

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
КОКАНИ (*ONCORHYNCHUS NERKA* WALBAUM)
В ТОЛМАЧЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (КАМЧАТКА)**

**Е.В. Лепская¹, Е.А. Кириллова², М.В. Коваль¹, В.Ф. Бугаев¹,
О.Б. Тепнин¹, К.В. Богданова¹, А.А. Полякова¹**

¹ФГБНУ «Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии», ул. Набережная, 18, г. Петропавловск-Камчатский 683000, Россия.
E-mail: lepskaya@list.ru

²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33,
г. Москва 119071, Россия. E-mail: ekirilova@sevin.ru

В 1980-е годы на Камчатке проходил широкомасштабный эксперимент по вселению в безрыбные высококормные водоемы жилой/озерной формы нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) – кокани. В число таких водоемов вошло и оз. Толмачева. В 1997 г. озеро было преобразовано в Толмачевское водохранилище, что изменило его морфометрию и температурный режим. Донорской популяцией для интродукции послужила природная популяция кокани Кроноцкого озера, в которой озерная нерка представлена двумя группировками, различающимися количеством жаберных тычинок (ж.т.), длиной тела, временем нереста и расположением нерестилищ, а также озера Карымское, в которое кокани была вселена ранее также из оз. Кроноцкого. При интродукции кокани в оз. Толмачева из оз. Кроноцкого вселили рыб неизвестных фенотипических группировок, а из оз. Карымское – рыб многотычинковой группировки. Соответственно, первоначальное соотношение рыб разных группировок у интродуцированных в оз. Толмачева не известно.

В 2016 г. в Толмачевском водохранилище на основе данных о количестве жаберных тычинок было выделено 3 группировки – малотычинковая (<36 ж.т.), промежуточная (36–38 ж.т.) и многотычинковая (> 38 ж.т.) и оценено их соотношение.

Наиболее многочисленна группировка многотычинковых рыб. Рыбы, имеющие малое число жаберных тычинок, а также занимающие промежуточное положение по числу тычинок, относительно малочисленны. Достоверных различий по длине тела, спектру питания и составу пищевого комка у разных группировок кокани из Толмачевского водохранилища не обнаружено. Обсуждаются возможные причины выявленной внутрипопуляционной дифференциации.

Насколько устойчивой окажется в дальнейшем выявленная популяционная структура, обособлены ли выделенные группировки генетически, предстоит выяснить.

**INTRAPOPULATION DIFFERENTIATION
OF KOKANEE (*ONCORHYNCHUS NERKA* WALBAUM)
IN TOLMACHEVSKOYE RESERVOIR (КАМЧАТКА)**

**E.V. Lepskaya¹, E.A. Kirilliva², M.V. Koval¹, V.F. Bugaev¹,
O.B. Tepnin¹, K.V. Bogdanova¹, A.A. Polyakova¹**

¹Kamchatka Institute for Fisheries Research and Oceanography, 18 Naberezhnaya str.,
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia. E-mail: lepskaya@list.ru

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, 33 Leninskij prosp., Moscow, 119071. Russia.
E-mail: ekirilova@sevin.ru

A wide-ranging experiment on the introduction of resident form of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) – kokanee to fish-less eutrophic lakes was conducted in 1980th in Kamchatka. Tolmacheva Lake was among such water bodies. In 1997 this lake was artificially transformed into

water storage reservoir. As a result, its morphology and temperature regime were changed. Natural population of kokanee from Kronotskoye Lake and artificial population from Karymskoye Lake were used as a donors for introduction. Land-locked sockeye salmon from Kronotskoye Lake is represented by two phenotypic groups, which differ in the number of gill rakers (g.r.), body length, timing of spawning and location of spawning grounds. Kokanee was introduced to Karymskoye Lake from Kronotskoye earlier. Fish of unknown phenotypic groups were introduced to Tolmacheva Lake from Kronotskoye and many-rakered group was introduced from Karymskoye Lake. Accordingly, the primary ratio of fish from different phenotypic groups within the introduced ones to Tolmacheva Lake is unknown.

Ratio of plankton-eating and benthos-eating kokanee was evaluated in Tolmachevskoye Reservoir in 2016 on the basis of data on the number of gill rakers. Three groups were marked out in the lake: few-rakered (<36 g. r.), intermediate (36–38 g.r.) and many-rakered (> 38 g.r.).

The most numerous is the group of many-rakered fish. Few-rakered fish and the ones from intermediate group are relatively small in number. Reliable difference in the body length, food spectrum and food bolus composition was not revealed. Causes of the intraspecific differentiation are discussed.

Stability of the population structure in future and genetic differentiation of the groups are the questions for further investigations.

Введение

В 1909 г. при обследовании оз. Кроноцкое П.Ю. Шмидтом была обнаружена рыба, похожая на молодую нерку (Шмидт, 1916). В 1935 г. Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус, изучив пойманную в этом озере нерку, доказали, существование её жилой (озёрной) популяции (Крохин, Крогиус, 1936). В 1950-е – 1970-е годы были проведены рекогносцировочные обследования ряда озёр Камчатского полуострова с целью оценки их рыбохозяйственного значения. В 1980-е годы осуществили эксперимент по вселению в ряд безрыбных высококормных озёр жилой нерки – кокани (Куренков, 1999). В число таких водоемов вошло и оз. Толмачева, преобразованное в 1997 г. в Толмачевское водохранилище. Строительство каскада ГЭС на р. Нижняя Толмачева изменило морфометрию и температурный режим водоема (Лепская и др., 2014).

Интродукция кокани в оз. Толмачева проходила в два этапа. В 1985 г. были завезены производители из оз. Кроноцкое, а в 1988 – сеголетки из оз. Карымское, куда ранее кокани была вселена также из оз. Кроноцкое (Куренков, 1999).

Донорская популяция кокани оз. Кроноцкое образована двумя группировками, различающимися количеством и длиной жаберных тычинок (ж.т.) на первой жаберной дуге, возрастной и размерно-массовой структурой, спектром питания, временем нереста, расположением нерестилищ, кариотипом и температурным оптимумом некоторых ферментов (Куренков, 1977, 1979; Маркевич, Салтыкова, 2012). Наиболее существенным морфологическим отличительным признаком является количество жаберных тычинок. По этому признаку, и соответствующему спектру питания, кокани оз. Кроноцкое разделена С.И. Куренковым на бентофагов (малотычинковая группировка, < 36 ж.т.) и планктофагов (многотычинковая группировка, > 38 ж.т.) (Куренков, 1977; 1979).

Мониторинг искусственно созданных популяций кокани сводился, главным образом, к отслеживанию изменений размерно-возрастной структуры (Куренков, 1999; Погодаев, Куренков, 2007; Погодаев и др., 2010). Наряду с этим были открыты постпроизводители (рыбы, выжившие после нереста) и отмечено появление нетипичной для кокани формы пищедобывательного поведения – каннибализма (Маркевич и др., 2011; Погодаев, Куренков, 2007). В силу относительно лёгкой транспортной доступности водоёма, популяция кокани озеро/водохранилище Толмачева/Толмачевское исследована наиболее подробно (Лепская и др., 2014; 2017; Маркевич, 2007; 2008; 2009 а, б; Павлов и др., 2010; Погодаев Куренков, 2007; Погодаев и др., 2010), при этом данных о структуре популяции практически нет и вопрос о возможной ее внутривидовой дифференциации фактически не затронут (Бугаев, 2011).

В опубликованных работах нет сведений о том, кокани какой фенотипической группировки вселяли в озера-реципиенты. По мнению Г.Н. Маркевича (2009 а) в Толмачев-

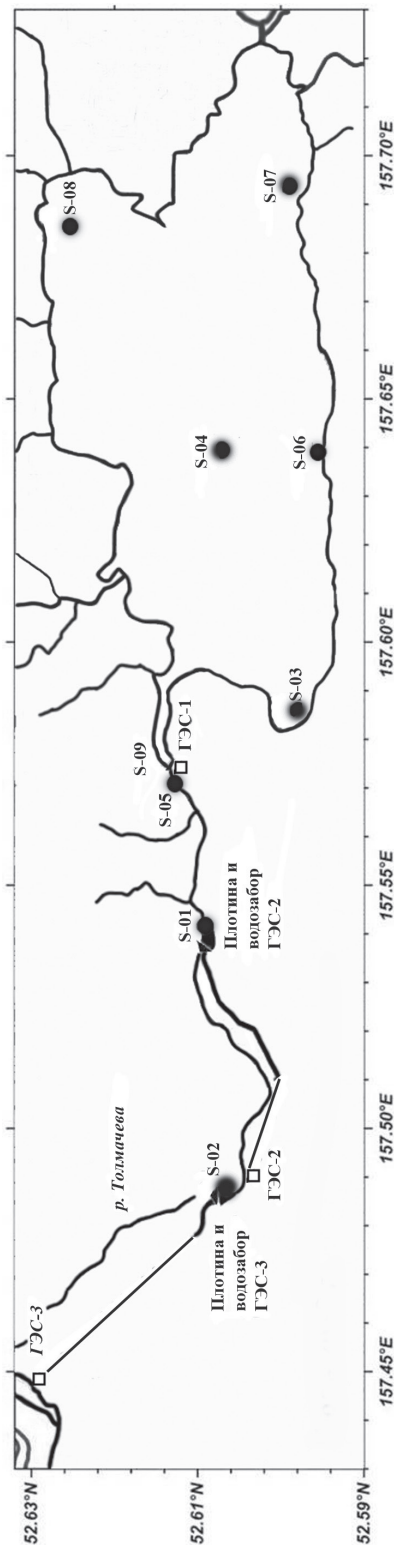


Рис. 1. Схема станций отлова кокани в водхр. Толмачевское в июле и октябре 2016 г.

ское водохранилище вселили кокани многотычинковой группировки, однако доподлинно не известно (не задокументировано), какие рыбы, и в каком соотношении были вселены в этот водоем.

В 2016 г. авторы получили возможность собрать репрезентативный материал по кокани Толмачевского водохранилища и проверить предположение о возможной дифференциации данной популяции на группировки, аналогичные описанным для оз. Кроноцкое.

Материал и методики

Рыб отлавливали в конце июля и начале октября в пелагиали (ст. S-04) и на нерестилищах (ст. S-03, S-05, S-06, S-07, S-08, S-09) водохранилища, в водозаборах ГЭС-2 (S-01) и ГЭС-3 (S-02) (рис. 1).

В качестве основных орудий лова использованы разноразмерные жаберные сети (длиной 15 и 25 м, с высотой стенки 1,0, 2,0 и 2,5 м) с ячеей 15, 20 и 25 мм. Это позволило свести к минимуму селективность лова по размеру рыб, что необходимо для достоверной оценки размерно-возрастного состава популяции.

Биоанализ рыб проводили непосредственно в полевых условиях на свежем материале по общепринятым методикам (Правдин, 1966). Возраст рыб определяли по чешуе. Количество жаберных тычинок посчитано у 304 экз., после окрашивания жаберных дуг ализарином. Из этого количества размер и масса тела определены у 298 экз., возраст половой зрелости у 104 экз. Питание исследовано у 228 экз. согласно «Методическому пособию...» (1974): определен качественный состав пищевого комка, рассчитаны массовые доли и частота встречаемости кормовых объектов.

Результаты и обсуждение

Как уже было сказано выше кокани донорской (кроноцкой) популяции разделены С.И. Куренковым (Куренков, 1977, 1979) на две группы: малотычинковую (< 36 ж.т.) и многотычинковую (> 38 ж.т.). Наличие промежуточной группы (36–38 ж.т.), ее доля, биологические, биотопические, трофические и иные особенности автором не рассматривались.

У кокани Толмачевского водохранилища выделено 3 группировки – малотычинковая (< 36 ж.т.), промежуточная (36–38 ж.т.) и многотычинковая (> 38 ж.т.). Количественное соотношение группировок неравномерно: самая малочисленная (47 экз. или 15 %) группировка малотычинковых рыб (МЛ). Вторая, промежуточная (П), немного больше – 67 экз. или 22 %. Самая многочисленная – это группировка многотычинковых (МН) рыб (190 экз. или 63 %) (рис. 2).

Группировки МЛ и МН представлены рыбами всех возрастных классов с нижним возрастным порогом полового созревания рыб 3+, тогда как минимальный возраст созревания рыб из группы П – 4+. Основная часть рыб группировок МЛ (44 %) и П (51 %) созревают в возрасте 6+, тогда как большинство МН рыб (41 %) – в возрасте 5+. В крайних возрастных классах (3+ и 8+) большинство рыб (по 6 %, соответственно) – это МЛ рыбы. Среди четырехлетних рыб доля группировки МЛ (22 %) также вдвое больше (рис. 3).

Средняя многолетняя длина тела рыб толмачевской популяции за период с 2005 по 2016 гг. стабилизировалась на уровне 17,2 см, поэтому деление на размерные классы в нашей работе отличается от того, которому следовали ранее (Маркевич, 2009 б; Лепская и др., 2014). К мелким рыбам отнесены особи длиной менее 17 см, к средним – с размерами 17–20 см, а к крупным – рыбы промыслового размера – 20 см и более. Средняя длина рыб всех трех фенотипических группировок в соответствующих размерных классах практически не различается (рис. 4А).

Однако в соответствующей группировке доля рыб того или иного размерного класса различна (рис. 4Б). Например, рыбы МЛ группировки равномерно распределены по размерным классам, в отличие от рыб группировок П и МН, в которых большая часть рыб (58 и 52 %, соответственно) относятся к среднему размерному классу. Относительная численность мелких рыб минимальна в промежуточной группировке (11 %) и максимальна у малотычинковой (35 %). Доля рыб промыслового размера (>20 см) одинакова во всех трех группировках (≈ 30 %).

Ранее было показано, что спектр питания толмачевской кокани в большой степени зависит от места ее поимки (Маркевич, 2009 б). Однако объединив организмы, обнаруженные в пищевом комке кокани, на основе их принадлежности к определенным экологическим группам, мы получили некоторое представление об избирательности питания рыб каждой группы независимо от места вылова. Так, к организмам бентоса в пище кокани отнесены бентосные и литоральные ракообразные (Amphipoda Ostracoda, Harpacticoida и *Euricercus*), двустворчатые и брюхоногие моллюски, пиявки, нематоды, коллемболы, ли-

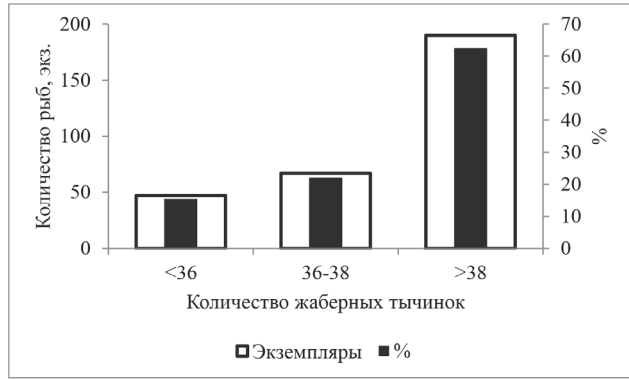


Рис. 2. Дифференциация кокани вдр. Толмачевское по количеству жаберных тычинок в 2016 г.

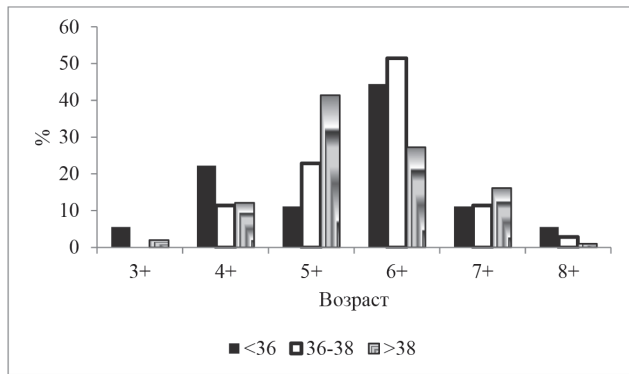


Рис. 3. Возрастная структура половозрелой части популяции кокани вдр. Толмачевское в 2016 г.

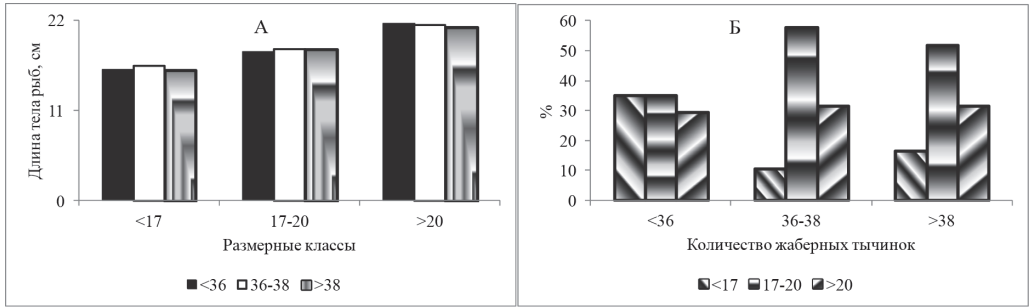


Рис. 4. Размерная структура кокани вдхр. Толмачева в 2016 г. (А – средняя длина тела по размерным классам и группировкам; Б – доля рыб разных группировок, распределенная по размерным классам)

чинки веснянок, подений и ручейников. К бенто-планктону – личинки и куколки хирономид, водяные клещи, пауки и личинки стрекоз). К планктону – планктонные ракообразные (*Cyclops scutifer* Sars, *Bosmina longirostris* O.F. Müller). В группу нейстона (организмы, которые кокани захватывают с поверхности воды) вошли имаго амфибиотических, воздушных и наземных насекомых.

Бентосные и бенто-планктонные организмы чаще встречается у рыб МН группировки – в среднем у 40 % (рис. 5В), что сравнимо с МЛ рыбами – 35 % (рис. 5А) но в 1,3 раза чаще, чем у рыб группировки П (рис. 5Б). Нейстон чаще потребляли рыбы П и МН группировок (по 9 %). Неидентифицированная пища и непищевые частицы (ветки и камни) чаще встречали у рыб П и МН группировок. Доля рыб, потреблявших планктон незначительна у всех группировок, хотя частота встречаемости планктонных ракообразных все-таки больше у МН рыб.

Массовая доля организмов бенто-планктона, прежде всего личинок и куколок хирономид, составляла в среднем 50 % массы пищевого комка у всех фенотипических группировок (рис. 6А–В), что в сочетании с наибольшей частотой встречаемости характеризует эти кормовые объекты как массовые и, по-видимому, наиболее доступные.

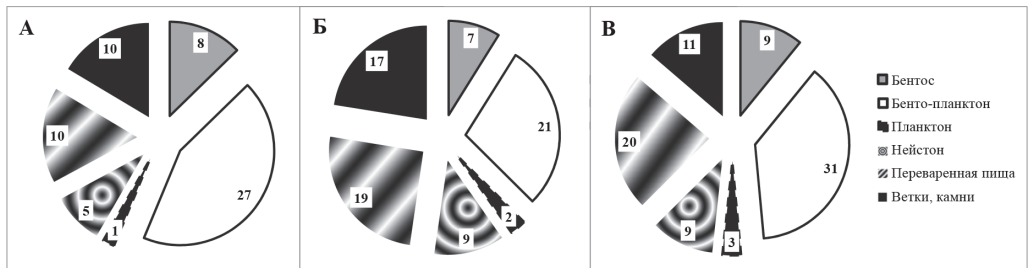


Рис. 5. Частота встречаемости кормовых объектов у кокани вдхр. Толмачева в июне 2016 г. А – малотычинковая; Б – промежуточная; В – многотычинковая фенотипические группировки

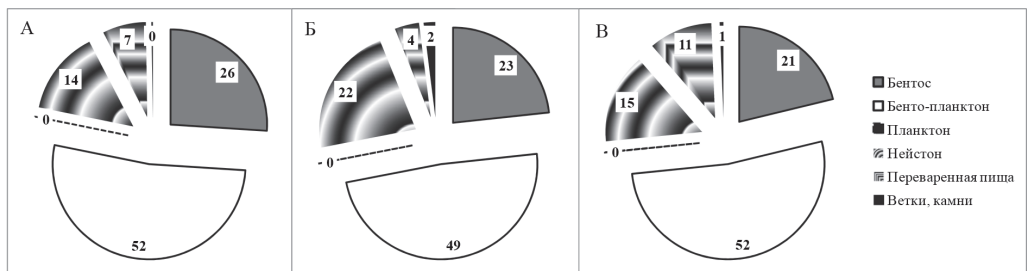


Рис. 6. Состав пищи кокани вдхр. Толмачевское в июле 2016 г. (% от массы пищевого комка). А – малотычинковая; Б – промежуточная; В – многотычинковая фенотипическая группировки.

Организмы нейстона (имаго насекомых) в большей степени (22 %) потребляли рыбы промежуточной группировки (рис. 6Б).

Планктонные ракообразные практически отсутствовали в составе пищевого комка у рыб всех трех группировок, их доля в питании незначительна, а частота встречаемости низка. Низкое значение планктонных ракообразных в питании кокани отражает, прежде всего, состояние этого сообщества в водоёме: в период проведения исследований в водохранилище рачкового планктона было крайне мало. Это предположение подтверждается данными о сезонной динамике численности планктонных ракообразных Толмачевского водохранилища, указывающими, что минимальная их численность приходится на июль (рис. 7).

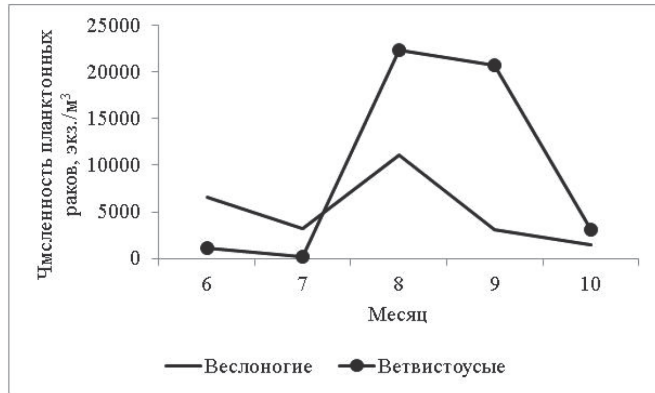


Рис. 7. Сезонная динамика планктонных ракообразных вдхр. Толмачевского (осредненные данные за период 2001–2016 гг.)

Значение бентоса в питании рыб разных группировок Толмачевского водохранилища различно. Малотычинковые рыбы в большей степени (26 %) питаются бентосными организмами (рис. 6А), чем рыбы промежуточной группировки (рис. 6Б) и тем более рыбы многотычинковой группировки (рис. 6В), 23 % и 21 % соответственно. Примечательно, что у рыб всех фенотипических группировок основными организмами бентоса в пище являются амфиподы (16–28 % от массы пищевого комка или 80 % от массы бентосных организмов)

В неопубликованных материалах о результатах интродукции кокани в оз. Карымское из оз. Кроноцкое С.И. Куренков указывает, что в этот водоем вселили рыб многотычинковой группировки (Куренков, 1986). Причем к этой группировке автор относит рыб с количеством ж.т. 38–48, включая в их число рыб промежуточной (38 ж.т.) группировки. В 1984 г. в уловах кокани оз. Карымское также были найдены только МН рыбы. Так среднее количество ж.т., посчитанное у 50 особей, оказалось равным $41,08 \pm 0,34$. Таким образом, из оз. Карымское в 1988 г. в оз. Толмачева заселили, очевидно, многотычинковую кокани. Какую фенотипическую группировку заселили из оз. Кроноцкое в 1985 г. не известно.

По неопубликованным данным М.Ю. Петрова (2003) среднее количество ж.т. у 33 половозрелых самцов кокани, выловленных в Толмачевском водохранилище в октябре 2002 г., составило $39,7 \pm 0,43$. Однако при расчете автор не проводил деление рыб по фенотипическим группировкам, хотя в выборке, согласно указанным предельным значениям этого признака (33–45 ж.т.) были рыбы МЛ группировки. Тем не менее, предположительно уже без малого 15 лет назад в толмачевской популяции кокани встречались МЛ рыбы.

Известно, что количество ж.т. генетически закрепленный признак с широким диапазоном варьирования (Nelson, 1960, 1968). При постоянном соотношении частот аллелей генов, определяющих признак, можно предположить, что первоначально из оз. Кроноцкое в оз. Толмачева вселили смешанную группировку рыб с неизвестным соотношением группировок, а уже из оз. Карымское – в основном многотычинковых рыб. С другой стороны, тихоокеанские лососи, обладающие также высокой экологической пластичностью, могут за короткое время образовывать симпатрические группировки под давлением изменяющихся/изменившихся условий среды (Waples et al., 2008). Не исключено, что за три десятилетия в процессе становления толмачевской популяции кокани, произошло отщепление малотычинковой группировки, и её небольшая доля и наличие промежуточной группировки выступают в пользу такого предположения.

Комплекс некоторых меристических признаков, в частности количество и длина ж.т. определяет способ питания и качественный состав пищи рыб (Решетников, 1964; Amundsen et al., 2004), а у таких полиморфных таксонов как сиговые (Гуричев и др., 2005) или арктические гольцы (Алексеев, 2016) количество ж.т. довольно быстро изменяется в зависимости от структуры пищевых ресурсов. В оз. Кроноцкое МЛ кокани в большей степени потребляют бентос и отнесены к бентофагам, а МН рыбы предпочитают планктон и образуют группировку планктофагов (Куренков, 1977, 1979).

В неустоявшихся экосистемах, подобных Толмачевскому водохранилищу после вселения кокани, рыбы с разными пищевыми предпочтениями могут изменять видовую структуру кормовой базы, например, зоопланктона, что впоследствии выступает фактором, изменяющим соотношение бентофагов и планктонофагов.

Так, первая волна вселенцев из оз. Кроноцкое (соотношение группировок не известно) не испытывала недостатка в пище, как в планктоне, так и бентосе. Например, биомасса планктонных ракообразных могла достигать 6 г/м^3 , а бентосных организмов (видовой состав не указан) 67 г/м^2 (Базаркина, 2001).

Вторая волна вселенцев из оз. Карымское состояла, вероятно, в основном из многотычинковых рыб, что по мере натурализации кокани и увеличения ее численности усилило нагрузку на зоопланктон, биомасса которого снизилась к 2000 г. в 20 раз, а в последнее десятилетие еще на порядок (Лепская и др., 2014). Кроме снижения биомассы зоопланктона, доминировавшие ранее копеподы сменились комплексом мелкоразмерных кладоцер. Трансформация видовой структуры кормовой базы кокани послужила толчком к преимущественному отбору рыб бентофагов и рыб промежуточной группировки. Этому процессу также способствовало обилие бентосных организмов (амфипод и моллюсков).

При разделении кроноцкой кокани на фенотипические группировки по количеству жаберных тычинок С.И. Куренков обозначил только две крайние: < 36 и > 38 без оценки соотношения этих группировок в популяции. Промежуточная группировка с количеством жаберных тычинок 36–38 не рассматривалась им вообще. По нашим данным возрастная структура П кокани Толмачевского водохранилища ближе к МЛ группировке, тогда как размерная структура – к рыбам МН расы. Отличается П группировка, как от МЛ, так и от МН рыб характером питания. Однако представляет ли она самостоятельную группировку, или является переходной (буферной?), с широким набором признаков для выживания популяции – задача предстоящих исследований.

Заключение

В течение 30 лет существования искусственно созданной популяции кокани Толмачевского водохранилища формируется популяционная структура, сходная с донорской популяцией оз. Кроноцкое. Несмотря на большую биотопическую однородность водохранилища по сравнению с оз. Кроноцкое, у толмачевской кокани происходит разделение на малотычинковую и многотычинковую группировки.

Не оставляет сомнений, что в оз. Толмачева, преобразованное впоследствии в Толмачевское водохранилище, изначально вселили рыб разных фенотипических группировок, но преимущественно многотычинковой. Первоочередным фактором для формирования/поддержания внутривидовой дифференциации явились структура и обилие кормовой базы, прежде всего планктона и во вторую очередь бентоса. Биотопическая однородность Толмачевского водохранилища позволяет рыбам разных фенотипических группировок использовать эффективно одинаковый корм, что подтверждается большим сходством спектра питания и количественным соотношением различных кормовых объектов в желудках рыб. Насколько устойчивой окажется в дальнейшем выявленная структура популяции, обособлены ли выделенные группировки генетически, предстоит выяснить.

Благодарности

Авторы благодарят Руководство ООО «КамГЭК» за предоставленную возможность для сбора материала и всемерную помощь в работе. Также отдельно благодарим Администрацию Рыболовецкой артели «Народы Севера» за помощь в доставке к месту работ.

Камеральная обработка материала частично выполнена за счёт гранта РНФ № 14-14-01171 «Взаимосвязь миграций и формообразования у молоди рыб и миног».

Литература

- Алексеев С.С. 2016. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири. Дисс. на соиск. уч. степени доктора биол. наук. М.: ФГБНУ ИБР им. Н.К. Кольцова РАН. 546 с.
- Базаркина Л.А. 2001. Изменения в зоопланктоценозе озера Толмачева в связи со строительством ГЭС // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Сб. материалов II научной конференции. Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 149–151.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка – 2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI веков). Петропавловск-Камчатский. Изд-во «Камчатпресс». 380 с.
- Гуричев П.А., Белоусов И.Ю., Полякова Н.А., Синохина А.Н. 2005. Сравнительная характеристика популяций сига *Coregonus lavaretus* L. бассейна губы Чупа Белого моря // Вестник СПбГУ. Сер. 3, вып. 3. С. 106–113.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1936. Озерная форма красной (*Oncorhynchus nerka*) из Кроноцкого озера на Камчатке // ДАН СССР. Т. 4, № 2 (106). С. 87–90.
- Куренков С.И. 1977. Две репродуктивно изолированные группы жилой нерки *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) Кроноцкого озера // Вопросы ихтиологии. Т. 17., вып. 1 (105). С. 597–606.
- Куренков С.И. 1979. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера. Дисс. ...канд. биол. наук. М.: МГУ. 250 с.
- Куренков С.И., 1986. Результаты интродукции кокани в оз. Карымское // Отчет о научно-исследовательской работе КЦП «Лосось». № Госрегистрации 01826005257. Петропавловск-Камчатский: Архив. КамчатНИРО. 25 с.
- Куренков С.И. 1999. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: Доклады областной научно-практической конференции. Петропавловск-Камчатский: ОАО «Камчатский печатный двор». С. 30–38
- Лепская Е.В., Коваль М.В., Базаркина Л.А., Бонк Т.В., Бочкова Е.В., Бугаев В.Ф., Виноградова Д.С., Лосенкова К.В., Гаврюева Т.В., Свириденко В.Д., Сергеев Н.В., Устименко Е.А., Городовская С.Б. 2014. Становление и современное состояние Толмачевского водохранилища (п-ов Камчатка) и акклиматизированной в нем популяции кокани (*Oncorhynchus nerka kenerlyi*). Изв. ТИНРО. Т. 178. С. 95–115.
- Лепская Е.В., Коваль М.В., Бугаев В.Ф., Тепнин О.Б., Гаврюева 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: материалы VIII Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 75-летию рыбохозяйственного образования на Камчатке (12–14 апреля 2017 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. Ч. I. С. 137–141.
- Маркевич Г.Н. 2007. Изменение длины тела жилой нерки-кокани (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в условиях интродукции в Толмачевское озеро (западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VIII международной научной конференции, посвященной 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 227–228.
- Маркевич Г.Н. 2008. Интродукция жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в безрыбные водоемы Камчатки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 25 с.
- Маркевич Г.Н. 2009а. Результаты интродукции жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* в Толмачевское озеро (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т. 49, № 1. С. 85–92.
- Маркевич Г.Н. 2009б. Изменение характера питания кокани *Oncorhynchus nerka* оз. Толмачевское в процессе формирования популяции // Вопросы ихтиологии. Т. 49, №6. С. 809–815.
- Маркевич Г.Н., Ивашкин Е.Г., Павлов Е.Д. 2011. Явление постнерестового выживания у озерной нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Изв. РАН. Серия Биологическая. № 5. С. 619–624.
- Маркевич Г.Н., Салтыкова Е.А. 2012. Пространственная дифференциация кокани в бассейне оз. Кроноцкое // Труды Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Вып. 2. С. 175–182.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- 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 // Вопросы ихтиологии. Т. 50, № 3. С. 356–365.
- Петров М.Ю. 2003. Антропогенное преобразование озера и реки Толмачева под влиянием строительства каскада ГЭС // Отчет о научно-исследовательской работе № Госрегистрации 01200308035. Петропавловск-Камчатский. Архив КамчатНИРО. 43 с.

- Погодаев Е.Г., Куренков С.И. 2007.** Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопросы рыболовства. Т. 8, №3 (31). С. 394–406.
- 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 // Вопросы рыболовства. Т. 11, № 1 (41). С. 65–78.
- Правдин И.Ф. 1966.** Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Решетников Ю.С. 1964.** Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника // Вопросы ихтиологии. Т. 4, вып. 4 (33). С 679–694.
- Шмидт П.Ю. 1916.** Камчатская экспедиция Рябушинского. Зоологический отдел. Вып. 1. 124 с.
- Amundsen Per-Arne, Bohn T., Våga G.H. 2004.** Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) // Ann. Zool. Fennici. V. 41. P. 291–300.
- Nelson J.S. 1960.** Variation in meristic characters of kokanee populations (*Oncorhynchus nerka*) in British Columbia with an appendix on their distribution throughout North America. B.Sc. Thesis. Dept. Zool., Univ. British Columbia, Vancouver, B.C. 64 p.
- Nelson J.S. 1968.** Variation in gill raker number in North American kokanee, *Oncorhynchus nerka* // J. Fish. Res. Bd. Canada. 25 (2). P. 415–420.
- Waples R.S., Gustafson R.G., Weitcamp L.A., Myers J.M., O.W. Jonson, R.J. Busby et al. 2008.** Evolutionary history of Pacific salmon in dynamic environments // J. compilation Blackwell Publishing Ltd. N 1. P. 189–206