночных рыб (по данным эхосчета) Number of single fish (acoustic counting)	2205			274		
Ср. длина рыб (по данным анализа силы цели, TS) Average length of fish (target strength analysis data, TS)	17,61			12,76		

где P — общее количество рыб в водоеме; S — площадь водоема, b — площадь зоны облова; a — средний улов на стандартное усилие; φ — коэффициент уловистости орудия лова (Моисеев, 1975). По данным В.Н. Войниканис-Мирского (1983), коэффициент уловистости для ставных жаберных сетей может колебаться от 0,37 до 0,60. В нашем случае для кокани мы приняли его среднее значение, равное 0,48.

Как показали наши исследования в 2016–2017 гг., внешние факторы, которые непосредственно влияют на скат кокани из Толмачевского водохранилища, а также ее миграции в пределах каскада имеют в основном техногенное происхождение. Наиболее важными из них являются конструктивные особенности отдельных гидросооружений, а также режим эксплуатации гидроэлектростанций, который напрямую определяет зарегулирование стока и основные гидрологические характеристики водных объектов, расположенных в пределах каскада (прежде всего суточную и сезонную динамику изменений уровня и скорости потока воды). Общая численность кокани в районе каскада Толмачевских ГЭС в летне-осенний период напрямую связана с интенсивностью ее ската из Толмачевского водохранилища через водозабор ГЭС-1 и может иметь выраженную суточную и сезонную динамику. Количество рыб, попадающих в водозабор ГЭС-1, в свою очередь, зависит от общей численности рыб в заливе водохранилища, примыкающего к плотине ГЭС-1, которая существенно выше в летние месяцы и значительно снижается в осенний период. Сезонная динамика ската кокани из Толмачевского водохранилища и изменения ее общей численности в районе каскада Толмачевских ГЭС в течение года также может зависеть от множества случайных факторов (гидрологические условия конкретного года; межгодовые изменения общей численности популяции кокани в водохранилище; особенности сезонных миграций рыб; режим эксплуатации гидроэлектростанций каскада; многие другие). В районе каскада Толмачевских ГЭС кокани распределяется неравномерно и концентрируется в основном в небольших относительно глубоководных водоемах в местах расположения различных гидросооружений (плотины, водозаборы, мосты), а основное русло р. Толмачева, как правило, избегает.

Результаты видеонаблюдений и контрольных сетных обловов, выполненных в системе каскада Толмаческих ГЭС в августе 2017 г. (рис. 18, табл. 2), еще раз подтвердили, что летом кокани в пределах каскада может встречаться в значительных количествах.

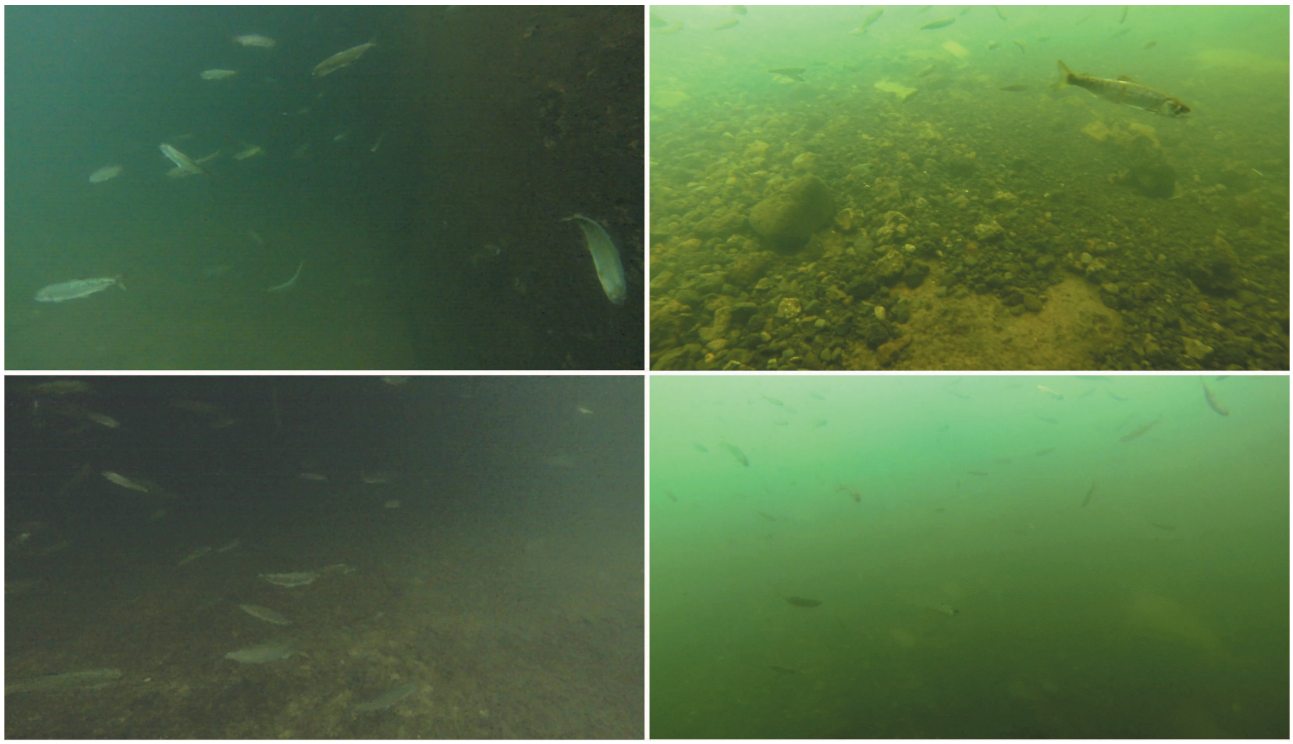

Рис. 18. Примеры видеонаблюдений для визуальной оценки численности и особенностей распределения кокани в нижнем бьефе ГЭС-1 (20–22 августа 2017 г.)
Fig. 18. The examples of video observations for the visual assessment of the abundance and specifics kokanee disribution in the lower biehf of the HPS-1 (August 20–22, 2017)

Так, по данным видеонаблюдений в нижнем бьефе ГЭС-1, в приемном резервуаре у приплотинного здания общая численность кокани по визуальным оценкам составляла не менее 1500–2000 экз. При этом большинство рыб были незрелыми и концентрировались в пелагиали на средних глубинах около 3–4 м (длину их тела визуально можно оценить в пределах 10–15 см). Для кокани в нижнем бьефе ГЭС-1 отмечено разреженное распределение в толще воды (рис. 18). В тот же период относительный улов на стандартное время застоя сетей (12 ч) в заливе у плотины и водозабора ГЭС-1 составил 0,68 экз./м^2 сети, у плотины и водозабора ГЭС-2 — 0,38 экз./м^2 сети, и у плотины и водозабора ГЭС-3 — 1,43 экз./м^2 сети (рис. 18).

На основании величин, полученных по формуле 1 (при коэффициенте уловистости, равном 0,48), установлено, что суммарная численность кокани в водоемах у плотин ГЭС-2 и ГЭС-3 составляла в исследуемый период в пределах 275 и 1720 экз. соответственно. С учетом данных, полученных ранее (Коваль и др., 2016), а также количественных оценок в процессе видеонаблюдений, можно оценить общую численность кокани, которая единовременно населяла водотоки и водоемы каскада Толмачевских ГЭС в августе 2017 г. в количестве около 5 тыс. экз.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2017 г. для исследований был выбран период сезонного максимума развития зоопланктона и, предположительно, максимальной концентрации кокани в изобатах, доступных для гидроакустического учета — вторая половина августа.

В настоящее время популяция кокани Толмачевского водохранилища находится в нестабильном состоянии. Об этом свидетельствуют как результаты прямых оценок ее общей численности (гидроакустический метод), так и резкие межгодовые колебания некоторых косвенных показателей (динамика уловов на усилие контрольных сетей, возрастная и половая структура популяции, аномалии в развитии гонад).

Исследование паразитарного фона не выявило агентов, опасных для здоровья кокани. Опасные для здоровья человека паразиты также не обнаружены. Состав паразитов в популяции кокани Толмачевского водохранилища остается крайне бедным. Из двух паразитов, зарегистрированных у кокани в предыдущие годы исследований, на настоящий момент выявлен только один.

Промысловое значение толмачевской кокани ежегодно существенно меняется. Однако эта популяция, судя по всему, еще сохранила потенциал для восстановления промыслового значения. Это подтверждает тот факт, что средние размеры и вес кокани, зарегистрированные в 2017 г., сравнимы с показателями 2012 г. и сохранились на уровне 2016 г., а также нахождение в уловах рыб длиной 20 см и более.

Результаты гидроакустической съемки, выполненной в 2017 г., показали, что самым оптимальным сроком проведения учетных работ для оценки численности кокани Толмачевского водохранилища является август. Именно в этот период рыбы всех размерно-возрастных групп широко осваивают все части водоема, однако нагуливаются, в основном, на свале глубин и в районе глубоководной котловины. Поэтому именно в данные сроки они наиболее хорошо учитываются в пелагиали водохранилища гидроакустическим методом.

Нестабильное состояние популяции кокани Толмачевского водохранилища, по нашим данным, не связано с производственной деятельностью каскада Толмачевских ГЭС, а обусловлено воздействием естественных факторов, регулирующих общую численность рыб (прежде всего, это отсутствие естественных хищников и промысла).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят администрацию ПАО «КамГЭК» за всемерную помощь и искренний интерес к нашей работе. Авторы также благодарны генеральному директору ООО Артель «Народы Севера» Г.В. Полукарову за содействие в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бусарова О.Ю., Есин Е.В. 2017. Паразиты и питание кокани *Oncorhynchus nerka* Walb. Толмачевского водохранилища, Камчатка // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 44. С. 39–43.

Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.

Введенская Т.Л. 2017. Воспоминания о десятилетнем счастье на оз. Кроноцком (1970–1979) / КамчатНИРО — 85 (1932–2017). Воспоминания. Стихи. Рассказы. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 85–99.

Войниканис-Мирский В.Н. 1983. Техника промышленного рыболовства. М.: Лег. и пищ. пром-сть. 488 с.

Гаврюсева Т.В., Сергеенко Н.В., Устименко Е.В., Рязанова Т.В., Бочкова Е.В., Овчаренко Л.В., Рудакова С.Л., Грицких Е.А. 2012. Патогены гидробионтов Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 25. С. 190–207.

Догель В.А. 1947. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоологич. журнал. Т. XXVI. Вып. 6. С. 481–492.

Карманова И.В. 2008. Паразиты и эпибионты тихоокеанских лососей внутренних водоемов Камчатки: Учебно-методическое пособие (практикум). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 151 с.

Коваль М.В., Лепская Е.В., Дубынин В.А., Шубкин С.В., Травин С.А. 2013. Опыт гидроакустических исследований лососей в пелагиали некоторых озер Камчатки // Бюл. № 8 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 207–225.

Коваль М.В., Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Галямов Р.С., Заочный И.А. 2016. Особенности распределения и поведения кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley) в Толмачевском водохранилище и в районе каскада Толмачевских ГЭС // Бюл. № 11 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 86–105.

Куренков С.И. 1999. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки / Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Докл. обл. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. С. 30–39.

Лепская Е.В., Кириллова Е.А. 2017. Морфологические аномалии у лососевых и круглоротых рыб Камчатки / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XVII Междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рожд. д-ра биол. наук П.А. Хоментовского. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 110–112.

Лепская Е.В., Коваль М.В., Базаркина Л.А., Бонк Т.В., Бочкова Е.В., Бугаев В.Ф., Виноградова Д.С., Лосенкова К.В., Гаврюсева Т.В., Свириденко В.Д., Сергеенко Н.В., Устименко Е.А., Городовская С.Б. 2014. Становление и современное состояние экосистемы Толмачевского водохранилища (п-ов Камчатка) и акклиматизированной в нем популяции кокани (*Oncorhynchus nerka kennerlyi*) // Изв. ТИНРО. Т. 178. С. 95–115.

Лепская Е.В., Коваль М.В., Бугаев В.Ф., Тепнин О.Б., Гаврюсева Т.В., Галямов Р.С., Заочный И.А. 2017. Состояние популяции кокани в Толмачевском водохранилище в 2016 г. / Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Матер. VIII Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию рыбохоз. образования на Камчатке (12–14 апреля 2017 г.). Ч. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. С. 137–141.

Маркевич Г.Н. 2008. Возрастная структура и рост жилой нерки — кокани *Oncorhynchus nerka* естественной и интродуцированных популяций в озерах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 494–500.

Моисеев П.А. 1975. Ихтиология и рыбоводство. М.: Пищ. пром-сть. 280 с.

Овчаренко Л.В. 2009. Анализ зараженности популяций нерки паразитами в нерестовых озерах Камчатки в 2009 г. Отчет (промежуточный). КамчатНИРО. 40 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Паразитические простейшие. Под ред. О.Н. Бауера. Л.: Наука. Т. 1. 431 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Паразитические многоклеточные. Под ред. О.Н. Бауера. Л.: Наука. Т. 3. (2-я часть). С. 583.

Павлов Е.Д., Микодина Е.В., Седова М.А., Емельянова Н.Г., Маркевич Г.Н. 2010. Состояние гонад жилой нерки *Oncorhynchus nerka* из Толмачевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 356–365.

Погодаев Е.Г., Куренков С.И., Базаркина Л.А., Шубкин С.В., Воронин Н.Ю. 2010. Популяция интродуцированной кокани в условиях преобразования озера Толмачева в водохранилище // Вопр. рыболовства. Т. 11. № 1 (41). С. 65–78.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.

Ройтман В.А., Лобанов А.А. 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина / Исслед. по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц. Тр. гельминтол. лабор. АН СССР. Т. 33. С. 102–123.

Blue book. 1994. Saggested procedures for the detection and identification of certain finfish and shellfish pathogens / Ed. J.C. Thoesen. 4th ed. Version 1. Fish Health Sec. Am. Fish. Soc. 294 p.

Higginbottom I., Woon S., Schneider P. 2008. Hydroacoustic data processing for standard stock assessment using Echoview. Vol. 1. (Technical manual) / Myriax Software Pty Ltd, Hobart, Tasmania. 161 p. (Available from http://www.echoview.com.)

NOAA protocols for fisheries acoustics surveys and related sampling. 2004. Advanced Sampling Technologies Working Group (accessed 15 January 2009). 129 p. (Available from https://www.st.nmfs.noaa.gov/st4/protocol/Acoustic_protocols.pdf)

Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M. 2009. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes: Great Lakes Fish. Comm. Spec. Pub. 09-01. 180 p.

Simmonds J., MacLennan D. 2005. Fisheries acoustics: theory and practice. Blackwell, Oxford, UK. 437 p.

REFERENCES

Busarova O.Yu., Esin E.V. Kokanee *Oncorhynchus nerka* Walb. Parasites and feeding in Tolmachevskoye reservoir, Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2017, vol. 44, pp. 39–43. doi: 10.15853/2072-8212.2017.44.39-43 (In Russian with English abstract)

Byhovskaja-Pavlovskaja I.E. *Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniju* [Parasites of fishes. Study Guide]. Leningrad: Nauka, 1985, 121 p.

Vvedenskaya T.L. Memories of a decade of happiness on the Lake Kronotskoye (1970–1979). *KamchatNIRO — 85 (1932–2017). Vospominanija. Stihi. Rasskazy* [KamchatNIRO-85. Memories, poetry, stories]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 85–99.

Vojnikanis-Mirskiy V.N. *Tehnika promyshlennogo rybolovstva* [Commercial fishery technology]. Moscow, 1983, 488 p.

Gavrjuseva T.V., Sergeenko N.V., Ustimenko E.V., Ryazanova T.V., Bochkova E.V., Ovcharenko L.V., Rudakova S.L., Gritskih E.A. Pathogenic agents for hydrobionts in Kamchatk. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 25, pp. 190–207. (In Russian with English abstract)

Dogiel V.A. Role of the data about parasites in zoogeographic issues. *Zoologicheskyi Zhurnal,* 1947, vol. 26, pp. 481–492. (In Russian)

Karmanova I.V. *Parazity i jepibionty tihookeanskih lososej vnutrennih vodoemov Kamchatki:* Uchebno-metodicheskoe posobie (praktikum) [Parasites and epibionts of Pacific salmon in in-land water bodies of Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatGTU, 2008, 151 p.

Koval M.V., Lepskaya E.V., Dubynin V.A., Shubkin S.V., Travin S.A. The experience of hydroacoustic researches of pacific salmon in the pelagical of some Kamchatka lakes. *Bulleten Koncepcii Dal'nevostochnoj bassejnovoj programmy izuchenija tihookeanskih lososej* – Bulletin of Pacific salmon studies in Far East, Vladivostok: TINRO-Centr, 2013, vol. 8, pp. 207–225. (In Russian)

Koval M.V., Lepskaya E.V., Tepnin O.B., Galyamov R.S., Zaochnyi I.A. Specifics of distribution and behavior of kokanee (*Oncorhinchus nerka kennerlyi*) (Suckley) in Tolmachevskoye reservoir and in vicinity of cascade of the Tolmachev's HPSs. *Bulleten Koncepcii Dal'nevostochnoj bassejnovoj programmy izuchenija tihookeanskih lososej* – Bulletin of Pacific salmon studies in Far East, Vladivostok: TINRO-Centr, 2016, vol. 11, pp. 86–105. (In Russian)

Kurenkov S.I. Results of kokanee introduction into Kamchatka lakes. *Proceedings of Scientific and Practical Conference on Problems of Protection and Rational Use of Bioresources of Kamchatka.* Petropavlovsk-Kamchatsky, 1999, pp. 30–39 (In Russian)

Lepskaya E.V., Kirilova E.A. Morphological anomalies in salmonid fishes and lampreys of Kamchatka. *Materialy XVIII mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii "Sokhranenie i bioraznoobrazie Kamchatki i prilegayushchikh morey"* [Materials of XVIII scientific conference "Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters"]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017, pp. 110–112. (In Russian)

Lepskaya E.V., Koval M.V., Bazarkina L.A., Bonk T.V., Bochkova E.V., Bugaev V.F., Vinogradova D.S., Losenkova K.V., Gavruseva 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*). *Izvestiya TINRO*, 2014, vol. 178, pp. 95–115. (In Russian)

Lepskaya E.V., Koval M.V., Bugaev V.F., Tepnin O.B., Gavruseva T.V., Galyamov R.S., Zaochnyj I.A. The kokanee population from Tolmachevskoe reservoir in 2016. *Prirodnye resursy, ih sovremennoe sostojanie, ohrana, promyslovoe i tehnicheskoe ispol'zovanie. Materialy VIII Vserossijskoj nauchno-prakticheskoj konferencii, posvjashhennoj 75-letiju rybohozjajstvennogo obrazovanija na Kamchatke*

(12–14 aprelja 2017 g.), Petropavlovsk-Kamchatsky, KamchatGTU, 2017, P. I, pp. 137–141. (In Russian)

Markevich G.N. Age structure and growth of resident kokanee *Oncorhynchus nerka* of natural and introduced populations in lakes of Kamchatka. *Journal of Ichthyology*, 2008, vol. 48, issue 6, pp. 452–459.

Moiseev P.A., Vavilkin A.S., Kuranova I.I. *Ikhtiologiya i rybovodstvo* [Ichthyology and fishery]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost', 1975, 208 p.

Ovcharenko L.V. *Analiz zarazhennosti populjacij nerki parazitami v nerestovyh ozerah Kamchatki v 2009 g. Otchet (promezhutochnyj)* [Analysis of frequency parasite infection in sockeye salmon populations in spawning lakes of Kamchatka in 2009. Report (intermediate)]. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2009, 40 p.

Bauer O.N. (Ed) Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. Paraziticheskie prostejshie [Key to Parasites of Freshwater Fishes of USSR. Parasitic Protozoa], Nauka, Leningrad, 1984, vol. 1, 428 p.

Bauer O.N. (Ed) Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. Paraziticheskie mnogokletochnye [Keys to the parasites of freshwater fishes of the USSR. Parasitic multicellulars]. Nauka, Leningrad, 1987, vol. 3, P. 2, 583 p.

Pavlov E.D., Mikodina E.V., Sedova M.A., Emel'yanova N.G., Markevich G.N. The state of gonads of resident sockeye salmon Oncorhynchus nerka from the Tolmachev Reservoir. *Journal of Ichthyology*, 2010, vol. 50, issue 4, pp. 321–329. doi: 10.1134/S0032945210040053

Pogodaev E.G., Kurenkov S.I., Bazarkina L.A., Shubkin S.V., Voronin N.Yu. The introducent kokanee population in the lake-water reservoir transformation of the Tolmacheva Lake. *Problems of fisheries,* 2010, vol. 11, no. 1 (41), pp. 65–78. (In Russian)

Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual of Studies on Fishes]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966. 376 p.

Roytman V.A., Lobanov A.A. Method of assessment of abundance of parasite hemi populations in host population. *Issled. po morfologii, taksonomii i biologii gel'mintov ptic. Tr. gel'mintol. labor. AN SSSR* – Studies of morphology, systematic and biology of birds' helminthes. Transactions of helminthological laboratory AS USSR, 1985, vol. 33, pp. 102–123.