

УДК 597.552.51–116:51

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец, М.Г. Фельдман*Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18**ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НЕРКИ И ИХ
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО НЕРЕСТОВЫМ СТАЦИЯМ В БАССЕЙНЕ
НАЧИКИНСКОГО ОЗЕРА (КАМЧАТКА) В 2019 Г.**

С помощью фотосъёмки с квадрокоптера получены данные о количественном распределении производителей ранней и поздней рас нерки в бассейне оз. Начикинского в 2019 г. Показаны и проанализированы сходство и различия нереста нерки в отдельных секторах озёрного побережья и в разных станциях на этой территории. Нерест по секторам проходил несинхронно — сначала на восточном побережье, а потом на западном. Рассмотрены особенности нереста поздней нерки в разнообразных станциях: на озёрных литоральных полках, на крутых береговых склонах, в ключевых лимнокренах, среди водорослевых полей на глубинах до 5 м и в речных притоках. Качественные сравнения условий нереста в этих станциях по ряду характеристик (скоростям и градиентам потоков и их температуры, концентрации кислорода, составу грунтов, воздействию хищников и волн) показали, что в каждой из них есть свои преимущества и недостатки. И хотя доминирующей станцией остаётся озёрное мелководье, это разнообразие является залогом не только устойчивости запасов поздней нерки, но и их роста. Количество нерестовавших рыб рассчитано с помощью трапециевидного приближения (методом ТАУС). Численность ранней нерки оценена в 55 тыс. экз.; поздней — в 132 тыс. экз.; описано распределение рыб по нерестилищам. Представлены данные, свидетельствующие о значительном росте численности поздней расы начикинской нерки с середины прошлого века.

Ключевые слова: нерка, нерест, разнообразие, квадрокоптер, фотосъёмка, учёт численности, математическое моделирование.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-618-634.

Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M., Feldman M.G. Estimation of the number of sockeye salmon adults and their distribution by spawning stations in the basin of Lake Nachikinskoye (Kamchatka) in 2019 // *Izv. TINRO*. — 2020. — Vol. 200, Iss. 3. — P. 618–634.

Data on quantitative distribution of early and late spawners of sockeye salmon in the Lake Nachikinskoye basin were collected in 2019 using quadcopter. Features of sockeye spawning in certain sectors of the lake coast and at the spawning stations are analyzed. The spawning

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: zaporozhets.g.v@kamniro.ru; Фельдман Марк Геннадьевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: feldman.m.g@kamniro.ru

Zaporozhets Oleg M., D. Biol., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; Zaporozhets Galina V., Ph.D., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: kamzaporozh@gmail.com; Feldman Mark G., Ph.D., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18 Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: feldman.m.g@kamniro.ru.

starts earlier on the eastern coast, and then on the western coast. The late sockeye spawning is considered in details at the spawning stations on littoral shelves, on steep coastal slopes, in key limnocrenes, in algae fields at the depths up to 5 m, and in the river tributaries. Environmental conditions of the stations are compared quantitatively by several parameters, as water flows and their gradients, water temperature, dissolved oxygen content, soils composition, impact of predators and waves. Each station has its advantages and disadvantages. The lake shallows dominate among the spawning grounds, but their diversity provides stability and even growth of local sockeye salmon stocks. Spatial distribution of the sockeye spawning grounds is described. The number of spawned fish is assessed using the trapezoid approximation (TAUC) as $55 \cdot 10^3$ ind. for early sockeye and $132 \cdot 10^3$ ind. for late sockeye that shows a considerable growth of the stocks of sockeye salmon in Lake Nachikinskoye since the middle of last century.

Key words: sockeye salmon, spawning, environmental diversity, quadcopter, photo survey, fish stock assessment, mathematical modeling.

Введение

Стадо нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (крупнейшей на западном побережье Камчатки) представлено разными сезонными расами (ранней и поздней) и экологическими формами — речной и озёрной, последняя из которых нерестится почти исключительно в бассейне оз. Начикинского, как и практически вся ранняя раса этого вида [Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937; Бугаев и др., 2002]. Из озера вытекает р. Плотникова — один из двух основных истоков р. Большой. В последние полтора десятилетия мы приложили немалые усилия к более детальному исследованию этого водоёма, в том числе с использованием квадрокоптера с видеокамерой для возможно более полного обследования и съёмки нерестилищ [Запорожец, Запорожец, 2015, 2017, 2018].

Длительное время в заходах в озеро численно преобладала ранняя раса [Куренков и др., 1987], последние годы — поздняя [Запорожец и др., в печати].

Ежегодные наблюдения показывают, что каждый нерестовый сезон различается по срокам захода, пика и конца нереста, общей численностью производителей и их распределением по локальным нерестилищам и другим признакам. Основная цель этой работы — оценить численность и распределение производителей ранней и поздней нерки в бассейне оз. Начикинского в 2019 г.

Материалы и методы

В соответствии с поставленной целью в 2019 г. в бассейне оз. Начикинского было проведено 13 маршрутных съёмок с помощью квадрокоптера Phantom-4 Pro с 24 июня по 30 октября: еженедельно — при обследовании нереста ранней нерки и примерно через две недели — поздней (рис. 1). Общая протяжённость 153 полётов (вместе с тренировочными и иными) составила около 577 км, длительность ~37 ч.

Как и ранее [Запорожец и др., в печати], на лодке и пешком обследовали верховья р. Плотникова (проводя контрольный лов ранней, затем поздней нерки), притоки оз. Начикинского и его периметр, разделенный для удобства работы и последующего анализа на 5 секторов: северо-восток — СВ (исток р. Плотникова — устье р. Гришкиной-1), восток-северо-восток — ВСВ (устье р. Гришкиной-1 — Восточный угол), восток — В (Восточный угол — ручей Бараний), северо-запад — СЗ (мыс Поворотный — р. Прямая), юго-запад — ЮЗ (р. Прямая — р. Бабья) (рис. 1).

Сектора выбирали не случайно — четыре из них связаны с зонами концентрации стай созревающей нерки: в устьях р. Гришкиной (ВСВ) и р. Табуретки (ЮЗ), у ключа Медвежьего (СВ) и у мыса Перст (СЗ), откуда рыбы распределяются преимущественно внутри соответствующих участков. Пятый сектор (В) заполняется производителями в основном от устья р. Табуретки (с юга вдоль берега на север).

Производителей нерки, готовящихся к нересту, а затем нерестующих фотографировали в притоках и ключах с высоты 7–15 м, на озере — 25–90 м (в основном 45–55 м).

В целом методика обработки данных, полученных при фотографировании нерестилищ, соответствует описанию, подробно изложенному ранее [Запорожец и др.,

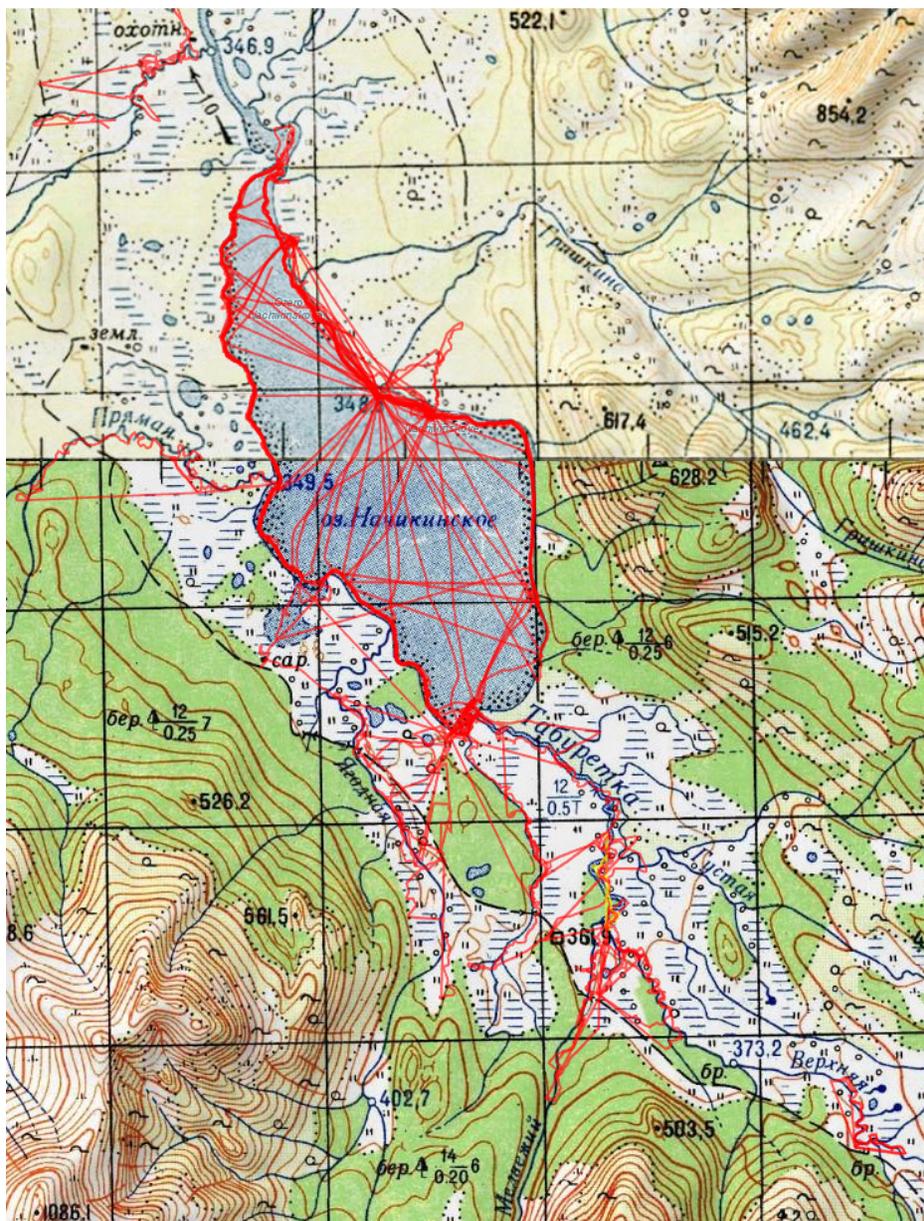


Рис. 1. Карта оз. Начикинского с нанесёнными GPS-треками (красный цвет) маршрутов съёмки 2019 г.

Fig. 1. Scheme of Lake Nachikinskoye with marked GPS tracks (red) of surveys in 2019

в печати]. При подсчёте рыб на снимках фиксировали их состояние (свободные или в стаях, на гнёздах или мёртвые).

Оценку общей численности нерестившейся поздней нерки по результатам съёмки выполняли с помощью «трапециевидного приближения» («Trapezoidal area-under-the-curve» — TAUC) — численного интегрирования функции одной переменной, которое заключается в замене на каждом элементарном отрезке подынтегральной функции на многочлен первой степени, т.е. линейную функцию [Демидович, Марон, 1966]. Площадь под графиком функции аппроксимировали прямоугольными трапециями, используя формулу [Millar, Jordan, 2013]

$$AUC = \sum_{i=2}^m (t_i - t_{i-1}) \frac{(c_i + c_{i-1})}{2}, \quad (1)$$

где t_i — день года, а c_i — количество производителей нерки, наблюдаемое для i -го обследования, число которых m .

Затем вычисляли N — количество нерестившихся рыб:

$$N = \frac{AUC}{S}, \quad (2)$$

где AUC — площадь под кривой, соединяющей концы ординат, соответствующих данным съёмкам; S — среднее время жизни рыб на гнёздах.

Применение этого метода для расчёта численности пропуска лососей изложено в большом количестве работ [Beidler, Nickelson, 1980; Johnson, Barrett, 1988; English et al., 1992; Hill, 1997; Quinn, Gates, 1997; Bue et al., 1998; Murdoch et al., 2018; и др.], и он считается наиболее точным по сравнению с другими методами, за исключением случаев, когда данные обследований сильно разрежены либо первый и последний отсчёты ненулевые; но, в отличие от других, трапециевидный метод не требует допущений о статистическом распределении данных [Cousens et al., 1982; Hilborn et al., 1999; Parken et al., 2003; Millar, Jordan, 2013].

В ходе исследований выявились различия в условиях нереста производителей поздней расы у восточного и западного побережий озера, поэтому их численность определяли раздельно.

Диапазоны средней продолжительности жизни нерки (S) оценивали, основываясь на данных, полученных предыдущими исследователями в сходных условиях [Кузнецов, 1928; Крохин, Крогиус, 1937; Perrin, Irvine, 1990; McPhee, Quinn, 1998; Cleveland et al., 2017]. Было учтено также мнение Хетрик и Немеш [Hetrick, Nemeth, 2003], согласно которому интервал обследований может быть сведен до равного или несколько меньшего ожидаемого времени жизни рыб, характерного для данного периода обследований, без существенной потери точности.

В работе использованы материалы КамчатНИРО по численности заходов нерки в оз. Начикинское в период 1957–2019 гг. Анализ данных и построение графиков выполняли в программах Excel и Statistica.

Результаты и их обсуждение

Учёт нерки ранней расы

По данным контрольных уловов сотрудников КамчатНИРО в 2019 г. ход ранней расы нерки в низовьях р. Большой наблюдали, как обычно, в мае-июне. В верховьях р. Плотникова нерка в научных уловах появилась 19 июня и уже первая съёмка на оз. Начикинском 24 июня показала наличие рыбы в устьях рек Ягодной и Бабьей, а также присутствие гнёзд у последней реки — свидетельство начала нереста. 9 июля были обнаружены крупные скопления нерки у юго-восточной оконечности озера, на свале глубин, а 12 июля — в среднем течении р. Табуретки.

С 15 июля по 2 августа были выполнены 4 съёмки нереста ранней расы нерки в южных и западных притоках озера — на реках Прямой, Бабьей и Густой — по 1 разу, на Верхней, Ягодной и ручье Медвежем — по 2 раза (через 16–18 дней) и на р. Табуретке — 3 раза (через 9 дней). Учитывая тот факт, что среднее время нереста нерки в реке, по данным ряда исследователей [Clark, 1959; Hartman, 1959, цит. по: Foerster, 1968; Mathisen, 1962; Tsunoda, 1967; Perrin, Irvine, 1990; McPhee, Quinn, 1998; Randal, 1999; Cleveland et al., 2017], составляет около 8 дней (от 2 до 13 дней), пропуск на последних четырёх реках был посчитан методом ТАУС и суммирован с данными по первым трём водотокам, где съёмки были одноразовыми (табл. 1). В р. Озёрной — левом притоке р. Плотникова, — впадающей в неё вблизи оз. Начикинского, нерка была обнаружена в количестве всего нескольких особей.

Принимая во внимание, что не все притоки озера удалось достаточно подробно и вовремя обследовать, можно считать, что численность ранней начикинской нерки, зашедшей на нерест в 2019 г., составила около 55 тыс. экз.

Таблица 1

Результаты учёта ранней нерки в притоках оз. Начикинского 15.07–2.08.2019 г.

Table 1

Results of accounts for early sockeye salmon in the tributaries of Lake Nachikinskoye on 15.07–2.08, 2019

Водоток	Длина исследованного участка, м	Численность, экз.
Р. Бабья	3400	450
Р. Табуретка	5240	30864
Р. Густая	2138	401
Р. Верхняя	2150	13481
Ручей Медвежий	2465	3829
Р. Ягодная	5500	2325
Р. Прямая	5300	3438
Итого	26193	54788

Учёт нерки поздней расы

Пик хода нерки в низовьях р. Большой пришёлся на конец июля, а 2 августа (на 2 нед раньше, чем в прошлом году) мы регистрировали не только стаи производителей, идущих на нерест в истоке р. Плотникова, но и заметное скопление рыб в устье р. Гришкиной (~1030 особей). Начало нереста отмечено 16.08.19 г. по всей литорали озера, кроме восточного сектора, а его пик (59,3 тыс. рыб, стоящих на гнёздах, свободных и мёртвых) — 19.09.19 г. В разных секторах литорали нерест проходил несинхронно (рис. 2): максимальное количество рыб на гнёздах на северо-востоке было учтено 12.09.19 г., на востоке — 19.09.19 г., а в остальных районах — 2.10.19 г., что предполагает наличие у поздней расы начикинской нерки отдельных субпопуляций, прежде показанное для ранней [Варнавский, Варнавская, 1985].

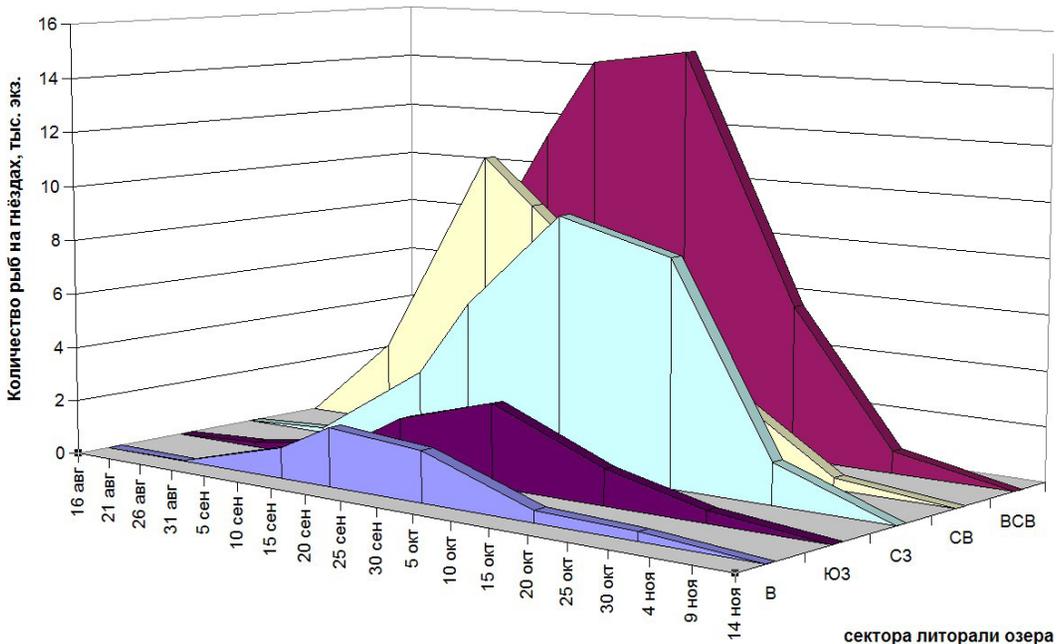


Рис. 2. Динамика численности поздней нерки на гнёздах по секторам литорали оз. Начикинского (В, ЮЗ, СЗ, СВ, ВСВ)

Fig. 2. Dynamics of late sockeye salmon number on spawning redds, by littoral sectors of Lake Nachikinskoye (east, southwest, northwest, northeast, east-northeast)

К середине ноября по данным наземных наблюдений живых производителей на озере практически не осталось.

Разнообразие условий нереста в субпопуляциях поздней нерки

Ранее считалось, что производители поздней расы нерестятся в основном в ближней озёрной литорали, на глубине 1–2 м (рис. 3, вверху) и в ключах (рис. 3, внизу) [Крохин, Крогиус, 1937].

Наши наблюдения показали, что нерест здесь происходит также на крутых береговых склонах (рис. 4, а), среди водорослевых полей на глубинах до 5 м (рис. 4, б), кроме того, немало поздней нерки заходит в речные притоки — реки Гришкину (рис. 4, в) и Табуретку, что обычно характерно для другой расы — ранней. Заходы поздней нерки в р. Табуретку отмечали и наши предшественники [Семко, 1935; Куренков и др., 1987; Остроумов, 1989], но в очень небольших количествах.

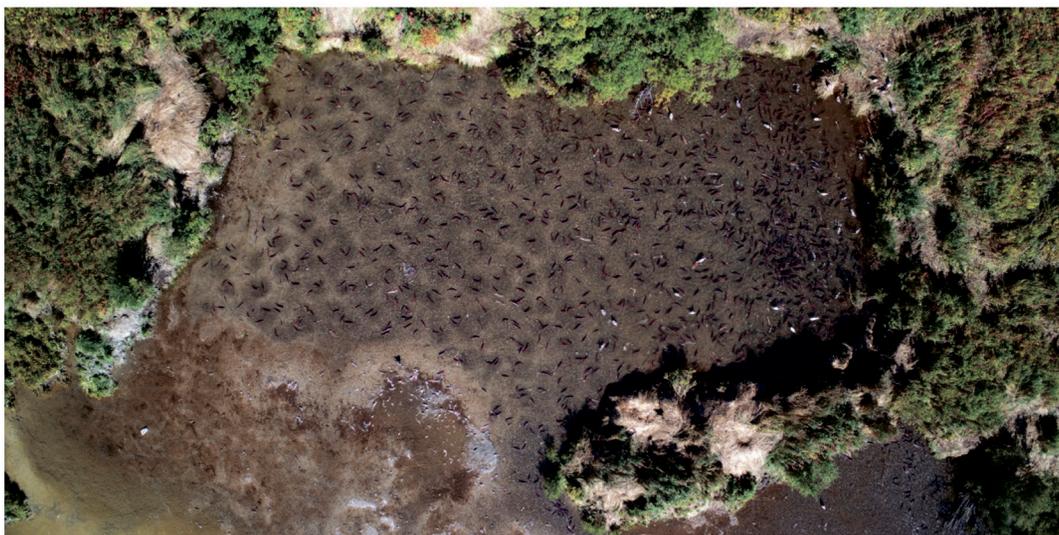
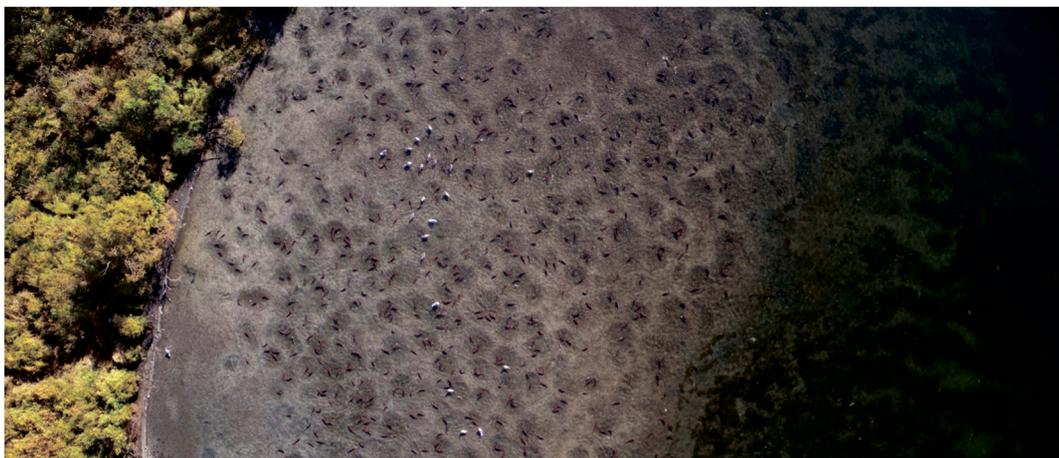


Рис. 3. Нерест поздней нерки в литорали оз. Начикинского (**вверху**) и в ключе (**внизу**)

Fig. 3. Spawning of late sockeye salmon in the littoral zone of Lake Nachikinskoye (**top**) and in the water spring (**bottom**)

Хотя все нерестилища приурочены к зонам разгрузки водотоков, стекающих со склонов массива Вачкажец (на северо-востоке) и хребта Халзан (на западе), перечисленные пять станций различаются рядом параметров, которые, в свою очередь, определяют не только плотность нереста и сроки жизни производителей, но также развитие и вы-

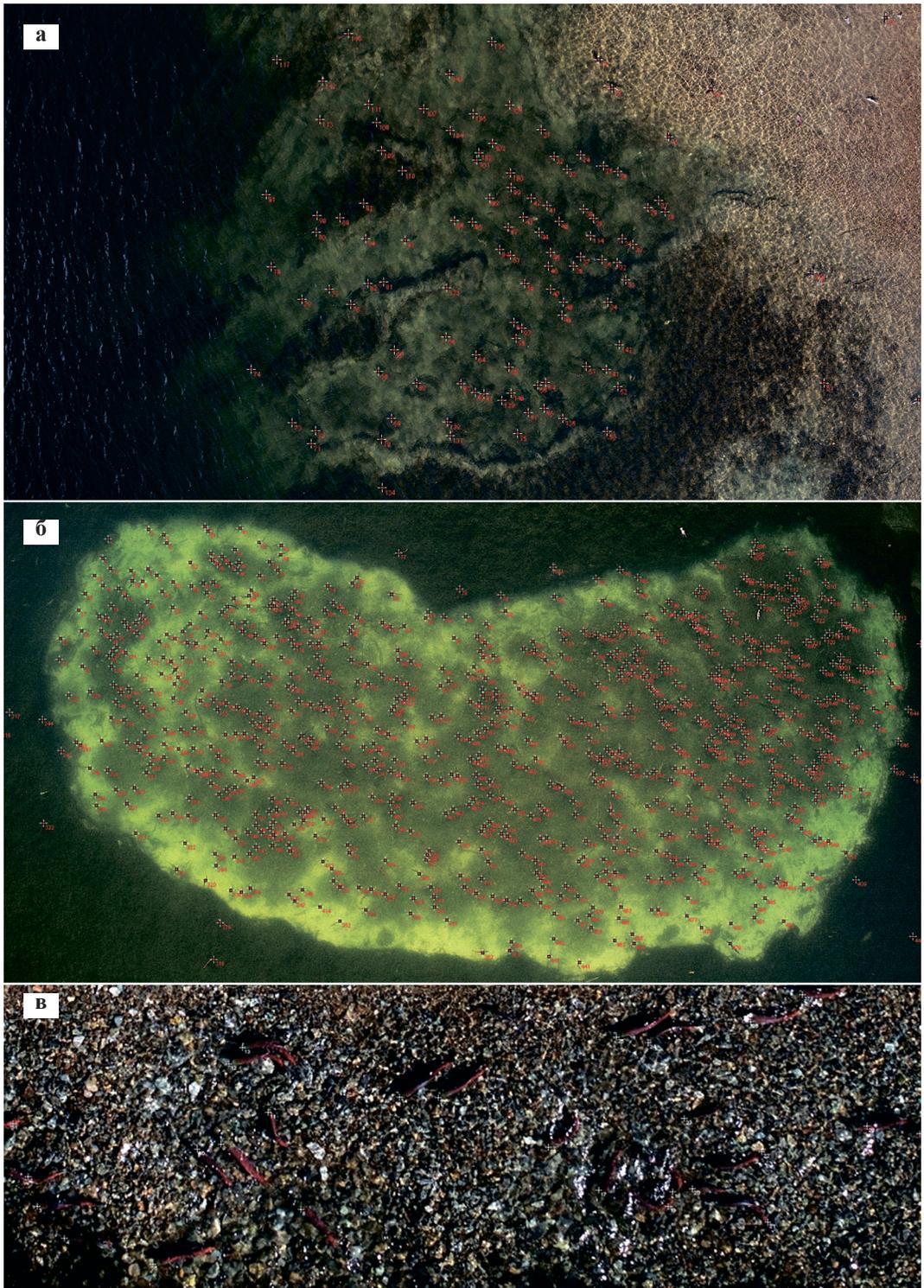


Рис. 4. Нерест поздней нерки на крутом склоне (а), на глубине среди водорослей (б) и в р. Гришкиной (в). Белые крестики с красными центрами и цифрами рядом — идентификаторы особей при их подсчёте по снимкам

Fig. 4. Spawning of late sockeye salmon on steep slope (а), in deep algae field (б) and in the Grishkina River (в). Salmon individuals are marked by crosses

живаемость икры и личинок, дальнейшую жизнестойкость молоди [Neilson, Banford, 1983; Ардашев, Подлесных, 2005] и даже характеристики потомства [Burgner, 1991; Хрусталёва, Кловач, 2019].

На литоральных полках и крутых береговых склонах места нереста расположены на выходах ключей и связанных с ними грунтовых вод, смешивающихся в разной пропорции с озёрной водой. Потоки там распределяются более равномерно по площади, чем в ключевых чашах и лимнокренах, где зачастую пространственные градиенты дебета потоков и температуры достаточно велики, а концентрация растворённого кислорода ниже, чем в озере и реках [Бараненкова, Семко, 1934]. В то же время сезонные колебания температуры в ключах и пелагиали меньше, чем в литорали (по-видимому, нерестовые поляны, расположенные на глубине 3–5 м, по термическому режиму вполне можно отнести к пелагиали). Самые же большие суточные и сезонные температурные градиенты свойственны речным нерестилищам [Крохин, Крогиус, 1937].

Плотность производителей в ключах, как правило, выше, чем в прибрежье, например, в ключе Медвежьем (см. рис. 3, внизу) нередко образуются их агрегации — «стрессконтагиаты» (по терминологии В.А. Паренского [1990]), исключённые из процесса нереста. В этом ключе, по данным А.С. Бараненковой и Р.С. Семко [1934], смертность максимальная из всех исследованных ими нерестилищ в бассейне оз. Начикинского, причём не последнюю роль играют его мелководность (способствующая промерзанию икры) и сильная заиленность. Фракционный состав грунтов, где инкубируется икра, и наличие достаточного количества пустот для водообмена заметно сказываются на выживании потомства [Паренский, Подлесных, 2005]. В этом смысле галечное дно притоков более оптимально.

На крутых береговых склонах процесс икрометания сопряжён с большими потерями икры, связанными не только с приливно-отливной и ветровой циркуляциями воды, но и с тем, что самки вымётывают икру не на горизонтальные площадки (как в иных случаях), а в ниши или расселины береговых обрывов, где может не быть для неё достаточно места и она скатывается вниз. Зато производители в этих местах лучше защищены от таких хищников, как медведи и чайки. Вообще доступность взрослых рыб для хищников максимальна в ключах и ручьях [Ruggerone et al., 2000] и минимальна на глубоководных «полянах», а помехи нересту от волн максимальны на литоральном мелководье и минимальны в ключах и на глубине.

Обычно нерестилища, расположенные в ключах, неглубоких реках и на мелководье озёр, имеют практически двумерную структуру, где вертикальная составляющая не используется для рассредоточения нерестующих рыб. В отличие от этого, на глубоководных нерестилищах существует третье измерение — высота. Поэтому субдоминантные самцы могут легко размещаться над самками и участвовать в нересте, не входя в агрессивные стычки с доминантными самцами. Глубоководные площадки наиболее защищены от разного рода опасностей, но их площадь может быть ограничена зонами выхода грунтовых вод на дне, хотя и не всегда: трёхмерная структура таких нерестилищ и интенсивная циркуляция воды за счёт ветровых течений и сейш [Kerns, Donaldson, 1968; Куренков и др., 1987] позволяет производителям достигать большой плотности нереста и без апвеллинга.

В речных притоках условия могут сильно отличаться от озёрных — обычно пониженной температурой воды и наличием сильного постоянного течения, заставляющего рыб тратить силы на его преодоление, что заметно сокращает время охраны гнезда после нереста, а также ведёт к потере икры во время её вымета самками. Зато подрусловый поток, частично смешанный с ключевыми водами, стабильно обеспечивает икру в гнёздах кислородом и выносит метаболиты. Доступность нерестующих рыб для хищников в небольшой реке по нашим наблюдениям обычно близка таковой на литоральных нерестилищах.

С учётом как минимум физических различий среды в перечисленных нерестовых станциях стоит ожидать не только выклева личинок в разные сроки (в связи с условия-

ми инкубации икры), но и дальнейшее усиление этой разнокачественности (включая физиологическую) в период пресноводного нагула молоди из-за специфики в обеспеченности пищей в разных нишах и особенностей поведения, разные сроки ската и в конечном итоге проявления различий в характеристиках производителей, возвращающихся в эти станции [Burgner, 1991], в том числе генетических [Животовский и др., 2017; Хрусталёва, Кловач, 2019].

Нерест лососей в разных станциях может различаться по срокам начала, конца и по продолжительности. Так, первые производители нерки поздней расы подходят практически ежегодно сначала к устью р. Гришкиной на ВСВ, где нерестилища преимущественно расположены на литоральных полках, нерест там начинается раньше, и плотность его максимальна, если не считать отдельные ключи [Запорожец и др., в печати]. Затем гнёзда появляются на СВ, также на литоральных полках и в ключе Медвежьем, а позже всего — в реках Гришкиной и Табуретке, но именно в речных станциях время жизни рыб на нерестилищах минимально.

Однако и на озёрных нерестилищах сроки нереста различаются. Так, на восточном побережье озера (сектора СВ, ВСВ и В) нерестилища находятся по большей части на мелководье, и их ежедневно «прорежают» медведи, курсирующие вдоль берега. Известно, что в подобных случаях срок нахождения производителей на гнёздах может сильно сокращаться [Tsunoda, 1967; Ruggerone et al., 2000]: рыбы созревают в недоступных медведям местах, а потом уже быстро роют гнёзда и нерестятся [Clark, 1959]. У нас также есть неединичные свидетельства аналогичных действий, когда рыбы отстаиваются, созревая на глубине у края прибрежных полков (рис. 5).

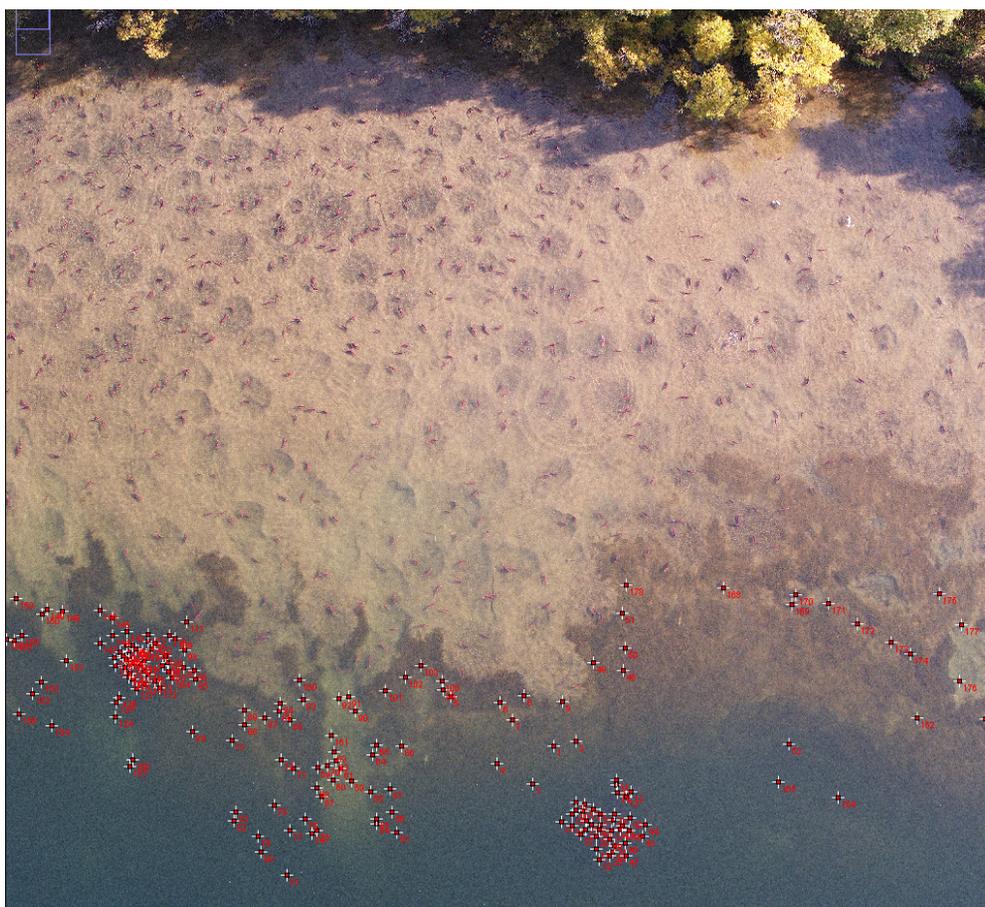


Рис. 5. Нерка, отстаивающаяся (и созревающая) на глубине (помечена крестиками)
Fig. 5. Sockeye salmon settling (and maturing) in the deep layer (marked by crosses)

Кроме прочего, плотность заполнения нерестилищ на восточном побережье (СВ и ВСВ) выше (12–40 экз./100 м²), чем на западном (5–16 экз./100 м²) [Запорожец и др., в печати], и стресс у рыб, с этим связанный, также уменьшает сроки их жизни [Ардашев, Подлесных, 2005].

Другая группа нерестилищ (СЗ и ЮЗ) расположена преимущественно на глубинах, не доступных для хищников, и продолжительность жизни нерки на гнёздах там больше.

Расчёты численности поздней нерки по данным съёмок

По результатам полевых обследований 2 августа нерест поздней нерки на озере ещё не начинался («нулевая точка отсчёта»), первые гнёзда в секторах СВ и ВСВ появились 16 августа (табл. 2), а мёртвая рыба — 28 августа. В СЗ и ЮЗ секторах снёнка обнаружена 12 сентября. По литературным данным время жизни озёрной нерки на гнёздах составляет от 8 до 14 дней, и оно различается у разных популяций и в зависимости от численности производителей и плотности нереста [Кузнецов, 1928; Крохин, Крогиус, 1937; Killick, 1955; Lady, Skalski, 1998; Hetrick, Nemeth, 2003; Запорожец и др., в печати]. Поскольку условия в нерестовых стациях на восточном и западном берегах различны и это влияет на продолжительность нахождения нерки на гнёздах, мы решили считать численность рыб в соответствующих прибрежьях отдельно. При расчётах (на данном этапе наших знаний) было принято, что в связи с вышеперечисленными стрессовыми факторами продолжительность жизни производителей начикинской нерки на гнёздах нерестилищ восточного побережья может составлять от 8 до 13 дней (в среднем 11,2), а западного — от 11 до 14 дней (в среднем 12,4).

Таблица 2

Результаты учётов на гнёздах поздней нерки оз. Начикинского в 2019 г., экз.

Table 2

Results of late sockeye salmon accounts on spawning redds in Lake Nachikinskoye in 2019, ind.

Дата	BCB	CB	B	СЗ	ЮЗ	Восток	Запад	Сумма
2 авг	0	0	0	0	0	0	0	0
16 авг	50	10	0	5	10	60	15	75
28 авг	4156	3016	0	191	172	7172	363	7535
12 сен	11328	10719	1113	2901	816	23160	3717	26877
19 сен	14269	9041	2113	5723	1934	25423	7657	33080
2 окт	14836	5964	1842	9313	2982	22642	12295	34937
17 окт	5680	2822	448	8202	1278	8950	9480	18430
30 окт	813	412	332	1530	434	1556	1964	3520
15 ноя	0	0	0	0	0	0	0	0

Графические модели динамики численности производителей на гнёздах у каждого из двух побережий озера показаны на рис. 6.

При расчетах численности (методом ТАУС) определяли площади под кривыми (AUC) (формула (1)) для каждой группы секторов и делили на полученные значения средней продолжительности жизни в них (формула (2)). В результате численность нерестовавшей нерки в восточных секторах составила 95,6 тыс. экз., в западных — 36,6 тыс. экз., а в целом ~132 тыс. экз.

Мы не исключаем некоторой корректировки этих цифр при получении экспериментальных данных по продолжительности жизни нерки на гнёздах в бассейне оз. Начикинского в разных нерестовых стациях. Отметим, что средняя продолжительность жизни нерки (и других лососей) на нерестилищах варьирует по годам и по водоёмам, и, в частности, её уменьшение на 1 день при расчётах в рамках данной модели даёт прирост численности примерно на 10 тыс. экз. (и наоборот).

Суммарное количество нерки, ещё не вставшей на гнёзда, за весь период наблюдений было около 30 тыс. экз., а мёртвых ~4 тыс. экз., т.е. гораздо меньше, чем на гнёздах, что неудивительно, поскольку, во-первых, ещё незрелая рыба постоянно поднималась по

р. Плотникова, во-вторых, пришедшая отстаивалась и созревала, как обычно, в глубокой части озера вдали от берега, где она была практически недоступна для наблюдения и подсчёта (~30 % площади котловины глубиной более 30 м) [Куренков и др., 1987], и лишь затем подходила к берегу. Мёртвую рыбу в значительной мере съедали медведи (особенно многочисленные в 2019 г.), чайки и другие хищники, а частично снёнку сносило на глубину ежедневными отгонными ветрами или замывало нагонными.

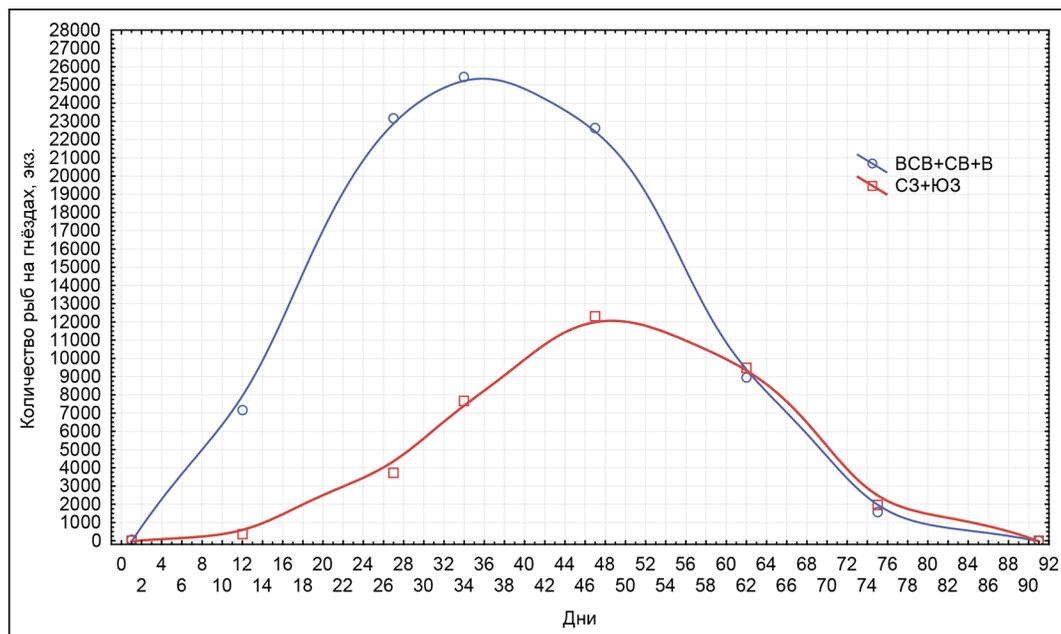


Рис. 6. Динамика численности поздней начикинской нерки на гнёздах в 2019 г. по восточному берегу озера — BCB+CB+B (синий цвет) и западному — C3+ЮЗ (красный). Аппроксимация проведена методом наименьших квадратов. Начало отсчёта — 2 августа

Fig. 6. Dynamics of late sockeye salmon number on spawning redds on eastern coast (east-north-east, northeast and east sectors — blue) and western coast (northwest and southwest sectors — red) of Lake Nachikinskoye in 2019. Starting date is August 2

Просчёт рыб на гнёздах по секторам выявил, что максимальное количество производителей нерестовало на востоке-северо-востоке озера (41 %), минимальное — на востоке и юго-западе (соответственно 5 и 7 %), а на северо-западе и северо-востоке — среднее (26 и 22 %). В 2018 г. соотношение численности субпопуляций было схожим, но не полностью совпадающим с 2019 г., — тогда на СВ нерестовало заметно больше рыб, чем на СЗ [Запорожец и др., в печати]. При этом максимальная численность нерки, учтённой за съёмку на гнёздах, в стаях и мёртвой, 20.09.2018 г. была 63 тыс. рыб, а 19.09.2019 г. ~60 тыс. экз.

Анализ распределения нерестовавших рыб по станциям выявил следующую картину: большая часть рыб нерестились на литоральном мелководье ~70,0 %, на глубине (преимущественно на СЗ) ~21,0, в ключах ~7,0, в реках Гришкиной и Табуретке ~1,5 и на прибрежных обрывах ~0,5 %.

Динамика численности ранней и поздней нерки

Рассматривая в целом результаты нашей работы по оценке численности начикинской нерки в последние годы [Запорожец, Запорожец, 2015, 2017; Запорожец и др., в печати] в контексте других данных, полученных нашими предшественниками [Крохин, Крогиус, 1937; Куренков и др., 1987; Остроумов, 1989], можно заметить, что количество производителей поздней расы росло по сравнению с прошлым веком, а ранней — уменьшалось (рис. 7).

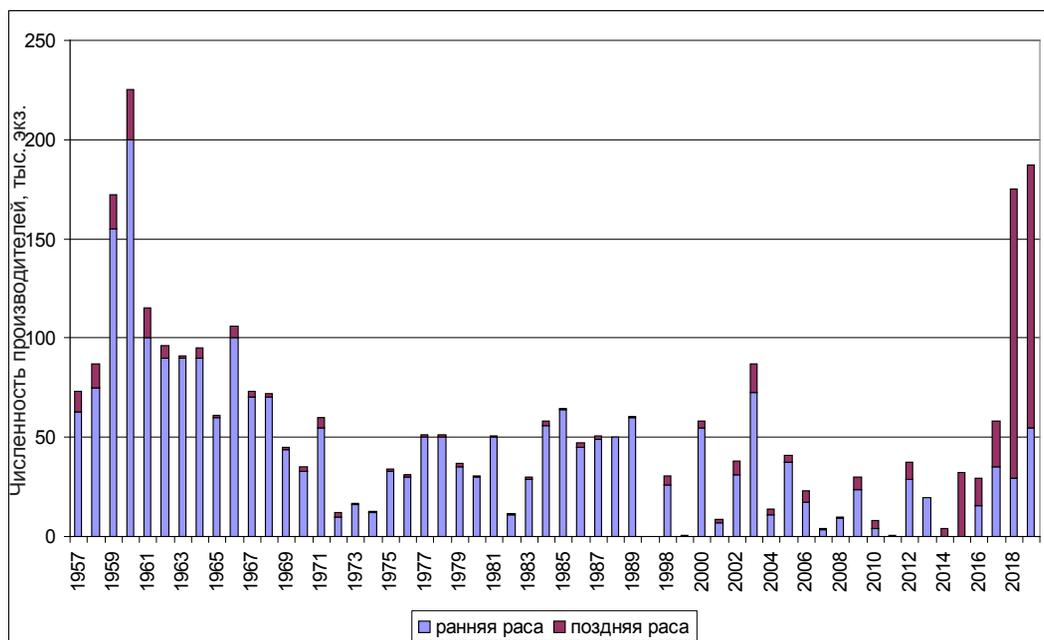


Рис. 7. Численность производителей ранней и поздней нерки оз. Начикинского в период 1957–2019 гг.

Fig.7. Dynamics of early and late sockeye spawners number in Lake Nachikinskoye in 1957–2019

Это означает, что дело не только в новых методах наблюдения за нерестом лососей (с помощью квадрокоптера), которые позволили зафиксировать то, что ранее сделать было очень сложно, но и в самих изменениях в соотношении численности рас.

Действительно численность нерки р. Большой с начала 1980-х гг. пошла вверх, как и уловы всей дальневосточной нерки [Бугаев и др., 2019]. Причём основную долю в вылове этого вида составляла поздняя раса, поскольку начало промысла тихоокеанских лососей и её хода практически совпадают по времени. Следовательно, и общая численность поздней расы большерецкой нерки значительно выросла с середины прошлого века (в 5–6 раз).

Не исключено, что большая устойчивость запасов поздней нерки по сравнению с ранней расой объясняется и большим биологическим разнообразием субпопуляционных группировок первой по аналогии с осенней кетой р. Амур [Золотухин, 2019].

Выводы

В результате проделанной работы были получены данные о сроках нереста и количественном распределении производителей ранней и поздней рас нерки в бассейне оз. Начикинского в 2019 г.

Показаны и проанализированы сходство и различия по многим параметрам нереста нерки в отдельных секторах озёрного побережья и в разных станциях на этой территории. Нерест по секторам проходил несинхронно — сначала на восточном побережье, а потом на западном. Максимальное количество рыб на гнёздах на северо-востоке было учтено в начале второй декады сентября, на востоке — в её конце, а в остальных районах — в начале октября, что предполагает наличие у поздней расы начикинской нерки отдельных субпопуляций, прежде показанное для ранней.

Разобраны особенности нереста поздней нерки в разнообразных станциях: на озёрных литоральных полках, на крутых береговых склонах, в ключевых лимнокренах, среди водорослевых полей на глубинах до 5 м и в речных притоках. Качественные сравнения условий нереста в этих станциях по ряду характеристик (скоростям и градиентам

потоков и их температуры, концентрации кислорода, составу грунтов, воздействию хищников и волн) показали, что в каждой из них есть свои преимущества и недостатки. И хотя доминирующей стадией остаётся озёрное мелководье, это разнообразие является залогом не только устойчивости запасов поздней нерки, но и их роста.

Проведены расчёты количества нерестовавших рыб с помощью трапециевидного приближения: численность ранней нерки оценена примерно в 55 тыс. экз., поздней ~132 тыс. экз., описано их распределение по нерестилищам и выполнено сравнение с соответствующими данными 2018 г.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников Управления по контролю, надзору и охране ВБР и их среды обитания СВТУ ФАР и членов Ассоциации рыбопромышленников Камчатского края «Река Большая» за помощь в работе и техническую поддержку.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.

Список литературы

- Ардашев А.А., Подлесных А.В.** Факторы нерестового периода в формировании численности тихоокеанских лососей // Вестн. ДВО РАН. — 2005. — № 3. — С. 92–98.
- Бараненкова А.С., Семко Р.С.** Отчёт о работе на Начикинском озере весной 1934 г. / Камчатское отделение ТИНРО. ГАКО № 480 3 68. — Петропавловск-Камчатский, 1934. — 26 с.
- Бугаев А.В., Шпигальская Н.Ю., Зикунцова О.В. и др.** Аналитический обзор итогов лососевой путины–2019 (Камчатский край) // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2019. — С. 23–52.
- Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В.** Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 758–776.
- Варнавский В.С., Варнавская Н.В.** Оценка миграции между внутривидовыми группировками ранненерестующей расы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) оз. Начикинское (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25, вып. 5. — С. 157–159.
- Демидович Б.П., Марон И.А.** Основы вычислительной математики : учеб. пособ. — М. : Наука, 1966. — 664 с.
- Животовский Л.А., Лапшина А.Е., Михеев П.Б. и др.** Дивергенция сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792 рек Амур и Пороной: экология, генетика, морфология // Биол. моря. — 2017. — Т. 43, № 4. — С. 284–292.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Использование фото- и видеofиксации для оценки количества производителей лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 47. — С. 77–90.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Оценка запасов кеты, нерки и кижуча в бассейне реки Большой (западная Камчатка) в 2015 г. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 62–66.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Результаты инструментального учёта численности ранней нерки в притоках Начикинского озера (бассейн реки Большой, западная Камчатка) в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 149–152.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г.** Исследования нереста нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка) с помощью квадрокоптера в 2018 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана (в печати).

Золотухин С.Ф. Внутривидовые группировки кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) реки Амур и их распределение по бассейну // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 21–34. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-21-34.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 9. — 156 с.

Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.

Куренков И.И., Николаев А.С., Остроумов А.Г., Свириденко В.Д. Лимнологические особенности Начикинского озера (Камчатка) и возможность его фертилизации : отчет о НИР / Камчатское отделение ТИНРО. № ГР 01822005305. — Петропавловск-Камчатский, 1987. — 52 с.

Остроумов А.Г. Нерестовый фонд лососей юго-западной Камчатки (от р. Большой до р. Кехты) : отчет о НИР / Камчатское отделение ТИНРО. № 5245, № ГР 01880073029. — Петропавловск-Камчатский, 1989. — 70 с.

Паренский В.А. Репродуктивное поведение и эффективность нереста нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1990. — 23 с.

Паренский В.А., Подлесных А.В. Факторы нерестового периода, формирующие численность и разнокачественность потомства у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 1(21). — С. 154–165.

Семко Р.С. Расовый состав красной Начикинского озера (бассейн р. Большой) : отчет о НИР / КоТИРХ. ГАКО № 480 3 89. — Петропавловск-Камчатский, 1935. — 100 с.

Хрусталева А.М., Кловач Н.В. О морфологической и генетической гетерогенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) крупных озёрно-речных систем восточной и западной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 6. — С. 640–650. DOI: 10.1134/S0042875219060055.

Beidler W.M., Nickelson T.E. An evaluation of the Oregon Department of Fish and Wildlife standard spawning fish survey system for coho salmon : Information Report Series Fisheries. — Corvallis : Oregon Department of Fish and Wildlife, 1980. — № 80-9. — 23 p.

Bue B.G., Fried S.M., Sharr S. et al. Estimating salmon escapement using area-under-the-curve, aerial observer efficiency, and stream-life estimates: the Prince William Sound pink salmon example // North Pac. Anadr. Fish. Comm. — 1998. — Bull. 1. — P. 240–250.

Burgner R.L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.

Clark W.K. Kodiak bear-red salmon relationships at Karluk Lake, Alaska // Trans. N. Am. Wildl. Conf. — 1959. — Vol. 24. — P. 337–345.

Cleveland M., Miller D., Beblow J. Meziadin Lake Sockeye Radio Telemetry, 2016. — Kitwanga : Gitanyow Fisheries Authority, 2017. — 57 p.

Cousens N.B.F., Thomas G.A., Swann C.G., Healey M.C. A review of salmon escapement estimation techniques // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 1108. — P. 122.

English K.K., Booking R.C., Irvine J.R. A robust procedure for estimating salmon escapement based on the area-under-the-curve method // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1992. — Vol. 49. — P. 1982–1989.

Foerster R.E. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1968. — Vol. 162. — 422 p.

Hetrick N.J., Nemeth M.J. Survey of Coho Salmon Runs on the Pacific Coast of the Alaska Peninsula and Becharof National Wildlife Refuges, 1994 with Estimates of Escapement for Two Small Streams in 1995 and 1996 : Alaska Fisheries Technical Report № 63. — U.S. Fish and Wildlife Service, King Salmon Fish and Wildlife Field Office, 2003. — 81 p.

Hilborn R., Bue B.G., Sharr S. Estimating spawning escapements from periodic counts: a comparison of methods // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — Vol. 56. — P. 888–896.

Hill R.A. Optimizing aerial count frequency for the area-under-the-curve method of estimating escapement // N. Am. J. Fish. Manage. — 1997. — Vol. 17. — P. 461–466.

Johnson B.A., Barrett B.M. Estimation of salmon escapement based on stream survey data : Regional Inf. Rep. 4K88-35. — Alaska Department of Fish and Game, Division of Commercial Fisheries, Kodiak, Alaska, 1988. — 8 p.

Kerns O.E., Donaldson J.R. Behavior and Distribution of Spawning Sockeye Salmon on Island Beaches in Iliamna Lake, Alaska, 1965 // J. Fish. Res. Board Can. — 1968. — Vol. 25, № 3. — P. 485–494. DOI: 10.1139/f68-042.

Killick S.R. The chronological order of Fraser River sockeye salmon during migration, spawning and death : Internat. Pac. Salmon Fish. Comm., Bull. 7. — New Westminster, 1955. — 95 p.

- Lady J.M., Skalski J.R.** Estimators of stream residence time of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) based on release-recapture data // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1998. — Vol. 55. — P. 2580–2587.
- Mathisen O.A.** The effect of altered sex ratios on the spawning of red salmon // *Studies of Alaska red salmon.* — Seattle : University of Washington Press, 1962. — P. 137–248.
- McPhee M.V., Quinn T.P.** Factors affecting the duration of nest defense and reproductive lifespan of female sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // *Environmental Biology of Fishes.* — 1998. — Vol. 51. — P. 369–375.
- Millar R.B., Jordan C.E.** A simple variance estimator for the trapezoidal area-under-the-curve estimator of the spawner abundance of Pacific salmon // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 2013. — Vol. 70, № 8. — P. 1231–1239. doi 10.1139/cjfas-2012-0499.
- Murdoch A.R., Herring C.J., Frady C.H. et al.** Estimating observer error and steelhead redd abundance using a modified Gaussian area-under-the-curve framework // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 2018. — Vol. 75, № 12. — P. 2149–2158. doi: 10.1139/cjfas-2017-0335.
- Neilson J.D., Banford C.E.** Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) spawner characteristics in relation to redd physical features // *Can. J. Zool.* — 1983. — Vol. 61. — P. 1524–1531.
- Parken C., Bailey R., Irvine J.** Incorporating Uncertainty into Area-under-the-Curve and Peak Count Salmon Escapement Estimation // *N. Am. J. Fish. Manage.* — 2003. — Vol. 23. — P. 78–90. doi: 10.1577/1548-8675(2003)023<0078:IUJIAUT>2.0.CO;2.
- Perrin C.J., Irvine J.R.** A review of survey life estimates as they apply to the area-under-the-curve method for estimating the spawning escapement of Pacific salmon : *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* — 1990. — Vol. 1733. — 49 p.
- Quinn T.J., Gates R.** Estimation of salmon escapement: models with entry, mortality, and stochasticity // *Nat. Resour. Model.* — 1997. — Vol. 10. — P. 217–250.
- Randal G.L.** Activity and behaviour in spawning sockeye salmon : A Thesis submitted in Partial Fulfillment Of The Requirements For The Degree Of Master Of Science In The Faculty Of Graduate Studies (Department of Forest Sciences). — The university of British Columbia, 1999. — 91 p.
- Ruggerone G.T., Hanson R., Rogers D.E.** Selective predation by brown bears (*Ursus arctos*) foraging on spawning sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Can. J. Zool.* — 2000. — Vol. 78, № 6. — P. 974–981. DOI: 10.1139/z00-024.
- Tsunoda S.** Movements spawning sockeye salmon in Hidden Creek, Brooks Lake, Alaska : A Thesis submitted to Oregon State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science. — Corvallis : Oregon State University, 1967. — 52 p.

References

- Ardashev, A.A. and Podlesnykh, A.V.,** The influence of factors associated with the spawning period on the abundance of the Pacific salmon, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2005, no. 3 (121), pp. 92–98.
- Baranenkova, A.S. and Semko, R.S.,** *Otchet o rabote na Nachikinskom ozere vesnoy 1934 g.* (Report on work on Lake Nachikinskoye in the spring of 1934), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1934, Petropavlovsk-Kamchatsky, State Archives of the Kamchatka Region no. 480 3 68.
- Bugaev, A.V., Shpigalskaya, N.Yu., Zikunova, O.V., Artyukhina, N.B., Feldman, M.G., Shubkin, S.V., and Kovalenko, M.N.,** Analytical review of the salmon fishing season-2019 (Kamchatka Territory), in *Byull. N 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 14 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2019, pp. 23–52.
- Bugayev V.F., Ostroumov A.G., Nepomnyashchy K.U., and Maslov A.V.** Some peculiarities on biology of Bolshaya River (west Kamchatka) sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* and factors influencing on its biological properties, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 758–776.
- Varnavsky, V.S. and Varnavskaya, N.V.,** Assessment of migration between intrapopulation groups of the early spawning race of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) Nachikinskoe (Kamchatka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1985, vol. 25, no. 5, pp. 157–159.
- Demidovich, B.P. and Maron, I.A.,** *Osnovy vychislitel'noy matematiki* (Fundamentals of Computational Mathematics), Moscow: Nauka, 1966.
- Zhivotovsky, L.A., Rakitskaya, T.A., Rubtsova, G.A., Afanasiev, K.I., Shitova, M.V., Lapshina, A.E., Mikheev, P.B., Podorozhnyuk, E.V., Pasechnik, O.I., and Mamaeva, A.V.,** Divergence of the seasonal races of chum salmon, *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792, in the Amur and Poronai rivers: Ecology, genetics, and morphology, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2017, vol. 43, no. 4, pp. 316–325.

Zaporozhets, O. M. and Zaporozhets, G.V., Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, no. 47, pp. 77–90.

Zaporozhets, O. M. and Zaporozhets, G.V., Assessment of stocks of chum salmon, sockeye salmon and coho salmon in the Bolshoi River basin (western Kamchatka) in 2015, in *Byull. N 10 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal' nem Vostoke* (Bull. No. 10 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2015, pp. 62–66.

Zaporozhets, O. M. and Zaporozhets, G.V., Results of instrumental census of the abundance of early sockeye salmon in tributaries of Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin, western Kamchatka) in 2018, in *Byull. N 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal' nem Vostoke* (Bull. No. 13 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2018, pp. 149–152.

Zaporozhets, O. M., Zaporozhets, G.V., and Feldman, M.G., Research of spawning sockeye salmon in the Nachikinskoye Lake basin (southwestern Kamchatka) using a quadcopter in 2018, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana* (in press).

Zolotukhin, S.F., Intraspecies Groups of the Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) of the Amur River and Their Distribution Within the Basin, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 7, pp. 536–545.

Krokhin, E.M. and Krogius, F.V., *Ocherk basseyna r. Bol'shoy i nerestilishch lososevykh, raspolozhennykh v nem (iz rabot Kamchatskogo otdeleniya TINRO)* (Sketch of the river basin Large and salmon spawning grounds located in it (from the works of the Kamchatka branch of TINRO)), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1937, vol. 9.

Kusnetzov, I.I., Some observations on the spawning of the Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.

Kurenkov, I.I., Nikolaev, A.S., Ostroumov, A.G., and Sviridenko, V.D., *Otchet o NIR «Limnologicheskiye osobennosti Nachikinskogo ozera (Kamchatka) i vozmozhnost' yego fertilizatsii»* (Res. Rep. «Limnological features of Lake Nachikinskoye (Kamchatka) and the possibility of its fertilization»), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1987, Petropavlovsk-Kamchatsky, GR no. 01822005305.

Ostroumov, A.G., *Otchet o NIR «Nerestovyy fond lososey yugo-zapadnoy Kamchatki (ot r. Bol'shoy do r. Kekhty)»* (Res. Rep. «Salmon spawning fund in southwestern Kamchatka (from the Bolshoi River to the Kehta River)»), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1989, Petropavlovsk-Kamchatsky, no. 5245, GR no. 01880073029.

Parensky, V.A., Reproductive behavior and spawning efficiency of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Nauchn. Tsent Akad. Nauk SSSR, 1990.

Parensky, V.A. and Podlesnykh, A.V., Population factors in formation of abundance and differentiation of sockeye salmon offspring during spawning, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 1(21), pp. 154–165.

Semko, R.S., *Otchet o NIR «Rasovyy sostav krasnoy Nachikinskogo ozera (basseyn r. Bol'shoy)»* (Res. Rep. «The racial composition of Red Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin)»), Available from Kamchatka branch of Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1935, Petropavlovsk-Kamchatsky, State Archives of the Kamchatka Region no. 480 3 89.

Khrustaleva, A.M. and Klovach, N.V., Morphological and genetic heterogeneity of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) of large lake-river systems of eastern and western Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 2019, vol. 59, no. 6, pp. 640–650. doi 10.1134/S0042875219060055

Beidler, W.M. and Nickelson, T.E., An evaluation of the Oregon Department of Fish and Wildlife standard spawning fish survey system for coho salmon, *Information Report Series Fisheries*, Corvallis: Oregon Department of Fish and Wildlife, 1980, no. 80-9.

Bue, B.G., Fried, S.M., Sharr, S., Sharp, D.G., Wilcock, J.A., and Geiger, H.J., Estimating salmon escapement using area-under-the-curve, aerial observer efficiency, and stream-life estimates: the Prince William Sound pink salmon example, *North Pac. Anadr. Fish. Comm.*, 1998, no. 1, pp. 240–250.

Burgner, R.L., Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 3–117.

Clark, W.K., Kodiak bear-red salmon relationships at Karluk Lake, Alaska, *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, 1959, vol. 24, pp. 337–345.

Cleveland, M., Miller, D., and Beblow, J., Meziadin Lake Sockeye Radio Telemetry, 2016, Kitwanga: Gitanyow Fisheries Authority, 2017.

Cousens, N.B.F., Thomas, G.A., Swann, C.G., and Healey, M.C., A review of salmon escapement estimation techniques, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 1108, pp. 122.

English, K.K., Booking, R.C., and Irvine, J.R., A robust procedure for estimating salmon escapement based on the area-under-the-curve method, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1992, vol. 49, pp. 1982–1989.

Foerster, R.E., The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1968, vol. 162.

Hetrick, N.J. and Nemeth, M.J., Survey of Coho Salmon Runs on the Pacific Coast of the Alaska Peninsula and Becharof National Wildlife Refuges, 1994 with Estimates of Escapement for Two Small Streams in 1995 and 1996, *Alaska Fisheries Technical Report № 63*, U.S. Fish and Wildlife Service, King Salmon Fish and Wildlife Field Office, 2003.

Hilborn, R., Bue, B.G., and Sharr, S., Estimating spawning escapements from periodic counts: a comparison of methods, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, pp. 888–896.

Hill, R.A., Optimizing aerial count frequency for the area-under-the-curve method of estimating escapement, *N. Am. J. Fish. Manage.*, 1997, vol. 17, pp. 461–466.

Johnson, B.A. and Barrett, B.M., Estimation of salmon escapement based on stream survey data, *Regional Inf. Rep. 4K88-35*, Alaska Department of Fish and Game, Division of Commercial Fisheries, Kodiak, Alaska, 1988.

Kerns, O.E. and Donaldson, J.R., Behavior and Distribution of Spawning Sockeye Salmon on Island Beaches in Iliamna Lake, Alaska, 1965, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1968, vol. 25, no. 3, pp. 485–494. doi 10.1139/f68-042

Killick, S.R., The chronological order of Fraser River sockeye salmon during migration, spawning and death, *Internat. Pac. Salmon Fish. Comm., Bull. 7*, New Westminster, 1955.

Lady, J.M. and Skalski, J.R., Estimators of stream residence time of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) based on release-recapture data, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, pp. 2580–2587.

Mathisen, O.A., The effect of altered sex ratios on the spawning of red salmon, in *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: University of Washington Press, 1962, pp. 137–248.

McPhee, M.V. and Quinn, T.P., Factors affecting the duration of nest defense and reproductive lifespan of female sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Environmental Biology of Fishes*, 1998, vol. 51, pp. 369–375.

Millar, R.B. and Jordan, C.E., A simple variance estimator for the trapezoidal area-under-the-curve estimator of the spawner abundance of Pacific salmon, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2013, vol. 70, no. 8, pp. 1231–1239. doi 10.1139/cjfas-2012-0499

Murdoch, A.R., Herring, C.J., Frady, C.H., See, K., and Jordan, C.E., Estimating observer error and steelhead redd abundance using a modified Gaussian area-under-the-curve framework, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2018, vol. 75, no 12, pp. 2149–2158. doi 10.1139/cjfas-2017-0335

Neilson, J.D. and Banford, C.E., Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) spawner characteristics in relation to redd physical features, *Can. J. Zool.*, 1983, vol. 61, pp. 1524–1531.

Parken, C., Bailey, R., and Irvine, J., Incorporating Uncertainty into Area-under-the-Curve and Peak Count Salmon Escapement Estimation, *N. Am. J. Fish. Manage.*, 2003, vol. 23, pp. 78–90. doi 10.1577/1548-8675(2003)023<0078:IIIAUT>2.0.CO;2

Perrin, C.J. and Irvine, J.R., A review of survey life estimates as they apply to the area-under-the-curve method for estimating the spawning escapement of Pacific salmon, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1990, vol. 1733.

Quinn, T.J. and Gates, R., Estimation of salmon escapement: models with entry, mortality, and stochasticity, *Nat. Resour. Model.*, 1997, vol. 10, pp. 217–250.

Randal, G.L., Activity and behaviour in spawning sockeye salmon, *A Thesis submitted in Partial Fulfillment Of The Requirements For The Degree Of Master Of Science In The Faculty Of Graduate Studies (Department of Forest Sciences)*, The university of British Columbia, 1999.

Ruggerone, G.T., Hanson, R., and Rogers, D.E., Selective predation by brown bears (*Ursus arctos*) foraging on spawning sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Can. J. Zool.*, 2000, vol. 78, no. 6, pp. 974–981. doi 10.1139/z00-024

Tsunoda, S., Movements spawning sockeye salmon in Hidden Creek, Brooks Lake, Alaska, *A Thesis submitted to Oregon State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science*, Corvallis: Oregon State University, 1967.

Поступила в редакцию 16.06.2020 г.

После доработки 20.07.2020 г.

Принята к публикации 20.08.2020 г.