

УДК 597.553.2:59.087

DOI: 10.15853/2072-8212.2020.56.35-62

## ИССЛЕДОВАНИЯ НЕРЕСТА НЕРКИ В БАССЕЙНЕ НАЧИКИНСКОГО ОЗЕРА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) С ПОМОЩЬЮ КВАДРОКОПТЕРА В 2018 Г.

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец, М.Г. Фельдман



Вед. н. с., д. б. н.; вед. н. с., к. б. н.; вед. н. с., к. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18. Тел.: 8 (4152) 412-707  
E-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; zaporozhets.g.v@kamniro.ru; feldman.m.g@kamniro.ru

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ, НЕРЕСТ, УЧЕТ ЧИСЛЕННОСТИ, БПЛА, ФОТОСЪЕМКА, МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ, КАРТИРОВАНИЕ НЕРЕСТИЛИЩ, НАЧИКИНСКОЕ ОЗЕРО

Впервые подробно обследовано Начикинское озеро и его притоки с помощью квадрокоптера в течение хода и нереста ранней и поздней рас нерки. Получены количественные оценки заполнения производителями разных участков озерных притоков и его прибрежья. Численность ранней нерки оценена в ~30 тыс. экз.; поздней — в ~145 тыс. экз. (суммированием производителей, учтенных каждые ~2 недели) и в 140 тыс. экз. (127–153 тыс. экз., с помощью имитационной модели). По фотографиям с квадрокоптера на спутниковый снимок нанесены границы нерестилищ поздней нерки в 2018 г. и вычислена их площадь (307 тыс. м<sup>2</sup>), максимальная плотность заполнения нерестилищ на которой превышала 0,64 экз./м<sup>2</sup>, а плотность нереста в пик хода — 4,5 экз./м<sup>2</sup>.

## INVESTIGATION OF THE SPAWNING SOCKEYE SALMON IN THE POOL OF THE NACHIKINSKOE LAKE (SOUTH-WESTERN KAMCHATKA) WITH THE HELP OF A QUADROPTER IN 2018

Oleg M. Zaporozhets, Galina V. Zaporozhets, Mark G. Feldman

Leading Scientist, Dr. Sc. (Biology); Leading Scientist, Ph. D. (Biology); Leading Scientist, Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO") 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18. Tel.: +7 (4152) 412-707  
E-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; zaporozhets.g.v@kamniro.ru; feldman.m.g@kamniro.ru

PACIFIC SALMON, SPAWNING, NUMBER ACCOUNTING, UAVS, PHOTOGRAPHY, MATHEMATICAL MODELING, MAPPING OF SPAWNING GROUNDS, NACHIKINSKOE LAKE

The Nachikinskoe Lake and its tributaries were first examined in detail with the help of a quadrocopter during running and spawning of early and late sockeye salmon. Quantitative estimates of adult salmon filling in different areas of lake tributaries and its coasts were obtained. The number of spring sockeye salmon was estimated at ~30 thous. specs, and late — at ~145 thous. specs (summation of adults counted every ~2 weeks) and 140 thous. specs (127–153 thous. specs), by means of imitation model. According to the photos from the quadrocopter, the boundaries of the spawning grounds of the late sockeye salmon in 2018 are marked on the space picture. The area of spawning grounds is calculated — 307 thous. m<sup>2</sup>. The maximum density of distribution of adult salmon exceeded 0.64 specs/m<sup>2</sup>, the density of spawning was 4.5 specs/m<sup>2</sup>.

Учет заходящих на нерест производителей на Камчатке проводят с середины XX века (Крогиус, 1955; Остроумов, 1962, 1975), в основном с вертолетов. Подробность этих обследований сначала возрастала, а затем (в связи с отсутствием финансирования) резко пошла на убыль. По этой причине, как выход из катастрофической ситуации, с начала 2010-х гг. Е.А. Шевляковым и А.В. Масловым (2011) был обоснован и принят перечень «реперных» водоемов, необходимый для оценки заполнения лососями нерестилищ. При этом на периферии внимания осталось множество водотоков, численность производителей на которых оценивается в основном с помощью аппроксимации. Надежность таких процедур не

всегда высока. Во-первых, потому что по разным причинам динамика ресурсов на эпизодически охватываемых учетами участках может отличаться от реперных (и это подтверждено Е.А. Шевляковым и А.В. Масловым (2011)). Во-вторых, оценка заполнения реперных нерестилищ проводится в настоящее время аэровизуальным методом, без фото- и видеофиксации текущей информации непосредственно на цифровой носитель. В-третьих, авиаучеты, если позволяют погода и финансирование, проводят в основном в пик нереста ключевых видов лососей. Для оценки полной численности производителей в популяциях, нерест которых растянут на 2–2,5 месяца, необходимо проводить их в

сроки, соответствующие его длительности (Остроумов, 1970).

В последние 10–15 лет появилась возможность проводить количественную оценку нерестовых запасов и рыб на путях миграции с помощью фото- и видеотехники с высоким разрешением, установленной на беспилотные летательные аппараты (БПЛА). Такую оценку уже осуществляют в США, Канаде и Японии в стандартном режиме (Jones et al., 2006; Kudo et al., 2012; Whitehead et al., 2014; Groves et al., 2016).

В то же время площадь полигонов, обследуемых небольшими БПЛА, не может конкурировать с таковой для вертолетов, подсчет с которых остается основным источником данных о численности нерестующих лососей, но детальность и фиксация в цифровом виде информации, поставляемой первыми, дают им большие преимущества в своей конкретной «нише».

В частности, подобные исследования мы стали проводить, начиная с 2017 г., с помощью квадрокоптера в бассейне оз. Начикинского (рис. 1), расположенного в верховьях р. Плотникова — одного из двух основных истоков р. Большой (Запорожец, Запорожец, 2017), где нерка представлена двумя расами — ранней и поздней (Бараненкова, Семко, 1934; Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937б; Бугаев и др., 2002, Запорожец и др., 2013).

Основными целями нашей работы в 2018 г. были:

– изучение особенностей нереста двух темпорально и по большей части экологически изолированных рас начикинской нерки;

– исследование отдельных нерестилищ для получения представлений об их характеристиках (включая площадь);

– оценка пространственно-временного распределения производителей и их численности.

Для достижения целей потребовалось решить следующие задачи:

– провести регулярные обследования разных участков речных и озерных нерестилищ (с фиксацией в цифровом формате), определяя их заполнение по численности рыб на гнездах, и оценить вклад отдельных районов в динамику;

– рассчитать численность нерестовавших рыб разными методами, в том числе на основе математических моделей;

– оконтурить нерестилища по фотографиям, оценить их площадь и плотность заполнения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В соответствии с поставленными целями и задачами, в 2018 г. нами было проведено в бассейне оз. Начикинского 12 маршрутных съемок: пять — с 22 июня по 26 июля (в период захода и нереста ранней расы), семь — с 17 августа по 23 октября (заход и нерест поздней расы). Общая протяженность 48 полетов составила 146 км, длительность — более 12 часов.

В июне–июле обследовали на лодке верховья р. Плотникова, периметр оз. Начикинского, потом (на лодке и пешком) — озерные притоки: реки Озерная, Ягодная, Табуретка, Верхняя, Бабья и ручей Медвежий (рис. 1), фотографируя каждый раз производителей ранней расы нерки, готовя-

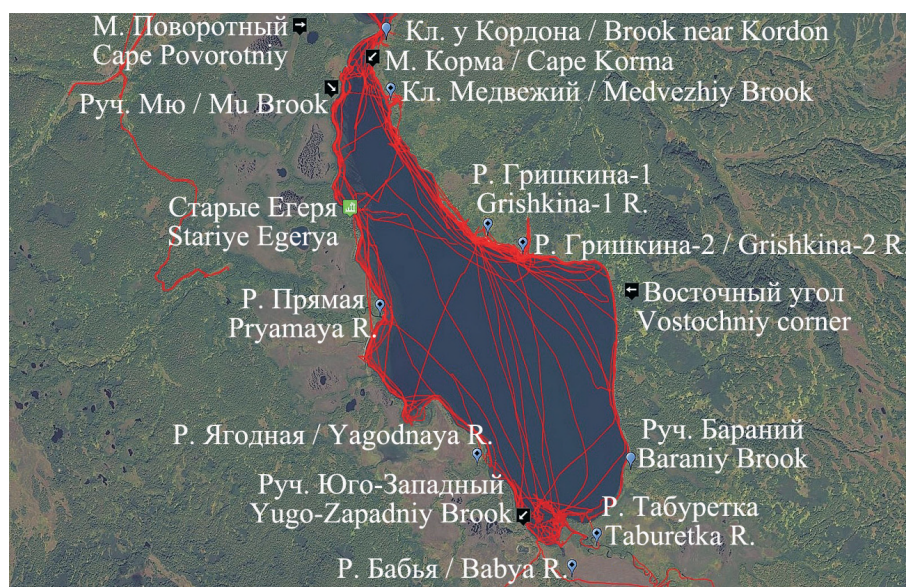


Рис. 1. Спутниковый снимок оз. Начикинского с нанесенными GPS-треками маршрутов съемок 2018 г.

Fig. 1. Satellite image of Nachikinskoe Lake with the GPS-tracks from the surveys 2018 marked

щихся к нересту, а затем — нерестующих (в притоках и ключах), с помощью квадрокоптера Phantom-4 Pro (рис. 2) с высоты 7–15 м.

В августе–октябре обследовали на лодке периметр оз. Начикинского (рис. 1), разделенный для удобства работы и последующего анализа на семь секторов: север-северо-восток — ССВ (исток р. Плотникова – м. Корма), северо-восток — СВ (м. Корма – устье р. Гришкиной-1), восток-северо-восток — ВСВ (устье р. Гришкиной-1 – Восточный угол), восток — В (Восточный угол – руч. Бараний), северо-запад — СЗ (м. Поворотный – р. Прямая), юго-запад — ЮЗ (р. Прямая – руч. Юго-Западный), юго-юго-запад — ЮЮЗ (руч. Юго-Западный – р. Бабья), и нижние части его притоков, фотографируя в основном с высоты 25–35 м производителей поздней расы нерки, готовящихся к нересту и нерестующих на разных участках. Камера квадрокоптера снимала кадры короткой стороной (ось  $Y$ ): ~ параллельно берегу. При необходимости захватить длинной стороной снимка всю литоральную отмель аппарат поднимали до 45–80 м над водой. Снимки обычно делали в ортогональной плоскости (под  $90^\circ$  к поверхности воды) с продольным перекрытием в 20–40%.

Для определения средней длины рыб на подходе к нерестилищам отлавливали производителей каждой из рас (всего 100 экз.).

Для определения размеров площадок съемки на озере, в зависимости от высоты аппарата, в программе ImageJ ([imagej.nih.gov/ij/](http://imagej.nih.gov/ij/)) проводили калибровку по фотографиям лодки, снятым при разрешении  $5464 \times 3070$  с высоты от 10 до 50 м: обозначали длину лодки (4,2 м) в качестве эталона и измеряли размеры проекции кадра на поверхность воды. Для определения высоты съемки кадра извлекали необходимую телеметрическую

информацию из файлов полетных данных. По результатам регрессионного анализа полученных пар данных выводили линейное уравнение вида:  $Y = a + bX$ , где  $Y$  — высота над уровнем воды (м),  $X$  — поперечный размер кадра (м). Это уравнение далее использовали для вычисления размеров площадок съемки, а затем — плотности распределения рыб на фото в озерном прибрежье.

Отбирали непересекающиеся фотографии и обрабатывали также в программе ImageJ: на каждом кадре последовательно проставляли нумерованные маркеры для всех рыб. Затем считывали количество особей на отобранном фото в результирующем файле данных и, исходя из рассчитанной длины участка съемки в метрах, вычисляли плотность их скоплений в экз./км. В случаях отсутствия рыб на фото, в таблицы заносили нулевые величины, которые и фигурировали в выборках при статистической обработке данных.

При съемке на реках длину участков (для дальнейшего вычисления плотности распределения) определяли по-другому (Запорожец, Запорожец, 2017): на каждом кадре с рыбами рисовали прямую или ломаную линию по стрежню реки и выводили результат ее измерения в пикселях. После этого проставляли по паре маркеров на концах тела (длина  $AC$ ) любых нескольких рыб, находящихся вблизи линии стрежня, сохраняя результат в файл. Затем, зная среднюю длину рыб  $AC$  (у ранней нерки ~0,45 м, у поздней — 0,54 м), вычисляли длину участка съемки (рис. 3), занося ее в таблицу.

Далее определяли среднюю плотность скопления рыб на некотором отрезке реки (например, от одного притока до другого) или прибрежья озера и, умножая ее на длину участка (используя GPS-треки или измерения по спутниковым снимкам в масштабе 1:1000 в программе SAS.Планета



Рис. 2. Квадрокоптер Phantom-4 с трехосной видеокамерой  
Fig. 2. The quadcopter Phantom-4 with 3-axis camcorder

(sasgis.org/), получали количество рыб на данном нерестилище или группе нерестилищ. Результаты каждой съемки рассчитывали отдельно.

Площадь нерестилищ определяли оконтуривая их полигоны, также в программе SAS.Планета.

Для верификации статистических расчетов использовали выборки тотальных съемок, когда на отдельных участках побережья озера были прочитаны все особи, попавшие на последовательно снятые фотографии непрерывного ряда. При этом также в программе ImageJ расчерчивали стыки перекрывающихся фотографий для исключения повторного подсчета рыб. В таких случаях ошибка статистического определения количества рыб по непересекающимся снимкам, по сравнению с тотальным просчетом, не превышала 1%. Рыб, стоящих на гнездах и в стаях, фиксировали отдельно.

С целью уточнения сроков жизни производителей непосредственно на нерестовых гнездах на литорали озера (рис. 4, А), три раза проводили мечение рыб (по 30–50 экз.) путем срезания кожи на участке между спинным плавником и боковой линией (рис. 4, Б) на небольшом локальном нерестилище (удаленном от основных), расположенном рядом с базовым лагерем рыбинспекции у Гришкиного мыса. В этом месте в тот период нерестилась небольшая группа производителей (250–450 экз., соотношение самцы/самки близко к 1), поэтому просчитать метки было не сложно. При следующем обследовании озера облавливали

на том же месте по 40–90 особей, притоняли сеть к берегу, проверяли рыб на наличие (или отсутствие метки) и метили снова или просто осторожно отпускали. Процедура мечения и проверки — достаточно щадящая, и ни одна из 116 рыб не погибла сразу после мечения. Всего просмотрено ~220 экз.

Оценку общей численности отнерестившейся поздней нерки выполняли двумя методами: 1) суммируя результаты просчетов рыб через промежутки времени, соответствующие среднему времени жизни нерки на гнездах (судя по литературным данным (см. ниже), около двух недель); 2) на основе обратно-логистической модели выживаемости, использованной ранее Д. Корманом с коллегами (Korman et al., 2002):

$$F_t = 1 - \frac{t^s}{S_t^s + t^s},$$

где:  $F_t$  — доля живых особей в день  $t$ ;  $s$  — параметр наклона кривой выживаемости;  $S_t$  — средняя продолжительность жизни у нерки на гнездах для рыб, подошедших в день  $t$ .

Поскольку рыбы, подошедшие позднее, как правило, более зрелые (Perrin, Irvine, 1990; English et al., 1992), времени на нерест у них меньше, следовательно, срок жизни рыбы на нерестилище  $S_0$  ежедневно сокращается на некую величину ( $\Delta$ ):  $S_{t+1} = S_t - \Delta$ , тогда:  $S_t = S_0 - t \cdot \Delta$ , где  $S_0$  — средняя продолжительность жизни производителей нерки на гнездах в первый день нереста. Следовательно,

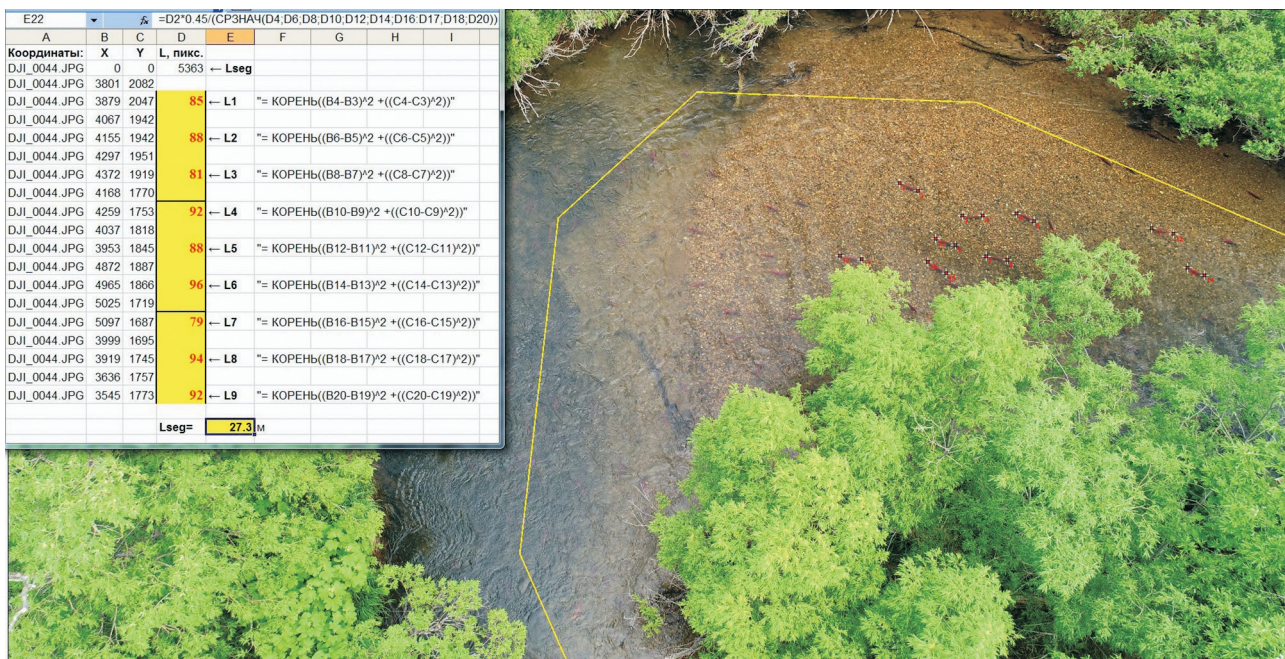


Рис. 3. Определение длины речного участка по фото в программе ImageJ  
 Fig. 3. Estimation of the length of a part of the river from the image in the program ImageJ

доля живых особей от любой суточной когорты ( $F_t$ ) в любой день  $t$  будет равна:

$$F_t = 1 - \frac{t^s}{(S_0 - t \cdot \Delta)^s + t^s}.$$

Для популяции нерестовой когорты ход растянут во времени, предположительно, по закону нормального распределения, и тогда его параметры (средина хода и его стандартное отклонение) будут обуславливать основной тренд пополнения производителей на гнездах.

Общая численность производителей ( $N$ ) равна сумме всех ежедневных пополнений нерестилищ производителями:

$$N = \sum_{t=0}^n R_t,$$

где:  $n$  — количество дней нереста (в данном случае от первого учета производителей на гнездах до последнего — 55 дней), а  $R_t$  — пополнение производителей на гнездах в день  $t$ .

С учетом нормально распределенного по времени хода нерестовой миграции и смертности:

$$R_t = a \cdot Z_t \cdot P_t(M, \sigma),$$

где:  $a$  — общий возврат начикинской нерки, без учета промышленного изъятия и других факторов смертности;  $Z_t$  — параметр совокупной (естественной и промысловой) смертности;  $P_t(M, \sigma)$  — вероятность нормального распределения нерестового хода,  $M, \sigma$  — среднее и стандартное отклонение нормального распределения нерестового хода по времени.

Численность производителей ( $N$ ) в любой день  $t$  равна сумме производителей всех суточных когорт пополнения до дня  $t$  включительно, с учетом их смертности:

$$N_t = \sum_{t=0}^n R_t \cdot F_t,$$

где  $R_t$  — пополнение производителей на гнездах в день  $t$ ;  $F_t$  — доля живых особей от любой суточной когорты в день  $t$ .



Рис. 4. Производители на гнездах (А) и нерка с меткой (Б)  
 Fig. 4. Spawners on their nests (A) and sockeye salmon with a tag (B)

В итоге необходимо было оценить общую численность производителей, приступивших к нересту (учтенных на гнездах) —  $N$ , имея оценки учетов производителей в определенные дни (1, 7, 14, 22, 29, 40, 47 и 55-й) с начала их подсчетов. С помощью минимизации целевой функции (суммы квадратов отклонений известного количества производителей в дни их учета от соответствующих модельных значений) производили оценку остальных параметров с помощью 400 решений. При этом использовали эволюционный метод оптимизации, задавая следующие ограничения для параметров (табл. 1).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Учет нерки ранней расы

Известно, что ранняя нерка в бассейне р. Большой нерестует преимущественно в оз. Начикинском (Семко, 1935, 1954; Крохин, Крогиус, 1937б; Остро-

умов, 1999; Запорожец и др., 2013). Важно знать: когда она заходит с моря и сколько времени движется по реке. По данным контрольных уловов сотрудников КамчатНИРО в 2018 г., первый пик хода ранней расы нерки в низовьях р. Большой был в конце мая, основной пик пришелся на конец первой декады июня (рис. 5), а ход производителей в верховьях р. Плотникова, близ ее истока из оз. Начикинского, заметили в начале третьей декады июня.

До середины июля ранняя нерка нагуливалась и созревала в озере, преимущественно на глубине, изредка появляясь в устьях притоков (рр. Ягодная, Табуретка, Бабыя). Наш контрольный лов подтвердил наличие рыбы в означенных местах.

Массовый ход на нерест ранней нерки был обнаружен во второй половине июля: она собиралась в стаи в южной оконечности озера (рис. 6, А). Здесь, на свале глубин, по снимкам просчитано

Таблица 1. Диапазон параметров оптимизации / Table 1. The diapason of the optimization parameters

Параметр / Parameter	Ограничения (мин–макс) / Limits (min–max)
$S_0$	5–30 дней / days
$s$	1–8
$\Delta$	0–2 дня / days
$a$	200–700 тыс. экз. / thous. specs
$M$	10–25-й день / 10–25 <sup>th</sup> day
$\sigma$	10–25 дней / days

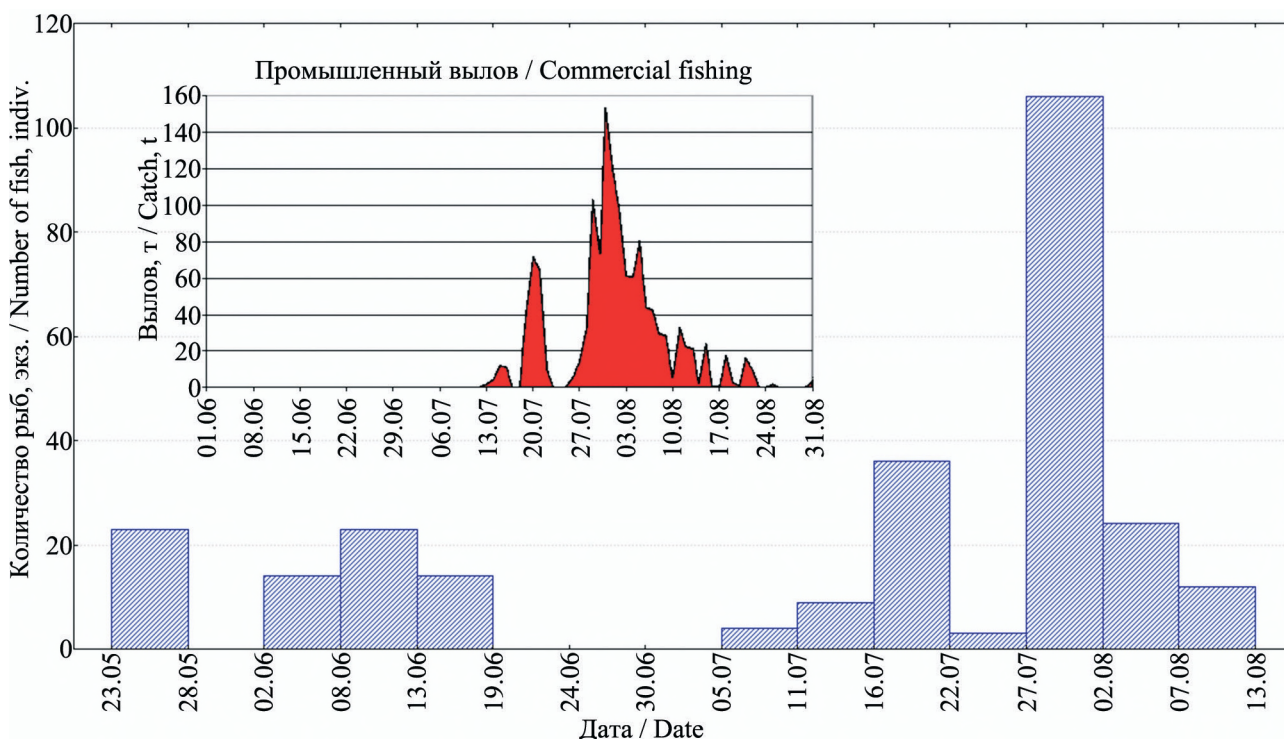


Рис. 5. Динамика хода нерки в низовьях р. Большой, по данным контрольного лова КамчатНИРО и СВФ Главрыбвода (синим цветом) и отчетности по вылову СВТУ ФАР (красным)  
Fig. 5. The sockeye salmon run dynamics in the lower part of the Bolshaya River on the control fishing data of KamchatNIRO and Glavrybvod (blue colour) and catch reports of the North-Eastern Territorial Administration of the Federal Fisheries Agency (red)

около 6000 рыб (5990), причем, скорее всего, это не вся рыба, которая созревала в озере перед заходом в реку на нерест (мы назвали такие скопления «резервом»). Из этих скоплений производители стаями уходили в р. Табуретку и ее притоки (Верхнюю, Густую, руч. Медвежий), а также в р. Бабью (рис. 6, Б).

Основная проблема, возникавшая во время съемок на притоках озера — малая дальность свя-

зи с БПЛА, — была обусловлена небольшой шириной водотоков, берега которых густо заросли ивовой, ольхой и чозенией, высотой до 20–25 м, нередко смыкающимися над водой. Плотная сочная листва этих деревьев гасила сигналы связи между квадрокоптером и пультом его управления, а набор высоты сразу сужал обзор в коридоре зелени (рис. 7). Поэтому приходилось отыскивать места, с которых удобнее запускать квадрокоптер.

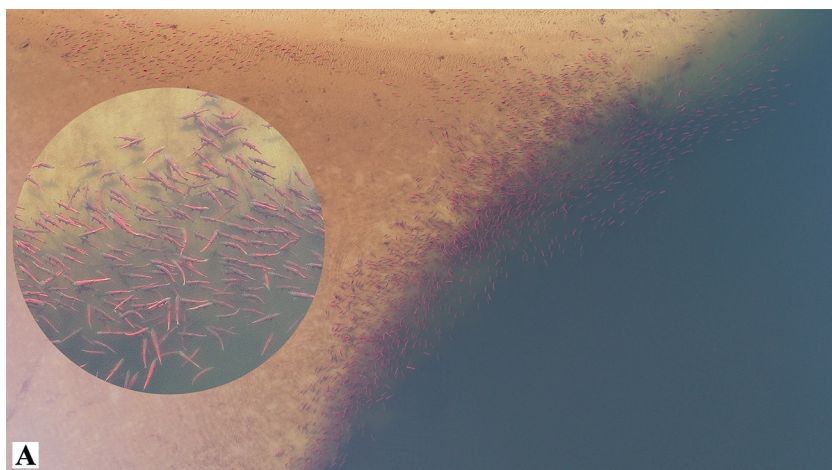


Рис. 6. Ранняя красная у конуса выноса р. Табуретки 18.07.2018, отстаивающаяся перед заходом на нерест (А), и топографическая карта южной части бассейна оз. Начикинского (Б), где обозначены притоки

Fig. 6. Early sockeye salmon near the Taburetka River drift cone on 18.07.2018, shoaling before entering for spawning (А), and topographic map of the southern part of the basin of Nachikinskoe Lake (Б), where tributaries are marked



Рис. 7. Стрелка р. Верхней и руч. Медвежьего (ниже по течению кроны деревьев смыкаются)

Fig. 7. A merger of the Verkhnyaya River and Medvezhiy Brook (too tight tree crowns lower the stream)

Маршрут был достаточно протяженным и проходил по бездорожью на пересеченной местности, в основном по медвежьим тропам, поэтому некоторые участки приходилось пропускать, чтобы успеть закончить работу за день. Данные для пропущенных мест позже интерполировали, подбирая аппроксимирующие уравнения, преимущественно логарифмические (рис. 8). Доля таких аппроксимированных данных от общей выборки учтенной весенней красной составила менее 9%.

Результаты, полученные на исследованных южных притоках озера, представлены в таблице 2.

Как следует из таблицы, минимальное количество ранней нерки учли на р. Бабьей (рис. 9), а максимальное — на р. Верхней. Судя по относительно равномерному распределению плотности рыб на исследованном участке последней реки, можно предположить, что нерестилища уходят

намного выше, и поэтому их дальнейшее изучение может быть весьма актуально.

В целом, по нашим подсчетам (на снимках с квадрокоптера), в р. Табуретка и ее притоках (рр. Верхняя, Медвежья и Густая) и р. Бабьей на участках общей длиной около 15,5 км отнерестовало ~21 550 особей нерки. Вместе с учтенным приустьевым резервом это составило ~27 550 экз. рыб.

Во время следующего обследования (27.07.2018) в нижнем течении основного западного притока озера — р. Прямой — было обнаружено только одно место (в ~2,5 км выше ее устья), где находилось около четырех десятков производителей нерки. В рр. Кедунец и Шайбушка, образующих при слиянии р. Озерную, впадающую в р. Плотникова недалеко от ее истока из озера, нерест уже закончился.

По данным предыдущих исследователей (Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937б), в р. Прямой

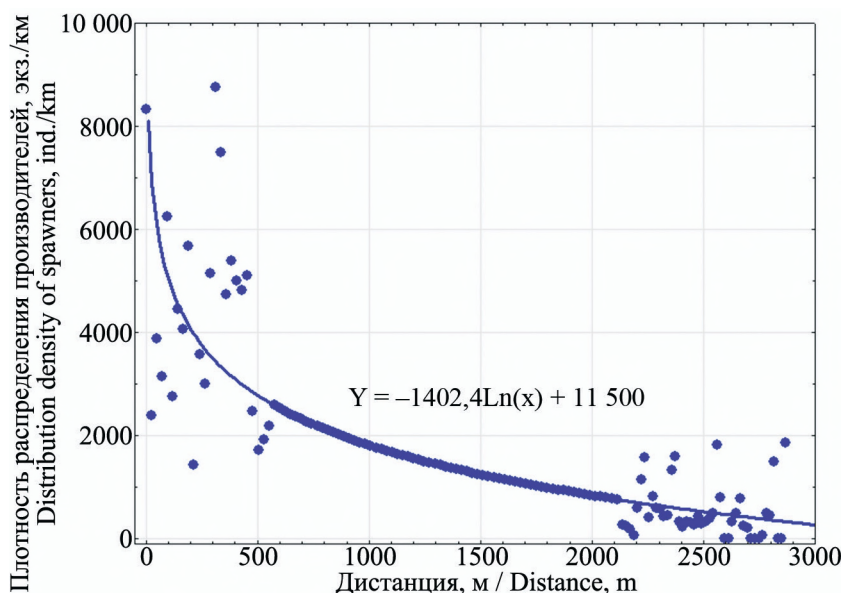


Рис. 8. Пример аппроксимации данных на пропущенном при съемке участке реки логарифмической кривой  
Fig. 8. An example of data approximation: river section missed during survey on the logarithmic curve

Таблица 2. Результаты учета ранней нерки в системе южных притоков оз. Начикинского 18.07.2018  
Table 2. Results of the counts of early sockeye salmon spawners in the system of southern tributaries of Nachikinskoe Lake on 18.07.2018

Водоток Tributary	Длина участка, км Plot length, km	Численность, экз. Number, ind.	Максимальная плотность, экз./км Maximum density, ind./km	Средняя плотность, экз./км Average density, ind./km	Минимальная плотность, экз./км Minimum density, ind./km
Р. Бабья Babuya R.	2	550	2660	225	0
Руч. Медвежий Medvezhiy Brook	3	1400	2190	467	0
Р. Верхняя Verkhnyaya R.	3,2	11 100	8462	3520	1200
Р. Табуретка* Taburetka R.*	7,3	8500	8750	1163	0
Итого / Total:	15,5	21 550	8750	1390	0

\* Р. Табуретка вместе с нижней частью р. Густой  
\* Data from Taburetka River and a part of Gustaya River



в начале XX века нерестовало столько же ранней красной, как и в бассейне р. Табуретки (тогда она вся называлась Верхней). А заход в р. Озерную ранней нерки мы отмечаем почти ежегодно, начиная с 2011 г.

Поскольку, по данным сотрудников камчатской рыбинспекции, в рр. Прямая и Озерная (где находились их посты) зашло не нерест не менее 2000 особей красной, мы сочли возможным использовать эту информацию.

На основе полученных данных, численность весенней нерки, зашедшей на нерест в оз. Начикинское в 2018 г., составила ~ 30 тыс. экз., что незначительно отличается от среднего значения за последние 19 лет (36 тыс. экз.). В то же время необходимо отметить, что в конце 1950-х – начале 1960-х гг. регистрировали ее подходы до 200 тыс. экз. (Куренков и др., 1987) (рис. 10). В последующие годы произошло снижение численности до 30–60 тыс. экз. и ниже (возможно, сказался и недоучет, в связи с нерегулярностью обследований).

### Учет нерки поздней расы

Во второй половине августа 2018 г. начали проводить обследования заходов и нереста поздней расы нерки. Как видно на рис. 5, первый пик хода поздней красной в низовьях р. Большой пришелся на 20 июля, а через 2–3 недели она появилась на Начикинском озере. Сам же ход нерки в устье р. Большой, судя по промысловой отчетности, продолжался до конца сентября.

Первая поздняя нерка была зарегистрирована 17 августа в двух местах: в районе истока р. Плотникова, у мыса Поворотного (где нагуливалось до 1000 рыб), и в устье р. Гришкиной: 3–4 тыс. особей стояли на свале глубин; часть рыб уже рассредоточилась по нерестилищам. Большая часть нерки нагуливалась в центральной части озера — в районе максимальных глубин. Об этом свидетельствовала масса всплесков, но саму рыбу не было видно.

Местами можно было наблюдать и одиночных особей горбуши, зашедших в озеро, в связи с очень значительным пропуском ее в р. Большую. Свидетельство таких заходов горбуши в озеро и его



Рис. 9. Ранняя нерка заходит на нерест в р. Бабью (18.07.2018)  
Fig. 9. Early sockeye salmon entering the Babya River for spawning (18.07.2018)

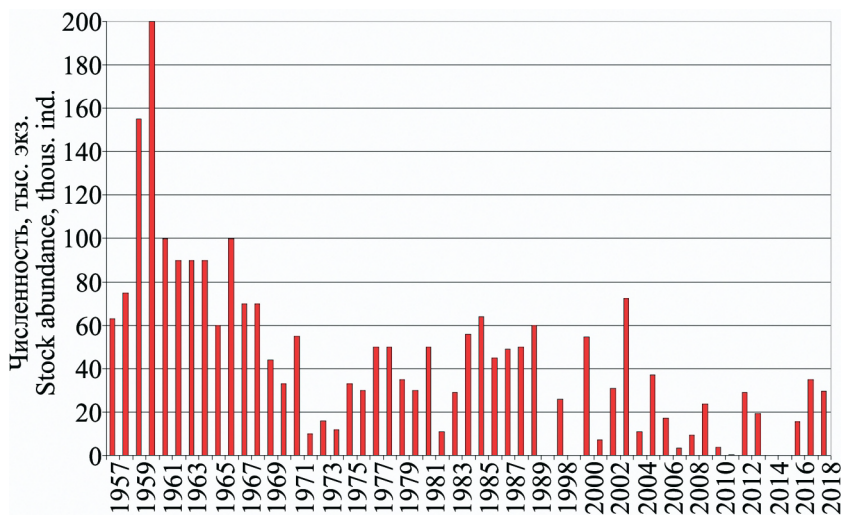


Рис. 10. Заходы на нерест ранней расы нерки в бассейн оз. Начикинского в 1957–2018 гг.  
Fig. 10. Spawning runs of the early morph of sockeye salmon in the basin of Nachikinskoe Lake in 1957–2018

притоки в прежние годы можно найти в работе А.Г. Остроумова (1989).

К концу августа мы уже регистрировали не только большие скопления нерки в виде стай в устьях рек Гришкина и Табуретка (примерно по 4 тыс. экз.), но и нерест производителей (рис. 11) (~8,5 тыс. экз. на гнездах), а также сненку, пока еще в небольшом количестве. Последнее свидетельствует, что сам нерест начался раньше (на срок жизни нерки на гнездах), то есть, как минимум, за две недели до этого — не позднее середины августа.

В середине сентября количество нерестующих рыб увеличилось до 53–54 тыс. экз. Несколько сотен рыб поднимались вверх по р. Гришкиной (рис. 12, А), а часть, отделяясь от резервных стай в устье этой реки (рис. 11), шла небольшими ходовыми стаями на юг и распределялась вдоль восточного берега. Обнаружили мы также нерку, идущую вверх по р. Табуретке (больше тысячи рыб) (рис. 12, Б), по-видимому, также из резервной стаи в ее устье.

В последних числах сентября количество нерестующей нерки достигло максимума (60 тыс. экз.).

Особенно выделялись скопления у восточно-северо-восточного побережья озера, где встречалась плотность нереста 4,5 экз./м<sup>2</sup> (рис. 13, А), и кл. Медвежий на северо-восточном берегу, с плотностью нереста 5,3 экз./м<sup>2</sup> (рис. 13, Б). Однако на локальных нерестилищах максимумы регистрировали как до этого момента, так и после него.

При обследовании нерестилищ оз. Начикинского, проведенном в конце первой декады октября, было обнаружено, что количество живых производителей на гнездах на ВСВ и СВ снизилось примерно на треть (с 44 до 31 тыс. экз.), в кл. Медвежем большая часть рыб уже погибла, зато на СЗ и ЮЗ число нерестующих увеличилось почти вдвое (с 13 до 22 тыс. экз.), эти районы стали, таким образом, третьими по численности, и значение их возрастало.

В северо-западном районе контрастно выделялись два локуса: «Старые Егеря» (к северу от устья р. Прямой) и участок «мыс Перст – ручей Мю». Там, в отличие от северо-востока, производители нерестовали на широкой отмели, уходящей на 100–300 м от берега, на глубинах до 3–4 м, вы-



Рис. 11. Нерест производителей (А) и «резервные» стаи в устье р. Гришкиной (Б) 29.08.2018  
Fig. 11. Spawning (А) and “reserve” shoals in the mouth of the Grishkina River (Б) on 29.08.2018

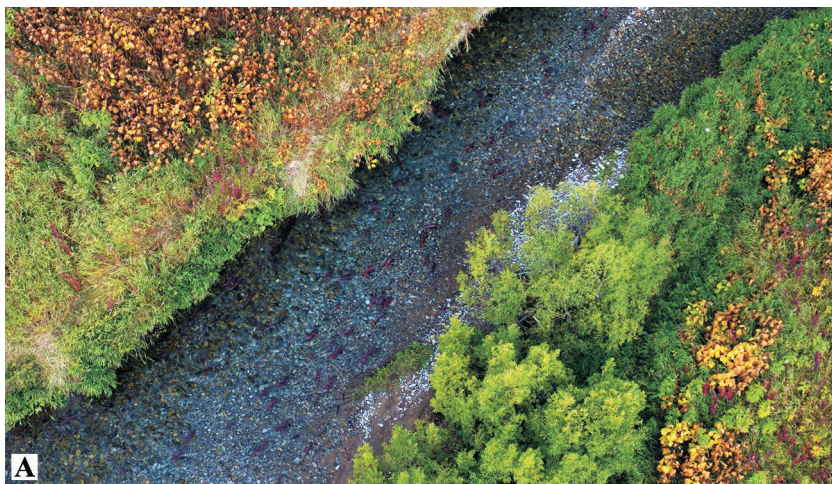


Рис. 12. Поздняя нерка в р. Гришкиной (А) и р. Табуретке (Б)  
Fig. 12. Late sockeye salmon in the Grishkina River (A) and Taburetka River (B)



Рис. 13. Нерест поздней нерки в восточно-северо-восточном побережье Начикинского озера (А) и в кл. Медвежьем (фрагмент), на северо-востоке озера (Б). Берега и дно усеяны мертвой рыбой (27.09.2018)  
Fig. 13. The spawn of the late morph of sockeye salmon on the east-northeastern coast of Nachikinskoe Lake (A) and in the Medvezhiy Brook (fragment) in the northeast of the lake (B). The shores and the bottom covered by fish carcasses (27.09.2018)

бивая при этом площадки сложной формы среди зарослей водорослей и (или) толстых отложений ила (рис. 14).

Такого рода объекты встречались и в юго-западном побережье озера (рис. 15) (820 экз. на 410 м<sup>2</sup>, плотность нереста — 2 экз./м<sup>2</sup>), и в северо-северо-восточном, но значительно реже. Во время того же обследования озера наконец появились нерестующие производители в ключах у Начикин-

ского кордона (рис. 16) и в култуке рядом с ним. Их было около 1 тыс. экз.

К середине октября число производителей нерки на гнездах уменьшилось в 2,5 раза (с ~57 тыс. до ~23 тыс. экз.), по сравнению с его первой четвертью (08.10.2018); заканчивался нерест в северо-северо-восточном и восточном районах озера и практически прекратился в кл. Медвежьем. Однако небольшие резервы рыб еще можно было на-

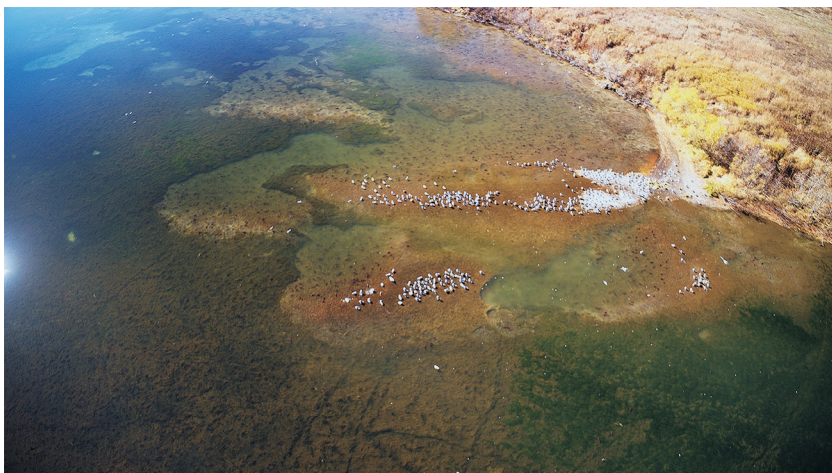


Рис. 14. Нерестилища нерки среди водорослей и отложений ила у мыса Перст (северо-западное побережье озера)

Fig. 14. Sockeye salmon's spawning grounds near the Cape Perst (the northwestern coast of the lake) among kelps and silt sediments

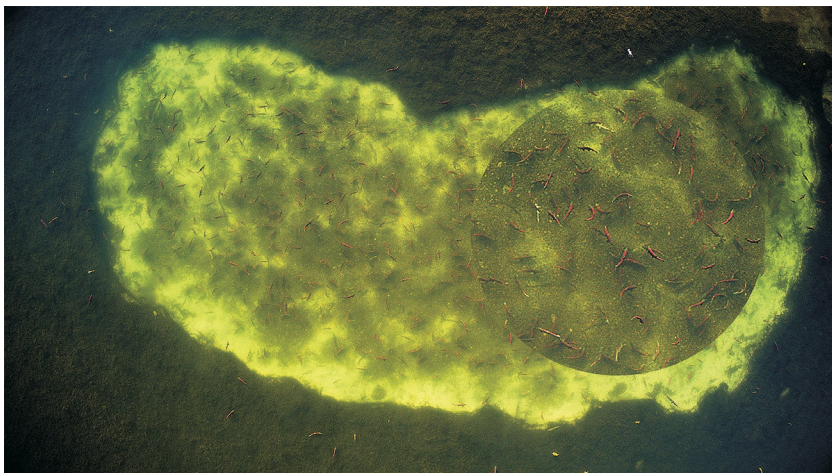


Рис. 15. Нерестилища нерки на глубине, среди водорослей и отложений ила в юго-западном побережье озера (во вставке увеличенное изображение)

Fig. 15. Sockeye salmon's spawning ground on the southwestern coast of the lake (larger image in the insert), in depth among kelps and silt sediments



Рис. 16. Нерест нерки в кл. Длинном, северо-запад (08.10.2018)

Fig. 16. Spawning of sockeye salmon in the Dlinnyy Brook, the northwest (08.10.2018)

блюдать в устьях рек Гришкина и Табуретка. Красная в значительных количествах (1,6–1,7 тыс. экз.) устремилась на нерест в Гришкину речку (и в другие притоки восточного побережья озера), заполняя низовья; она нерестовала в 150–250 м от устья (рис. 17).

Ранее нерест поздней нерки в притоках оз. Начикинского был отмечен А.Г. Остроумовым (1989, 1999), но в небольших масштабах. Столь массовых заходов туда особей поздней расы, по-видимому, до нас не наблюдали. Возможно, исключительно большой подход начикинской нерки послужил толчком к распространению в нехарактерные для нее места нереста, в том числе на крутой свал глубин, практически на обрыве.

Нельзя не отметить в данном случае наличие двух тенденций: с одной стороны — численность нерестующих производителей уже убывала, с другой — часть относительно «свежих», вступающих в этот процесс особей (подходящих из резервных стай) вместо того, чтобы занимать освобождающиеся после гибели предыдущих рыб места, раскапывать их гнезда и откладывать там свою икру, уходили на нерест в иные стации — в реки или на глубину, включая обрывистые склоны.

В конце октября количество нерестующих производителей нерки за последние 8 дней упало еще в 2 раза, до ~12 тыс. экз. В кл. Медвежьем осталось всего несколько живых рыб, — он был забит остатками мертвых. Тем не менее на востоке-юго-востоке и на северо-западе озера нерест еще продолжался, причем во втором районе, несмотря на общее уменьшение числа рыб на гнездах, плотность их была местами даже выше, чем во время предыдущего обследования (рис. 18).

Судя по имеющейся у нас информации, нерест нерки в р. Гришкиной и ее устье продолжался как

минимум до середины первой декады ноября, то есть не менее 80 дней, а в верховьях р. Табуретки — до конца того же месяца.

### Определение времени жизни производителей на гнездах

Проводя учет производителей на нерестилищах оз. Начикинского не первый год, мы уже ранее сталкивались с проблемой определения количества так называемых «смен нереста», сформулированных ранее А.С. Бараненковой, на которую ссылаются Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус (1937б): «...нерест продолжается более полутора месяцев, за которые (судя по степени разложения сненки и времени нереста одной пары в 12–15 дней) успевают отнерестовать 4 смены красной» (с. 101). Этот тезис упоминал и Р.С. Семко (1935).

Учитывая, что нерест поздней нерки на оз. Начикинском в 2018 г. продолжался более 2,5 месяцев, за это время могли отнереститься и больше «смен» производителей. Для уточнения сроков жизни производителей непосредственно на нерестовых гнездах мы несколько раз провели их мечение. Краткие результаты этой работы представлены в таблице 3.

Из таблицы следует, что рыбы, помеченные 12.09 (примерно через месяц после начала нереста), жили менее 15 дней; помеченные через 1,5 мес. — от 5 до 10 дней, 2.10 — менее 6 дней. Просмотрев около 220 особей (живых и мертвых), мы из 116 помеченных рыб лишь в одном случае обнаружили маркированных рыб через 5 дней, но и они не пережили 11 дней. Тем не менее было подтверждено, что срок жизни рыб от начала к концу нереста постепенно уменьшается. Однако саму продолжительность жизни в данном случае трудно формализовать более конкретно. По-видимому,



Рис. 17. Массовый нерест красной в р. Гришкиной (15.10.2018)  
Fig. 17. Mass spawning of sockeye salmon in the Grishkina River (15.10.2018)

необходимо метить выборки рыб большого объема, начиная с первых дней наблюдения их на гнездах, и чаще проводить просмотр меченых рыб.

Ранее о смене производителей на нерестилищах лососей сообщал И.И. Кузнецов (1928). В частности, он установил, что самки нерки погибают или уходят с мест нереста через 12–13 дней после подхода на место, где будет выкопано гнездо, кеты — через 12–14 дней, а горбуши — через 3–4 дня.

В Северной Америке подсчет рыбы основывается на оценке среднего времени, которое живая рыба проводит в исследуемом районе (Survey Life (SL)), и в частности на гнездах (Redd Residence Time (RRT)). Последний показатель включает: подготовку к сооружению гнезда (в том числе со-

оружение так называемых тестовых гнезд), само сооружение (копку) гнезда, нерест и охрану гнезда, являясь частью общего времени жизни в местах нереста (SL), которое может намного превышать RRT (Sparkman, 2010).

К.В. Коски (Koski, 1975) определил продолжительность жизни после нереста кеты как время, прошедшее с момента как они занимают место в нерестовом канале ручья Big Beef до их наблюдаемой смерти. Среднее время жизни самок и самцов ранней расы было 8,8 дней в 1968 г. и 10,5 дней в 1969 г. Для поздней расы оно составило в среднем 11,2 дня и 15,2 дня в те же годы.

В руч. Хансон (небольшой приток оз. Алекнагик, Аляска) средняя продолжительность жизни нерки была определена О.А. Матисеном (Mathisen,

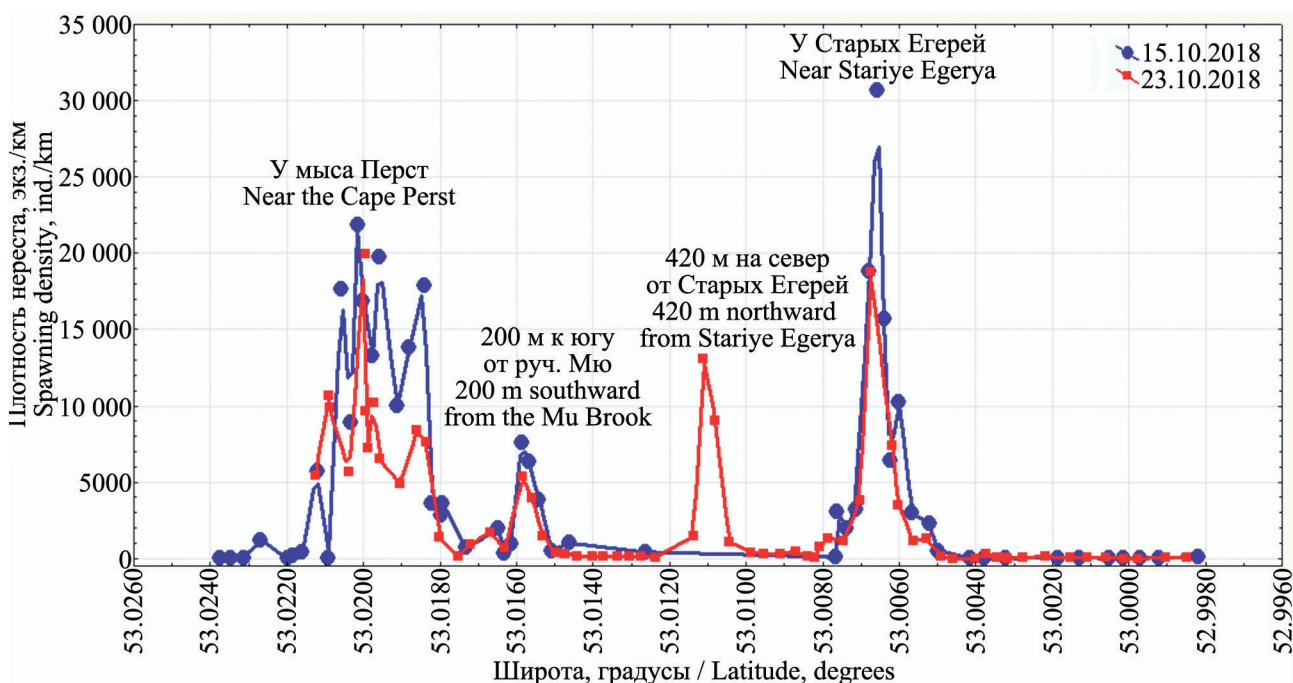


Рис. 18. Сравнение плотности нереста (экз./км береговой линии) производителей нерки у северо-западного берега озера: 15.10.2018 (синим) и 23.10.2018 (красным)

Fig. 18. Comparing the spawning density (specs/km of shore line) of sockeye salmon spawners on the northwestern shore of the Lake: 15.10.2018 (blue) and 23.10.2018 (red)

Таблица 3. Условия и результаты мечения производителей нерки на оз. Начикинском в 2018 г.  
Table 3. Terms and results of tagging sockeye salmon spawners in Nachikinskoe Lake in 2018

Дата мечения / Date of tagging	12 сентября September 12	27 сентября September 27	2 октября October 2
Количество помеченных рыб, экз. Number of tagged fish, ind.	30	38	48
Срок учета метки, дней Tag recovery time, days	15	5	6
Число рыб, пойманных с метками, экз., % Number of tagged fish caught, ind., %	0	5 (13%)	0
Срок вторичного отлова после первого мечения, дней Time from tagging to recovery, days	20	11	—
Число рыб, пойманных с метками, экз., % Number of tagged fish caught, ind., %	0	0	—

1962) для самок (5,6 дней) и для самцов (6,6 дней), с тех пор, как они входили в речку. Позже там работали М.В. МакФи и Т.П. Квин (McPhee, Quinn, 1998), которые также подсчитывали число дней от входа на нерестилище до смерти и различные подмножества общей продолжительности жизни самки нерки в районе гнезд, которая составила для первой смены 11 дней, второй — 7,8 дней, третьей — 7,6 дней (в среднем — 9,4 дня), то есть постепенно уменьшалась.

В.Ф. Хартман (Hartman, 1959) сообщил, что в системе р. Квичак нерестующие самки нерки оставались около бугров в течение 7,75 дней. С. Тсунода (Tsunoda, 1967) обнаружил в руч. Хидден (оз. Бруукс, Аляска), что самцы нерки жили в течение 9–12 дней, самки — 7–14 дней.

В.А. Паренский (1992) показал, что продолжительность жизни нерки на нерестилищах связана с относительной численностью рыб по возрастным группам и достигает максимума в три недели при плотности 0,1 экз./м<sup>2</sup>.

По информации канадских исследователей, средняя продолжительность пребывания у гнезд самок чавычи р. Нетчейкоу (притока р. Фрейзер) уменьшалась за весь нерестовый период от 14 дней в начале сезона до 5 дней в конце сезона на р. Моррис (Neilson, Geen, 1981), и от 15 дней (в начале сезона) до 4 дней (в конце сезона) на р. Нетчейкоу (Neilson, Banford, 1983).

Эксперименты с производителями лососей, которым внедряли через анальное отверстие в кишечник миниатюрные радиопередатчики, проведенные в Калифорнии на притоке р. Редвуд-Крик в течение четырех сезонов Митчелом Спаркменом (Sparkman, 2010), показали, что среднее время жизни самок чавычи у гнезда (RRT) составляет 4 дня, а кижуча — 10–11 дней.

Резюмируя этот краткий литературный курс, отметим следующее. Во-первых, по всем приведенным данным, среднее время жизни лососей у гнезда составляло не более 15 дней. При этом такая оценка является достаточно осторожной, так как по данным, приведенным выше, этот срок может быть и меньше. Во-вторых, процесс смены производителей на озерных нерестилищах, скорее всего, непрерывен, и он ускоряется. Тем не менее рыбы, зафиксированные (и подсчитанные) нами, например, в середине сентября, в конце сентября и в середине октября, как «стоящие на гнездах», в абсолютном большинстве не

одни и те же. Это означает, что подсчитывая рыб, приступивших к нересту, примерно каждые две недели и суммируя эти значения, можно оценить итоговую численность зашедших на нерест производителей.

В качестве уточнения отметим, что по не зависимым от нас причинам (в основном, из-за непогоды) не удалось на каждой съемке полностью охватить весь периметр озера. Поэтому съемку выполняли в первую очередь с участков максимальной концентрации рыб на нерестилищах, а минимально заполненные снимали частично, насколько позволяли метеоусловия. Позже, по возможности, выполняли аппроксимацию численности рыб на этих недообследованных участках, используя часть полученных данных. Доля аппроксимации составила менее 9% от итоговой суммы.

### Расчеты численности поздней нерки

В ходе вышеописанных семи учетных съемок в августе–октябре 2018 г. нами было просчитано около 230 тыс. экз. поздней нерки. Авианаблюдатели КамчатНИРО в бассейне оз. Начикинского 5 и 20 сентября учли около 90 тыс. рыб (30,9 и 57,5 тыс. экз. соответственно).

Для оценки общей численности отнерестовавшей нерки поздней расы мы провели расчеты двумя методами: 1) суммировали только тех рыб, которых учли на гнездах с периодичностью около двух недель; 2) получили вероятностную оценку захода этой популяции с помощью имитационной модели, описанной выше.

В результате первой процедуры — суммирования количества рыб, стоящих на гнездах с периодичностью около двух недель — получилась оценка захода ~145 тыс. экз. (таблица 4).

В процессе имитационного моделирования проведено 400 процедур оптимизации, в ходе которых получены диапазоны оценок для всех искомым параметров. Большинство случаев группируются в одном локусе, поэтому являются равновероятными, и данная задача имеет множество решений в некотором диапазоне (140–220 тыс. экз.), который напрямую зависит от начальных условий: значений параметров  $S_0$  (продолжительность жизни в начале нереста в интервале 13–23 дня) и  $a$  (общая численность возврата начикинской нерки поздней расы в интервале 330–550 тыс. экз.) (рис. 19).

Таблица 4. Результаты учетов поздней нерки оз. Начикинского в 2018 г.  
Table 4. Results of counting late sockeye salmon in Nachikinskoe Lake in 2018

Дата / Date	Район / District	Численность, экз. Number, ind.	Примечания / Notes
<i>17.08.2018</i>	CCB+C3 NNE+NW	750	Стаи (в итог не входит) Shoals (not included into the total)
	CB NE	2500	Стаи (в итог не входит) Shoals (not included into the total)
	BCB ENE	3500	Стаи (в итог не входит) Shoals (not included into the total)
	<b>Σ</b>	<b>6750</b>	
<b>29.08.2018</b>	BCB ENE	8500	
	ЮЮ3 SSW	4000	Стаи (в итог не входит) Shoals (not included into the total)
	<b>Σ</b>	<b>8500</b>	
<b>12.09.2018</b>	CB NE	17 000	
	BCB ENE	25 300	
	C3 NW	4200	
	Ю3 SW	5100	Аппроксимация / Approximation
	ЮЮ3 SSW	2000	Р. Табуретка / Taburetka R.
	<b>Σ</b>	<b>53 600</b>	
<b>27.09.2018</b>	CB NE	18 000	
	BCB ENE	26 000	
	В E	2000	Аппроксимация / Approximation
	C3 NW	11 426	
	Ю3 SW	2117	
	ЮЮ3 SSW	588	
	<b>Σ</b>	<b>60 014</b>	
<i>08.10.2018</i>	CCB	870	
	CB	13 500	
	BCB	18 000	
	В	1450	
	C3	18 100	
	Ю3	4450	
	ЮЮ3	350	
	<b>Σ</b>	<b>56 720</b>	
<b>15.10.2018</b>	CCB NNE	50	
	CB NE	4300	
	BCB ENE	9066	
	В E	700	Аппроксимация / Approximation
	C3 NW	7500	
	Ю3 SW	650	Аппроксимация / Approximation
	ЮЮ3 SSW	550	
	<b>Σ</b>	<b>22 816</b>	
	<b>Σ Σ</b>	<b>144 930</b>	<b>Итоговая сумма / The total</b>
<i>23.10.2018</i>	CB NE	1846	
	BCB ENE	5744	
	C3 NW	5151	
	Ю3 SW	2721	
	<b>Σ</b>	<b>13 616</b>	

Примечание: Жирным шрифтом выделены даты, вошедшие в итоговую сумму, курсивом — съемки, не вошедшие в итоговую сумму

Note: Dates included into the total are marked in bold, surveys not included in the total – in italics



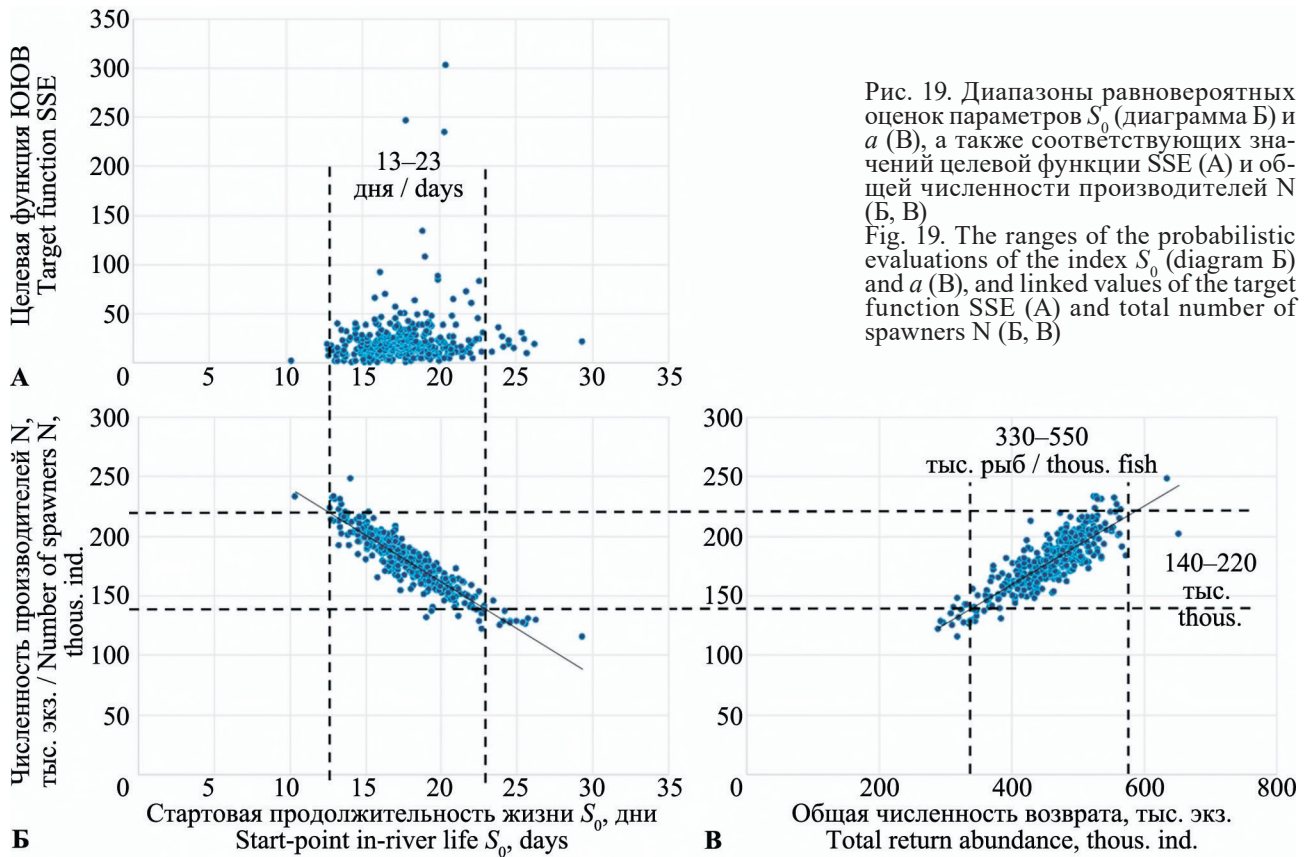


Рис. 19. Диапазоны равновероятных оценок параметров  $S_0$  (диаграмма Б) и  $a$  (Б), а также соответствующих значений целевой функции SSE (А) и общей численности производителей  $N$  (Б, Б)  
 Fig. 19. The ranges of the probabilistic evaluations of the index  $S_0$  (diagram Б) and  $a$  (Б), and linked values of the target function SSE (А) and total number of spawners  $N$  (Б, Б)

В связи с вышесказанным, руководствуясь максимально осторожной оценкой численности подходов, решено было задать стартовую продолжительность жизни  $S_0$ , близкую к границе соответствующего интервала:  $S_0 = 23,5$  дня. Используя это начальное значение, получили оценки остальных параметров для совокупных учетов начикинской нерки (таблица 5).

О дисперсии полученных оценок параметров смертности  $Z_t$  можно судить по величине пополнения производителей на гнездах для каждого дня. В динамике нерестового процесса имитационные оценки  $Z_t$  имеют достаточно характерные тенденции (рис. 20).

Все полученные совокупности пополнений по 300 решений (рис. 20) характеризуются тремя волнами, первые две из которых имеют примерно равную мощность и, по большей части, относятся к субпопуляциям на востоке-северо-востоке, се-

веро-востоке и (затем) к северо-западным районам озерного побережья, а последняя, третья, характерная невысокой численностью — возможно, относится к активной миграции рыб в рр. Гришкина и Табуретка, а также в ключи на северо-северо-восточном побережье озера.

Полученная имитационная модель с вероятностными значениями параметров достаточно хорошо отражает наблюдаемую во время учетов численность производителей (рис. 21).

На основании полученных оценок всех параметров (включая  $Z_t$ ) были сгенерированы 1000 выборок, давшие вероятностную оценку численности всех нерестующих производителей, составившую 140 тыс. экз., со стандартным отклонением 6,5 тыс. экз. Следовательно, общая оценка численности производителей находится в интервале 127–153 тыс. экз. (95%), в который входят и резуль-

Таблица 5. Оценки параметров модели, полученные по результатам оптимизации при стартовом значении  $S_0 = 23,5$   
 Table 5. The values of the model parameters obtained on the results of optimization at the start value  $S_0 = 23.5$

Параметр Parameter	Оценка Value	Стандартное отклонение Standard deviation
$s$	4,80	0,307
$\Delta$	0,384	0,019
$a$	402,22	15,26
$M$	15,355	0,846
$\sigma$	23,001	0,810

таты расчетов, полученные первым методом. Общая средняя продолжительность жизни для всего срока нереста, по результатам моделирования, составила около  $14 \pm 1,5$  дня, что совпадает с выбранной нами периодичностью суммирования учетных данных (около двух недель — первым методом).

Все полученные оценки справедливы только при заданных средней продолжительности жизни

для первого метода либо начальной средней продолжительности жизни для второго. Стоит также отметить, что математическая модель рассчитана только по данным наблюдений за 55 дней плюс время жизни последней генерации пополнения (~4 дня), а нерест продолжался как минимум 80 дней (с середины августа по конец первой декады ноября, — см. стр. 47, 1-я колонка, последний абзац). Следовательно, отнерестилось рыб еще больше.

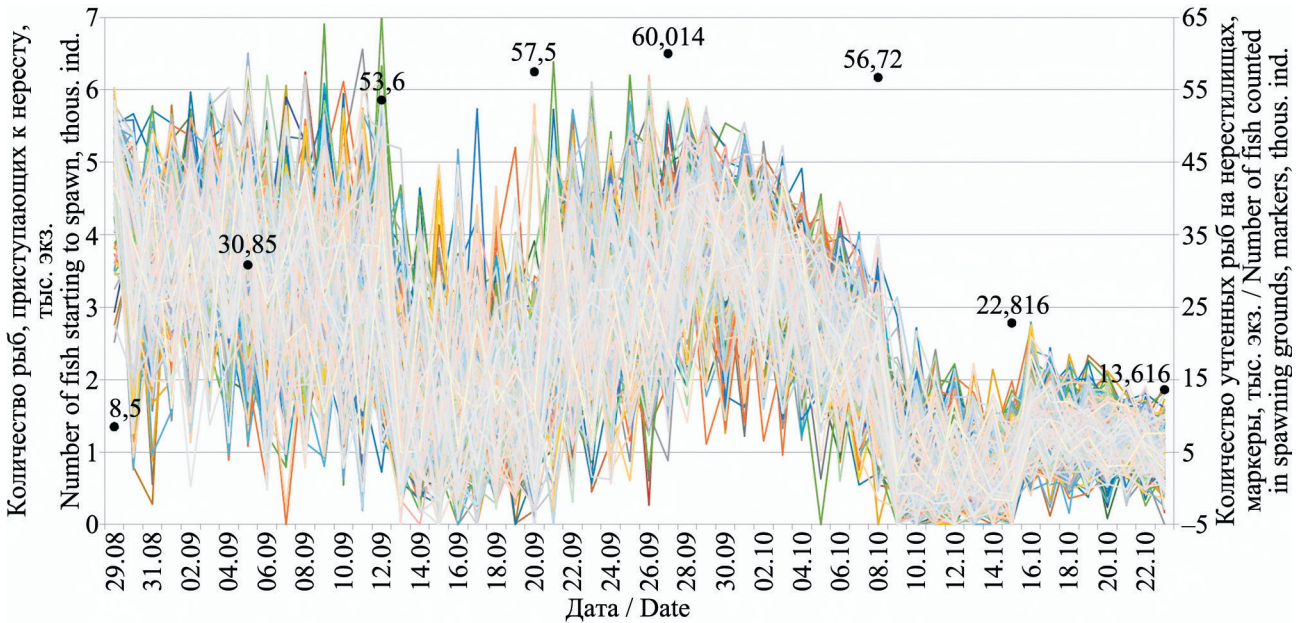


Рис. 20. Оценки количества рыб, приступающих к нересту, для каждого дня  $R_i$  по 300 оптимизационным решениям. Вероятностный разброс значений пополнения для каждого дня основан на соответствующем разбросе оценок параметров  $Z_i$   
 Fig. 20. Estimation of the number of fish starting to spawn for every day  $R_i$  on 300 optimized results. Probabilistic spreading of recruitment for every day is based on a certain spreading of the  $Z_i$  index evaluations

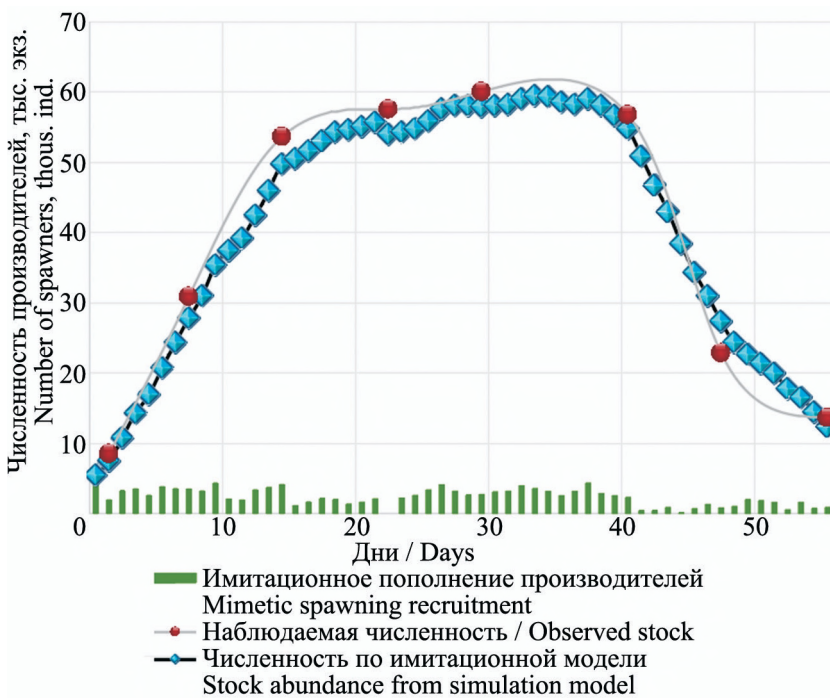


Рис. 21. Один из случаев реализации имитационной модели численности производителей нерки на нерестилищах при стартовом времени жизни  $S_0 \approx 23,5$  дня  
 Fig. 21. One of the cases of realized simulation model of sockeye salmon stock abundance on spawning grounds at a start-point of the in-river life time  $S_0 \approx 23.5$  days

Такой экстремальный заход поздней нерки зарегистрирован впервые (рис. 22). До этого максимально учтенное количество равнялось 32 тыс. экз. (нами же в 2015 г.: Запорожец, Запорожец, 2015). Хотя есть сведения, что в 1932 г. в ключах и оз. Начикинском в четыре «смены» отнерестовало порядка 100 тыс. экз. поздней красной (Крохин, Крогиус, 1937б).

В качестве объяснения такого неординарного случая можно предположить, что большие заходы нерки бывали и в прежние годы, однако столь подробное многократное обследование акватории озера в течение всего нерестового периода с применением беспилотного летательного аппарата, дающего возможность зафиксировать на фотографиях практически весь периметр озера до глубин в 3–4 м, было осуществлено впервые.

Возможно, одной из причин столь высокой численности нерки, дошедшей до озера в 2018 г., были очень значительные подходы горбуши в р. Большую, которые сильно осложнили вылов нерки рыбакам в устье реки и далее по пути ее следования — браконьерам. Дополнительной причиной высокого пропуска нерки несомненно можно считать успешную работу камчатской рыбинспекции совместно с Ассоциацией рыбопромышленников Камчатского края «Река Большая» по пресечению незаконного вылова лососей в этом водном бассейне.

Полученные данные по учету нерестующих в озере производителей поздней нерки (табл. 4) можно представить в виде графика трехмерной поверхности, отражающей их пространственно-временное распределение (рис. 23), в том числе соотношение численности по районам, где, в частности, видно, что наиболее продуктивными на озере

являются восточно-северо-восточный и северо-восточный районы, а третий по численности — северо-западный, причем нерест там начинался несколько позже, по сравнению с предыдущими.

Полезным, как в теоретическом, так и в практическом плане, может быть изучение не только динамики численности нерестующих производителей, но и плотностных характеристик распределения в пространстве и во времени. Но для этого необходимы расчеты площади нерестилищ конкретно в 2018 г.

### Картирование нерестилищ в озерной литорали

Существует несколько подходов к оценке площади нерестилищ рыб. Один из самых приближенных основывается на определении этого параметра как результата деления численности нерестующих производителей (экз.) на их плотность (экз./м<sup>2</sup>), полученную теоретическими или эмпирическими методами (Сувырина, 1972). Другой вариант — достаточно трудоемкое детальное измерение всех участков, где нерестуют производители, путем наземных съемок, и их суммирование (Макеев, 2011) — может давать сильно варьирующие результаты не только по годам, но и внутри одного сезона (от начала до пика нереста и далее к концу). Третий метод — подсчет площади участков рек и озер, где идет нерест рыб, по их длине и ширине, с поправками на притоки и участки, где нет нереста, по картам, с корректировкой на местности (Золотухин, Ходжер, 2007; Золотухин, 2009) — нам кажется наиболее приемлемым и современным, хотя мы не отрицаем полезность второго подхода и сами его применяли (Запорожец, Запорожец, 2017).

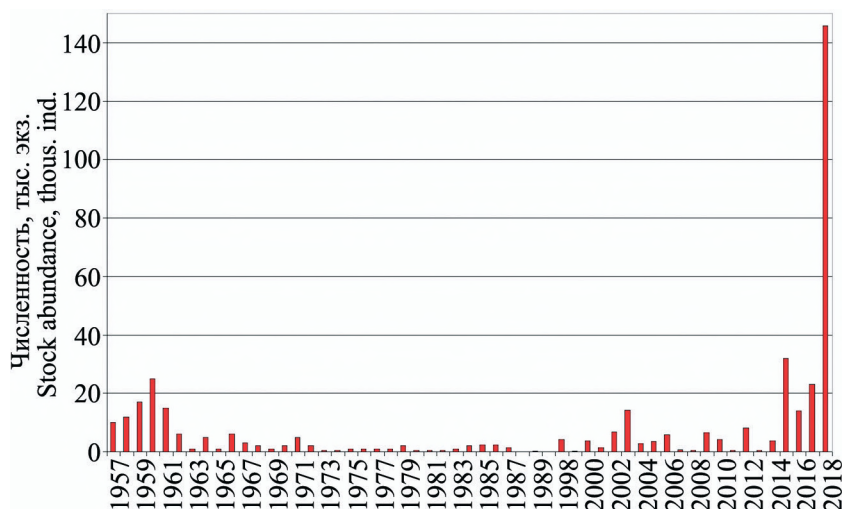


Рис. 22. Заходы поздней формы нерки в оз. Начикинское в 1957–2018 гг.  
Fig. 22. Late sockeye salmon escapements in Nachikinskoe Lake in 1957–2018

При картировании площади нерестилищ в озере в 2018 г. для каждого из выделенных районов мы использовали соответствующие им массивы фотометок за весь период нереста (рис. 24, сверху). При этом на полигонах уточняли границы непосредственно по фотографиям, как показано на вставке в правом верхнем углу рисунка, где нерестилища занимают всю полку на литорали от уреза воды до свала склона в глубину. Следует отметить, что в ряде случаев, где угол съемки несколько отличался от 90°, положение фотометки, соответствующее положению БПЛА, было смещено от самого снимаемого участка (поэтому кое-где на участках полигонов не видно фотометок). К тому же, там, где нерестилища простирались на

100 м от берега и более (например, на северо-западе), квадрокоптер приходилось поднимать на высоту до 80 м, чтобы отснять их в ширину, и в таких случаях размер фотометки на общем снимке (рис. 24) существенно меньше снятой в тот момент площади.

Один из результатов проделанной нами работы — границы полигонов семи районов озерных нерестилищ нерки, нанесенные на спутниковый снимок оз. Начикинского (рис. 25). Расчетные площади нерестилищ по каждому из этих районов приведены в таблице 6.

Ранее Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус (19376) приводили площадь нерестилищ в оз. Начикинском, равную 87 тыс. м<sup>2</sup>, определенную А.С. Ба-

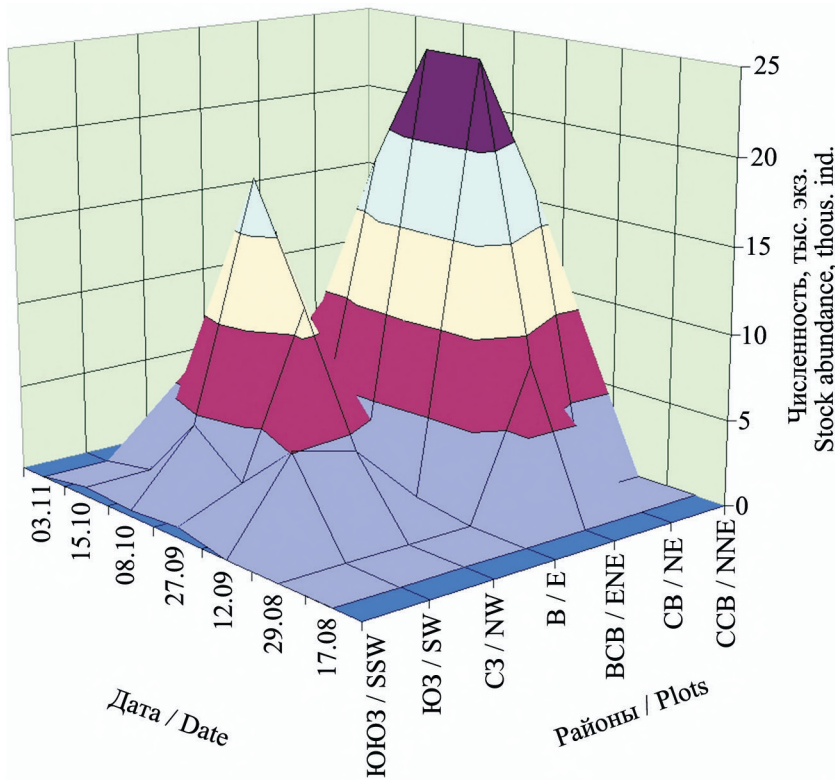


Рис. 23. Пространственно-временное распределение численности нерки по выделенным районам побережья на оз. Начикинском в 2018 г. (обозначения — см. Материал и методика)  
 Fig. 23. Spatial-temporal distribution of sockeye salmon abundance by marked littoral plots of Nachikinskoe Lake in 2018 (see legend in Materials and methods)

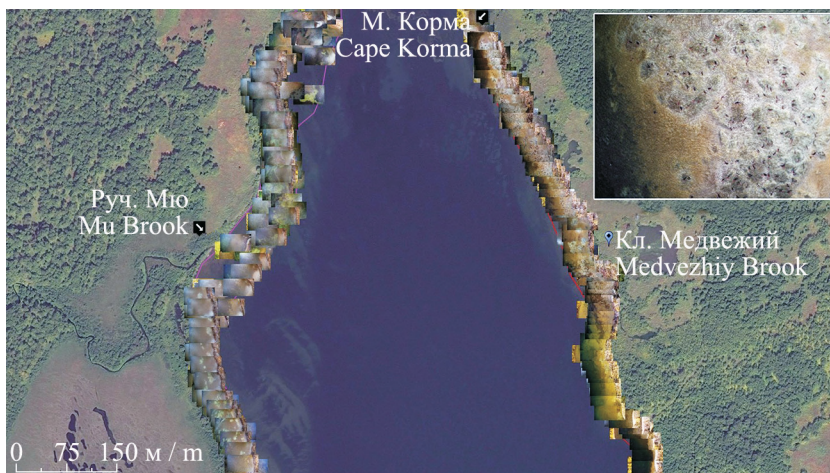


Рис. 24. Трассировка границ нерестилищ по фотографиям с квадрокоптера: фиолетовым и красным цветом отмечены полигоны нерестовых площадей нерки на северо-западной и северо-восточной озерной литорали, во врезке показана одна из фотографий, слева внизу дана шкала масштаба  
 Fig. 24. Tracing the border of the spawning grounds on the quadcopter images: violet and red colors mark sockeye salmon spawning ground polygons in the north-western and north-eastern littoral parts of the lake, one of the images is demonstrated in the insert, the scale is in the bottom left part

раненковой в 1932 г. Необходимо отметить, что возможности топографических съемок в экспедиционных поездках первой половины XX века (на собаках, батах и лошадях) практически не было, поэтому размеры нерестовых площадей определяли обычно на основе «грубой глазомерной оценки» (Крохин, Крогиус, 1937б, с. 62). Вторых, эта площадь существенно зависит от

численности подходов, что признавали и сами Ф.В. Крогиус и Е.М. Крохин (1948).

### Плотность заполнения нерестилищ в озерной литорали и плотность нереста поздней нерки

Обращаясь к проблеме исследования плотностных характеристик заполнения нерестилищ поздней нерки в прибрежном пространстве озера в не-



Рис. 25. Спутниковый снимок оз. Начикинского с нанесенными полигонами семи районов озерных нерестилищ нерки: рубиновым — ССВ (исток р. Плотникова – м. Корма), красными — СВ (м. Корма – р. Гришкина-1 (устье)) и ВСВ (р. Гришкина-1 (устье) – Восточный угол), синим — В (Восточный угол – руч. Бараний), фиолетовым — СЗ (м. Поворотный – р. Прямая) и ЮЗ (р. Прямая – руч. Юго-Западный), зеленым — ЮЮЗ (руч. Юго-Западный – р. Бабья)

Fig. 25. Satellite image of Nachikinskoye Lake with marked polygons of seven spawning grounds of sockeye salmon: ruby – NNE (the Plotnikova River springhead – the Cape Korma), red – NE (the Cape Korma – the Grishkina-1 River (the mouth)) and ENE (the Grishkina-1 River (the mouth) – Vostochniy corner), blue – E (Vostochniy corner – the Baraniy Brook), violet – NW (the Cape Povоротnyy – the Pryamaya River) and SW (the Pryamaya River – the Yugo-Zapadny Brook), green – SSW (the Yugo-Zapadny Brook – the Babya River)

Таблица 6. Площадь семи районов озерных нерестилищ поздней нерки в 2018 г., определенная по фотоснимкам. Границы полигонов показаны на рис. 24

Table 6. The square of seven plots of the lake spawning grounds of late sockeye salmon in 2018, identified by photographs. The boundaries of the polygons are demonstrated in Fig. 24

Район побережья озера / Coastal plot of the lake	Площадь, м <sup>2</sup> / Square, m <sup>2</sup>
Северо-северо-восток / North-North-East	17 044
Северо-восток / North-East	37 404
Восток-северо-восток / East-North-East	40 379
Восток / East	31 762
Северо-запад / North-West	112 845
Юго-запад / South-West	62 803
Юго-юго-запад / South-South-West	4777
Сумма / Sum	307 014

рестовый период, отметим, что стоит разделять два неравноценных понятия (и их не следует путать):

плотность заполнения нерестилищ, которую определяют, исходя из оцененной численности производителей и суммарной площади нереста (в нашем случае — в каждом из выделенных районов в течение всего сезона);

и плотность нереста, определяемую при визуальном подсчете производителей одновременно с измерением рулеткой площади, которую они занимают при нересте (например, Есин и др., 2012), либо как мы: на основе статистического анализа данных, полученных при дешифрировании фотографий, на которых рыбы находятся на гнездах «здесь и сейчас».

Результат использования первого из этих понятий проиллюстрируем трехмерным графиком

(рис. 26), построенным по данным, приведенным выше (таблицы 4 и 6), на котором видно, что в пик нереста (во второй половине сентября) плотность заполнения нерестилищ на востоке-северо-востоке озера превышала 64 экз./100 м<sup>2</sup> (или 0,64 экз./м<sup>2</sup>), а на северо-западе достигала всего 16 экз./100 м<sup>2</sup>.

В свою очередь, таблица 7 демонстрирует, что величина другой характеристики, плотности нереста, на юго-западе, где в целом плотность заполнения нерестилищ достаточно низкая, в отдельных местах (на глубине среди водорослей) доходит до 199 экз./100 м<sup>2</sup> (см. рис. 15), а на востоке-северо-востоке — до 450 экз./100 м<sup>2</sup> (см. рис. 13, А).

Заинтересовавшись нерестовой поляной на глубине 3–5 м, окруженной лесом водорослей (см. рис. 15), мы нашли спутниковую фотографию

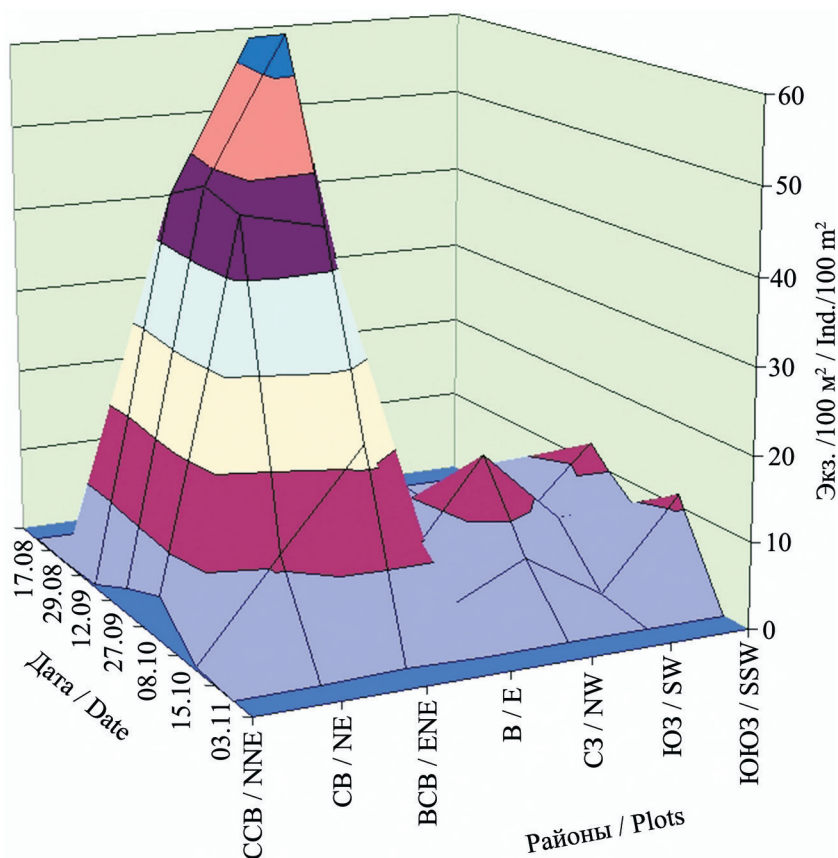


Рис. 26. Плотность заполнения нерестилищ поздней неркой на оз. Начикинском по выделенным районам в 2018 г. (обозначения — см. Материал и методика)  
Fig. 26. Density of late sockeye salmon on the spawning grounds of Nachikinskoe Lake by marked plots in 2018 (see the legend in Materials and methods)

Таблица 7. Плотность нереста производителей поздней нерки на озерных нерестилищах в пиковый период (вторая половина сентября – начало октября) по выделенным районам оз. Начикинского в 2018 г., вычисленная по фотографиям (обозначения — см. Материалы и методы)  
Table 7. The spawning density of late sockeye salmon on the lake spawning grounds during the peak period (second half of September – early October) by marked plots of Nachikinskoe Lake in 2018, identified by photographs (see the marks in Materials and methods)

Плотность нереста, экз./100 м <sup>2</sup> Spawning density, ind./100 m <sup>2</sup>	Районы прибрежной литорали / Plots of littoral zone						
	CCB NNE	CB NE	BCB ENE	B E	C3 NW	Ю3 SW	ЮЮ3 SSW
Минимальная /Minimum	0,07	0,20	1,42	0,17	0,38	0,24	0,46
Максимальная /Maximum	6,17	36,07	450,30	11,94	74,59	199,27	28,64
Средняя /Average	1,26	12,32	37,28	2,71	16,25	9,46	5,29

в программе Google Earth Pro, датированную 26.09.2012, на которой хорошо видно это нерестилище, а также сходные с ним на северо-западе озера. Это подтверждает, что нерест нерки в таких специфических местах происходит в течение многих лет, как и на оз. Курильском, где в бух. Северной нерка нерестовала на глубинах 4–6 м не один год (Остроумов, 1970). Похожее явление (нерест нерки на глубине 2–6 м) отмечали и на Аляске в оз. Илиамна, причем его плотность достигала 6 экз./м<sup>2</sup>, или 600 экз./100 м<sup>2</sup> и более (Kerns, Donaldson, 1968).

Максимальная из определенных нами плотностей в озерном прибрежье составила 4,5 экз./м<sup>2</sup> (см. рис. 13, А). Средняя же плотность нереста на озерных нерестилищах составила 12 экз./100 м<sup>2</sup> (или 0,12 экз./м<sup>2</sup>), колеблясь по разным районам в пределах 1–37 экз./100 м<sup>2</sup> (таблица 7).

В связи с этим уместно обсудить еще одну проблему, обусловленную высокой численностью заходов и плотностью нереста: последствия переполнения нерестилищ, и начать надо с оценок его порогов.

Так, например, Е.М. Крохин и Ф.В. Крогиус (1937а) посчитали, что при нересте в ключах на оз. Курильском одной самки на 1 м<sup>2</sup> (вместе с одним самцом это 2 экз./м<sup>2</sup>) происходит переполнение и, как следствие, значительная гибель икры (39–40%), в основном из-за перекапывания гнезд позже пришедшими производителями.

А.В. Подлесных (1995), исследуя гормональную регуляцию нереста нерки в ключевых субизолятах в условиях эксперимента, определил, что увеличение плотности нерестовых скоплений выше оптимальной (0,35–0,5 экз./м<sup>2</sup>) приводит к их стрессированию, увеличению внутригрупповой дифференциации по содержанию в крови кортизола и уменьшению выброса половых продуктов у производителей. С угасанием отдельных элементов нерестового поведения снижается репродуктивный успех слабострессоустойчивых самцов и самок (а это в основном крупные рыбы), в результате преимущество получают мелкие, что, в свою очередь, ведет к снижению гетерогенности потомства. Кроме того, стресс из-за высокой плотности «сопровождается изменением интенсивности основного обмена, ломкой сложившейся иерархической структуры доминантно-соподчиненных отношений, уменьшением количества одновременно нерестующих пар, повышенной смертностью производителей» (Ардашев, Подлесных, 2005, с. 93), снижается и выжива-

емость потомства. В.А. Паренский и А.В. Подлесных (2005) показали, что при плотности нереста в ключе свыше ~0,8 экз./м<sup>2</sup> пары уже не образуются.

Е.В. Есин с коллегами (2012), изучая последствия высокочисленного подхода горбуши к северо-восточному побережью Камчатки, обнаружили, что при плотности самок на речных нерестилищах в 1,7–1,8 экз./м<sup>2</sup> гнезда начинали сливаться и частично подвергаться повторным перекапываниям, а при плотности более 2 экз./м<sup>2</sup> перекапывание было сплошным и нерест — абортным.

Казалось бы, в условиях озерной литорали описанные явления маловероятны, поскольку значительная площадь этих нерестилищ способна обеспечить место для очень большого количества производителей, и к тому же может увеличиваться за счет очистки самими производителями дна от растительности и ила в местах выхода грунтовых вод. Однако наши данные показывают, во-первых, что в естественных условиях в озере наблюдается очень высокая плотность нереста, а во-вторых, даже при плотностях свыше 1,6 экз./м<sup>2</sup> (см. рис. 15) репродуктивное поведение не разрушается и нерест происходит вполне нормально. В.А. Паренский предположил (личное сообщение), что это может быть связано с трехмерной структурой озерного нерестилища на глубине, в отличие от двухмерного заполнения нерестилищ в ключах и озерном мелководье.

Другую причину успешного нереста нерки при высоких плотностях (до 6 и более экз./м<sup>2</sup>) на глубинах до 6 м в прибрежье оз. Илиамна назвали американские исследователи (Kerns, Donaldson, 1968) — интенсивную циркуляцию воды за счет ветровых течений и сейш. Наличие подобных явлений в оз. Начикинском показали И.И. Куренков с соавторами (1987).

Что касается положительных последствий высокой плотности производителей на нерестилищах, то, кроме выше перечисленных, обычно упоминают о влиянии перекапывания грунта на гидрологический режим последних и улучшении кормовой базы молоди за счет удобрения снеткой (Леванидов, 1964; *Physiological Ecology of Pacific Salmon*, 1995; Quinn, 2018); кроме того, увеличивается стрейнг производителей и их распространение в соседние водотоки (Walters et al., 2004).

Последствия этого экстремально высокого захода поздней нерки в оз. Начикинское можно будет понять не ранее, чем через 4–6 лет. Во всяком случае, умеренный оптимизм внушает тот факт,

что через пять лет после чрезвычайно высокого пропуска нерки в р. Квитчат на Аляске (более 24 млн экз.) численность вернувшихся рыб была на уровне средних значений для поколений этих циклов (Young, Woody, 2006).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в 2018 г. впервые подробно обследован весь периметр Начикинского озера и его притоки с помощью беспилотного летательного аппарата Phantom-4 Pro в течение нерестового хода как ранней, так и поздней рас нерки (с июня по октябрь). Использование квадрокоптера позволило получить детальную информацию о нересте обеих рас нерки и сохранить ее в цифровом формате.

В результате проделанной работы получены количественные оценки заполнения производителями разных участков озерных притоков и его побережья. Так, численность ранней нерки, зашедшей на нерест в оз. Начикинское в 2018 г., была близка к 30 тыс. экз. и незначительно отличалась от среднего значения за последние 19 лет. В то же время количество производителей поздней нерки, принимавших участие в нересте, было экстремально высоким из зафиксированных за период наблюдений с 1957 г. Рассчитанная разными методами (1 — суммированием количества рыб, стоящих на гнездах с периодичностью около двух недель; и 2 — с помощью имитационного моделирования) численность поздней расы составила: в первом случае ~145 тыс. экз., во втором — 140 тыс. экз. (127–153 тыс. рыб — 95%-й доверительный интервал). Пик нереста пришелся на вторую половину сентября.

На основе результатов многочисленных исследований продолжительности жизни лососей на нерестовых гнездах было определено, что среднее время жизни лососей у гнезда в естественных условиях составляет не более 15 дней, и это подтверждается результатами имитационного моделирования полученных нами данных. Поэтому для оценки итоговой численности зашедших на нерестилища производителей следует либо суммировать количество рыб, приступивших к нересту, через определенные промежутки времени (в среднем ~2 недели), либо строить имитационные модели динамики численности нерестящихся особей по данным нескольких учетных съемок, принимая во внимание уменьшение продолжительности жизни рыб от начала к концу нереста.

Соотнося изображения нерестующих рыб и их гнезд на фотографиях, сделанных с помощью квадрокоптера в течение всего сезона, со спутниковым снимком оз. Начикинского в масштабе 1:1000, определили границы нерестилищ поздней нерки в 2018 г. и оценили их площадь, которая составила 307 тыс. м<sup>2</sup>.

С учетом численности поздней нерки на разных участках литорали и их площади, определена плотность заполнения нерестилищ, которая была максимальна на восточном берегу озера (>64 экз./100 м<sup>2</sup>). Расчеты плотности нереста, проведенные по фотографиям производителей на локальных нерестилищах (без учета неиспользуемых в данный момент нерестовых площадей), показали, что этот параметр колеблется от 0,07 экз./100 м<sup>2</sup> (на северо-северо-востоке озера) до 450 экз./100 м<sup>2</sup> (на востоке-северо-востоке).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Приносим искреннюю благодарность за плодотворную совместную работу на съемках нереста нерки с помощью квадрокоптера инженеру С.Ю. Губанову и госинспектору СВТУ ФАР А.В. Акулееву. Выражаем также благодарность вед. науч. сотр. КамчатНИРО, к. ф.-м. н. О.И. Ильину за консультации в области статистических методов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ардашев А.А., Подлесных А.В.* 2005. Факторы нерестового периода в формировании численности тихоокеанских лососей // Вестник ДВО РАН. № 3. С. 92–98.
- Бараненкова А.С.* 1932. Отчет о работе на Начикинском озере осенью 1932 г. Рукопись. Цит. по: Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937б.
- Бараненкова А.С., Семко Р.С.* 1934. Отчет о работе на Начикинском озере весной 1934 г. Архив Камчат. отд. ТИНРО: Петропавловск-Камчатский. 26 с.
- Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий Е.Ю., Маслов А.В.* 2002. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (Западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 2. С. 758–776.
- Есин Е.В., Леман В.Н., Сорокин Ю.В., Чалов С.Р.* 2012. Популяционные последствия высокочисленного подхода горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к северо-восточному побережью Камчатки в 2009 году // Вопр. ихтиологии. Т. 52, № 4. С. 446–455.



- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.* 2015. Оценка запасов кеты, нерки и кижуча в бассейне р. Большой (Западная Камчатка) в 2015 г. // Бюлл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке, № 10. С. 62–66.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.* 2017. Использование фото- и видеофиксации 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. Вып. 47. С. 77–90.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х.* 2013. Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (Западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 38–67.
- Золотухин С.Ф.* 2009. Методические указания по учету тихоокеанских лососей на нерестилищах. Хабаровск: Хф ТИНРО-Центр. 9 с.
- Золотухин С.Ф., Ходжер Л.Ч.* 2007. Расчеты площади нерестового фонда лососей основных рек юга Амурского лимана // Изв. ТИНРО. Т. 148. С. 130–142.
- Крогиус Ф.В.* 1955. Опыт применения самолета для обследования состояния и оценки заполнения нерестилищ камчатских лососей // Рыбное хозяйство. № 11. С. 32–34.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М.* 1948. Об урожайности молоди красной // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 3–27.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В.* 1937а. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоок. комитета. Т. IV. М.-Л.: АН СССР. С. 3–165. (Изв. ТИНРО. Т. XXVIII.)
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В.* 1937б. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) // Изв. ТИНРО. Т. 9. С. 1–157.
- Кузнецов И.И.* 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 2. Вып. 3. 195 с.
- Куренков И.И., Николаев А.С., Остроумов А.Г., Свириденко В.Д.* 1987. Лимнологические особенности Начикинского озера (Камчатка) и возможность его фертилизации. Архив КоТИНРО. 52 с.
- Леванидов В.Я.* 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 65–74.
- Макеев С.С.* 2011. Новые подходы к оценке нерестового фонда рек Сахалина // Чтения памяти В.Я. Леванидова, 2011. Вып. 5. С. 329–345.
- Остроумов А.Г.* 1962. Опыт применения аэрометодов учета тихоокеанских лососей в реках Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Книжн. редакция «Камчатской правды». 45 с.
- Остроумов А.Г.* 1970. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 17–31.
- Остроумов А.Г.* 1975. Нерестовый фонд и состояние запасов дальневосточных лососей в водоемах п-ова Камчатка и Корякского нагорья в 1957–1971 гг. (по материалам авиаучетов и аэрофотосъемок) // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 21–23.
- Остроумов А.Г.* 1989. Нерестовый фонд лососей Юго-Западной Камчатки (от р. Большой до р. Кехты). Петропавловск-Камчатский: Архив КоТИНРО. 70 с.
- Остроумов А.Г.* 1999. Нерестовое значение рек и озер Камчатской области и Корякского автономного округа (западное побережье). Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. 122 с.
- Паренский В.А.* 1992. Этология нереста нерки. Рос. АН, Дальневост. отд-е, Ин-т биологии моря. Владивосток: Дальнаука. 113 с.
- Паренский В.А., Подлесных А.В.* 2005. Факторы нерестового периода, формирующие численность и разнокачественность потомства у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. рыболовства. Т. 6, № 1 (21). С. 154–165.
- Подлесных А.В.* 1995. Гормональные механизмы регуляции нереста в субизолятах нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. ИБМ. 20 с.
- Семко Р.С.* 1935. Расовый состав красной Начикинского озера (бассейн р. Большой). Петропавловск-Камчатский: КоТИРХ. 100 с.
- Семко Р.С.* 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 3–109.
- Сувьрина Р.И.* 1972. Состояние естественного размножения и искусственного разведения горбуши в бассейне Амура: Отчет о НИР / ХфТИНРО. № 711. Хабаровск. 121 с.
- Шевляков Е.А., Маслов А.В.* 2011. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. Т. 164. С. 114–139.
- English K.K., Bocking R.C., Irvine J.R.* 1992. A robust procedure for estimating salmon escapement based on the area-under-the-curve method // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 1982–1989.
- Groves P.A., Alcorn B., Wiest M.M., Maselko J.M., Connor W.P.* 2016. Testing unmanned aircraft systems

- for salmon spawning surveys // FACETS 1: 187–204. Doi:10.1139/facets-2016-0019.
- Hartman W.F. 1959. Red salmon spawning behavior. Sci. Alaska Proc. // Alaska Sci. Conf. 9 (1958). P. 48–49.
- Jones G.P., Pearlstine L.G., Percival H.F. 2006. An Assessment of Small Unmanned Aerial Vehicles for Wildlife Research. Wildlife Society Bulletin 34 (3):750–758. Doi: 10.2307/3784704.
- Kerns O.E., Donaldson J.R. 1968. Behavior and Distribution of Spawning Sockeye Salmon on Island Beaches in Iliamna Lake, Alaska, 1965 // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol. 25, No. 3: P. 485–494. Doi.org/10.1139/f68-042.
- Korman J., Ahrens R.N.M., Higgins P.S., Walters C.J. 2002. Effects of observer efficiency, arrival timing, and survey life on estimates of escapement for steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) derived from repeat mark–recapture experiments // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1116–1131.
- Koski K.V. 1975. The survival and fitness of two stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from egg deposition to emergence in a controlled-stream environment at Big Beef Creek. Ph.D. thesis. University of Washington, Seattle, WA. 212 p.
- Kudo H., Koshino Y., Eto A., Ichimura M., Kaeriyama M. 2012. Cost-effective accurate estimates of adult chum salmon, *Oncorhynchus keta*, abundance in a Japanese river using a radio-controlled helicopter // Fisheries Research, 119–120: 94–98. Doi:10.1016/j.fishres.2011.12.010.
- Mathisen O.A. 1962. The effect of altered sex ratios on the spawning of red salmon // Studies of Alaska red salmon. Univ. Wash. Publ. Fish. New Ser. 1. P. 137–248.
- McPhee M.V., Quinn T.P. 1998. Factors affecting the duration of nest defense and reproductive lifespan of female sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Environmental Biology of Fishes. 51: 369–375.
- Neilson J.D., Banford C.E. 1983. Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) spawner characteristics in relation to redd physical features. Can. J. Zool. 61: 1524–1531.
- Neilson J.D., Geen G.H. 1981. Enumeration of spawning salmon from spawner residence time and aerial counts. Trans. Am. Fish. Soc. 110: 554–556.
- Perrin C.J., Irvine J.R. 1990. 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. 1733: 49 p.
- Physiological ecology of Pacific salmon. 1995. Ed. by C. Groot L. Margolis and W.C. Clarke. Vancouver: UBC Press, 510 p.
- Quinn T.P. 2018. The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout. University of Washington Press, Seattle, WA. 562 p.
- Sparkman M.D. 2010. Using Telemetry Techniques to Determine Multiple Redd Formation, Redd Residence Time, and Survey Life of Adult Coho and Chinook Salmon in Spawning Streams // PNAMP Special Publication: Tagging, Telemetry and Marking Measures for Monitoring Fish Populations. P. 95–104.
- Tsunoda S. 1967. Movements of spawning sockeye salmon in Hidden Creek, Brooks Lake, Alaska. M. Sc. thesis. Oregon State University, Corvallis, OR. 52 p.
- Walters C., LeBlond P., Riddell B. 2004. Does over-escapement cause salmon stock collapse? Technical Paper. Vancouver, BC: Pacific Fisheries Resource Conservation Council, 31 p.
- Whitehead K., Hugenholtz C.H., Myshak S., Brown O., LeClair A., Tamminga A., Barchyn T.E., Moorman B., Eaton B. 2014. Remote sensing of the environment with small unmanned aircraft systems (UASs), part 2: Scientific and commercial applications // Journal of Unmanned Vehicle Systems, 2 (3): 86–102. Doi:10.1139/juvs-2014-0007.
- Young D.B., Woody C.A. 2006. Lake Clark sockeye salmon escapement and population monitoring. Annual Report for Study FIS 05-402. The U.S. Fish and Wildlife Service. 28 p.

## REFERENCES

- Ardashev A.A., Podlesnykh A.V. The influence of factors associated with the spawning period on the abundance of the Pacific salmon. *Vestnik DVO RAN*, 2005, no. 3, pp. 92–98. (In Russian)
- Baranenkova A.S., Semko R.S. *Otchet o rabote na Nachikinskom ozere vesnoy 1934 g.* [Report about activities on Nachikinskoye Lake in spring of 1934]. Arhiv KamchatNIRO: Petropavlovsk-Kamchatsky, 1934, 26 p.
- Bugaev V.F., Ostroumov A.G., Nepomnyaschiy E.Y., Maslov A.V. Some features of the sockeye biology *Oncorhynchus nerka* p. Large (Western Kamchatka) and factors influencing its biological indicators. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, part 2, pp. 758–776. (In Russian)
- Esin E.V., Leman V.N., Sorokin Yu.V., Chalov S.R. Population consequences of mass coming of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* to the Northeastern Coast

- of Kamchatka in 2009. *Journal of Ichthyology*, 2012, vol. 52, no. 4, pp. 446–455. (In Russian)
- Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Assessment of chum, sockeye and coho salmon stocks in the basin of Bolshaya River (West Kamchatka) in 2015. *Bulleten Konceptii Dal'nevostochnoj bassejnovoj programmy izuchenija tihookeanskih lososej* [Bulletin of Pacific salmon studies in Far East, Vladivostok], 2015, vol. 10, pp. 62–66. (In Russian)
- Zaporozhets O.M., 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. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2017, vol. 47, pp. 77–90. (In Russian with English abstracts)
- Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Zorbidi Z.K. Stock dynamics and biological parameters of pacific salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka). *Izvestiya TINRO*, 2013, vol. 174, part 2, pp. 38–67. (In Russian)
- Zolotukhin S.F. *Metodicheskie ukazaniya po uchetu tihookeanskikh lososey na nerestilishchakh* [Guidelines for the treatment of Pacific salmon in spawning grounds Khabarovsk]. Khabarovsk: KhfTINRO, 2009. 9 p.
- Zolotukhin S.F., Khodzher L.Ch. Calculation of the spawning area for pacific salmon in the main rivers of the southwestern part of the Amur estuary. *Izvestiya TINRO*, 2007, vol. 148, pp. 130–142. (In Russian)
- Krogus F.V. Experience of the use of airplane for assessment of Pacific salmon in the rivers of Kamchatka. *Rybnoe hozyajstvo*, 1955, no. 11, pp. 32–34. (In Russian)
- Krogus F.V., Krokhin E.M. On the production of young sockeye Salmon. *Izvestiya TINRO*, 1948, vol. 28, pp. 3–27. (In Russian)
- Krokhin E.M., Krogus F.V. Sketch of Kuril Lake and red biology (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in its basin. *Izvestiya TINRO*, 1937, vol. 28, pp. 3–165 (In Russian)
- Krokhin E.M., Krogus F.V. A survey of the Bolshaya River system and the salmon-spawning grounds located in it. *Izvestiya TINRO*, 1937, vol. 9, pp. 1–157. (In Russian)
- Kuznetsov I.I. Some observations on the spawning of Amur and Kamchatka salmon. *Izvestiya TINRO*, 1928, vol. 2 (3), pp. 1–195. (In Russian)
- Kurenkov I.I., Nikolaev A.S., Ostroumov A.G., Sviridenko V.D. *Limnologicheskiye osobennosti Nachikinskogo ozera (Kamchatka) i vozmozhnost ego fertilizatsii* [Limnological features of Nachikinskoye Lake (Kamchatka) and the possibility of its fertilization]. Arhiv KamchatNIRO: Petropavlovsk-Kamchatsky, 1987, 52 p.
- Levanidov V.Y. On the relationship between the density of spawning grounds and the efficiency of spawning of Amur salmon. *Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 55, pp. 65–74. (In Russian)
- Makeev S.S. New approaches to the estimation of spawning fund of the Sakhalin rivers. *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova*, 2011, vol. 5, pp. 329–345. (In Russian)
- Ostroumov A.G. *Opyt primeneniya aerometodov ucheta tihookeanskikh lososey v rekakh Kamchatki* [The experience of using Pacific salmon aerial methods in Kamchatka rivers]. Petropavlovsk-Kamchatsky, 1962, 45 p.
- Ostroumov A.G. Results of aerial visualization and aerial photography of red and its spawning grounds in the basin of Lake Kurilsky. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 78, pp. 17–31. (In Russian)
- Ostroumov A.G. Spawning fund and stock status of Far Eastern salmon in water bodies of the Kamchatka Peninsula and Koryak Upland in 1957–1971 (based on aerial surveys and aerial photographs). *Trudy VNIRO*, vol. 106, pp. 21–23. (In Russian)
- Ostroumov A.G. *Nerestovyy fond lososey yugo-zapadnoy Kamchatki (ot r. Bolshoy do r. Kekhty)* [Spawning fund for salmon in South-Western Kamchatka (from the Bolshoi to the Kekhty)]. Arhiv KamchatNIRO: Petropavlovsk-Kamchatsky, 1989, 70 p.
- Ostroumov A.G. *Nerestovoye znachenie rek i ozer Kamchatskoy oblasti i Koryakskogo avtonomnogo okruga (zapadnoye poberezhie)* [Spawning significance of rivers and lakes of the Kamchatka Region and the Koryak autonomous region (western coast)]. Arhiv KamchatNIRO: Petropavlovsk-Kamchatsky, 1999, 122 p.
- Parensky V.A., Podlesnykh A.V. Population factors in formation of abundance and differentiation of sockeye salmon offspring during spawning. *Problem of Fishery*, 2005, vol. 6, no. 1 (21), pp. 154–165. (In Russian)
- Podlesnykh A.V. *Gormonalnyye mekhanizmy regulyatsii neresta v subizolyatakh nerki Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Hormonal mechanisms of spawning regulation in sub-isolates of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation]. Vladivostok: Institute of Marine Biology, 1995, 20 p.
- Semko R.S. *Rasovyy sostav krasnoy Nachikinskogo ozera (basseyn r. Bolshoy)* [The racial composition of red Nachikinskoye Lake (basin of the Bolshoi River)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KoTIRKH, 1935, 100 p.

- Semko R.S. Stocks of Western Kamchatka Salmon and Their Commercial Use. *Izvestiya TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 3–109. (In Russian)
- Suvyrina R.I. *Sostoyaniye estestvennogo razmnozheniya i iskusstvennogo razvedeniya gorbushi v bassejne Amura: Otchet o NIR* [The state of natural breeding and artificial breeding of pink salmon in the Amur basin: report about research]. Khabarovsk: KhfTINRO, 1972, 121 p.
- Shevlyakov E.A., Maslov A.V. The rivers determining reproduction of pacific salmon in Kamchatka as indicators of spawning grounds filling. *Izvestiya TINRO*, 2011, vol. 164, pp. 114–139. (In Russian)
- English K.K., Bocking 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, 49: 1982–1989.
- Groves P.A., Alcorn B., Wiest M.M., Maselko J.M., Connor W.P. Testing unmanned aircraft systems for salmon spawning surveys. *FACETS 1*: 187–204, 2016. Doi:10.1139/facets-2016-0019.
- Hartman W.F. Red salmon spawning behavior. *Sci. Alaska Proc. Alaska Sci. Conf.*, 1959, 9 (1958), pp. 48–49.
- Jones G.P., Pearlstine L.G., Percival H.F. An Assessment of Small Unmanned Aerial Vehicles for Wildlife Research. *Wildlife Society Bulletin*, 2006, 34 (3): 750–758. Doi: 10.2307/3784704.
- Kerns O.E., Donaldson J.R. Behavior and Distribution of Spawning Sockeye Salmon on Island Beaches in Iliamna Lake, Alaska, 1965. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1968, vol. 25, no. 3, pp. 485–494. Doi.org/10.1139/f68-042.
- Korman J., Ahrens R.N.M., Higgins P.S., Walters C.J. Effects of observer efficiency, arrival timing, and survey life on estimates of escapement for steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) derived from repeat mark-recapture experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2002, 59: 1116–1131.
- Koski K.V. The survival and fitness of two stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from egg deposition to emergence in a controlled-stream environment at Big Beef Creek. Ph.D. thesis. University of Washington, Seattle, WA, 1975, 212 p.
- Kudo H., Koshino Y., Eto A., Ichimura M., Kaeriyama M. Cost-effective accurate estimates of adult chum salmon, *Oncorhynchus keta*, abundance in a Japanese river using a radio-controlled helicopter. *Fisheries Research*, 2012, 119–120: 94–98. Doi:10.1016/j.fishres.2011.12.010.
- Mathisen O.A. The effect of altered sex ratios on the spawning of red salmon // *Studies of Alaska red salmon*. Univ. Wash. Publ. Fish. New Ser. 1, 1962. Pp. 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, 51: 369–375.
- Neilson J.D., Banford C.E. Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) spawner characteristics in relation to redd physical features. *Can. J. Zool.*, 1983, 61: 1524–1531.
- Neilson J.D., Geen G.H. Enumeration of spawning salmon from spawner residence time and aerial counts. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1981, 110: 554–556.
- 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, 1733: 49 p.
- Physiological ecology of Pacific salmon. Ed. by C. Groot, L. Margolis and W.C. Clarke. Vancouver: UBC Press, 1995, 510 p.
- Quinn T.P. *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout*. University of Washington Press, Seattle, WA, 2018, 562 p.
- Sparkman M.D. Using Telemetry Techniques to Determine Multiple Redd Formation, Redd Residence Time, and Survey Life of Adult Coho and Chinook Salmon in Spawning Streams. *PNAMP Special Publication: Tagging, Telemetry and Marking Measures for Monitoring Fish Populations*, 2010, pp. 95–104.
- Tsunoda S. Movements of spawning sockeye salmon in Hidden Creek, Brooks Lake, Alaska. M. Sc. thesis. Oregon State University, Corvallis, OR, 1967, 52 p.
- Walters C., LeBlond P., Riddell B. Does over-escapement cause salmon stock collapse? Technical Paper. Vancouver, BC: Pacific Fisheries Resource Conservation Council, 2004, 31 p.
- Whitehead K., Hugenholtz C.H., Myshak S., Brown O., LeClair A., Tamminga A., Barchyn T.E., Moorman B., Eaton B. Remote sensing of the environment with small unmanned aircraft systems (UASs), part 2: Scientific and commercial applications. *Journal of Unmanned Vehicle Systems*, 2014, 2 (3): 86–102. Doi:10.1139/juvs-2014-0007.
- Young D.B., Woody C.A. Lake Clark sockeye salmon escapement and population monitoring. Annual Report for Study FIS 05-402. The U.S. Fish and Wildlife Service, 2006, 28 p.

Статья поступила в редакцию: 03.04.2019

Статья принята после рецензии: 11.12.2019