

УДК 597.553.2–116:51

**О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец***Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ
ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НЕРКИ
НА НЕРЕСТИЛИЩЕ В ЛИТОРАЛИ ОЗ. НАЧИКИНСКОГО
(КАМЧАТКА)**

Проведено определение времени жизни производителей нерки поздней расы непосредственно у нерестовых гнезд, расположенных в литорали Начикинского озера (на юге Камчатского полуострова), с помощью 11 серий мечения и учета меток на чуть более чем 700 особях в 2018 и 2020 гг. Исследуемый параметр является одним из ключевых при расчетах численности нерестующих производителей на основе периодических съемок от начала до конца нереста. Подробно изложена методика экспериментов, приведены таблицы данных. Обсуждено влияние на целевую функцию различных переменных. В результате проведенных экспериментов показано, что время жизни нерки на нерестовых гнездах в характерном локусе литорального мелководья оз. Начикинского составляет около 5 дней, и это значение следует использовать при расчетах там численности производителей.

Ключевые слова: нерка, нерест, учет численности, время жизни производителей, нерестилище.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323.

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Experimental determination of residence time for sockeye salmon spawners on spawning grounds in the littoral zone of Lake Nachikinskoye (Kamchatka) // *Izv. TINRO*. — 2021. — Vol. 201, Iss. 2. — P. 313–323.

Residence time of late-race sockeye spawners on spawning grounds located in the littoral zone of Lake Nachikinskoye in southern Kamchatka is determined directly using 11 series of tagging and tracking of tags conducted in 2018 and 2020 (700 tagged individuals). The residence time is the key parameter for calculation of the spawners number on the data of repeated observations from the beginning to the end of spawning. Methodology of the experiment is described in details and all data of measurements are presented. Impact of certain variables on the target function is discussed. The residence time is estimated as 5 days.

Key words: sockeye salmon, spawning, fish counting, residence time of spawner, spawning ground.

* *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.*

Zaporozhets Oleg M., D. Biol., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (Kamchat-NIRO), 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 (Kamchat-NIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: zaporozhets.g.v@kamniro.ru.

Введение

Анализ состояния промысловых популяций тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов требует адекватной оценки численности зашедших на нерест рыб, особенно там, где запасы достаточно велики и имеется много локальных субпопуляций, как, например, в бассейне Начикинского озера [Варнавский, Варнавская, 1985; Запорожец и др., 2020а, б].

Это озеро расположено в отрогах Срединного хребта, между горными массивами Вачкажец и Халзан, в верховьях р. Плотникова — одного из двух основных притоков р. Большой. Нерест нерки там продолжается более четырех месяцев, в течение которых на каждом из локальных нерестилищ оставляют свое потомство сотни тысяч производителей [Запорожец и др., 2020а, б]. Поэтому для их подсчета приходится проводить фотосъемки с периодом, близким к среднему времени жизни особей, чтобы они не успели прийти и отнерестовать в промежутках, незамеченные наблюдателями. При этом не должно быть и двойного подсчета одних и тех же рыб.

Для учета производителей лососей североамериканские исследователи используют методику, суть которой заключается в суммировании количества рыб, зафиксированных на нерестилищах в ходе регулярных съемок в течение всего периода нереста, и последующем делении полученного значения на среднее время жизни особей в районе, охваченном съемками [Parsons, Skalski, 2009], которое и является ключевым параметром в расчетах.

Поскольку нерест поздней расы начикинской нерки происходит преимущественно на литоральной отмели, оптимальным вариантом для подсчета ее численности является регистрация производителей, находящихся на гнездах или приступающих к их строительству [Запорожец и др., 2020б]. Вследствие этого целью настоящего исследования было определение продолжительности жизни производителей нерки поздней расы непосредственно у нерестовых гнезд, расположенных в литорали Начикинского озера, с помощью мечения и учета меток.

Материалы и методы

Для уточнения сроков жизни производителей непосредственно у нерестовых гнезд в узкой прибрежной полосе (рис. 1, слева) в 2020 г. мы 8 раз проводили их мечение, закрепляя пластиковые стяжки (каждый раз другого цвета) в отверстия у основания спинного плавника (рис. 1, справа) на локальном нерестилище в литорали восточного берега озера в период с 4 сентября по 15 октября (время нереста в этом локусе). Наличие меток у рыб в локусе проверяли до конца октября (до их смерти).



Рис. 1. Фрагмент локального нерестилища (слева) и цветная метка из пластиковой стяжки на спинном плавнике нерки (справа)

Fig. 1. Fragment of local spawning ground (left) and a colored plastic tag on the dorsal fin of sockeye salmon (right)

Этот небольшой залив (длиной около 200 м) между мысом Гришкин Нос и первым устьем р. Гришкиной (рис. 2) — одно из немногих мест в озерном прибрежье, где можно более или менее корректно провести подобный эксперимент по мечению и учету меток на литоральной отмели (глубиной ~0,5–1,5 м). Здесь особи, заходящие с глубины на нерест, практически не смешиваются с более северными группировками, отделенными от них зоной (у мыса), где склон почти отвесно уходит на глубину, поэтому нереста там нет, а производители, идущие в р. Гришкину, заходят туда с юга, отставаясь напротив ее устья, и тоже не смешиваются с этой локальной группировкой. Кроме того, на мысе Гришкин нос (рис. 2) расположен базовый лагерь рыбинспекции, сотрудники которой помогали нам в этой работе.



Рис. 2. Локальное нерестилище нерки (окаймлено красным) на участке от мыса Гришкин Нос до устья р. Гришкиной-1 (снимок со спутника — <http://www.sasgis.org/> — **слева**) и местоположение оз. Начикинского на Камчатке (отмечено кружком — **справа**)

Fig. 2. Local spawning ground of sockeye salmon between Cape Grishkin Nos and the Grishkina-1 River mouth (satellite image — <http://www.sasgis.org/>, **left panel**) and scheme of Lake Nachikinskoye (marked by circle) position in southern Kamchatka (**right panel**)

Каждый раз, двигаясь вдоль берега пешком или на лодке, мы отлавливали закидным неводом максимально возможное количество рыб за несколько последовательных приемов, стараясь не захватывать особей, еще не приступивших к нересту (они стайками держались мористее). Осматривали производителей на предмет наличия метки, а самок — икры, оценивали состояние покровов (производителей с потертостями и пустых самок не метили) и осторожно выпускали назад (относительно движения невода). Лежащих у берега мертвых рыб также осматривали, но их было немного, поскольку часть погибших рыб, соскальзывая по склону, погружалась в недоступную глубину, другую часть съедали хищники, унося в лес, либо их останки замывало в песок постоянными нагонными ветрами. Всего было помечено 594 рыбы и еще 506 осмотрено без мечения.

По полученным данным строили графики выживаемости рыб. Поскольку на плоскости (рис. 3) сумма отрезков, соответствующих времени жизни особей в группе меченых рыб, геометрически складывается в фигуру, ограниченную кривой их выживаемости и осями координат, среднее время жизни каждой из таких групп вычисляли как отношение площади этой фигуры к исходному количеству меченых рыб. При этом делали поправку на общее количество производителей, нерестующих в этом локусе в данный день, подсчитанное по фото с квадрокоптера перед отловом (см. рис. 1 слева), увеличивая промежуточный результат на отношение этого числа к исходному количеству меченых рыб группы.

Площадь фигуры (S) определяли методом «трапециевидного приближения» — численного интегрирования функции одной переменной, которое заключается в замене

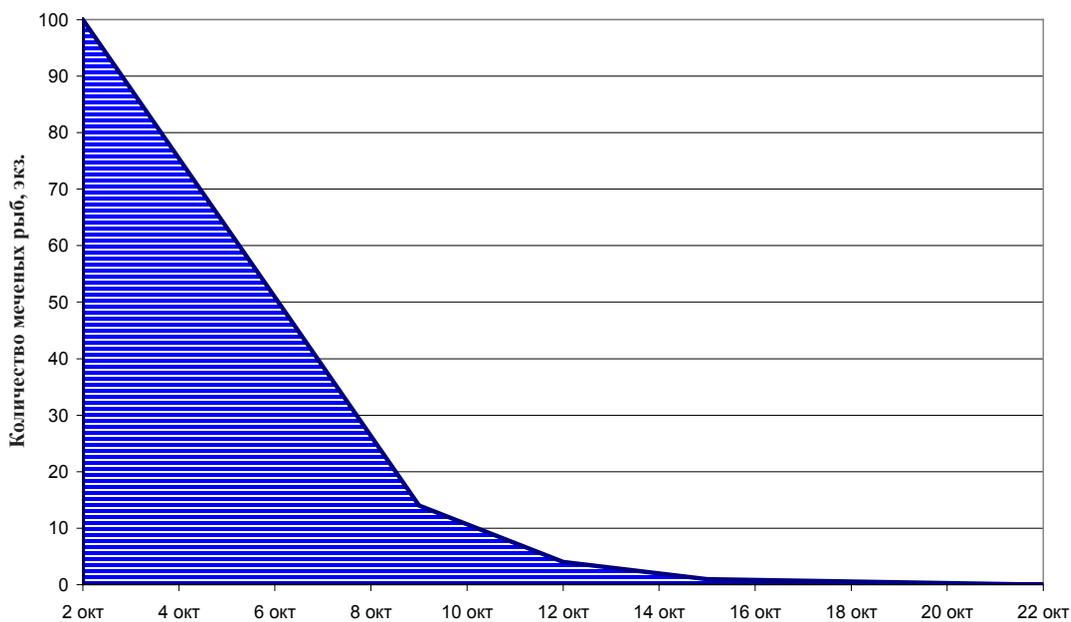


Рис. 3. Кривая выживаемости рыб группы № 5 с корректировкой по численности производителей, нерестующих в локусе в дни обследований

Fig. 3. Survival curve for the monitored group of fish No. 5 adjusted for the number of spawners spawned in the locus on the days of survey

на каждом элементарном отрезке подынтегральной функции на многочлен первой степени, т.е. линейную функцию [Демидович, Марон, 1966]:

$$S = \sum_{i=2}^m (D_i - D_{i-1}) \frac{(N_i + N_{i-1})}{2},$$

где D_i — дата обследования группы; N_i — количество меченых производителей нерки, наблюдаемое при i -том обследовании группы, число которых — m .

Для математической обработки и построения графиков использовали программы Excel и Statistica.

Результаты и их обсуждение

Средневзвешенное время жизни нерки на нерестовых гнездах в характерном локусе восточного побережья оз. Начикинского было вычислено по всем восьми средним значениям для групп с учетом их численности и составило $5,1 \pm 0,1$ дня (табл. 1). При этом искомый показатель варьировал в группах мечения от 9 дней в начале нереста до 3 дней — в конце (рис. 4).

Применив ту же методику, мы рассчитали время жизни у гнезд по материалам аналогичного эксперимента, проведенного в 2018 г. на 116 меченых рыбах (всего было просмотрено около 200 экз.) [Запорожец и др., 2020а] (табл. 2). Результат получился практически такой же, как и в 2020 г., — $5,1 \pm 0,2$ дня (стандартная ошибка больше, поскольку объем данных меньше, но показатель репрезентативности выборки — 3,9 % — вполне удовлетворителен).

Похожие работы выполнили канадские ученые на кижуче в 1987–1990 гг. [Bocking et al., 1988; English et al., 1992]. Разница заключается в основном в том, что исследования проводили в небольших ручьях (на о. Ванкувер), но меченых рыб не отлавливали, как мы, а собирали после их гибели и считывали метки.

Эксперименты с мечением нерки на Начикинском озере, проведенные в 2018 и 2020 г., показали, что рыбы, вставшие на гнезда в начале периода нереста, живут дольше, чем те, которые приступают к нересту ближе к концу сезона (табл. 1, 2; рис. 4).

Таблица 1

Определение среднего времени жизни нерки с помощью мечения по группам с корректировкой на численность рыб в локусе в 2020 г.

Table 1

Determination of the average residence time for sockeye spawners on the spawning grounds using tagging by groups adjusted for the number of fish in the locus in 2020

№ метки (серии)	Дата	Время учета метки ($D_t - D_{t-1}$), сут	Число просмотренных рыб, экз.	Число меченых рыб (N_t), экз.	Число рыб в локусе на фото, экз.	Число меченых рыб с поправкой на весь локус, экз.	Площадь под фрагментом кривой выживаемости (S), дней*экз.	Среднее время жизни нерки в подгруппах мечения, сут
1	04.09	0	60	60	247			
	11.09	7	141	22	240	37	341	
	21.09	10	184	0	330	0	187	9
2	11.09	0	141	87	240			
	21.09	10	184	0	330	0	435	5
3	21.09	0	184	100	330			
	24.09	3	170	17	420	42	213	
	02.10	8	240	7	446	13	220	
	09.10	7	138	0	337	0	46	5
4	24.09	0	170	100	420			
	02.10	8	240	7	446	13	452	
	09.10	7	138	0	337	0	46	5
5	02.10	0	240	100	446			
	09.10	7	138	14	337	34	470	
	12.10	3	110	4	176	6	61	
	15.10	3	45	1	93	2	13	
	22.10	7	13	0	13	0	7	6
6	09.10	0	138	69	337			
	12.10	3	110	19	176	30	149	
	15.10	3	45	7	93	14	67	
	22.10	7	13	0	13	0	51	4
7	12.10	0	110	59	176			
	15.10	3	45	9	93	19	116	
	22.10	7	13	1	13	1	69	
	29.10	7	0	0	0	0	4	3
8	15.10	0	45	19	93			
	22.10	7	13	3	13	3	77	
	29.10	7	0	0	0	0	11	5

Отрицательный тренд продолжительности жизни нерки в нашей работе (с 9 дней — в начале, до 3 — в конце) хорошо согласуется с данными других исследователей, поскольку рыбы, подошедшие позднее, как правило, более зрелые, времени на нерест у них меньше [Perrin, Irvine, 1990; English et al., 1992]. В то же время этот показатель в наших экспериментах оказался меньше, чем в работах ряда авторов [Кузнецов, 1928; Крохин, Крогиус, 1937; Killick, 1955; Семенченко, 1993; Lady, Skalski, 1998; Netrick, Nemeth, 2003]. Возникает вопрос — каковы же причины заметных различий, полученных разными исследователями? Попробуем разобраться, опираясь на материалы очень подробных обзоров оценок времени жизни тихоокеанских лососей, полученных разными методами [Perrin, Irvine, 1990; Parsons, Skalski, 2009].

В Северной Америке подсчет пропуска лососей в водоем или водоток зачастую основывается на оценке среднего времени, которое живая рыба проводит в исследуемом районе. Авторы обзоров [Perrin, Irvine, 1990; Parsons, Skalski, 2009], анализируя множество данных, сообщают, что это определение имеет широкие пространственные

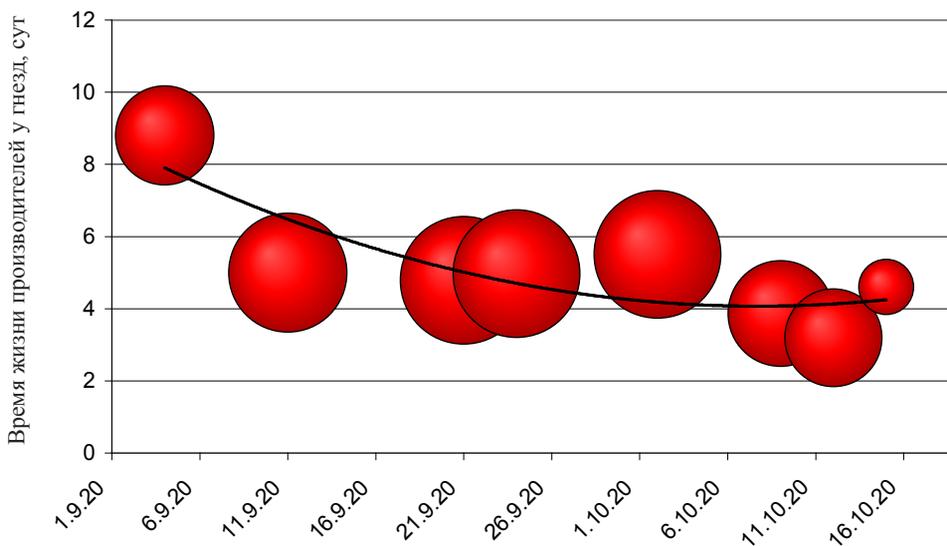


Рис. 4. Диаграмма изменения времени жизни нерки на нерестовых гнездах в литорали восточного берега оз. Начикинского в 2020 г., построенная с учетом численности групп мечения
 Fig. 4. Diagram of the residence time variation for sockeye spawners on the spawning nests in the littoral zone at eastern shore of Lake Nachikinskoye in 2020 (with account of the tagged groups number)

Таблица 2

Определение среднего времени жизни нерки с помощью мечения по группам с коррективкой на численность рыб в локусе в 2018 г.

Table 2

Determination of the average residence time for sockeye spawners on the spawning grounds using tagging by groups adjusted for the number of fish in the locus in 2018

№ метки (серии)	Дата	Время учета метки ($D_i - D_{i-1}$), сут	Число просмотренных рыб, экз.	Число меченых рыб (N_i), экз.	Число рыб в локусе на фото, экз.	Число меченых рыб с поправкой на весь локус, экз.	Площадь под фрагментом кривой выживаемости (S), дней*экз.	Среднее время жизни нерки в группах мечения, сут
1	12.09	0	30	30	514			
	27.09	15	45	0	507	0	225	8
2	27.09	0	45	38	507			
	02.10	5	48	5	221	23	153	
	08.10	6	75	0	298	0	66	6
3	02.10	0	48	48	221			
	08.10	6	75	0	298	0	144	3

границы, поскольку его можно применять как для всего потока (водного бассейна), так и для маленького гнезда, и тогда его называют временем пребывания на гнезде. На практике могут возникать ошибки как в сторону увеличения — при несвоевременном подсчете снетки, — так и в сторону уменьшения, если точно не известно время прибытия производителей к месту съемок. Причем чем больше интервал между съемками, тем больше погрешность. Определенная вариативность связана и с разнообразием методов сбора данных [Parsons, Skalski, 2009].

К явным параметрам, влияющим на реальное время жизни производителей в районе съемок, относят географическое положение водоема, время прибытия производителей на нерестилища, соотношение полов, плотность нереста и размер тела рыб [Killick, 1955; Neilson, Geen, 1981; Ames, 1984; van den Berghe, Gross,

1986; Семенченко, 1993; Carlson et al., 2004]. Поэтому оценки продолжительности жизни не могут быть экстраполированы из одного запаса или потока в другой или между годами, не внося потенциально серьезной ошибки в оценку пропуска. Срок жизни рыб в месте обследования должен определяться на конкретном участке и желательно в тот же год.

В связи с этим приводим длину рыб (по Смитту) и долю самцов у производителей в локусе, где мы определяли продолжительность жизни нерки у гнезд в 2020 г.: соответственно $54,1 \pm 5,9$ см и 0,62 ($N = 60$ экз.). Для сравнения, приведем те же характеристики поздней нерки оз. Начикинского в период 1989–2020 гг.: соответственно $55,1 \pm 0,2$ см и 0,58 ($N = 1755$ экз.), которые свидетельствуют об отсутствии статистических различий между ними и предполагают, что наши экспериментальные выборки производителей в целом соответствуют (по размерам) «генеральной совокупности», представляющей подходы нерки за последние 30 лет.

Наши исследования нереста нерки в бассейне оз. Начикинского, проведенные ранее, показывают, что продолжительность жизни производителей может различаться даже на разных озерных стациях [Запорожец и др., 2020а, б]. Так, значительная часть нерестилищ (~70–80 % от общей площади) находится на небольшой глубине (0,5–1,5 м), поэтому заметное количество рыб ежедневно поедают медведи, курсирующие вдоль берега (рис. 5). Кроме того, эти набеги сильно стрессируют оставшихся особей.



Рис. 5. Медведи, поедающие подошедшую на нерест нерку (автор — А.Н. Калинов)
Fig. 5. Bears eating sockeye salmon that came for spawning (photo by A.N. Kalinov)

Известно, что в подобных случаях срок нахождения производителей на гнездах может сильно сокращаться. Так, по данным Циноды [Tsunoda, 1967], продолжительность жизни нерки в притоке оз. Брукс на Аляске составляла 8–12 дней (от входа в ручей до смерти), а время присутствия на гнезде самок — 1–2 дня, самцов — 2–3 дня. Маттисен [Mathisen, 1962] сообщил, что процесс нереста нерки в руч. Хиден-Крик, притоке оз. Алектнагик на Аляске, проходил в среднем за четыре дня, хотя средняя продолжительность жизни самок была 5,6 дня, а самцов — 6,6 дня (с тех пор, как они входили в реку). Позже, в 1999–2004 гг., там же (на руч. Хиден-Крик) работали Стефания Карлсон с коллегами [Carlson et al., 2004], которые в итоге этого пятилет-

него исследования на 579 самцах нерки определили, что средняя продолжительность «репродуктивной жизни» (у гнезда) для джеков (самцов в возрасте 1+) составила 5,8 дня (95 %-ный доверительный интервал — 4,8–7,1 дня) и 3,1 дня — для самцов неджеков (95 %-ный доверительный интервал — 2,9–3,4 дня). Отчасти это связано с тем, что медведи предпочитают крупных самцов мелким. Этими же авторами также сделан вывод о том, что медведи в значительной степени укорачивают жизнь лососей на мелких нерестилищах, а в глубоких — довольствуются умирающими особями. Видимо, в связи с этим в озерах рыбы, по большей части, созревают на недоступной медведям глубине, а потом быстро заполняют нерестилища, роют гнезда и нерестятся [Clark, 1959; Запорожец и др., 20206].

Особенно заметна убыль производителей нерки там, где скорый уход рыб на глубину невозможен или проблематичен, например, в ключе Медвежем (на северо-востоке оз. Начикинского): в начале сентября 2020 г. чайки и медведи практически уничтожили в течение двух-трех дней несколько тысяч рыб, подошедших на нерест (рис. 6).



Рис. 6. Скопления нерки, подошедшей на нерест в ключ Медвежий, в его устье (**вверху**) и в ключе (**внизу**), где видны куски разорванных медведем рыб

Fig. 6. Accumulations of sockeye salmon came for spawning to the Bear Spring in its mouth (**upper panel**) and stream (**bottom panel**). Pieces of fish torn by a bear are visible

Другая (небольшая по площади) часть нерестилищ расположена преимущественно на глубинах, почти недоступных хищникам (2,5–5,0 м), продолжительность жизни нерки на гнездах там больше. Отрицательную связь между глубиной нереста лососей и интенсивностью поедания их медведями напрямую и косвенно подтверждают и другие исследователи [Quinn et al., 2001; Carlson et al., 2004; Gende et al., 2004; Carlson, Quinn, 2007].

Заключение

В результате экспериментов, проведенных в течение двух полевых сезонов в 2018 и в 2020 гг., было определено, что время жизни нерки на нерестовых гнездах в характерном локусе литорального мелководья оз. Начикинского составляет около 5 дней, именно это значение следует использовать при расчетах там численности производителей.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников управления по контролю, надзору и охране водных биологических ресурсов и их среды обитания Северо-восточного территориального управления Федерального Агентства по рыболовству и членов ассоциации Рыбопромышленников Камчатского края «Река Большая» за помощь при проведении полевых работ. Выражаем также благодарность ведущему научному сотруднику КамчатНИРО, канд. ф.-м. наук О.И. Ильину за консультации в области статистических методов.

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

Варнавский В.С., Варнавская Н.В. Оценка миграции между внутривидовыми группировками ранненерестующей расы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) оз. Начикинского (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25, вып. 5. — С. 157–159.

Демидович Б.П., Марон И.А. Основы вычислительной математики : учеб. пособие. — М. : Наука, 1966. — 664 с.

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. — 2020а. — Вып. 56. — С. 35–62. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.56.35-62.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. Оценка численности производителей нерки и их распределение по нерестовым стациям в бассейне Начикинского озера (Камчатка) в 2019 г. // Изв. ТИНРО. — 2020б. — Т. 200, вып. 3. — С. 618–634. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-618-634.

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.

Семенченко Н.Н. Продолжительность жизни производителей нерки *Oncorhynchus nerka* на нерестилище и факторы, ее определяющие // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 4. — С. 550–555.

Ames J. Puget Sound chum salmon escapement estimates using spawner curve methodology. In Proceedings of the workshop on stream indexing for salmon escapement estimations // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1984. — № 1326. — P. 133–148.

Bocking R.C., Irvine J.R., English K.K., Labelle M. Evaluation of random and indexing sampling designs for estimating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) escapement to three Vancouver Island streams : Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1988. — № 1639. — 95 p.

Carlson S.M., Quinn T.P. Ten years of varying lake level and selection on size-at-maturity in sockeye salmon // Ecology. — 2007. — Vol. 88, № 10. — P. 2620–2629. DOI: 10.1890/06-1171.1.

Carlson S.M., Rich H.B., Quinn T.P. Reproductive life-span and sources of mortality for alternative male life-history strategies in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Zool. — 2004. — Vol. 82, № 12. — P. 1878–1885. DOI: 10.1139/z04-189.

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

English K.K., Boocking 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.

Gende S.M., Quinn T.P., Hilborn R. et al. Brown bears selectively kill salmon with higher energy content but only in habitats that facilitate choice // Oikos. — 2004. — Vol. 104, № 3. — P. 518–528.

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.

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.

Neilson J.D., Geen G.H. Enumeration of spawning salmon from spawner residence time and aerial counts // Trans. Am. Fish. Soc. — 1981. — Vol. 110, Iss. 4. — P. 554–556. DOI: 10.1577/1548-8659(1981)110<554:EOSSFS>2.0.CO;2.

Parsons A.L., Skalski J.R. A Statistical Critique of Estimating Salmon Escapement in the Pacific Northwest : Vol. 24: The design and analysis of salmonid tagging studies in the Columbia basin. — U.S. Department of Energy Bonneville Power Administration Division of Fish and Wildlife. Portland, OR, 2009. — 286 p.

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 Th.P., Wetzel L.A., Bishop S. et al. Influence of breeding habitat on bear predation and age at maturity and sexual dimorphism of sockeye salmon populations // Can. J. Zool. — 2001. — Vol. 79, № 10. — P. 1782–1793. DOI: 10.1139/z01-134.

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.

van den Berghe E.P., Gross M.R. Length of breeding life of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. — 1986. — Vol. 64, № 7. — P. 1482–1486. DOI: 10.1139/z86-221.

References

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.

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Feldman, M.G., Investigation of the spawning sockeye salmon in the pool of the Nachikinskoe Lake (south-western Kamchatka) with the help of a quadcopter in 2018, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, vol. 56, pp. 35–62. doi 10.15853/2072-8212.2020.56.35-62

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and 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. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, iss. 3, pp. 618–634. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-618-634

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.

Semenchenko, N.N., Life expectancy of spawning grounds for spawning grounds of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1993, vol. 33, no. 4, pp. 550–555.

Ames, J., Puget Sound chum salmon escapement estimates using spawner curve methodology. In Proceedings of the workshop on stream indexing for salmon escapement estimations, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1984, no. 1326, pp. 133–148.

Bocking, R.C., Irvine, J.R., English, K.K., and Labelle, M., Evaluation of random and indexing sampling designs for estimating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) escapement to three Vancouver Island streams, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1988, no. 1639.

Carlson, S.M., and Quinn, T.P., Ten years of varying lake level and selection on size-at-maturity in sockeye salmon, *Ecology*, 2007, vol. 88, no. 10, pp. 2620–2629. doi 10.1890/06-1171.1

Carlson, S.M., Rich, H.B., and Quinn, T.P., Reproductive life-span and sources of mortality for alternative male life-history strategies in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Can. J. Zool.*, 2004, vol. 82, no. 12, pp. 1878–1885. doi 10.1139/z04-189

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

English, K.K., Bocking, 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.

Gende, S.M., Quinn, T.P., Hilborn, R., Hendry, A.P., and Dickerson, B., Brown bears selectively kill salmon with higher energy content but only in habitats that facilitate choice, *Oikos*, 2004, vol. 104, no. 3, pp. 518–528.

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.

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.

Neilson, J.D. and Geen, G.H., Enumeration of spawning salmon from spawner residence time and aerial counts, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1981, vol. 110, no. 4, pp. 554–556. doi 10.1577/1548-8659(1981)110<554:EOSSFS>2.0.CO;2

Parsons, A.L. and Skalski, J.R., A Statistical Critique of Estimating Salmon Escapement in the Pacific Northwest, *Vol. 24: The design and analysis of salmonid tagging studies in the Columbia basin*, U.S. Department of Energy Bonneville Power Administration Division of Fish and Wildlife. Portland, OR, 2009.

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, Th.P., Wetzel, L.A., Bishop, S., Overberg, K., and Rogers, D.E., Influence of breeding habitat on bear predation and age at maturity and sexual dimorphism of sockeye salmon populations, *Can. J. Zool.*, 2001, vol. 79, no. 10, pp. 1782–1793. doi 10.1139/z01-134

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.

van den Berghe, E.P. and Gross, M.R., Length of breeding life of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Can. J. Zool.*, 1986, vol. 64, no. 7, pp. 1482–1486. doi 10.1139/z86-221

Поступила в редакцию 24.03.2021 г.

После доработки 8.04.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.