

Научная статья

УДК 597.552.511–135.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368

EDN: FCHNIW

**ПРОИЗВОДИТЕЛИ НЕРКИ В БАССЕЙНЕ НАЧИКИНСКОГО ОЗЕРА
(ЮГО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА): БИОЛОГИЯ И ЧИСЛЕННОСТЬ****О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец***

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. Охарактеризовано состояние нерестовой части популяции начикинской нерки в 2002–2021 гг. Установлено, что производители ранней расы, заходя весной и в начале лета с моря в озеро, созревают на глубине и нерестятся с июля до конца августа в трех разных локусах — ручьевых, ключевых и озерных, образуя соответствующие экотипы, а поздней расы заходят в июле-августе, созревают и нерестятся до декабря в таких же локусах. Производители обеих рас различаются также возрастной структурой, размерами тела и плодовитостью, в популяции преобладают самцы, среди которых растет доля мелких особей. По материалам авиаучетов количество рыбы на нерестилищах постепенно уменьшалось вплоть до 2016 г. В результате съемок с квадрокоптера представлены данные о численности нерки ранней и поздней рас на разных нерестилищах в 2018–2021 гг. Количество производителей ранней расы колебалось в пределах ~100–400 тыс. экз., поздней — ~300–500 тыс. экз.; изменения численности производителей по расам несинхронны. Выявленные значительные нерестовые запасы требуют не только надежной охраны, но и ежегодного изучения с целью прогнозирования дальнейших подходов.

Ключевые слова: нерка, расы, биологические характеристики, нерест, динамика, учет численности

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Производители нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка): биология и численность // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 351–368. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Original article

**Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye Lake
(south-western Kamchatka): biology and abundance****Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets****

*, ** Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),

18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

* D.Biol., leading researcher, kamzaporozh@gmail.com

** Ph.D., leading researcher, zaporozhets.g.v@kamniro.ru.

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, kamzaporozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, zaporozhets.g.v@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772.

Abstract. State of the spawning part of the sockeye salmon population in Lake Nachikinskoye is characterized. Adults of the early race enter the lake from the sea in spring and early summer, mature at a depth and spawn from July to late August in three different loci — creeks, springs and lake, forming the corresponding ecotypes. The late race representatives enter the lake in July–August, mature, and spawn until December in the same loci. The races differ in age structure, size and fecundity. Males dominate in both races, with a growing proportion of small-sized individuals. According to the materials of aero surveys, the number of fish on the spawning grounds decreased gradually until 2016. Recent data are presented for the number of sockeye salmon belonged to early and late races on certain spawning grounds in the lake basin, based on results of quadrocopter surveys in 2018–2021. The number of the early race spawners was $\sim 100\text{--}400 \times 10^3$ ind., late race $\sim 300\text{--}500 \times 10^3$ ind.; the fluctuations were not synchronous between the races. These great spawning stocks require reliable protection and detailed annual monitoring to predict further changes.

Keywords: sockeye salmon, race, biological characteristics, spawning, dynamics, fish stock accounting

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye Lake (south-western Kamchatka): biology and abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 351–368. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Введение

Первые данные о биологических характеристиках производителей нерки ранней и поздней рас, нерестующей в бассейне Начикинского озера, были получены в начале 1930-х гг. научным сотрудником Камчатского отделения ТИРХ Р.С. Семко [1935]; следующий рукописный отчет, содержащий биологические характеристики производителей ранней расы нерки, появился в начале 1980-х гг. [Варнавская, 1981]. Первыми публикациями были две наши работы, в которые вошли материалы о производителях начикинской нерки обеих рас за период 1986–2012 гг. [Запорожец, Запорожец, 2013; Запорожец и др., 2013]. С тех пор получены новые данные, в том числе по срокам и местам нереста, по характеристикам производителей ранней нерки, нерестящейся в озерной литорали, а поздней — в ключах и притоках, требующие анализа и осмысления, принимаая во внимание важность этого объекта в регионе.

Учет численности производителей нерки в бассейне Начикинского озера (как и по всей р. Большой) с 1957 г. осуществляли авианаблюдатели с самолетов и вертолетов [Крогиус, 1955; Остроумов, 1964, 1970]. Позже его стали дополнять наземные обследования [Запорожец, Запорожец, 2015, 2017]. С 2017 г. мы начали внедрять в этом районе количественную оценку нерестующей нерки с помощью фотосъемок с quadrocoptera с последующей обработкой снимков [Запорожец, Запорожец, 2017, 2018], при этом обнаружались значительные отличия наших данных от авиаучетных [Запорожец и др., 2020а, б]. Расширение и углубление наших исследований привело к увеличению не только объема обрабатываемых материалов, но и суммарного ежегодно учитываемого количества нерестовавших рыб, что вызвало необходимость корректировки данных по динамике численности начикинской нерки за последние четыре года. Поэтому было решено обработать по единой методике и представить материалы съемок с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА), реконструировав по возможности недостающие данные.

Цель настоящей работы — охарактеризовать состояние нерестовой части популяции начикинской нерки в современный период. Для этого надо было, во-первых, провести статистический анализ различий основных биологических показателей производителей нерки из разных эколого-темпоральных группировок и оценить динамику трендов; во-вторых, представить данные по численности ранней и поздней рас начикинской нерки, полученные авианаблюдателями в 1957–2021 гг., затем — с помощью БПЛА в период 2018–2021 гг., и сравнить данные за последние четыре года.

Материалы и методы

Озеро Начикинское, в бассейне которого нерестится множество производителей нерки, расположено на юге Камчатского полуострова. Здесь берет исток р. Плотникова, которая, сливаясь с р. Быстрой, образует р. Большую — крупнейшую водную артерию юго-западной Камчатки. Площадь озера составляет 7,14 км², длина — 5,4 км, ширина — 2,5 км, максимальная глубина — 36,5 м [Николаев, Николаева, 1991], периметр ~17 км. Площадь озерного бассейна — около 200 км², расстояние по реке до моря — около 200 км. В озеро впадает ряд водотоков и у его береговой линии имеются многочисленные выходы грунтовых вод — лимно- и реокрены.

В работе использованы материалы биологического анализа производителей начикинской нерки, собранные сотрудниками КамчатНИРО в 2002–2021 гг. — 2374 экз., из них 1173 особи ранней расы и 1201 поздней; для сравнительного анализа использована также выборка ранней нерки (633 экз.) Р.С. Семко за 1934 г. Общий объем проб составил 3007 экз. Конкретное место вылова, позволяющее определить экотип нерестилищ, зафиксировано только у 1937 особей ранней и поздней рас.

Рыбу на нерестилищах отлавливали сетью преимущественно незрелую, измеряли, брали чешую, определяли пол и аккуратно выпускали в воду. Поэтому данных по массе и плодовитости особей относительно немного.

Возраст большинства рыб (2261 экз.) определен по чешуе О.М. Запорожцем и частично — Е.Г. Погодаевым. Для обозначения возраста применяли систему классификации [Коо, 1962], при которой пресноводный возраст отделяется точкой от морского, а общий возраст возврата получается суммированием пресноводного и морского.

Методы сбора данных по численности (съёмки нерестящихся производителей с БПЛА) в 2018 и 2019 гг. подробно описаны ранее [Запорожец и др., 2020а, б]. Маршруты съёмок в 2020 и 2021 гг. были сходны с таковыми в 2019 г., но длина их в притоках увеличилась до 50 км за день, число полетов — до 140 за сезон, промежутки уменьшились с 9 до 7 дней (для большей детализации динамики нереста), а интервалы между кадрами при съёмках — до 5 с (для улучшения качества ортотрансформации). За счет оптимизации точек начала и конца каждой съёмки, заблаговременного планирования полетных миссий в программе DJI Pilot [<https://www.dji.com/ru/downloads/djiapp/dji-pilot>] и автоматизации самих полетов в 2021 г. удавалось за один рабочий день совместить облеты периметра озера, маневрируя галсами (~20 км), со съёмками его притоков (~30 км), что ранее занимало как минимум 2 дня. Это позволило получить в 2021 г. наиболее полные данные, несмотря на неблагоприятную погоду для полетов. Подсчет поздней нерки производили по снимкам тотально по всему периметру озера, используя по возможности мозаики ортотрансформированных снимков.

Нами пересмотрены все данные по учету численности производителей, собранные с помощью квадрокоптера Phantom 4 Pro в 2018–2021 гг., по большей части заново обработаны их массивы по одним и тем же схемам. Основанием для реконструкции неполных данных по численности ранней нерки в 2018 и 2019 гг. послужила сходная динамика изменения количества производителей от начала их хода в притоки озера до окончания нереста в 2020 и 2021 гг., характеризующаяся довольно резким ростом до пиковых значений и более медленным и протяженным спадом. Реконструкция данных хода и нереста, направленная на более адекватное отражение реальной межгодовой динамики численности, стала возможна в тех водотоках, где были данные по пиковым значениям количества производителей и сведения о времени начала и конца нереста в притоках.

Оценка общей численности во всех случаях выполнена методом «трапециевидного приближения» — численного интегрирования функции одной переменной, которое заключается в замене на каждом элементарном отрезке подынтегральной функции на линейную [Демидович, Марон, 1966]. Площадь под

графиком аппроксимировали прямоугольными трапециями, используя формулу [Millar, Jordan, 2013]

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

где AUC — площадь под кривой (Area Under the Curve), соединяющей концы ординат, соответствующих данным съемок; t_i — день года, а c_i — количество производителей нерки, наблюдаемое для i -того обследования (число которых m), экз.; N — количество нерестившихся рыб, экз.; S — среднее время жизни рыб на гнездах, дни.

Этот способ расчета численности пропуска лососей используется давно [English et al., 1992; Hill, 1997; Quinn, Gates, 1997; Bue et al., 1998; Murdoch et al., 2018; и др.] и считается наиболее точным по сравнению с другими, за исключением случаев, когда данные обследований сильно разрежены либо первый и последний отсчеты 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]. Поэтому предпосылками репрезентативности наших итоговых данных было наличие нулевых значений численности производителей на нерестилищах в начале и в конце анализируемых кривых и близость периода съемок к среднему времени жизни производителей [Запорожец, Запорожец, 2021].

Для оценки многолетней численности подходов использовали информацию по заполнению нерестилищ, полученную в ходе авиаучетных работ КамчатНИРО, и материалы промысловой статистики Северо-Восточного территориального управления Федерального агентства по рыболовству.

Результаты исследований обработаны с помощью программ STATISTICA и Excel. В ходе дисперсионного анализа биологических данных сравнивали основные характеристики (длину тела АС, массу, плодовитость, возраст) рыб разных экологических форм, рас и экотипов. При рассмотрении возрастной структуры субпопуляций использовали частотный анализ, для оценки влияния возраста пресноводного и морского нагула на размеры производителей — анализ корреляций.

Результаты и их обсуждение

Нерка в бассейне оз. Начикинского представлена двумя расами — ранней, идущей на нерест весной и в начале лета, и поздней, подходящей в июле и нерестящейся в августе [Бараненкова, Семко, 1934; Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937]. Нашими исследованиями установлено, что ранняя нерка идет вверх по р. Плотникова с начала мая до конца июля, созревает в озерной котловине и нерестится с июля до конца августа в основном в притоках озера (ручьевого экотип), немного в ключах (ключевой экотип) и совсем мало — на озерной литорали (озерный экотип). Производители поздней расы заходят с моря в июле-августе, созревают в озере (преимущественно на глубине) и нерестятся с августа по декабрь, по большей части в озерной литорали (озерный экотип), а также в ключах (ключевой экотип) и притоках (ручьевого экотип), т.е. сроки нереста и его места частично перекрываются.

Условия инкубации икры на литорали озера, в ключах и в притоках существенно различаются, нагул молоди трех экотипов обеих рас происходит в озере, но разный период времени. Различаются период морского нагула и возраст возврата (табл. 1), которые в том числе определяют размеры, массу и плодовитость взрослых рыб.

Известно, что продолжительность пресноводного и морского нагула по-разному влияет на такие важные биологические характеристики возвращающихся производителей, как длина тела, масса и плодовитость, причем неоднозначно в разных экологических группировках [Burgner, 1991; Запорожец и др., 2013; Запорожец, Запорожец, 2020; и др.].

Таблица 1

Статистические значения пресноводного, морского и общего возраста (среднее \pm ст.ош.) ранней и поздней начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 1

Dynamics of the freshwater, marine and total age for sockeye salmon in Nachikinskoye Lake belonged to early and late races in 2002–2021 (average \pm standard error)

Возраст, годы	Раса			
	Ранняя		Поздняя	
	Самки (445 экз.)	Самцы (669 экз.)	Самки (517 экз.)	Самцы (630 экз.)
Пресноводный	1,35 \pm 0,02	1,49 \pm 0,02	1,41 \pm 0,02	1,42 \pm 0,02
Морской	3,02 \pm 0,01	2,33 \pm 0,02	2,96 \pm 0,01	2,57 \pm 0,03
Общий	4,37 \pm 0,03	3,82 \pm 0,02	4,37 \pm 0,02	3,99 \pm 0,03

В целом средний возраст возврата на нерест поздней нерки ($4,16 \pm 0,02$; $n = 1147$) достоверно больше ($p < 0,0001$), чем ранней ($4,04 \pm 0,02$; $n = 1114$). В то же время при сравнении длительности пресноводного нагула у самок ранней и поздней рас (без разделения на экотипы), а также у самцов достоверность различий не достигает первого уровня значимости ($p < 0,05$). Однако самцы нерки ранней расы нагуливаются в пресной воде дольше, чем самки; период морского нагула первых, наоборот, меньше, чем вторых. Кроме того, самцы поздней расы проводят в море больше времени, чем ранней, и общий возраст (возраст возврата) поздних самцов больше, чем возраст ранних. Суммарный возраст самок ранней расы больше, чем возраст самцов.

Также изучены соответствующие характеристики нерки из трех экотипов обеих рас (табл. 2). У самок ранней нерки все различия по пресноводному возрасту недостоверны (возможно, из-за малого объема озерных и ключевых выборок), а у самцов явно прослеживается тенденция к его увеличению в ряду «озерные — ручьевые — ключевые», и этот показатель у «ключевых» самцов достоверно максимален. Морской возраст поздних самцов явно больше, чем ранних, но внутри расовых групп этот показатель по экотипам не различается. Распределение показателей общего возраста близко к пресноводному: у самок все различия недостоверны, а у «ключевых» самцов этот показатель достоверно максимален.

Данные о возрастной структуре в группах производителей разных рас нерки представлены на рис. 1, где хорошо видно, что ее разнообразие максимально у самцов поздней расы (11 возрастных классов с доминантами 1.3 (36 %) и 2.3 (26 %)), а минимально у самок той же расы (6 возрастных классов с доминантами 1.3 (59 %) и 2.3 (34 %)).

Отметим, что Р.С. Семко [1935] по данным, собранным в 1934 г., не выявил различий по возрастной структуре между ранней и поздней расами начикинской нерки. Н.В. Варнавская [1981] у рыб ранней расы выделила четыре возрастных класса — 1.1, 1.2, 1.3 и 1.4. Те же классы мы насчитали у самцов и у самок ранней нерки в выборке Р.С. Семко за 1934 г. (633 экз.). Увеличение числа возрастных классов в последние десятилетия за счет удлинения сроков пресноводного нагула с 1 до 3 лет, особенно у самцов поздней расы, по-видимому, явилось последствием значительного браконьерского изъятия нерки, в первую очередь крупных особей, в 1990–2000-е гг. [Запорожец, Запорожец, 2007]. Подтверждением могут служить данные о том, что интенсивный промысел способствует не только уменьшению численности, но и смещению сроков нереста на более позднее время, измельчанию рыб и омоложению стад, при этом мелкие самцы имеют максимальный уровень гетерозиготности [Алтухов, Варнавская, 1983].

Корреляционный анализ данных начикинской нерки за 2002–2021 гг. показал достоверно отрицательное влияние длительности пресноводного периода и положительное — морского, особенно у самцов обеих рас ($R = 0,78$), на конечные размеры рыб. По нашим данным, длина самок и их плодовитость у ранней расы самые большие у особей, скатившихся годовиками и двухгодовиками и проживших в море 4 года, у

Таблица 2

Статистические значения пресноводного, морского и общего возраста (среднее ± ст.ош.) разных рас и экотипов начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 2

Dynamics of the freshwater, marine and total age for sockeye salmon in Nachikinskoye Lake belonged to certain races and ecotypes in 2002–2021 (average ± standard error; n — number of specimens)

Раса, пол, экотип	п, экз.	Пресноводный возраст	Морской возраст	Общий возраст
Ранняя, самки				
Озерный	5	1,80 ± 0,20	3,00 ± 0,00	4,80 ± 0,20
Ручьевой	386	1,34 ± 0,03	3,02 ± 0,01	4,36 ± 0,03
Ключевой	1	2,00 ± 0,00	3,00 ± 0,00	5,00 ± 0,00
Поздняя, самки				
Озерный	244	1,33 ± 0,03	2,96 ± 0,01	4,30 ± 0,03
Ручьевой	76	1,38 ± 0,06	2,89 ± 0,04	4,28 ± 0,05
Ключевой	35	1,57 ± 0,08	3,00 ± 0,00	4,57 ± 0,08
Ранняя, самцы				
Озерный	10	1,10 ± 0,10	2,10 ± 0,10	3,20 ± 0,20
Ручьевой	622	1,51 ± 0,02	2,31 ± 0,02	3,82 ± 0,03
Ключевой	2	2,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	4,00 ± 0,00
Поздняя, самцы				
Озерный	332	1,30 ± 0,03	2,47 ± 0,04	3,77 ± 0,04
Ручьевой	84	1,51 ± 0,05	2,87 ± 0,05	4,38 ± 0,08
Ключевой	46	1,96 ± 0,04	2,80 ± 0,06	4,76 ± 0,07

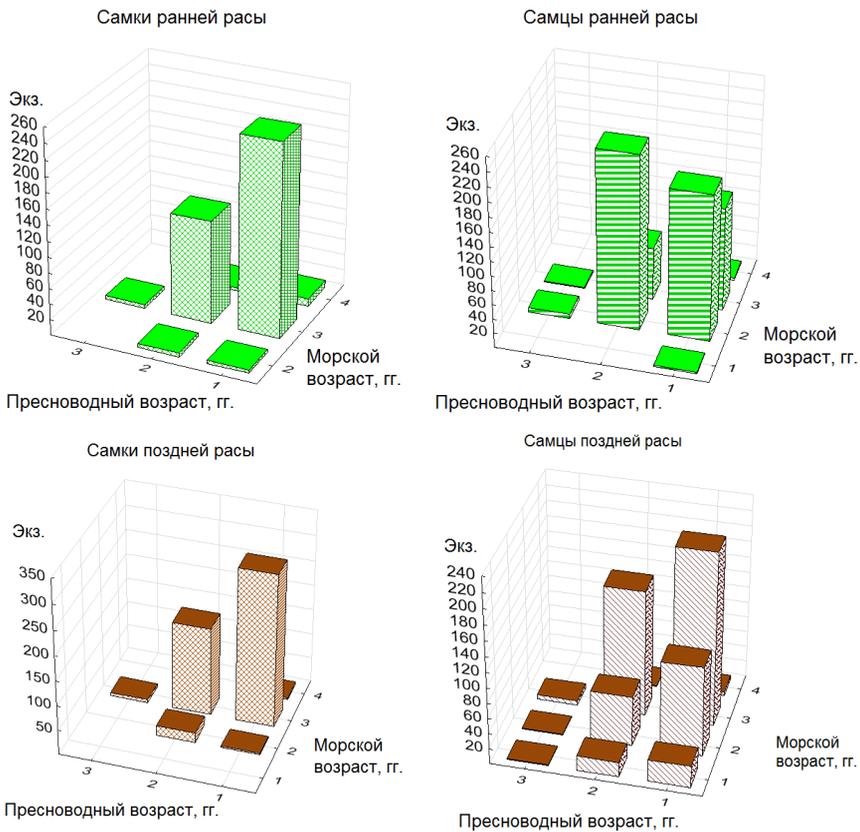


Рис. 1. Трехмерные гистограммы возрастной структуры начикинской нерки разных рас в 2002–2021 гг.

Fig. 1. Three-dimensional histograms of age structure for sockeye salmon of certain races in Nachikinskoye Lake in 2002–2021

самцов ранней и поздней рас — проведших в озере 1–2 года и 3–4 года в море, а у самок поздней расы размеры (и плодовитость) максимальны у проживших в море 3 года (рис. 2).

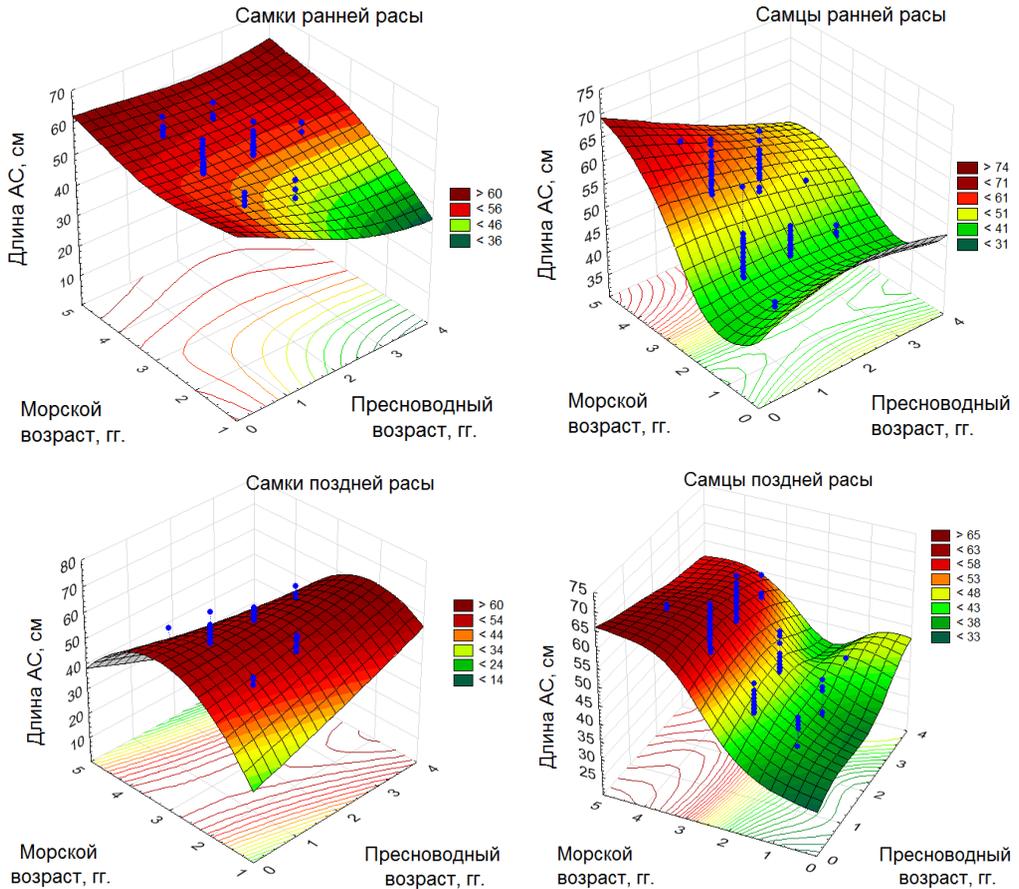


Рис. 2. Связь длины тела АС производителей начикинской нерки разных рас с длительностью пресноводного и морского нагула

Fig. 2. AC length dependence on duration of freshwater and marine feeding for adults of sockeye salmon in Nachikinskoye Lake belonged to the early and late races

Плодовитость ранней нерки в 1,4 раза ниже ($p < 0,00001$), чем поздней, в обеих расах преобладают самцы — соответственно 61 и 56 % (табл. 3).

Таблица 3

Статистические значения длины тела АС, массы и плодовитости (среднее ± ст.ош.; n, экз.) ранней и поздней начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 3

Dynamics of length AC, weight and fecundity for sockeye salmon spawners in Nachikinskoye Lake in 2002–2021, by races (average ± standard error; n — number of specimens)

Показатель	Раса			
	Ранняя		Поздняя	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Длина тела АС, см	53,3 ± 0,1; 455	48,0 ± 0,3; 718	56,8 ± 0,1; 529	53,6 ± 0,3; 672
Масса, г	1812 ± 18; 304	1326 ± 28; 537	2323 ± 38; 156	2145 ± 70; 229
Плодовитость, экз.	2753 ± 35; 182		3916 ± 151; 18	

Длина тела АС у самцов и самок ранней расы начикинской нерки меньше, чем у поздней (табл. 3). Достоверность половых различий по размерам тела также велика для каждой из рас и между самцами и самками поздней расы ($p < 0,0001$).

Изучены также значения длины тела АС, массы и плодовитости нерки из трех экотипов обеих рас (табл. 4). Ранние ручьевые самки вполне предсказуемо оказались достоверно мельче по длине и массе поздних ключевых и озерных, но крупнее ранних ручьевых самцов. Последние, в свою очередь, уступали по размерам и массе поздним озерным и ручьевым самцам. Плодовитость ранних ручьевых самок была достоверно меньше плодовитости поздних.

Таблица 4

Статистические значения длины тела АС, массы и плодовитости (среднее \pm ст.ош.; n, экз.) производителей разных рас и экотипов начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 4

Dynamics of length AC, weight and fecundity for sockeye salmon spawners in Nachikinskoye Lake belonged to certain races and ecotypes in 2002–2021 (average \pm standard error; n — number of specimens)

Раса, пол, экотип	Длина тела АС, см	Масса, г	Плодовитость, экз.
Ранняя, самки			
Озерный	55,8 \pm 1,9; 5		
Ручьевой	53,2 \pm 3,2; 396	1813 \pm 309; 284	2755 \pm 470; 181
Ключевой	51,0 \pm 0,0; 1		
Поздняя, самки			
Озерный	56,9 \pm 2,6; 246	2468 \pm 454; 38	
Ручьевой	56,5 \pm 2,2; 76	2377 \pm 319; 14	4023 \pm 408; 13
Ключевой	55,4 \pm 3,7; 36	2216 \pm 742; 4	3695 \pm 1207; 4
Ранняя, самцы			
Озерный	46,9 \pm 6,9; 10		
Ручьевой	47,6 \pm 6,6; 670	1319 \pm 646; 526	
Ключевой	44,5 \pm 0,7; 2		
Поздняя, самцы			
Озерный	53,0 \pm 9,5; 352	2390 \pm 1065; 66	
Ручьевой	55,6 \pm 5,9; 88	2807 \pm 520; 3	
Ключевой	50,7 \pm 4,7; 55	1738 \pm 420; 11	

Здесь уместно отметить два факта. Во-первых, продолжительность пресноводного нагула особей озерного экотипа обеих рас (за исключением ранних самок) находилась на минимальном уровне, а ключевого экотипа — на максимальном; размеры производителей, наоборот: озерных — вблизи верхних границ диапазонов групп, а ключевых — на нижних позициях (см. табл. 2 и 4). Достоверно отрицательные корреляции между двумя этими характеристиками отмечены у ручьевых самцов и самок ранней нерки и у ключевых самок поздней.

Во-вторых, впервые в начале августа 2020 г. мы наблюдали на озерной литорали (вблизи ключа Медвежьего) нерест ранней нерки, среди которой находились совершенно незрелые серебристые самки, вероятно, поздней расы, зашедшие в озеро в конце июля. В тот же день нами была взята выборка такой же «смеси», идущей в устье р. Гришкиной. При этом других стай или нерестящихся рыб в озерной литорали мы не обнаружили. Факт подобного совместного пребывания особей разных рас в одних локусах в одно и то же время интересен и требует пристального внимания в дальнейшем.

Отметим также, что в последние 20 лет заметно уменьшаются размерные показатели самцов и самок у нерки ранней расы в отличие от поздней (рис. 3).

Рассмотрим далее размерную структуру групп ранней начикинской нерки и ее динамику. Так, средние размеры (см) рыб, взятых Р.С. Семко в 1934 г., были: самцы — 58,9 \pm 0,2 (n = 328) и самки — 54,2 \pm 0,2 (n = 305); Н.В. Варнавской [1981]



Рис. 3. Тренды длины тела АС начикинской нерки разных рас

Fig. 3. Trends of AC body length for sockeye salmon in Nachikinskoye Lake, by races

в 1980 г.: соответственно $57,4 \pm 0,6$ ($n = 213$) и $57,7 \pm 0,2$ ($n = 254$), и те и другие достоверно больше современных (2002–2021 гг.): $48,0 \pm 0,3$ ($n = 718$) и $53,3 \pm 0,1$ ($n = 455$).

Существенно изменились и частотные распределения по длине тела АС, особенно у самцов: в 1934 г. они были практически унимодальны — особи с длиной АС менее 50 см (мелкие) составляли всего 2 %. У самцов же в 1980 г. двухвершинное распределение длины АС было почти симметрично (модальные значения — 47 и 67 см, ординаты их близки), мелких самцов — 35 %; в 2002–2010 гг. мелких самцов 52 %, модальные значения 44 и 58 см; а в 2011–2021 гг. мелких самцов уже 78 %, модальные значения длины АС — 43 и 58 см. Самки тоже стали мельче: есть явное изменение размерной (и возрастной) структуры ранней начикинской нерки. Доля самцов заметно выросла (рис. 4).

Как отмечено выше, число производителей, зашедших на нерест, регистрировали с 1950-х гг. посредством авиаучетов. Пики численности пришлись на 1960 г., а затем на 1990 г. Первое серьезное уменьшение численности наблюдалось в конце 1960-х — начале 1970-х гг. и было связано с японским дрейфтерным промыслом [Куклина, 2017]. Следующее снижение заходов на нерест в 1990-е гг. обусловлено разгулом браконьерского промысла, в том числе на р. Большой [Запорожец, Запорожец, 2007].

По данным КамчатНИРО до 1990 г. доля начикинской нерки на нерестилищах бассейна р. Большой составляла ~78 %, в 1998–2015 гг. — 34 %, в 2016–2021 гг. — 45 % (в среднем 60 %). С начала 2010-х гг. авиаучеты из-за финансовых трудностей осуществлялись все реже. Поэтому начиная с 2015 г. (когда полетов с авианаблюдателями не было) мы приступили к наземным обследованиям (с моторных лодок в озере и пешком в притоках), обнаруживая значительное количество ранней и поздней нерки (рис. 5).

Характерно, что численность ранней нерки на нерестилищах до 2013 г. была намного выше, чем поздней. Это вполне объяснимо тем, что она меньше попадала в промысел: уже несколько десятилетий начало легального промысла тихоокеанских лососей на р. Большой приходится на середину июля, когда ход ранней красной уже заканчивается, поэтому эта раса попадает только под браконьерское изъятие. Тем не менее с начала 2000-х гг. количество поздней нерки на нерестилищах стало увеличиваться, особенно заметно в последние четыре года.

Перейдя с 2018 г. на подсчет нерестующей нерки с помощью БПЛА, мы столкнулись с несовпадением получаемых нами суммарных данных (за сезон) с материалами

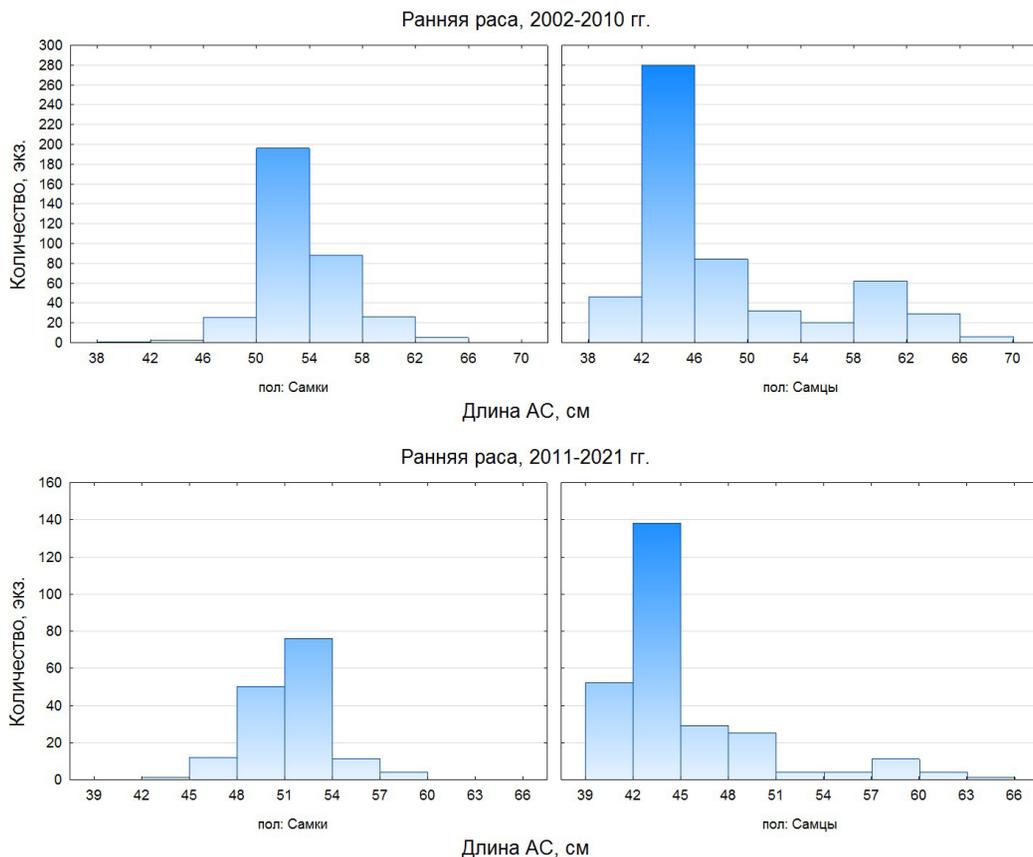


Рис. 4. Гистограммы распределения длины тела АС производителей ранней нерки в 2002–2010 гг. (вверху) и в 2011–2021 гг. (внизу)

Fig. 4. Histograms of size structure (AC body length) for early sockeye salmon spawners in 2002–2010 (top panel) and 2011–2021 (bottom panel)



Рис. 5. Численность производителей ранней и поздней нерки в бассейне оз. Начикинского в 1957–2021 гг. по данным авиаучетов (в 2015 г. — наземные обследования, в 2016–2017 гг. — авиа и наземные)

Fig. 5. Dynamics of the early and late sockeye salmon adults abundance in Nachikinskoye Lake in 1957–2021, according to aerial (annually, except 2015) and ground (2015–2017) surveys

наблюдений с вертолетов [Запорожец и др., 2020а, б]. Причин для объяснения этого может быть несколько. Во-первых, авиаучеты нерки в бассейне Начикинского озера за весь период ее нереста (с июня по декабрь) осуществляют не более шести раз (1–2 — по ранней расе и 2–4 — по поздней), а фотосъемки камерой квадрокоптера — до 24 раз (6–8 — по ранней и 9–16 — по поздней). Во-вторых, авианаблюдатели подсчитывают как мигрирующие стаи, так и стоящих на гнездах рыб (с высоты около 100 м на скорости 100–150 км/час), затем подводят итоги исходя из разных экспертных предположений. Мы же по фотографиям (сделанным с высоты 30–50 м на скорости 3–18 км/час) рассчитываем суммарную численность непосредственно нерестующих рыб для каждой отдельной расы и группы (локуса), учитывая временную динамику процесса с помощью стандартных математических процедур (см. раздел «Материалы и методы»).

В подтверждение вышесказанного выполнен нами анализ динамики уловов нерки в низовьях р. Большой и заходов на нерестилища этого водного бассейна, включая оз. Начикинское (рис. 6), обнаружил явное несоответствие между ними начиная с середины 2000-х гг.: заходы на нерест сокращались и оставались на низком уровне, а уловы быстро росли. Средняя кратность воспроизводства нерки р. Большой в период с 1957 по 2000 г. составила 2,4, а в 2001–2014 гг. — 54, т.е. в 22 раза больше. Объяснением этому явлению может быть недоучет заходящих на нерест производителей в последний период, причины которого упомянуты выше — недофинансирование авиаучетных работ и методические недостатки при их наличии.

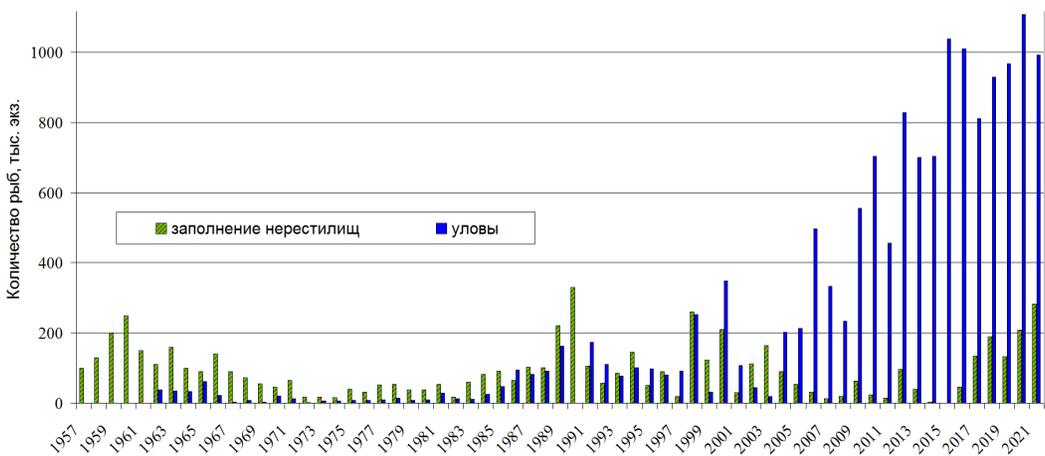


Рис. 6. Уловы нерки и ее заходы на нерест в бассейн р. Большой (по данным авиаучетов) в период 1957–2021 гг.

Fig. 6. Dynamics of annual catches of sockeye salmon in the Bolshaya River basin and the spawning runs abundance to the Bolshaya River by air observations in 1957–2021

Для сравнения можно привести показатель кратности воспроизводства нерки оз. Курильского — 4,4. На этом озере в течение многих лет подсчитывают заходящих производителей на рыбоучетном заграждении и на нерестилищах с помощью авианаблюдателей [Остроумов, 1970; Дегтев и др., 2012], а затем регулируют промысел, зная оптимальное количество рыб для пропуска по материалам многолетних наблюдений [Дубынин и др., 2007].

Отдельно рассмотрим наши данные по численности производителей на разных нерестилищах за последние четыре года, обработанные по единой методике. На основе материалов фотосъемок в притоках Начикинского озера были подготовлены диаграммы распределения производителей ранней расы (рис. 7), на которых хорошо видно, что большая их часть сосредоточивалась в южной части водосбора — в р. Табуретка и ее правом притоке — р. Верхней. Заметную долю по численности занимали нерестилища и других притоков р. Табуретка — р. Густая и ручей Медвежий, а в 2020 и 2021 гг. — р. Прямая, впадающая в озеро с западного берега.

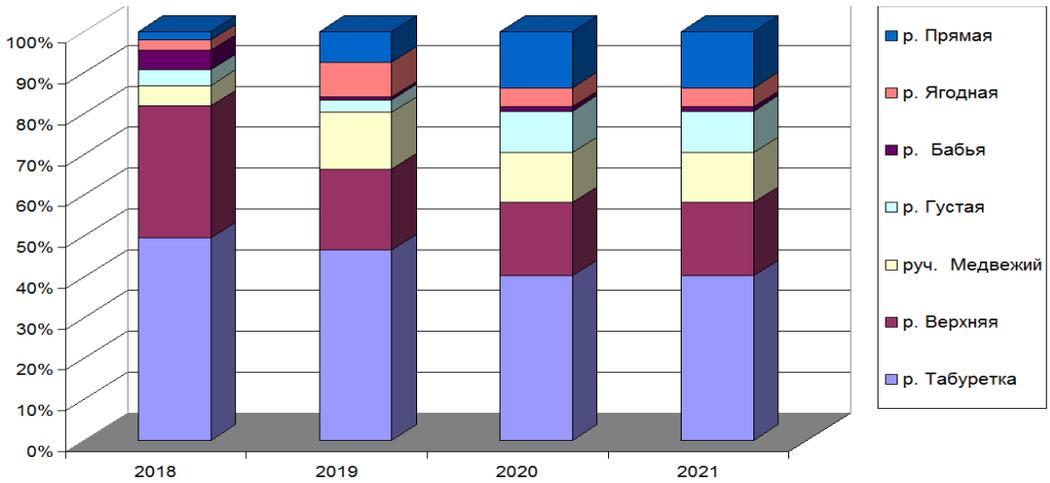


Рис. 7. Соотношение численности производителей нерки ранней расы, нерестившихся в притоках Начикинского озера в 2018–2021 гг.

Fig. 7. Portion of the early sockeye salmon spawners spawned in the tributaries of Lake Nachikinskoye in 2018–2021

Динамика численности поздней нерки в 2018–2021 гг. на литоральных нерестилищах в озере (с разделением на восточный и западный берега) и нерест в притоках представлены на рис. 8, на котором видно, что доля первого локуса максимальна, а

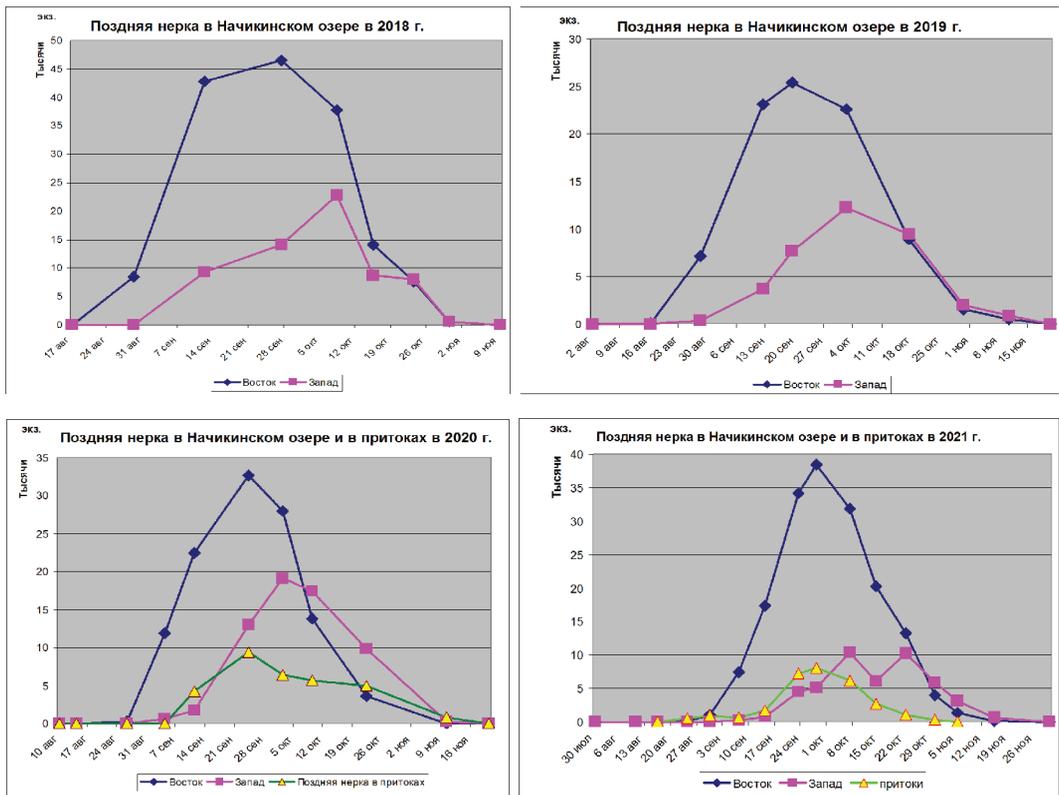


Рис. 8. Сезонная динамика численности поздней нерки в Начикинском озере и его притоках в 2018–2021 гг.

Fig. 8. Seasonal dynamics of the late sockeye salmon number in Nachikinskoye Lake and its tributaries in 2018–2021

третьего — минимальна. Пик нереста на западной стороне озера запаздывает относительно восточной на 10–13 дней.

Следует отметить, что в 2020 и 2021 гг. достаточно большое количество поздней нерки отнерестилось в притоках Начикинского озера (соответственно 66 и 52 тыс. экз.). Причем, судя по кривой численности поздней нерки в притоках озера в 2021 г., можно предположить, что в конце августа — начале сентября там могли нереститься остатки ранней нерки, до этого созревавшей в озере, либо особи поздней расы подходили несколькими разделенными по времени когортами. Для исследования этого в будущем стоит провести более детальную генетическую идентификацию расового происхождения особей в переходный период.

Основные результаты нашего исследования численности производителей представлены в табл. 5. Полученные данные свидетельствуют о весьма значительных нерестовых запасах начикинской нерки: численность на нерестилищах особей ранней расы в 2018–2021 гг. колебалась в пределах 100–400 (в среднем ~240) тыс. экз., поздней расы ~300–500 (в среднем ~370) тыс. экз. Причем колебания численности производителей разных рас несинхронны. В среднем количество ранней начикинской нерки в этот период было ниже, чем поздней, но у первой оно в целом росло, а у второй — уменьшалось.

Таблица 5

Численность производителей ранней и поздней нерки оз. Начикинского в период 2018–2021 гг., нерестившихся на литорали озера и в его притоках, экз.

Table 5

Number of the early and late sockeye salmon spawners spawned on the littoral of Nachikinskoye Lake and in its tributaries in 2018–2021, ind.

Раса	Участок акватории	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
Ранняя	Озерная литораль			49	
	Р. Табуретка	48 642	91 121	152 415	101 180
	Р. Верхняя	31 680	32 574	67 440	53 481
	Ручей Медвежий	4 886	26 138	46 223	23 441
	Р. Густая	3 754	7 059	38 422	22 292
	Р. Бабья	4 635	1 166	4 219	24 170
	Р. Ягодная	2 480	11 470	17 305	14 487
	Р. Прямая	2 064	10 282	52 041	44 816
	Р. Гришкина	Н.д	Н.д	183	Н.д
	Сумма	98 141	179 810	378 250	283 866
Поздняя	Озерная литораль	488 138	299 729	330 244	243 132
	Р. Табуретка	Н.д	Н.д	37 742	22 606
	Р. Верхняя	Н.д	Н.д	9 072	14 088
	Ручей Медвежий	Н.д	Н.д	78	15
	Р. Густая	Н.д	Н.д	2 260	Н.д
	Р. Ягодная	Н.д	Н.д	9	Н.д
	Р. Прямая	Н.д	Н.д	Н.д	Н.д
	Р. Гришкина	7 003	2 195	1 916	14 843
	Сумма	495 141	301 924	381 321	294 684
Общая сумма		593 282	481 734	759 571	578 550

Заключение

Наши исследования показали, что ранняя нерка поднимается вверх по р. Плотникова с начала мая до конца июля, созревает в озерной котловине и нерестится с июля до конца августа в основном в притоках озера (ручьевого экотип), немного в ключах (ключевого экотип) и совсем мало — на озерной литорали (озерный экотип). Производители поздней расы заходят с моря в июле-августе, созревают в озере и нерестятся с

августа по декабрь в основном в озерной литорали (озерный экотип), а также в ключах (ключевой экотип) и притоках (ручьевого экотип). Таким образом, уточнены сроки и места нереста, которые частично перекрываются.

Средний возраст возврата на нерест поздней нерки достоверно больше, чем ранней. Разнообразие возрастной структуры у производителей нерки максимально у самцов поздней расы, а минимально у самок той же расы. Показано отрицательное влияние длительности пресноводного периода и положительное — морского (особенно у самцов обеих рас) на конечные размеры рыб. Размеры производителей начикинской нерки ранней расы самые большие у особей, скатившихся годовиками и двухгодовиками и проживших в море 3 и 4 года, у самок поздней расы — проживших в море 3 года, а у самцов — 4 года. В последние 20 лет заметно уменьшились размерные показатели самцов и самок у нерки ранней расы в отличие от поздней. Плодовитость ранней нерки в 1,4 раза ниже, чем поздней. В обеих расах преобладают самцы, причем в 1934–2021 гг. не только заметно выросли их доля и вклад мелких самцов, но изменилась размерная и возрастная структура.

По материалам авиаучетов пики численности зашедших на нерест производителей пришлось на 1960 и 1990 гг. К концу 2000-х гг. количество учтенных рыб резко пошло на убыль, вплоть до 2016 г. Доля начикинской нерки (преимущественно ранней расы) составляла на нерестилищах бассейна р. Большой в среднем 60 %.

На разных нерестилищах в бассейне оз. Начикинского за последние четыре года по данным съемок с квадрокоптера, обработанным по единой методике, большая часть ранней нерки нерестовала в р. Табуретка и ее притоках. Численность поздней нерки на литоральных нерестилищах в озере в 2018–2021 гг. максимальна на восточном берегу.

Данные, полученные с помощью БПЛА, свидетельствуют о весьма значительных нерестовых запасах начикинской нерки. Количество производителей ранней расы в 2018–2021 гг. колебалось в пределах 100–400 тыс. экз., поздней — 300–500 тыс. экз., изменения численности были несинхронны. Количество ранней начикинской нерки в этот период в целом росло, поздней — сокращалось. Различия между итоговыми данными авиаучетов в последние годы и съемок с БПЛА обусловлены как недоучетом производителей, так и разными методическими подходами.

Принимая во внимание, что ранняя раса большещерецкой нерки нерестится почти исключительно в бассейне Начикинского озера, а поздняя начикинская составляет значительную часть подходов данного вида к устью р. Большой, эти запасы требуют не только надежной охраны, но и ежегодного изучения с целью дальнейшего прогнозирования.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Приносим искреннюю благодарность за помощь при проведении полевых и экспериментальных работ общественному инспектору по рыболовству Ассоциации Рыбопромышленников Камчатского края «Река Большая» А.Н. Калинову.

Authors are sincerely thankful to A.N. Kalinov, the public fisheries inspector of the Association of Fish Producers of Kamchatka «Bolshaya River», for his assistance in conducting of field and experimental work.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.
The work had budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and institutional principles for the use of animals (fish) have been observed.

Список литературы

- Алтухов Ю.П., Варнавская И.В.** Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося — нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. — 1983. — Т. 19, № 5. — С. 796–807.
- Бараненкова А.С., Семко Р.С.** Отчет о работе на Начикинском озере весной 1934 г. / Камчатское отделение ТИНРО. ГАКО № 480 3 68. — Петропавловск-Камчатский, 1934. — 26 с.
- Варнавская И.В.** Анализ генетической структуры популяции нерки Начикинского и Ближнего озер / Камчатское отделение ТИНРО. № ГР 02.82.6005275; Инв. № 0282.00726131981. — Петропавловск-Камчатский, 1981. — 49 с.
- Дегтев А.И., Шевляков Е.А., Малых К.М., Дубынин В.А.** Опыт оценки численности молоди и производителей тихоокеанских лососей гидроакустическим методом на путях миграции в пресноводных водоемах // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 113–135.
- Демидович Б.П., Марон И.А.** Основы вычислительной математики : учеб. пособие. — М. : Наука, 1966. — 664 с.
- Дубынин В.А., Шевляков Е.А., Ильин О.И.** К методике прогнозирования численности поколений нерки *Oncorhynchus nerka* стада р. Озерной // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 219–225.
- Запорожец Г.В., Запорожец О.М.** Состояние запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинской Губы (юго-восточная Камчатка) в 1985–2019 гг. // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 2. — С. 334–363. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — 60 с.
- 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 учета 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.** Структура запасов нерки бассейна р. Большой (Западная Камчатка) в период 1986–2012 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 12 и 13-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. — С. 107–116.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Экспериментальное определение продолжительности жизни производителей нерки на нерестилище в литорали оз. Начикинского (Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 313–323. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х.** Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 38–67.
- 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. 33–62.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г.** Оценка численности производителей нерки и их распределение по нерестовым станциям 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.
- Крогиус Ф.В.** Опыт применения самолета для обследования состояния и оценки заполнения нерестилищ камчатских лососей // Рыб. хоз-во. — 1955. — № 11. — С. 32–34.
- 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.
- Куклина А.С.** Японский дрейфтерный промысел на Дальнем Востоке и российско-японские отношения в сфере рыболовства // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: История. — 2017. — Т. 19. — С. 101–113.

Николаев А.С., Николаева Е.Т. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1991. — Вып. 1, ч. 1. — С. 3–17.

Остроумов А.Г. Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 90–99.

Остроумов А.Г. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 78. — С. 17–32.

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

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.

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.

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.

Koo T.S.Y. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska red salmon. — Seattle : Univ. of Washington Press, 1962. — P. 49–122.

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.

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:IUUAUT>2.0.CO;2.

Quinn T.J., Gates R. Estimation of salmon escapement: models with entry, mortality, and stochasticity // Nat. Resour. Model. — 1997. — Vol. 10. — P. 217–250.

References

Altukhov, Yu.P. and Varnavskaya, I.V., Adaptive genetic structure and its relationship with intrapopulation differentiation by sex, age and growth rate in Pacific salmon — sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Russ. J. Genet.*, 1983, vol. 19, no. 5, pp. 796–807.

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.

Varnavskaya, N.V., *Analiz geneticheskoy struktury populyatsii nerki Nachikinskogo i Blizhnego ozor* (Analysis of the genetic structure of the sockeye salmon population of the Nachikinsky and Near lakes), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1981, Petropavlovsk-Kamchatsky, State Archives of the Kamchatka Region, no. GR 02.82.6005275, inv. no. 0282.00726131981.

Degtev, A.I., Shevlyakov, E.A., Malykh, K.M., and Dubynin, V.A., Results of quantitative assessment of juveniles and adults of Pacific salmon by hydroacoustic method on their migration routes in freshwater ponds, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 113–135.

Demidovich, B.P. and Maron, I.A., *Osnovy vychislitel'noy matematiki* (Fundamentals of Computational Mathematics), Moscow: Nauka, 1966.

Dubynin, V.A., Shevlyakov, E.A., and Ilyin, O.E., On the forecast method of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* generation abundance for the Ozernaya River stock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 149, pp. 219–225.

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., State of stocks of pacific salmon in the basin of Avacha Bay (southeastern Kamchatka) in 1985–2019, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 2, pp. 334–363. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., *Brakon 'yerskiy promysel lososey v vodoyemakh Kamchatki: uchet i ekologicheskkiye posledstviya* (Salmon Poaching in the Streams and Water Bodies of the Kamchatka Peninsula), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007.

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. and Zaporozhets, G.V., Structure of sockeye salmon stocks in the basin of Bol'shaya River (Western Kamchatka) in 1986–2012, in *Mater. of 12 and 13 mezhdunar. nauchn. konf. "Sokhraneniye bioraznobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 12th and 13th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity of Kamchatka and coastal waters"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 107–116.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Experimental determination of residence time for sockeye salmon spawners on spawning grounds in the littoral zone of Lake Nachikinskoye (Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 313–323. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh., Stock dynamics and biological parameters of pacific salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 38–67.

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*, 2020, no. 56, pp. 33–62.

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

Krogus, F.V., Experience in using an aircraft to survey the state and assess the filling of spawning grounds for Kamchatka salmon, *Rybn. Khoz.*, 1955, no. 11, pp. 32–34.

Krokhin, E.M., and Krogus, 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.

Kuklina, A.S., Japanese drift-net fishing in the Russian Far East and Russia-Japan fisheries relations, *Izv. Irkutsk. Gos. Univ., Ser.: Istoriya*, 2017, vol. 19, pp. 101–113.

Nikolaev, A.S. and Nikolaeva, E.T., Some aspects of the limnological classification of sockeye salmon lakes in Kamchatka, in *Issledovaniye biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb zapadnokamchatskogo shel'fa* (Research on the biology and dynamics of the number of commercial fish in the West Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1991, no. 1, pp. 3–17.

Ostroumov, A.G., The experience of using aerial methods to assess the filling of spawning grounds with salmon, in *Lososevoye khozyaystvo Dal' nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 90–99.

Ostroumov, A.G., Results of aerial visual counting and aerial photographic surveying of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) and its spawning grounds in the basin of Lake Kuril, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 78, pp. 17–32.

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.

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.

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.

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.

Koo, T.S.Y., Age and growth studies of red salmon scales by graphical means, *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: Univ. of Washington Press, 1962, pp. 49–122.

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

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:IUIAUT>2.0.CO;2

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.

Поступила в редакцию 20.04.2022 г.

После доработки 20.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 20.04.2022; approved after reviewing 20.05.2022;
accepted for publication 20.05.2022*