

**ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ИХТИОФАУНЫ КУРИЛЬСКОГО ОЗЕРА
(ЮЖНАЯ КАМЧАТКА)**

Е.А. Кириллова^{1,2}, П.И. Кириллов^{1,2}, Д.С. Павлов¹

¹*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект 33, Москва, 119071, Россия. E-mail: ekirillova@sevin.ru*

²*Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, ул. Рябикова 48,
Елизово, Камчатский край, 684000, Россия*

Представлены новые сведения о составе и структуре ихтиофауны Курильского озера. Описаны ранее неизвестные особенности биологии видов, обитающих в озере – мальмы, кижуча и трёхиглой колюшки. Предполагается, что изменения в ихтиофауне водоёма обусловлены глобальными изменениями условий обитания, происходящими в последние десятилетия.

**CHANGES IN THE ICHTHIOFAUNA OF KURILSKOYE LAKE
(SOUTHERN KAMCHATKA)**

E.A. Kirillova^{1,2}, P.I. Kirillov^{1,2}, D.S. Pavlov¹

¹*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, 33 Leninskii Ave.,
Moscow, 119071, Russia. E-mail: ekirillova@sevin.ru*

²*Kronotskiy State Biospheric Preserve, 48 Ryabikova Str.,
Yelizovo, Kamchatka region, Russia, 684000*

New data on the composition and structure of Ichthyofauna of Kurilskoye lake are presented. The new, unknown before patterns of biology of species inhabiting the lake – Dolly Varden char, silver salmon and three spine stickleback are described. It is supposed that changes in the Ichthyofauna of the lake are subjected by global changes of the environmental conditions which are observed in the last decades.

ВВЕДЕНИЕ

Курильское озеро, расположенное на юге Камчатского полуострова, известно как уникальный памятник природы и нерестово-нагульный водоём ценного вида тихоокеанских лососей – нерки *Oncorhynchus nerka*. В силу особенностей геоморфологии (Бугаев, 2009), в озере сложились условия, благоприятствующие воспроизводству в нём крупнейшего в Азии стада нерки. В связи с интенсивной эксплуатацией озерновской нерки промыслом, водоём уже больше семи десятков лет находится под пристальным вниманием учёных.

С самого начала стационарных мониторинговых исследований в 1940 г. в основу их был положен комплексный экосистемный подход: объектом исследования была не только нерка, но и факторы, определяющие условия её нагула и нереста – физико-химические параметры среды, трофические условия в водоёме.

За многие годы исследований накоплен огромный объём всеобъемлющей информации о биологии и структуре популяции озерновской нерки. Однако сведения о составе

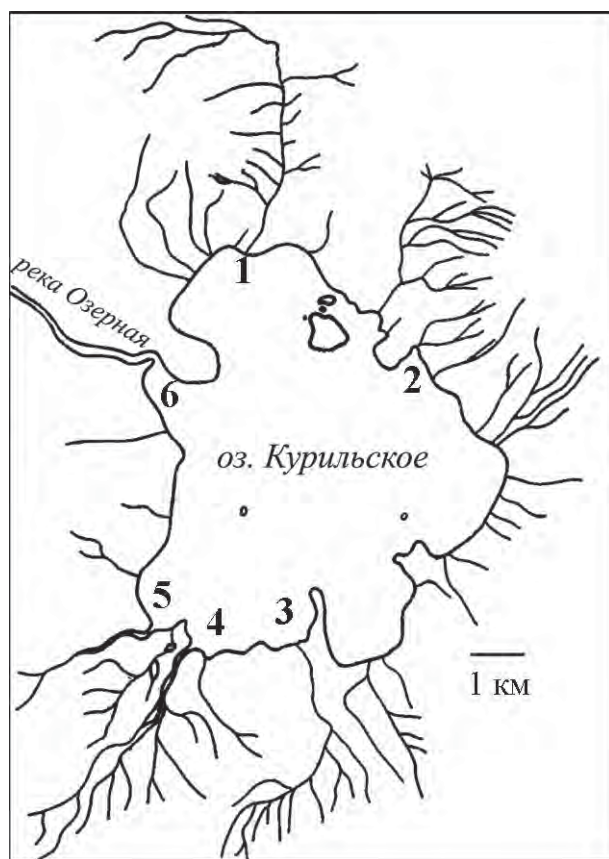


Рис. 1. Место проведения работ. Кружками обозначены станции обловов.

1 – устье р. Выченкия, 2 – Тёплая бухта, 3 – устье р. Кирушутк, 4 – устье р. Хақыцин, 5 – устье р. Этамынк, 6. – бухта Исток.

и структуре ихтиофауны водоёма, биологии других видов рыб, их межвидовых отношениях весьма малочисленны.

Между тем, состав и структура ихтиофауны – важный показатель «качества» среды обитания. Благодаря высокой экологической пластичности, лососевые рыбы способны быстро адаптироваться к изменениям условий обитания (Павлов, Савваитова, 2008; Шунтов, Темных, 2008). Реакция отдельных видов лососёвых рыб на изменения условий среды быстро, в течение нескольких поколений, проявляется в изменении структуры их локальных популяций.

Именно это определило цель нашей работы: провести оценку современного состояния ихтиофауны Курильского озера, выявить особенности биологии доминантных видов рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в Курильском озере в 2011–2013 гг. (рис. 1).

Обловы проводили в литоральной зоне озера, вблизи крупных притоков (Выченкия, Кирушутк, Хақыцин, Этамынк), в бухте «Тёплой» и у истока р. Озерной (бухта Исток) (рис. 1). Для поимки рыб применяли ставные жаберные сети с ячейей различного диаметра (15, 30, 50 мм), мальковые вентери (ячейя 7 мм) и спиннинги (блесна № 1, 3, 4). Биологический и морфометрический анализ пойманных рыб проводили по стандартным методикам (Правдин, 1966). Всего собрано и обработано 281 экз. мальмы и 205 экз. кижуча. У 36 особей мальмы проведено гистологическое исследование гонад. Проведён качественный анализ питания 312 особей кижуча и 25 экз. трёхиглой колюшки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ихтиофауна Курильского озера отличается малым видовым разнообразием: помимо нерки, в озере многочисленны голец-мальма *Salvelinus malma*, кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Крохин, Крогиус, 1937; Бугаев и др., 2009, Кириллова и др., 2012). Представители других видов тихоокеанских лососей заходят в озеро в незначительном количестве (основные нерестилища кеты *O. keta* и горбуши *O. gorbusha* расположены в среднем и нижнем течении р. Озерной). «Нелососевые» виды рыб представлены трёхиглой *Gasterosteus aculeatus* и девятиглазой *Pungitius pungitius* колюшками.

Основу ихтиофауны составляет молодь лососевых рыб, нагуливающих в озере. Производители тихоокеанских лососей присутствуют в озере небольшой период времени

во время нереста. Благодаря разобщённости в пространстве, в водоёме успешно сосуществует молодь трёх видов лососевых с длительным пресноводным периодом: нерки, кижуча и мальмы, а также колюшки, преимущественно трёхиглой (Кириллова и др., 2012). Нерка нагуливается в пелагиали озера, кижуч – в прибрежье, по периметру всего озера, предпочитая участки с затопленной растительностью, крупные заливы и небольшие бухты. Мальма занимает придонные участки, от прибрежного мелководья до глубины в 20 м. Колюшка нерестится в залитых водой и заболоченных заливах, её молодь нагуливается в прибрежном мелководье.

Обловы в различных участках озера показали, что в прибрежье озера многочисленна не только мальма, но и молодь кижуча, а также колюшка. Обилие молоди кижуча и разновозрастной колюшки позволяют предположить, что эти виды не малочисленны в водоёме, как считали ранее (Крохин, Крогиус, 1937; Бугаев и др., 2009).

В данной работе приведём новые данные о структуре популяций и некоторые особенности биологии малоизученных видов рыб в Курильском озере.

Мальма. Помимо типично ди-адромной формы и резидентных карликовых самцов, как считалось ранее (Бугаев, Кириченко, 2008), в озере обитает жилая озёрно–речная форма мальмы. Размерно–весовые характеристики мальмы разных жизненных форм представлены в таблице 1.

Проходная форма представлена самцами и самками, совершающими ежегодные нагульные миграции в море и возвращающимися в озеро на нерест и зимовку. По-видимому, не все рыбы проходной формы мигрируют в море в данный год – часть их остаётся в озере. Самцы преобладают в летний период, доля самок возрастает к осени: по-видимому, самки проводят в море больше времени, чем самцы. Плодовитость проходных самок составляет в среднем 3370 (1651–5985) икринок. В летний период стадия зрелости гонад самцов составляет III–IV, самок – III. Только в конце августа в озере начинают встречаться самки IV стадии зрелости. Среди половозрелых рыб многочисленны особи, пропускающие нерест данного года.

Вариабельность морфо-биологических показателей проходной формы мальмы очень велика (табл. 1), что, очевидно, обусловлено сложной возрастной структурой мальмы и большим числом возрастных классов.

Карликовые самцы и резидентная озёрно–речная форма. Мелкие половозрелые самцы встречались в уловах повсеместно – в низовьях озёрных притоков, в верховьях реки Озерной, в литоральной зоне озера. Считается, что в формировании этих жизненных форм принимают участие различные механизмы: карликами становятся наиболее быстро растущие самцы, быстро достигшие высокого гонадотропного статуса и в связи с этим прекратившие соматический рост. При морфологической схожести, озёрно–речными резидентными самцами, вероятно, наоборот, становятся самые медленно растущие самцы, которые не смогли к нужному моменту приобрести необходимый уровень тиреоидных гормонов и фосфолипидов в крови и поэтому не смогли смолтифицироваться (Пичугин и др., 2006). Карлики отличаются от резидентных озёрно–речных половозрелых самцов ранним возрастом созревания и меньшими размерами, более яркой (пестрой) окраской, однако

Таблица 1

Размерно-весовые показатели мальмы *Salvelinus malma* разных жизненных форм

Жизненная стратегия	Пол	N, экз.	L_{sm} , мм	Q, г
Проходная форма	F	64	$380,7 \pm 48,0$ 265–468	$557,2 \pm 221,0$ 157,8–1260,0
	M	81	$398,2 \pm 77,4$ 208–586	$669,2 \pm 376,5$ 85,2–1870,0
Карликовые самцы, озёрно-речная форма	F	17	$172,9 \pm 32,6$ 141–273	$51,6 \pm 31,8$ 26,5–160,0
	M	119	$169,5 \pm 23,0$ 105–268	$46,0 \pm 17,9$ 12,5–140,3

Примечание. Над чертой среднее и стандартное отклонение, под чертой – пределы варьирования.

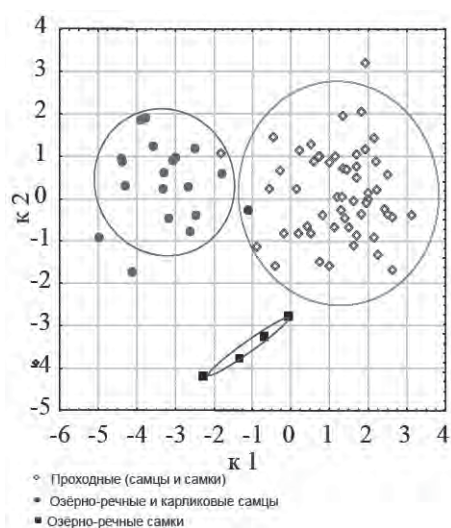


Рис. 2. Канонический анализ выборок мальмы *Salvelinus malma* (2012 г.) различных жизненных стратегий по совокупности пластических признаков; Wilks' Lambda = 0,1187. $F(52,98)=3,5859$ при $p<0,001$.

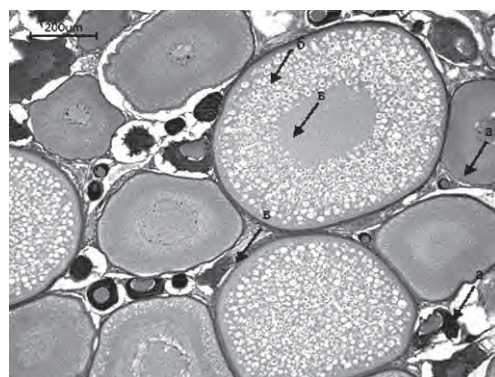


Рис. 3. Превителлогенные ооциты в гонадах озёрно-речной мальмы. а – крупные вакуолизированные ооциты, б – ооцит с признаками резорбции, в – полости, оставшиеся после разрушения ооцитов.

достоверно определить визуально принадлежность мелких половозрелых самцов к той или иной жизненной форме без исследования регистрирующих структур и расчёта темпов роста не представляется возможным, поэтому мы рассматриваем эти группы совместно.

Мальма озёрно-речной формы имеет типичную «пестряточную» окраску, более яркую у самцов. Самки малочисленны по сравнению с самцами (за период работ поймано всего 17 экз.).

Половозрелые особи разных жизненных форм – резидентные и проходные отличаются по ряду пластических признаков (пропорции головы, высота тела, длина парных плавников). Абсолютная плодовитость резидентных самок составляла от 650 до 1260 икринок.

Резидентные самки отличаются от резидентных самцов пропорциями головы (с, ао), длиной челюстей (lм, lмх lмд), длиной парных плавников (Iр, IV), что обусловлено половым диморфизмом, проявляющимся у мальмы при половом созревании (рис. 2).

Графическое отображение (рис. 2) результатов сравнения выборок мальмы различных жизненных форм демонстрирует высокий уровень дискриминации выборок: факторные области проходных особей и резидентных (озёрно–речных и карликовых) самцов слабо трансгрессируют, озёрно–речные самки образуют отдельную факторную область.

Гистологическое исследование гонад показало, что половые железы резидентных самок находились на III стадии зрелости (рис. 3). Ооциты значительно варьировали по размерам – от 50 до 1000 мкм. Ядро наиболее крупных ооцитов (500–1000 мкм) имело многочисленные выступы в цитоплазму, которая, начиная от периферической части, наполовину заполнена вакуолями. Превителлогенные ооциты размером 100–200 мкм в гонадах многочисленны, многие из них имели извилистые контуры, что может свидетельствовать о начале их резорбции. Половые клетки в гонадах зачастую лежали неплотно, между ними располагались пустые полости, оставшиеся от разрушенных ооцитов, в некоторых районах яичника отмечены остатки клеточного материала, соединительная ткань гипертрофирована. Подобные аномалии свидетельствуют о том, что в этот период в гонадах шло формирование конечной плодовитости путём снижения количества половых продуктов.

Таблица 2
Размерно-весовые характеристики
кижуча *Oncorhynchus kisutch*

Жизненная стратегия	Пол	№, экз.	Lsm, мм	Q, г
Проходной	F	5	$626,6 \pm 31,3$ 602–681	$3354,0 \pm 364,5$ 3040–3980
	M	7	$593,3 \pm 54,5$ 525–639	$2544,3 \pm 778,4$ 1560–3400
Резидент 1 09.09.2013*	M	1	250	195,4
Резидент 27.09.2013*	M	1	490	1320,0

Примечание. * – дата поимки как в табл. 1.

кижуча, не выходявших в море. Жилой кижуч известен для многих озёр Камчатского полуострова (Куренков и др., 1982), однако в Курильском озере ранее не встречался. В связи с этим, приведём более подробное описание этой формы.

Обе пойманные особи – половозрелые самцы (IV) – сильно отличались габитусом и размерами (табл. 2). Первая особь внешне выглядела как смолт, но значительно более крупных размеров: серебристое тело, зелёная спинка, легко опадающая чешуя. Вторая, крупная, больше похожа на проходного кижуча, но тело более вальковатое и относительно маленькая голова. Просчёт меристических признаков показал (табл. 3), диапазон их колебаний находится в пределах изменчивости, характерной для вида (Атлас..., 2002).

Наличие пищи в желудках обеих рыб – в разной степени переваренный молоди гольца и колюшки, а также огромное количество паразитов во внутренних органах и в полости тела подтверждает то, что рыбы созрели в пресной воде.

Структура чешуи обеих рыб очень различна (рис. 4): первая особь (рис. 4 А) демонстрирует увеличение темпа роста на третьем году жизни. Вторая особь (рис. 4 Б), по-види-

Кижуч заходит в озеро на нерест в третьей декаде сентября: у устьев рек появляются первые, ещё серебристые производители. Морфологические характеристики половозрелого кижуча представлены в таблице 2. Абсолютная плодовитость самок составляет в среднем 4050 икринок (от 3317 до 4535).

Помимо типично проходного кижуча, молодь которого нагуливается в озере перед миграцией в море, в озере, по-видимому, обитает резидентная форма. В 2013 г. были пойманы два половозрелых самца

Таблица 3
Меристические признаки проходного и резидентного кижуча *Oncorhynchus kisutch*
Курильского озера (2012 и 2013 г.г.)

Признак	Резидент 1	Резидент 2	Проходные (N 12 экз.)			
			Среднее	Min	Max	Ст. откл.
<i>ll</i>	143	137	138,0	131	146	3,7
<i>D</i>	10	10	10,3	9	11	0,8
<i>A</i>	14	13	14,2	13	16	0,8
<i>P</i>	14	13	13,4	13	15	0,7
<i>V</i>	9	9	9,1	8	10	0,5
<i>rb1</i>	13	14	13,4	12	14	0,8
<i>rb2</i>	14	13	12,9	11	14	0,8
<i>sp.br</i>	22	20	21,7	20	24	1,6
<i>Pc</i>	59	41	57,7	50	66	4,5
<i>vert</i>	68	67	65,5	64	68	1,2

Примечание. *ll* – число чешуй в боковой линии; *D*, *A* – число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, соответственно; *P*, *V* – число ветвистых лучей в правом грудном и брюшном плавниках; *rb1*, *rb2* – число жаберных лучей справа и слева; *sp.br* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге с правой стороны; *Pc* – число пилорических придатков; *vert* – число позвонков.

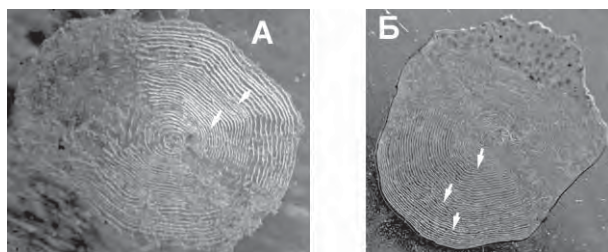


Рис. 4. Чешуя резидентных особей кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Курильское озеро, 2013 г.). Стрелками обозначены зоны суженных склеритов.

тому, быстро росла и имела большой прирост на втором и третьем году жизни, причём к осени третьего года рост замедлился. Структура чешуи второй рыбы не позволяет нам с уверенностью определить возраст этой особи и судить о темпах роста в течение года.

У резидентного кижуча Курильского озера в последний год жизни происходит резкий скачок роста, что в целом свойственно жилому кижучу (Куренков и др.,

1982). Число и ширина склеритов могут быть сходными с таковыми у проходных рыб. В частности, такова структура чешуи у второго пойманного в озере резидента.

Габитуальные различия двух пойманных рыб позволяют предположить, что они имели разную жизненную стратегию: первый – карликовый самец, второй – представитель жилой озёрной формы. Но для подтверждения этих предположений, несомненно, требуется больший объём материала.

Широкое распространение молоди кижуча и её высокая численность в прибрежье (согласно визуальной оценки плотность молоди может достигать 15 экз./м²) дают основание считать этот вид многочисленным. В связи с этим, особый интерес и практическую значимость имеет исследование его межвидовых связей с другими видами лососевых, особенно с неркой – ключевым видом в экосистеме. Качественный анализ питания молоди кижуча (пестряток и смолтов) показал, что основным объектом их питания были воздушные насекомые. Однако нередко (у 13%) в желудках кижуча встречалась молодь рыб, преимущественно сеголетки нерки – от 1 до 10 мальков в одном желудке. В августе, когда молодь нерки в большинстве своём откочёвывает в пелагиаль озера, кижуч переходит на питание икрой нерки, нерестающей на литорали озера и молодью колюшки.

Колюшка трёхиглая – широко распространённый вид в озере. Девятииглая колюшка относительно редка в уловах, потому мы не будем останавливаться на её описании. Ранее считалось, что только в верховьях реки Озерная обитает небольшая локальная популяция резидентной трёхиглой колюшки (Бугаев и др., 2009) представленная морфой *leiurus*. Однако с первого года исследований (2011 г.) мы отмечаем многочисленные ходовые стаи и кормовые скопления трёхиглой колюшки вдоль берегов в разных частях озера. Плотность трёхиглой колюшки в ходовых стаях и кормовых скоплениях в прибрежной полосе составляла до 2000 экз./м².

В разных частях озера были обнаружены обширные нерестилища трёхиглой колюшки: нерест происходит в начале и в середине лета, когда в озере для этого были благоприятные условия. Нерестилища расположены в заболоченных заливах и протоках, отшнуровавшихся от озёрных притоков, но сохранивших связь с озером, хорошо прогреваемых и изобилующих водной растительностью. По мере обсыхания нерестилищ к концу июля – августу, молодь уходит в озеро и расселяется по нему. Производители после нереста погибают.

Исследование внутривидового разнообразия трёхиглой колюшки выявило большее число морф (фенотипов), чем считалось ранее. Установлено, что популяция трёхиглой колюшки Курильского озера является, как минимум, пятиморфной и представлена пятью фенотипами (рис. 5): *leiurus* без кия, *leiurus* с килем, *semiarmatus* без кия, *semiarmatus* с килем, *trachurus* с килем.

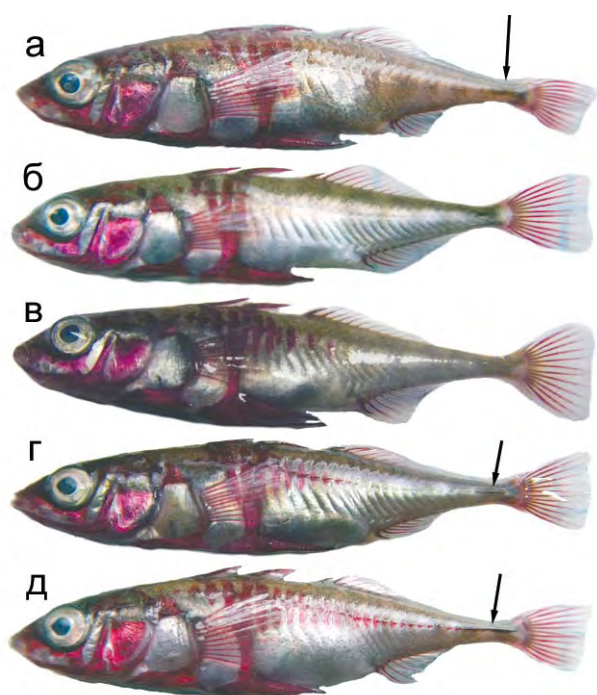


Рис. 5. Пять морфотипов трёхиглой колюшки Курильского озера.

а – leirus без киля, б – leirus с килем, в – semiarmatus без киля, г – semiarmatus с килем, д – trachurus с килем.

Костные элементы окрашены ализарином.

Стрелками указан киль на хвостовом стебле.

маров звонцов (*Chironomidae*). Следует отметить, что этими же организмами питаются сеголетки нерки до миграции в пелагиаль озера. Проведенные ранее исследования питания трёхиглой колюшки в Курильском озере показали, что она, являясь бентофагом, не питается планктонными рачками (Введенская, Травина, 2001). Обнаруженное сходство в потреблении объектов питания сеголетков трёхиглой колюшки и нерки в Курильском озере, не-

Морфы *trachurus* и *leirus* преобладают в уловах, однако соотношение их различно в разных частях озера. Доля первых колеблется от 26 до 51 %, вторых – от 43 до 54 %. Только на одном участке (Бухта «Хакыцин», западный берег) доля *semiarmatus* составила 25 % (табл. 4). Причина неравномерного соотношения морф трёхиглой колюшки – задача специального исследования. Маловероятно, что в каждом участке озера обитает своя локальная субпопуляция колюшки: нерестилища доступны колюшке лишь ограниченный период времени, вся молодежь колюшки уходит нагул происходит в пелагиали озера. Мы не располагаем сведениями о её распределении в этот период.

Качественный анализ питания молодежи трёхиглой колюшки в период расселения в озере показал, что они потребляют в основном планктонных ветвистоусых (*Cyclops sp.* – науплиальные и копеподитные стадии) и веслоногих (*Daphnia*) рачков. Помимо рачков колюшки питались личинками ко-

Таблица 4

Соотношение различных морф трёхиглой колюшки (в %) из разных местообитаний в бассейне Курильского озера

Место	Морфа				
	<i>trachurus</i> с килем	<i>semiarmatus</i> с килем	<i>semiarmatus</i> без киля	<i>leirus</i> с килем	<i>leirus</i> без киля
Бухта «Хакыцин», западный берег	26	19	6	-	49
Бухта «Хакыцин», юго-восточный берег	48	4	-	-	48
Бухта «Тёплая»	49	3	-	-	48
Бухта «Этамынк». Отшнуровавшаяся протока реки Хакыцин.	39	6	1	-	54
Бухта «Исток»	34	11	2	1	52

сомненно, указывает на наличие между ними пищевой конкуренции. Вопрос о пищевых отношениях молоди нерки и колюшки после откочёвки в пелагиаль остаётся открытым. Не исключено, что в связи с высокой численностью и сходством спектров питания колюшка может составлять нерке высокую конкуренцию за пищу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В силу особенностей условий обитания в Курильском озере – холодноводном и олиготрофном, лососевые рыбы представлены преимущественно типично проходной жизненной формой. Исключением считался только голец–мальма, карликовые самцы которого широко распространены по всему озеру. Однако в последние годы в озере была обнаружена озёрно–речная форма мальмы и резидентные самцы кижуча. Кроме того, «нелососёвый» вид – трёхиглая колюшка является широко распространённым и многочисленным видом и может выступать серьёзным конкурентом молоди лососёвых рыб. Таким образом, структура ихтиофауны Курильского озера и, соответственно, межвидовые отношения гораздо сложнее и необходимо их исследование.

По-видимому, появление и распространение резидентных форм лососевых в водоеме и распространение трёхиглой колюшки является отражением общих изменений условий обитания в водоёме. С конца 1970х – начала 1980х гг. отмечено общее потепление в водоёме (Лепская, Маслов, 2009), которое, очевидно, положило начало глобальных изменений в экосистеме. Изменение температурного режима, определяющего условия нагула в водоеме, создало предпосылки для появления резидентных жизненных форм: стало возможным созревание некоторой части популяций – не только самцов, но и самок типично проходных рыб в пресном водоеме, минуя этап морского нагула.

Увеличение годовой нормы осадков, преимущественно в зимний период, которые летом служат источником воды для нерестовых притоков (Лепская, Маслов, 2009), по-видимому, способствовало повышению уровня воды в озере. Последнее способствовало увеличению площадей нерестилищ для колюшки и мест для нагула молоди кижуча, что положительно повлияло на их численность.

Первые полученные сведения о структуре ихтиофауны и биологии других, помимо нерки, видов рыб доказывают, что в настоящее время в озере происходит изменение структуры ихтиофауны Курильского озера и, возможно, состава ихтиофауны в целом. Как скажутся эти изменения на состоянии популяций отдельных видов и, особенно, ключевого вида – нерки – актуальное направление предстоящих исследований и, по-видимому, должно стать одной из ключевых задач мониторинга состояния экосистемы бассейна Курильского озера.

Благодарности

Мы выражаем искреннюю признательность коллегам Е.Д. Павлову и Е.В. Ганже за проведение гистологического анализа гонад и А.О. Звездину за помощь при сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (11-04-00686-а); Программ Президента РФ «Господдержка молодых российских ученых» (МК-6298.2013.4) и Ведущие научные школы (НШ-719.2012.4); Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа»; Федерального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 годы (госконтракт 16.740.11.0617).

ЛИТЕРАТУРА

Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 1. М. Наука. 397 с.

Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озёра озерновской нерки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.

- Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009.** Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: «Камчатпресс». 156 с.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2001.** Роль донной фауны беспозвоночных оз. Курильское в питании молоди нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т. 41, № 4. С. 518–524.
- Кириллова, Е.А., Кириллов П.И., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2012.** Состав ихтиофауны, распределение и миграции молоди рыб в бассейне Курильского озера и реки Озерной (южная Камчатка) // Сборник научных трудов Кронцового государственного природного биосферного заповедника. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 221–230.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937.** Очерк Курильского озера и биологии красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в его бассейне // Труды тихоокеанского комитета. Т. V. М. –Л.: Изд-во Академии наук СССР. 187 с.
- Куренков И.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. 1982.** Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 22. № 6. С. 966–973.
- Лепская Е.В., Маслов А.В. 2009.** Долгосрочные изменения гидрометеорологической обстановки в бассейне озера Курильского (Камчатка) и особенности трансформации «рыбного» фосфора в озерной экосистеме // Изв. ТИНРО. Т. 158. С. 293–302.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008.** К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48, № 6. С. 810–824.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006.** О ручьевых гольцах южных Курильских островов и возможном механизме образования карликовых форм мальмы *Salvelinus malma curilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 46, № 2. С. 224–239.
- Правдин И.Ф. 1966.** Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах Владивосток: ТИНРО-центр. Т. 1. 481 с.