

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ «НАЦИОНАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР МОРСКОЙ БИОЛОГИИ
ИМ. А.В. ЖИРМУНСКОГО» ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



УСАТОВ ИВАН АЛЕКСАНДРОВИЧ

ТРОФИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ СИВУЧА
***EUMETOPIAS JUBATUS* (SCHREBER, 1776)**

1.5.15 - Экология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Гольцман Михаил Ефимович,
кандидат биологических наук

Владивосток – 2024

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	17
1.1 Систематика	17
1.2 Краткое описание вида	17
1.3 Распределение и популяционная структура	18
1.4 Враги, конкуренты, промысел	20
1.5 Годовой цикл	21
1.6 Репродуктивная биология	22
1.7 Лежбища сивуча, филопатрия и дисперсия	24
1.8 Адаптации сивуча к водной среде обитания	25
1.9 Половозрастные различия возможностей обитания сивуча в водной среде	27
1.10 Глубина и продолжительность ныряний сивуча	29
1.11 Теория оптимального кормодобывания	29
1.12 Дальность и продолжительность кормовых кочёвок	31
1.13 Кормовые походы кормящих самок в период лактации и режим пребывания самок на лежбище	33
1.14 Подходы к изучению питания сивуча	35
1.14.1 Особенности метода копрологического анализа	43
1.14.2 Пересчётные коэффициенты для восстановления частоты встречаемости потребляемых объектов питания	45
1.14.3 Исследование суточной потребности в пище у сивуча. Сезонная и половозрастная изменчивость	48
1.14.4 Определение потребляемой биомассы пищи	49
1.15 Сокращение численности и текущий статус популяций сивуча	51
1.15.1 Восточное побережье полуострова Камчатка	51
1.15.2 Командорские острова	52
1.15.3 Курильские острова и северная часть Охотского моря	53
1.16 Потенциальные причины снижения численности	54

1.17 Сравнительная информация по исследованиям сивуча на Аляске и побережье Азии	54
ГЛАВА 2. РАЙОН ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	55
2.1 Физико-географическая характеристика района исследования	55
2.2 Места сбора коллекций экскрементов	58
2.3 Методика сбора проб	62
2.4 Подготовка проб к анализу	63
2.5 Анализ проб	63
2.6 Методология исследования данных промышленного рыболовства	65
2.7 Статистический анализ	70
2.7.1 Частота встречаемости кормовых объектов в рационе сивуча	70
2.7.2 Оценки разнообразия рациона питания сивуча	72
2.7.3 Выделение главных кормовых объектов в рационе сивуча	74
2.7.4 Методы структурирования района исследований по рациону питания сивуча	75
2.7.5 Сочетание в рационе главных кормовых объектов	76
2.7.6 Определение репрезентативно достаточного числа проб экскрементов для анализа питания	77
2.7.7 Сравнение структуры рациона между регионами и типами лежбищ	78
2.7.8 Статистический анализ достоверности отличий, сходства структуры рациона	78
2.7.9 Вариации частоты потребления главных объектов добычи в зависимости от географической широты лежбища	80
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	82
3.1 Общее описание летнего питания сивуча в водах России	82
3.2 Сочетание главных кормовых объектов в рационе	90
3.3 Структурирование района исследования по рациону питания сивуча	91
3.4 Расчёт эффективного минимального количества образцов проб, необходимых для анализа	100

3.5 Региональные особенности рациона питания сивуча на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах	102
3.5.1 Количество объектов питания в одной пробе в зависимости от региона и типа лежбища	102
3.5.2 Разнообразие рациона сивучей на основе встречаемости и состава однокомпонентных образцов в различных регионах и типах лежбищ	105
3.5.3 Разнообразие рациона сивуча по модифицированному индексу Шеннона в разных регионах и на разных типах лежбищ	107
3.6 Распределение главных объектов питания в рационе сивуча в зависимости от региона и типа лежбищ	108
3.6.1 Тихоокеанская сельдь	110
3.6.2 Тихоокеанские лососи	110
3.6.3 Тихоокеанская мойва	112
3.6.4 Тихоокеанская зубастая корюшка	113
3.6.5 Минтай	113
3.6.6 Тихоокеанская треска	115
3.6.7 Камбалы	117
3.6.8 Северный волосозуб	118
3.6.9 Тихоокеанская песчанка	119
3.6.10 Трёхиглая колюшка	121
3.6.11 Северный однопёрый терпуг	122
3.6.12 Рогатковые	124
3.6.13 Липаровые	125
3.6.14 Головоногие моллюски	127
3.7 Интенсивность промышленного рыболовства у лежбищ сивуча	128
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ	149
4.1 Качественный анализ главных объектов питания рациона сивуча	149
4.1.1 Тихоокеанская сельдь	149
4.1.2 Тихоокеанские лососи	152
4.1.3 Тихоокеанская мойва	154

4.1.4 Тихоокеанская зубастая корюшка	156
4.1.5 Минтай	157
4.1.6 Тихоокеанская треска	160
4.1.7 Камбалы	161
4.1.8 Северный волосозуб	162
4.1.9 Тихоокеанская песчанка	163
4.1.10 Трёхиглая колюшка	165
4.1.11 Северный однопёрый терпуг	165
4.1.12 Рогатковые	168
4.1.13 Липаровые	170
4.1.14 Головоногие моллюски	171
4.2 Различие между рационами сивуча на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах	174
4.3 Роль разнообразия рациона в трофической экологии сивуча	176
4.4 Изменения рациона сивуча в водах Дальнего Востока России в 2000-х гг. ...	178
4.5 Сравнение структуры летнего питания сивуча в водах Дальнего Востока России с исследованиями на американском побережье	183
4.6 Взаимодействие между сивучем и коммерческим рыболовством	184
4.7 Трофическая экология сивуча	189
ВЫВОДЫ	197
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	198
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	200

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Трофическая экология (Garvey, Whiles, 2017), или экология питания, изучает трофические отношения между организмами в экосистеме. Понимание механизмов трофической экологии, регулирующих численность и распределение хищников и кормовых объектов, имеет фундаментальное значение для понимания функционирования экосистем. Морские экосистемы, в отличие от наземных, требуют от млекопитающих ряда адаптивных эволюционных способностей, прежде всего физиологической возможности спать в воде, задерживать дыхание при длительных погружениях за кормовыми объектами. Таким образом, трофическая экология морских млекопитающих формируется, с одной стороны, распределением пищи в морских экосистемах и, с другой стороны, способностями хищников добывать эту пищу в морской среде (Berta, Lanzetti, 2020).

Сивуч *Eumetopias jubatus* (Schreber, 1776) – самый крупный и широко распространённый представитель ушастых тюленей в северной части Тихого океана. Наиболее важной физиологической особенностью адаптации морского льва к водной среде является его ограниченная способность спать на воде. На основании данных спутникового мечения (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg, 2005; Briggs et al., 2004) сивуч может находиться в воде около 200 или чуть больше часов и лишь временно отдыхать на воде (Лямин, Четырбок, 1989). Для полноценного сна и отдыха сивуч вынужден регулярно выходить на твёрдый субстрат. Эта физиологическая особенность оказывает значительное влияние на распределение вида в пространстве. По этой причине сивуч, в отличие от северного морского котика *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758), не совершает протяжённых миграций в южном направлении, обитая зимой и летом в одних и тех же регионах вблизи берега, совершая лишь короткие кочёвки от одного лежбища к другому (Кузин, 2002; Burkanov, Loughlin, 2005; Бурканов, Калкинс, 2008; Рязанов, 2013 и др.). Поэтому ресурсное пространство этого вида ограничено, главным образом, прилегающими к лежбищам акваториями.

Во второй половине XX века произошёл резкий спад численности вида на большей части ареала. Некоторые лежбища сивуча полностью исчезли (Burkanov, Loughlin, 2005). Так, например, на п-ве Камчатка ещё в прошлом столетии существовало три репродуктивных лежбища, расположенные на м. Шипунском, м. Камчатский, м. Козлова. К настоящему времени сохранилось последнее лежбище у м. Козлова, где численность сократилась с 1400 особей, учтённых в 1940-х (Аверин, 1948), до 300 к 2000-м годам (Burkanov, Loughlin, 2005; Усатов и др., 2014). Сокращение численности сивуча проходило неравномерно во времени и пространстве по азиатскому побережью (Burkanov, Loughlin, 2005), что свидетельствует о неоднородности действия угнетающих факторов и/или их специфики в каждом конкретном регионе Дальнего Востока России (ДВР).

Для выяснения причин депрессии численности сивуча в конце 1990-х – начале 2000-х гг. была выполнена серия научных работ, главным образом в американской части ареала. К началу XX в. общее количество статей, посвящённых изучению сивуча, оценивалось более чем в 600 работ (Hunter, Trites, 2001). На сегодняшний день их количество превысило тысячу, однако чёткий и однозначный ответ о причинах катастрофического снижения численности сивуча в конце XX в. так и не был получен (Pascual, Adkinson, 1994; Loughlin, 1998; Rea et al., 1998; Fay, Punt, 2006 и др.). По мнению ряда исследователей, распределение и доступность кормовых ресурсов является ключевой характеристикой, определяющей пространственное распределение, бюджет активности и стратегии данного вида по поиску и добычи пищи (Merrick et al., 1997; Winter et al., 2009; Womble, Sigler, 2006). Было высказано предположение, что энергетические затраты на поиск и добычу пищи, а также питательность рациона могут влиять на благополучие и успех размножения взрослых особей, а также выживаемость молодых (Calkins, 1981; Pitcher, Calkins, 1981; Pitcher et al., 1998; Trites, 2021).

На сегодняшний день питание сивуча достаточно хорошо изучено в неарктической части его ареала (Северная Америка, залив Аляска) (Imler, Sarber, 1947; Thorsteinson, Lensink, 1962; Mathisen et al., 1962; Calkins, Pitcher, 1982; Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007;

McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008), на Алеутских о-вах (Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013) и сравнительно меньше у азиатского побережья (Никулин, 1937; Тихомиров, 1964; Панина, 1966; Перлов, 1975; Waite, Burkanov, 2006; Waite et al., 2012a, 2012b). Исследований, посвящённых питанию сивуча в пределах Дальнего Востока России, очень мало. Имеется всего несколько работ, опубликованных с большим перерывом во времени и отражающих далеко не полный список объектов питания и их относительное обилие в рационе сивуча (Никулин, 1937; Панина, 1966; Перлов, 1975; Вейт, Бурканов, 2004; Waite, Burkanov, 2006; Waite et al., 2012a, 2012b). Практически не изучено питание сивуча в Охотском море и на Камчатке (Никулин, 1937; Waite, Burkanov, 2006). Имеются лишь самые общие представления о питании сивуча в акватории Командорских о-вов (Барабаш-Никифоров, 1935; Waite, Burkanov, 2006).

В большинстве публикаций, посвящённых питанию сивуча, описывается только соотношение различных составляющих рациона и его разнообразие (Calkins, Pitcher, 1982; Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Waite, Burkanov, 2006; 2012b; Riemer et al., 2010). В некоторых исследованиях рассматривается влияние доступности кормовых объектов на численность и структуру рациона вида (Sigler et al., 2004; Womble et al., 2005; Womble, Sigler, 2006; Sigler, 2006). Одной из заметных проблем является отсутствие исследований трофических ресурсов с точки зрения их доступности и значимости в рационе сивуча. Отсутствие базовой информации о трофической экологии ведёт к тому, что общая биомасса объектов питания сивуча часто рассматривается как показатель доступного ему трофического ресурса (Соболевский, 1983; Шунтов, Иванов, 2015; Корнев, 2019). Прямое сравнение биомассы гидробионтов со структурой рациона сивуча не учитывает ключевые особенности трофической экологии вида: ограниченную адаптацию сивуча к нырянию, отдыху в море, трофическую значимость кормовых объектов и вариации доступности кормовых объектов. Выводы, полученные при прямом сравнении запасов гидробионтов с количеством съеденного морскими львами, не могут быть надёжными, поскольку полностью

игнорируют особенности кормового поведения этого хищника и его трофическую экологию. Так, например, частой ошибкой является рассмотрение минтая *Gadus chalcogrammus* (Pallas, 1814) как наиболее массового и распространённого вида рыб в акваториях Дальнего Востока России в качестве ключевого трофического ресурса сивуча и попытки выявить общие закономерности между интенсивностью промысла минтая и состоянием популяции сивуча (Алтухов и др., 2017; Корнев, 2019). При этом абсолютно не учитываются, что минтай не всегда может рассматриваться как полноценный пищевой ресурс для сивуча в связи с низкой энергетической ценностью (Rosen, Trites, 1999; Womble, Sigler, 2006; Atkinson et al., 2008; Trites, 2021) или даже быть причиной сокращения популяций сивуча (Rosen, Trites, 1999; Jeanniard, 2009; Rosen, 2021 и др.).

Таким образом, необходимо пересмотреть устоявшиеся представления о питании сивуча, чтобы понять роль структуры рациона в экологии этого морского хищника. Изучение трофической экологии подразумевает, помимо непосредственного описания рациона, привлечение других экологических и физиологических характеристик, способствующих полной характеристике изучаемого объекта. В данной работе рассматриваются три основных компонента, формирующих трофическую экологию сивуча: структура его рациона, физиологические адаптации к морской жизни и аспекты биологии кормовых объектов. Более полное понимание трофических отношений между сивучем и его кормовыми объектами требует критической переоценки устоявшихся представлений о механистической интерпретации рациона этого морского хищника. Комплексный подход может выявить ключевые особенности взаимодействия сивуча с трофическими ресурсами. Представленные в данной работе исследования могут послужить основой для последующих количественных оценок трофических связей сивуча. Региональная специфика рациона сивуча позволит понять ключевые факторы, влияющие на репродуктивные лежбища, и возможные причины снижения численности этого вида. Получение такой информации критически необходимо для разработки эффективных мер по сохранению сивуча.

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы - изучить особенности трофической экологии сивуча используя данные копрологического анализа в границах Российской части ареала этого вида.

Для достижения этой цели были поставлены задачи:

1. Описать структуру рациона сивуча в сезон размножения и её пространственные вариации в границах Дальнего Востока России; оценить долговременные изменения рациона исследуемого вида, на основании анализа опубликованных данных.

2. Определить и изучить основные факторы, влияющие на трофическую экологию сивуча, а также исследовать, как эти факторы воздействуют на демографические особенности популяций этого вида в регионах российской части ареала.

3. Описать структуру коммерческого рыболовства в акваториях у лежбищ сивуча, установить видовое соотношение между выловом главных промысловых объектов и рационом сивуча.

Объект и предмет исследования. Объект исследования – сивуч. Предмет – трофическая экология этого вида.

Положения, выносимые на защиту:

1. Оптимальная трофическая стратегия сивуча - использование устойчивых во времени и пространстве скоплений кормовых объектов в акваториях у лежбищ, субоптимальная- поиск рассеянной добычи или разреженных кормовых пятен, что сходно со сбором одиночных кормовых объектов.
2. Стабильная структура рациона сивуча на каждом лежбище отражает локальные особенности кормодобывания, которые обусловлены региональной спецификой распределения кормовых ресурсов в акваториях у лежбищ. Использование скоплений объектов добычи не случайно, а обусловлено запоминанием локаций и времени успешного кормодобывания в прошлом.
3. Неблагополучная и нехарактерная структура рациона сивуча у восточного побережья Камчатки может рассматриваться как фактор снижения

выживаемости и репродуктивного успеха сивуча в этом регионе, и как следствие, низкой численности вида.

Научная новизна. Данное исследование представляет собой первый шаг к изучению особенностей питания сивуча с учётом экологии и биологии его основных кормовых объектов. Это поможет более полно описать трофическую экологию этого хищника. Результаты исследования показывают, что с помощью трофических спектров можно классифицировать две стратегии использования кормовых ресурсов. Оптимальная стратегия поиска пищи сивучем ориентирована на концентрированные и стабильные участки пищевых ресурсов, неоптимальная – на объекты питания, распределённые по широкой акватории. Ведущая роль в формировании рациона и трофической экологии исследуемого вида принадлежит стабильной структуре распределения кормовых объектов, в отличие от устоявшегося представления о главной роли их обилия. Эта информация является важным шагом в понимании трофической экологии, пищевого поведения сивуча и может быть использована в дальнейших исследованиях для уточнения стратегии поиска пищи и оптимизации условий обитания этого хищника.

В исследовании впервые проводится критический анализ традиционного взгляда на сивуча как на оппортунистического хищника. Высокий уровень пространственного консерватизма и особенности продолжительности кормовых походов самок сивуча на разных лежбищах позволяют предположить, что запоминание мест успешного кормления играет значительную роль в формировании кормовых стратегий этого вида для эффективного добывания пищи. Устойчивые региональные закономерности в структуре рациона сивуча свидетельствуют о том, что в разных регионах Дальнего Востока России сивучи используют специфические для конкретной среды обитания модели поиска и добычи кормовых объектов. Данные о пищевой значимости основных объектов питания сивуча предоставляет ценную информацию о структуре взаимодействия хищника и жертвы в каждом регионе.

Впервые сравнены состав рациона сивуча с выловом коммерческого рыболовства в акваториях у лежбищ Дальнего Востока России. Обнаружено, что

основной рацион сивуча состоит из промысловых гидробионтов, специфических для каждого региона. Популяционные тренды сивуча в регионах с высокой промысловой нагрузкой в районах лежбищ - отрицательны (п-ов Камчатка), в регионах с умеренной интенсивностью промысла в акваториях, прилегающих к лежбищам, - разнонаправленны (Курильские о-ва), а в регионах с низкой промысловой нагрузкой - положительны (Охотское море).

В целом, данное исследование может являться основой для разработки эффективных стратегий сохранения этого редкого вида, дифференцированных с учётом региональных особенностей коммерческого рыболовства и трофической экологии вида.

Практическая значимость. Информация о трофической экологии сивуча и региональных особенностях структуры рациона может быть использована для объяснения причин снижения численности вида. Данное исследование даёт комплексное представление о трофической экологии сивуча и может рассматриваться как основа для минимизации антропогенного воздействия на изучаемый вид. Представленная информация может быть использована для дополнения фундаментальных знаний по экологии вида и включения их в видовые очерки Красной книги России и МСОП.

Методология и методы исследования. Методической основой диссертационного исследования стал анализ содержимого экскрементов сивуча, собранных на лежбищах вида вдоль побережья Азии в акваториях Дальнего Востока России в летний период 2004–2016 гг. Общее количество собранных кормовых проб составило 2987 с 31 лежбища. Пробы собирали неизбирательно на территории лежбищ. Каждая кучка рассматривалась как индивидуальный образец экскремента. Пробы промывали через набор сит с минимальным с размером ячеи 0,5 мм под напором проточной воды. Мягкой кисточкой отделяли твёрдые непереваренные части пищи от растворимых остатков экскрементов. Идентификация видовой принадлежности в промытых и высушенных образцах экскрементов выполнена компанией Pacific Identification Inc. (Виктория, Британская Колумбия, Канада). Эта лаборатория проводила анализ исследований

питания сивуча из разных регионов ареала достаточно длительное время, что гарантировало получение результатов идентификации, пригодных для сравнения с другими исследованиями. Общее число подготовленных, разобранных и идентифицированных кормовых проб составило 916 из 2987 собранных (2004–2009 гг.). Количество собранных образцов, которые были подготовлены для анализа, но не отправлены на идентификацию в связи с недостатком финансирования, составило 2071 из 2987 собранных образцов (2010–2016 гг.).

Статистический анализ выполнен в программной среде R 3.6.0. Каждая проба рассматривалась как независимая выборка. Регистрировали только присутствие или отсутствие объектов питания в кормовых пробах. Частота встречаемости рассчитывалась как отношение количества образцов с данным кормовым объектом к общему количеству экскрементов. Относительный вклад каждого объекта добычи в состав пищи сивуча рассчитан модифицированной частотой встречаемости, отражающей пропорциональный вклад рассматриваемого объекта питания относительно сумм встречаемости других кормовых объектов. Разнообразие рациона оценили индексом Шеннона, отражающим число трофических групп в образцах экскрементов. Рассчитали число и состав образцов с содержанием единственного кормового объекта. Оценили среднее число объектов питания в образцах. Регионы исследования выделили с использованием кластерного анализа и анализа главных компонент (Principal component analysis, PCA) на основе частоты встречаемости главных кормовых объектов рациона. Статистика рассчитывалась для переменных «регион» и «тип лежбища» сбора проб. Выделили главные объекты добычи (с частотой встречаемости более чем в 5% проб) в рационе сивуча и рассмотрели их экологию в регионе исследования. Полученные данные о структуре рациона сопоставили с особенностями жизненного цикла главных объектов добычи для составления комплексного описания трофической экологии сивуча. Сравнили состав рациона сивуча со структурой вылова коммерческого рыболовства в акваториях, прилегающих к лежбищам этого вида. Для этого использовали

данные Информационной Системы Рыболовство (ИСР) в акваториях вблизи 19 лежбищ сивуча ДВР за 2000-е года.

Личный вклад автора. Автор лично участвовал в полевых исследованиях по биологии сивуча в границах ДВР под руководством В.Н. Бурканова. Автор принимал участие в сборах образцов экскрементов сивуча на лежбищах, их подготовке для идентификации в них объектов питания: промывке, сушке, чистке от камней и примесей. Результат идентификации объектов питания в экскрементах сивуча соискатель лично статистически обработал, проанализировал, результаты обобщены и представлены в настоящей работе. Автор лично подготавливал публикации, статьи и представлял доклады по настоящей теме на всероссийских и международных конференциях.

Степень достоверности результатов. Представленные в работе данные получены с использованием современных подходов к исследованию питания сивуча методом копрологического анализа. Идентификация непереваренных частей пищи проводилась в крупнейшей в мире лаборатории по идентификации костей рыб и головоногих моллюсков, что гарантирует получение результатов, которые можно сравнивать с другими исследованиями питания сивуча по всему ареалу. Количество собранных и идентифицированных проб позволяет достоверно выявить особенности структуры рациона сивуча в разных регионах его обитания и на разных типах лежбищ. Все используемые статистические методы широко используются в исследованиях питания, результаты статистически достоверны и воспроизводимы. Представленный обзор литературы и обсуждение подготовлены на основе широкого набора актуальных литературных данных.

Апробация работы. Основные результаты работы и методы исследования доложены на российских и международных конференциях: «Морские млекопитающие Голарктики» (Санкт-Петербург, 2014; Астрахань, 2016); «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2014; 2015; 2017); «Знания молодых – новому веку» (Киров, 2012); Alaska Marine Science Symposium (Anchorage, Alaska, 2019); «Морская биология в

XXI веке: биология развития, молекулярная и клеточная биология, биотехнология морских организмов» (памяти академика Владимира Леонидовича Касьянова) (Владивосток, 2023); XII международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование – MARESEDU 2023» (Москва, 2023). Диссертационная работа апробирована 23 ноября 2022 года на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, 02 февраля 2024 года на совместном семинаре по гидробиологии, экологии и ихтиологии ННЦМБ ДВО РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 42 работы, в том числе 4 публикации – в научных рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки России.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 238 страницах машинописного текста и состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов, обсуждений, выводов, списка использованной литературы. Диссертация иллюстрирована 48 рисунками, 22 таблицами. Список литературы включает 357 источников, в том числе 120 отечественных и 237 зарубежных.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность руководителю работы к.б.н. Михаилу Ефимовичу Гольцману, а также к.б.н. Владимиру Николаевичу Бурканову, моему главному учителю и наставнику на всех этапах выполнения работы. Высоко ценю внимание к.б.н. Ирины Сергеевны Трухановой, её замечания укрепили логику построения диссертации; к.б.н. Мария Андреевна Соловьёва внесла ценные замечания. Моими наставниками в теоретическом осмыслении работы были д.б.н. Алексей Михайлович Токранов, д.б.н. Крученкова Елена Павловна, за что им глубоко признателен. Важные критические замечания по биологии и экологии рыб были получены от Александра Анатольевича Семенченко.

Написание данной работы стало возможным благодаря помощи многих специалистов, студентов и волонтеров: Артемьевой С.М., Афанасьеву А.А., Алтухову А.В., Батину М.С., Баянову А.Ю., Белоброву Р.В., Белонович О.А.,

Блохину И.А., Бородавкиной М.В., Бурканову Н.В., Бузуну В.А., Ватагиной М.А., Вертянкину В.В., Генералову А.А., Гаеву Д.Н., Годящевой Ю.С., Гороховскому К.Ю., Денисенко С.А., Усатовой С.Е., Долговой Е.С., Дорониной Л.О., Джемесон Л., Есиной В.П., Загребельному С.В., Захаровой Д.Н., Зименко Н.П., Калкинсу Д.Г., Карелину А.Н., Кирилловой А.Д., Коноваловой М.А., Корневу С.И., Крупиной Е.Г., Крупину И.Л., Ласкиной Н.Б., Лисицыной Т.Ю., Лихачевой Н.А., Лозинскому В.Г., Марину И.Н., Молчанову А.Б., Мухину А.Д., Никулину В.С., Никулину С.В., Олейникову А.Ю., Ососковой М.Н., Павлову Н.Н., Пуртову С.Ю., Рогожникову И.С., Рязанову С.Д., Сагателовой Л.В., Титовой О.В., Третьякову А.В., Фомину С.В., Челнокову Ф.Г., Чекальскому Э.И., Челединову А.Е., Четвергову А.В., Чистопольскому А.С., Чижову А.Н., Шевелеву А., Шевченко И.Н., Шиенку А.Н., Шитовой М.Г., Шитову Д.И., Шулежко Т.С., Эндрюсу Р.Д. и Яковлеву В.М., участвовавших в исследованиях биологии и питания сивуча.

Мой дедушка, уже ушедший, заслуживают особого упоминания за свою неизменную настойчивость в необходимости защиты диссертации и веру в меня.

Работа была выполнена в рамках международного проекта по изучению причин депрессии сивуча в границах ДВР. Полевые работы были организованы Камчатским филиалом ФГБУН Тихоокеанского института географии (КФ ТИГ) ДВО РАН при финансовой поддержке Национальной лаборатории США по изучению морских млекопитающих (NMML/AFSC/NOAA), Центра жизни моря Аляски (Alaska Sea Life Center) и North Pacific Wildlife Consulting. Работа была выполнена на площадке ЦКП «Приморский океанариум», ННЦМБ ДВО РАН (Владивосток).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Систематика

Сивуч, или северный морской лев *Eumetopias jubatus* (Schreber, 1776), – самый крупный представитель семейства ушастых тюленей Otariidae (Gray, 1825) в составе отряда хищных Carnivora (Bowdich, 1821), подотряда собакообразных Carniformia (Kretzoi, 1938). Для семейства характерно превращение конечностей в передние и задние лапы, позволяющие вести водный образ жизни и ограниченно перемещаться по суше. Сивуч принадлежит к подсемейству морских львов Otariine (Gray, 1825), которые внешне отличаются от котиков Arctocephalinae (Scheffer & Rice, 1963) относительно редким волосяным покровом и более крупными размерами (Berta et al., 2006). Сивуч является единственным представителем рода *Eumetopias* (Gill, 1866).

1.2 Краткое описание вида

При рождении сивучи весят 16–23 кг и имеют длину около одного метра (Loughlin et al., 1987). Самки достигают максимального размера в шесть лет, а самцы примерно в одиннадцать (Pitcher, Calkins, 1982). Для сивуча, как и для всех представителей ушастых тюленей, характерен сильный половой диморфизм. Взрослые самки могут достигать длины до 2,9 м и веса 350 кг, а самцы – 3,6 м в длину и 1120 кг в весе (Loughlin et al., 1987). Взрослые особи имеют шерсть от светлого до коричневого цвета. Щенки окрашены от темно-коричневого до черного. Взрослые самцы имеют массивную грудь и шею, а также относительно длинную шерсть на груди, плечах и задней части шеи (Loughlin et al., 1987). Средняя продолжительность жизни у самцов – 18 лет, у самок – 30 лет (Pitcher, Calkins, 1982). Отличительные морфологические признаки вида – наличие наружных ушных раковин в виде маленьких трубочек, плотного меха с длинным

остевым волосом и коротким подшёрстком, частичное присутствие на задних и передних лапах волосяного покрова (Чечина, 2004).

1.3 Распределение и популяционная структура

Сивуч обитает в северной части Тихого океана и имеет самый большой ареал среди всех представителей семейства морских львов. Ареал распространяется от о. Хоккайдо (Япония), через Курильские о-ва и Охотское море, по Алеутским о-вам и центральной части Берингова моря, вдоль южного побережья Аляски и вниз по западному побережью Канады и США на юг до Калифорнии (Рисунок 1).

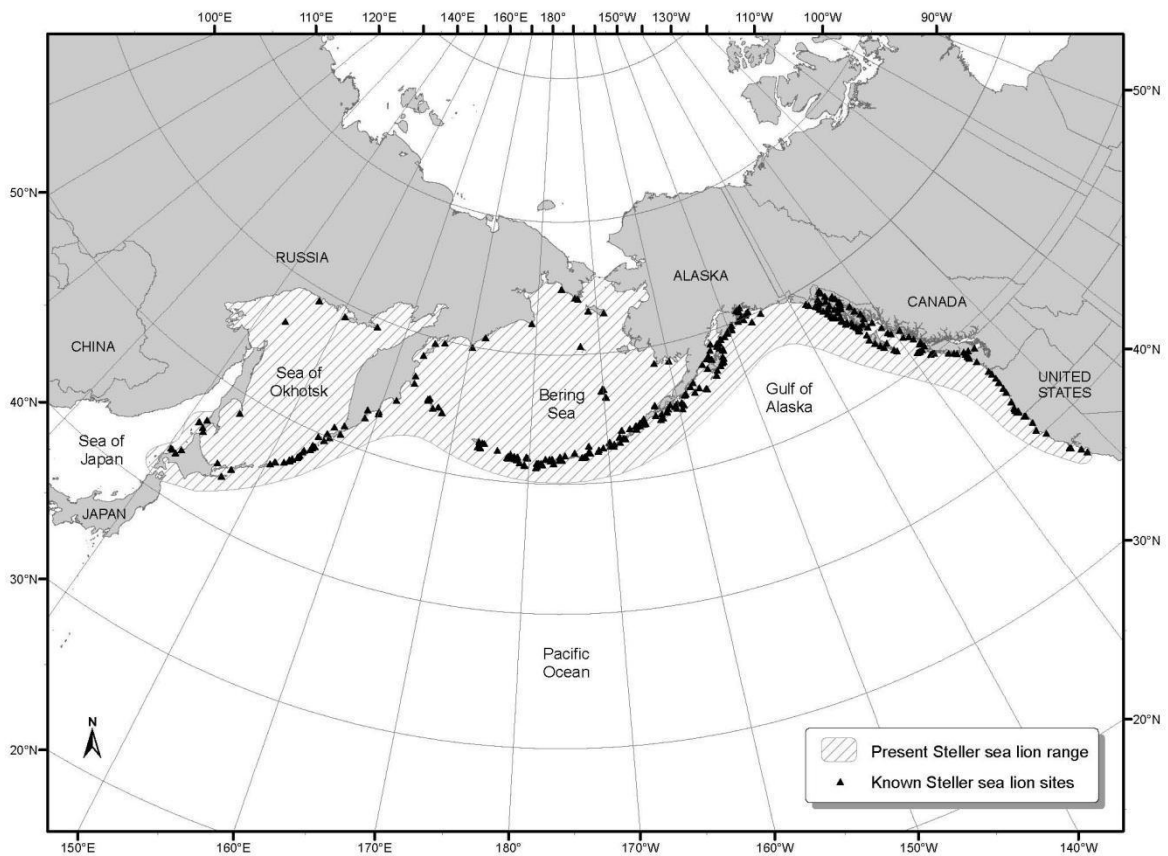


Рисунок 1 – Современный ареал сивуча (Burkanov, Loughlin, 2005).

Распределение зверей прерывисто, что связано с сильной привязанностью сивуча к прибрежным водам. Небольшие по площади места с высокой плотностью чередуются с полным отсутствием животных. В течение года распределение сильно варьирует, что связано с летней концентрацией сивуча на репродуктивных лежбищах для размножения. Зимой сивучи остаются в более южных районах, поскольку сплошной ледяной покров ограничивает их распространение в северном направлении.

Вид по генетическим (Baker et al., 2005) и морфометрическим (Phillips et al., 2009) признакам разделён на 2 популяции: западная и восточная. Западная популяция использует лежбища от о-ва принца Уильяма на Аляске и далее на запад. Восточная популяция в - лежбища на Юго-Восточной Аляске и далее до Калифорнии (Bickham et al., 1996; Loughlin, 1997). Ряд учёных (Baker et al., 2005) выделяют азиатскую популяцию сивуча к западу от Командорских о-вов. Эта популяция использует лежбища на Камчатке, Курилах, в Охотском и Японском морях. Некоторые учёные также выделяют зверей, использующих лежбища на Командорских и Алеутских о-вах в особую популяцию, для которой характерно расположение лежбищ в океаническом бассейне (O'Corry-Crowe et al., 2006). Возможно также существование жёсткой демовой структуры в пределах каждого лежбища (Засыпкин и др., 2003).

Было отмечено, что азиатская популяция сивуча является неоднородной. Анализ материалов по встречам таверных особей на репродуктивных лежбищах Дальнего Востока позволил выделить у побережья Азии, по крайней мере, четыре в значительной степени изолированные в период размножения группировки сивуча: командорскую, являющуюся частью западной популяции; камчатскую, обитающую и размножающуюся исключительно у восточного побережья Камчатки; курильскую, состоящую из пяти крупных репродуктивных лежбищ; и охотско-сахалинскую, охватывающую воды северной части Охотского моря от залива Шелихова до Восточного и Южного Сахалина (Бурканов, Калкинс, 2008; Burkanov, 2009).

1.4 Враги, конкуренты, промысел

Главный потенциальный природный враг сивуча – это косатка *Orcinus orca*, Linnaeus, 1758 (Maniscalco et al., 2007; Heise et al., 2003). Угрозу представляет только транзитный экотип косаток, которые, согласно визуальным наблюдениям (Maniscalco et al., 2007), исследованиям содержимого желудков (Heise et al., 2003) и стабильных изотопов подкожного жира (Herman et al., 2005), могут питаться морскими львами. Щенки являются предпочитаемой добычей одиночных косаток и объектом учебных охот взрослых косаток в сопровождении молодых (Maniscalco et al., 2007). Взрослые сивучи становятся объектом охоты главным образом групп взрослых косаток (Maniscalco et al., 2007). Естественными врагами сивуча могут являться акулы *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), *Somniosus pacificus* (Bigelow, Schroeder, 1944), *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Klimley et al., 2001; Sigler et al., 2006).

С древности северные морские львы были постоянным объектом охоты аборигенов Камчатки, Аляски, Алеутских и Курильских о-вов (Steller, 1751; Крашенинников, 1755; Сноу, 1902). В XVII и XIX веках их стали добывать попутно при промысле северного морского котика *Callorhinus ursinus*, Linnaeus, 1758. В XX веке был организован экспериментальный специализированный промысел сивуча (Аверин, 1948; Тихомиров, 1964; Перлов, 1996; Thorsteinson, Lensink, 1962; NMFS, 2008) и отстрел как вредного вида при рыбном промысле (NMFS, 2008). Ряд лежбищ сивуча Курильской гряды во время экспансии Японии были использованы как учебные полигоны для бомбометания в 1930–1940 гг. (Бурканов Владимир Николаевич, уст. сообщение). В связи с низким качеством получаемого сырья и большими затратами промышленный промысел не получил широкого распространения. Однако некоторые учёные считают, что промысел мог привести к снижению численности (Перлов, 1996; NMFS 2008), особенно на Камчатке (Burkanov, Loughlin 2005). В настоящее время ведётся ограниченный

промысел сивуча коренным населением США и отстрел как вредного для рыболовства вида Японией (NMFS, 2008).

Конкурентами сивуча за пищевые ресурсы могут являться морские котики (Kuzin et al., 1977; Loughlin, Miller, 1989; Waite, 2010), хищные виды рыб, настоящие тюлени, рыбацкие косатки и другие виды морских млекопитающих, питающихся рыбой в одних и тех же акваториях вместе с этим видом (NMFS, 2008).

1.5 Годовой цикл

В жизни взрослых особей прослеживается чёткая цикличность, связанная с особенностями репродукции вида. Весной вначале самцы, а затем и самки приходят на репродуктивные лежбища (Мамаев, 1999; Gentry, 1970; Gisiner, 1985; Алтухов 2012). Вместе с самками на лежбище приходят молодые особи, питающиеся молоком матери (Trites et al., 2006; Raum-Suryan et al., 2004). Репродуктивное лежбище притягивает молодых самцов, не способных занять территорию и участвовать в размножении (Мамаев, 1999; Gentry, 1970). Лежбище также посещают молодые особи, перешедшие на самостоятельное питание. На периферии лежбища вместе с молодыми лежат взрослые самцы, которым не удалось занять участок репродуктивной территории.

После завершения репродуктивного сезона особи начинают постепенно покидать лежбище и численность уменьшается (Алтухов, 2012). Однако на других лежбищах за счёт подкочевки нерепродуктивной части группировки численность кратковременно может увеличиться (Мамаев, 1999; Алтухов, 2012). К началу осени большая часть животных покидает репродуктивное лежбище и распределяется в пределах ареала, перекочёвывая от одного лежбища к другому (Raum-Suryan et al., 2004; Burkanov, Loughlin 2005; Загребин, Литовка 2004; Важенина 2004; Никулин, Вертянкин 2008).

Во время нерепродуктивного периода кормящие самки продолжают чередовать кормление в море и посещение лежбища для кормления детёнышей. Самки без потомства могут оставаться на одном месте в течение зимы, хотя некоторые из них активно перемещаются между лежбищами (Trites et al., 2006). Во время отсутствия матери детёныши совершают короткие локальные перемещения вблизи лежбища (Raum-Suryan et al., 2004; Trites et al., 2006) и учатся охотиться, дополняя свой молочный рацион рыбой (Raum-Suryan et al., 2004).

Весной цикл повторяется вновь. Исключением из правил могут быть молодые особи, независимые от молока матери. Они слабо привязаны к репродуктивному лежбищу и свободно перемещаются в пределах участка обитания (Загребин, Литовка, 2004; Важенина, 2004; Никулин, Вертянкин, 2008). Некоторые особи репродуктивного возраста иногда пропускают несколько сезонов размножения (Алтухов, 2012), но после отсутствия могут вернуться на родное лежбище и спариться.

1.6 Репродуктивная биология

Самцы обычно достигают половой зрелости между семью и восьмью годами жизни (Перлов, 1971), однако существуют случаи как более раннего созревания в 3 года, так и более позднего – в 8 лет (Calkins, Pitcher, 1982). Самки становятся готовыми к спариванию в возрасте от 3 до 8 лет, в среднем между 4 и 5 годами (Calkins, Pitcher, 1982; Ishinazaka, Endo, 1999; Altukhov et al., 2015). Самки в возрасте от 21 года до 30 лет, как правило, спариваются, но не рожают детёнышей (Calkins, Pitcher, 1982; Altukhov et al., 2015). Большинство самок спаривается один раз за лето, незначительное количество самок спаривается дважды (Calkins, Pitcher, 1982; Ishinazaka, Endo, 1999; Мамаев, 1999; Алтухов, 2012). Большинство спариваний происходит в июне (Pitcher, Calkins, 1981; Алтухов, 2012), через 10–14 дней после родов (Sandegren, 1970; Алтухов, 2012).

Примерно через 3 месяца после спаривания, в конце сентября – начале октября, происходит имплантация зародыша. Продолжительность беременности составляет около 9 месяцев (Pitcher, Calkins, 1981). При исследовании 85 половозрелых самок у 20 из них были обнаружены признаки прерванной беременности – самопроизвольные «выкидыши», рассасывание эмбриона, овуляция без оплодотворения или неспособность имплантации эмбриона (Calkins, Pitcher, 1982). Отсутствие беременности обычно было связано с неудачной первой овуляцией, тогда как прерывание беременности происходило у самок различных возрастов, рожавших уже много раз.

Молочное вскармливание с прикормом рыбой продолжается у сивуча как минимум до следующей весны (Calkins, Pitcher, 1982; Raum-Suryan et al., 2004; Trites, Porter 2002). Прекращение молочного кормления происходит между апрелем и июнем (Raum-Suryan et al. 2004; Trites, Porter 2002) от периода поздней беременности (Pitcher, Calkins, 1981) до начала щенения (Trites et al., 2006). Некоторые молодые особи продолжают кормиться молоком до двух (Trites et al., 2006), трёх (Calkins, Pitcher 1982; Sandegren 1970), а иногда – четырёх лет (Trites et al., 2006; Мамаев, Бурканов 2004).

Из-за продолжительного периода молочного вскармливания затраты на лактацию у сивуча чрезвычайно высоки (Boness, Bowen, 1996). Одновременное протекание беременности и лактации может потребовать ещё больших энергетических затрат. Таким образом, прерывание беременности может являться репродуктивной стратегией, характерной реакцией на пищевой стресс (Calkins, 1981; Pitcher, Calkins, 1981; Pitcher et al., 1998) при отсутствии питательной пищи в достаточном количестве (Trites, 2021).

Нерегулярное размножение, при котором животные пропускают репродуктивные сезоны, чтобы повысить будущий репродуктивный успех, является распространённым компромиссом среди долгоживущих видов (Griffen, 2018). Прерывистое размножение может увеличить пожизненный репродуктивный успех, когда окружающая среда изменчива и в неблагоприятные годы кормовая база сокращается. Исследование калифорнийского морского льва

Zalophus californianus (Lesson, 1828) показало, что при нехватке подходящей добычи увеличивается количество прерываний беременности у самок, что наблюдалось зимой 1982–1983 годов у побережья Южной Америки (Francis, Heath, 1991). В исследованиях южноамериканского морского льва *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) получены схожие результаты – прерывания беременности также происходили чаще при низкой доступности добычи (Soto et al., 2004). Южный слон *Mirounga leonina* (Linnaeus, 1758) участвует в размножении нерегулярно, когда его масса тела низкая (Griffen, 2018).

Другие исследователи (Рязанов, 2013) предположили, что прерывание беременности может быть связано с загрязнениями окружающей среды или влиянием паразитов на организм.

1.7 Лежбища сивуча, филопатрия и дисперсия

Сивуч – типичный полигамный вид, размножающийся в колониях – репродуктивных лежбищах. Лежбища формируются на традиционных местах и, как правило, располагаются на открытых береговых линиях с пологими каменными плитами или булыжниками (Van, Trites, 2007; Call, Loughlin, 2005; Мамаев, 1999). Иногда лежбища формируются на кекурах – маленьких островках, например у м. Козлова (п-в Камчатка). Биологическая необходимость родов и выкармливания потомства на суше ограничивает выбор пригодных участков, которые должны быть изолированы от хищников (Bartholomew, 1970). Лежбища сивуча тяготеют к крупным океаническим течениям, в которых выше биопродуктивность и, следовательно, больше кормовых ресурсов (Call, Loughlin, 2005). Как правило, рядом с репродуктивным лежбищем располагаются нерепродуктивные участки, на которых залегают молодые особи и взрослые, не участвующие в процессе размножения.

Для сивуча характерен высокий уровень филопатрии. Примерно 67% самок западной популяции и 81% восточной рожают щенков на том лежбище, где были

рождены они сами (Raum-Suryan et al., 2004; NMFS, 2008; Бурканов, Калкинс, 2008; Burkanov, 2009). Невзирая на высокий уровень филопатрии, особи могут перемещаться на очень длинные расстояния, главным образом, в нерепродуктивном возрасте. Регистрация меченых особей показала, что единичные особи могут перемещаться до 1300–1700 км от места своего рождения (Raum-Suryan et al., 2004). На основании анализа повторных встреч таврёных особей по побережью Азии было установлено, что в репродуктивный период подавляющее большинство половозрелых зверей, участвующих в размножении, возвращаются на натальные лежбища (Бурканов, Калкинс, 2008; Burkanov, 2009). Самки могут размножаться на лежбищах, удалённых до 1400 км от их родных мест. В целом, пропорция самок, рожавших на неродных лежбищах, составляет 12,9 %. Самцы в меньшей степени склонны размножаться на неродных лежбищах, доля нерезидентных территориальных самцов составляет 6,4% (Бурканов, Калкинс, 2008).

1.8 Адаптации сивуча к водной среде обитания

В процессе эволюции от сухопутных млекопитающих сивуч претерпел ряд морфологических и физиологических изменений. Это, в первую очередь, коснулось конечностей, которые видоизменились и превратились в ласты, позволяющие легко и свободно перемещаться в трёхмерном пространстве водной среды, но ограниченно по суше. Терморегуляционные функции жирового и волосяного покрова сивуча претерпели ряд изменений, что позволило этому виду обитать в холодных водах северной части Тихого океана круглый год. Волосяной покров стал более редким и потерял терморегуляционные свойства в отличие от ближайшего сородича – северного морского котика (Berta et al., 2006), а жировая прослойка стала более толстой, однако не столь значительно (Никулин, 1937), как это характерно для настоящих тюленей.

Было показано, что потеря массы тела зимой при голодании у сивуча выше, чем летом (1,24% и 1,00% ежедневно соответственно) (Svärd et al., 2009). Это связано с тем, что у сивуча незначительная жировая прослойка в отличие от настоящих тюленей и слабый волосяной покров, не обеспечивающий сохранение тепла. Поэтому сивуч не может долго залегать на льдах и старается избегать сплошного ледяного покрова. В этом плане ярко выраженная агрегация сивуча в местах отдыха может служить механизмом снижения теплопотерь в холодное время года (Rosen, Trites, 1999). Таким образом, несмотря на то, что сивуч обитает в холодных водах Тихого океана и не совершает ярко выраженных сезонных миграций в южном направлении, его адаптации к жизни в холодном климате достаточно ограничены. Низкая температура воды, ледяной покров и несовершенная терморегуляция сивуча могут быть факторами, делающими этот вид более уязвимым к нехватке пищевых ресурсов в холодное время года (Svärd et al., 2009; Jeanniard et al., 2009).

Наиболее важной физиологической особенностью адаптации морского льва к водной среде является его ограниченная способность спать на воде. На основании данных спутникового мечения (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg, 2005; Briggs et al., 2004) сивуч может находиться в воде около 200 или чуть больше часов и лишь временно отдыхать на воде (Лямин, Четырбок, 1989). Для полноценного сна и отдыха сивуч вынужден регулярно выходить на твёрдый субстрат. Эта физиологическая особенность оказывает значительное влияние на распределение вида в пространстве. По этой причине сивуч, в отличие от северного морского котика, не совершает протяжённых миграций в южном направлении, обитая зимой и летом в одних и тех же регионах вблизи берега, совершая лишь короткие кочёвки от одного лежбища к другому (Гептнер и др., 1976; Кузин, 2002; Burkanov, Loughlin, 2005; Бурканов, Калкинс, 2008; Рязанов, 2013 и др.). Поэтому ресурсное пространство вида ограничено, главным образом, прилегающими к лежбищу акваториями.

Необходимость добычи корма под водой и продолжительной задержки дыхания привела к изменению химического состава крови и мышц у сивуча. Эволюция способности к продолжительному нахождению под водой шла по пути снижения потребления кислорода во время ныряния (Hastie et al., 2007; Fahlman et al., 2008) и увеличения возможности его запасаения в крови и мышцах тела (Richmond et al., 2004; 2006). Уникальной особенностью нырятельного поведения сивуча является долгий период развития физиологического потенциала погружения на глубину, который полностью формируется лишь к 2–3-летнему возрасту (Richmond et al., 2004; 2006).

1.9 Половозрастные различия возможностей обитания сивуча в водной среде

Для сивуча свойственен ярко выраженный половой диморфизм (Огнев 1935; Гептнер и др., 1976; Pitcher, Calkins, 1981; Winship, 2000 и др.). Самцы в 2–3 раза крупнее самок и имеют более толстый слой жира в сравнении с самками или молодыми животными. Самцы и самки используют различные репродуктивные стратегии и имеют различающиеся затраты на репродукцию (Winship, 2000). Вместе с долгим периодом развития физиологического потенциала глубины погружения (Richmond et al., 2004; 2006) все эти условия приводят к половозрастным различиям возможности обитания самцов, самок и неполовозрелых животных в суровых условиях водной среды северной части Тихого океана. Основные различия выражаются в следующем:

– в связи с более толстым слоем подкожного жира и большими размерами тела взрослые самцы более адаптированы к продолжительному пребыванию в холодной воде и продолжительному отдыху на льду, чем самки и молодые животные (Pitcher, Calkins, 2000; Olesiuk, Bigg, 1990);

- взрослые самцы способны накапливать больше кислорода в мышцах и крови за счёт сравнительно большей массы тела и могут нырять на большую глубину;
- взрослые самцы за счёт сравнительно большего запаса жира (Pitcher, Calkins, 2000) могут дольше обходиться без питания;
- молодые особи, практически не обладающие подкожным жировым слоем (Pitcher, Calkins, 2000), вероятно, меньше, чем взрослые особи, способны залегать на льдах и продолжительное время находиться в холодной воде;
- молодые особи, не имеющие значительных запасов жира, не могут долго голодать и нуждаются в постоянном питании молоком матери или рыбой (Pitcher, Calkins, 2000);
- молодые особи ограничены в возможностях поиска и добычи пищи в силу ограниченной способности к погружению (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 1998; Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg 2005);
- взрослые самки занимают промежуточное положение между молодыми особями и взрослыми самцами в отношении потенциала погружения на глубину, толщины жирового покрова и способности обходиться без питания.

Особенности физиологии разных возрастных и половых групп у сивуча могут вероятно приводить к разному составу диеты, различиям использования среды обитания в каждом конкретном районе ареала на протяжении годового цикла жизни. Так, например, в Авачинской бухте в течение зимы присутствуют главным образом самцы (Никулин, Вертянкин, 2008). Исследования середины XX века показали, что на Командорских о-вах до 1980-х гг. на период зимы регулярно подкочевывали самцы, в то время как самки встречались единично (Барабаш-Никифоров, 1935; Мараков, 1964; Прянишников, Пинигин, 1972). На кромке льда в Беринговом море в зимний период встречались исключительно самцы (Попов, 1982).

1.10 Глубина и продолжительность ныряний сивуча

Наибольшие усилия по исследованию ныряния сивуча были предприняты на западном побережье Северной Америки и Алеутских о-вах (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg, 2005; Briggs et al., 2004). В опубликованной литературе можно найти информацию о двух мероприятиях спутникового мечения на азиатском берегу с использованием TDR (Transmitter Data Recorder) меток (Loughlin et al., 1998; Olivier et al., 2011). Интересно заметить, что именно на Курильских о-вах были отмечены самые большие средние глубины ныряния самок сивуча (более 55 метров). В целом, по всему ареалу средняя глубина ныряния для взрослых самок составила 38,3 м, для молодых от 1 до 3 лет – 21,2 м и для молодых особей менее 1 года – 9,8 м. Средняя продолжительность ныряния составила для самок 2,5 минут, для молодых особей старше 1 года – 1,5 минут и для молодых до 1 года – всего 1,1 минуты. Согласно доступным данным, на взрослых самцах спутниковые метки не использовали. Вероятно, их показатели миграций будут выше, чем у молодых животных и самок.

1.11 Теория оптимального кормодобывания

Потребность сивуча в использовании лежбищ сужает ресурсное пространство вида и формирует его потенциальные возможности поиска и добычи пищи (Rehberg, 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg et al., 2009; Lander et al., 2010). Одни и те же лежбища используются особями сотни лет, а новые образуются очень редко и медленно (Burkanov, Loughlin, 2005). Чёткое разделение пространства на зоны отдыха и размножения, расположенные на лежбищах, и зоны кормления, расположенные на акваториях, влечёт за собой дополнительные

затраты энергии на перемещение между этими зонами, которые нужно компенсировать за счёт добытой пищи. Кроме того, кормящие самки должны передавать получаемую энергию своим зависимым детёнышам.

Подобную организацию по поиску и добычи пищи описывается в теории оптимального фуражирования (Graham, 1984) и называется «фуражирование с центральной базой» (CPF), упоминается многими учёными (Staniland et al., 2010; Rosciano et al., 2016; Oliver et al., 2019; Robinson et al., 2022 и др.). Этот способ питания отличается от других тем, что животные регулярно возвращаются на «центральную базу» после поиска и добычи пищи, которая является постоянным местом отдыха, размножения или выкармливания потомства. Такую организацию можно наблюдать у разных видов, например, у морских птиц во время гнездования (Wojczulanis-Jakubas et al., 2022; Rosciano et al., 2016), у большинства тюленей (Staniland et al., 2010).

В русскоязычной научной литературе нет определения для таких организации кормодобывания, но в зарубежных исследованиях это определение используется на протяжении десятилетий в статьях и монографиях (Staniland et al., 2010; Rosciano et al., 2016; Oliver et al., 2019; Robinson et al., 2022 и др.).

Морские экосистемы характеризуются неоднородностью скоплений ресурсов пищи в пространстве и времени (Steele, 1978; Benoit et al., 2013). Чтобы справиться с непостоянством распределения трофических ресурсов, хищники могут изменять способы кормодобывания, увеличивая усилия поиска корма, продолжительность кормовых походов, виды добычи или участки кормодобывания (Costa, 2008; Gladics et al., 2015). Гибкость способов поиска и добычи пищи была широко продемонстрирована у морских птиц, которые регулируют свой бюджет активности, тратя больше времени на кормление в годы, когда кормовые условия хуже (Litzow, Piatt, 2003). Однако диапазон такой пластичности ограничен (Cairns, 1987). При критическом снижении доступности пищи, экономии энергии за счёт оптимизации поиска добычи может не хватать, и животные могут изменять характеристики жизненного цикла, например, прерывать беременность (Calkins, 1981; Pitcher, Calkins, 1981; Pitcher et al., 1998),

продлевать период лактации (Jeglinski et al., 2012) или пропускать репродуктивные сезоны. Более того, такие сдвиги могут оказать влияние на выживаемость и развитие потомства. Так, например, у калифорнийского морского льва *Zalophus californianus* происходит увеличение числа самопроизвольных аборт у самок при недостатке подходящей добычи (Francis, Heath, 1991). Аналогичные результаты (Soto et al., 2004) были получены и для южноамериканского морского льва *Otaria flavescens*. Кроме того, известно, что южный слон *Mirounga leonina* участвует в размножении нерегулярно, когда его масса тела низка.

1.12 Дальность и продолжительность кормовых кочёвок

Примерно половину своей жизни сивуч проводит в море (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg, 2005; Briggs et al., 2004), однако вынужден регулярно выходить на сушу для полноценного сна и отдыха. Продолжительность и удалённость кормовых походов различна в зависимости от возраста и пола особей, времени года и региона обитания. Для взрослых самок характерны продолжительные кормовые походы (в среднем 67 часов). У молодых (0–3 лет) они были более чем в 5 раз меньше, составляя примерно 12 часов, при дальности всего лишь 6,5 км. Для взрослых самцов в опубликованной литературе такую информацию найти не удалось.

Кормовые миграции летом . В летний период большинство зверей концентрируется в районах репродуктивных лежбищ. Взрослые самцы, занимающие участок на репродуктивном лежбище, не кормятся на всем протяжении своего участия в размножении. Этот период составляет в среднем два месяца – от середины мая до второй половины июля (Gentry, 1970; Gisiner, 1985; Мамаев, 1999). После завершения периода размножения самцы переходят на кочевой образ жизни, обитая и кормясь в акватории как у родного лежбища, так и

вблизи других (Мамаев, 1999; Загребин, Литовка, 2004; Важенина, 2004; Никулин, Вертянкин, 2008).

Взрослые самцы, не участвующие в размножении, обитают и кормятся в акваториях вблизи репродуктивных (Мамаев, 1999; Алтухов, 2012) или нерепродуктивных лежбищ (Белкин, 1966; Лисицына, 1976; Алтухов, Бурканов, 2004; Мамаев, 1999; Алтухов, 2012). Взрослые самки, участвующие в размножении, появляются на репродуктивном лежбище обычно перед родами. После родов самка остаётся вместе со щенком на берегу на протяжении 10–12 дней (Gentry, 1970; Sandegren, 1970; Gisiner, 1985; Алтухов, 2012; Burkanov et al., 2011). После этого периода самка регулярно ходит в море для питания. Молодые особи находятся весь период размножения как в акваториях у репродуктивных, так и нерепродуктивных лежбищ, совершая короткие кормовые путешествия (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Raum-Suryan et al., 2004; Briggs, 2004; Rehberg, 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg et al., 2009; Lander et al., 2010).

В целом, кормовые кочёвки сивуча летом короче зимних, как по продолжительности, так и по расстоянию (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg, 2005; Briggs et al., 2004). В первую половину лета большая часть популяции сивуча кормится локально в водах, прилегающих к репродуктивным лежбищам.

Кормовые кочёвки зимой. После завершения периода размножения сивучи постепенно покидают репродуктивные лежбища и ведут кочевой образ жизни, переходя от лежбища к лежбищу (Мамаев, 1999; Алтухов, 2012; Trites et al., 2006; Загребин, Литовка, 2004; Важенина, 2004; Никулин, Вертянкин, 2008; Trites, Porter 2002). Некоторые самки предпочитают кормиться и обитать на одном месте. Другие активно перемещаются от лежбища к лежбищу (Trites et al., 2006), кормясь при этом в процессе перемещения или в акватории у лежбищ. Кормящиеся самки продолжают чередовать походы в море и кормление щенка (Raum-Suryan et al., 2004; Trites et al., 2006).

В зимний период продолжительность кормовых походов у самок возрастает, достигая 200 и более часов (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Pitcher et

al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg, 2005; Briggs et al., 2004). У молодых особей этот показатель остаётся прежним, составляя в среднем 12 часов как зимой, так и летом. Взрослые самцы, так же, как и самки, ведут номадный (кочевой) образ жизни, однако кормятся и обитают, вероятно, отдельно от молодых особей и взрослых самок (Барабаш-Никифоров, 1935; Мараков, 1964; Прянишников, Пинигин, 1972; Никулин, Вертянкин, 2008).

Таким образом, участок обитания сивуча и ресурсное пространство варьирует в течение годового цикла жизни. Зимой наблюдается наибольшая территориальная распространенность вида. Летом, напротив, площадь обитания сивуча значительно сокращается и ограничивается в основном акваториями, находящимися в непосредственной близости от мест их размножения, то есть репродуктивными лежбищами. Такой сезонный образ жизни и перемещения сивучей важно учитывать при анализе их трофической экологии, поскольку рацион этих животных может меняться в зависимости от времени года и наличия различных источников пищи.

1.13 Кормовые походы кормящих самок в период лактации и режим пребывания самок на лежбище

Материнские инвестиции во время лактации выше, чем во время беременности, и это самый энергозатратный период в жизненном цикле млекопитающего (Sapriza, 2020). Морских млекопитающих можно разделить на две группы в соответствии с их стратегией поддержания энергетического баланса во время лактации (Sapriza, 2020). Первая группа млекопитающих предварительно накапливает энергетические запасы для лактации и прекращает кормление детёныша, когда запасы энергии израсходованы (Capital breeders). К таким млекопитающим относятся некоторые настоящие тюлени Phocidae, которые оставляют своих новорождённых детёнышей через несколько дней или недель после родов (Sapriza, 2020). Вторая группа морских млекопитающих,

израсходовав свои энергетические запасы, питается и пополняет свой израсходованный бюджет, продолжая лактацию (Income breeders). К таким морским млекопитающим можно отнести китов, морских львов и морских котиков. Самки серого и горбатого кита могут выделять молоко для лактации несколько месяцев только за счёт жировых запасов (Chittleborough, 1958; Villegas et al., 2015), но затем мигрируют в районы нагула вместе с детёнышем (Baraff, Mason, 2006; Villegas et al., 2015) и пополняют израсходованный бюджет энергии, продолжая при этом лактацию. Самки ушастых тюленей – морских котиков и львов – после нескольких недель кормления детёныша, только за счёт запасов жира, начинают уходить в море для кормления (Sapriza, 2020). Однако в отличие от китов детёныши тюленей не умеют плавать, поэтому они не могут сопровождать родителя в море и вынуждены оставаться на берегу в ожидании материнского молока. Самка уходит на кормёжку и возвращается к детёнышу для его кормления много раз в течение длительного периода лактации. Такую цикличность отлучек принято называть режимом посещения самки на лежбище (Gentty, 1970).

Была проведена серия исследований по режимам посещения лактирующими самками лежбищ у разных видов тюленей (Boyd, 1999; Costa et al., 1989; Heath et al., 1991; Majluf, 1991; McCafferty et al. 1998 и др.), в том числе и у сивуча (Andrews et al., 2002; Brandon, 2000; Milette, Trites 2003; Rehberg et al., 2009; Burkanov et al., 2011 и др.). Было высказано предположение, что продолжительность кормёжки в море и последующего времени, проведённого на берегу для кормления детёныша, может быть связана с расстоянием до участков кормления, наличием и обилием пищи, упитанностью и массой тела самки (Andrews et al. 2002; Brandon 2000; Milette and Trites 2003; Rehberg et al. 2009; Burkanov et al., 2011).

Несмотря на многочисленные исследования, прямая связь между параметрами режимов посещения самок и долгосрочными тенденциями численности популяций не была обнаружена. Например, было показано, что популяции морских львов с положительными демографическими тенденциями

могут демонстрировать более длительные кормовые походы самок, чем популяции с отрицательными демографическими тенденциями (Andrews et al. 2002; Brandon 2000; Milette and Trites 2003; Rehberg et al. 2009; Burkanov et al., 2011). Тем не менее, была показана устойчивая между годами специфика режимов посещения самок на каждом лежбище (Burkanov et al., 2011).

1.14 Подходы к изучению питания сивуча

Исторический обзор

Ален (Allen, 1880) и Элиот (Elliot, 1882) первые изучили питание сивуча. Ученые отмечали питание рыбой, иногда в желудках сивуча находили морские водоросли, двухстворчатых моллюсков *Bivalvia* (Linnaeus, 1758), ракообразных *Crustacea* (Brünnich, 1772). Аллен сообщил, что сивучи могут питаться теплокровными животными, предположительно настоящими тюленями и северными морскими котиками. В 1901 г. впервые заинтересовались влиянием сивуча на рыболовство (Кирпичников, 1937). Было подтверждено преимущественное питание рыбой, чем сивучи, по мнению учёных, могли наносить вред промышленному рыболовству (Evermann, 1921). Первые отечественные работы по питанию сивуча проведены на Командорских о-вах (Барабаш-Никифоров, 1935) и о. Ионы (Никулин, 1937). Учёные отметили преимущественное питание донной рыбой и наличие в желудках камней. В целом, большинство работ по питанию сивуча до снижения его численности были вызваны попыткой оценить негативное воздействие этого хищника на рыболовство, в первую очередь, в плане величины потребления и травмирования ценных видов промысловых рыб (Imler, Sarber, 1947; Mathisen et al., 1962; Thorsteinson, Lensink, 1962; Панина, 1966; Перлов, 1975). После катастрофического сокращения численности сивуча в конце XX в. основной целью исследования питания сивуча стала оценка гипотезы о недостатке

обеспеченности сивуча кормами и ухудшении их качества (Alaska Sea Grant, 1993; DeMaster, Atkinson, 2002; Trites et al., 2007).

Методология

Изначально методика изучения питания строилась на вскрытии добытых особей и обследовании содержимого их желудков. После снижения численности сивуча методы исследования изменились. Стали исследовать экскременты, собирая их на местах залегания животных (Merrick, Calkins, 1996; Sinclair, Zeppelin, 2002; Waite, Burkanov, 2006). Современные методы изучения питания включают исследования ДНК остатков добычи, биохимический анализ и выяснения трофического уровня объектов питания (Hirons et al., 2001; Waite, 2010). Использование ДНК увеличивает значимость компонентов, оставляющих мало твёрдых частей в экскрементах, таких как головоногие моллюски и крупная тихоокеанская треска (Tollit et al., 2017). Однако набор главных объектов питания сивуча и их иерархия частоты встречаемости в рационе не меняются согласно ДНК-анализу и копрологическим методам анализа (Tollit et al., 2017). Копрологический анализ позволяет сравнительно дешевле исследовать питание сивуча по сравнению с ДНК-анализом, однако одновременное использование обоих методов позволяет более полно описывать рацион. Интересные данные о кормовом поведении были получены с портативных видеокамер, установленных на головы животных (Бурканов и др., 2011). Важная информация о таких аспектах питания, как дальность кормовых путешествий, глубины питания, частота заныриваний и многое другое, была получена после применения спутникового мечения и автономных приборов, отслеживающих физиологические параметры тела особи (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Lander et al., 2010; Бурканов и др., 2011).

Современное состояние исследований питания сивуча

На сегодняшний день питание сивуча достаточно хорошо изучено в неарктической части его ареала (Северная Америка, залив Аляска) (Imler, Sarber, 1947; Thorsteinson, Lensink, 1962; Mathisen et al., 1962; Calkins, Pitcher, 1982; Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007;

McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008), на Алеутских о-вах (Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013) и сравнительно меньше у азиатского побережья (Никулин, 1937; Тихомиров, 1964; Панина, 1966; Перлов, 1975; Waite, Burkanov, 2006; Waite et al., 2012a, 2012b).

Исследований, посвящённых питанию сивуча в пределах Дальнего Востока России, очень мало. (Рисунок 2).

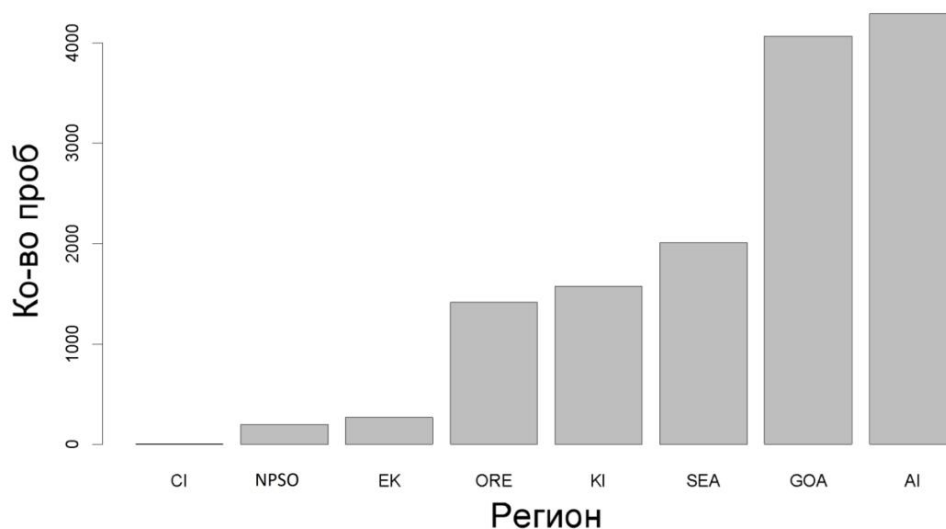


Рисунок 2 – Количество исследованных проб (экскрементов и желудков) при изучении питания сивуча по регионам: CI – Командорские о-ва, NPSO – северная часть Охотского моря, EK – восточная Камчатка, KI – Курильские о-ва, AI – Алеутские о-ва, SEA – юго-восточная Аляска, GOA – залив Аляска, ORE – Орегон. По Усатов и др., 2021.

Имеется всего несколько работ, опубликованных с большим перерывом во времени и отражающих далеко не полный список объектов питания и их относительное обилие в рационе сивуча (Никулин, 1937; Панина, 1966; Перлов, 1975; Вейт, Бурканов, 2004; Waite, Burkanov, 2006; Waite et al., 2012a, 2012b). Практически не изучено питание сивуча в Охотском море и на Камчатке (Никулин, 1937; Waite, Burkanov, 2006). Имеются лишь самые общие

представления о питании сивуча в акватории Командорских о-вов (Барабаш-Никифоров, 1935; Waite, Burkanov, 2006).

Объекты питания сивуча в неарктической части ареала и их встречаемость в рационе сивуча у побережья Азии

На основе анализа опубликованных данных мы составили список объектов питания в неарктической части ареала (Таблица 1). У побережья Северной Америки и на Алеутских островах в рационе сивуча обнаружено более 100 кормовых объектов Calkins, Pitcher, 1982; Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Waite, Burkanov, 2006; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008; Riemer et al., 2010; Waite et al., 2012a, 2012b и др.).

Таблица 1 – Список объектов питания сивуча неарктической части ареала вид по опубликованным материалам а и их встречаемость в питании сивуча у побережья Азии по регионам (отмечено крестиком). Пустые ячейки означают отсутствие кормового объекта в рационе сивуча у побережья Азии. Виды, не обитающие у побережья Азии, выделены жирным шрифтом

Объект питания	ОКН	СКНР	СКР	ЮК	ЮБК	ЗБМ	ДВМ
1	2	3	4	5	6	7	8
Мухинidae (Rafinesque, 1815):							
<i>Eptatretus stoutii</i> (Lockington, 1878)							
Петромизонтиidae (Risso, 1827):							
<i>Lampetra</i> spp., (Bonnaterre, 1788)							
Алепизавриidae (Swainson, 1839):							
<i>Alepisaurus ferox</i> (Lowe, 1833)							

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
Anoplopomatidae (Quast, 1965):							
<i>Anopoploma fimbria</i> (Pallas, 1814)							
Engraulidae (Gill, 1861):	X	X		X			X
<i>Engraulis mordax</i> (Girard, 1854)							
Bathymasteridae (Jordan & Gilbert, 1883):							
<i>Bathymaster signatus</i> (Cope, 1873)							
<i>Ronquilus jordani</i> (Gilbert, 1889)							
Zoarcidae (Swainson, 1839):							
<i>Lycodes raridens</i> (Taranetz & Andriashev, 1937)							
Paralichthyidae (Chabanaud, 1937):							
Trichodontidae (Bleeker, 1869):							
<i>Trichodon trichodon</i> (Tilesius, 1813)		X	X	X	X	X	X
Aulorhynchidae (Gill, 1861):							
<i>Aulorhynchus flavidus</i> (Gill, 1861)							
Zaproridae (Jordan & Evermann, 1898):							
<i>Zaprora silenus</i> (Jordan, 1896)							
Anarhichadidae (Bonaparte, 1832):							
<i>Anarhichas orientalis</i> (Pallas, 1814)							
<i>Anarrichthys ocellatus</i> (Ayres, 1855)							
Pleuronectiformes (Bleeker, 1859):	X	X	X	X	X	X	X
<i>Microstomus pacificus</i> (Lockington, 1879)							
<i>Atheresthes stomias</i> (Jordan & Gilbert, 1880)							
<i>Lepidopsetta bilineata</i> (Ayres, 1855)							
<i>Glyptocephalus zachirus</i> (Lockington, 1879)							
<i>Pleuronectes quadritubercul</i> (Pallas, 1814)							
<i>Limanda aspera</i> (Pallas, 1814)							
<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787)							
<i>Isopsetta isolepis</i> (Lockington, 1880)							
<i>Parophrys vetulus</i> (Girard, 1854)							
<i>Psettichthys melanostictus</i> (Girard, 1854)							
<i>Hippoglossoides robustus</i> (Gill & Townsend, 1897)							
<i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904)							
<i>Hippoglossoides elassodon</i> Jordan & Gilbert, 1880)							
<i>Limanda proboscidea</i> (Gilbert, 1896)							
<i>Lyopsetta exilis</i> (Jordan & Gilbert, 1880)							
Gasterosteidae (Bonaparte, 1831):		X	X		X	X	X
<i>Gasterosteus aculeatus</i> (Linnaeus, 1758)							
Osmeridae (Regan, 1913):							
<i>Hypomesus pretiosus</i> (Girard, 1854)							

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Mallotus villosus</i> (Müller, 1776)	X		X		X	X	X
<i>Thaleichthys pacificus</i> (Richardson, 1836)							
<i>Osmerus dentex</i> (Steindachner et Kner, 1870)				X		X	X
Scyliorhinidae (Gill, 1862):							
Cyclopteridae (Bonaparte, 1831):							
<i>Eumicrotremus</i> sp. (Gill, 1862)	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aptocyclus ventricosus</i> (Pallas, 1769)							
Liparidae (Gill, 1861):	X	X	X	X	X	X	X
Agonidae (Swainson, 1839):							
<i>Podothecus acipenserinus</i> (Tilesius, 1813)							
Salmonidae (Cuvier, 1816):							
<i>Oncorhynchus</i> spp. (Suckley, 1861)	X	X	X	X		X	X
Microstomatidae (Bleeker, 1859):							
<i>Leuroglossus schmidti</i> (Rass, 1955)	X	X	X				X
Pholididae (Gill, 1893):	X	X	X	X	X	X	X
<i>Apodichthys flavidus</i> (Girard, 1854)							
<i>Pholis laeta</i> (Cope, 1873)							
Moridae (Moreau, 1881):							
Syngnathidae (Rafinesque, 1810):							
<i>Syngnathus leptorhynchus</i> (Girard, 1854)							
Sebastidae (Risso, 1826):							
<i>Sebastes</i> sp. (Cuvier, 1829)							
<i>Sebastolobus alascanus</i> (Bean, 1890)							
Gobiesocidae (Bleeker, 1860):							
<i>Gobiesox maeandricus</i> (Girard, 1858)							
Ophidiidae (Rafinesque, 1810):							
<i>Chilara taylori</i> (Girard, 1858)							
Ammodytidae (Bonaparte, 1832):							
<i>Ammodytes hexapterus</i> (Pallas, 1814)	X	X	X	X	X	X	X
Cottidae (Bonaparte, 1831):	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myoxocephalus verrucosus</i> (Bean, 1881)							
<i>Myoxocephalus scorpioides</i> (Fabricius, 1780)							
<i>Myoxocephalus polyacanthocephala</i> (Pallas, 1814)							
<i>Gymnocanthus pistilliger</i> (Pallas, 1814)							
<i>Hemilepidotus</i> sp. (Cuvier, 1829)							
<i>Oligocottus maculosus</i> (Girard, 1856)							
<i>Cottus asper</i> (Richardson, 1836)							
<i>Icelinus borealis</i> (Gilbert, 1896)							
<i>Icelus canaliculatus</i> (Gilbert, 1896)							
Hemitripterae (Gill, 1872):							

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Hemitripteris villosus</i> (Pallas, 1814)							
<i>Blepsias bilobus</i> (Cuvier, 1829)							
<i>Nautichthys robustus</i> (Peden, 1970)							
Myctophidae (Gill, 1893):	X	X	X			X	X
<i>Protomyctophum thompsoni</i> (Chapman, 1944)							
<i>Stenobranchius leucopsarus</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1890)							
<i>Stenobranchius</i> sp. (Eigenmann & Eigenmann, 1890)							
Clupeidae (Cuvier, 1817):							
<i>Clupea pallasii</i> (Valenciennes, 1847)	X	X	X	X		X	X
<i>Sardinops sagax</i> (Jenyns, 1842)				X			
<i>Alosa sapidissima</i> (Wilson, 1811)							
Scombridae (Rafinesque, 1815):							
<i>Scomber japonicus</i> (Houttuyn, 1782)							
Carangidae, Rafinesque (1815):							
<i>Trachurus symmetricus</i> (Ayres, 1855)							
Stichaeidae (Gill, 1864)/Cottidae (Bonaparte, 1831):	X	X	X	X	X		X
<i>Alectrias alectrolophus</i> (Pallas, 1814)							
<i>Lumpenus fabricii</i> (Reinhardt, 1836)							
<i>Chirolophis decoratus</i> (Jordan & Snyder, 1902)							
<i>Anoplarchus purpurescens</i> (Gill, 1861)							
<i>Stichaeus punctatus</i> (Fabricius, 1780)							
<i>Xiphister atropurpureus</i> (Kittlitz, 1858)							
<i>Xiphister mucosus</i> (Girard, 1858)							
<i>Lumpenus sagitta</i> (Wilimovsky, 1956)							
Hexagrammidae (Jordan, 1888):							
<i>Hexagrammos decagrammus</i> (Pallas, 1810)							
<i>Hexagrammos octogrammus</i> (Pallas, 1814)							
<i>Hexagrammos lagocephalus</i> (Pallas, 1810)							
<i>Ophiodon elongatus</i> (Girard, 1854)							
<i>Hexagrammos stelleri</i> (Tilesius, 1810)							
<i>Pleurogrammus monopterygius</i> (Pallas, 1810)	X	X	X	X	X	X	X
Gadidae (Rafinesque, 1810):							
<i>Gadus macrocephalus</i> (Tilesius, 1810)	X	X	X	X	X	X	X
<i>Gadus chalcogrammus</i> (Pallas, 1814)	X	X	X	X	X	X	X
<i>Merluccius productus</i> (Ayres, 1855)							
<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius, 1810)							
<i>Microgadus proximus</i> (Girard, 1854)							
Chondrichthyes (Huxley, 1880):							
<i>Squalus acanthias</i> (Linnaeus, 1758)							

Продолжение Таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
Arhynchobatidae (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X		X	X
<i>Bathyraja</i> sp. (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X		X	X
Embiotocidae (Agassiz, 1853)							
Cephalopoda (Cuvier, 1797):	X	X	X	X	X	X	X
<i>Enteroctopus dofleini</i> (Wülker, 1910)							
<i>Japatella diaphana</i> (Hoyle, 1885)							
<i>Chiroteuthis calyx</i> (Young, 1972)							
<i>Rossia pacifica</i> (Berry, 1911)							
Octopus sp. (Cuvier, 1797)							
Decapodiformes sp. (Leach, 1817)							
Polychaeta (Grube, 1850):	X	X	X	X	X	X	X
Aves/Mammalia:							X

Сокращения: ОКН – Охотское море; СКНР – Северные Курилы, нерепродуктивные лежбища; СКР – Северные Курилы, репродуктивные лежбища; ЮК – Южные Курилы; ЮВК – юго-восточная Камчатка; ЗБК – северное побережье Камчатки или западная часть Берингова моря; ДВМ – Дальневосточные моря в целом.

Наиболее важными объектами питания (обнаруженными более чем в 30% исследованных проб) в неарктической части ареала являются: тихоокеанская песчанка (*Ammodytes hexapterus*), стрелозубый палтус (*Atheresthes stomias*), головоногие моллюски (*Cephalopoda*), сельдь (*Clupea pallasii*), анчоусы (*Engraulis* sp.), треска (*Gadus macrocephalus*), мойва (*Mallotus villosus*), лососи (*Oncorhynchus* sp.), терпуг (*Pleurogrammus monopterygius*), скаты (*Raja* sp.), морские окуни (*Sebastes* sp.), светлоперый стенобрах (*Stenobrachius leucopsarus*), минтай (*Gadus chalcogrammus*), рогатковые (Cottidae) (Calkins, Pitcher, 1982; Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Waite, Burkanov, 2006; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008; Riemer et al., 2010; Waite et al., 2012a, 2012b и др.). Иногда сивучи питаются теплокровными животными – настоящими тюленями, морскими котиками и птицами, однако достаточно редко (Тихомиров, 1959; 1964; Gentry, Johnson; 1981; Womble, Conlon, 2010). На Азиатском берегу питание сивуча преимущественно состоит из северного терпуга, минтая, лососей, бычков, головоногих, тихоокеанской песчанки, сельди, дальневосточной серебрянки (*Leuroglossus stilbius*), липаровых или морских

слизней, тихоокеанской трески (Таблица 1), (Waite, Burkanov, 2006). При проведении сравнительного анализа данных о составе пищи сивуча в неарктической части ареала и в прибрежных водах Азии было выявлено ключевое различие. В частности, было установлено, что список идентифицированных видов пищевых объектов значительно меньше у азиатского побережья. Это различие можно объяснить тем, что объем исследований, проводимых в азиатской части ареала, значительно меньше, чем в неарктической. В результате в неарктической части ареала было проанализировано больше проб питания и выявлен более широкий спектр кормовых объектов по сравнению с азиатским побережьем.

В течение года состав пищи меняется в связи с перераспределением объектов питания (McKenzie, Wynne, 2008; Waite, Burkanov, 2006). Так, например, на лежбище м. Козлова в летний период 2002 г. главными объектами питания в репродуктивный период были северный терпуг, минтай и головоногие, а осенью питание преимущественно состояло из тихоокеанских лососей и северного волосозуба (Waite, Burkanov, 2006). Сезонные вариации рациона могут быть связана с перераспределением добычи в акваториях кормления.

На кормёжку звери уходят главным образом вечером и приходят утром (Gentry, 1970; Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Burkanov et al., 2011). Процесс охоты происходит в тёмное время суток: вечером, ночью и ранним утром (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003). Исследования кормового поведения сивуча на Курильских о-вах с помощью видеокамер, установленных на животных, показали, что примерно половина случаев обнаружения рыбы заканчивается её поимкой (Бурканов и др., 2011), однако невозможно сказать, много это или мало для успешного насыщения зверей.

1.14.1 Особенности метода копрологического анализа

В настоящее время метод копрологического анализа является основным в изучении питания сивуча и оценки биомассы съеденного корма. Расчёт биомассы

потреблённой пищи таким методом сопряжён с рядом методических трудностей. В первую очередь, это связано с тем, что каждая проба экскрементов представляет собой лишь один акт дефекации, который может не полностью отражать структуру рациона кормового похода, так как в течение дня или всего периода пребывания на суше животное производит несколько актов дефекации. Количество, масса экскрементов и, следовательно, количество непереваренных пищевых остатков, доступных исследователю, значительно варьируют. Различная перевариваемость значительно затрудняет или даже делает полностью невозможным расчёт объёма биомассы корма, съеденного животным за сутки или один кормовой поход. При сборе проб экскрементов присутствуют псевдорепликации (Hurlbert, 1984; Проблемы экологического эксперимента, 2008), так как часть образцов собирается от одного и того же зверя и могут содержать одну дефекацию, разнесённую на несколько кучек. В ранних работах каждый образец экскремента рассматривался как независимая выборка (Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008; Sinclair et al., 2013). Экспериментальные единицы – кормовые пробы одной коллекции – собираются одновременно на одном лежбище с одними условиями. В этом случае повторностями выступают кормовые пробы, сгруппированные в пространстве и времени в виде коллекций экскрементов (Козлов, 2003). Таким образом, при сборе и анализе экскрементов сивуча возникает проблема выбора единицы анализа – пробы, коллекции экскрементов или лежбища, а также проблема псевдорепликаций (Козлов, Хелберт, 2006).

Указанный недостаток в некоторой степени нивелируется количеством собранных проб и числом коллекций экскрементов. Изменчивость между анализируемыми группами в этом случае может быть интерпретирована воздействием факторов, а не неверно поставленным экологическим экспериментом и, как следствие, случайным совпадением событий (Козлов, 2003; Козлов, Хелберт 2006). Согласно расчётам Трайтса и Джоя (Trites, Joy, 2005), минимальным количеством проб для достоверного сравнения частоты

встречаемости объектов питания между исследуемыми группами (годами, месяцами, лежбищами и т.п.) является 94 пробы на одну группу.

Рацион сивуча состоит из разных по размеру рыб, от 5–10 см (мойва, песчанка) до 50 см и более (взрослый минтай и треска). Большинство объектов питания сивуча не превышает по длине 35 см (Trites, Calkins, 2008; Sigler et al., 2009), однако иногда встречаются рыбы и более 70 см (McKenzie, Wynne, 2008). Как правило, сивуч проглатывает добычу целиком. Крупные объекты он разрывает на части на поверхности воды (Mathisen et al., 1962). В ситуации, когда сивуч разрывает крупную рыбу, существует высокая вероятность того, что зверь поедает лишь мягкие ткани добычи, а твёрдые остатки скелета рыб (кости, отолиты) не попадают в пищеварительную систему животного и, следовательно, не будут представлены в экскрементах. В этом случае оценить величину потребления в рационе сивуча крупных рыб методом копрологического анализа не представляется возможным. Таким образом, в случае преобладания в питании сивуча крупных рыб оценка их доли в рационе будет значительно занижена, и это может оказать влияние как на общий расчёт потребляемой биомассы корма, так и на видовое разнообразие рациона в целом.

В зависимости от объекта питания скорость его прохождения через пищеварительный тракт различна. Крупные, трудно перевариваемые остатки объектов питания могут задерживаться в пищеварительной системе несколько суток, в то время как мелкие твёрдые остатки проходят транзитом за 2–3 дня (Harvey, Antonelis, 1994; Tollit et al., 2007).

1.14.2 Пересчётные коэффициенты для восстановления частоты встречаемости потребляемых объектов питания

Ограничения и ошибки, связанные с анализом экскрементов, обсуждались в ряде работ для сивуча (Tollit et al., 2003; 2007; Joy et al., 2006). Размер добычи, потребляемой ластоногими, вероятно, недооценивается из-за эрозии твёрдых

частей в процессе пищеварения (Tollit et al., 2004). Недооценка размера добычи зависит от вида и размера рыб (Bowen, 2000) и может объяснять различия, наблюдаемые в размере добычи потребляемой по отношению к доступной на участках кормления (Womble, Sigler, 2006).

Существует несколько работ, которые оценивают корреляцию вида и размера объекта питания с вероятностью его обнаружения в экскрементах (Tollit et al., 2003; 2004; 2007; Joy et al., 2006; Ferenbaugh et al., 2009), в том числе на примере сивуча (Tollit et al., 2003; Tollit et al., 2007). Исследователи (Tollit et al., 2007) рассмотрели пересчётный коэффициент частоты встречаемости в экскрементах остатков кормовых объектов относительно их частоты потребления (NCF, Numeric Correction Factor). Для этого они скармливали в неволе сивучам рыбу, а затем собирали и анализировали их экскременты. Частота встречаемости в экскрементах таких крупных объектов питания, как сельдь, лососи, терпуг, крупный и средний минтай, а также кальмаров, в целом предоставляет нам информацию, близкую к реальной частоте потребления этих объектов добычи ($NCF = 0,72 - 1,85$ по отолитам) (Таблица 2). Однако мелкие рыбы, такие как мойва, песчанка и мелкий минтай, сильно недооцениваются в рационе сивуча ($NCF = 2,05 - 7,87$) при стандартных методах исследования.

Таблица 2 – Пересчетные коэффициенты для восстановления частоты встречаемости потребляемых рыб в рационе сивуча в зависимости от размера добычи и типа непереваренного остатка (кости или отолиты) (Tollit et al., 2007)

Объект питания	Количество скормленных объектов питания в эксперименте	Средний линейный размер объекта питания (см)	Отолиты		Кости		Отолиты		Кости	
			Процент восстановленных объектов питания	SD	Процент восстановленных объектов питания	SD	NCF	CI	NCF	CI
Мойва	1316	14,3-14,8	12,7	8,4	13,8	9,8	7,87	4,98-18,74	7,26	4,47-19,19
Песчанка	5593	10,3-11,2	17,4	14,2	19,7	11	5,75	3,67-13,23	5,09	3,66-8,28
Сельдь	1268	19,6-19,5	28,7	14,4	56,7	13,9	3,48	2,54-5,55	1,76	1,49-2,16
Лососи	132	28,8-44	21,9	2,7	62,1	34,8	4,57	4,23-4,97	1,61	1,18-2,54
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i>	85	28,8-31,8	22,5	3,5	54,2	48,3	4,44	3,86-5,24	1,85	0,98-14,56
Лососи	47	39,7-44	20,3	0,4	69,9	32,4	4,93	4,84-5,01	1,43	1,02-2,41
Терпуг	94	33,4-36,9	38	20,2	55	23,4	2,63	1,95-4,03	1,82	1,42-2,52
Минтай	460	13,4-15,4	45,7	28,9	48,8	25,1	2,19	1,28-7,69	2,05	1,3-4,9
Минтай	701	26,9-29,6	67,5	0	76,9	0	1,48	1,48-1,48	1,3	1,3-1,3
Минтай	53	36,3-37	93,2	9,6	138,3	9,2	1,07	0,96-1,21	0,72	0,67-0,75
Кальмары	90	36-43	-	-	97,8	1,9	-	-	1,02	1-1,05

Примечание: NCF* – пересчётный коэффициент для FO (частоты встречаемости). SD – стандартное отклонение, CI – 95% доверительные интервалы.

1.14.3 Исследование суточной потребности в пище у сивуча. Сезонная и половозрастная изменчивость.

Каждая половозрастная группа сивуча имеет свои отличительные физиологические способности (Richmond et. Al., 2006) и энергетические потребности, что влияет на различие в диете. Самцы в летнее время охотятся, как правило, ближе к лежбищу на придонные виды рыб (Trites, Calkins, 2008). Лактирующие самки уплывают дальше от лежбища, чем самцы, и охотятся как на придонные, так и на пелагические виды рыб. Молодые особи охотятся на некрупную рыбу (Merrick, Calkins, 1996), обитающую неглубоко вблизи мест их залегания (Lander et. Al., 2010; Raum-Suryan et al., 2004), что связано с их ограниченными физиологическими способностями к погружениям (Richmond et. Al., 2006).

Энергетическая модель оценки суточной потребности сивуча в корме позволяет рассчитать, что взрослому самцу необходимо примерно 25–40 кг рыбы в день, а взрослой самке 10–20 кг (Winship et al., 2002; Winship, Trites, 2003). Предел суточного насыщения пищей лежит в диапазоне 16% – 20% массы тела (Rosen et al., 2006). Значительный диапазон колебаний зависит от энергетической ценности объектов питания и их пропорции в рационе. В зависимости от времени года, состава диеты, возраста и репродуктивного статуса особи эти показатели могут значительно варьировать (Winship, 2000). Взрослым самкам требуется больше корма поздней зимой и весной (Winship, 2000). В этот период происходит наиболее интенсивный рост эмбриона при продолжении вскармливания молоком щенка прошлого года. Молодые особи могут питаться как рыбой, так и молоком матери. Молодые яловые самки нуждаются в меньшем количестве корма, чем особи, участвующие в размножении. В целом, можно принять, что суточная потребность в пище у самок увеличивается от осени (завершение латентной стадии развития эмбриона) к весне, началу лета (время родов). Для самцов наибольшее потребление, вероятно, происходит зимой (в наиболее холодный и наиболее затратный на поддержание физиологических процессов период года), а

наименьшее – летом, так как в летнее время протекает репродуктивный процесс, в течение которого самцы физиологически адаптированы к голоданию. По окончании гаремного периода самцы, участвующие в процессе размножения и не питающиеся в течение первой половины лета, начинают интенсивно кормиться, компенсируя потерянный запасы жира.

Эксперименты с различными вариантами кормления и голодания в неволе показали, что снижение потребления 2,0 кг добычи вызывает дефицит энергии в 10400 кДж (Rosen, 2021). Другими словами, сивуч, который до этого не рос и не терял массу, будет терять 0,5 кг массы тела каждый день, если ему не удастся восполнить недостаток энергии. В модели рассматриваются нерепродуктивные особи, поэтому беременной и кормящей самке потребуется значительно больше энергии, поступающей с пищей, и, соответственно, потеря массы тела при голодании будет более чем 0,5 кг в день.

1.14.4 Определение потребляемой биомассы пищи

Вопросу объема потребления пищи морскими млекопитающими уделялось значительное внимание (Махнырь и др., 1984; Бурканов, 1989; Härkönen, Heide-Jorgensen, 1991; Markussen, Oritsland, 1991; Ryg, Oritsland, 1991; Olesiuk, 1993; Mohn, Bowen, 1996 и др.). Существует несколько работ по оценке потребления биомассы пищевых ресурсов сивучем на американском побережье и Алеутских о-вах (Winship 2000; Winship et al., 2002; Winship, Trites, 2003).

Наиболее подробно этот вопрос изучил Виншип (Winship, 2000) на примере залива Аляска и Алеутских о-вов. Модель оценки биомасс объектов питания сивуча, представленная в его диссертации, многокомпонентна и учитывает целый комплекс условий, влияющих на биомассы потребления объектов в рационе.

Общее потребление корма сивучем в водах Аляски и Алеутских о-вов оценивалось в 522,5 тыс. тонн (Таблица 3). Потребление на 1 особь в летний период оценили в пределах 5763–6455 кг.

Таблица 3 – Потребление корма сивучем у побережья Северной Америки и в районе Алеутских о-вов в 1990-х (Winship, 2000)

Регион	Потребление корма всеми особями (тыс. тонн)			Потребление корма на 1 особь в летний период (кг)	
	Среднее	S.D.*	C.V.	Среднее	S.D.
Южная Аляска	157,9	29,1	0,18	5763	1061
Залив Аляска	115,0	21,0	0,18	5982	1090
Восточная часть Алеутских о-вов	88,0	15,9	0,18	5813	1053
Центральная часть Алеутских о-вов 1	49,0	8,95	0,18	5843	1066
Центральная часть Алеутских о-вов 2	70,0	13,7	0,2	6257	1229
Центральная часть Алеутских о-вов 3	14,8	3,1	0,21	6455	1349
Западная часть Алеутских о-вов	27,8	5,6	0,2	6310	1275

Примечание: S.D.*- стандартное отклонение, C.V. - коэффициент вариации

В целом, потребность в корме у сивуча летом наименьшая, а наибольшая – зимой и весной. Суточная потребность в пище у самки, кормящей щенка, на 70% больше, чем у самки без щенка (Winship, 2000). Различия в потреблении корма между регионами связаны с разным составом рациона, его энергетической ценностью, численностью, репродуктивным и половозрастным составом сивуча в различных регионах. Питание сивуча вносило незначительный вклад в уровень естественной смертности минтая, но было основной причиной естественной смертности терпуга (Winship, 2000).

В водах России этот вопрос совершенно не исследован. В первую очередь, это связано с отсутствием базовой информации для построения модели – неизвестны сезонное распределение сивуча и его половозрастной состав в разных регионах Дальнего Востока России, а также сезонная динамика его питания. Полностью отсутствуют исследования трофической экологии сивуча.

1.15 Сокращение численности и текущий статус популяций сивуча

Наибольшей численности сивуч достигал в малый ледниковый период с XVI по XIX вв. Колебания численности происходили и раньше (Collinst et al., 1945; Trites et al., 2007b), однако с конца 1960-х до 2000-х западная популяция снизилась более чем на 80%. Наиболее резкое падение численности происходило в конце 1980-х (примерно 15% в год). С 1990-х падение численности замедлилось и составляло 5% в год. С 2000 года численность западной популяции стабилизировалась, однако в некоторых местах падение численности продолжилось. Основываясь на цифрах, полученных в 2004–2005 гг., можно заключить, что западная популяция составляла 45000 особей, из которых 16000 приходилось на Россию и северную Японию (NMFS, 2008).

Сокращение численности очень сильно различалось как в разных регионах (NMFS 2008; Loughlin, 1998; Trites, Larkin, 1996; Burkanov, Loughlin, 2005), так и в пределах российской части ареала (Burkanov, Loughlin, 2005).

В отличие от западной, восточная популяция с 1970-х годов увеличивается примерно на 3% в год. Раньше восточная популяция была меньше западной, но затем они сравнялись по численности: в 2002 году численность оценивалась в 46 000–58 000 особей (Pitcher et al., 2007).

1.15.1 Восточное побережье полуострова Камчатка

Снижение численности сивуча на восточной Камчатке между 1983 и 2004 гг. составило 73,6% (Burkanov, Loughlin, 2005). В данном регионе ранее существовало три места размножения сивуча: м. Козлова, бухта Железная, камень Камчатский (Аверин, 1948). В настоящее время репродуктивное лежбище сохранилось только у м. Козлова, а на двух других бывших репродуктивных лежбищах сивучи присутствуют, но размножения там не наблюдается. На м. Козлова в 1942 г. насчитывалось порядка 1400 взрослых животных (Burkanov,

Loughlin, 2005). В 2000-х численность размножающихся особей на лежбище у м. Козлова составляла порядка 313 особей (Усатов и др., 2014). Ежегодно рождается около 100 щенков, без тенденции сокращения или повышения численности приплода. В июне средняя численность сивуча на всех лежбищах у восточной Камчатки в 2000-х гг. составляет порядка 548 особей (Бурканов и др., 2008).

1.15.2 Командорские острова

На Командорских о-вах сивучи образовывали репродуктивные лежбища вплоть до середины XIX века (Steller, 1751). Однако после этого периода вид перестал размножаться на островах, оставаясь лишь зимой, а летом встречался на островах в гораздо меньшем количестве (Гребницкий, 1902; Суворов, 1912). Абсолютный максимум численности учтён зимой в начале 1970-х гг. и составил порядка 10000 особей (Вертянкин, Никулин, 1988). Начиная с 1970 – 1980-х годов характер использования лежбищ архипелага изменился, общая численность сокращалась, но увеличивалась численность приплода (Вертянкин, Никулин, 1988; Бурканов и др., 1990). Звери стали более интенсивно использовать архипелаг в летнее время и покидать его на зиму. К началу 1990-х гг. прошлого столетия численность приплода максимально составляла от 180 до 280 особей (Бурканов, 2000). В 2000-х гг. сивуч использовал только 6 из 14 известных лежбищ вида в регионе, на которых насчитывалось 711 особей старше одного года. Новорождённые щенки отмечались только на одном из лежбищ, на м. Юго-восточном, о. Медный и составляли 235 живых и павших особей (Бурканов и др., 2008).

1.15.3 Курильские острова и северная часть Охотского моря

Общая численность щенков сивуча в 1960-х годах на лежбищах бассейна Охотского моря оценивалась в 4300 особей, из которых почти 90% рождалось на Курильских о-вах (Белкин, 1966). До 1990 гг. численность щенков снижалась, достигнув минимума 2200 особей в начале–середине 1990-х гг. (Бурканов, 2000). Сокращение количества приплода происходило главным образом за счёт снижения на Курильских о-вах. К 2000-м численность приплода сивуча в Охотском бассейне оценивалась в 5600 особей, из которых лишь примерно половина рождалось на Курильских о-вах (Бурканов, 2000). Рост числа приплода у сивуча произошёл за счёт лежбища о. Тюлений и двух лежбищ в северной части Охотского моря (о. Ионы и Ямские о-ва). Численность приплода на Курильских о-вах к 2000-м гг. восстановилась лишь на 80% от уровня, который наблюдался в начале 1960-х гг. (Белкин, 1966; Бурканов, 2000). В 1960-х гг. на лежбищах насчитывалось до 16 000 взрослых и молодых особей (Белкин, 1966). Подавляющее их большинство (более 90%) выходило на лежбища Курильских о-вов. В период с 1960-х до начала – середины 1990-х гг. численность сивуча уменьшалась на Курильских о-вах, достигнув минимума 4800 голов, в это же время у побережья Сахалина и в северной части Охотского моря постепенно росла (Кузин, 1996; Бурканов, 2000). Наиболее быстрый рост популяции происходил у побережья о. Сахалин, где к началу 1990-х гг. образовалось новое репродуктивное лежбище (Кузин, 1996). К 2000-м гг. на лежбища Охотского моря и Курильских о-вов выходило для отдыха и размножения не менее 12 000 особей, без учёта новорождённых щенков (Бурканов, 2000).

По сравнению с данными учётов начала 1960-х гг. численность молодых и взрослых особей восстановилась на лежбищах Охотского бассейна лишь примерно на 70%, при этом рост произошёл главным образом за счёт прибрежных вод Сахалина и северной части Охотского моря. На Курильских о-вах она составляет примерно половину той величины, что насчитывалась в 1960-х гг. (Burkanov, Loughlin, 2005).

1.16 Потенциальные причины снижения численности

Причина снижения численности сивуча, вероятней всего, многофакторная, единого мнения относительно сочетания факторов не существует. Одна группа факторов — это снижение рождаемости или выживаемости (Pitcher et al., 1998), связанное с пищевым стрессом (Trites, Donnelly, 2003; Pitcher et al., 1998; Calkins et al., 1998), из-за конкуренции с промышленным рыболовством (Hennen, 2004) или смены климата в середине 1970-х (Benson, Trites, 2002). Группа других факторов учитывает прямую гибель особей из-за прилова в орудия рыболовства, коммерческого промысла, нелегального отстрела, хищничества косаток (NMFS, 2008).

1.17 Сравнительная информация по исследованиям сивуча на Аляске и побережье Азии

Сравнивая научные работы, посвящённые сивучу в границах ДВР и на Аляске, можно заметить большую разницу в количестве выполненных научных работ. Аннотированная библиография, посвящённая научной литературе по сивучу на Аляске за 1751–2000 гг. (Hunter, Trites, 2011), – работа, по которой можно проследить ход научных мыслей и гипотез, разрабатываемых в отношении сивуча. На Аляске так же, как и на побережье Азии, первые сведения о северных морских львах были получены главным образом от Вильгельма Стеллера в конце XVIII века, затем следовала пауза в исследованиях на целый век. В начале XX века появляются научные работы. Резкое увеличение количества исследований произошло в 1970 г. в связи с началом деградации лежбищ и снижения численности вида. К концу XX в. общее количество статей, посвящённых изучению сивуча, оценивалось более чем в 600 работ (Hunter, Trites, 2001). На сегодняшний день их количество превысило тысячу. Было проверено 12 гипотез причин снижения численности вида. На этом фоне количество научных публикаций и исследований сивуча на азиатском побережье крайне скудно.

Практически полностью отсутствует информация о зимней экологии вида и особенностях пространственного распределения сивуча в зимнее время. Недостаточна исследованность питания сивуча, даже в летнее время. Существующие представления об трофической экологии вида не подкреплены фактическими исследованиями.

ГЛАВА 2. РАЙОН ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Физико-географическая характеристика района исследования

Северо-западная часть Тихого океана считается одной из самых продуктивных районов мира. Наибольшая продуктивность отмечается в океанических водах Курильского и Камчатского регионов, менее – в Беринговом и Охотском морях (Шунтов, 2001). Особенно высокие локальные уровни биогенов и продуктивности отмечены на участках акваторий средних Курильских островов и у входа в залив Шелихова (Охотское море), которые можно считать одними из самых продуктивных участков Мирового океана (Шунтов, 2001).

Охотское море

В настоящее время известно и описано, по крайней мере, 59 лежбищ сивуча на побережье Охотского моря, включая Курильские острова и остров Сахалин (Burkanov, Loughlin, 2005).

Охотское море характеризуется самыми низкими температурами среди дальневосточных морей. Зимой значительная его часть покрывается льдом. В некоторых акваториях ледяной покров сохраняется до 9 месяцев в году. Максимальное распространение льда наблюдается в марте, когда практически весь водоём покрыт дрейфующими льдами.

Ширина шельфа различна: 120 миль в районе пролива Лаперуза, 30–40 миль у восточного побережья Сахалина, 60–220 миль в северной части моря, 90 миль в заливе Шелихова, 30–50 миль у западного побережья Камчатки. У Курильских

островов со стороны Охотского моря шельф практически отсутствует (Шунтов, 2001).

В открытой части Охотского моря имеется единственный скалистый остров Ионы, расположенный в 122 милях к северу от о. Сахалин и в 132 милях от северо-западного берега Охотского моря. Вблизи располагается обширная банка Ионы с наименьшей глубиной 12,4 м (Лоция..., 1976). Общая циркуляция вод Охотского моря направлена против часовой стрелки. Водообмен Охотского моря с Японским осуществляется через Татарский пролив и пролив Лаперуза, а с Тихим океаном через проливы Курильских островов (Лоция..., 1976).

Курильские острова

Курильский архипелаг простирается с юга-запада на северо-восток примерно на 1200 км. Цепь островов является границей, отделяющей Охотское море от Тихого океана. Почти все лежбища сивуча здесь обращены в сторону Охотского моря или в проливы между о-вами (Белкин, 1966). С океанской стороны имеется несколько лежбищ, на которых сивучи малочисленны (Burkanov, Loughlin, 2005). Гряда включает несколько десятков островов со 100 вулканами, из которых 38 действующих. Со стороны Охотского моря хребты Курильской гряды поднимаются над дном на 3400–5700 м, а с океанической стороны над курило-камчатским жёлобом – более чем на 11 км.

Суммарная ширина Курильских проливов составляет порядка 500 км. Часть проливов мелководна (менее 200 м), проливы Фриза, Четвёртый Курильский, Рикорда и Надежды имеют средние глубины порядка 500 м. Только два пролива глубоководны: Буссоль – 2319 м, Крузенштерна – 1920 м. Курильская гряда с проливами представляет собой порог, отделяющий море от глубин океана. Водные массы, поступающие через проливы Курильских островов в Охотское море, могут оказывать влияние только на прилегающие к островам акватории.

Схема течений Курильских о-вов очень сложна и многокомпонентна (Шунтов, 2001). В южных проливах преобладают течения, направленные из Охотского моря. В северных проливах вода поступает из Тихого океана в

Охотское море, за исключением Второго Курильского пролива, где течение в основном направлено из Охотского моря (Лоция..., 1976).

Вблизи Курильских островов сплошной лёд не образуется, но зимой и весной из более северных акваторий Охотского моря могут появляться плавучие льды. Отсутствие ледообразования обусловлено сильным вертикальным перемешиванием в проливах Курильских островов и поступлением относительно тёплых океанических вод. Вместе с тем мощные апвеллинги центральной части гряды приводят к тому, что здесь даже в разгар лета температура может находиться в пределах 2–4 °С и даже ниже (Шунтов, 2001).

Берингово море

По географическому положению представляет собой огромный вершинный залив, отделённый от Тихого океана грядой Алеутских и Командорских о-вов. Одно из крупнейших морей Мирового океана. Интенсивность поступления арктических вод в Берингово море незначительна и не влияет на гидрологию моря. Суммарная площадь поперечного сечения командорско-алеутских проливов, составляет 734 км² (Шунтов, 2001). Это обуславливает свободный обмен вод Берингова моря с океаном. Большая часть вод из океана заходит в Берингово море через восточную часть пролива Ближнего, пролива Амчитка и другие проливы. Зимой в связи с сильным выхолаживанием шельфовых вод море покрывается льдами. Положение кромки льдов зависит от суровости зимы и ветрового режима. В среднем кромка льда в максимуме ледовитости огибает море по зоне свала глубин. Южному распространению льда препятствуют более тёплые Центрально-Берингоморское и Камчатское течения. Прилегающие воды восточного побережья Камчатки заполняются выносными льдами из Берингова моря. Несмотря на то, что зимой шельф Камчатки охлаждается до минус 1,8 °С, сплошной ледяной покров здесь не образуется. Плавучие льды из Берингова моря могут проходить из Берингова моря вдоль побережья Камчатки до апреля (Шунтов, 2001).

Одной из характерных черт Камчатско-Командорского района является слабовыраженный шельф. Его ширина обычно не превышает 15 миль, достигая в крупных заливах 30–45 миль (Шунтов, 2001).

2.2 Места сбора коллекций экскрементов

Образцы экскрементов собирали на 31 лежбище в Российских водах вдоль тихоокеанского побережья Азии (Рисунок 3, Таблица 4, Таблица 5). Состав экскрементов только с 20 лежбищ был определён, и результат был включён в данную работу. Анализом были охвачены 6 из 10 репродуктивных лежбищ сивуча, расположенные в трёх регионах Дальнего Востока России. Отсутствовали идентифицированные пробы с репродуктивных лежбищ о-вов Среднего, Каменные Ловушки (Курильские о-ва), Тюлений (Охотское море) и лежбища Юго-Восточное (о. Медный, Командорские о-ва).

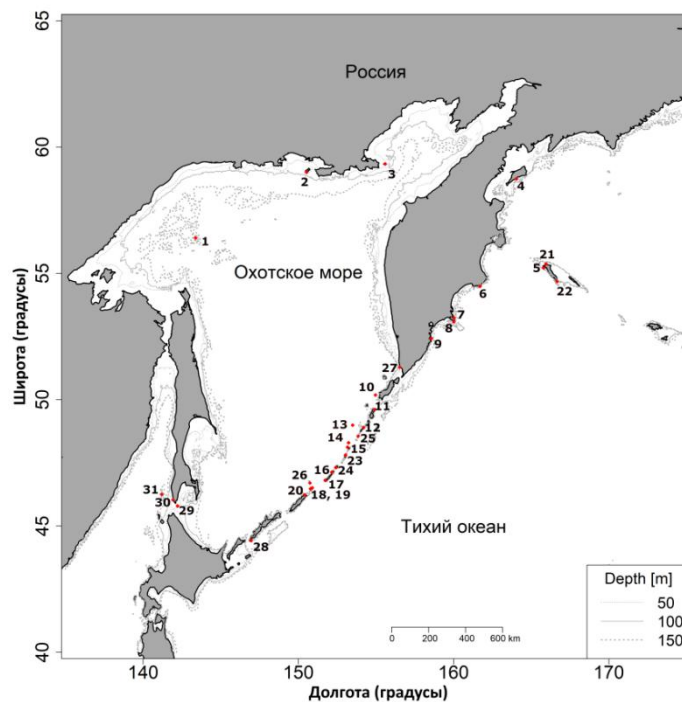


Рисунок 3– Места сбора проб экскрементов сивуча в 2004–2016 гг. на лежбищах Дальнего Востока России (названия лежбищ указаны в таблицах 4 и 5 в соответствии с номером на схеме).

Нерепродуктивные лежбища были представлены в количестве 14 из примерно 80 известных вдоль азиатского побережья (Burkanov, Loughlin, 2005). Пробы отбирались с середины мая по конец июля, одновременно с другими исследованиями (подсчёт численности, мечение детёнышей и т.д.), сопровождавшимися беспокойством местного сообщества сивучей. Всего на 20 лежбищах собрано 2987 проб, из них проанализировано и положено в основу работы 916 образцов. В регионе Курильских о-вов собрано и проанализировано 415 проб, на Камчатке и Командорских о-вах – 346 проб и в северной части Охотского моря – 155 проб.

Средний размер одной коллекции (один отбор на одном лежбище) составил 32 образца ($\min = 6$, $\max = 77$, $n = 29$), при этом большинство коллекций (75,9%) содержали более 20 проб экскрементов.

На сбор проб питания влияли такие факторы, как сезонные изменения в распределении сивуча и доступность лежбищ для сбора проб. Как следствие, размер и количество сборов различались по лежбищам, регионам и годам.

Таблица 4 – Количество проб экскрементов, собранных на лежбищах Дальнего Востока России в 2004–2008 гг. (разобранные, идентифицированные и проанализированные образцы)

N	Лежбище/год	Регион	2004	2006	2007	2008	Всего
1	о. Ионы (R*)	Охотское море	55	50			105
2	о. Завьялова			9			9
3	о-ва Ямские (R)		41 (**-2)				41 (-2)
	Всего Охотское море		96 (-2)	59	0	0	155 (-2)
4	о. Карагинский	Камчатка-Командоры	13				13
5	о. Арий камень			13		6	19
6	Камень Козлова (R)		46	77		28	151
7	б. Железная		22				22
8	м. Шипунский		16				16
9	м. Кекурный		67	34		24	125
	Всего Камчатка-Командоры		164	124	0	58	346
10	о. Анциферова (R)	Курилы			35		35
11	о. Онекотан		49		24		73
12	о. Шиашкотан, м. Красный				31	44	75
13	о. Чиринкотан				20		20
14	о. Райкоке (R)				25		25
15	о. Матуа		22				22
16	о. Симушир, м. Ск. Красноватая		19				19
17	о. Симушир, м. Аронт		26		31		57
18	о. Чирпой, м. Удушливый		18				18
19	о. Брат-Чирпоев (R)				34		34
20	о. Уруп, ск. Чайка		37				37
	Всего Курилы		171	0	200	44	415
	Всего		431	183	200	102	916 (-2)

Примечание: R* – репродуктивное лежбище; ** – две пробы пустые, без твёрдых частей пищи.

Таблица 5 – Количество проб экскрементов, собранных на лежбищах Дальнего Востока России в летний период 2009–2016 гг. (разобранные, но не идентифицированные и не проанализированные образцы)

ID	Лежбище/год	Регион	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Всего	
1	о. Ионы	Охотское море			49						49	
3	о-ва Ямские				55						55	
21	о. Беринга, м. Юшина	Камчатка-Командоры				10					10	
5	о. Арий камень					101			5		106	
22	о. Беринга, м. Монати								31	30	61	
6	Камень Козлова					56	29	60	47		192	
7	б. Железная								30		30	
9	м. Кекурный			23	10				17	27	27	104
10	о. Анциферова		Курильские о-ва	26	60	69						155
11	о. Онекотан						43					43
13	о. Чиринкотан					56					56	
23	Скалы Ловушки			71							71	
14	о. Райкоке			30	110	68					208	
24	о. Расшуа, м. Северный					44					44	
25	о. Кетой, м. Лежбищный			34			18				52	
16	о. Симушир, скала Красноватая					62					62	
17	о. Симушир, м. Аронт			30			53				83	
26	о. Броутона, м. Сивучий						42				42	
19	о. Брат-Чирпоев		31	80	68					179		
27	Сивучий камень (западный)				56					56		
20	о. Уруп, скала. Чайка				65					65		
28	о. Итуруп, м. Рикорда		40							40		
29	Скала Опасности	Японское море	41		45						86	
30	о. Сахалин, м. Кузнецова		40		53						93	
31	о. Монерон		59		70						129	
Всего			425	260	660	423	29	77	140	57	2071	

Единичные проанализированные коллекции экскрементов собраны на о-ве Карагинский (13 проб) и на Командорских о-вах (Арий камень, 19 экскрементов). Все коллекции собиралась в летний период. В целом, 47,0% проанализированных экскрементов было собрано в 2004 г., при этом коллекции в 2006, 2007, 2008 гг. были неполными. В 2006 г. отсутствовали пробы с лежбищ Курильских о-вов, при

этом 2007 г. представлен только сборами с Курильских о-вов. В 2008 г. не собирались пробы на лежбищах Охотского моря и проведены лишь эпизодические сборы экскрементов на лежбищах п-ва Камчатка, Командорских и Курильских о-вах.

2.3 Методика сбора проб

Для сбора проб приближались медленно к лежбищу на надувной лодке типа «зодиак». Звери, заметив приближение лодки, постепенно, без паники начинали уходить с берега в воду. Поиск и сбор проб осуществлялся по всему лежбищу сразу после ухода всех зверей в воду. Коллекции экскрементов собирали на двух типах лежбищ: репродуктивных, в местах размножения зверей, и нерепродуктивных, где сивуч залегает для сна и отдыха, но не размножается. На репродуктивных лежбищах пробы собирали на гаремной территории лежбища. Большинство, если не все экскременты, с этих мест принадлежали взрослым самкам, поскольку размножающиеся самцы не питаются, а молодые особи присутствуют там в сезон размножения в меньшем числе. Поэтому структура рациона сивуча репродуктивных лежбищ показывала питание взрослых размножающихся особей, главным образом, самок со щенками.

На нерепродуктивных лежбищах сбор экскрементов вели на всех участках залегания зверей.

За одну пробу (образец) принималась одна локализованная кучка экскрементов, помещённая с помощью садового совочка в индивидуальный полиэтиленовый пакет. Собирали только полные целые кучки экскрементов, недавно оставленные особями.

2.4 Подготовка проб к анализу

Экскременты промывались в струе проточной воды через колонку с набором сит (1 мм, 0,71 мм и 0,50 мм). Плохо растворимые пробы предварительно замачивали в тёплом мыльном растворе на 2–3 дня, затем также промывали через набор сит для отделения непереваренных частей пищи.

Мягкой кисточкой твёрдые остатки отделялись из общей массы и переносились на фильтровальную бумагу. Отмытые пробы хранились в замороженном виде. В лаборатории их дополнительно очищали от примесей (песка, камней, водорослей и пр.), просушивали.

2.5 Анализ проб

Идентификацию непереваренных частей выполняли специалисты морфологи компании Pacific Identification Inc (www.pacificid.com). При исследованиях питания методом копрологического анализа существует вероятность влияния субъективности при идентификации непереваренных частей пищи. Отличия рациона могут быть вызваны разными методами и/или уровнем подготовленности эксперта, выполняющего идентификацию. Менее подготовленные специалисты могут использовать лишь малую долю костей, которые наиболее просто идентифицировать, и пропускать сложно определяемые элементы скелета. Специалисты компании Pacific Identification выполняли идентификацию не только данного набора данных, но и образцов экскрементов прошлого исследования у побережья Азии (Waite, Burkanov, 2006), а также всех экскрементов сивуча, собранных на американской стороне ареала вида (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013). Таким образом, анализ образцов в настоящем исследовании, проведенный морфологами одной и той же компании (Pacific Identification), дает результаты, полностью сопоставимые с предыдущими работами.

Извлечённые твёрдые остатки были исследованы препарирующим микроскопом и определены до минимально возможного таксономического уровня путём сравнения всех идентифицируемых остатков добычи (например, кости, отоциты, хрящевые части, линзы, зубы и клювы головоногих моллюсков) со сравнительной справочной коллекцией рыб.

Для настоящего исследования использован результат работ специалистов-морфологов, представленный ими в виде одной таблицы данных формата Excel с 23 колонками и 2363 строками. Каждая строка описывает только один идентифицированный объект питания в анализируемой пробе. Морфологами регистрировались показатели, указанные в таблице ниже (Таблица 6).

Таблица 6 – Структура данных таблицы, используемой для анализа питания сивуча

№	Оригинальное название колонки на английском	Расшифровка	Пример
1	2	3	4
1	SAMPLE	Уникальное имя, номер пробы	RU-001-04
2	YEAR	Год сбора пробы	2004
3	ROOKERY	Место сбора пробы	Onekotan I.
4	ID_DATE	Дата обработки, идентификации пробы	27.11.2005
5	PREY	Количество объектов питания в пробе	2
6	SPECIES_CODE	Уникальный код объекта питания	21740
7	COMMON_NAME	Английское имя идентифицированного объекта питания	POLLOCK
8	SPECIES_NAME	Латинское имя идентифицированного объекта питания	Theragra chalcogramma
9	FAMILY	Семейство идентифицированного объекта питания	Gadidae
10	CONFIDENCE	Точность определения объекта питания	ID 100% certain to species/family
11	PARTCODE	Уникальный код идентифицированной части скелета объекта питания (наиболее хорошо определённый)	404
12	ELEMENT	Латинское имя идентифицированной части скелета объекта питания	Epihyal
13	BODYPART	Раздел скелета, к которому принадлежит идентифицированная часть скелета	Hyoid arch

Продолжение Таблицы 6

1	2	3	4
14	OTHER_1	Дополнительно определённая часть скелета объекта питания (уникальный код)	408
15	OTHER_2	Дополнительно определённая часть скелета объекта питания (уникальный код)	352
16	OTHER_3	Дополнительно определённая часть скелета объекта питания (уникальный код)	402
17	OTHER_4	Дополнительно определённая часть скелета объекта питания (уникальный код)	312
18	OTHER_5	Дополнительно определённая часть скелета объекта питания (уникальный код)	329
19	OTHER_ELEMENTS	Все другие идентифицированные части скелета для этого объекта питания	epiotic
20	BONE_CONDITION	Состояния главной идентифицированной части скелета	Fair/Good/Poor
21	OTO_COND.	Состояние отолитов	Fair/Good/Poor
22	OTO_COUNT	Число отолитов для данного объекта питания	2
23	GENERAL_COMMENTNS	Комментарий	

В ситуации нахождения нескольких объектов питания в одной пробе, строка повторялась для каждого точно идентифицированного кормового объекта.

Специалисты-морфологи определили 2363 объекта питания в 916 пробах экскрементов. Только 2 образца экскрементов оказались пустыми, без каких-либо идентифицируемых остатков пищи, которые нами исключены из дальнейшего анализа.

2.6 Методология исследования данных промышленного рыболовства

В анализе использовались данные обязательных ежедневных судовых суточных донесений (ССД) рыболовных судов в государственную информационную систему рыболовства (Мониторинг рыболовства, 2005) за период с 1 января 2000 года до 1 января 2010 года. Данные были предоставлены Камчатским отделом центра системы мониторинга рыболовства и связи (ФГБУ

ЦСМС) (https://www.cfmc.ru/filialy-i-otdely/kamchatskiy_filial/). Судовое суточное донесение представляет из себя отчёт судна о работе за сутки и включает следующую информацию: дата, регион промысла, виды и объём выловленных гидробионтов, тип орудия лова, продолжительность и количество промысловых операций и координаты нахождения/работы судна и др.

Для настоящего анализа использовались только две основные таблицы ИСР: Catch (Таблица 7) и Pos (Таблица 8). В таблице Catch показаны значения улова по объектам промысла за отчётный день для каждого судна. Таблица Pos содержит координаты судна по треку за отчётные сутки с указанием времени подачи координат.

Таблица 7 – Структура данных таблицы Catch, использованной для анализа информационной системы рыболовства

Наименование поля	Данные
id_ves	Код судна
date	Отчётная дата
id_region	Код региона промысла
id_fish	Код объекта промысла
catch_volume	Вылов за сутки, тонн
catch_volume_total	Накопительный вылов, тонн
id_regime	Код режима промысла
permit	Номер разрешения на промысел
id_own	Код судовладельца (владельца квоты)

Таблица 8 – Структура данных таблицы Pos, использованной для анализа информационной системы рыболовства

Наименование поля	Данные
id_ves	Код судна
datetime	Дата и время
latitude	Широта
longitude	Долгота

Для проверки наличия географических координат в данных о вылове проанализировали таблицу Catch с использованием данных из таблицы Pos. Для

этого использовали языки программирования SQLite (sqlite.org) и R. Для оценки влияния промышленного рыболовства на сивуча рассматривали промысловые операции в 20-мильной зоне вокруг 19 лежбищ Дальнего Востока России (Рисунок 4). В настоящей работе исключили из анализа акваторию у лежбища Арий камень, так как она полностью лежит в охранной зоне Командорского заповедника и промысел там не ведётся. Все другие акватории у лежбищ ($n = 19$) разделили на регионы в соответствии с выделенными регионами при исследованиях питания сивуча у побережья Азии (Waite, Burkanov, 2006; Усатов, Бурканов, 2021).

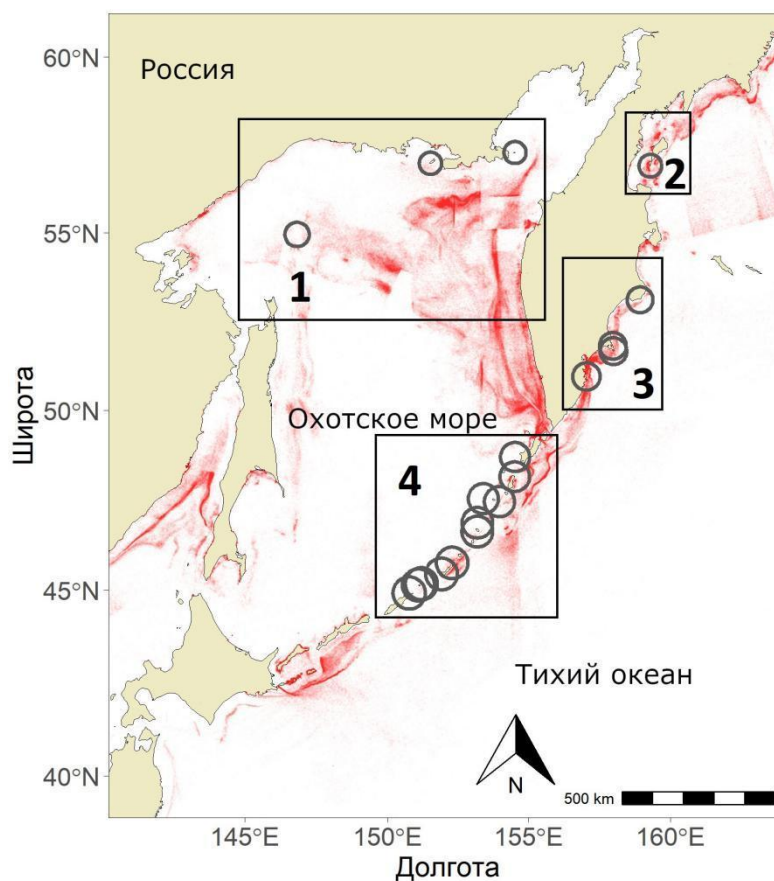


Рисунок 4 - Район исследования промыслового рыболовства. Позиции рыбного промысла показаны красным цветом. Круги охватывают радиус 20 миль вокруг анализируемых лежбищ. Регионы исследования: 1 – северная часть Охотского моря; 2 – о-в Карагинский; 3 – восточное побережье Камчатки; 4 – Курильские о-ва.

Радиус в 20 миль использовался исходя из того, что сивучи кормятся в большинстве случаев на удалении до 20 миль от лежбища (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg, 2005; Briggs et al., 2004). Таким образом, определено ресурсное пространство сивуча – акватории, играющие основную роль в обеспечении особей пищевыми ресурсами в летний период. Именно поэтому такая охранная акватория была введена вокруг лежбищ этого вида у Алеутской гряды и в заливе Аляска (Kruse et al., 2001; NMFS, 2008). Из анализа данных по рыболовству были исключены записи об уловах тех гидробионтов, которые не являются объектами питания сивуча (бентос, морские водоросли и т.п.) (Sinclair, Zeppelin, 2002; Waite, Burkanov, 2006; Sinclair, 2013; Усатов, Бурканов, 2021).

Главным недостатком отчётов ССД было отсутствие точных координат каждой промысловой операции (траления). Использовали все путевые точки судна во время промысла и принимали каждую точку в течение промысловых операций как позицию вылова. Судно могло проводить лишь часть промыслового дня в пределах 20-мильной зоны, и было невозможно разделить объем ежедневного вылова по местам тралений. Поэтому в таких случаях считали весь суточный вылов, как вылов в пределах 20-мильной зоны лежбища.

Ряд исследований указывает на несоответствие между официальными статистическими данными и реальными величинами и составом улова (Терентьев, Винников, 2004b; Терентьев, Василец, 2005; Бадаев, 2020). Одной из главных причин этого несоответствия является использование промыслом только части улова, в то время как прилов выбрасывается (Бадаев, 2020). В целом, объем неучтенного прилова составляет около трети мирового улова, но может сильно различаться в зависимости от региона, промысла и используемых орудий лова и иногда значительно превышать объёмы вылова целевого объекта промысла (Бадаев, 2020). Другой особенностью набора данных ИСР является то, что информация о географическом положении судов в таблице Pos даётся с учётом временной погрешности в два часа в любую сторону по шкале времени (Мониторинг рыболовства..., 2005). Тем не менее полагали, что указанные

особенности данных ИСР являются несистематическими и могут быть нивелированы при использовании многолетних данных, как в настоящем исследовании. Таким образом, рассматривали ИСР как информацию, отражающую реальную работу судов, несмотря на возможные неточности, и не вносили никаких корректив в данные.

В качестве показателей интенсивности промысла у лежбищ использовали судосутки на лову (Василец, Терентьев, 2009), а медианный объем вылова на судосутки и помесячные уловы использовались как показатели успеха промысла. Оценили глубины ведения промысловых операций для донных орудий лова. Рассматривали сезонные вариации интенсивности рыболовства и глубин ведения промысла.

В каждом регионе были определены ключевые виды гидробионтов в рыболовстве, вклад которых в общий улов в 2000–2010 гг. составлял более 5%. Нулевая гипотеза предполагала, что между регионами и сезонами года нет различий в объёмах вылова ключевых объектов промысла и глубинах ведения промысловых операций. Выявленные региональные различия в структуре вылова ключевых объектов промысла сравнили с популяционными трендами и рассматривали как индикатор возможного взаимодействия сивуча и коммерческого рыболовства.

Мы разделили исследованные акватории на 20-мильные квадраты и суммировали уловы всех гидробионтов за период 2000-2010 гг. и, отдельно, уловы кормовых объектов сивуча, пойманных в районах вблизи лежбищ. Кормовые объекты сивуча были определены в соответствии с составом его рациона (Waite, Burkanov, 2006; Усатов, Бурканов, 2021).

Всего за период с 2000 по 2010 годы на 2787 судах было зарегистрировано 1 307 850 судосуток по вылову (таблица Catch). За тот же период времени таблица координат (Pos) содержала 21 237 734 записи. Выбрали записи только о тех судах, которые посещали акватории у лежбищ в течение суток и включали потенциальные пищевые компоненты рациона сивуча в свой суточный улов.

Всего таким фильтром было отобрано 931 судов и 65 100 судосудок, выполнявших промысловые операции в акваториях у лежбищ.

В работе использован визуальный анализ пространственного паттерна размещения точек промысла, величин вылова за 10 лет по квадратам и оценено пространственное распределение интенсивности рыболовства.

Представленные данные позволяют выявить участки и регионы с относительно более или менее высоким давлением промыслового рыболовства на кормовую базу животных, но не дают возможности произвести абсолютные расчёты биомассы, выловленных гидробионтов, а также количественно оценить взаимодействия сивуча и коммерческого рыболовства.

2.7 Статистический анализ

2.7.1 Частота встречаемости кормовых объектов в рационе сивуча

Все применяемые нами методы хорошо описаны и давно применяются для анализа питания морских млекопитающих (Махнырь и др., 1984; Бурканов, 1989; Härkönen, Heide-Jorgensen, 1991; Markussen, Oritsland, 1991; Ryg, Oritsland, 1991; Olesiuk, 1993; Mohn, Bowen, 1996 и др.), а их плюсы и минусы обсуждались в целом ряде работ (Winship, 2000; Winship et al., 2002; Harvey, Antonelis, 1994; Tollit et al., 2003; 2004; 2007; Joy et al., 2006; Ferenbaugh et al., 2009).

Фиксировали только присутствие или отсутствие объекта питания в пробе, размер потребляемых сивучем рыб не учитывали. Каждая кормовая проба рассматривалась как независимая выборка (Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008; Sinclair et al., 2013).

Относительная «важность» объектов питания в рационе была оценена как простая частота встречаемости (FO), рассчитываемая как отношение количества

проб, содержащих рассматриваемый кормовой объект, к общему количеству проб (1):

$$FO_i = \left(\frac{n_i}{n_t} \right) * 100, \quad (1)$$

где FO_i – частота встречаемости объекта питания i ; n_i – количество проб, содержащих объект питания i ; n_t – общее количество образцов, подлежащих исследованию в группе t .

Частота встречаемости позволяет выявить тенденцию изменения состава пищевых объектов в рационе. Этот показатель рассчитывается независимо для каждого компонента питания и поэтому не может напрямую характеризовать объединённый рацион. Поэтому удельный вклад каждого кормового объекта в общий рацион рассчитывался с использованием индекса «модифицированная частота встречаемости объектов питания» (2):

$$MFO_i = \left(\frac{FO_i}{\sum FO} \right) * 100, \quad (2)$$

где MFO_i – модифицированная частота встречаемости объекта питания i ; FO – частота встречаемости объекта питания i ; $\sum FO$ – сумма частот встречаемости всех объектов питания.

Сумма пропорций модифицированной частоты встречаемости равна 100%. Метод модифицированной частоты встречаемости предполагает, что в экскрементах содержатся остатки всей добычи, потреблённой во время предыдущего приёма пищи, и что добыча была потреблена в равных объёмах. Несмотря на недостатки первого и второго индекса, их совместное использование позволяет показать общий вклад рассматриваемой пищи и её встречаемость в рационе сивуча.

2.7.2 Оценки разнообразия рациона питания сивуча

Разнообразие диеты оценивалось для каждой исследованной группы с использованием модифицированного индекса разнообразия Шеннона (Merrick et al., 1997), основанного на модифицированной частоте встречаемости (3):

$$DDI = e^{-\sum_{k=1}^s p_i \ln p_i}, \quad (3)$$

где DDI – модифицированный индекс Шеннона; e – основание натурального логарифма; p – значение объекта питания i в общем объёме потребляемых объектов питания, что также соответствует FOM_i ; s – экспоненциальная величина энтропии Шеннона, принимает значения от 1 до 7.

Так же, как в работе Merrick et al. (1997), модифицированный индекс разнообразия Шеннона рассчитан с использованием частоты встречаемости семи групп:

1. Тресковые (*Gadidae*).
2. Лососи (*Oncorhynchus* spp.).
3. Небольшие стайные рыбы: мойва (*Mallotus villosus*), сельдь (*Clupea pallasii*), тихоокеанская зубастая корюшка (*Osmerus mordax*), песчанка (*Ammodytes hexapterus*).
4. Камбалы (*Pleuronectidae*).
5. Головоногие (*Cephalopoda*).
6. Терпуговые (*Hexagrammidae*).
7. Все другие рыбы.

Экспоненциальная величина энтропии Шеннона, используемая Мериком (Merrick et al., 1997) как индекс разнообразия питания (DDI), варьирует от 1 (1 группа добычи в рационе) до 7 (все 7 групп добычи в рационе). DDI рассчитывался из значений MFO в пробах в пределах исследуемых групп.

Вместе с модифицированным индексом разнообразия Шеннона для оценки диетического разнообразия рациона сивуча использовались следующие параметры:

- медианное количество объектов питания в индивидуальной пробе (МКОП). Вычислялось по количеству объектов питания, приходящихся на 1 пробу;
- рассчитывали долю проб с одним пищевым компонентом и рассматривали их состав.

Индекс Шеннона и его модификации, по мнению ряда ученых, является неоднозначным показателем для оценки благополучия состояния питания сивуча (Waite, Burkanov, 2006). Другие учёные (Pielou, 1975) отмечают, что любое разнообразие нельзя интерпретировать просто как механическую смесь эквивалентных компонентов (т.е. каждый объект питания может иметь разную значимость в диете сивуча). Поэтому провели обзор литературы по экологии выделенных нами ключевых кормовых объектов, которые мы рассматривали как ресурсные наименования. Оценили их значение в рационе сивуча и их роль в формировании трофической экологии вида.

Каждая проба экскремента представляет собой лишь один акт дефекации, который может не полностью отражать структуру рациона кормового похода, так как в течение дня или всего периода пребывания на суше сивуч производит несколько актов дефекации. Количество, масса экскрементов и, следовательно, количество непереваренных пищевых остатков, доступных исследователю, значительно варьируют. Эта вариабельность значительно затрудняет или даже делает полностью невозможным расчёт объёма биомассы корма, съеденного животным за сутки или один кормовой поход. В зависимости от объекта питания, скорость его прохождения через пищеварительный тракт различна (Harvey, Antonelis, 1994; Tollit, 2007). Несмотря на то, что при исследовании рациона питания важность каждого кормового объекта лучше всего представлять объёмными данными (Hyslop, 1980), рассчитать биомассу в нашем исследовании было невозможно из-за субъективности метода классификации размеров и

отсутствия числовых поправочных коэффициентов, специфичных для каждой конкретной добычи.

Исходили из того, что при схожем методе сбора проб, доля псевдореplikаций (Проблемы экологического эксперимента, 2008) была равномерна среди коллекций экскрементов, так как количество дефекаций у разных животных на суше должно быть примерно одинаковым, и поэтому примерно равным должно быть и количество кучек экскрементов от каждого из них при их полном сборе на лежбище.

Предполагали, что число объектов питания в одной пробе экскремента отражает разнообразие корма, потреблённого за один кормовой поход. Несомненно, что содержимое, съеденное в один кормовой поход, может быть представлено несколькими актами дефекации. В таком случае одна проба экскремента может отражать меньшее разнообразие съеденной добычи. Однако при равномерном и полном сборе экскрементов, как в данном исследовании, указанные отклонения будут равномерно распределены между всеми пробами, и, соответственно, наши выводы о разнообразии рациона кормовых походов будут достоверными.

Используемый нами метод исследования питания позволяет лишь установить видовой (качественный) состав диеты и относительное обилие видов в питании сивуча. Этот метод не позволяет оценить количество съеденной пищи животным за один кормовой поход и проводить другие количественные расчёты.

2.7.3 Выделение главных кормовых объектов в рационе сивуча

Для характеристики диеты сивуча нами были выбраны объекты питания, встречающиеся более чем в 5% проб в любом из анализируемых регионов исследования, что позволяет снизить влияние на анализ редкой или попутно потребляемой добычи. Предположили, что пороговое значение в 5% является

достаточным для отнесения того или иного объекта питания к числу главной добычи.

2.7.4 Методы структурирования района исследований по рациону питания сивуча

Использовали кластерный анализ (Suzuki, Shimodaira, 2006) для выделения регионов с отличительной структурой рациона питания сивуча. Качество выделенных кластеров регионов исследования было оценено бутстреп-репликациями, реализованными пакетом R `pvclust` (Suzuki, Shimodaira, 2006). Метод бутстреп-репликации основан на устойчивости кластеров при репликации исходных данных и выражается в значениях BP (Suzuki and Shimodaira, 2006) в диапазоне от 0 до 1, где 1 – полное совпадение реплицированных и реальных данных. Значения устойчивости BP (Suzuki, Shimodaira, 2006), близкие к 1,0, считали надёжными.

Анализ главных компонент (PCA, principal component analysis) был использован для снижения размерности наших данных и статистического анализа системы классификации, полученной в ходе кластеризации. PCA широко используется в различных областях науки (Rao, 1964; Айвазян и др., 1989). Суть метода состоит в том, что исследуемые объекты (*FO* объектов питания) можно представить как точки в *n*-мерном пространстве, где *n* — это число объектов питания. Через полученное облако точек проводится прямая так, чтобы учесть наибольшую долю изменчивости признаков. Так получается первая главная компонента. Затем через это облако проводится вторая, перпендикулярная первой, прямая так, чтобы учесть наибольшую оставшуюся долю изменчивости признаков. Это будет вторая главная компонента. Общее количество компонент будет соответствовать количеству рассматриваемых признаков. Однако наибольшую долю изменчивости описывают первые две компоненты. Эти две компоненты образуют плоскость, на которую и проецируются все точки. В качестве исходных данных для снижения размерности была использована частота встречаемости

главных объектов питания (FO более 5%). Она рассматривалась как переменная в наблюдениях.

Результатом PCA анализа является матрица счетов (scores), содержащая проекции исходных данных в новом пространстве (Шитиков, Мاستицкий, 2017). Каждое новое полученное значение счёта может быть оценено по корреляции с исходными данными (FO объекта питания), для оценки доли участия каждого кормового объекта в формировании главных компонент. В настоящем исследовании термин «главные компоненты» рассмотрен нами как нагрузки т.е. ранжированный набор исходных переменных, связанных с осью компоненты. Нагрузки отражали корреляцию между собственными значениями PCA и частотой встречаемости объектов питания (Шитиков, Мастицкий, 2017). Мы рассмотрели проекцию полученного многомерного профиля питания сивуча на срез первых двух компонент для визуального представления и предметной интерпретации региональной специфики рациона.

2.7.5 Сочетание в рационе главных кормовых объектов

Оценивали вероятность совместной встречи объектов питания в одной пробе экскремента. Последовательно выбирали все пробы, содержащие один из главных кормовых объектов рациона, и рассчитывали относительно числа этих проб частоту встречи в них других объектов питания. Было выдвинуто предположение, что в процессе питания сивучи могут потреблять каждый кормовой объект как совместно, так и по отдельности, что отражается на их встречаемости в одной пробе экскрементов. Рассматривали только главные объекты питания в рационе, встречаемые более чем в 5% проб. Значения встречаемости более 50% (более чем в 50% проб с анализируемым кормовым объектом) считали значимыми и рассматривали более подробно.

2.7.6 Определение репрезентативно достаточного числа проб экскрементов для анализа питания

Ранее Трайтс и Джой (Trites, Joy, 2005) рассчитали, что минимальное эффективное число образцов экскрементов составляет 94 пробы. Однако для каждого набора данных это значение может отличаться, так как питание сивуча по побережью Северной Америки может отличаться от такового в водах Дальнего Востока России. Для целей настоящего диссертационного исследования выполнен специальный расчёт достаточного числа образцов для описания диетического состава.

Репрезентативность размера каждой сравниваемой группы (объединения по регионам исследования, рабочим сезонам или типам лежбищ) определяли с использованием кумулятивного расчёта, отражающего вклад каждой новой пробы в вероятность обнаружить все главные объекты питания в любой случайной выборке.

Использовали процедуру рандомизации с возвратом. Алгоритм случайным образом выбирал группу экскрементов и оценивал присутствие/отсутствие главных кормовых объектов. Процедуру повторяли пять тысяч раз для расчёта разброса данных и интерквартильного размаха. Например, первая итерация выбирала один случайный образец экскремента пять тысяч раз и оценивала присутствие/отсутствие главных кормовых объектов сивуча в одной пробе. Вычислялась медиана количества главных объектов питания сивуча в одной пробе и разброс этой величины. Затем следующая итерация выполняла расчёт тех же статистик для двух образцов и так далее. Строили кумулятивный график числа добычи для оценки приемлемости размеров исследуемых групп в представлении диетического состава. Кумулятивный график выполнен на основе присутствия/отсутствия главных объектов добычи в любой случайной выборке.

Степень достаточности выборки оценивали визуально по стабильности кривой на графике и достижению 100% идентификации всех главных составляющих рациона в анализируемой группе экскрементов.

2.7.7 Сравнение структуры рациона между регионами и типами лежбищ

Для сравнения структуры рациона в разных регионах на разных типах лежбищ, а также для выделения сходных или различных черт в композиции рациона были использованы показатели: МКОП, доля и состав проб с одним пищевым компонентом, индекс Шеннона, а также частота встречаемости в рационе главных объектов добычи сивуча. Для каждого идентифицированного объекта питания в таблице данных присваивали факторы:

1. Тип лежбища: репродуктивное или нерепродуктивное;
2. Кластеры исследования (определённые кластерным анализом и анализом главных компонент), что соответствовало регионам исследования;
3. Географическая широта лежбища сбора экскремента;
4. Категория согласно группам кормовых объектов Шеннона (Merrick et al., 1997);
5. Категория согласно выделению главных объектов добычи в рационе: главный (*FO* более чем 5% в любом регионе) и второстепенный кормовой объект (*FO* менее чем 5%).

В общей таблице данных добавили указанные колонки с данными именами для дальнейшего поиска закономерностей частоты встречаемости пищевых объектов в зависимости от типа лежбища, региона или географической широты, расчёта состава и разнообразия рациона от перечисленных факторов.

2.7.8 Статистический анализ достоверности отличий, сходства структуры рациона

В диссертационной работе использовали непараметрический бутстреп-метод для расчёта статистики разнообразия рациона и частоты встречаемости главных объектов добычи рациона (Шитиков, Розенберг, 2013).

Бутстреп не чувствителен к распределению обрабатываемых данных и не требует равенства дисперсий в группах (Шитиков, Розенберг, 2013). Случайным

образом из сравниваемой группы с возвратом (т.е. допуская попадание одних и тех же элементов в одну выборку) набирали псевдовыборки, объем которых определили на основании анализа кумулятивных графиков. Число репликаций (псевдовыборок) для расчёта статистик составляло $R = 5000$. По совокупности набранных псевдовыборок рассчитывали частоту встречаемости FO, индекс Шеннона DDI, число и состав проб с одним кормовым объектом, среднее число объектов питания на пробу и величины рассеяния этих статистик.

В качестве примера метода перцентильного бутстрэпа рассмотрим оценку частоты встречаемости минтая в питании сивуча Охотского моря. Из объединённой совокупности всех проб, собранных в Охотском море, случайным образом (с возвратом) отобрали 73 пробы. Это число проб было признано достаточно для оценки статистики. После формирования псевдовыборки рассчитали ресемпл-частоту встречаемости минтая FO. Такие псевдовыборки повторили 5000 раз и каждый раз получили новое значение статистики FO*. Затем, используя массив из 5000 ресемпл-оценок статистики FO*, оценили медиану этой статистики, которую приняли за оценку частоты встречаемости минтая в рационе сивуча Охотского моря.

Для всех расчётных и сравниваемых значений методом перцентилей (путём прямого снятия с массива ресемпл-оценок статистики) был оценён интерквартильный размах (IQR). Он был рассчитан как границы для 0,25 и 0,75 квартилей. Интерквартильный размах использовался в качестве показателя разброса данных.

Непараметрический тест Краскела-Уоллиса (Kruskal-Wallis) (Myles, Douglas, 1973) использовали для установления значимой разницы между группами в значениях разнообразия рациона, частот встреч проб с одним объектом питания, медианного числа объектов питания в рационе. Статистика Краскела-Уоллиса определяет различия между более чем двумя выборками. Использовали критерий Уилкоксона (Wilcoxon rank test) для сравнения двух выборок (Мастицкий, Шитиков, 2015).

Оценка вариаций потребления главных объектов добычи рациона между исследованными группами выполнена с использованием обобщённой линейной модели (generalized linear model, GLM, Dobson, 1990) на основе логистической регрессии. Наличие или отсутствие каждого объекта питания моделировалось как бинарная переменная ответа в зависимости от региона и типа лежбища. Каждую пробу рассматривали как независимую выборку в которой рассчитывали вероятность наличия (TRUE) или отсутствия (FALSE) объекта питания в зависимости от региона и типа лежбища сбора экскремента. Дисперсионный анализ (Chambers et al., 1992) использован для сравнения GLM-моделей и определения, есть ли между ними статистически значимые отличия в частоте потребления пищи в зависимости от региона и типа лежбища.

За нулевую гипотезу приняли отсутствие различий по частоте потребления рассматриваемого объекта добычи между выборками. Альтернативная гипотеза состояла в том, что хотя бы одна пара выборок различается между собой по частоте потребления исследуемого объекта питания. Для выявления различий между конкретными группами провели пост-хок-анализ с использованием обобщённого критерия Тьюки (Tukey test), (Miller, 1981), попарно сравнивая каждую исследуемую группу. Применили поправку Бонферрони (Hochberg, 1988) для корректировки множественных сравнений. Значения α критерия Тьюки менее 0,05 использовали как порог статистической значимости.

Определение центральных тенденций данных и их разброс визуализировали с использованием пакета ggplot2, методом построения «ящика с усами» для сравниваемых групп, показывающего медиану, интерквартильный размах и разброс данных в каждой группе.

2.7.9 Вариации частоты потребления главных объектов добычи в зависимости от географической широты лежбища

Рассмотрено варьирование частоты встречаемости кормовых объектов в рационе сивуча на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах в зависимости

от географической широты. Проверена гипотеза о статистической идентичности скорости изменения изучаемого показателя для двух разных типов лежбищ (репродуктивные и нерепродуктивные).

Каждое лежбище было представлено по географической широте его расположения. Южные широты охватывали лежбища Курильской гряды (46–51 градус), средние широты – лежбища южной Камчатки и Командор (53–56 градус). Северные лежбища были представлены северной Камчаткой и Охотским морем (56–60 градус) (Рисунок 5).

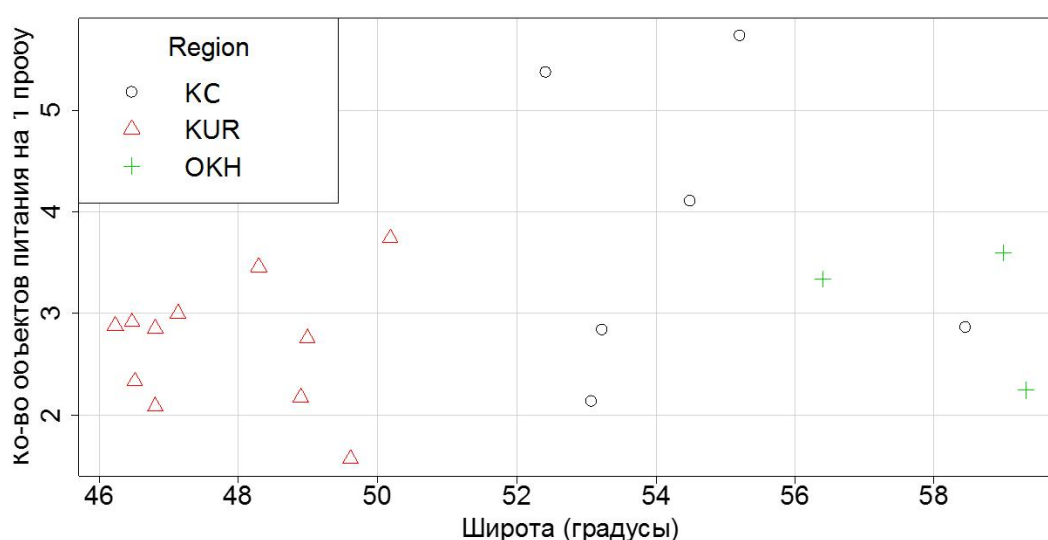


Рисунок 5 – Разделение района исследования по географической широте лежбища и числу объектов питания в пробе (на примере количества объектов питания, идентифицированных в пробах питания сивуча). KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Для каждого из типов лежбища (репродуктивные и нерепродуктивные) строили линии регрессии и выполняли дисперсионный анализ общей линейной модели (AOV), (Мастицкий, Шитиков, 2015). Оценка пространственных вариаций частоты встречаемости пищи в рационе сивуча проводились только для тех кормовых объектов, которые встречались во всех регионах исследования.

Все статистические процедуры были выполнены в среде R (R development core team 2021) с использованием базовых функций и пакетов ggplot2, pvclust.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Общее описание летнего питания сивуча в водах России

Идентификация непереваренных частей пищи в экскрементах

Большинство идентификаций кормовых объектов выполнено по фрагментам нижней части черепной коробки, жаберной дуги, позвонкам (в сумме 66,5% всех главных идентифицированных структур скелета) и только в 2,8% случаях объекты питания определены по их отолитам (Таблица 9).

Таблица 9 – Основные элементы скелета объектов питания сивуча, идентифицированные в экскрементах (2003–2008 гг.)

Элемент скелета	Количество*	%
Отолиты	66	2,8
Верхняя часть черепной коробки (за исключением отолитов)	55	2,3
Нижняя часть черепной коробки и верхняя челюсть (за исключением клюва)	519	22,0
Подъязычная дуга	252	10,7
Жаберная дуга	576	24,4
Плечевой пояс, грудные плавники	56	2,4
Тазовый пояс, брюшные плавники	3	0,1
Чешуя/шпы чешуи	145/76	9,4
Хвостовой плавник	15	0,6
Позвонки	473	20,1
Позвоночный столб (не включая позвонки)	19	0,8
Линзы глаз (кальмара, осьминога)	14	0,6
Клювы (кальмара, осьминога)	60	2,5
Другое	30	1,3
Всего	2359	100,0

Примечание: использован только один, наиболее идентифицируемый элемент скелета для каждого объекта питания.

Общее описание структуры рациона сивуча

В составе экскрементов сивуча обнаружено 65 объектов питания, относящихся к 27 семействам (Таблица 10). Остатки рыб были найдены почти в каждой пробе экскрементов (FO = 99,8%), они оказались наиболее часто потребляемой пищей сивуча. Общий вклад рыб в рацион сивуча составил более 92,0% MFO. Головоногие моллюски играли второстепенную роль в питании (FO = 8,4%; MFO = 3,3%). Иногда в пробах находили многощетинковых червей (FO = 9,7%; MFO = 3,8%). В двух пробах были обнаружены остатки скелета птиц. В медиане в каждой пробе было найдено 2 объекта питания (IQR: 1 – 3).

Таблица 10 - Частота встречаемости (FO, %) объектов питания в рационе сивуча по регионам на лежбищах Дальнего востока России в 2004-2008 гг.

Объект питания/регион	ОКН	KUR	КС	Всего
1	2	3	4	5
<i>Все рыбы (Pisces)</i>				
Pisces (не определенные виды рыб)	8,2	3,4	3,2	4,2
<i>Терпуговые/Аноплотомовые (Hexagrammidae/Anoplopomatidae)</i>				
Не определенные до вида рыбы семейств терпуговые, анаплотомовые Hexagrammid/Аноплотомы	0,6			0,1
<i>Терпуговые (Hexagrammidae)</i>				
Не определенные до вида терпуговые <i>Hexagrammos</i> sp.			1,4	0,5
Зайцеголовый терпуг <i>Hexagrammos lagocephalus</i>		3,2	4,3	3,1
Северный одноперый терпуг <i>Pleurogrammus monopterygius</i>	1,3	86,3	68,8	64,8
<i>Тресковые (Gadidae)</i>				
Тихоокеанская навага <i>Eleginus gracilis</i>			0,6	0,2
Не определенные до вида рыбы семейства тресковые Gadidae	3,7	1,4	4,6	3,1
Треска <i>Gadus macrocephalus</i>	7,5	1,7	1,1	5,9
Минтай <i>Gadus chalcogrammus</i>	62,3	29,3	54,0	44,3
<i>Розатковые (Cottidae)</i>				
Не определенные до вида рыбы семейства Cottidae	1,9	0,9	0,6	0,9
Двурогий бычок <i>Enophrys diceraus</i>	0,6	0,4	0,3	0,4
Широколобый шлемоносец <i>Gymnocanthus detrisus</i>		0,2		0,1
Узколобый шлемоносец <i>Gymnocanthus galeatus</i>			0,6	0,2
Не определенный вид шлемоносца <i>Gymnocanthus</i> sp.		0,5	4,6	2,0
Пятнистый получешуйник <i>Hemilepidotus hemilepidotus</i>			0,3	0,1
Бычок вида <i>Hemilepidotus papilio</i>	1,9			0,3
Не определенные виды получешуйника <i>Hemilepidotus</i> sp.	9,4	7,6	40,8	20,4
Не определенные виды керчаковых <i>Myoxocephalus</i> sp.	1,9	0,2	0,3	0,5
Пятнистый малый бычок <i>Oligocottus maculosus</i>			0,3	0,1

Продолжение Таблицы 10

1	3	4	5	6
Вильчатохвостый тригlops <i>Triglops forficatus</i>		1,2		0,5
Не определенный вид триглосса <i>Triglops</i> sp.		0,5		0,2
<i>Лососевые (Salmonidae)</i>				
Лососи <i>Oncorhynchus</i> sp.	27,0	25,6	11,6	20,5
<i>Камбаловые (Pleuronectidae)</i>				
Северная палтусовидная камбала <i>Hippoglossoides robustus</i>	3,1			0,5
Тихоокеанский белокорый палтус <i>Hippoglossus stenolepis</i>			0,9	0,3
Не определенные виды двухлинейных камбал <i>Lepidopsetta</i> sp.	1,3		5,5	2,3
Сахалинская камбала <i>Limanda sakhalinensis</i>	1,9			0,3
Тихоокеанский малорот <i>Microstomus pacificus</i>			0,3	0,1
Звездчатая камбала <i>Platichthys stellatus</i>	0,6		2,6	1,1
Желтобрюхая камбала <i>Pleuronectes quadritubercul</i>			0,3	0,1
<i>Pleuronectiformes</i> (не определенные до вида камбалы)	1,3		2,0	1
<i>Анопломомовые (Anoplopomatidae)</i>				
Угольная рыба <i>Anoplopoma fimbria</i>	0,6		0,3	0,2
<i>Анчоусовые (Engraulidae)</i>				
Японский анчоус <i>Engraulis japonicus</i>	0,6			0,1
<i>Батимастеровые (Bathymasteridae)</i>				
Не определенные до вида рыбы рода <i>Bathymaster</i>			0,3	0,1
Пятнистый батимастер <i>Bathymaster derjugini</i>		0,2		0,1
<i>Волосатковые (Hemitripterae)</i>				
Тихоокеанская волосатка <i>Hemitripterus villosus</i>			4,3	1,6
<i>Волосозубовые (Trichodontidae)</i>				
Северный волосозуб, трихдон <i>Trichodon trichodon</i>		2,4	12,7	5,9
<i>Длиннорылые колюшки (Aulorhynchidae)</i>				
Колюшка желтая длиннорылая <i>Aulorhynchus flavidus</i>			0,3	0,1
<i>Зубатковые (Anarhichadidae)</i>				
Угревидная зубатка <i>Anarrichthys ocellatus</i>	0,6			0,1
<i>Песчанковые (Ammodytidae)</i>				
Тихоокеанская песчанка <i>Ammodytes hexapterus</i>	3,1	0,7	39,6	15,8
<i>Колюшковые (Gasterosteidae)</i>				
Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculaeatus</i>	3,1		11,6	4,9
<i>Корюшковые (Osmeridae)</i>				
Мойва <i>Mallotus villosus</i>	1,9		7,5	3,2
Тихоокеанская зубастая корюшка <i>Osmerus mordax</i>			8,1	3,1
<i>Круглоперовые (Cyclopteridae)</i>				
Рыба-лягушка <i>Aptocycclus ventricosus</i>		3,9	2,0	2,5
Не определенные рыбы рода клуглоперы колючие <i>Eumicrotremus</i> sp.		0,2	0,6	0,3
<i>Липаровые (Liparididae)</i>				
Не определенные рыбы рода <i>Crystallichthys</i>			0,3	0,1
Не определенные до вида липаровые <i>Liparidae</i>	1,9	5,1	2,6	3,6
<i>Лисичковые (Agonidae)</i>				
Не определенные до вида лисичковые <i>Agonidae</i>			0,3	0,1
<i>Малоротковые (Microstomatidae)</i>				

Продолжение Таблицы 10

1	2	3	4	5
Дальневосточная серебрянка <i>Leuroglossus schmidti</i>	0,6	2,4		1,2
<i>Маслюки (Pholidae)</i>				
Не определенные до вида маслюки Pholidae	1,3	0,5	1,2	0,9
Полосатый маслюк <i>Pholis fasciata</i>		0,5	0,6	0,4
<i>Морские окуни (Sebastidae)</i>				
Не определенные до вида морские окуни <i>Sebastes</i> sp.	1,3	0,2	3,5	1,6
<i>Светящиеся анчоусы (Mystophidae)</i>				
Не определенные до вида светящиеся анчоусы <i>Stenobranchius</i> sp.	0,6	0,2		0,2
Светлоперый стенобрах <i>Stenobranchius leucopsarus</i>		0,5		0,2
<i>Сельдевые (Clupeidae)</i>				
Сельдь <i>Clupea pallasii</i>	54,7			9,5
<i>Скаты (Rajidae)</i>				
Неопределенные до вида скаты <i>Raja</i> sp.	3,1	2,0	2,6	2,4
<i>Стихеевые (Stichaeidae)</i>				
Не определенные до вида рыбы рода Anoplarchus	0,6			0,1
Не определенные до вида стихеевые Stichaeidae		0,2		0,1
Не определенные до вида рыбы рода Xiphister			0,3	0,1
Бурый морской петушок <i>Alectrias alectrolophus</i>		0,5		0,2
Стреловидный люмпен <i>Lumpenus sagitta</i>		0,2		0,1
<i>Головоногие моллюски (Cephalopoda)</i>				
Осьминоги рода Octopus	1,3	0,5	1,2	0,9
Кальмары <i>Squid</i> sp.	4,4	6,3	1,4	4,2
Кальмары/осьминоги <i>Squid/Octopus</i>		2,0	3,2	2,1
Осьминоги Octopoda sp.	1,3	2,2	0,3	1,3
<i>Многощетинковые черви (Polychaeta)</i>				
Многощетинковые черви <i>Polychaete worm</i>	9,4	7,8	12,1	9,7
<i>Птицы (Aves)</i>				
Неизвестные виды птиц <i>Aves</i> sp.	0,6			0,1
Алеутский пыжик <i>Ptychoramphus aleuticus</i>		0,2		0,1
Пробы с неидентифицируемыми остатками	1,3			0,2

Примечание: КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Наиболее часто встречались пробы только с одним объектом питания (34,0%), чуть меньше была вероятность встречи пробы с 2 объектами питания (25,8%). С усложнением рациона, т.е. увеличением количества объектов питания в пробе, частота встречаемости таких проб снижалась. Плотность вероятности приближалась к нулевым значения при 10-12 объектах питания на одну пробу (Рисунок 6).

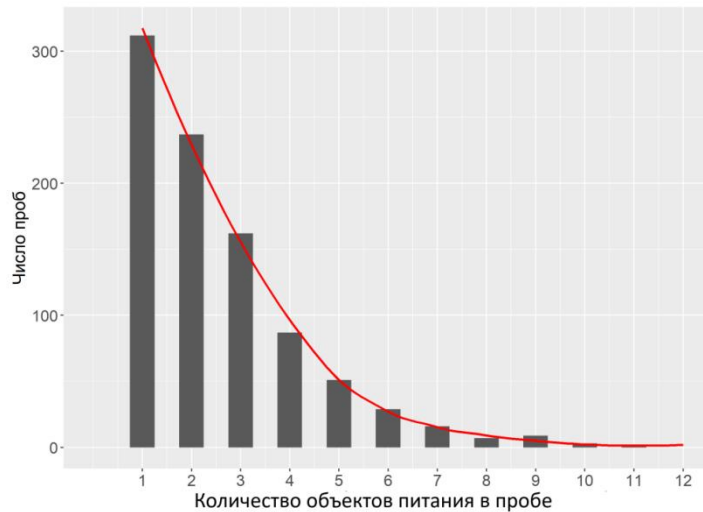


Рисунок 6 – Распределение проб экскрементов по количеству объектов питания в пробе экскремента на лежбищах сивуча в водах Дальнего Востока России (2003–2008 гг.). Красной линией показана плотность вероятности (kernel density).

В составе однокомпонентных проб встречался главным образом северный однопёрый терпуг (62,8% от всех проб с одним объектом питания) и существенно реже минтай (16,7%). В таких образцах также отмечали тихоокеанскую сельдь (4,8%), тихоокеанских лососей (2,6%), рогатковых (1,3%), тихоокеанскую песчанку (0,3%), трёхиглую колюшку (0,3%). Другие кормовые объекты редко встречались в «однокомпонентных» пробах, составляя в сумме 11,2% (Рисунок 7).

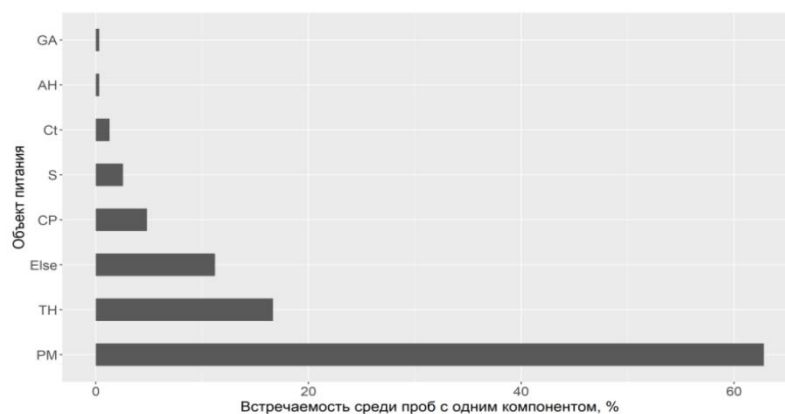


Рисунок 7 – Соотношение и состав проб с содержанием одного объекта питания в рационе сивуча (2003–2008 гг.). AH - песчанка, CP -сельдь, Ct - бычки, GA - трехиглая колюшка, PM - терпуг, S -лососи, TH - минтай, Else - другие.

В питании сивуча по снижению частоты встречаемости в рационе (FO), наиболее важными объектами добычи были северный однопёрый терпуг (65,0%), минтай (44,4%), рогатковые (26,0%), тихоокеанские лососи (20,6%), песчанка (15,9%), тихоокеанская сельдь (9,5%), головоногие моллюски (8,4%), тихоокеанская треска (5,9%), северный волосозуб (5,9%), камбалы (5,8%), трехиглая колюшка (4,9%), липаровые (3,7%), тихоокеанская мойва (3,2%), тихоокеанская зубастая корюшка (3,0%) (Рисунок 8).

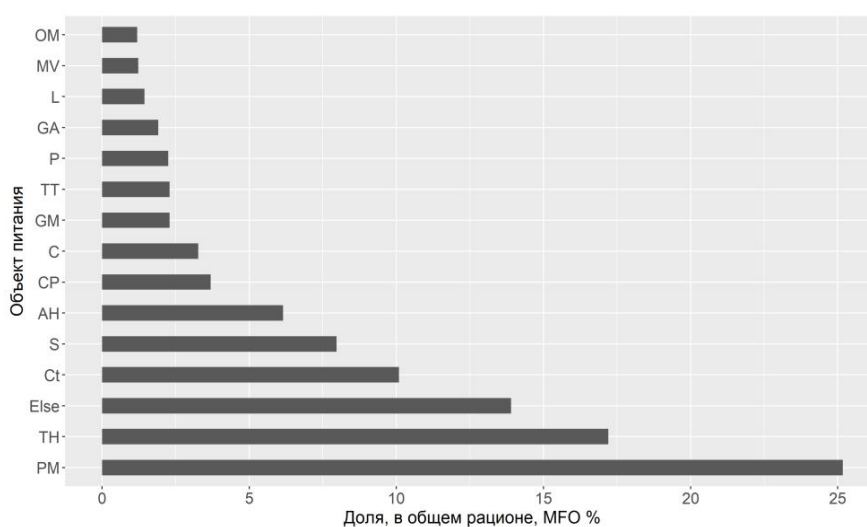


Рисунок 8 – Доля главных объектов добычи (MFO) в рационе питания сивуча (2003–2008 гг.). AH - песчанка, C - головоногие моллюски, CP - сельдь, Ct - бычки, GM - треска, GA - трехиглая колюшка, PM - терпуг, P - камбалы, S - лососи, TH - минтай, TT - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка, Else - другие.

В группу главных объектов добычи сивуча района исследования вошло 14 объектов питания, которые вносили в сумме основной вклад в его рацион, составляя 86,0% MFO (Рисунок 9). Такие кормовые организмы, как камбалы, головоногие моллюски, рогатковые, лососи, липаровые были представлены комплексом близкородственных видов. Другими главными объектами добычи являлись: северный однопёрый терпуг, минтай, тихоокеанская песчанка, тихоокеанская сельдь, треска, северный волосозуб, мойва, трехиглая колюшка,

тихоокеанская зубастая корюшка. Оставшиеся, незначимые кормовые организмы (FO менее 5% в любом регионе), обнаруженные в пробах, в сумме составили 14,0% MFO, а вклад их по отдельности варьировал от 0,04% до 3,77% MFO. При дальнейшем анализе трофической экологии сивуча в рамках данной работы будут рассматриваться только выявленные главные объекты добычи.

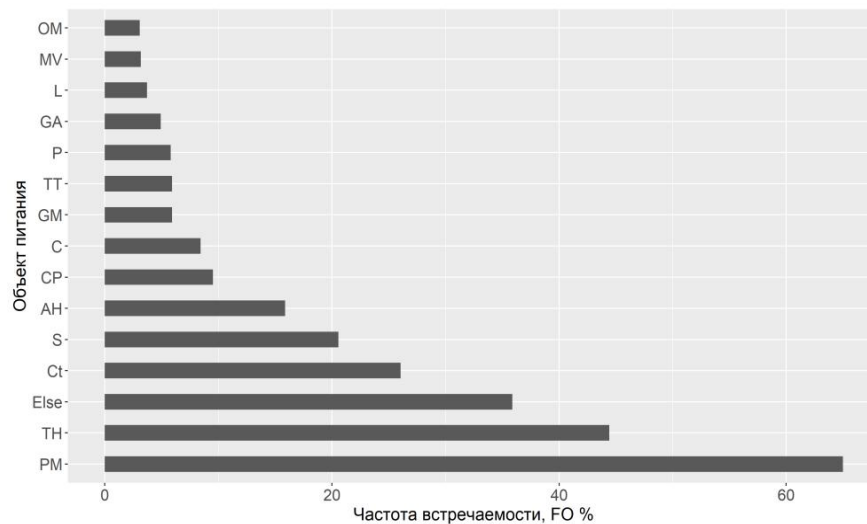


Рисунок 9 – Частота встречаемости главных объектов (более 5% FO) питания сивуча (2003–2008 гг.). AH - песчанка, C - головоногие моллюски, CP - сельдь, Ct - бычки, GM - треска, GA - трехиглая коллюшка, PM - терпуг, P - камбалы, S - лососи, TH - минтай, TT - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка, Else - другие.

Северный одноперый терпуг и минтай составляли основу питания сивуча в акваториях района исследования в летнее время, их общий вклад в рацион составлял 42,3% MFO. Мойва, тихоокеанская зубастая корюшка, липаровые были наименее часто потребляемой пищей из основных объектов питания и встречались менее чем в 5% по всем пробам ($n = 914$). Однако первые два из указанной добычи являлись важной частью рациона сивуча на лежбищах Камчатско-Командорского региона (FO = 7,5% и FO = 8,1% соответственно), но играли малую роль в составе питания на Курильских о-вах и Охотского моря.

Липаровые встречались в 3,7% проб в целом по району исследования, но превысили 5,1% порог в пробах с Курильских о-вов (Таблица 10).

Из анализа основных кормовых объектов исключили многощетинковых червей (FO = 9,7%) и «неопределённые виды рыб» (FO = 4,2%). Многощетинковые черви являются кормом многих рыб (Золотов, Токранов, 1991; Токранов, Винников 1991; Токранов, Заварина, 1992), поэтому потреблялись сивучем вместе с их добычей и были вторично переварены. К категории «неопределённые виды рыбы» относились костные структуры, которые не могли быть точно идентифицированы из-за их эрозии в желудочно-кишечном тракте сивуча. Поэтому в эту категорию можно отнести всех рыб, являющихся объектами питания сивуча.

Каждый пищевой объект достигал наибольшей частоты встречаемости в различных сборах экскрементов. В некоторых коллекциях отмечалось превышение порогового значения 5% для кормовых объектов, которые не включены в группу главной добычи. Аналогично, важные объекты питания в пределах всего исследовательского района иногда могли быть менее значимыми в рационе питания или вообще не встречаться в составе пищи в определённый период времени или в конкретном регионе (Таблица 10). Для примера, триходон (северный волосозуб) входил в группу главных объектов добычи сивуча района исследования (FO = 5,9%), занимая высокое значение в питании сивуча только на лежбищах Камчатско-Командорского региона (FO = 12,7%), главным образом только за счёт высокой доли в рационе на лежбищах м. Козлова (FO = 14,6%) и м. Кекурный (FO = 16,8%).

При анализе рациона на уровне лежбищ, даже в рамках одного района, особенности питания проявляются ярче. Однако, при рассмотрении всего района в целом, многие нюансы рациона становятся менее заметными. Принятый нами 5% FO может служить ключевым индикатором важности определённых объектов питания в рационе сивуча, несмотря на значительные различия в их доле в вкладе в разных регионах.

3.2 Сочетание главных кормовых объектов в рационе

Кормовые объекты, лидирующие по частоте потребления (терпуг, минтай, сельдь), как правило, потреблялись вместе с другой добычей в незначительной пропорции (менее 50%-го принятого нами порогового значения).

С другой стороны, северный однопёрый терпуг, который являлся наиболее распространённой добычей сивуча, часто встречался в образцах с менее значительными источниками пищи. Например, в 60,0% проб, содержащих песчанку, был обнаружен северный терпуг. Аналогично, он встречался в пробах с головоногими моллюсками (64,9%), рогатками (55,9%), треской (66,7%), липарами (70,6%), мойвой (62,1%), тихоокеанской зубастой корюшкой (53,6%), и северным волосозубом (53,7%). Таким образом, восемь из 14 главных объектов добычи сивуча часто потреблялись вместе с северным однопёрым терпугом. (Таблица 11).

Ряд элементов рациона не регистрировали совместно в одной пробе экскремента. Тихоокеанская сельдь не встречалась вместе с липаровыми, тихоокеанской зубастой корюшкой, северным волосозубом, северным однопёрый терпугом. Это отмечалось главным образом в рационе сивуча Охотского моря, где сельдь имела очень высокую значимость ($FO = 54,7\%$), а другие кормовые объекты имели низкое значение или не потреблялись совсем.

Таблица 11 – Сочетание главных кормовых объектов в рационе сивуча (2003–2008 гг.). Указаны проценты от количества проб с исследуемым источником пищи

Объект добычи	Объекты питания, встречаемые вместе с анализируемым объектом добычи (% проб)													
	АН	С	СР	Сt	GA	GM	L	MV	OM	P	PM	S	TH	TT
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	13	15
АН		5,5	2,1	62,8	22,1	9,7	4,1	13,1	13,1	22,1	60,0	19,3	73,1	23,4
С	10,4		7,8	29,9	6,5	14,3	7,8	1,3	1,3	9,1	64,9	35,1	46,8	6,5
СР	3,4	6,9		13,8	4,6	8,0	0,0	2,3	0,0	9,2	0,0	37,9	58,6	0,0
Сt	33,2	8,8	4,6		7,1	8,8	6,3	7,1	1,7	13,0	55,9	14,7	52,5	11,8
GA	71,1	11,1	8,9	40,0		4,4	0,0	13,3	22,2	33,3	44,4	13,3	66,7	28,9

Продолжение Таблицы 11

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
GM	25,9	22,2	13,0	48,1	3,7		5,6	5,6	3,7	16,7	66,7	22,2	64,8	7,4
L	17,6	17,6	0,0	55,9	0,0	11,8		0,0	2,9	17,6	70,6	23,5	32,4	8,8
MV	62,1	3,4	6,9	55,2	17,2	10,3	0,0		0,0	17,2	62,1	10,3	82,8	34,5
OM	67,9	3,6	0,0	14,3	35,7	7,1	3,6	0,0		7,1	53,6	21,4	78,6	25,0
P	52,8	13,2	15,1	52,8	24,5	17,0	9,4	11,3	1,9		37,7	18,9	69,8	24,5
PM	14,6	8,9	0,0	25,4	3,4	6,2	4,0	3,2	2,5	3,4		19,4	34,7	4,9
S	14,9	15,4	17,6	21,8	3,2	6,9	4,3	1,6	3,2	5,3	61,2		53,2	8,5
TH	25,6	9,1	12,3	34,7	7,1	8,1	2,7	6,2	5,4	9,4	49,8	23,6		11,3
TT	63,0	9,3	0,0	55,6	24,1	7,4	5,6	20,4	13,0	29,6	53,7	27,8	85,2	

Примечание: АН - песчанка, С - головоногие моллюски, СР -сельдь, Ст - бычки, GM - треска, GA - трехиглая колюшка, PM - терпуг, P - камбалы, S -лососи, TH - минтай, TT - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка.

Сравнительно более редкие кормовые объекты – песчанка, мойва, северный волосозуб – часто встречались совместно в одной пробе друг с другом, а также вместе с однопёрым терпугом. Высокая встречаемость достигалась главным образом за счёт проб с лежбищ Камчатки и Командорских о-вов. На лежбищах Курильских о-вов и Охотского моря песчанка, мойва, северный волосозуб играли малую роль в рационе или отсутствовали в составе пищи совсем.

3.3 Структурирование района исследования по рациону питания сивуча

Согласно кластерному анализу коллекций экскрементов было выявлено 3 блока данных (региона с разным рационом питания сивуча) – Курильские о-ва (11 лежбищ, 14 коллекций), п-ов Камчатка с Командорскими о-вами (6 лежбищ, 11 коллекций) и северная часть Охотского моря (3 лежбища, 4 коллекции) (Рисунок 10, Рисунок 11). Некоторые коллекции проб экскрементов, собранные на лежбищах Камчатки, вошли в регион Курильских о-вов (бухта Железная, 2004 г; камень Шипунский, 2004 г; камень Козлова, 2004 г.). В работе не анализировались межгодовые колебания в рационе питания, но выявленные особенности рациона сивуча региона КС были вызваны схожей частотой встречаемости терпуга в рационе сивуча на Курильских о-вах и у южной части п-

ва Камчатка в 2004 году ($FO > 85\%$) и минтая ($FO < 25\%$). Остальные коллекции экскрементов п-ва Камчатка представляли отдельный кластер со структурой рациона, отличной от регионов Курильских о-вов и Охотского моря.

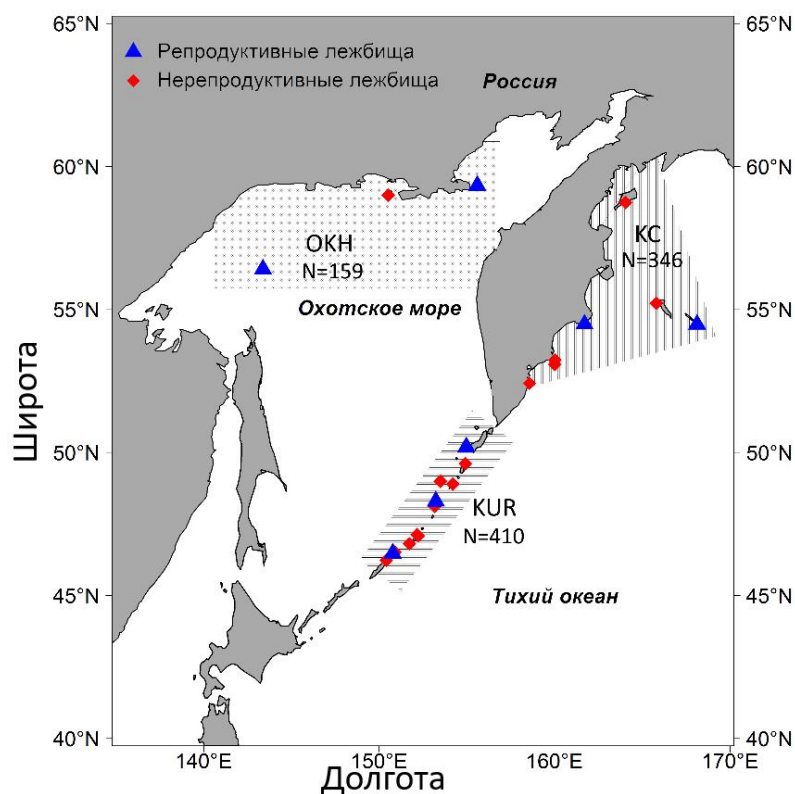


Рисунок 10 – Регионы исследования питания сивуча в водах Дальнего Востока России в 2004–2008 гг., выделенные кластерным анализом. Ниже обозначения региона представлено количество проб питания (N). KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Три региона исследования, идентифицированные кластерным анализом (Рисунок 11), в целом совпадали с выделенными в более ранних исследованиях (Waite, Burkanov, 2006). Однако из-за меньшего объёма выборки (916 образцов, 2004–2008 гг. в настоящем исследовании по сравнению с 1724 образцами 2000–2003 гг. в более ранней работе) ряд регионов прежнего исследования (Waite, Burkanov, 2006) в рамках настоящей работы с помощью кластерного анализа объединены в более крупные регионы. Северная Камчатка, Командоры, Южная Камчатка объединены в один общий регион – Камчатско-Командорский, а

Курильские о-ва (Южные и Северные) – в один общий регион Курильские о-ва.
Регион Охотское море остался без изменений.

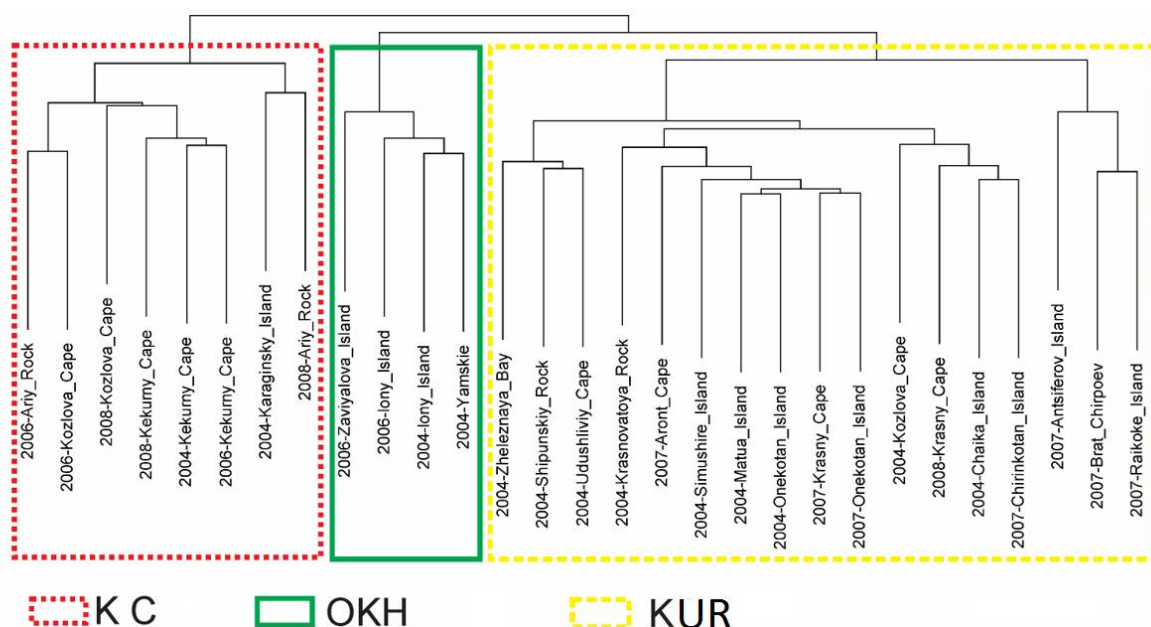


Рисунок 11 – Выявление регионов с помощью кластерного анализа сборов экскрементов сивуча в районе исследования (2004–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Качество выделенных кластеров исследуемых регионов оценивалось с помощью бутстреп-репликаций, выполненных с использованием пакета R *pvclust* (Suzuki and Shimodaira, 2006). Метод бутстреп-репликации основан на стабильности кластеров при повторном воспроизведении исходных данных и выражается в виде значений BP (от 0 до 1), где 1 означает полное совпадение между воспроизведенными и реальными данными (Suzuki and Shimodaira, 2006). При 1000 реплицированиях выделенные кластеры показали хорошую стабильность значений BP, превышающих 0,8 (Suzuki and Shimodaira, 2006). Это свидетельствует о приемлемой кластеризации исходных данных.

Для того чтобы понять, как именно и какими именно факторами формируются специфика рациона питания сивуча в определённых регионах, которые были выявлены в ходе кластерного анализа, мы провели анализ главных

компонент. В качестве переменных РСА выступала частота встречаемости главных объектов питания в коллекциях экскрементов, представленная в виде матрицы (Таблица 12).

Таблица 12 – Частота встречаемости (ФО, %) главных объектов питания в коллекциях экскрементов сивуча (данные для анализа главных компонент), (2003–2008 гг.)

Год*	S*	Объект питания													
		АН*	С	СР	Ст	GA	GM	L	MV	OM	P	PM	S	TH	TT
1	2														
7	10	2,9	11,4	0,0	17,1	0,0	11,4	2,9	0,0	0,0	0,0	25,7	68,6	85,7	14,3
6	5	38,5	0,0	0,0	15,4	15,4	30,8	7,7	0,0	0,0	15,4	76,9	0,0	23,1	7,7
8	5	50,0	33,3	0,0	100,0	0,0	50,0	33,3	16,7	0,0	33,3	0,0	50,0	50,0	0,0
7	19	0,0	23,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	94,1	82,4	20,6	0,0
4	20	0,0	8,1	0,0	18,9	0,0	0,0	5,4	0,0	0,0	0,0	70,3	5,4	24,3	2,7
7	13	0,0	10,0	0,0	10,0	0,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0	55,0	0,0	40,0	0,0
4	1	3,6	18,2	63,6	21,8	9,1	9,1	0,0	1,8	0,0	18,2	1,8	25,5	63,6	0,0
6	1	4,0	0,0	80,0	2,0	0,0	4,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	42,0	46,0	0,0
4	4	38,5	0,0	0,0	46,2	7,7	0,0	0,0	0,0	0,0	15,4	0,0	0,0	0,0	0,0
4	9	68,7	1,5	0,0	64,2	10,4	7,5	0,0	37,3	0,0	13,4	76,1	10,4	89,6	29,9
6	9	50,0	5,9	0,0	100,0	5,9	17,6	0,0	0,0	0,0	5,9	76,5	20,6	67,6	0,0
8	9	33,3	12,5	0,0	87,5	0,0	4,2	0,0	0,0	0,0	4,2	37,5	16,7	91,7	4,2
4	6	6,5	4,3	0,0	15,2	0,0	17,4	4,3	0,0	8,7	10,9	97,8	10,9	52,2	13,0
6	6	42,9	13,0	0,0	15,6	26,0	2,6	2,6	0,0	20,8	10,4	64,9	9,1	40,3	9,1
8	6	53,6	3,6	0,0	17,9	28,6	3,6	10,7	0,0	28,6	28,6	39,3	21,4	67,9	32,1
4	16	0,0	31,6	0,0	26,3	0,0	0,0	15,8	0,0	0,0	0,0	84,2	5,3	0,0	0,0
7	12	0,0	3,2	0,0	3,2	0,0	0,0	3,2	0,0	0,0	0,0	96,8	12,9	6,5	0,0
8	12	0,0	4,5	0,0	6,8	0,0	2,3	2,3	0,0	0,0	0,0	86,4	11,4	72,7	0,0
4	15	0,0	4,5	0,0	36,4	0,0	0,0	13,6	0,0	0,0	0,0	100,0	4,5	9,1	0,0
4	1	2,0	4,1	0,0	6,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	8,2	0,0
7	1	4,2	4,2	0,0	4,2	0,0	4,2	0,0	0,0	0,0	0,0	95,8	8,3	8,3	0,0
7	14	0,0	28,0	0,0	4,0	0,0	4,0	8,0	0,0	0,0	0,0	92,0	72,0	68,0	0,0
4	8	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	25,0	0,0	0,0	0,0	6,3	100,0	6,3	0,0	0,0
4	17	0,0	19,2	0,0	7,7	0,0	0,0	3,8	0,0	0,0	0,0	100,0	15,4	0,0	0,0
7	17	0,0	9,7	0,0	6,5	0,0	0,0	12,9	0,0	0,0	0,0	100,0	51,6	6,5	12,9
4	18	0,0	0,0	0,0	38,9	0,0	0,0	5,6	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	27,8	0,0
4	3	0,0	2,6	23,1	20,5	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	5,1	2,6	20,5	84,6	0,0
6	2	11,1	0,0	33,3	44,4	0,0	55,6	22,2	11,1	0,0	11,1	0,0	0,0	88,9	0,0
4	7	9,1	0,0	0,0	81,8	0,0	4,5	0,0	0,0	0,0	0,0	90,9	0,0	9,1	0,0

Примечание: Год* - пропущено значение 2000-е гг.

S*: 1 - о. Ионы, 2 - о. Завьялова, 3 - о-ва Ямские, 4 - о. Карагинский, 5 - о. Арий камень, 6 - Камень Козлова, 7 - б. Железная, 8 - м. Шипунский, 9 - м. Кекурный, 10 - о. Анциферова, 11 - о.

Онекотан, 12 - о. Шиашкотан, м. Красный, 13 - о. Чиринкотан, 14 - о. Райкоке, 15 - о. Матуа, 16 - о. Симушир, м. Ск. Красноватая, 17 - о. Симушир, м. Аронт, 18 - о. Чирпой, м. Удушливый, 19 - о. Брат-Чирпоев, 20 - о. Уруп, ск. Чайка.

АН - песчанка, С - головоногие моллюски, СР - сельдь, Ст - бычки, GM - треска, GA - трехиглая колюшка, PM - терпуг, P - камбалы, S - лососи, TH - минтай, TT - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка.

Результат PCA был представлен в виде таблицы нагрузок коэффициентов (Таблица 13), показывающих долю участия переменных в формировании главных компонент (Шитиков, Мастицкий, 2017).

Таблица 13 – Значения нагрузок (на основе корреляции) различных объектов питания сивуча с 14 главными компонентами PCA анализа (2003–2008 гг.). Жирным шрифтом выделены наибольшие (по абсолютной величине более 0,4), формирующие максимальный вклад в компоненты

Объект питания	Номер главной компоненты													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
АН	0,2	0,4	-0,1	0,1	-0,6	0,2	-0,2	0,0	-0,2	0,4	-0,3	0,0	0,2	-0,2
С	0,0	0,0	-0,1	-0,3	-0,1	-0,1	0,1	0,8	0,0	0,2	0,2	-0,3	0,2	-0,1
СР	0,2	-0,3	0,2	0,0	0,2	0,2	-0,8	0,2	0,1	-0,1	-0,1	0,0	0,1	0,0
Ст	0,3	0,7	0,1	-0,4	0,3	0,2	0,0	0,0	0,1	-0,2	0,0	0,0	0,0	0,1
GA	0,0	0,0	0,0	0,1	-0,3	0,1	-0,1	0,1	0,4	0,0	0,0	-0,2	-0,3	0,8
GM	0,1	0,1	0,0	-0,1	0,0	-0,8	-0,3	-0,3	0,1	0,2	0,1	-0,3	0,0	0,0
L	0,0	0,0	0,0	-0,1	-0,1	-0,4	0,1	0,3	-0,1	-0,4	-0,7	0,3	0,1	0,1
MV	0,1	0,1	-0,1	0,0	0,0	-0,1	-0,2	0,1	-0,7	-0,2	0,2	0,0	-0,6	0,1
OM	0,0	0,0	0,0	0,1	-0,2	0,0	0,0	0,1	0,5	-0,3	-0,1	-0,2	-0,5	-0,5
P	0,1	0,1	0,0	0,0	-0,3	-0,2	-0,1	0,1	0,2	-0,2	0,6	0,7	0,1	0,0
PM	-0,7	0,3	-0,5	0,1	0,2	0,0	-0,4	0,1	0,1	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
S	0,1	-0,3	-0,5	-0,7	-0,2	0,1	-0,1	-0,2	0,1	0,0	0,0	0,1	-0,1	0,0
TH	0,5	-0,1	-0,6	0,4	0,3	-0,1	0,1	0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0
TT	0,0	0,0	-0,1	0,2	-0,2	0,0	-0,1	-0,1	-0,1	-0,7	0,2	-0,4	0,5	0,0

Примечание: АН - песчанка, С - головоногие моллюски, СР - сельдь, Ст - бычки, GM - треска, GA - трехиглая колюшка, PM - терпуг, P - камбалы, S - лососи, TH - минтай, TT - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка.

Таблица нагрузок (Таблица 14), позволяет понять, какая экологическая реальность скрыта в найденных главных компонентах. Факторная нагрузка

элемента тем больше (по абсолютной величине), чем больше статистическая связь исходных переменных с каждой из новых осей ординации. Так первая компонента включала вариабельность встречаемости в рационе северного однопёрого терпуга и минтая (наиболее часто встречаемая пища сивуча). Вторая компонента отражала вариабельность встречаемости в рационе тихоокеанской песчанки и бычков.

Данные Таблица 15 показывает величину пропорционального вклад главных компонент в общую дисперсию данных. Доля объяснённой дисперсии первой компоненты составляла 42%, второй 21%, остальные компоненты вносили существенно меньший вклад объяснённой дисперсии (sum=38%, n= 12). Прирост объяснённой дисперсии с каждой дополнительной компонентой уменьшался и начиная с 8 компоненты составлял 1 или менее процент (Таблица 14).

Таблица 14 - Показатели объясняемой дисперсии анализа главных компонент рациона сивуча (2003–2008 гг.)

Компонента	SD*	Доля объясняемой дисперсии (%)	Кумулятивная дисперсия (%)
1	2	3	4
PC1	48,61	42	42
PC2	34,07	21	63
PC3	26,51	13	76
PC4	21,60	8	84
PC5	18,92	6	90
PC6	13,46	3	94
PC7	12,65	3	97
PC8	8,08	1	98
PC9	7,28	1	99
PC10	6,00	1	99
PC11	3,99	<1	100
PC12	3,12	<1	100
PC13	2,53	<1	100
PC14	2,06	<1	100

Примечание: SD*-стандартное отклонение

Мы снизили размерность 14-мерного профиля диеты сивуча до двух, которые объясняет 63% общей вариабельности в наборе данных (Таблица 15).

тихоокеанские лосососи (Рисунок 12). Сравнительно более короткие стрелки на графике были характерны для пищевых объектов: головоногие моллюски, треска, трехиглая колюшка, камбалы, северный волосозуб, мойва, липаровые, тихоокеанская зубастая корюшка. Это свидетельствует о том, что первые два компонента анализа несли меньше информации об этих кормовых объектах.

Взаимное расположение векторов PCA

Угол между двумя любыми стрелками на графике Рисунок 12 отражает корреляцию между этими переменными. Если угол между двумя факторными векторами близок к нулю, это говорит о том, что обе переменные близки к коллинеарности. Это может свидетельствовать о взаимосвязи встречаемости в рационе указанных объектов питания. К таким объектам питания относились: трехиглая колюшка, камбалы, северный волосозуб, мойва, липаровые, тихоокеанская зубастая корюшка. Корреляционная матрица (Таблица 15) подтверждает выявленные закономерности в потреблении кормовых объектов. Более подробно взаимосвязи в потреблении кормовых объектов рассмотрены в соответствующем разделе выше.

Таблица 15 Корреляционная матрица частоты встречаемости главных кормовых объектов в рационе сивуча (2003-2008 гг.)

	АН	С	СР	Ct	GA	GM	L	MV	OM	P	PM	S	TH	TT
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
АН	1,0	-0,1	-0,2	0,6	0,7	0,3	0,1	0,6	0,4	0,7	-0,3	-0,1	0,4	0,6
С	-0,1	1,0	-0,1	0,0	-0,1	0,0	0,4	0,0	-0,1	0,1	0,0	0,6	0,0	-
СР	-0,2	-0,1	1,0	-0,2	0,0	0,1	-0,1	0,0	-0,1	0,1	-0,6	0,1	0,3	-
Ct	0,6	0,0	-0,2	1,0	0,0	0,4	0,2	0,4	-0,1	0,4	-0,2	-0,2	0,2	0,0
GA	0,7	-0,1	0,0	0,0	1,0	0,0	-0,1	0,1	0,8	0,6	-0,2	-0,1	0,2	0,6
GM	0,3	0,0	0,1	0,4	0,0	1,0	0,6	0,4	-0,1	0,6	-0,4	0,0	0,3	0,0
L	0,1	0,4	-0,1	0,2	-0,1	0,6	1,0	0,2	0,0	0,4	-0,2	0,1	0,0	0,0
MV	0,6	0,0	0,0	0,4	0,1	0,4	0,2	1,0	-0,1	0,4	-0,2	0,0	0,4	0,4
OM	0,4	-0,1	-0,1	-0,1	0,8	-0,1	0,0	-0,1	1,0	0,5	-0,1	-0,1	0,2	0,6
P	0,7	0,1	0,1	0,4	0,6	0,6	0,4	0,4	0,5	1,0	-0,5	0,0	0,3	0,4
PM	-0,3	0,0	-0,6	-0,2	-0,2	-0,4	-0,2	-0,2	-0,1	-0,5	1,0	-0,1	-0,5	0,0

Продолжение Таблицы 15

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
S	-0,1	0,6	0,1	-0,2	-0,1	0,0	0,1	0,0	-0,1	0,0	-0,1	1,0	0,2	0,1
ТН	0,4	0,0	0,3	0,2	0,2	0,3	0,0	0,4	0,2	0,3	-0,5	0,2	1,0	0,4
ТТ	0,6	-0,2	-0,2	0,0	0,6	0,0	0,0	0,4	0,6	0,4	0,0	0,1	0,4	1,0

Примечание: АН* - песчанка, С - головоногие моллюски, СР -сельдь, Ст - бычки, GM - треска, GA - трехиглая колюшка, PM - терпуг, P - камбалы, S -лососи, ТН - минтай, ТТ - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка

Ординация данных PCA

Ординация данных PCA показала, что облака точек коллекций экскрементов являются хорошо разделяемыми (Рисунок 12). В данном случае хорошо видно, что все коллекции Курильских о-вов на графике главных компонент располагались плотной группой с малым разбросом, что свидетельствует об очень схожем составе рациона между коллекциями. При этом северный одноперый терпуг формировал региональную специфичность этого региона.

Региональная специфика структуры рациона сивуча Камчатки и Командорских о-вов объяснялось широким набором кормовых объектов, которые играли малую роль в рационе сивуча в других регионах. По структуре рациона регион КС примыкал к региону KUR, что объяснялось высокой долей в рационе северного одноперого терпуга. Регионально специфичным кормовым объектом этого региона были бычки. Большинство коллекций, собранных на восточном побережье Камчатки и Командорских о-вах, сильно отличалось по структуре рациона как между собой, так и от других регионов, поэтому располагались широким облаком значений на графике главных компонент (Рисунок 12). Это может свидетельствовать о непостоянстве рациона сивуча на восточном побережье Камчатки и Командорских о-вах.

Коллекции экскрементов, собранные в Охотском море располагались на графике Рисунок 12 отдельной группой. Особенность рациона сивуча Охотского

моря была связана со встречаемостью в рационе сельди, менее минтая и тихоокеанских лососей.

3.4 Расчёт эффективного минимального количества образцов проб, необходимых для анализа

График кривой кумулятивной добычи (Рисунок 13) показал, что прирост количества новых объектов питания, идентифицированных в каждой дополнительной пробе, было небольшим после достижения 45–50 образцов экскрементов. Когда была достигнута случайная выборка из 73 образцов, в ней со 100% вероятностью присутствовали все основные объекты питания сивуча. Таким образом, любые случайно выбранные 73 образца экскремента из 914 (без учёта двух пустых проб) должны содержать остатки 14 главных объектов питания сивуча настоящего исследования. Это число меньше методически рекомендованного объёма выборки в 94 пробы (Trites, Joy, 2005), однако представляется достаточным для наших целей.

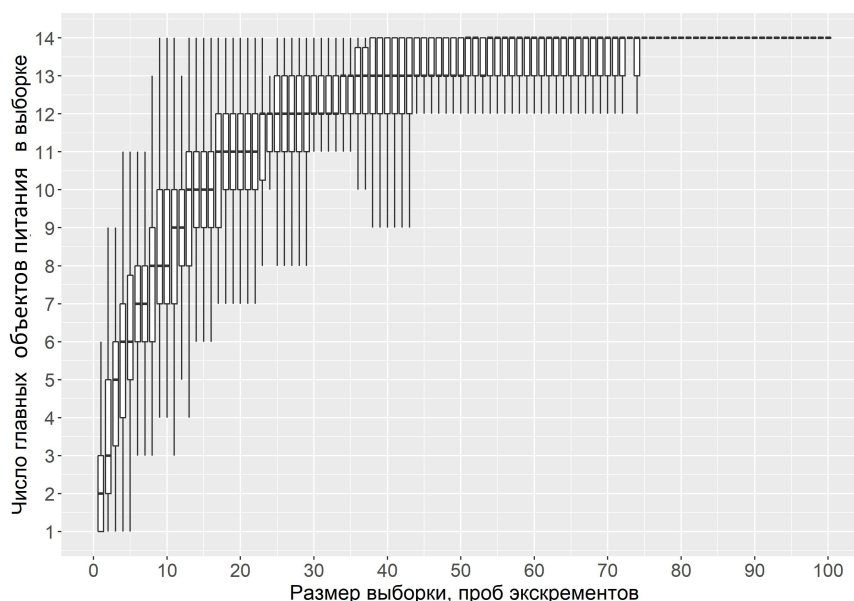


Рисунок 13 – Кумулятивное число главных объектов добычи в зависимости от числа выборки проб экскрементов.

Для устранения необъективности описания структуры рациона питания сивуча использованы только выборки экскрементов с числом более 73 пробы. Этот размер выборки (73 пробы) был признан достаточным для описания относительного вклада главных объектов питания в рацион сивуча (Таблица 16).

Таблица 16 – Количество проб экскрементов, собранных на лежбищах Дальнего Востока России в летний период 2004–2008 гг. Представлено разделение на категории, выделенные предварительным анализом.

Год/место	Камчатка и Командоры		Курильские о-ва		Охотское море		Всего	
	Н*	Р**	Н	Р	Н	Р	Н	Р
2004	118	46	171	0	0	94	289	140
2006	47	77	0	0	9	50	56	127
2007	0	0	106	94	0	0	106	94
2008	30	28	44	0	0	0	74	28
Всего	195	151	321	94	9	146	525	391

Примечание: Н* – нерепродуктивные лежбища Р** – репродуктивные лежбища.

На основании графика аккумуляции числа добычи наши объединённые коллекции экскрементов были признаны соответствующими размером для описания общего состава рациона питания сивуча, а также оценки региональных вариаций структуры рациона.

Сборы экскрементов не равномерно охватывали все годы и регионы. Поэтому оценка межгодовых изменений структуры рациона может отражать особенности питания сивуча на лежбищах, или в регионах исследования, а не межгодовые изменения рациона вида. Поэтому нами не выполнялась межгодовая оценка вариации рациона сивуча, но в отдельных случаях показаны межгодовые изменения в потреблении объектов питания.

Анализ различий рациона между репродуктивными и нерепродуктивными лежбищами был возможен для всех регионов исследования, за исключением Охотского моря, где на нерепродуктивных лежбищах было собрано только 9 проб.

3.5 Региональные особенности рациона питания сивуча на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах

3.5.1 Количество объектов питания в одной пробе в зависимости от региона и типа лежбища

На репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах медианные значения частотного распределения количества объектов питания в одной пробе были одинаковы и равны двум. Однако интерквартильный размах был больше в пробах нерепродуктивных лежбищ, чем репродуктивных (IQR: 1 – 3 и IQR: 1 – 4) (Рисунок 14).

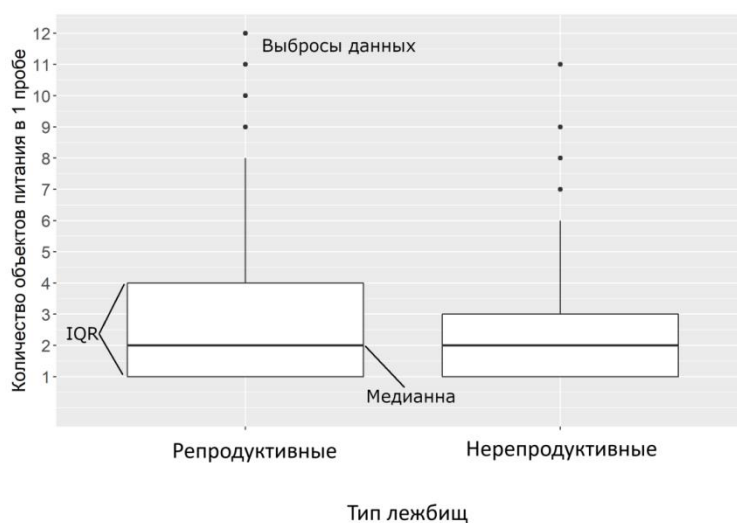


Рисунок 14 – Количество объектов питания в одной пробе в зависимости от типа лежбища. Показаны обозначения данных графика «Ящик с усами».

Обнаружены существенные различия между типами лежбищ в частотных распределениях количества пищевых объектов в индивидуальной пробе экскрементов (Wilcoxon rank sum test: $p < 0,05$), несмотря на схожие значения медиан. Наблюдаемые различия между репродуктивными и нерепродуктивными лежбищами обусловлены выборками проб с числом МКОП 1, 2 и 3 (Рисунок 15).

Число образцов экскрементов с содержанием единственного объекта добычи было выше на 7,1% в пробах с нерепродуктивных лежбищ, но число проб с содержанием двух и трёх объектов питания чаще (на 6,3% и 6% соответственно) встречалось в кормовых пробах с репродуктивных лежбищ. Категории других проб имели меньшие различия, от 1,7% до 0,1%.

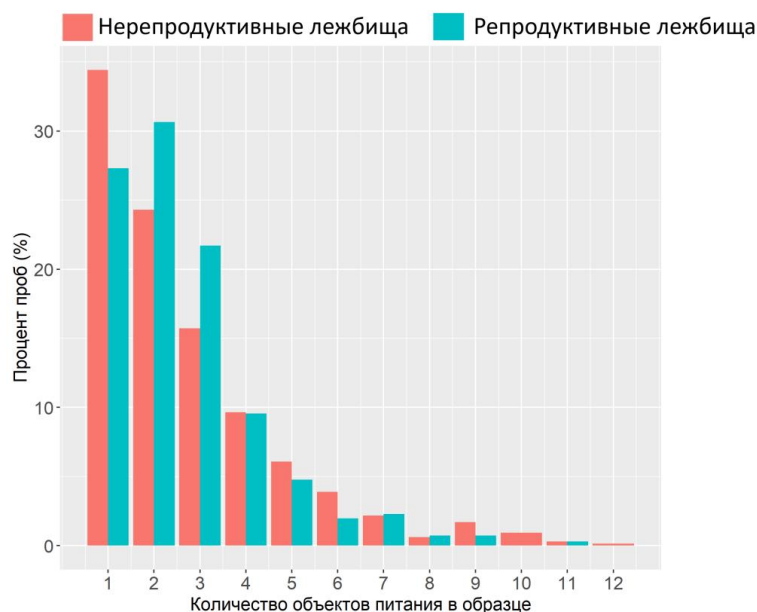


Рисунок 15 – Количество объектов питания в образце экскремента в зависимости от типа лежбища (2003–2008 гг.). Показан процент встречаемости.

Регион сбора проб влиял на вероятность МКОП (Kruskal-Wallis: $p < 0,05$). Медианное значение числа объектов питания в индивидуальных пробах было схоже между регионами Курильских о-вов и Охотского моря ($Me = 2$, IQR: 1 – 3), но отличалось (Wilcoxon rank sum test: $p < 0,05$) от кормовых проб с лежбищ Камчатки и Командорских о-вов ($Me = 3$, IQR: 2 – 4).

Анализ с учётом обоих факторов – региона и типа лежбища сбора экскрементов – показал статистически значимые различия между исследованными группами (Kruskal-Wallis: $p < 0,05$) в величине МКОП. В группе репродуктивных лежбищ МКОП было схоже между всеми регионами, составляя два объекта питания по медиане на индивидуальную пробу, но интерквартильные размахи различались между регионами (IQR: 2 – 3; IQR: 1 – 3; IQR: 1 – 4 для

регионов KUR, ОКН, КС соответственно) (Рисунок 16). На нерепродуктивных лежбищах Курильских о-вов МКОП было самым низким среди всех анализируемых групп ($Me = 1$, IQR: 1 – 2) и сильно отличалось от МКОП нерепродуктивных лежбищ региона Камчатка и Командорские о-вов ($Me = 3$, IQR: 2 – 5).

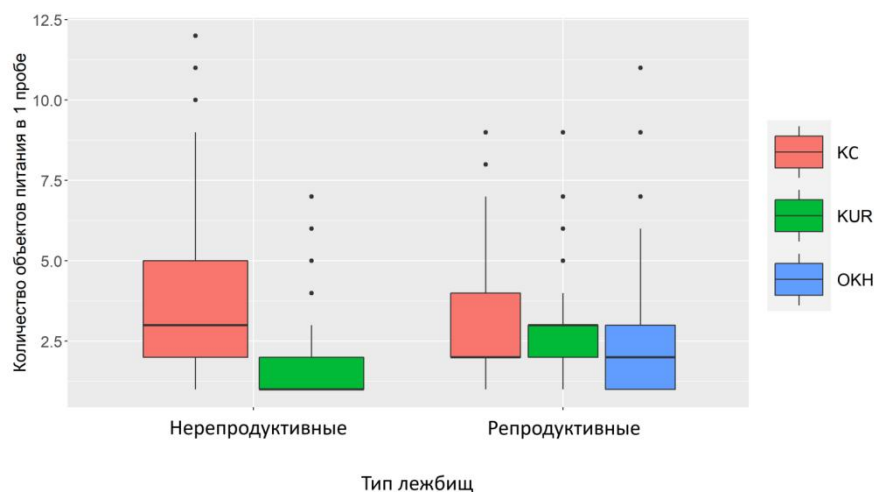


Рисунок 16 – Количество объектов питания на 1 пробу в зависимости от региона и типа лежбища (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Таким образом, разнообразие рациона по МКОП было сравнительно постоянно на репродуктивных лежбищах и варьировала на нерепродуктивных лежбищах между регионами KUR и КС, соответственно.

Высокое разнообразие потребляемой пищи в индивидуальных кормовых пробах на нерепродуктивных лежбищах п-ва Камчатка и Командорских о-вов объяснялось, главным образом, особенностью рациона сивуча на двух лежбищах м. Кекурный (п-ов Камчатка) и Арий камень (Командорские о-ва), где в образцах встречалось до 12 кормовых объектов. Узкие трофические спектры были характерны для нерепродуктивных лежбищ средних Курильских о-вов, где северный одноперый терпуг составлял основу рациона зверей. Сивучи акцентировано потребляли этот кормовой объект и незначительно дополняли рацион другой добычей. Так, некоторые коллекции экскрементов с о-ва Онекотан

и о-ва Уруп, камень Чайка содержали в каждой пробе экскремента остатки северного одноперого терпуга и сравнительно редко другие кормовые объекты.

3.5.2 Разнообразие рациона сивучей на основе встречаемости и состава однокомпонентных образцов в различных регионах и типах лежбищ

Более часто пробы с содержанием единственного кормового вида встречались на нерепродуктивных лежбищах (Wilcoxon rank sum test: $p < 0,05$), составляя более трети проб (Me = 36,3%; IQR: 36,3% – 60,3%). Существенно реже экскременты с единственным кормовым объектом попадались в коллекциях с репродуктивных лежбищ сивуча (Me = 27,4%; IQR: 20,5% – 37,0%). Фактор «регион сбора проб» играл статистически значимую роль в доле образцов с единственным объектом питания (Wilcoxon rank sum test: $p < 0,05$). Наиболее сильно выделялся регион КС (Me = 23,3%; IQR: 19,2% – 27,4%). В этом регионе пробы с единственным объектом питания встречались реже, чем в регионах KUR (Me=37,0%; IQR: 17,8% – 60,3%) и ОКН (Me=39,7%; IQR: 35,6% – 42,5%).

Детальный статистический анализ показал (Рисунок 17), что наиболее часто однокомпонентные кормовые пробы встречались на нерепродуктивных лежбищах Курильских о-вов (Me = 60,3%, IQR: 56,2% – 63,0%). Главный вклад в указанную специфику рациона вносили два лежбища, расположенные на о. Онекотан (камень Ясной Погоды) (75,8% проб содержат только 1 компонент), о. Уруп (ск. Чайка) (62,1% проб содержат только 1 компонент). Наименьшие частоты встреч проб с одним объектом добычи были характерны для репродуктивных лежбищ Курильских о-вов (Me = 17,8; IQR: 16,4 – 20,5).

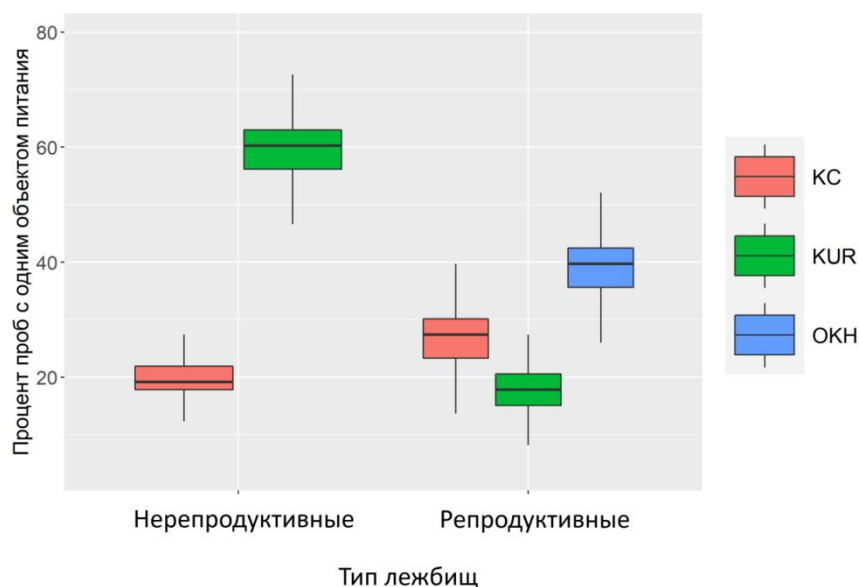


Рисунок 17 – Процент проб с содержанием одного объекта питания в рационе сивуча в зависимости от типа лежбища и региона района исследования (2003–2008 гг.). KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

В пределах каждого региона, лежбища и коллекции экскрементов нами отмечались вариации частот встреч проб с одним объектом добычи, а также состав данных образцов. На большинстве лежбищ (13 из 20 исследованных) преобладал северный однопёрый терпуг, составляя 82,9% от всех проб с одним объектом. Реже доминировал минтай, преобладая на трёх лежбищах (о. Анциферова, о-ва Ямские, о-в Завьялова) и составляя меньшую долю проб с одним объектом добычи на этих местах (69,8%). Тихоокеанская сельдь преобладала в пробах с одним объектом питания только на одном лежбище — это о. Ионы, составляя 42,5% от всех образцов с одним объектом добычи с указанного лежбища. На других лежбищах не было выявлено доминирования индивидуальных объектов питания в однокомпонентных пробах.

3.5.3 Разнообразие рациона сивуча по модифицированному индексу Шеннона в разных регионах и на разных типах лежбищ

Ранговый тест индекса Шеннона (DDI) показал, что на разных типах лежбищ разнообразие рациона различалось ($p < 0,05$) между исследованными регионами (Kruskal-Wallis: $p < 0,05$). В каждом регионе значения DDI были выше на репродуктивных лежбищах по сравнению с нерепродуктивными лежбищами (Рисунок 18).

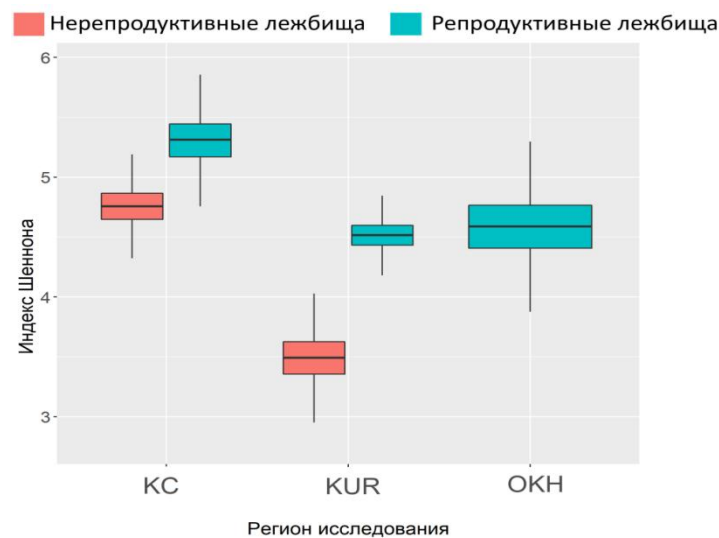


Рисунок 18 – Разнообразие рациона сивуча по индексу Шеннона на лежбищах района исследования (2003–2008 гг.) в зависимости от региона и типа лежбища. КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; КУР – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Наибольшее разнообразие рациона среди лежбищ Дальнего Востока России было характерно для репродуктивного лежбища КС региона – м. Козлова. Объединённый состав добычи в пробах с м. Козлова включал более 5 категорий пищи (DDI = 5,3), вместе с тем объединённый состав добычи в экскрементах с пяти нерепродуктивных лежбищ этого же региона показал статистически значимо (Wilcoxon rank sum test: $p < 0,05$) меньшее значение (DDI = 4,6).

Самое низкое значение индекса Шеннона отмечено на нерепродуктивных лежбищах Курильских о-вов ($DDI = 3,5$), значительно отличаюсь от всех других групп исследования (Wilcoxon rank sum test: $p < 0,05$). На ряде нерепродуктивных лежбищ Курильских о-вов разнообразие рациона было минимальным в сравнении со всеми другими лежбищами района исследования: о. Онекотан ($DDI = 2,4$); о. Шиашкотан, м. Красный ($DDI = 3,3$); о. Уруп, ск. Чайка ($DDI = 3,5$); о. Симушир, м. Аронт ($DDI = 3,5$). Указанные особенности в регионе Курильских о-вов объяснялись высокой специализацией питания сивуча на потреблении северного одноперого терпуга (Таблица 10).

В ходе исследования были обнаружены значительные различия в индексе DDI , которые зависели от региона исследования. Эти различия были более выражены для нерепродуктивных лежбищ, чем для репродуктивных (Рисунок 18). Такая динамика может свидетельствовать о региональной специфике структуры рациона сивучей на нерепродуктивных лежбищах. Интересно отметить, что для репродуктивных лежбищ такая специфика была менее характерна, что может свидетельствовать о различиях в пищевых предпочтениях сивучей с разных типов лежбищ.

3.6 Распределение главных объектов питания в рационе сивуча в зависимости от региона и типа лежбищ

Анализ частоты встречаемости главных объектов добычи показал широкую вариабельность величин потребления каждого объекта питания между регионами и типами лежбищ (Рисунок 19). В большинстве случаев в каждом регионе состав основных объектов добычи различался между репродуктивными и нерепродуктивными лежбищами.

Рацион сивуча Охотского моря состоял главным образом из минтая ($FO = 62,3\%$) и сельди ($FO = 54,7\%$). Терпуг полностью отсутствовал в рационе.

Другими главными объектами питания ($FO > 5\%$) сивучу Охотского моря служили тихоокеанские лососи, бычки, треска.

Основу рациона сивуча ($FO > 5\%$) центральных и северных Курильских о-вов составляют: северный однопёрый терпуг, минтай, тихоокеанские лососи, рогатковые, головоногие моллюски. Липаровые не были включены в состав главных объектов питания рациона района исследования, но превысили 5% порог частоты встречаемости в питании сивуча Курильских о-вов. Важной особенностью региона Курильских о-вов было отсутствие в составе пищи камбал, колюшки, песчанки, сельди, также малая роль тихоокеанской трески, северного волосозуба ($FO < 5\%$).

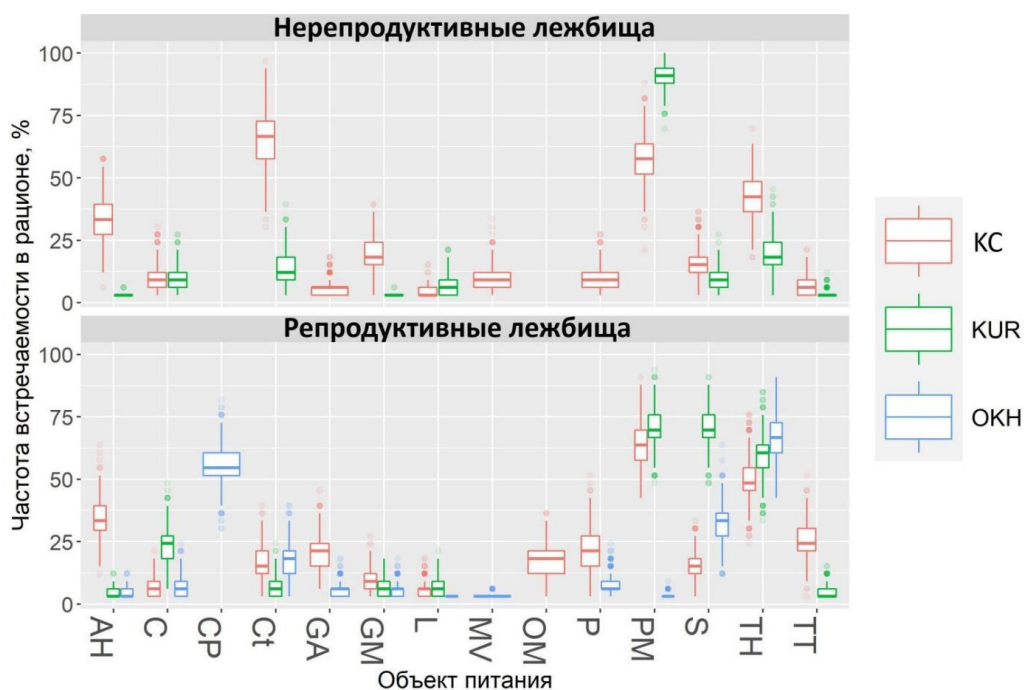


Рисунок 19 – Медиана и разброс значений («ящик с усами») частоты встречаемости главных объектов питания в рационе сивуча района исследования (2003–2008 гг.) в регионах на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах. AN - песчанка, С - головоногие моллюски, CP -сельдь, Ct - бычки, GM - треска, GA - трехиглая колюшка, PM - терпуг, P - камбалы, S - лососи, TH - минтай, TT - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка. KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Перечень главных объектов питания в рационе сивуча Камчатки и Командорских о-вов был более обширным по сравнению с другими регионами. В него дополнительно входили 3 кормовых объекта, сравнительно редко потребляемые в других регионах: мойва, тихоокеанская зубастая корюшка, трехиглая колюшка. Таким образом, для каждого из главных объектов добычи свойственна вариабельность его встречаемости в рационе сивуча от лежбища к лежбищу.

3.6.1 Тихоокеанская сельдь

Сельдь встречалась только в питании сивуча Охотского моря (о. Ионы FO = 70,0%, о. Завьялова FO = 33,3%, о-ва Ямские FO = 21,0%). Её значение уменьшалось с юга (о. Ионы) на север (Ямские о-ва).

3.6.2 Тихоокеанские лососи

Лососи сравнительно чаще потреблялись на репродуктивных лежбищах (FO, Me = 27,4%; IQR: 11,8% – 79,4%), чем на нерепродуктивных (FO, Me = 11,0%; IQR: 8,8% – 14,7%). Различие в потреблении лососей было статистически значимым (Tukey test: $p < 0,05$). Чаще тихоокеанские лососи встречались в рационе сивуча Курильских о-вов (FO, Me = 69,9%; IQR: 11,8% – 85,3%), меньше в Охотском море (FO, Me = 27,4%; IQR: 23,5% – 32,4%) и существенно менее в рационе сивуча региона Камчатско-Командорского региона (FO, Me = 11,0%; IQR: 5,9% – 14,7%). Все три региона исследования (Курильские о-ва, Охотское море, Камчатско-Командорский) статистически значимо различались между собой по частоте встречаемости в пробах остатков тихоокеанских лососей (Tukey test: $p < 0,05$).

На всех анализируемых репродуктивных лежбищах Курильских о-вов лососи были важной частью рациона, достигая FO = 82,4% на о. Брат-Чирпоев,

менее на о. Райкоке (FO = 72%) и о. Анциферова (FO = 68,6%). В пределах КС региона встречаемость данного кормового объекта в экскрементах статистически значимо не зависела от типа лежбища (Tukey test: $p = 0,99$) в отличие от региона Курильские о-ва (Tukey test: $p < 0,05$).

В направлении с юга на север значение тихоокеанских лососей в питании на репродуктивных лежбищах снижалось. Эти вариации были статистически значимыми (AOV: $p < 0,05$). Следует отметить выброс в общем тренде снижения лососей в зависимости от географической широты – лежбище у м. Козлова, где значения этого кормового объекта было самым малым среди всех репродуктивных лежбищ (FO = 11,9%). Далее к северу на репродуктивных лежбищах Охотского моря частота встречаемости тихоокеанских лососей была больше, составляя FO = 32% на о. Ионы и FO = 18% на Ямских о-вах (Рисунок 20).

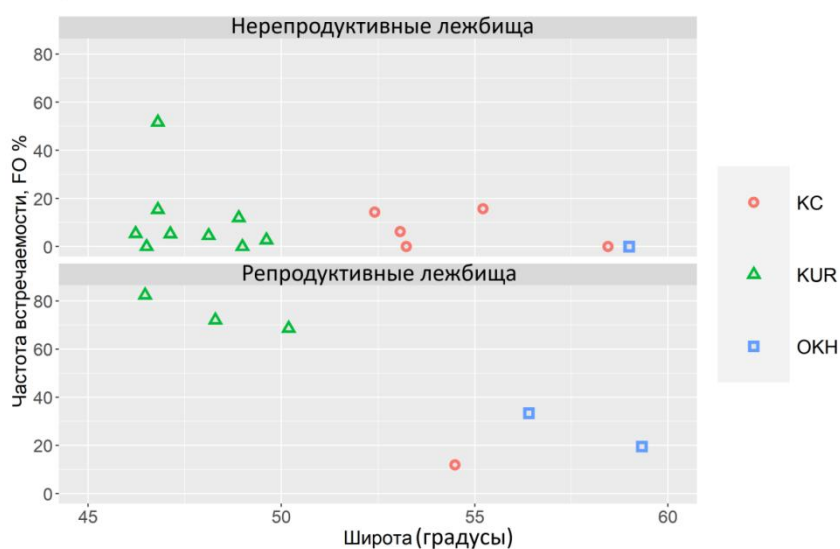


Рисунок 20 – Изменения частоты встречаемости тихоокеанских лососей в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; КUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Значение лососей в рационе сивуча на нерепродуктивных лежбищах было достаточно устойчивым на всем протяжении района исследования (AOV: $p > 0,05$)

со слабым трендом к снижению в северном направлении. На ряде лежбищ во всех регионах тихоокеанские лососи не встречались в экскрементах (Курильские о-ва: о. Чиринкотан, к. Удушливый; п-ов Камчатка: о. Карагинский, б. Железная, Охотское море: о. Завьялова).

3.6.3 Тихоокеанская мойва

Частота встречаемости мойвы в экскрементах сивуча различалась между регионами. Этот кормовой объект не встречался в составе пищи на всех лежбищах Курильских о-вов и играл малую роль в рационе сивуча Охотского моря, присутствуя в пробах с о. Завьялова (FO = 11,1%) и о. Ионы (FO = 1,9%). Высокая значимость мойвы отмечена в составе рациона сивуча региона КС (FO, Me = 11,0%; IQR: 8,8% – 14,7%), встречаясь в составе пищи только на нерепродуктивных лежбищах м. Кекурный (FO = 20%) и Арий камень (FO = 5,3%) (Рисунок 21).

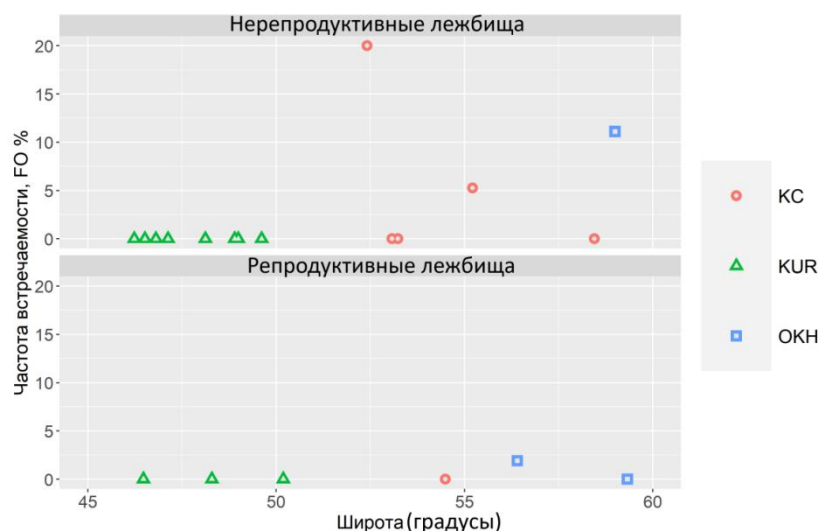


Рисунок 21 – Изменения частоты встречаемости мойвы в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Тихоокеанская мойва была наиболее важной частью рациона сивуча только на лежбище м. Кекурный в 2004 г. (FO = 37,3%). Однако эта рыба полностью отсутствовала в рационе сивуча на этом лежбище в 2006 и 2008 годах.

3.6.4 Тихоокеанская зубастая корюшка

Тихоокеанская зубастая корюшка встречалась в экскрементах сивуча только на одном репродуктивном лежбище (м. Козлова, п-в Камчатка), составляя FO = 18,5% рациона сивуча на этом репродуктивном лежбище.

3.6.5 Минтай

Минтай был более предпочтительным объектом питания сивуча на репродуктивных лежбищах (FO, Me = 55,9%; IQR: 50,0% – 64,7%) по сравнению с нерепродуктивными (FO, Me = 38,2%; IQR: 20,6% – 55,9%), различия были статистически значимыми (Tukey test: $p < 0,05$). Регион Курильских о-вов выделялся меньшей частотой встречаемости минтая в рационе сивуча (FO, Me = 35,3%; IQR: 20,6% – 52,9%) по сравнению с Камчатско-Командорским регионом (FO, Me = 52,9%; IQR: 47,1% – 58,8%) и Охотским морем (FO, Me = 67,2%; IQR: 61,8% – 73,5%), где этот пищевой объект достигал наибольших значений в рационе. Указанные отличия региона KUR от регионов КС и ОКН были значимыми (Tukey test: $p < 0,05$) (Рисунок 22).

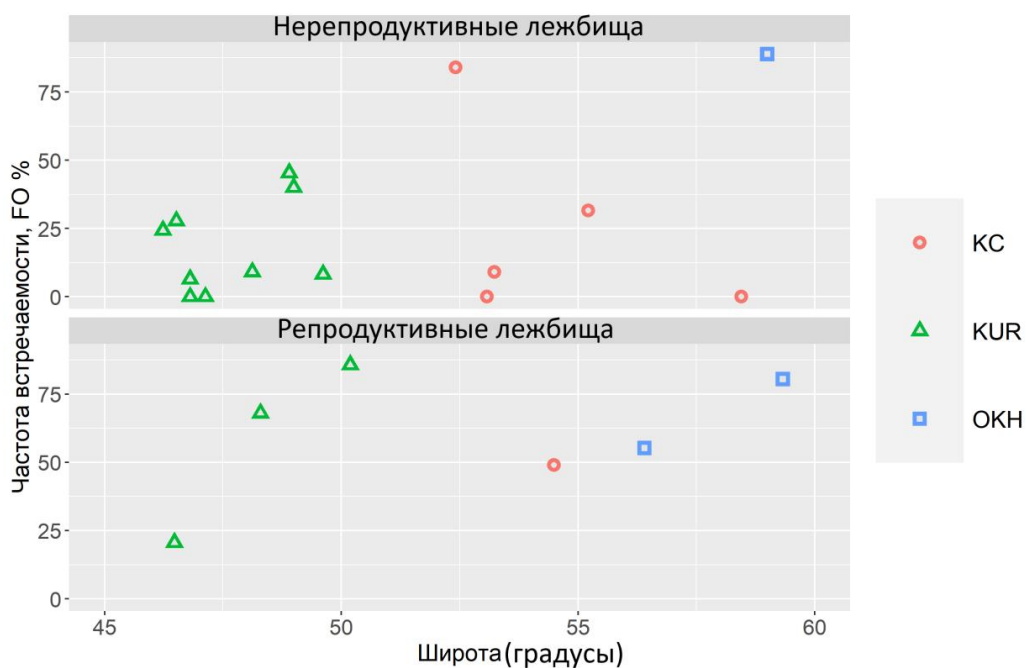


Рисунок 22 – Изменения частоты встречаемости минтая в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

На репродуктивных лежбищах, частота встречаемости минтая в рационе сивуча статистически значимо не различалась (Tukey test: $p = 0,56$) между Курильскими островами (Me=52,9%; IQR: 50,0% – 61,8%) и Камчатско-Командорским регионом (Me = 50,0%; IQR: 44,1% – 52,9%). Однако она отличалась от этих регионов в Охотском море (Tukey test: $p < 0,05$), составляя FO = 67,6% (IQR: 61,8% – 73,5%).

На нерепродуктивных лежбищах FO минтая статистически значимо различалось (Tukey test: $p < 0,05$) между регионом КС (FO, Me = 55,9%; IQR: 50,0% – 61,8%) и Курильскими о-вами (FO, Me = 20,6%; IQR: 14,7% – 23,5%).

Частота встречаемости этого кормового объекта в рационе сивуча по градиенту географической широты располагалась равномерно, без статистически значимых тенденций к изменению (AOV: $p > 0,05$ для репродуктивных и нерепродуктивных лежбищ). Минтай встречался в составе пищи на всех репродуктивных лежбищах, но не был отмечен в экскрементах с ряда

нерепродуктивных лежбищ Курильских о-вов (ск. Красноватая, о. Симушир) и п-ва Камчатка (м. Шипунский, о. Карагинский). Максимальное значение FO минтая были характерны для самого северного репродуктивного лежбища Курильских о-вов (Анциферова, FO = 85,7%) и южного нерепродуктивного лежбища на п-ве Камчатка (м. Кекурный, FO = 84,0%). Интересно отметить широкую вариабельность потребления этого кормового объекта между лежбищами п-ва Камчатка, где частота встречаемости варьировала от нуля до FO = 84,0%.

3.6.6 Тихоокеанская треска

Этот источник пищи играл сравнительно большую роль в питании сивуча нерепродуктивных лежбищ (FO, Me = 8,8%; IQR: 5,9% – 14,7%) по сравнению с репродуктивными (FO, Me = 5,9%; IQR: 2,3% – 8,8%), но статистически не значимо. Частота встречаемости трески в рационе сивуча различалась между регионами КС и KUR согласно тесту Тьюки: $p < 0,05$. Треска чаще встречалась в составе пищи сивуча на лежбищах региона КС (FO, Me = 8,8%; IQR: 5,9% – 11,8%), чем на Курильских о-вах (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 5,9%). На лежбищах Охотского моря FO трески в рационе (FO, Me = 5,9%; IQR: 5,9% – 8,8%) не отличалось от региона КС (Tukey test: $p = 0,46$).

В группе репродуктивных лежбищ треска потреблялась с равной частотой в Охотском море (FO, Me = 5,9%; IQR: 5,9% – 8,8%) и Камчатско-Командорском регионе (FO, Me = 5,9%; IQR: 5,8% – 8,8%), играла меньшую роль в рационе региона KUR (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 5,9%), но различия не были статистически значимыми (Tukey test: $p > 0,05$ для всех сравниваемых групп) (Рисунок 23).

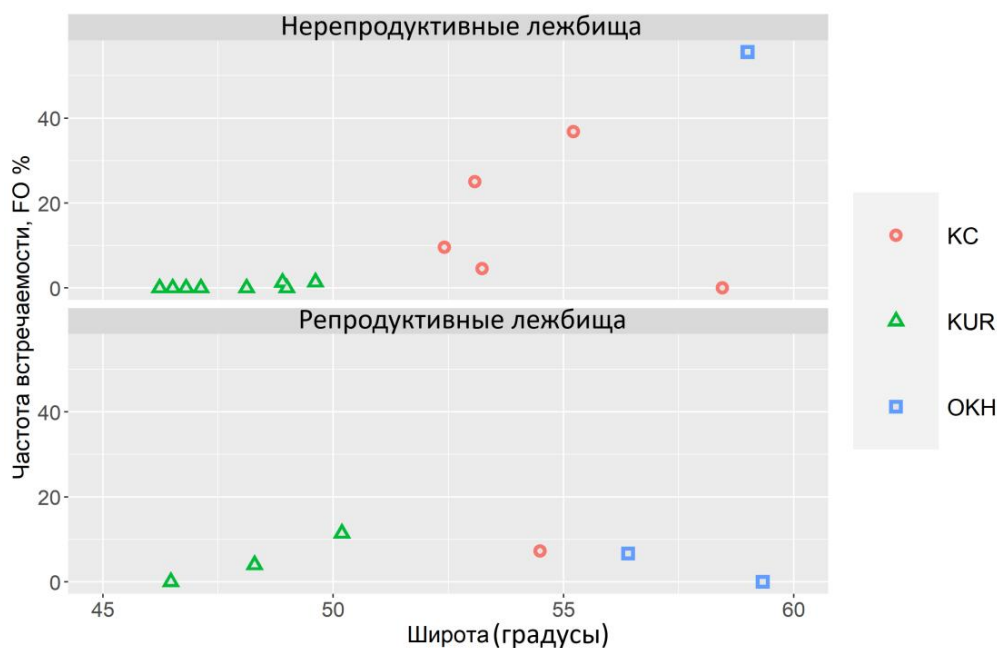


Рисунок 23 – Изменения частоты встречаемости тихоокеанской трески в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

На большинстве нерепродуктивных лежбищах Курильских о-вов треска отсутствовала в составе пищи или играла малую роль в рационе (камень Красный, FO = 1,3%, о. Онекотан, FO = 1,4%). Высокая частота встреч трески в пробах была отмечена в коллекциях экскрементов с Охотского моря – о. Завьялова (FO = 55,6%), однако в этом месте было собрано только 9 проб экскрементов, что ограничивает статистическую значимость выводов.

Изменения частот потребления трески в зависимости от географической широты лежбища отмечены только на нерепродуктивных лежбищах (AOV: $p < 0,05$) и отсутствовали на репродуктивных лежбищах (AOV: $p > 0,05$). На нерепродуктивных местах частота встречаемости трески в рационе сивуча увеличивалась от южных лежбищ, где этот кормовой объект сравнительно редко потреблялся, к северным и достигал максимальных величин в Охотском море. Исключением был о. Карагинский, п-ов Камчатка, где треска отсутствовала в составе собранных экскрементов.

3.6.7 Камбалы

Камбалы полностью отсутствовали в составе пищи сивуча в регионе Курильские о-ва как на репродуктивных, так и на нерепродуктивных лежбищах. (Рисунок 24). Частота встречаемости камбал в рационе сивуча Охотского моря имела небольшой разброс (IQR: 2,9% – 8,8%), составляя в рационе FO = 5,8%. В отличие от Охотского моря, в регионе КС камбалы были сравнительно более важной частью питания сивуча (FO, Me = 11,8%; IQR: 8,8% – 14,7%, Tukey test: $p = 0,04$), но при этом отсутствовали в составе пищи сивуча на лежбище в б. Железная (п-в Камчатка).

В регионах КС и ОКН не выявлено зависимости частоты встречаемости камбал в рационе сивуча от типа лежбищ (Tukey test: $p = 0,23$): на репродуктивных лежбищах FO составила Me = 8,9% (IQR: 5,9% – 14,7%), а на нерепродуктивных Me = 8,8% (IQR: 5,8% – 11,8%).

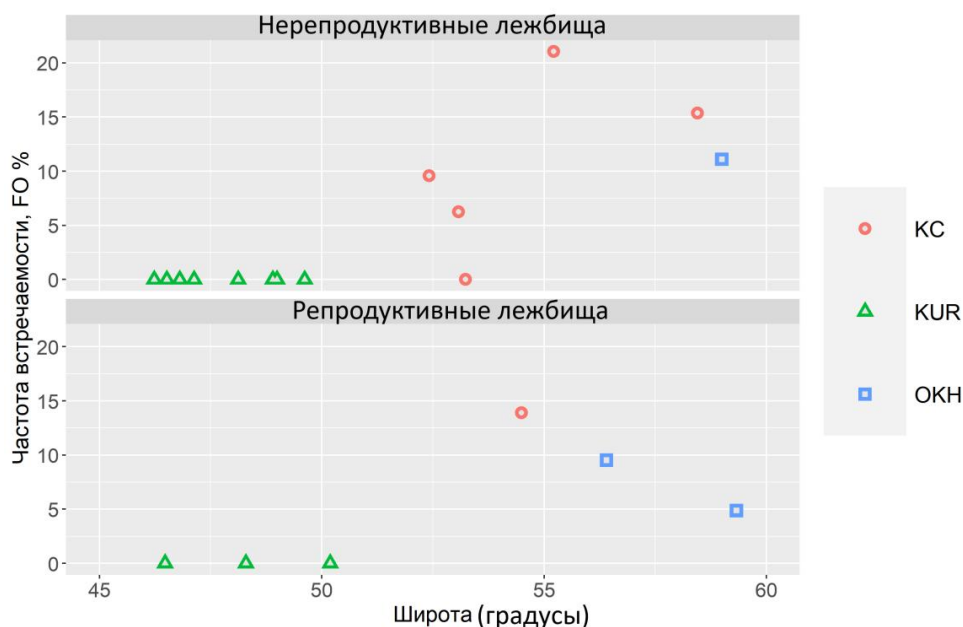


Рисунок 24 – Изменения частоты встречаемости камбал в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003-2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Наиболее высокая частота встречаемости камбал была на лежбищах Арий камень (FO = 21,0), о. Карагинский (FO = 15,4%) и м. Козлова (FO = 13,9%) региона КС. На остальных лежбищах величины потребления камбал варьировали по FO от 4,9% до 9,6%.

3.6.8 Северный волосозуб

Триходон (северный волосозуб) отсутствовал в составе экскрементов, собранных в Охотском море, и входил в рацион сивуча только на 3 из 11 лежбищ Курильских о-вов: о. Анциферова (FO = 14,3%), к. Аронт (FO = 12,9%), ск. Чайка, Уруп (FO = 2,7%). Высокая значимость указанного объекта добычи сивуча отмечалась на лежбищах региона КС (FO, Me = 11,8%; IQR: 8,8% – 14,7%). Частота встречаемости северного волосозуба в питании сивуча статистически значимо различалась между регионами КС и KUR (Tukey test: $p < 0,05$), но не зависела от типа лежбищ (Tukey test: $p = 0,23$). На лежбищах КС различия во встречаемости в составе пищи сивуча этого кормового объекта не были статистически значимыми (Tukey test: $p = 0,70$), при этом на репродуктивном лежбище (Камень Козлова) FO северного волосозуба составила Me = 11,8 % (IQR: 8,8% – 17,6 %), а на нерепродуктивных лежбищах – Me = 11,8 % (IQR: 8,8% – 14,7 %) (Рисунок 25).

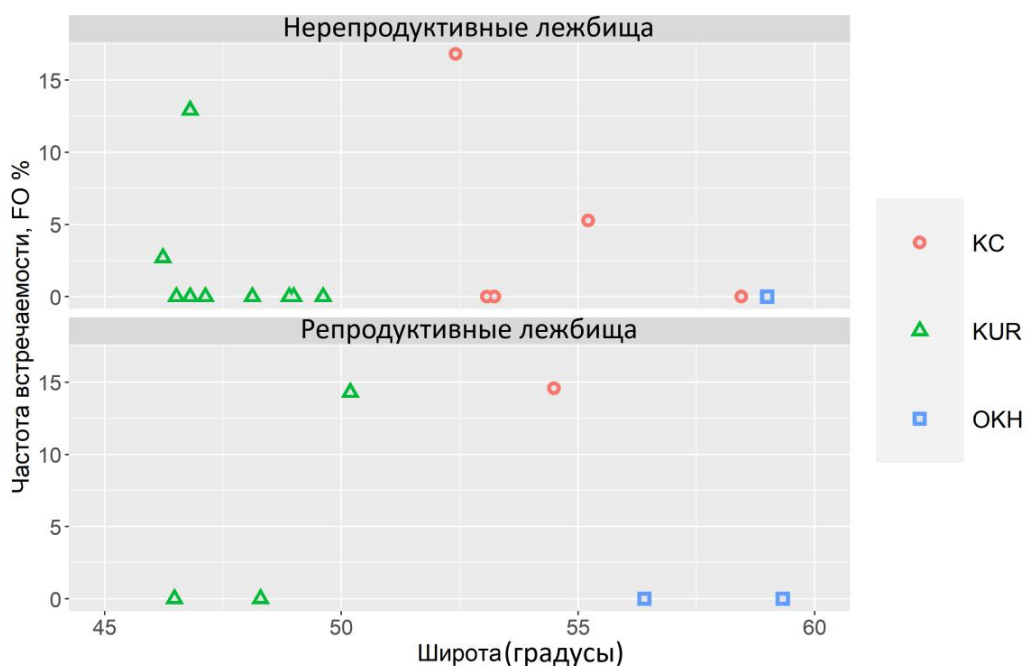


Рисунок 25 – Изменения частоты встречаемости северного волосозуба в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Частота встречаемости северного волосозуба в рационе сивуча статистически значимо не зависела от географической широты лежбища на репродуктивных (AOV: $p > 0,05$) и нерепродуктивных лежбищах (AOV: $p > 0,05$). Максимальными значения встречаемости триходона в рационе сивуча были на лежбищах о. Анциферова (14,3% FO), м. Козлова (14,5% FO), м. Кекурный (16,8% FO).

3.6.9 Тихоокеанская песчанка

Тихоокеанская песчанка была важной частью рациона сивуча региона КС (FO, Me = 38,2%; IQR: 29,4% – 47,1%), играла незначительную роль в составе пищи сивуча Охотского моря (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 2,9%) и не была обнаружена в составе пищи на большинстве лежбищ Курильских о-вов (на 9 из

11), за исключением о. Анциферова (FO = 2,8%) и о. Онекотан (FO = 2,7%) (Рисунок 26).

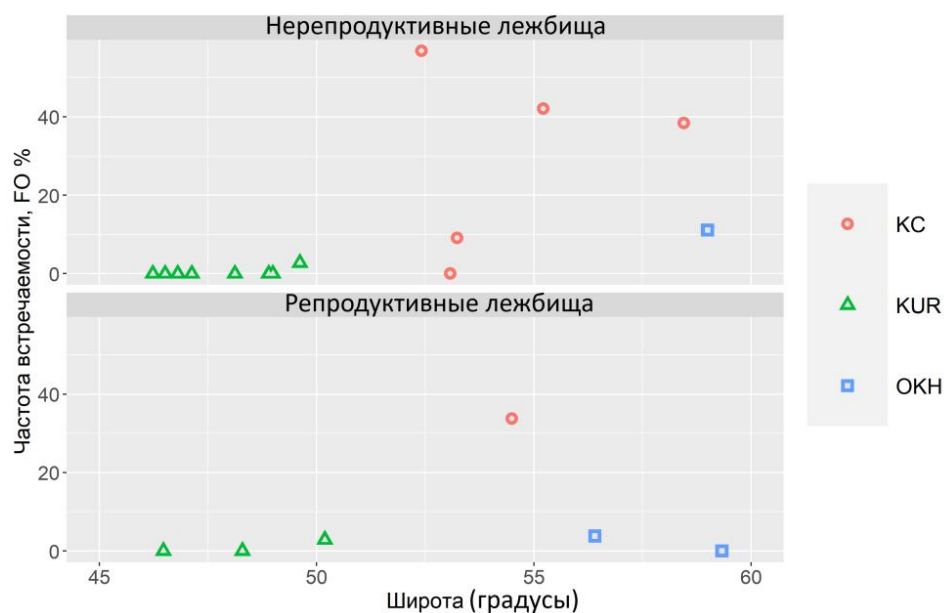


Рисунок 26 – Изменения частоты встречаемости тихоокеанской песчанки в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

На п-ве Камчатка и Командорских о-вах отмечены статистически значимые различия (Tukey test: $p < 0,05$) во встречаемости песчанки между репродуктивными (м. Козлова, FO, Me = 32,4 % (IQR: 26,5% – 35,3%) и нерепродуктивными лежбищами (FO, Me = 47,1%; IQR: 41,2% – 52,9%). На нерепродуктивных лежбищах КС частота встречаемости песчанки в экскрементах сильно варьировала от FO = 56,8% (м. Кекурный) до полного отсутствия в рационе на лежбище м. Шипунский. В Охотском море этот кормовой объект отсутствовал в пробах с репродуктивного лежбища на Ямских о-вах и максимально в указанном регионе встречался в питании сивуча о. Завьялова (FO = 11,1%).

Частота встреч песчанки в экскрементах не зависела от географической широты лежбища сбора проб на репродуктивных лежбищах (AOV: $p > 0,05$). На нерепродуктивных лежбищах эта рыба чаще входила в состав пищи сивуча с более северных лежбищ, чем с южных. Эти вариации были статистически значимыми (AOV: $p < 0,05$).

3.6.10 Трёхиглая колюшка

Колюшка, отсутствовала в рационе сивуча на всех лежбищах Курильских о-вов. Этот компонент пищи встречался относительно чаще в образцах из региона КС (FO, Me = 11,8%; IQR: 5,9% – 20,6%) по сравнению с ОКН (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 5,9%). Различия были статистически значимыми (Tukey test: $p < 0,05$). Колюшка чаще встречалась в составе пищи сивуча репродуктивных лежбищ (FO, Me = 14,7; IQR: 5,9-23,5), чем на нерепродуктивных (Me = 5,9%; IQR: 2,9% – 8,8%). Разница была статистически значимой (Tukey test: $p < 0,05$) (Рисунок 27).

Среди репродуктивных лежбищ основной вклад в высокую встречаемость трёхиглой колюшки внесло лежбище м. Козлова (FO = 18,5%), в то время как на лежбищах Охотского моря этот кормовой объект встречался реже (о. Ионы, FO = 4,8%) или отсутствовал совсем (Ямские о-ва). На нерепродуктивных лежбищах трёхиглая колюшка отмечалась в рационе сивуча только в регионе КС (Арий камень, FO = 10,5%; о. Карагинский, FO = 7,7%; Кекурный, FO = 7,2%), при этом отсутствовала в составе пищи на м. Шипунский и б. Железная этого же региона.

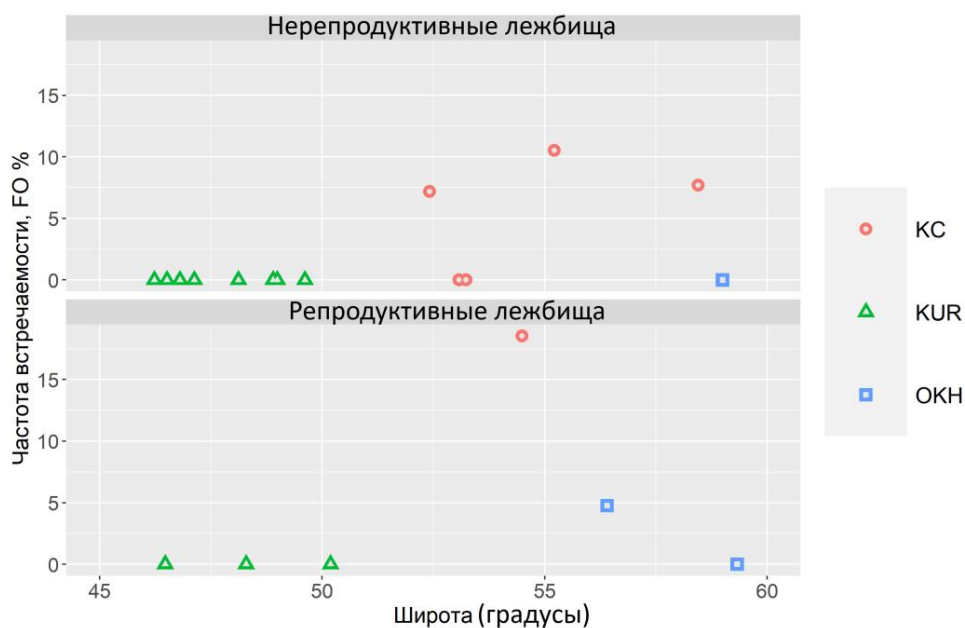


Рисунок 27 – Изменения частоты встречаемости трёхиглой колюшки в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

3.6.11 Северный однопёрый терпуг

Терпуг был самым важным объектом питания сивуча на Курильских о-вах (FO, Me = 79,4%; IQR: 64,7% – 91,2%), менее важным на лежбищах региона КС (FO, Me = 67,6%; IQR: 61,8% – 73,5%) и практически отсутствовал в составе пищи сивуча Охотского моря (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 2,9%). Все регионы различались по величине встречаемости однопёрого терпуга в составе пищи (Tukey test: $p < 0,05$). Частота встречаемости однопёрого терпуга в пробах значимо менялась в отношении географической широты (AOV: $p < 0,05$). На самых северных лежбищах однопёрый терпуг отсутствовал в составе пищи совсем (о. Завьялова, о. Карагинский) или отмечался редко (о. Ионы, FO = 0,9%; Ямские о-ва FO = 2,4%).

На нерепродуктивных лежбищах частота регистрации терпуга в питании была выше (FO, Me = 79,4%; IQR: 67,6% – 91,2%), чем на репродуктивных (FO,

Me = 64,7%; IQR: 55,9% – 70,6%). Различия были статистически значимы на уровне $p = 0,05$ (Tukey test). Максимальные значения (FO = 100,0%) указанного объекта питания отмечались, как правило, в коллекциях экскрементов с нерепродуктивных лежбищ Курильских о-вов: камень Аронт, о. Матуа, о. Симушир, м. Удушливый и реже на восточном побережье Камчатки – камень Шипунский (Рисунок 28).

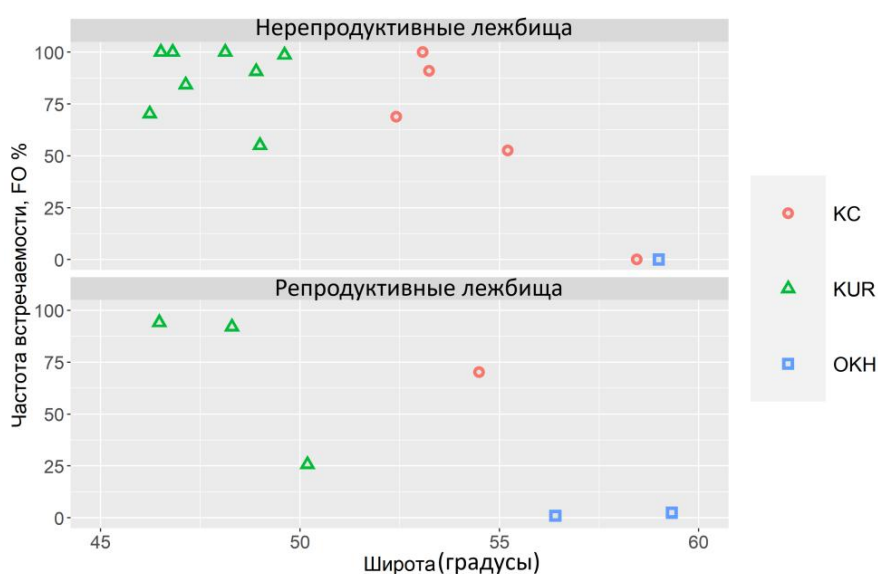


Рисунок 28 – Изменения частоты встречаемости северного однопёрого терпуга в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Вариации потребления этого корма в зависимости от географической широты были статистически значимыми для обоих типов лежбищ (AOV: $p < 0,05$). Однопёрый терпуг занимал достаточно устойчиво высокое положение в питании сивуча вплоть до 53° широты, затем резко снижал свою значимость в рационе на протяжении Камчатско-Командорского региона и достигал нулевых значений в рационе на самых северных лежбищах о. Карагинский (п-ов Камчатка), а также на лежбищах Охотского моря. Выбросом в указанном паттерне были пробы с о.

Анциферова, где частота встречаемости терпуга в экскрементах была сравнительно ниже ($FO = 25,7\%$), чем на более северных лежбищах п-ва Камчатка.

3.6.12 Рогатковые

Сивучи поедали рогатковых на большинстве исследованных нами лежбищ (Рисунок 29). В рационе сивуча нерепродуктивных лежбищ рогатковые встречались в составе пищи чаще (FO , $Me = 44,1\%$; $IQR: 11,8\% - 70,6\%$), чем на нерепродуктивных (FO , $Me = 14,7\%$; $IQR: 8,8\% - 20,6\%$).

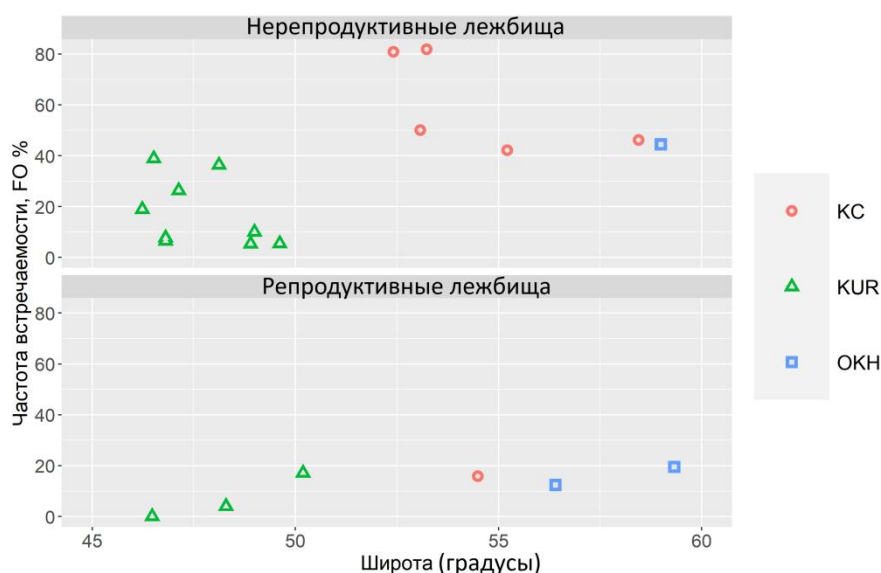


Рисунок 29 – Изменения частоты встречаемости рогатковых в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Различия были статистически значимыми (Tukey test: $p < 0,05$). Отмечены статистически значимые различия в частоте встречаемости рогатковых в рационе сивуча между регионами ОКН, KUR и KC (Tukey test: $p < 0,05$), однако различий между регионами Охотское море и Курильские о-ва не выявлено (Tukey test: $p = 0,06$). Наиболее значимы рогатковые были в рационе сивуча лежбищ Камчатки и

Командорских о-вов (FO, Me = 44,1%; IQR: 17,6% – 70,6%), менее в Охотском море (FO, Me = 17,6%; IQR: 11,8% – 20,6%) и сравнительно незначительно на Курильских о-вах (FO, Me = 8,8%; IQR: 5,8% – 14,7%).

На репродуктивных лежбищах Курильских о-вов рогатковые встречались только на самом северном из них – о. Анциферова (FO = 14,2%) и отсутствовали в составе пищи сивуча более южных лежбищ, расположенных на о. Брат-Чирпоев и о. Райкоке. На нерепродуктивных лежбищах Курильских о-вов рогатковые отмечались повсеместно, но в целом были менее значимыми, чем в рационах сивуча на нерепродуктивных лежбищах региона КС, составляя FO = 11,8% (IQR: 8,8% – 17,6%). Выбросом данных в регионе Курильских о-вов было нерепродуктивное лежбище на камне Удушливый с частотой встречаемости рогатковых FO = 41,2%. В отличие от Курильских лежбищ, в регионе КС рогатковые были частым объектом в рационе, достигая до FO = 81,8% (б. Железная), составляя в медиане FO = 70,6% (IQR: 61,8% – 76,5%) по нерепродуктивным лежбищам и FO = 17,6% (IQR: 14,7% – 23,5%) на единственном репродуктивном лежбище м. Козлова.

В Охотском море рогатковые встречались в питании сивуча на репродуктивных лежбищах о. Ионы (FO = 8,4%) и Ямских о-вах (FO = 14,0%), но не были отмечены в составе экскрементов с нерепродуктивного лежбища о. Завьялова.

Вариации частот потребления рогатковых сивучем в отношении географической широты были статистически незначимы (AOV: $p > 0,05$) для обоих типов лежбищ (репродуктивных и нерепродуктивных).

3.6.13 Липаровые

Рыбы семейства липаровые встречались в составе пищи сивуча на 13 лежбищах из 20 рассматриваемых во всех регионах исследования (Рисунок 30). В регионе KUR липаровые занимали более важную роль в рационе (FO, Me = 5,9%; IQR: 2,9% – 5,9%), статистически значимо (Tukey test: $p = 0,002$) отличаясь от

лежбищ региона ОКН (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 2,9%) и не значимо от частоты встречаемости в регионе КС (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 5,9%), Tukey test: $p = 0,47$. Этот объект добычи отмечался чаще в составе пищи сивуча на нерепродуктивных лежбищах (FO, Me = 5,9%; IQR: 2,9% – 5,9%), чем на репродуктивных (FO, Me = 2,9%; IQR: 2,9% – 5,9%), но статистически не значимо (Tukey test: $p = 0,89$).

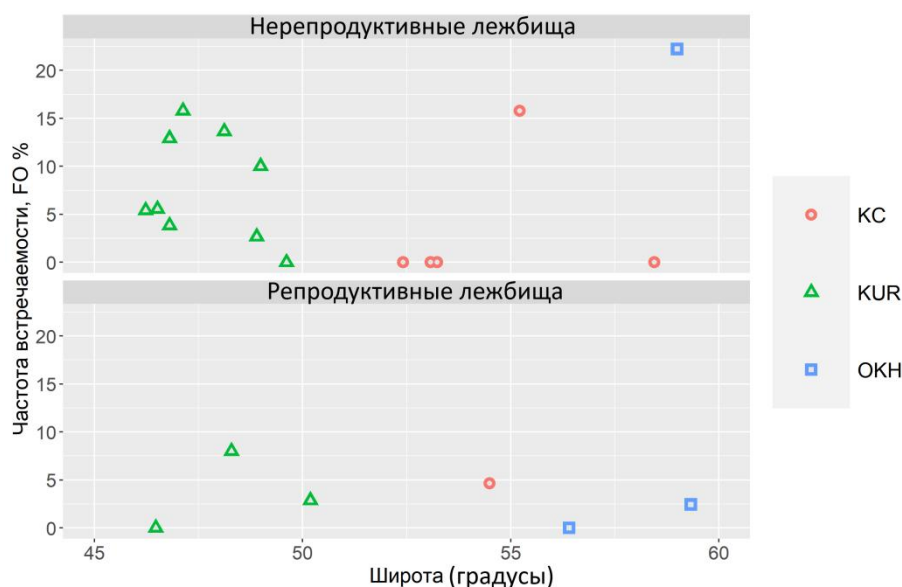


Рисунок 30 – Изменения частоты встречаемости рыб семейства липаровых в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Частота встречаемости липаровых не зависела от градиента географической широты как для репродуктивных (AOV: $p > 0,05$), так и для нерепродуктивных лежбищ (AOV: $p > 0,05$), но на наиболее северном, нерепродуктивном лежбище (Охотское море, о-в Завьялова, 9 проб) их доля в рационе достигала FO = 22,0%.

На ряде лежбищ во всех исследованных регионах липаровые не встречались в рационе совсем (о. Брат-Чирпоев, о. Онекотан, м. Кекурный, м. Шипунский, б. Железная, о. Ионы, о. Карагинский).

3.6.14 Головоногие моллюски

Частота встречаемости головоногих моллюсков была выше на репродуктивных лежбищах (FO, Me = 8,8%; IQR: 5,9% – 17,6%), чем на нерепродуктивных (FO, Me = 5,9%; IQR: 2,9% – 8,8%), статистически значимо (Tukey test: $p < 0,05$).

Для всех типов лежбищ отмечено снижение частот встречаемости головоногих в питании в направлении с юга на север (Рисунок 31). Изменения были статистически значимыми (AOV: $p < 0,05$ для репродуктивных и нерепродуктивных лежбищ).

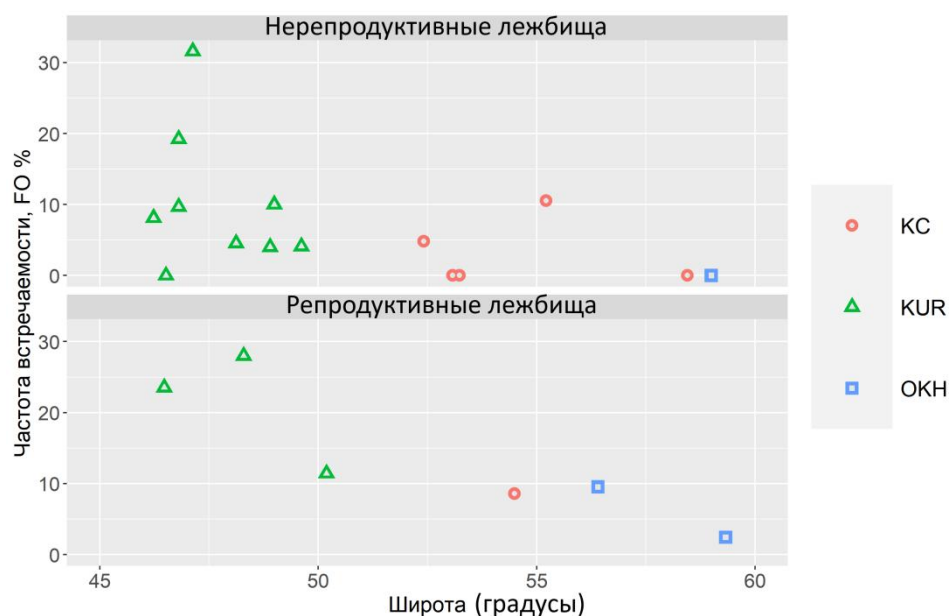


Рисунок 31 – Изменения частоты встречаемости головоногих моллюсков в рационе сивуча на лежбищах района исследования в зависимости от географической широты, региона и типа лежбищ (2003–2008 гг.). KC – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Частота встречаемости головоногих моллюсков в образцах из Охотоморского региона (FO, Me = 5,8%; IQR: 2,9% – 8,8%) статистически значимо не отличалась (Tukey test: $p = 0,98$) значением этого кормового объекта в

рационе сивуча Камчатско-Командорского региона (FO, Me = 5,8%; IQR: 2,9% – 8,8%). Регион Курильских о-вов отличался от всех остальных регионов по частоте встречаемости головоногих в рационе сивуча (Tukey test: $p < 0,05$), составляя в медиане между лежбищами 11,8% (IQR: 8,8% – 17,6%). Наибольшее значение головоногие имели в рационе сивуча южных репродуктивных лежбищ Курильских о-вов: о. Брат-Чирпоев, о. Райкоке (FO = 23,5% и FO = 28,0% соответственно).

Несмотря на высокую значимость головоногих в рационе сивуча Курильских о-вов, на м. Удушливый (центральная часть Курильских о-вов) в составе экскрементов не было обнаружено остатков головоногих. Они также отсутствовали в составе пищи на некоторых нерепродуктивных лежбищах других регионов на п-ове Камчатка: м. Шипунский, б. Железная, о. Карагинский и в Охотском море на о. Завьялова.

3.7 Интенсивность промышленного рыболовства у лежбищ сивуча

Общий анализ

Наибольшая интенсивность промысла наблюдалось у лежбищ на восточном побережье Камчатки, составляя в медиане между акваториями, меньшее – на Курильских о-вах (Me = 2404 судосутки, IQR = 1173 – 5574), и наименее – у лежбищ в северной части Охотского моря (Me = 135 судосутки, IQR = 77 – 1079). Однако, в противоположность этой тенденции, улов на судосутки был самым низким у лежбищ на восточном побережье Камчатки (Me = 5,6 т, IQR = 2,3 – 13,4) и более высоким в регионах Курильских о-вов (Me = 14,0 т, IQR = 5,2 – 32,4) и Охотском море (Me = 21,0 т, IQR = 6,0 – 47,1) (Таблица 17). Акватория вблизи лежбища на о-ве Карагинский занимала промежуточное состояние с точки зрения интенсивности промысла (4861 судосутки) и вылова на судосутки (Me = 9,1 т, IQR = 4,5 – 16,4).

Таблица 17 – Количественная оценка промышленного рыболовства в акваториях у лежбищ сивуча района исследования (2000–2010 гг.)

Регион	Лежбище	Ко-во судов	Число судосуток	Вылов, т	Вылов на судосутки, тонн		
					Me	Q ₂₅	Q ₇₅
КК	м. Кекурный	392	16441	134441	4,0	1,5	9,7
КК	м. Козлова (R)	38	147	2239	9,5	6,1	21,7
КК	м. Шипунский	365	11729	133044	5,6	2,2	13,4
КК	б. Железная	352	10793	122966	5,9	2,3	13,4
КК	Медиана между лежбищами	358	11261	128005	5,6	2,3	13,4
KUR	о. Анциферова (R)	338	3971	63366	6,2	2,2	20,0
KUR	о. Брат-Чирпоев (R)	110	1062	26439	15,7	5,2	36,6
KUR	о. Чиринкотан	168	1552	47965	21,8	7,2	48,4
KUR	о. Чирпой, м. Удушливый	114	1086	27058	16,1	5,4	36,6
KUR	о. Матуа	185	2404	47630	11,4	3,9	30,7
KUR	о. Онекотан	406	7096	159512	11,0	3,4	31,1
KUR	о. Райкоке (R)	111	1260	26892	10,9	4,5	32,4
KUR	о. Шиашкотан, м. Красный	232	4051	116642	20,5	7,4	44,2
KUR	о. Симушир, м. Аронт	214	13172	237648	13,8	6,2	25,1
KUR	о. Симушир, м. Ск. Красноватая	192	15990	286325	14,0	6,5	25,1
KUR	о. Уруп, ск. Чайка	101	991	22721	14,6	4,0	35,0
KUR	Медиана между лежбищами	185	2404	47965	14,0	5,2	32,4
ОКН	о. Ионы (R)	59	135	7477	54,4	27,4	80,4
ОКН	Ямские о-ва (R)	11	18	549	21,0	2,4	47,1
ОКН	о. Завьялова	169	2023	59348	16,0	6,0	40,0
ОКН	Медиана между лежбищами	59	135	7477	21,0	6,0	47,1
KRG	о. Карагинский	198	4861	60591	9,1	4,5	16,4

Примечание: R – репродуктивные лежбища. КК – регион восточное побережье п-ова Камчатка (без Командорских о-вов); KRG – регион о-в Карагинский; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Основу добычи промышленного рыболовства в акваториях у лежбищ составляли, как правило, массовые и промысловые виды рыб (Таблица 18).

Таблица 18 Коммерческий вылов гидробионтов в акваториях у лежбищ сивуча в 2000–2010 гг. (исключены промысловые объекты, которые не являются пищей животных)

Регион	Объект промысла	Вылов (т)	Доля
КК**	Минтай	144970	54
КК	Терпуговые	38417	14
КК	Тихоокеанская треска	35259	13
КК	Камбаловые	34670	13
КК	Рогатковые	12378	5
КК	Другие (26 объектов)	3548	<5*
КК	Всего, восточное побережье Камчатки	269240	100
KUR	Терпуговые	271127	45
KUR	Минтай	176681	29
KUR	Кальмары	130163	21
KUR	Другие (33 объекта)	29332	<5
KUR	Всего, Курильские о-ва	607302	100
ОКН	Тихоокеанская сельдь	58586	87
ОКН	Минтай	3524	5
ОКН	Другие (15 объектов)	5266	<5
ОКН	Всего, северная часть Охотского моря	67375	100
KRG	минтай	28003	46
KRG	треска	22063	36
KRG	камбала	5916	10
KRG	Другие (14 объектов)	4608	<5
KRG	Всего, о. Карагинский	60591	100

Примечание: < 5* – менее 5% каждый объект по отдельности.

КК** – регион восточное побережье п-ова Камчатка (без Командорских о-вов); KRG – регион о-в Карагинский; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

На долю других видов приходится незначительная часть улова, менее 5% от объёмов вылова отдельного региона. Нами был установлен определённый порог в 5% для определения влияния наиболее распространённых видов промысла. Принятие величины в 5% было основано на её статистической значимости, которая ограничивает наибольший статистически значимый массив данных. Это решение было принято с целью исключить влияние редко вылавливаемых гидробионтов на анализ. Установка такого порога позволила сосредоточиться на

наиболее значимых данных, что позволило сделать более точные выводы. Использование порога помогает гарантировать надёжность данных и исключает их искажение случайными ошибками данных ИСР, рассмотренных нами ранее. Ниже будет проведён индивидуальный анализ промысла для каждого региона в отношении гидробионтов, превысивших 5% порог вылова в регионе.

Восточное побережье Камчатки

Этот регион включал 4 лежбища: м. Кекурный, б. Железная, м. Шипунский, м. Козлова. Лежбища сивуча в б. Железная и б. Моржовая располагаются вблизи друг друга на северо-восточной стороне п-ва Шипунского. Их 20-мильные акватории сильно пересекались между собой и поэтому представляли собой единую анализируемую акваторию (Рисунок 32).

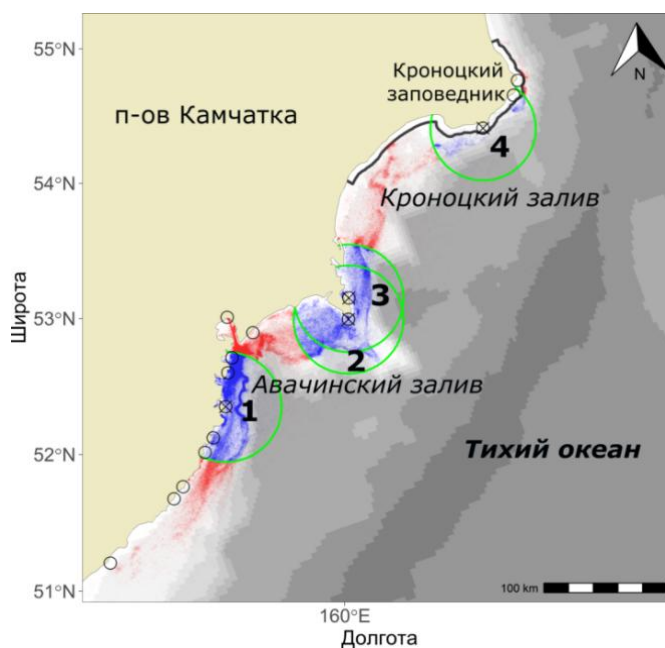


Рисунок 32 – Акватория у восточного побережья Камчатки. Позиции судов, выполнявших промысел в акватории у лежбищ (зелёные круги) в течение отчётного дня. Синие точки – рыболовные позиции в пределах 20 миль от лежбищ, красные кружки – за пределами их радиусов. 1 – м. Кекурный, 2 – м. Шипунский, 3 – б. Железная, 4 – м. Козлова, 2000–2010 гг.

Анализ распределения точек лова показал, что суда, заходящие в 20-мильные акватории у лежбищ, могли ловить рыбу в Авачинском и Кроноцком заливах в течение суток, работая по всей их акватории. Высокая плотность точек лова была отмечена в Авачинском заливе от камня Халактырского до м. Поворотного. Вход в Авачинскую бухту отличался наибольшей плотностью точек лова. Это может быть связано не только с интенсивным рыболовством, но также с тем, что это место является наиболее часто посещаемой акваторией для судов на пути в Авачинскую бухту и обратно. Промысловые позиции, представленные в ИСР с запасом времени в два часа в обе стороны (Мониторинг рыболовства, 2005), иногда отмечались там, где промысла не было. Тем не менее хорошо выраженные плотные скопления позиций лова на свале глубин у м. Шипунского и м. Кекурный, вероятно, отражают более интенсивный промысел в этих локальных участках.

Сумма уловов по квадратам (Рисунок 33) показала, что наибольшие объёмы зарегистрированных уловов как всех гидробионтов, так и кормов сивуча, наблюдались в одних и тех же акваториях – в Авачинском заливе на траверзе Авачинской бухты и значительно меньше в других акваториях. Вероятно, это было связано с близостью Петропавловска-Камчатского (Авачинская бухта), куда уловы доставлялись для дальнейшей переработки. Поэтому часто трассы судов фиксировались на входе в Авачинскую бухту и в ней самой, что приводило к ошибочным выводам о более интенсивном промысле на траверзе у входа в Авачинскую бухту.

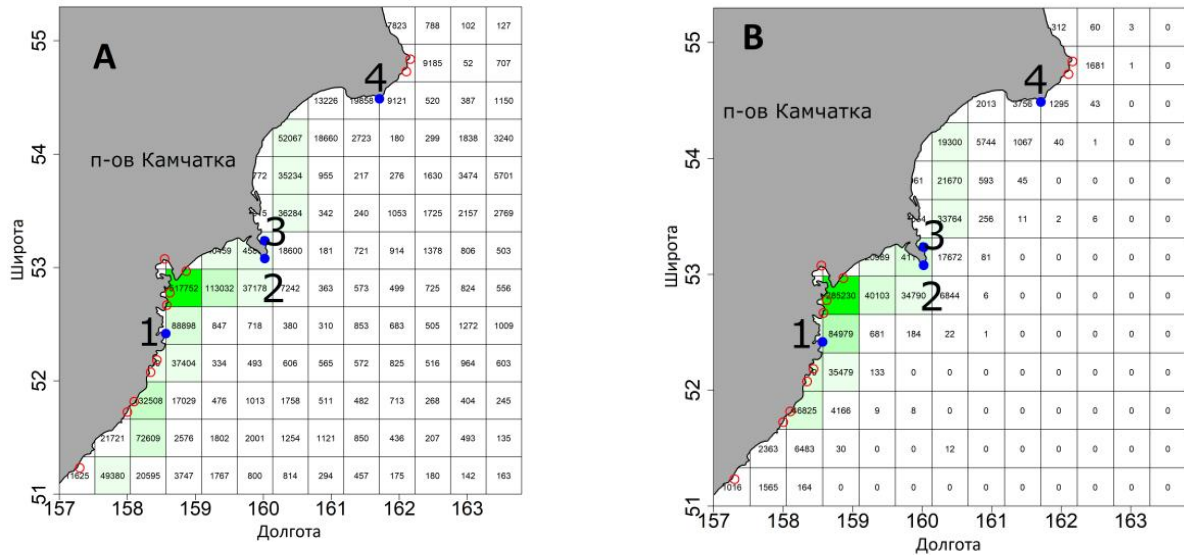


Рисунок 33 – Объёмы вылова (т) в акватории у восточного побережья Камчатки за 2000–2010 гг. всех гидробионтов (А), кормовых ресурсов сивуча (В). Синие точки – анализируемые лежбища, красные – все лежбища сивуча. 1 – м. Кекурный, 2 – м. Шипунский, 3 – б. Железная, 4 – м. Козлова, 2000–2010 гг.

Основными промысловыми видами у лежбищ Камчатки были минтай, терпуговые, камбаловые, треска, рогатковые. Доля других видов в улове составила менее 5% по отдельности ($N = 26$). Помесячные выловы основных промысловых видов варьировали (Рисунок 34), но минтай всегда занимал первое место в уловах. Только вылов трески в марте ($Me = 966$ т, $IQR = 411 - 1299$) был близок к улову минтая в тех же водах ($Me = 1358$ т, $IQR = 449 - 1906$) в том же месяце.

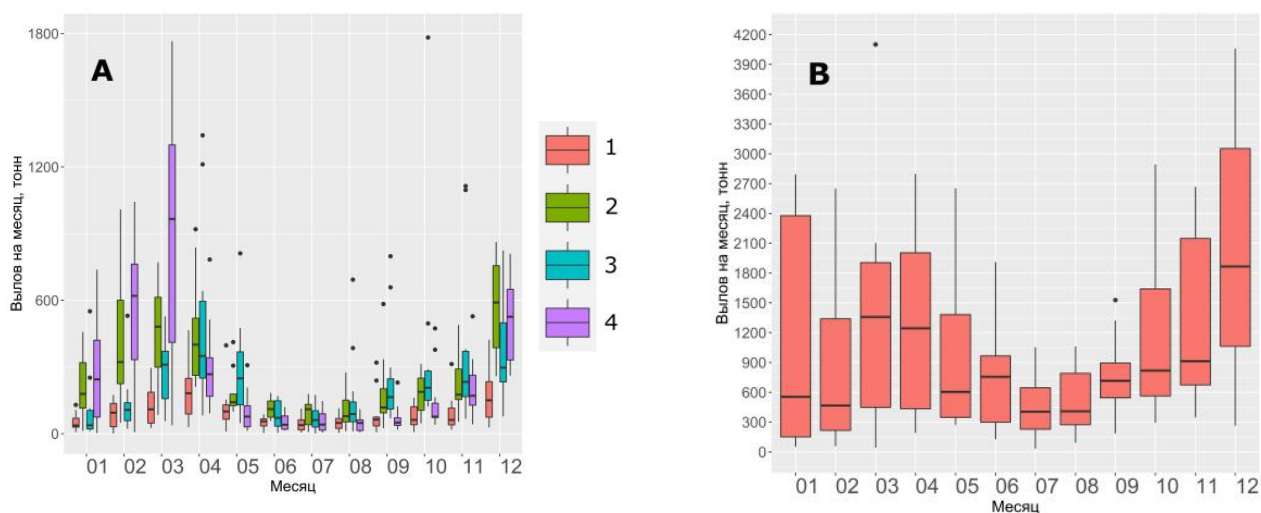


Рисунок 34 – Помесячные уловы кормовых объектов сивуча у лежбищ восточного побережья Камчатки (составляющих более 5% от вылова). А: 1 – рогатковые, 2 – камбаловые, 3 – терпуговые, 4 – треска. В: минтай (значительно преобладающий в составе вылова).

Основной вылов ключевых промысловых видов у лежбищ Камчатки отмечается в холодное время года (сентябрь–май), составляя в медиане на месяц 916 т (IQR = 421 – 1941) для минтая и варьируя в интервале от 80 до 254 т (Таблица 19) для остальных видов (Таблица 19).

Таблица 19 – Помесячные выловы (тонн на месяц) гидробионтов, кормовых объектов сивуча в акваториях у лежбищ восточного побережья Камчатки в 2000–2010 гг.

Сезон	Объект	Me	Q ₀₂₅	Q ₀₇₅
Лето	Рогатковые	49	27	67
Лето	Камбаловые	91	59	146
Лето	Терпуговые	71	35	143
Лето	Треска	41	17	78
Не лето	Рогатковые	80	37	150
Не лето	Камбаловые	254	141	415
Не лето	Терпуговые	199	111	392
Не лето	Треска	245	77	495

Летние выловы (июнь–август) значительно сокращались, составляя в медиане 443 т (IQR = 273 – 809) для минтая и варьировали от 41 до 91 т для остальных главных промысловых объектов. Выявленные сезонные закономерности в объёмах вылова были статистически значимыми (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$).

Наряду с ярко выраженной сезонностью уловов, глубина ведения промысла у камчатских лежбищ различалась между летним и холодным периодами года (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$). В летние месяцы промысел вёлся на меньших глубинах (Рисунок 35), составлявших в медиане 90 м (IQR = 120 – 50), в то время как осенью, зимой и весной глубины лова отличались (Me = 150; IQR = 220 – 115).

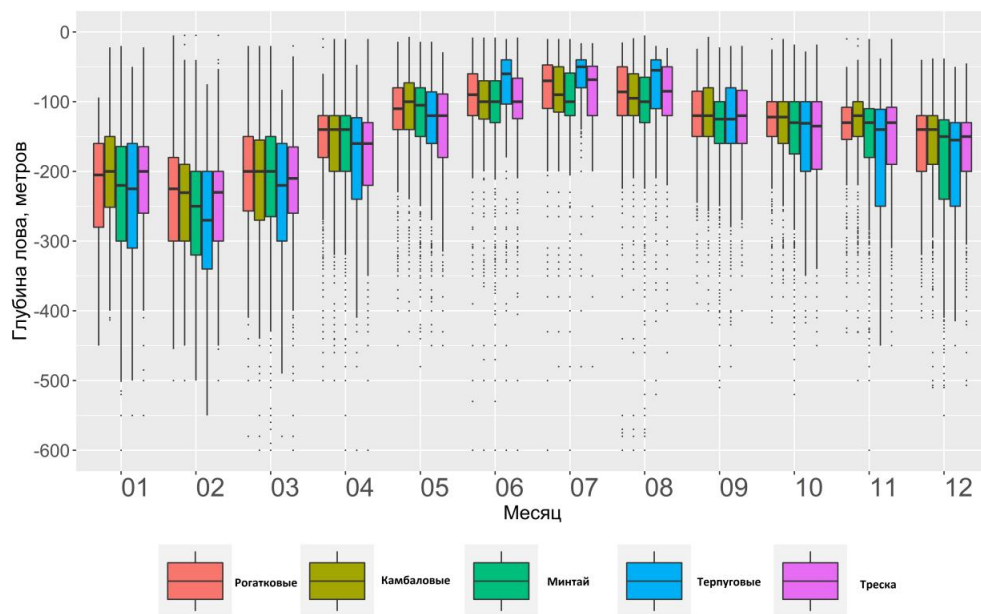


Рисунок 35 – Горизонты глубин лова для донных орудий лова в акваториях у лежбищ восточного побережья Камчатки (2000–2010 гг.).

Максимальные глубины промысла у лежбищ Камчатки отмечались в феврале, составляя в медиане 240 м (IQR = 302 – 195).

Курильские острова

Это регион включал 11 лежбищ. Их 20-мильные акватории в значительной степени перекрывают друг друга, составляя, по сути, единую акваторию анализа.

Визуально рассматривая пространственное распределение точек лова, можно отметить, что наиболее плотные концентрации были отмечены на траверзе м. Васильева у о-ва Парамушир, с плотными линиями точек рыболовных позиций (Рисунок 36). Другим участком плотных скоплений рыболовных позиций был пролив Дианы и прилегающая акватория с океанской стороны о-вов Симушир и Кетой.

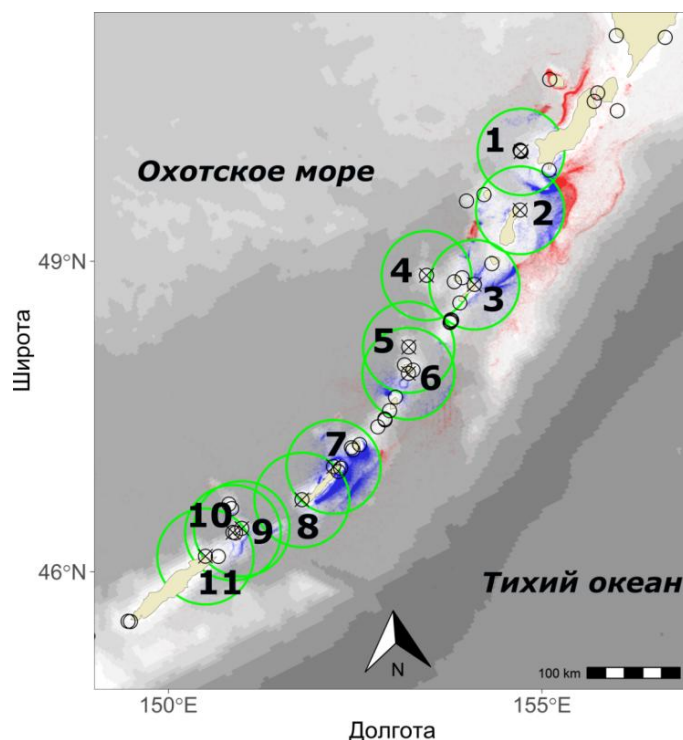


Рисунок 36 – Акватория у Курильских о-вов. Позиции судов, выполнявших промысел в акватории у лежбищ (зелёные круги) в течение отчётного дня. Синие точки – рыболовные позиции в пределах 20 миль от лежбищ, красные – за пределами их радиусов. 1 – о. Анциферова, 2 – о. Онекотан, 3 – о. Шиашкотан, м. Красный, 4 – о. Чиринкотан, 5 – о. Райкоке, 6 – о. Матуа, 7 – о. Симушир, м. Ск. Красноватая, 8 – о. Симушир, м. Аронт, 9 – о. Чирпой, м. Удушливый, 10 – о. Брат-Чирпоев, 11 – о. Уруп, ск. Чайка, 2000–2010 гг.

Суммирование по квадратам объёмов вылова кормов сивуча (Рисунок 37 В) показало схожую картину с распределением промысловых позиций – наибольшие значения были обнаружены только в двух секторах: у м. Васильева (о-в Парамушир) и у пролива Диана (между о-вами Симушир и Кетой). Однако пространственное распределение объёмов вылова всех гидробионтов имели

отличающуюся картину (Рисунок 37 А), что может свидетельствовать о том, что кормовая база сивуча Курильских о-вов играет незначительную роль в структуре промыслового рыболовства в этом регионе.

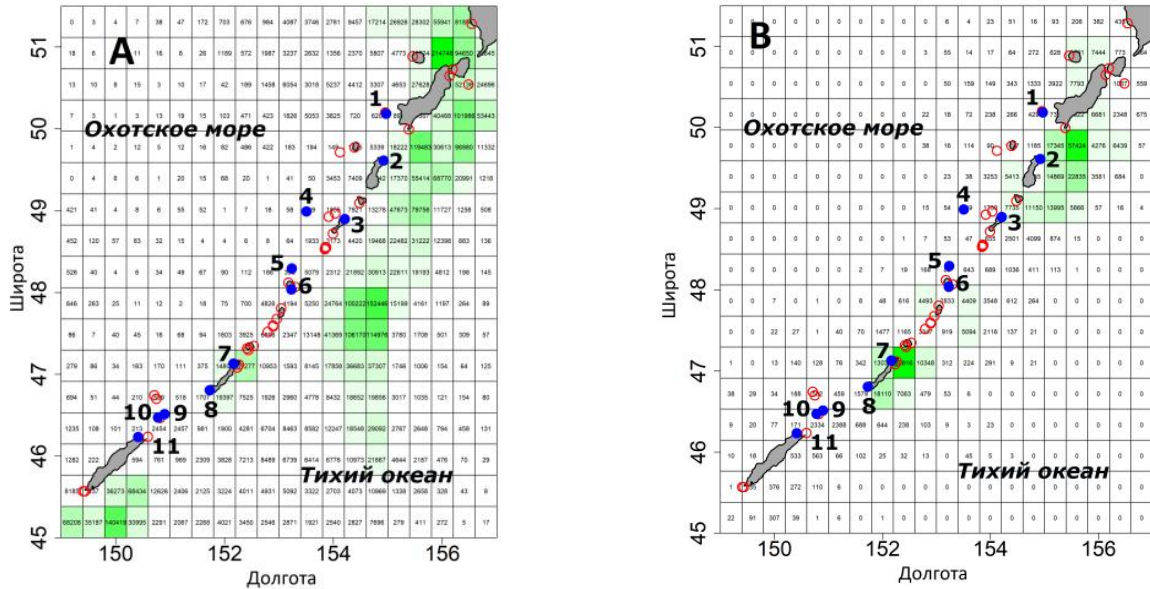


Рисунок 37 – Объёмы вылова (т) в акватории у Курильских о-вов за 2000–2010 гг. всех гидробионтов (А), кормовых объектов сивуча (В). Синие точки – анализируемые лежбища, красные кружки – все лежбища сивуча. 1 – о. Анциферова, 2 – о. Онекотан, 3 – о. Шиашкотан, м. Красный, 4 – о. Чиринкотан, 5 – о. Райкоке, 6 – о. Матуа, 7 – о. Симушир, м. Ск. Красноватая, 8 – о. Симушир, м. Аронт, 9 – о. Чирпой, м. Удушливый, 10 – о. Брат-Чирпоев, 11 – о. Уруп, ск. Чайка, 2000–2010 гг.

Общий состав вылова у лежбищ Курильских о-вов был обширен и включал 36 гидробионтов, которые потенциально могут быть пищей сивуча. Однако только три вида составляли основу промышленного рыболовства в этих водах: терпуговые, минтай и кальмары. Главным объектом промысла были терпуговые, а минтай был лишь вторым по величине улова. В большинстве месяцев наименьшая доля в вылове среди них приходилась на кальмара, но в апреле, сентябре и октябре кальмары преобладали над минтаем в помесечных уловах (Рисунок 38).

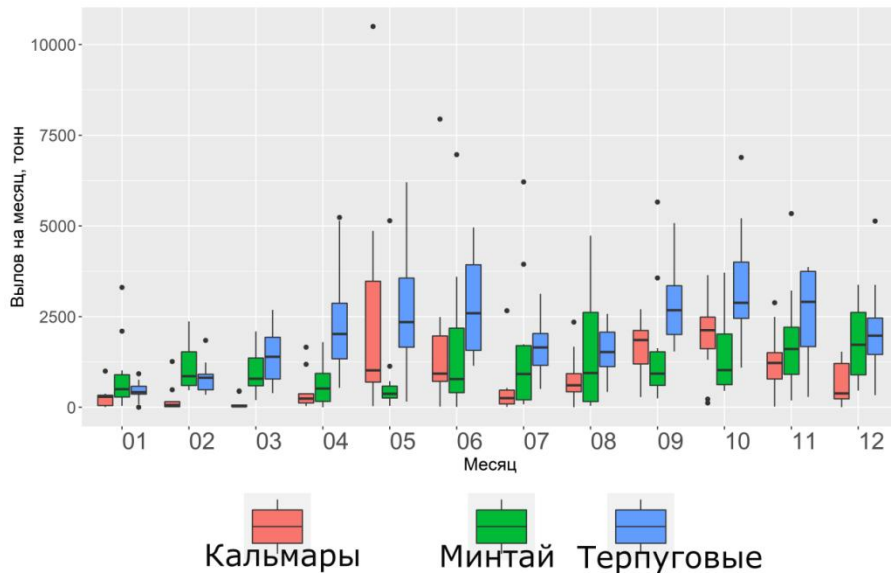


Рисунок 38 – Помесячные уловы гидробионтов, объектов питания сивуча в акватории у лежбищ Курильских о-вов (составляющих более 5% от вылова) в 2000–2010 гг.

Сезонность в общих месячных уловах всех видов (кальмары, минтай, терпуги) на лежбищах Курильских о-вов была статистически значимой (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$), однако была вызвана тем, что помесячные уловы в первые три месяца года были меньше ($Me = 1626$; $IQR = 1198 - 2640$), чем в остальное время года ($Me = 3533$; $IQR = 2384 - 4967$), статистически значимо Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$.

Глубины лова кальмаров во все месяцы года в медиане составляли 300 м (Рисунок 39). Терпуги и минтай добывались летом в сравнительно более мелких водах (180 м и 217 м в медиане соответственно), чем в зимнее время (230 и 280 м в медиане соответственно).

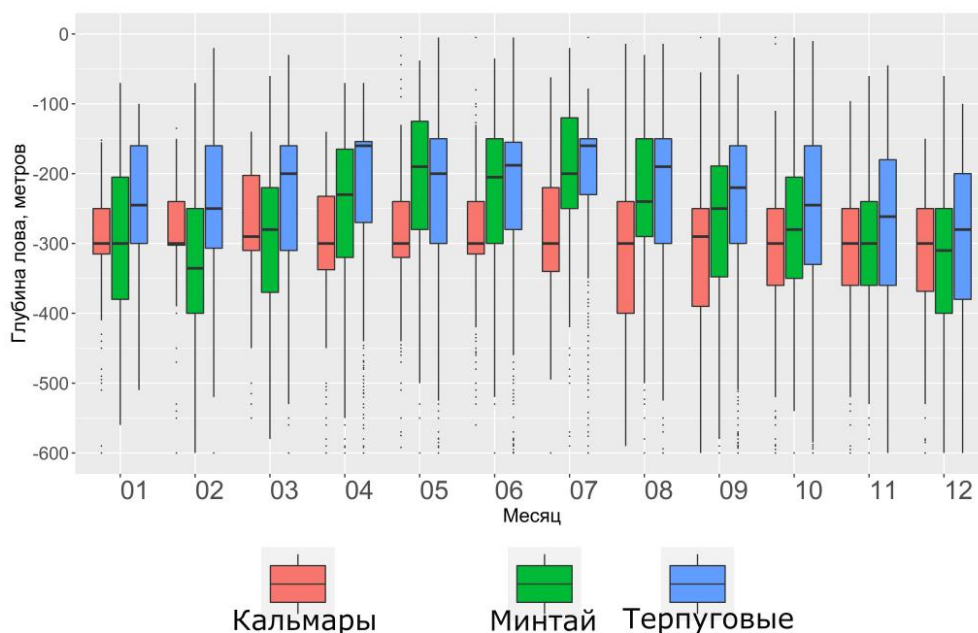


Рисунок 39 – Горизонты глубин лова для донных орудий лова в акваториях у лежбищ Курильских о-вов, 2000–2010 гг..

В целом, летом основные промысловые виды ловились на меньшей глубине ($Me = 220$, $IQR = 300 - 150$), чем в остальное время года ($Me = 265$, $IQR = 350 - 175$), статистически значимо (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$).

Медиана вылова по всем месяцам для главных промысловых видов в регионе Курильских о-вов составила 250 м ($IQR = 338 - 160$). Наименьшие глубины лова были характерны для терпугов ($Me = 200$ м, $IQR = 300 - 155$), а сравнительно более глубоководный вылов был характерен для кальмаров ($Me = 300$ м, $IQR = 350 - 250$).

Охотское море

В этом регионе анализировали три лежбища, расположенные в северной части моря – о. Ионы, Ямские о-ва и о-в Завьялова. Особенностью рассматриваемого региона было установление ледового покрова в зимние месяцы в акваториях у лежбищ, что, вероятно, могло повлиять на структуру рыболовства. В отличие от регионов Камчатка и Курильские о-ва, здесь сельдь составляла основную часть промыслового улова, на её долю приходилось 87% от общего объёма добычи по биомассе. Минтай лишь незначительно дополнял улов, составляя 5% объёмов вылова. На долю других видов ($N = 15$) приходится очень

небольшая часть коммерческого улова. Основными участками промысла были воды у о-ва Завьялова и гораздо менее у других лежбищ (Рисунок 40).

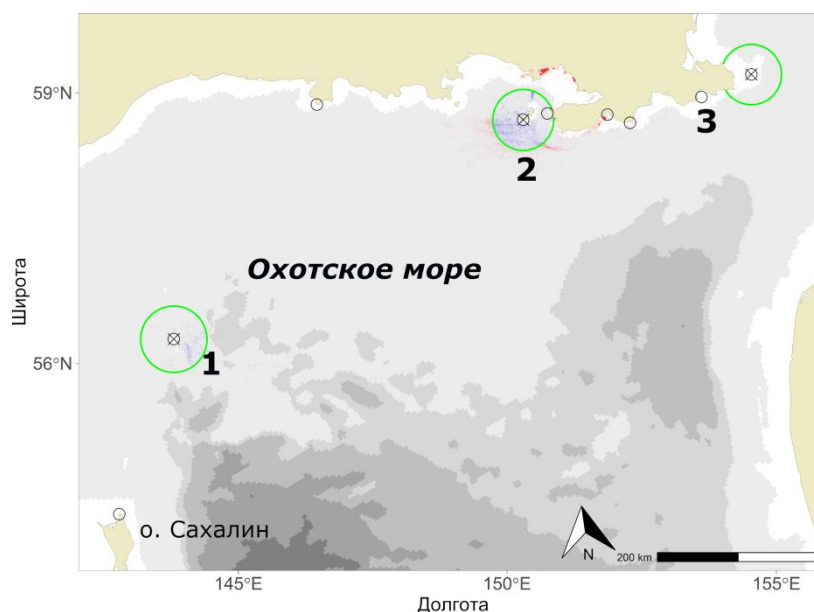


Рисунок 40 – Северная часть Охотского моря. Позиции судов, выполнявших промысел в акватории у лежбищ (зелёные круги) в течение отчётного дня в, 2000–2010 гг. Синие точки – рыболовные позиции в пределах 20 миль от лежбищ, красные – за пределами их радиусов. 1 – о. Ионы, 2 – о. Завьялова, 3 – Ямские о-ва.

По медиане всех параметров промысловая нагрузка у лежбищ сивуча в северной части Охотского моря была значительно меньше, чем во всех других регионах, а уловы на судосутки были выше. Нам не удалось выявить каких-либо пространственных концентраций рыбопромысловых позиций в акваториях вблизи рассматриваемых лежбищ. Карты общего улова всех гидробионтов и объектов питания сивуча сильно различались (Рисунок 41), и кормовые ресурсы сивуча составляли крайне малую часть вылова промыслового рыболовства в Охотском море.

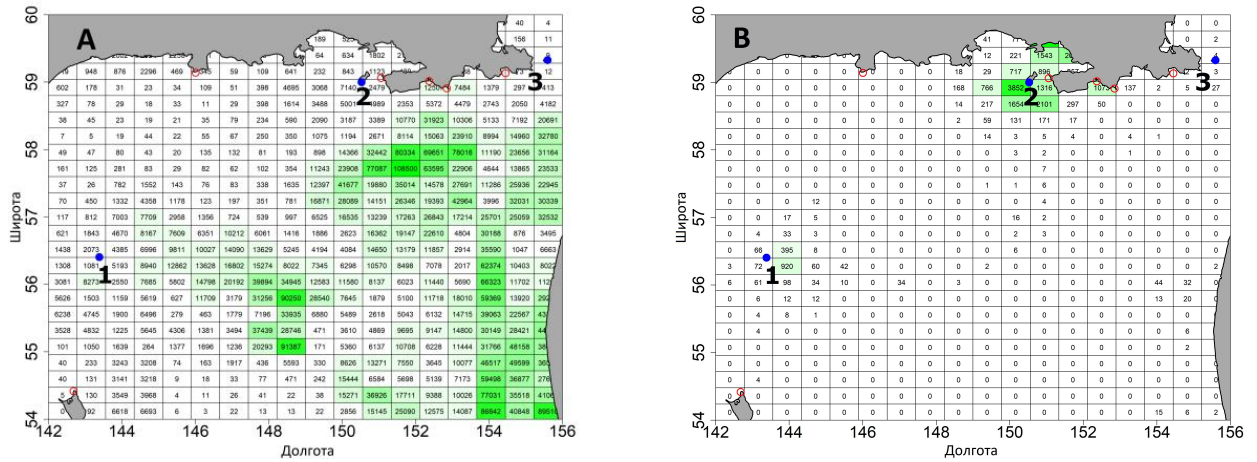


Рисунок 41 – Объёмы вылова (т) в северной части Охотского моря за 2000–2010 гг. всех гидробионтов (А), кормовых объектов сивуча (В). Синие точки – анализируемые лежбища, красные кружочки – все лежбища сивуча. 1 – о. Ионы, 2 – о. Завьялова, 3 – Ямские о-ва.

Помесячные уловы сельди, основного объекта промысла региона, имели ярко выраженную сезонность. Основной вылов приходился на осенние месяцы с максимумом в октябре (Me = 924 т; IQR = 156 – 4215), особенно высокий, нехарактерный вылов был отмечен в октябре 2000 г. (24479 т), который был исключён из расчёта медианных значений (Рисунок 42).

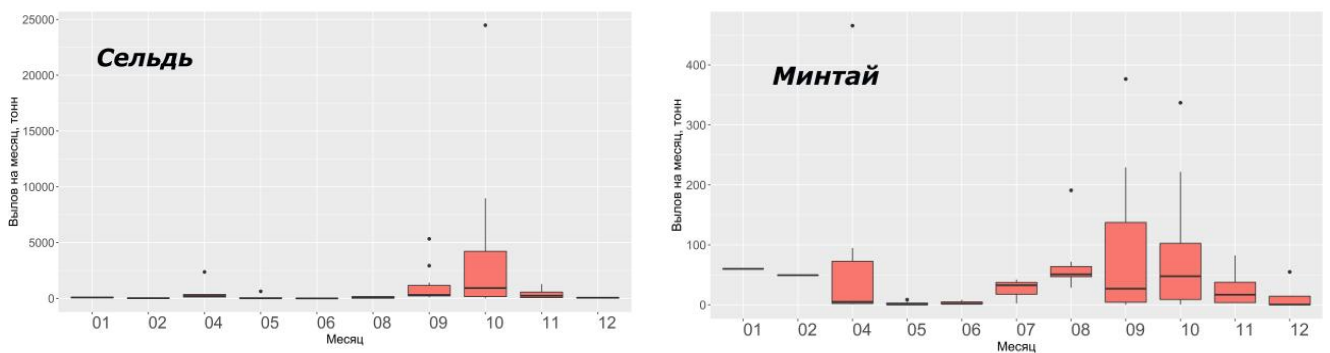


Рисунок 42 – Помесячные уловы гидробионтов, кормовых объектов сивуча, в акваториях у лежбищ северной части Охотского моря (составляющих более 5% от вылова) в 2000–2010 гг.

В остальные времена года, за исключением осенних месяцев (сентябрь, октябрь, ноябрь), помесечные выловы сельди были значительно меньше, составляя в медиане 68 т (IQR = 12 – 145).

Уловы минтая по месяцам в меньшей степени, чем выловы сельди, зависели от месяца года, но самые низкие значения отмечены в мае и июне (0,9 т; IQR = 0,4 – 4,2), а наиболее высокие в осенние месяцы, как и у сельди, но с пиком на сентябрь (Me = 27 т; IQR = 4 – 137). Различия, обнаруженные между уловами минтая в осенние месяцы и в остальные месяцы, были статистически значимыми (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$).

Глубина лова имела ярко выраженный сезонный компонент с минимальными глубинами летом и большими глубинами в холодное время года (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$). В то же время разброс глубин был крайне низким летом и имел широкую изменчивость в другие месяцы года в зависимости от объекта лова и месяца (Рисунок 43).

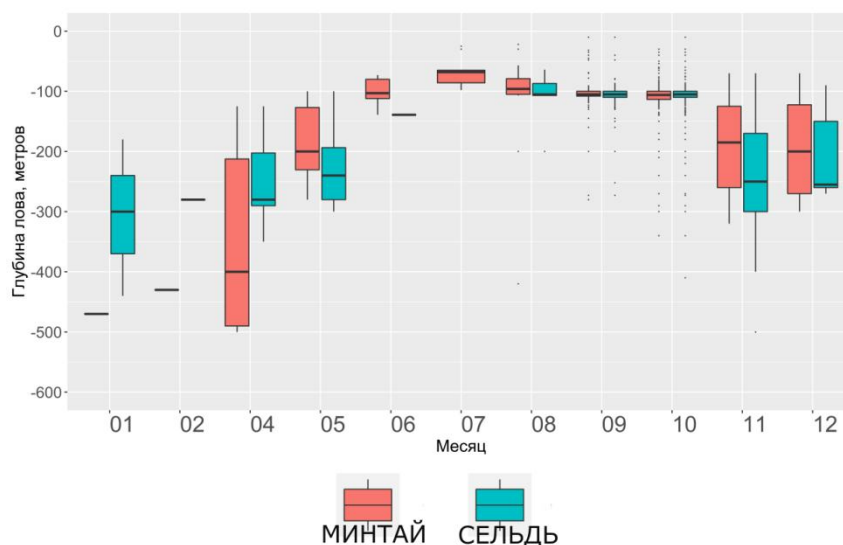


Рисунок 43 – Горизонты глубин лова для донных орудий лова в акваториях у лежищ северной части Охотского моря, 2000–2010 гг.

В целом, наиболее глубоководный лов был характерен для минтая в апреле (Me = 400 м, IQR = 490 – 212), а наиболее мелководный – в июле для этого же объекта промысла (Me = 68, IQR = 86 – 65). Глубины вылова сельди в октябре, в

месяц с наибольшим объёмом вылова, составили в медиане 105 м (IQR = 110 – 100).

О-в Карагинский (м. Крашенинникова)

Как и в северной части Охотского моря, здесь устанавливается сплошной ледяной покров, что, вероятно, влияет на структуру рыболовства вблизи этого лежбища. В отличие от всех остальных регионов анализа, здесь рассмотрена только одна акватория у м. Крашенинникова, о. Карагинский (Рисунок 44).



Рисунок 44 – Акватория о-ва Карагинский. Положения судов, выполнявших промысел в акватории у лежбищ (зелёные круги) в течение отчётного дня. Синие точки – рыболовные позиции в пределах 20 миль от лежбищ, красные – за пределами их радиусов, 2000–2010 гг.

Визуально анализируя пространственное распределение точек лова, можно отметить их агрегации полосой от м. Северо-Западный на юг вдоль кромки свала глубин. Карты распределения величин уловов всех гидробионтов и объектов питания сивуча также показали, что значительные объёмы приходятся на акватории к югу от Северо-Западного мыса и меньше на других акваториях (Рисунок 45).

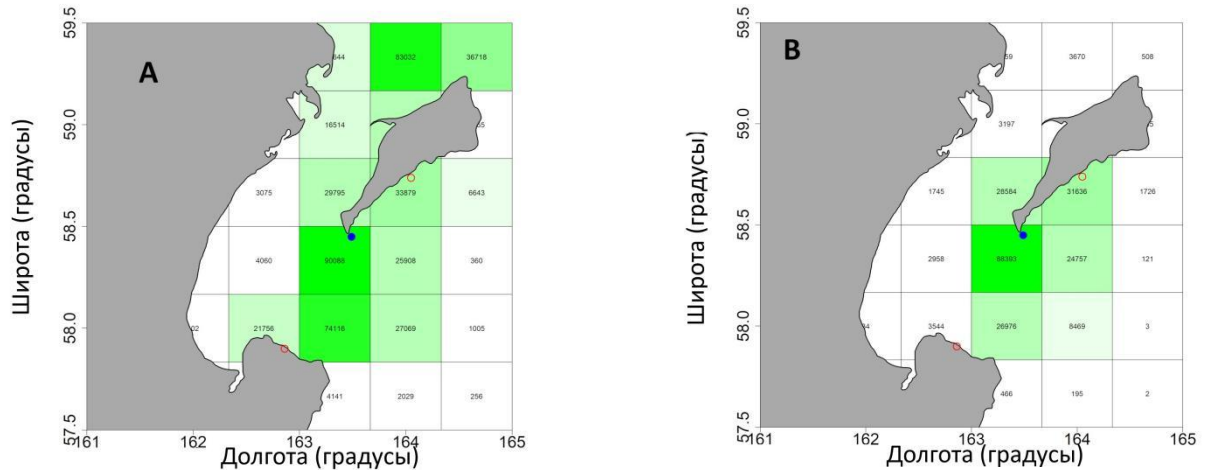


Рисунок 45 – Объёмы вылова (т) в акватории у лежбища Крашенинникова, о. Карагинский за 2000–2010 гг. всех гидробионтов (А), кормовых объектов сивуча (В). Синие точки – анализируемые лежбища, красные кружочки – все лежбища сивуча

Основу вылова в акватории у о-ва Карагинский составляли три объекта: треска, минтай, камбаловые. С января по апрель вылов в водах о-ва был незначительным ($Me = 6$; $IQR = 4 - 17$), (Рисунок 46).

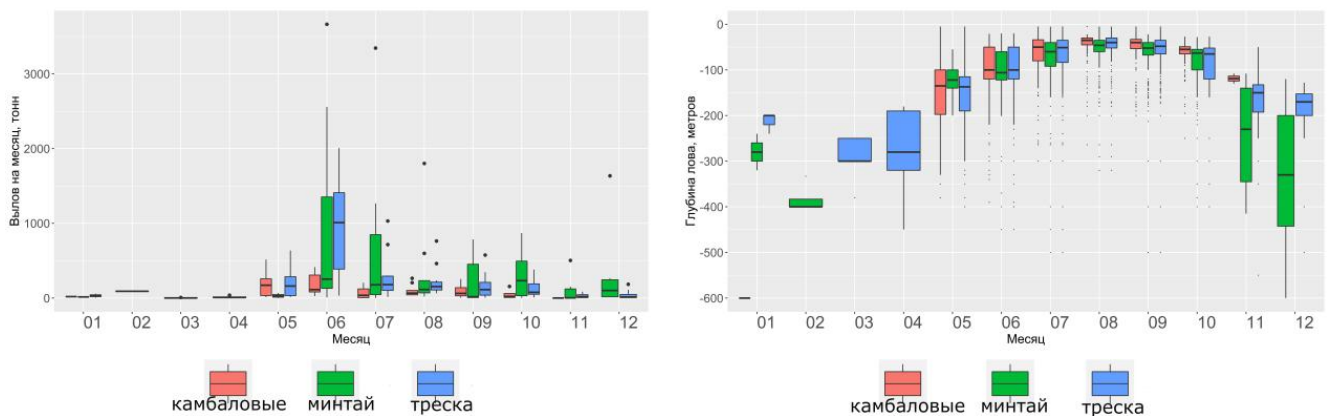


Рисунок 46 – Помесячные выловы и горизонты глубин лова кормовых объектов сивуча в акватории у лежбища Крашенинникова, о. Карагинский в 2000–2010 гг.

Начиная с мая месячные уловы возрастают и достигают максимальных значений в июне ($Me = 1870$; $IQR = 740 - 2758$), затем снижаются к зиме. Таким образом, основная нагрузка промысла приходилась на летние месяцы и значительно менее на осенние. Анализ глубин промысла показал хорошо

выраженную зависимость от месяцев года. Глубины летнего и осеннего вылова (с июня по октябрь) составляли в медиане 60 м (IQR = 110 – 40) и отличались (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$) от глубин лова в остальные месяцы года (Me = 145 м; IQR = 200 – 120).

Региональные особенности коммерческого рыболовства

Структура коммерческого рыболовства в каждом исследованном регионе была разной. Все регионы статистически значимо отличались друг от друга по числу судосудок на лову в акваториях у лежбищ и объёмам вылова на судосудки (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$). Усилия промысла, выраженные в числе судосудок на лову, были наиболее высоки в акваториях у побережья п-ва Камчатка (Рисунок 47).

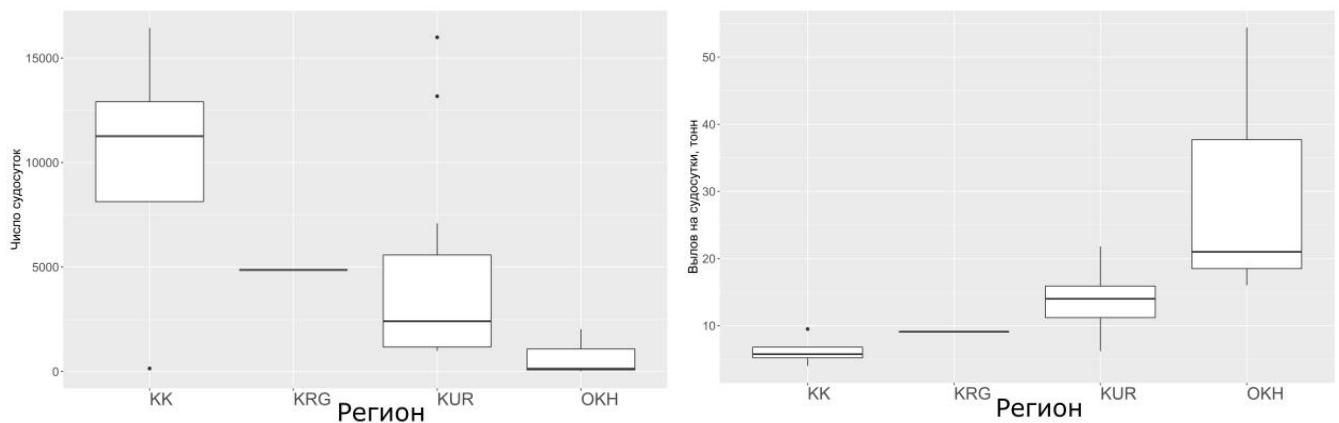


Рисунок 47 – Количественная оценка промышленного рыболовства в акваториях у лежбищ сивуча по регионам в 2000–2010 гг. KK – регион восточное побережье п-ова Камчатка (без Командорских о-вов); KRG – регион о-в Карагинский; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Медиана интенсивности промысла между акваториями у камчатских лежбищ составила 11261 судосудок на лову, что было в 4,7 раза выше, чем у Курильских о-вов и в 83,0 выше, чем в акваториях вблизи лежбищ северной части Охотского моря. Однако, несмотря на высокие усилия промысла, вылов на судосудки у лежбищ Камчатки был значительно меньше, чем в других регионах. Медианный вылов по всем акваториям вблизи камчатских лежбищ был в 2,5 раза

меньше, чем в акваториях у Курильских о-вов, и в 5,6 раз меньше, чем у лежбищ северной части Охотского моря.

Регион о-ва Карагинский был представлен только одним лежбищем (м. Крашенинникова). Структура промыслового рыболовства в этом месте занимала промежуточное положение между лежбищами акваториями у п-ва Камчатка и Курильских о-вов.

Летом ключевые промысловые виды ловились в относительно меньших горизонтах глубин, чем в остальное время года, различия были статистически значимы (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$) (Рисунок 48).

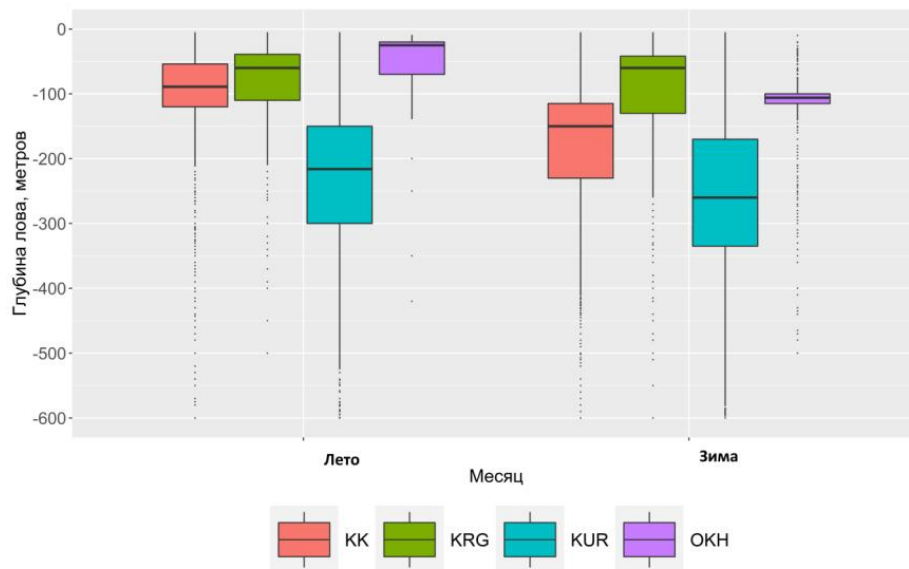


Рисунок 48 – Горизонты глубин ведения промысловых операций донными орудиями лова в акваториях у лежбищ сивуча в зависимости от региона исследования и сезона года (лето, зима) в 2000–2010 гг. KK – регион восточное побережье п-ова Камчатка (без Командорских о-вов); KRG – регион о-в Карагинский; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Регион Курильских о-вов значимо выделялся более глубоководным промыслом во все сезоны года, отличия от других регионов были статистически значимыми (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$). Наименьшая глубина промысла была отмечена для северной части Охотского моря для летнего сезона и для о-ва Карагинский в холодное время года.

Запретные и охранные акватории у рассматриваемых лежбищ сивуча

Согласно Правилам рыболовства (Правила..., 2023) большинство запретных акваторий для добычи гидробионтов находятся у лежбищ Курильских о-вов. Из 11 рассматриваемых акваторий 10 закрыты для промышленного лова (Таблица 20). Самая большая акватория примыкает к о-ву Онекотан и составляет 12 морских миль от о-ва. Наименьшие по размерам запретные акватории (2 мили) прилегают к лежбищам на о-вах Симушир и Шиашкотан. Только у лежбища на о-ве Чиринкотан отсутствовала запретная акватория для промысла. В целом, медианный размер закрытой для промысла зоны на рассматриваемых лежбищах Курильской гряды составил 3 мили ($n = 11$).

Таблица 20 – Охранные и закрытые акватории у рассматриваемых лежбищ сивуча района исследования

Регион	Лежбище	Охранный акватория, миль	Тип охранной акватории
1	2	3	4
КК	м. Кекурный	0	
КК	м. Козлова (R)	3	ООПТ*
КК	м. Шипунский	0	ПР**
КК	б. Железная	0	
КК, медиана по охранным акваториям		0	
KUR	о. Анциферова (R)	3	ПР
KUR	о. Брат-Чирпоев (R)	3	ПР
KUR	о. Чиринкотан	0	
KUR	о. Чирпой, м. Удушливый	3	ПР
KUR	о. Матуа	3	ПР
KUR	о. Онекотан	12	ПР
KUR	о. Райкоке (R)	3	ПР
KUR	о. Шиашкотан, м. Красный	2	ПР
KUR	о. Симушир, м. Аронт	2	ПР

Продолжение Таблицы 20

1	2	3	4
KUR	о. Симушир, м. Ск. Красноватая	2	ПР
KUR	о. Уруп, ск. Чайка	6	ПР
KUR, медиана по охранным акваториям		3	
ОКН	о. Ионы (R)	0	
ОКН	Ямские о-ва (R)	2	ООПТ
ОКН	о. Завьялова	0	
ОКН, медиана по охранным акваториям		0	
KRG	о. Карагинский	0	

Примечание: ООПТ* – Особо охраняемая природная территория; ПР** – Правила рыболовства. КК – регион восточное побережье п-ова Камчатка (без Командорских о-вов); KRG – регион о-в Карагинский; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Восточное побережье Камчатки. Только одно лежбище из четырёх имело прилегающую охраняемую акваторию – у м. Козлова, акватория Кроноцкого заповедника. Однако 3-мильная охранная акватория Кроноцкого заповедника не может обеспечить охрану зверей из-за своих малых размеров и прилегающих акваторий интенсивного рыболовства. Другие рассматриваемые лежбища региона не имеют прилегающих акваторий, ограничивающих рыболовство.

Северная часть Охотского моря. Лежбища о-ва Ионы, о-ва Завьялова не имеют прилегающих охраняемых акваторий и запретных зон. На региональном уровне существуют 500-метровые зоны, закрытые для коммерческого рыболовства, но они не могут рассматриваться как эффективный механизм сохранения популяций сивуча. В Магаданском заповеднике действует 2-мильная охраняемая акватория вблизи Ямских о-вов.

У о-ва Карагинский охранная акватория или запретные акватории для промысла у лежбища сивуча отсутствуют.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1 Качественный анализ главных объектов питания рациона сивуча

Рассмотрены региональные особенности потребления главных кормовых объектов ($n = 14$) с учётом их пищевой значимости, доступности и распределения в районах нагула сивуча. Обсуждаются особенности встречаемости данных объектов питания в рационе сивуча в неарктической области его ареала, а также приводятся особенности сезонной изменчивости их потребления. Для каждого элемента рациона учитывается полнота его восстановления копрологическим анализом. На основании имеющихся данных делается вывод о значимости каждого элемента рациона в питании сивуча. Эти данные используются для описания трофической экологии вида. При этом учитываются не только количественные показатели структуры рациона, но и качественные данные по каждому из главных объектов питания.

4.1.1 Тихоокеанская сельдь

На лежбищах северной части Охотского моря основа рациона сивуча состояла из сельди и минтая ($FO_{\text{сельдь}} = 54,7\%$, $FO_{\text{минтай}} = 63,3\%$), но в других регионах исследования сельдь полностью отсутствовала в составе пищи сивуча, хотя минтай оставался в составе основных объектов питания во всех регионах. Несмотря на высокую встречаемость минтая в рационе сивуча в регионе ОКН, ранние исследования показали (Cottrell, Trites, 2002; Tollit et al., 2003), что останки минтая встречаются в значительно большем количестве в экскрементах сивуча, чем останки другой добычи, при их равном потреблении. Это связано с тем, что костные структуры сельди более хрупкие и тонкие, они перевариваются быстрее и могут не оставлять идентификационных костных структур в экскрементах. Сельдь более жирная, чем минтай, поэтому продолжительность

переваривания её дольше, что приводит к большему воздействию ферментов желудочно-кишечного тракта на костные структуры. Минтай имеет более прочные костные структуры и содержит меньше жира, чем сельдь, что приводит к тому, что минтай чаще обнаруживается в экскрементах сивуча. Более того, остатки минтая могут встречаться даже после того, как звери перестали его есть, поскольку кости минтая депонируются в желудочно-кишечном тракте зверей и постепенно выходят с остатками пищи. Это приводит к переоценке минтая и недооценке сельди в рационе сивуча. Таким образом, можно предположить, что доминирующую роль в рационе сивуча Охотского моря играет сельдь, а минтай только дополняет рацион.

Тихоокеанская сельдь – пелагический вид, за исключением весны и лета, когда рыбы мигрируют в плотных скоплениях к прибрежным местам нереста (Тюрнин, 1973; Мельников, 2000; Науменко, 2001; Смирнов, 2009). Сельдь обычно следует одними и теми же миграционными путями и использует одни и те же места зимовки из года в год (Тюрнин, 1973; Мельников, 2000; Науменко, 2001; Смирнов, 2009). В данном исследовании этот кормовой объект являлся важной частью рациона сивуча только в Охотском море, в частности на репродуктивных лежбищах о-ва Ионы (FO = 70,0%), Ямских о-вах (FO = 21,0%) и на нерепродуктивном лежбище о. Завьялова (FO = 33,3%). Указанные лежбища располагаются в местах обитания охотской и гижинско-камчатской популяции сельди (Тюрнин, 1973; Науменко, 2001). Охотская популяция сельди является одной из крупнейших в российских водах, с самыми большими запасами (Тюрнин, 1973; Науменко, 2001). В апреле–мае сельдь гижинско-камчатской и охотской популяций совершает преднерестовую миграцию из мест зимовки к нерестилищам (Тюрнин, 1973; Науменко, 2001). Нерестятся рыбы на прибрежных участках акватории на глубинах до 10 м в мае–июне. В период нереста рыбы формируют плотные скопления на одних и тех же участках. В это время сельдь является лёгким в поимке и питательным источником пищи для многих морских млекопитающих. Предполагается, что участки нереста охотской сельди располагаются вдоль северо-западного побережья Охотского моря от мыса

Борисова на западе до Тауйской губы на севере (Тюрнин, 1973; Мельников, 2000; Науменко, 2001; Смирнов, 2009). После нереста взрослые рыбы широко распределяются в акватории Охотского моря для нагула. Осенью большая часть взрослых особей охотской сельди вновь концентрируется и смещается к участкам зимовки на глубины 200–300 м.

Учитывая высокую пищевую ценность сельди (Anthony et al., 2000), локальность и предсказуемость нахождения рыб (Тюрнин, 1973; Мельников, 2000; Науменко, 2001; Смирнов, 2009), а также высокую частоту употребления сельди в рационе сивуча, как показано в нашем исследовании и исследованиях зарубежных коллег (Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008), сельдь должна быть ключевым источником пищи в репродуктивный период сивуча. Зимующая и нерестящаяся сельдь отмечена как важный источник пищи в ряде других мест на юго-востоке Аляски, где распространение рыб оказывало влияние на пространственное распределение и численность сивуча (Womble et al., 2005; Womble, Sigler, 2006).

Минтай может выедаться морскими львами в течение большей части года, однако, когда сельдь образует скопления вблизи лежбищ, она может оказаться более энергетически выгодной пищей, чем минтай, потому что сельдь более плотно агрегирована и содержит больше жира (Iverson et al., 2002; Vollenweider, 2005). Кормление сивуча в неволе показало, что моновидовая диета из минтая может вызывать потерю массы тела зверей (Rosen, Trites, 2000). Смешанный рацион из минтая и сельди даёт преимущество по сравнению с одновидовой диетой за счёт увеличения потребления легкоусвояемой энергии (Trumble, Castellini, 2005).

Таким образом, дополнительные данные о характере распределения сельди в Охотском море, её встречаемости в рационе сивуча в неарктической области его ареала, особенностях переваривания этого пищевого объекта сивучем, а также данные экспериментов по кормлению сивуча сельдью, позволяют утверждать, что сельдь следует рассматривать в качестве ключевого трофического ресурса сивуча в этом регионе, несмотря на преобладание минтая по частоте встречаемости.

Высокие скопления сельди в северной части Охотского моря совпадают с местами лежбищ сивуча (Мельников, 2000; Burkanov and Loughlin, 2005; Смирнов, 2009). Таким образом, сельдь можно считать ключевым компонентом рациона сивуча в северной части Охотского моря, обеспечивающим благополучие популяции вида в этом регионе. Минтай, как и другие кормовые объекты, вероятно, лишь дополняет сельдь в рационе, но не может быть ключевым источником пищи для сивуча.

4.1.2 Тихоокеанские лососи

По нашим данным, тихоокеанские лососи не доминировали в рационе питания сивуча, как, например, минтай и терпуг, но этот источник пищи был важен на отдельных лежбищах всех регионов исследования. Тихоокеанские лососи чаще встречались в рационе сивуча на Курильских о-вах (FO = 69,9%) и в Охотском море (FO = 27,4%), чем в Камчатско-Командорском регионе (FO = 11,6%).

В морских водах тихоокеанские лососи ведут пелагический образ жизни и формируют плотные скопления в весенне-летний период на прибрежных акваториях, совершая нерестовые миграции в реки (Бирман, 2004). Проливы Курильских о-вов являются коридорами миграции тихоокеанских лососей Охотского моря, которые зимуют в Тихом океане и мигрируют в летний период к местам нереста (Шунтов, Темных, 2008). Миграция лососей к местам размножения проходит быстро и точно по времени (Бирман, 2004; Шунтов, Темных, 2008), что, предположительно, позволяет хищникам довольно точно предугадывать изменения в доступности этого кормового объекта. В зарубежных исследованиях было показано, что тихоокеанские лососи являются важной частью рациона сивуча только не на всех лежбищах и только в отдельные периоды года (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013).

В нашем исследовании отметили снижение на протяжении 2000-х доли тихоокеанских лососей в рационе животных во всех трех регионах исследований,

максимально – на лежбищах в северной части Охотского моря (FO = 14,8%). В целом, запасы тихоокеанских лососей в исследуемых нами регионах в 2000-х годах увеличились (Шунтов, Темных, 2008). Отмеченные противоречия наглядно иллюстрируют отсутствие прямой зависимости между общим запасом промысловых рыб и величиной их потребления морскими хищниками. Несмотря на общее увеличение запасов тихоокеанских лососей, их роль в рационе морских львов, наоборот, снизилась. Столь масштабные изменения частоты встречаемости тихоокеанских лососей в рационе животных, наблюдаемые во всех регионах исследования, могут свидетельствовать о фактическом снижении доступности этой добычи на участках кормления зверей. Возможно, эти изменения связаны с тем, что после объявления о высоком запасе тихоокеанских лососей были повышены нормы вылова и увеличен коммерческий пресс на этот кормовой объект, что, вероятно, снизило его доступность для сивуча.

Важность лосося в рационе сивуча может быть недооценена, так как процент обнаруживаемых в экскрементах непереваренных структур лосося (от 13% до 86%) намного ниже, чем для минтая (от 22% до 156%) у исследованных в неволе сивучей (Tollit et al., 2003). После скармливания тихоокеанских лососей сивучам только от 13 до 86% образцов экскрементов содержали идентифицируемые остатки рыбы (Tollit et al., 2003). Минтай мог присутствовать в фекалиях даже после прекращения потребления (Tollit et al., 2003) из-за отложения костных структур в желудочно-кишечном тракте и последующего длительного выхода с переваренными остатками пищи. Анализ твёрдых непереваренных структур тихоокеанских лососей в экскрементах сивуча позволяет идентифицировать их остатки скелета только до уровня рода и не позволяет установить видовую принадлежность.

Плотность лососей вблизи нерестовых рек или в проливах на путях миграции может быть значительно выше, чем у минтая, терпуга, трески и других кормовых объектов сивуча, а питательная ценность нерестовых лососей соответствует терпугам, мойве и превышает минтай (Logerwell, 2005).

Тихоокеанские лососи значительно чаще встречались в рационе сивуча репродуктивных лежбищ, чем нерепродуктивных. Миграции тихоокеанских лососей через проливы Курильских о-вов (Шунтов, Темных, 2008) по времени совпадают с репродуктивным периодом у сивуча (Gentry, 1970; Мамаев, 1999). Вполне вероятно, что высокая предсказуемость и плотность этого трофического ресурса могла повлиять на формирование репродуктивных лежбищ в прошлом, позволяя сивучам тратить минимальное время на поиск пищи между возвращениями на лежбище.

Таким образом, на основе наших данных и опубликованных источников об экологии тихоокеанских лососей, их сезонности в рационе сивуча в других регионах ареала сивуча, можно предположить, что тихоокеанские лососи являются сезонным источником пищи только в короткий период их миграций к местам размножения, когда рыбы формируют плотные и предсказуемые скопления (Pitcher, 1981; Sinclair, Zeppelin, 2002; Шунтов, Темных, 2008). Этот ресурс пищи был более важен для репродуктивных животных, чем для не размножающихся. Поэтому сильные изменения в доступности этого локального и предсказуемого трофического ресурса могут повлиять на популяцию сивуча, если особи не смогут найти альтернативные ресурсы пищи.

4.1.3 Тихоокеанская мойва

Высокое значение мойвы в рационе сивуча было отмечено в Камчатско-Командорском регионе, при этом данный кормовой объект отсутствовал в питании сивуча на лежбищах Курильских о-вов и был редок в составе пищи сивуча северной части Охотского моря.

Весной с прогревом вод рыбы поднимаются в поверхностные слои и мигрирует к песчано-галечным пляжам, где нерестится в прибойной полосе. Нерест, как правило, проходит в одних и тех же биотопах. Косяки рыб формируются на изобатах 20–30 м, они отмечаются как в толще воды, так и у поверхности (Кондрашенков, 2006). После нереста рыбы отходят от берегов,

рассредоточиваются на акватории заливов, занимая глубины от 40 до 100 м (Науменко, 1990). Осенью мойва формирует плотные скопления на глубинах 30–60 м (Ермаков и др., 1997). С началом осенне-зимнего выхолаживания рыбы смещаются в сторону материкового склона на глубины от 100 до 400 м, придерживаясь придонных слоёв воды (Великанов, 1986). Обратная миграция рыб на меньшие глубины в направлении берега начинается с началом весенних процессов прогрева шельфовых вод. Протяжённых онтогенетических миграций рыбы не совершают (Великанов, 1986; Науменко, 1990; Ермаков и др., 1997), поэтому этот кормовой объект можно рассматривать как локально предсказуемый трофический ресурс сивуча.

Мойва являлась важной частью рациона питания сивуча в 1970-х в северо-восточной части Тихого океана (Fiscus, Baines, 1966; Pitcher, 1981), но имела невысокую роль в составе пищи в 2000-х и 2010-х (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013). В настоящем исследовании мойва была важной частью рациона сивуча только на лежбище м. Кекурный в 2004 г., но полностью отсутствовала в составе пищи на указанном лежбище в 2006 и 2008 гг. Вероятно, данный пищевой объект формирует скопления нестабильно, поэтому сивучи питаются мойвой нерегулярно или кратковременно в период когда рыбы формируют плотные скопления. Об этом свидетельствует непостоянство мойвы в рационе сивуча как в нашем исследовании, так и в других работах (Fiscus, Baines, 1966; Pitcher, 1981; Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013; Waite, Burkanov, 2006). В северо-восточной части Тихого океана ареала сивуча этот кормовой объект был сезонным и непостоянным источником пищи в течение весны и лета (Womble, Sigler, 2006). Другие исследователи также отмечают, что мойва относится к короткоцикловым рыбам и её скопления, хоть локальны и высоко предсказуемы во времени года, но не постоянны от года к году, что, в свою очередь, затрудняет или делает невозможным промысел этого вида рыб (Науменко, 1990).

Энергетическая ценность мойвы составляет $4,51 \pm 1,04$ кДж/г (Vollenweider, 2005). Как и в случае с колюшкой, более мелкие и хрупкие отоциты мойвы восстанавливаются из экскрементов в небольшом количестве ($10,0 \pm 7,1\%$), что

показали исследования над калифорнийскими морскими львами в неволе (Orr, Harvey, 2001), поэтому потребление мойвы морскими львами может быть недооценено.

Мойва является питательным и легко доступным кормовым объектом, но не ключевым. Так, этот пищевой объект никогда не встречался в пробах с одним компонентом и, как правило, отмечался вместе с другими кормовыми объектами. Высокая вариабельность частоты встречаемости в рационе этого кормового объекта между годами и регионами исследования позволяет предположить, что сивучи кормятся на скоплениях мойвы сезонно от года к году и только на отдельных лежбищах. Тем не менее в некоторые годы значение пищи с низкой энергетической ценностью, как, например, мойва, может быть более высоко в рационе, особенно когда снижается доступность главных и стабильных источников пищи.

4.1.4 Тихоокеанская зубастая корюшка

Корюшка полностью отсутствовала в питании сивуча Охотского моря и Курильских о-вов и встречалась только в рационе сивуча Камчатки (м. Козлова). В течение всех сезонов года молодые особи зубастой корюшки обитают в прибрежье, предпочитая заливы и бухты (Токранов, 1990). На шельфе Кроноцкого залива, восточная Камчатка, в летний период корюшка обычно встречается на глубинах 10–30 м (Токранов, 1990). Для вида характерны выраженные ежегодные нерестовые миграции с начала мая по июль (Василец и др., 1998; 2000). Нерест проходит в пресных водоёмах в достаточно сжатые сроки (7–10 дней), отнерестившиеся рыбы скатываются в море. Зубастая корюшка формирует плотные нерестовые скопления во время заходов в водоёмы (Бугаев и др., 2014), что позволяет сивучу эффективно использовать этот трофический ресурс. Корюшка имеет один из самых высоких показателей энергетической пищевой ценности среди всех кормовых объектов сивуча в северной части Тихого океана, уступая по этому показателю только светлопёрому стенобраху и заметно

превосходя сельдь и песчанку. Среднее содержание жиров этого кормового объекта составляет 16% и может достигать 29% (Vollenweider, 2005). Корюшка обеспечивает высокопитательный и хорошо предсказуемый в пространстве и времени трофический ресурс для сивуча, так как нерестовые миграции рыб протекают регулярно в одних и тех же участках.

Хотя корюшка не являлась важной добычей сивуча в целом ни в пределах нашего района исследования, ни в северо-восточной части Тихого океана (Sinclair, Zeppelin, 2002), тем не менее наше исследование и исследование зарубежных коллег позволяют предположить, что этот кормовой объект играет важную сезонную роль в рационе сивуча на отдельных лежбищах (Womble et al., 2005). Так, например, в отдельных коллекциях экскрементов с лежбищ о-ва Бенджамин (Аляска) в 2004 г. корюшка встречалась в каждой пробе экскрементов (Womble et al., 2005). Особенно важны весенние нерестовые скопления корюшки, которые считаются ключевым сезонным источником пищи для сивуча на участках обитания с высокой биомассой этой рыбы (Sigler et al., 2004; Womble et al., 2005).

Исследования кормления в неволе калифорнийского морского льва (схожий со сивучем вид) показали, что восстановление отолитов корюшки составляет всего 46,5% ($\pm 13,7$) (Orr, Harvey, 2001), что способствует недооценке этого кормового объекта в рационе морских львов.

Таким образом, корюшка является одним из ключевых объектов питания для сивуча репродуктивного лежбища м. Козлова в период размножения, но этот кормовой объект отсутствовал в рационе зверей других регионов исследования.

4.1.5 Минтай

Согласно нашим данным, минтай служил одним из основных источников пищи сивуча во всех регионах исследования. Этот вид рыб формируют различные по характеру скопления в течение всех сезонов года. Обилие минтая в рационе сивуча связано с его преобладанием в шельфовых ихтиоценозах: в некоторых акваториях его доля может достигать 90% и более от биомассы всей рыбы

(Шунтов и др., 1993). Особенную значимость в питании молодых сивучей, ограниченных в поисках и поимке объектов питания лишь небольшими глубинами (Richmond et al., 2006), играет молодая минтай, которая образует скопления и обитает в тёплый период года локально на глубинах менее 200 м (Шунтов и др., 1993). Считается, что взрослый минтай старше 4 лет обитает на глубинах более 200 м (Шунтов и др., 1993), мигрируя в верхние слои при нерестовых миграциях.

В исследовании, выполненном по всему ареалу сивуча западного стада в первой половине XX века, минтай почти полностью отсутствовал в составе пищи сивуча (Fiscus, Baines, 1966; Mathisen et al., 1962; Thorsteinson, Lensink 1962; Tikhomirov, 1964). Только Имлер и Сербер (Imler, Sarber, 1947) отметили минтай в 2 желудках сивучей, добытых рядом с о-вом Кодьяк в 1945–1946 гг. Начиная с 1970-х гг. минтай становится постоянным кормовым объектом сивуча, а иногда основным (Calkins, 1998; Frost, Lowry, 1986; Pitcher, 1981). В настоящее время минтай является одним из наиболее часто встречаемых объектов питания сивуча на большей части его ареала (Sinclair, Zeppelin, 2002; Waite, Burkanov, 2006; Womble, Sigler, 2006 и др.). Увеличение значимости минтая в рационе сивуча шло одновременно с ростом биомассы этого вида с 1970-х гг. (Шунтов и др., 1993).

Доступность минтая в течение всего года может обеспечить сивуча кормом в тот момент, когда другие сезонные кормовые ресурсы менее доступны, а высокие биомассы и обилие этого вида позволяют сивучам тратить минимальное количество времени на поиск и добычу этой пищи. Нами было отмечено, что минтай чаще встречался в рационе сивуча с репродуктивных лежбищ, чем на нерепродуктивных. Однако ряд исследователей отмечают, что пищевая ценность минтая в рационе сивуча не высока, и акцентированное питание только доступным минтаем при отсутствии других, более жирных кормовых объектов может плохо влиять на физиологическое состояние животных (Rosen, Trites, 1999). Употребление в пищу исключительно минтая в любых количествах приводит к потере массы тела зверей до 0,6 кг ежедневно при моновидовой диете, состоящей из данного кормового объекта (Rosen, Trites, 1999). Более поздние исследования

уточнили, что минтай не может обеспечить достаточным количеством поступающей энергии молодых особей для обеспечения их физиологических процессов и роста (Trites, 2021). Взрослые особи могут успешно выживать при питании только одним минтаем (Atkinson et al., 2008). При наличии любых других доступных источников пищи сивучи предпочитают их и не потребляют минтай (Womble, Sigler, 2006). В наших образцах экскрементов минтай преобладал в пробах с одним компонентом на двух из трёх лежбищ Охотского моря (о. Завьялова, Ямские о-ва) и на одном лежбище КС региона (м. Кекурный). Однако на лежбищах Охотского моря минтай в рационе часто дополнялся сельдью, а на м. Кекурный рядом других кормовых объектов.

Минтай имеет более крупные и прочные отолиды, которые лучше сохраняются в процессе пищеварения, чем отолиды более мелких рыб, поэтому доля минтая в рационе сивуча переоценивается в сравнении с более мелкими рыбами (Tollit et al., 2003).

Таким образом, высокая частота минтая в рационе сивуча обусловлена обильностью этого корма, что позволяет хищникам тратить меньше времени и усилий на поиски пищи. Однако привлечение дополнительных данных о энергетической ценности этой рыбы показало, что, несмотря на преобладание в рационе, этот кормовой объект не следует считать ключевым, поскольку его питательная ценность ниже, чем у других объектов питания. Минтай не может обеспечить достаточным количеством энергии растущих особей и лактирующих самок, что может быть чрезвычайно важно в зимний период, когда энергетические затраты сивуча существенно возрастают, особенно у лактирующих беременных самок (Svärd et al., 2009; Jeanniard et al., 2009; Calkins, Pitcher, 1982; Boness, Bowen, 1996; Pitcher et al., 1998; Winship, 2000; Winship et al., 2002; Winship, Trites, 2003). Поэтому минтай следует рассматривать как кормовой резерв сивуча, играющий важную роль в питании особей только при отсутствии обилия другой добычи.

4.1.6 Тихоокеанская треска

Тихоокеанская треска встречалась в рационе сивуча по всему району исследования, но составляла важную часть рациона сивуча только в Охотском море на лежбищах о. Завьялова (FO = 55,6 %) и о. Ионы (FO = 6,5%). Треска совершает регулярные ярко выраженные сезонные миграции (Моисеев, 1953). В осенний и зимний периоды рыбы обитают на глубинах 150–220 м. С началом весны и летом большая часть трески мигрирует на мелководье для нереста и нагула. В северной части Охотского моря треска встречается повсеместно, но её скопления распределены неравномерно (Моисеев, 1953; Каика и др., 2013; Овсянников и др., 2013). Для примера, скопления трески встречаются в акватории у о. Завьялова (Каика и др., 2013), где этот объект был важной частью питания сивуча. Ярко выраженная сезонность миграций и постоянство скоплений рыб в акваториях кормления сивуча позволяют эффективно находить и использовать этот трофический ресурс. Во многих исследованиях на американском побережье отмечено, что треска значительно чаще встречается в зимнем рационе сивуча, чем в летнем (Calkins, 1998; Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013). Вероятно, плотные нерестовые скопления трески на мелководье в конце зимы – начале весны предоставляют хорошие кормовые условия для сивуча. Треска является крупной рыбой (Моисеев, 1953), и её потребление может быть недооценено в составе рациона при копрологическом анализе, так как сивуч может разрывать большую добычу на поверхности моря и потреблять только мягкие фрагменты без осевого скелета. Последние исследования с использованием ДНК-анализа непереваренных частей пищи подтверждают, что треска значительно недооценивается в рационе сивуча при анализе экскрементов (Tollit et al., 2017).

Сравнительный анализ наших и опубликованных данных показывает, что тихоокеанская треска имеет невысокую роль в летнем питании сивуча, лишь дополняя его рацион. В зимнее время треска может быть важным кормовым ресурсом сивуча (Calkins, 1998; Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013), но

низкий процент идентификации структур скелета из экскрементов не позволяет оценить реальный вклад этого корма в рацион сивуча.

4.1.7 Камбалы

Камбалы были представлены в рационе сивуча главным образом одним представителем – северной двухлинейной камбалой *Lepidopsetta polyxystra* (Orr & Matarese, 2000). Наиболее часто этот кормовой объект встречался в рационе сивуча Камчатско-Командорского региона (FO = 5,5%), менее – в Охотском море (FO = 1,3%) и отсутствовал в питании сивуча Курильских о-вов. Северная двухлинейная камбала достаточно крупная рыба, достигающая 60 см и массы более 3 кг, но средняя масса рыбы составляет 0,4–0,6 кг. В промысловом запасе на её долю приходится 47% биомассы, а на другие виды камбал – от 4 до 25% (Состояние биологических ресурсов..., 2003).

Для камбал характерны незначительные сезонные миграции для нагула и размножения, но большую часть времени года, за исключением зимнего периода, рыбы обитают на глубинах 50–150 м (Швецов, 1973; 1974; 1978; Бирюков, 2008; Кузнецова, Кунин, 2002). Зимуют половозрелые рыбы – на глубинах 250–300 м (Состояние биологических ресурсов..., 2003) и, соответственно, не доступны для питания сивуча зимой. Нерест проходит в зимне-весенний период. Так, например, у восточных берегов Камчатки нерест проходит в конце апреля — начале мая в прибрежной зоне (Бирюков, 2008). В летний период большая часть рыб располагается на мелководье.

Наибольшую значимость этот вид рыб имел в рационе сивуча с лежбищ Арий камень FO = 15,8% (Командорские о-ва), м. Кекурный (FO = 6,4%) и м. Козлова (FO = 5,3%). Северная двухлинейная камбала, вероятно, включается в рацион сивуча как массовая придонная рыба на мелководье в тёплый период года. Встречаемость двухлинейной камбалы в рационе сивуча северо-восточной части Тихого океана и Алеутских о-вов в среднем составляла FO = 3,6% (Sinclair, Zerpelin, 2002), достигая в отдельных регионах FO = 8,4%.

В опубликованной литературе нет информации о питательной ценности этого кормового объекта для сивуча, а также полноте идентификации непереваренных структур в экскрементах. Скопления камбал менее крупные, чем минтая, сельди, и менее плотные в сравнении с тихоокеанскими лососями в период нерестовых миграций, при этом камбалы ведут скрытный и малоподвижный образ жизни, что может затруднять хищникам их поиск и поимку. Анализ наших и зарубежных данных показывает, что значимость этого объекта добычи в рационе неравномерна в пространстве и зависит от локальных условий обитания рыб. Так, например, известные скопления рыб по восточному побережью п-ова Камчатка (Бирюков, 2008) совпадают с её высокой встречаемостью в рационе сивуча. Камбалы не отмечались в пробах в качестве единственного пищевого объекта, часто дополняя рацион сивуча всеми другими объектами питания. Таким образом, рассмотренные нами данные о встречаемости камбал в рационе и особенностях их распределения в районах охот сивуча показывают, что камбалы не являются основой рациона сивуча или ключевым объектом добычи и встречаются в составе пищи только на отдельных лежбищах, дополняя его рацион при охоте на другие кормовые объекты.

4.1.8 Северный волосозуб

Северный волосозуб многочислен в Кроноцком заливе и на западно-камчатском шельфе (Токранов, 2018). Наибольшую долю этот вид рыб достигал в рационе сивуча Камчатки (FO = 12,7%), незначительно на лежбищах северных Курильских о-вов (FO = 2,4%) и отсутствовал в питании сивуча Охотского моря. Наиболее крупные косяки волосозуба в районе исследования отмечаются у Кроноцкого залива п-ова Камчатка (Токранов, 2018), что соответствует высокой численности этого кормового объекта в составе пищи сивуча. Северный волосозуб – сравнительно мелкая рыба, большинство особей в уловах составляют 24–26 см с массой тела 150–180 г (Токранов, 2018).

Северный волосозуб обитает на глубинах менее 100–150 м (в летние месяцы – 30–50 м) на участках с песчаными и песчано-илистыми грунтами. Нерест проходит в осенне-зимний период на прибрежном мелководье, при этом рыбы образуют скопления в одних и тех же акваториях. В работе по исследованию питания сивуча северо-восточной части Тихого океана (Sinclair, Zeppelin, 2002) отмечено более важное значение этого кормового объекта в зимнем рационе сивуча в сравнении с летним. Таким образом, северный волосозуб может быть объектом питания сивуча не только в летнем рационе, но и быть важной частью рациона в осенне-зимний период, когда этот вид рыб формирует нерестовые скопления на небольших глубинах.

Этот кормовой объект только дополняет рацион сивуча и только на отдельных лежбищах, употребляется совместно с песчанкой, рогатковыми, терпугом, но наиболее часто с минтаем. Большинство проб с северным волосозубом (85,2%) содержало также и минтай. Таким образом, по нашим данным и по опубликованным источникам, этот кормовой объект не являлся ключевым в рационе сивуча, даже на лежбищах с высокой его встречаемостью.

4.1.9 Тихоокеанская песчанка

Песчанка встречалась в летнем питании сивуча всех регионов исследования, но высокая значимость в рационе отмечена на лежбищах п-ва Камчатка – м. Козлова (FO = 33,8%), м. Кекурный (FO = 56,8%). Этот объект питания не встречался в однокомпонентных пробах и, как правило, потреблялся совместно с рядом других кормовых объектов: корюшкой, рогатковыми, тихоокеанской мойвой, липаровыми. Костные структуры песчанки небольшие и непрочные, поэтому этот кормовой объект может быть недооценён в составе пищи сивуча.

Тихоокеанская песчанка – мелкая, полудимерсальная стайная рыба, обычно встречающаяся на мелководье в прибрежной зоне. Так же, как и сельдь, песчанка имеет высокое содержание жиров (Anthony et al., 2000). В тёмное время суток она зарывается в мелкий гравий или песчаный грунт, а нагуливается днём в пелагиали,

формируя плотные скопления вблизи донных укрытий (Худя, 1985; Blackburn, Anderson, 1997). Песчанка является важным и энергетически богатым кормовым объектом для многих рыбоядных хищников, и колебание её численности могут оказывать влияние на динамику популяций многих видов (Лапко, 1994). Способность песчанки зарываться в песчаный грунт влияет на её горизонтальное распределение. Она встречается на тех участках шельфа, где донные отложения представлены песчаным, песчано-галечным и песчано-ракушечниковым грунтом (Худя, 1985). Вероятно, именно поэтому песчанка не встречалась в рационе сивуча большинства лежбищ Курильских о-вов, где шельф узкий и донные отложения представлены сравнительно меньше, чем у лежбищ Охотского моря или Камчатского побережья (Шунтов, 2001).

Песчанка совершает небольшие по протяжённости сезонные и онтогенетические миграции. Половозрелые рыбы ведут прибрежный образ жизни и глубже 100 м не встречаются (Фадеев, 1985; 2005). При обследовании акватории Кроноцкого заповедника, вблизи м. Козлова, песчанка редко встречалась в уловах донного трала на глубинах 20–25 м (Токранов, 1990). Малые размеры рыб и способность зарываться в песок не позволяют выполнить точные оценки биомассы этого вида рыб с использованием траловых орудий лова. В тёплое время года песчанка формирует плотные скопления, что определяет её локальную высокую значимость в питании сивуча летом на тех лежбищах, в акватории которых песчанка обитает. В ряде исследований по северо-восточной части Тихого океана также отмечалось, что песчанка – важная часть рациона сивуча во все сезоны года, в том числе зимой, во многих регионах (McKenzie, Wynne, 2008).

В нашем исследовании, в отличие от данных с неарктической области ареала, песчанка была важным источником пищи только на отдельных лежбищах региона КС, при этом встречаемость рыбы в рационе сильно варьировала от полного отсутствия (м. Шипунский) до $FO = 56,6\%$ (м. Кекурный). Этот кормовой объект часто встречался в питании совместно с другими непромысловыми видами рыб. Таким образом, песчанка дополняет рацион сивуча при охоте на другие виды и, вероятно, не может рассматриваться как ключевая часть его рациона.

4.1.10 Трёхиглая колюшка

Этот объект рациона встречался часто в питании сивуча на лежбищах Камчатско-Командорского региона (FO = 11,6%), редко в Охотском море (FO = 3,1%) и отсутствовал в питании сивуча Курильских о-вов. Особенно высока доля колюшки была в рационе животных с репродуктивного лежбища м. Козлова (FO = 19,0%). При исследовании питания сивуча северо-восточной части Тихого океана колюшка встречалась в рационе на многих лежбищах, но повсеместно в малых количествах (Sinclair, Zeppelin, 2002).

Масса этой рыбы мала, составляет всего порядка 4–10 грамм, длина – 8–11 см (Берг, 1949; Андрияшев, 1954; Савваитова, Максимов, 1987). Для защиты от хищников тело колюшек защищено тремя острыми шипами в спинном плавнике и парой шипов в грудных плавниках.

Исследование состава пищевого комка у представителя семейства рогатковых – дальневосточной широколобки *Megalocottus platycephalus* (Pallas, 1814) – показало, что основными кормовыми объектами в летнем рационе рыб были трёхиглая колюшка и мойва (Максименков, Токранов, 1992). Возможно, колюшка была вторично переваренным объектом, являясь пищей более крупных рыб – объектов питания сивуча. Содержимое желудков рыб перемешивалось с неперевавленными остатками пищи сивуча и оказывалось в его экскрементах. К сожалению, с помощью используемого метода исследований это предположение невозможно проверить, чрезвычайно маленький размер рыбы и её шипы позволяют назвать этот источник пищи случайным и неспециализированным объектом охоты сивуча.

4.1.11 Северный однопёрый терпуг

Северный однопёрый терпуг – наиболее массовый представитель терпуговых рыб в пределах тихоокеанских вод восточного побережья Камчатки и

Курильских о-вов. Играет значительную роль в питании сивуча, наравне с минтаем, практически повсеместно у северо-западной (Панина, 1966; Перлов, 1975; Waite, Burkanov, 2006; Waite et al., 2012) и северо-восточной части Тихого океана (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013). В настоящем исследовании северный однопёрый терпуг был одним из доминирующих кормовых объектов на Курильских о-вах и п-ве Камчатка, но отсутствовал в рационе сивуча Охотского моря на лежбищах о. Ионы, Ямские о-ва и о-в Завьялова. Распространение северного однопёрого терпуга ограничено сравнительно более тёплыми водами, чем в северной части Охотского моря (Золотов, 1986). Отсутствие этого кормового объекта в остатках экскрементов отражает не столько избирательность сивуча к добыче, сколько отсутствие этого объекта в акваториях кормления зверей.

В местах высокой концентрации терпуга, сивучи отдавали предпочтение этому корму, лишь незначительно дополняя рацион другой добычей. Так, например, на лежбищах Курильских островов в отдельных коллекциях экскрементов отмечены остатки только этого кормового объекта. Высокая специализация в отношении питания терпугом обнаружена на нерепродуктивных лежбищах Курильских о-вов: камень Аронт, о. Матуа, о. Симушир, м. Удушливый и реже на восточном побережье Камчатки – камень Шипунский. Животные, не участвующие в размножении, более свободно перемещаются от лежбища к лежбищу и могут задерживаться в местах с доступной и обильной пищей (Womble, Sigler, 2006) в отличие от животных, участвующих в размножении, которые могут использовать только доступные источники пищи вблизи репродуктивных лежбищ. Таким образом, высокая частота встречаемости северного однопёрого терпуга в экскрементах с нерепродуктивных лежбищ отражает высокие концентрации этих рыб вблизи мест отдыха сивуча. Исторические данные (Imler, Sarber, 1947; Thorsteinson, Lensink, 1962; Mathisen et al., 1962) показывают, что терпуговые всегда составляли важную часть рациона сивуча, в том числе на Курильских о-вах (Панина, 1966; Перлов, 1975). Некоторые учёные также предполагают, что исторически репродуктивные

лежбища формировались в акваториях с обильной и легкодоступной пищей, главным образом близи скоплений северного однопёрого терпуга (О.Г. Золотов, устное сообщение). Однако, если при снижении численности терпуга вблизи репродуктивных мест размножающиеся звери не могут уйти к новым кормовым участкам и вынуждены кормиться доступными кормовыми объектами вблизи лежбищ, то не размножающиеся звери более свободно кочуют от лежбища к лежбищу, задерживаются в тех местах, где акватория приносит достаточное пропитание, и покидают те места, где не могут найти достаточно корма.

Северный однопёрый терпуг является промысловым видом, но его вылов крайне неравномерен как по регионам исследования, так и между годами (Золотов и др., 2015). Наибольшие объёмы отмечаются у восточного побережья Камчатки (Золотов и др., 2015) и Курильских о-вах (Ким, 2006), что отражает регионы наибольших скоплений этих рыб. Снижение запасов северного однопёрого терпуга в 2000-х гг. у восточного побережья Камчатки (Золотов и др., 2015) шло одновременно с постепенным сокращением частоты встречаемости этого вида рыб в рационе сивуча данного региона (Усатов и др., 2021). Таким образом, высокая частота встречаемости этих рыб в рационе сивуча, вероятно, отражает их доступные и обильные для сивуча запасы в акваториях кормления, главным образом у восточного побережья Камчатки (Золотов и др., 2015) и центральной части Курильских о-вов (Ким, 2006).

Половозрелые рыбы ведут оседлый образ жизни, не совершая дальних миграций (Золотов, 1986). В прибрежной зоне северный однопёрый терпуг начинает встречаться в конце весны, с повышением температуры мигрирует в прибрежную зону для нагула и нереста (Золотов, 1986; Ким, 2006; Золотов и др., 2015). В этот период года, совпадающий с временем размножения сивуча, терпуг играет важную роль в его питании, являясь к тому же лёгким в поимке, так как самцы терпуга проявляют территориальность и защищают сделанную самкой кладку (Золотов, 1986). В начале зимы терпуг мигрирует на глубины 150–250 м и способен создавать плотные скопления, как, например, у м. Шипунского (Золотов, 1986). Во второй половине зимы, до начала весеннего прогрева вод, терпуг на

шельфе на глубинах менее 200 м, как правило, не встречается. Для однопёрого терпуга характерны отчётливые сезонные вертикальные миграции с глубин более 200 м зимой до 10–35 м летом, в связи с чем энергетические затраты на поимку терпуга зимой существенно выше, чем летом. Исследования на американской стороне ареала также показали, что выедание сивучем терпуга было значительно выше летом и меньше зимой, что связано с плотными скоплениями взрослых и молодых рыб в летнее время и территориальностью самцов рыб (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013).

Пробы экскрементов с терпугом в составе, как правило, содержали незначительную долю других наименований или встречались совершенно без дополнительных объектов питания. Таким образом, однопёрый терпуг является ключевым трофическим ресурсом, и при наличии доступных скоплений терпуга сивучи питаются исключительно им или незначительно дополняют рацион другими кормовыми объектами. Тем не менее даже при незначительных скоплениях терпуга в зоне доступа этот кормовой объект оставался частью рациона, дополняя пищу сивуча при охоте на другие, менее массовые или обильные объекты питания.

4.1.12 Рогатковые

В результате проведённого исследования установлено, что потребление рогатковых сивучами было высоким в Камчатско-Командорском регионе (FO = 40,8%), заметно меньшим на Курильских островах (FO = 7,6%) и в Охотском море (FO = 9,4%). Исследование донных сообществ показало, что доля рогатковых на восточном побережье Камчатки существенно выше, чем в смежных регионах (Золотов, Дубинина, 2013), поэтому высокая частота встречаемости в рационе сивуча Камчатки рогатковых отражает высокие биомассы этих рыб в акваториях кормления зверей.

Рогатковые – повсеместно распространённые рыбы в тихоокеанских акваториях ДВР. Хозяйственное значение невелико. Число видов в северо-

западной части Тихого океана составляет около 70 (Токранов, Орлов, 2012), из которых лишь несколько являются объектами питания сивуча. В летний период большинство видов рогатковых рыб обитает на глубинах до 60 м (Токранов, 1981; 1985; 1990; Токранов, Полутов, 1984). Для некоторых видов рогатковых характерны сезонные вертикальные миграции: весной – в зону прибрежного мелководья, осенью – в верхнюю часть материкового склона, на глубины ниже 200 м. У других видов этих рыб (например, у широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* (Gilbert & Burke, 1912)) значительные вертикальные миграции отсутствуют, и в течение всего года они обычно обитают на глубинах от 100 до 300 м (Токранов, Орлов, 2012). Скопления получешуйников рода *Hemilepidotus* часто приурочены к акваториям с замкнутыми круговыми течениями (Токранов, 1981; 1985). Нерест этих рогатковых происходит в тёплый период года на глубинах от 10 до 40 м (Токранов, 1988). Другие виды, как, например, настоящий получешуйный бычок *Hemilepidotus hemilepidotus* (Tilesius, 1811), нерестятся с октября по январь, при этом кладку охраняет самец (Токранов, 1985). Значительных пространственных миграций взрослые рыбы не совершают, обитая оседло, что позволяет их назвать локальным кормовым ресурсом для сивуча.

Литературных данных о пищевой ценности этого семейства рыб для сивуча недостаточно. К примеру, некоторые виды рогатковых, имеют содержание жира, сходное с тихоокеанскими лососями, взрослым минтаем или треской (Waite, Burkanov, 2006). В литературе отсутствуют пересчётные коэффициенты между величинами потребления и полнотой восстановления этого объекта питания в экскрементах сивуча, что связано с сильным фенотипическим и морфологическим разнообразием между представителями рогатковых.

Исследования на американском побережье показали, что *Hemilepidotus hemilepidotus* использовались сивучем в пищу в три раза чаще зимой, чем летом, однако на отдельных лежбищах рогатковые преобладали в летнем рационе и редко встречались в зимнем (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013).

Таким образом, рогатковые занимают в рационе сивуча заметную роль только у берегов Камчатки, поскольку преобладают здесь в летнее время на глубинах до 100 м (Токранов, 1990). Однако не являются ключевым кормовым объектом, так как всегда потребляются вместе с другими объектами питания. Рогатковые рыбы образуют менее крупные и плотные скопления, чем другие главные источники питания сивуча, такие как минтай, терпуг, тихоокеанские лососи, тихоокеанская сельдь и другие, поэтому этот кормовой объект, вероятно, потребляется хищником в условиях дефицита обилия другой главной добычи.

4.1.13 Липаровые

В данном исследовании липаровые встречались в экскрементах сивуча всех регионов, но, как правило, в малых количествах. Наибольшая их встречаемость отмечена в рационе сивуча Курильских о-вов (FO = 5,1%), менее на лежбищах Курильской гряды (FO = 2,6%) и Охотского моря (FO = 1,9%), что соответствует наибольшей частоте встречаемости этих рыб при тралениях (Дудник, Долганов, 1989; Орлов и др., 2000; Шейко, Федоров, 2000).

Липаровые, или морские слизни, – разнообразное в экологическом отношении семейство, виды которого могут обитать от ультраабиссальных глубин до прибрежного мелководья (Линдберг, 1971). Сивуч может потреблять только прибрежные виды рыб, так как он ограничен к глубоководным погружениям и большинство нырков не превышают 30–50 метров (Loughlin et al., 1998; Olivier et al., 2011). К видам, которые могут встречаться в прибрежных водах, относится род липарисы *Liparis* (Linnaeus, 1766) и карепрокты *Careproctus* (Krøyer, 1862). Первые обитают на глубинах от 0 до 450 м, но преимущественно в прибрежных водах, а вторые встречаются на глубинах от 20 м до 7590 м (Линдберг, 1971; Орлов и др., 2000; Дудник, Долганов, 1989; Шейко, Федоров, 2000). Липаровые рыбы немногочисленны, но повсеместно распространены в водах Охотского, Берингова морей и Тихоокеанского побережья Камчатки (Орлов и др., 2000; Дудник, Долганов, 1989). Рыбы не формируют скоплений в течение

всего жизненного цикла. Обычно рыбы встречаются вместе с другими видами – минтаем, треской, бычками и др. (Орлов и др., 2000; Шейко, Федоров, 2000). Поэтому липаровые не могут быть предсказуемым локальным кормовым объектом для сивуча.

Нерест рыб приурочен к зимним месяцам и для ряда видов отмечается в прибрежной части моря. Исследования показывают, что на многих лежбищах липаровые присутствуют в рационе сивуча северо-восточной части Тихого океана во все сезоны года на многих лежбищах, однако в большинстве случаев значимость этого пищевого объекта в рационе сивуча невысока (Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008; Sinclair et al., 2013). Максимальная частота встречаемости отмечена только на отдельных лежбищах и в зимние месяцы, достигая $FO = 22,0\%$ (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013).

Невысокая частота потребления этих рыб, отмечаемая как в настоящем исследовании, так и у зарубежных авторов, указывает на малую значимость липаровых в рационе сивуча. Липаровые потребляются сивучем совместно с другими объектами питания при кормлении на прибрежных участках акватории, при этом наибольший вклад вносят рыбы рода липарисы, обитающие на прибрежном мелководье и доступные для сивуча в зонах кормодобывания.

4.1.14 Головоногие моллюски

Ранее головоногих моллюсков включали в число наиболее важных объектов питания сивуча во многих ранних исследованиях (Mathisen et al., 1962; Fiscus, Baines, 1966; Pitcher, 1981; Thorsteinson, Lensink 1962; Панина, 1966; Перлов, 1975).

Согласно проведённому исследованию, высокая встречаемость головоногих моллюсков в рационе сивуча ограничена, главным образом Курильскими островами ($FO = 6,3\%$). Реже этот кормовой объект отмечался в рационе сивуча Охотского моря ($FO = 4,4\%$). На лежбищах Камчатско-Командорского региона

кальмары играли крайне незначительную роль в составе пищи животных. Среди обнаруженных нами остатков головоногих моллюсков в пробах экскрементов, вероятно, преобладал командорский кальмар *Berryteuthis magister* (S. S. Berry, 1913), так как этот вид является единственным массовым промысловым объектом из головоногих моллюсков в российских водах с ежегодной добычей около 80–100 тысяч тонн (Бизиков, Алексеев, 1999; Алексеев, 2012). Акватория Курильских островов является основным регионом промысла командорского кальмара (Алексеев, 2020). По данным встречаемости в рационе, кальмары имели более высокое значение в рационе зверей у Курильских о-вов, чем в других регионах, что соответствует главным регионам промысла этого объекта.

Головоногие моллюски собираются в предсказуемые сезонные скопления над прибрежным континентальным шельфом, где они нерестятся (Алексеев, 2020). Молодь формирует скопления над континентальным шельфом, где её потребляет в пищу сивуч вплоть до начала онтогенетической миграции молодых моллюсков в средние (Sinclair et al., 1999) или более глубокие воды (Nesis, 1987). Кальмар является доступным и предсказуемым кормовым ресурсом на акваториях, где он находится в изобилии. Отличительной особенностью этого кормового объекта является формирование плотных и устойчивых скоплений, приуроченных к участкам с высокой динамикой вод (Nesis, 1987; Sinclair et al., 1999; Бизиков, Алексеев, 1999; Алексеев, 2012; Алексеев, 2020), как, например, на тихоокеанском шельфе Курильских островов, где постоянно наблюдаются интенсивные течения (Родионов и др., 2021).

Ранние исследователи отмечали более высокую роль кальмаров и осьминогов в рационе сивуча Курильских о-вов (Панина, 1966; Перлов, 1975), а также на Аляске и Алеутских о-вах (Thorsteinson, Lensink, 1962; Mathisen et al., 1962; Calkins, Pitcher, 1982), чем в нашем исследовании. Эти различия могли быть обусловлены тем, что ранние исследования отбирали пробы из желудков, тогда как наши данные основаны на анализе экскрементов. Взрослые особи гигантского осьминога *Enteroctopus dofleini* (Wülker, 1910), часто отмечаемые в желудках сивуча у п-ова Аляска в прошлом (Thorsteinson, Lensink, 1962; Mathisen et al., 1962;

Calkins, Pitcher, 1982), не попадали в пробы экскрементов в более поздних исследованиях (Sinclair, Zeppelin, 2002), так же как и в нашей работе. Однако исследование ДНК экскрементов совместно с копрологическим анализом (Tollit et al., 2017) показало, что гигантский осьминог недооценивается в рационе при исследовании только экскрементов, а половина неопределённых остатков головоногих принадлежала гигантскому осьминогу (Tollit et al., 2017). Анализ содержимого желудков демонстрирует, что основу пищи новозеландского морского льва *Phocarctos hookeri* (J. E. Gray, 1844) составляет новозеландский кальмар *Nototodarus sloanii* (Gray, 1849), но при исследовании экскрементов морских львов значимость кальмара в составе пищи оказывалась существенно заниженной (Meunier et al., 2009). Таким образом, копрологический анализ может сильно недооценивать роль головоногих моллюсков в составе рациона морских львов. Однако проведённые исследования питания сивуча в неволе (Tollit et al., 2007) показали, что 97,8% съеденных им кальмаров в последующем идентифицируются в экскрементах. Таким образом, сложно однозначно утверждать, изменилась ли частота потребления кальмара в сравнении с прошлыми данными. Можно предположить, что вероятность идентификации кальмаров зависит от их вида и размера. Небольшие клювы кальмаров более подвержены воздействию желудочного сока, могут быть полностью переварены и, соответственно, отсутствовать в экскрементах, но находятся в большом числе при вскрытии желудка. Остатки крупных кальмаров (клювы и линзы глаз) в меньшей степени разрушаются в процессе пищеварения в отличие от мелких остатков, и, соответственно, крупные кальмары восстанавливаются из экскрементов в числе, схожем с их потреблением (Tollit et al., 2007). Самые крупные виды могут съедаться частично не оставляя идентификационных фрагментов в экскрементах.

4.2 Различие между рационами сивуча на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах

Предполагали, что пробы питания, собранные на репродуктивных лежбищах, отражают, главным образом, структуру рациона самок, кормящих щенка, в меньшей степени других половозрастных групп сивуча. В то же время пробы, отобранные на нерепродуктивных лежбищах, показывают особенности рациона животных, не участвующих в размножении. Не размножающиеся особи имеют более низкие энергетические потребности по сравнению с лактирующими самками (Winship, 2000), что, вероятно, должно найти отражение в их трофической экологии.

Частота встречаемости головоногих моллюсков, тихоокеанских лососей и минтая была статистически выше на репродуктивных лежбищах, а керчаковые и тихоокеанская треска значительно чаще встречались в рационе сивуча на нерепродуктивных лежбищах. Частота встречаемости терпуга была выше в пробах с нерепродуктивных мест, но статистически не значимо. Не выявлено различий по другим важным объектам питания сивуча (камбалы, колюшка, песчанка, северный волосозуб, сельдь), что было связано с отсутствием этих рыб в рационе сивуча на большинстве лежбищ Курильских о-вов.

В северной части Охотского моря основную часть рациона размножающихся особей составляет сельдь, дополняемая минтаем. Эти два кормовых объекта формируют основу пищи сивуча репродуктивных лежбищ данного региона. Структура рациона сивуча с репродуктивных лежбищ на Курильских о-вах различалась между местами, но на каждом лежбище доминировал, как правило, один или два объекта питания. Тихоокеанские лососи были абсолютные доминанты в рационе сивуча на репродуктивных лежбищах Брат-Чирпоев, Райкоке, и на этих же лежбищах статистически значимо наиболее часто потреблялись головоногие моллюски. На самом северном репродуктивном лежбище Курильских островов к высокой значимости тихоокеанских лососей в рационе добавилась большая доля минтая в составе пищи. Таким образом,

несмотря на географическую протяжённость региона Курильских островов, тихоокеанский лосось оставался основной частью рациона сивуча на репродуктивных лежбищах, а минтай и головоногие моллюски дополняли состав пищи.

На репродуктивном лежбище м. Козлова, восточное побережье Камчатки, не было отмечено абсолютного доминирования индивидуального кормового объекта в рационе сивуча.

Особи сивуча с репродуктивных лежбищ питались более специализировано массовыми объектами: тихоокеанскими лососями, минтаем, головоногими моллюсками, а в Охотском море – сельдью. Разнообразие ресурсных наименований, съеденных за один кормовой поход, было одинаковым между типами лежбищ, составляя два объекта питания, но различался их состав и стабильность состава. На репродуктивных лежбищах рацион сивуча был стабильным, что отражается в схожести их IQR на всех анализируемых лежбищах, в отличие от нерепродуктивных лежбищ, где IQR сильно варьировал от лежбища к лежбищу.

Самкам сивуча необходимо регулярно возвращаться на лежбище в период лактации, чтобы кормить своих детёнышей. Это ограничивает продолжительность их кормовых походов (Merrick, Loughlin, 1997; Rehberg et al., 2009; Olivier et al., 2011) в отличие от нерепродуктивных зверей, которые могут перемещаться на более дальние расстояния в поисках пищи (Алтухов, Бурканов, 2004; Мамаев, 1999; Алтухов, 2012). В результате проведённого исследования было установлено, что самки сивуча в период лактации сосредотачивались на кормлении кормовыми объектами, формирующими крупные и предсказуемые запасы пищи. К таким кормам относятся тихоокеанский лосось, минтай и головоногие моллюски. Кроме того, в работе отметили, что структура питания самок была схожа между исследуемыми регионами и более ранними исследованиями, что указывает на то, что все сообщество сивучей регулярно использует одни и те же стабильные кормовые районы. Таким образом, наличие сезонно предсказуемых ресурсов добычи вблизи лежбищ может иметь решающее значение для снижения

энергозатрат на перемещение к местам кормёжки, а также на увеличение порции энергии, выделяемой на кормление и передаваемой потомству во время длительного периода лактации. По-видимому, репродуктивные лежбища сивуча располагаются вблизи акваторий, где поиск пищи наиболее эффективен, а в рационе размножающихся особей преобладают кормовые объекты, скопления которых распределены в пространстве предсказуемым образом.

4.3 Роль разнообразия рациона в трофической экологии сивуча

В ряде исследований было показано, что недостаток разнообразия в питании мог быть потенциальным фактором снижения численности тюленей (Merrick et al., 1997; Sinclair et al., 1994) и птиц (Sinclair et al., 1994) в экосистеме северной части Тихого океана в середине 1970-х годов.

В данном исследовании определили, что рационы сивучей на лежбищах регионов Охотского моря и Курильских островов были высокоспециализированными по поглощаемым кормовым объектам, что подтверждается небольшим количеством на пробу, а также низкими значениями энтропии индекса Шеннона. Отличия в разнообразии рациона были отмечены в питании сивуча региона КС. Особи с репродуктивного лежбища м. Козлова (п-в Камчатка) питались в процессе каждого кормового похода небольшим набором пищевых объектов (два объекта на одну пробу), что в целом было схоже с разнообразием рациона сивуча Курильских о-вов, Охотского моря. Однако объединённая информация по всем кормовым пробам с лежбища м. Козлова показала самое высокое разнообразие потребляемой добычи (более 5 из 7 выделенных категорий согласно индексу Шеннона). Сивучи, в процессе своих кормовых походов в регионе КС, питались разнообразными видами пищи, что приводило к значительному разнообразию в составе кормовых объектов, отражённом в образцах их экскрементов. Возможно, это свидетельствует о неустойчивости, непостоянстве распределения кормовых пятен на участках

кормодобывания сивуча региона КС или о высоком видовом разнообразии добычи в зоне доступа. Большие различия состава потребляемой пищи между кормовыми походами не типичны для сивуча репродуктивных лежбищ. Это подтверждается тем, что на Курильских островах и в северной части Охотского моря рацион животных на каждом лежбище состоял в основном из 1–3 объектов питания, что согласуется с результатами, полученными на репродуктивных лежбищах вдоль побережья Америки (Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; McKenzie, Wynne, 2008; Trites, Calkins, 2008). Вероятно, участки концентраций кормовых ресурсов сивуча в акваториях у лежбищ регионов Курильские о-ва и Охотское море постоянны, что определяет стабильность рациона зверей и устойчивые высокоспециализированные рационы. В регионе КС сивуч компенсировал отсутствие стабильных концентраций добычи широким спектром альтернативных кормовых объектов. Состояние популяции сивуча может быть благополучным, даже если рацион ограничен одним или двумя ключевыми ресурсными наименованиями, если общее количество пищи стабильно и высоко, как это было нами показано для лежбищ Охотского моря и Курильских о-вов. Поэтому разнообразие доступной пищи для сивуча менее важно, чем постоянство её расположения. Однако риски при снижении обилия или доступности главных объектов питания понижаются, если существуют альтернативные источники пищи (Sinclair et al., 1994). Таким образом, сивуч — это хищник использующий плотные и обильные скопления локального ресурса пищи, которые предсказуемы и постоянны вблизи каждого лежбища. Сивуч перемещается между ранее выявленными участками скоплений добычи, что отражается в узких трофических спектрах на каждом лежбище. Однако такая стратегия делает сивуча уязвимым к перераспределениям пищи и может затруднять поиск объектов питания, если добыча непредсказуема или не формирует плотных доступных скоплений, как отмечено нами для региона КС. В этом случае сивуч потребляет широкий ассортимент добычи, что может быть менее выгодной трофической стратегией.

4.4 Изменения рациона сивуча в водах Дальнего Востока России в 2000-х гг.

В данном исследовании определили, что 14 объектов питания являются главными, так как частота их встречаемости (FO) составила более 5%. Согласно исследованию Вэйта и Бурканова (Waite, Burkanov, 2006), в период 2000–2003 гг. наиболее важными были 15 кормовых объектов (Таблица 21).

Таблица 21 - Частота встречаемости (FO, %) объектов питания в экскрементах сивуча у побережья Азии, % (Waite, Burkanov, 2006)

Объект питания	Северная часть п-ва Камчатка	Южная часть п-ва Камчатка	Северные Курилы (нерепродуктивные)	Северные Курилы (репродуктивные)	Южные Курилы	Северная часть ОКН	Воды Дальнего Востока России
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ammodytes hexapterus</i>	31,4	95,2	1,9	2,4	29,6	0,5	10,6
<i>Cephalopoda</i>	6,6	4,8	8,2	20,9	21,6	14,9	14,2
<i>Clupea pallasii</i>	0,9	0	0,2	2,0	0,8	67,7	9,2
<i>Cottidae</i>	53,1	92,9	8,6	10,1	76,8	25,4	25,7
<i>Engraulis sp.</i>	0	0	0,2	0	50,4	2,0	4,2
<i>Eumicrotremus sp.</i>	1,3	2,4	2,1	3,6	0,8	0,5	2,4
<i>Gadidae</i>	1,3	42,9	0,4	0,2	6,4	1,0	2,1
<i>Gadus macrocephalus</i>	11,5	2,4	1,3	4,4	41,6	1,5	6,9
<i>Gasterosteidae</i>	17,7	14,3	0,2	1,6	0	0	3,4
<i>Hexagrammidae</i>	7,5	7,1	2,9	3,8	8,8	0	3,1
<i>Leuroglossus schmidti</i>	0	0	1,3	20,9	0	2,0	7,1
<i>Liparidae</i>	7,1	11,9	9,5	2,6	8,8	4,0	7,1
<i>Mallotus villosus</i>	35	38,1	0	2,2	0	0,5	6,6
<i>Myctophidae</i>	2,2	0	0,8	2,8	0	1,0	1,6
<i>Oncorhynchus sp.</i>	14,6	0	10,7	60,4	5,6	41,8	29,9

Продолжение Таблицы 21

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Osmerus mordax</i>	5,3	0	0	0	2,4	0	0,9
<i>Pholididae</i>	0,4	4,8	1,7	0,2	12,8	1,5	2,1
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	69,5	4,8	98,1	58,8	27,2	0,5	65,7
<i>Pleuronectiformes</i>	11,5	16,7	0,4	1,6	5,6	2,5	3,4
<i>Polychaete</i>	15,0	9,5	7,3	7,2	4,0	16,9	10,1
<i>Prickleback sp.</i>	0	2,4	3,2	1,0	12,0	0,5	2,8
<i>Raja sp.</i>	12,4	0	0,6	1,4	6,4	1,5	3,0
<i>Theragra chalcogramma</i>	62,4	23,8	6,5	38,4	14,4	65,2	32,4
<i>Trichodon trichodon</i>	8,8	2,4	1,7	0,6	0,8	0	2,2

В общей сложности, 16 кормовых объектов вошло в состав главных объектов добычи сивуча района исследования (Waite, Burkanov, 2006; наши данные) (Таблица 22). Минтай, тихоокеанские лососи, головоногие моллюски, рогатковые сохранили преобладающее значение с постоянным устойчивым присутствием в питании сивуча всех регионов исследования. Тихоокеанские лососи и головоногие моллюски снизили частоту встречаемости в рационе сивуча во всех трёх регионах исследования. Эти вариации имели региональную специфику, и наиболее значительные изменения (ФО более чем на 5%) происходили в регионе Охотского моря.

Изменения частоты встречаемости объектов питания были сглажены по всему району исследования или регионам. На каждом лежбище изменения величины потребления главных объектов питания в рационе могли быть более ярко выражены.

Таблица 22 – Изменение частоты встречаемости главных объектов питания (более 5%) в рационе сивуча района исследования, согласно прежнему (Waite, Burkanov, 2006) (2000–2003 гг.) и данному исследованию (2004–2008 гг.)

№	Объект питания/регион	KUR	КС	ОКН
1	2	3	4	5
1	Мойва	-*	-27,5	-
2	Сельдь	-	-	-13
3	Тихоокеанская треска	-	-10,4	-
4	Скаты	-	-9,8	-
5	Тихоокеанские лососи	-10,0	-3	-14,8
6	Дальневосточная серебрянка	-8,7	-	-
7	Трехиглая колюшка	-	-6,1	-
8	Головоногие	-3,6	-0,5	-7,9
9	Липаровые	-1,0	-4,5	-
10	Рогатковые	2,2	+8,5	-16
11	Тихоокеанская песчанка	-	-1,7	-
12	Камбалы	-	+0,1	-
13	Минтай	6,9	+1,6	-2,9
14	Тихоокеанская зубастая корюшка	-	+2,8	-
15	Северный волосозуб	-	+3,9	-
16	Северный одноперый терпуг	7,8	+10,9	-
Число собранных проб		1027/415**	268/346	201/155

Примечание: * – объект питания в рационе не отмечен; 1027/415** – число проб прежнего и настоящего исследования. КС – регион восточное побережье п-ова Камчатка и Командорских о-вов; KUR – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море.

Охотское море

Все пять главных объектов добычи сивуча указанного региона снизили частоту встречаемости, четыре из них значимо (ФО более чем на 5%). Максимальное падение ФО отмечено для тихоокеанских лососей (14,8%) и рогатковых (16%). Только минтай остался стабильным источником пищи сивуча Охотского моря, незначительно сократив ФО (-2,9%). Несмотря на общее снижение ФО, все объекты питания сивуча этого региона остались в составе главных объектов добычи с высокой частотой встречаемости в питании.

Камчатка и Командорские о-ва

Рацион сивуча на п-ве Камчатка и Командорских о-вах выделялся высоким разнообразием спектра добываемой пищи. По результатам данной и более ранних работ, основу питания сивуча данного региона составляют 14 главных кормовых объектов. В пределах указанного региона в рационе у сивуча увеличилась доля одноперого терпуга, северного волосозуба, тихоокеанской зубастой корюшки, минтая и камбал, но только ФО терпуга изменилось значительно (более чем на 5%). Семь объектов питания КС региона снизили значимость в рационе, три из них более чем на 5% (мойва, треска, скаты). Наибольшие изменения отмечены для терпуга (увеличение на 10,9%) и мойвы (сокращение ФО на 27,5%). Головоногие моллюски оставались стабильной добычей в рационе сивуча на Камчатке и Командорских о-вах (ФО изменение 0,5%). Таким образом, состав ключевых объектов питания КС региона ($FO > 5\%$) сократился с 14 кормовых объектов до 10, согласно настоящему исследованию.

Курильские о-ва

На протяжении 2000-х гг. питание сивуча региона Курильских о-вов состояло главным образом из 7 объектов добычи. В рационе снизилась важность 4 главных кормовых объектов региона, у двух значительно: тихоокеанские лососи (-10%) и дальневосточная серебрянка (-8,7%). Три объекта питания увеличили долю в рационе, но только минтай и терпуг более чем на 5% ФО. Согласно исследованию, дальневосточная серебрянка перестала встречаться в составе главной добычи сивуча данного региона, что привело к сокращению числа главных кормов с 7 до 6 объектов.

Возможные причины изменения рациона сивуча на протяжении 2000-гг.

Детальный анализ тенденций изменений рациона питания был ограничен в связи с неравномерным распределением выборки по регионам. Ранние опубликованные данные предоставляют только общую информацию о питании сивуча в границах ДВР, что ограничивает возможность детального сравнительного анализа. Однако вполне вероятно, что в 2000-х гг. произошли изменения в потреблении некоторых кормовых объектов, связанные с

увеличением доступности или биомассы одних видов и уменьшением других. В большей степени изменился список главных объектов питания региона КС, чем других. Наибольшее снижение отмечено для тихоокеанской мойвы в данном регионе. Специализированных исследований запасов мойвы в регионе КС не проводилось, поэтому нет данных о колебаниях численности этой рыбы. Мойва относится к короткоцикловым рыбам, и её скопления нестабильны (Науменко, 1990). Согласно другим работам (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013 и др.), мойва в рационе сивуча отмечается нерегулярно, хотя иногда занимает важную часть в составе его пищи. Данный вид рыб не является объектом промышленного рыболовства, поэтому различия можно объяснить естественными изменениями в обилии и доступности данного объекта питания.

Нами был отмечен сильный прирост частоты встречаемости северного однопёрого терпуга как в Камчатско-Командорском регионе, так и на Курильских о-вах. Это было связано с увеличением его запасов в указанных регионах в сравнении с началом 2000-х гг. (Золотов и др., 2015). Лососи были представлены в группе главных видов в рационе в предшествующем исследовании питания сивуча, но с большей частотой встречаемости во всех регионах исследования в сравнении с нашими данными.

В данном исследовании мы отметили снижение FO всех главных объектов питания рациона сивуча северной части Охотского моря, что может отражать изменения в распределении и/или обилии трофических ресурсов этого региона. Можно предположить, что взаимосвязь между обилием кормовых ресурсов и FO специфична для каждого кормового объекта, региона и времени сбора проб экскрементов. Незначительные изменения, вероятно, могут быть связаны с естественными процессами или быть случайными составляющими в зависимости от места и количества собранных проб. Однако более масштабные изменения FO, как показанные нами для региона ОКН, отражают действительные изменения в доступности добычи на участках акваторий кормления зверей. Тем не менее, несмотря на общее снижение FO, объекты добычи сивуча данного региона остались одними из ключевых видов жертв. Таким образом, их стабильное

присутствие в рационе может свидетельствовать об устойчивой важности этих ресурсных наименований в питании сивуча данного региона.

В целом, анализ данного и предыдущих исследований показывает, что, несмотря на колебания в частоте потребления объектов питания, структура рациона сивуча у азиатского побережья в летний период оставалась стабильной на протяжении 2000-х годов.

4.5 Сравнение структуры летнего питания сивуча в водах Дальнего Востока России с исследованиями на американском побережье

Основа рациона сивуча Алеутских о-вов и залива Аляска в 2000-х гг. включала 13 кормовых объектов с частотой встречаемости $FO > 5\%$. В их число входили: тихоокеанская треска, минтай, стрелозубый палтус, двухлинейная камбала, северный однопёрый терпуг, сельдь, тихоокеанские лососи, северный волосозуб, тихоокеанская песчанка, бычки получешуйники, липаровые, морские окуни, головоногие моллюски.

В данном исследовании обнаружен набор кормовых объектов, схожий с тем, который был выявлен в ходе предыдущих исследований, проведённых в заливе Аляска и на Алеутских о-вах в 2000-х годах (Sinclair et al., 2013). Несмотря на различия в доминировании объектов добычи, девять главных объектов питания были общими: тихоокеанская треска, минтай, северный однопёрый терпуг, сельдь, тихоокеанские лососи, северный волосозуб, тихоокеанская песчанка, бычки получешуйники, головоногие моллюски.

Большинство главных составляющих рациона схожи на всём ареале сивуча по азиатскому и американскому побережью. Однако спектр главных кормовых объектов сивуча в восточной части ареала был более разнообразен и включал дополнительно 6 объектов питания (морские окуни, скаты, мойва, стрелозубый палтус, лисичковые). Эти элементы рациона встречались и в нашем исследовании, но их значение в рационе было невелико, и они не были включены в состав

главных пищевых объектов. Различия в структуре рациона сивучей в нашем исследовании и в исследовании, проведенном на американском побережье, могут быть обусловлены двумя причинами. Различия частоты встречаемости объектов добычи в рационе сивуча может отражать различия в распределении и обилии пищи на участках кормодобывания. Это может быть связано с локальными особенностями обитания гидробионтов в акваториях, прилегающим к каждому лежбищу. В пределах ареала сивуча гидробиологические условия среды обитания различались, и, соответственно, набор преобладающих видов гидробионтов отличался в каждом конкретном регионе. Исследования питания сивуча американского побережья включают большее разнообразие акваторий, вследствие чего список объектов пищи отражает большее разнообразие условий обитания кормовых объектов. Второй причиной может являться разный временной и сезонный охват наших и американских исследований питания сивуча. Основой настоящего исследования были пробы, собранные только летом, а зарубежные исследования охватывали все сезоны года.

Несмотря на региональную специфику и различные исследовательские усилия, рацион сивуча схож по всему ареалу от побережья Азии через Алеутские о-ва до побережья Северной Америки. В каждом конкретном местообитании сивуч стабильно специализируются на 1–3 ресурсных объектах, которые наиболее постоянны и пространственно устойчивы в акваториях охот. Таким образом, наши данные дополнили уже имеющуюся информацию по трофической экологии сивуча для ранее не изученной части его ареала.

4.6 Взаимодействие между сивучем и коммерческим рыболовством

Региональные различия состава вылова и рациона сивуча

Наш анализ показал, что основу вылова в акваториях у лежбищ составляют минтай, терпуговые, треска, камбаловые, рогатковые, кальмары, сельдь. Несмотря на разнообразие состава уловов, эти виды составляют основу коммерческого

рыболовства вблизи лежбищ сивуча. В каждом регионе отмечались специфические особенности состава вылова и структуры рыболовства. Установленные ключевые промысловые виды также являются основной добычей сивуча, согласно настоящему исследованию. Региональные различия в составе основных промысловых видов соответствовали региональным различиям рациона сивуча. Так, например, вдоль восточного побережья Камчатки наблюдалось наибольшее разнообразие спектра рациона сивуча, что также соответствовало наибольшему видовому разнообразию вылова среди всех исследованных нами регионов. У лежбищ Курильских о-вов терпуги были главным пищевым компонентом в рационе сивуча, и они же составляют главную часть вылова этого региона. В северной части Охотского моря ключевой объект питания сивуча – сельдь, что также соответствовало основе промышленного рыболовства в этом регионе. Ранние исследования рациона сивуча на о-ве Карагинский не позволяют достоверно сопоставить его с данными рыболовства, поэтому для этого региона невозможно сделать выводы о влиянии коммерческого промысла на сивуча. Таким образом, как сивуч, так и коммерческое рыболовство ориентируются на одни и те же группы гидробионтов, характерные для каждого региона.

Согласно настоящему исследованию, менее важными для рыболовства, но составляющими большую долю в рационе морских львов были лососевые. Данные рыбы могут быть недооценены при анализе данных ССД, поскольку значительная часть их вылова приходится на прибрежное рыболовство и, соответственно, не отражено в данных о промысле на судах. Василец и Терентьев (2009) подсчитали, что в 2001–2006 гг. судовой промысел тихоокеанских лососей относительно объёмов общего изъятия был незначителен: кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) (7,7%), кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) (6,5%), чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) (3,2%), горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (1,4%), за исключением нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792), для которой судовой промысел дрифтерными сетями достигал до 40,6% от общей биомассы вылова (Василец, Терентьев, 2009). Следовательно, уловы тихоокеанских лососей, указанные в настоящем анализе, сильно занижены,

и в действительности могут составлять значительный объем трофических ресурсов сивуча.

Не обнаружено коммерческого рыболовства других важных объектов питания сивуча; тихоокеанская песчанка (6,4% от общего рациона сивуча района исследования), трехиглая колюшка (2,0%), северный волосозуб (2,4%), тихоокеанская мойва (1,3%), липаровые (1,5%), тихоокеанская зубастая корюшка (1,3%), которые в сумме составляли 14,9% от рациона сивуча района исследования. Однако, по нашим данным, эти виды никогда и не выявлялись в составе однокомпонентных проб, поэтому их нельзя отнести к основным кормовым объектам. Следовательно, хотя эти объекты питания встречаются в рационе сивуча, они потребляются хищником лишь попутно, во время охоты на основные кормовые объекты (северный однопёрый терпуг, минтай, тихоокеанская сельдь и тихоокеанские лососи).

Таким образом, несмотря на широкий ассортимент добычи сивуча, основу его кормовой базы формируют промысловые виды, в то время как другие виды рыб лишь дополняют рацион вида и не служат основой пропитания.

Сезонность глубин вылова рыболовства и глубин погружения сивуча

Исследования кормового поведения сивуча с помощью телеметрических устройств показали, что зимой звери ныряют глубже и уходят дальше в поисках пищи, чем летом (Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Rehberg et al., 2009). В настоящем исследовании отметили, что для большинства ключевых промысловых объектов характерен лов на мелководье летом и более глубоководный промысел в остальные времена года. Полностью отсутствовали сезонные вариации глубин лова кальмаров в акваториях у лежбищ Курильских о-вов.

Таким образом, в холодное время года трофические ресурсы становятся менее доступными, вынуждая зверей нырять глубже и уходить от лежбища дальше в поисках пищи, что также подтверждается смещением глубин коммерческого лова на более глубокие участки, что было отмечено в настоящем исследовании.

Влияние коммерческого рыболовства на сивуча

Исследования показывают, что состояние популяции сивуча на восточном побережье Камчатки находится в состоянии стагнации после катастрофического сокращения в отличие от Курильских о-вов и Охотского моря (Burkanov, Loughlin, 2005; Бурканов и др., 2008; Altukhov et al., 2015; Burkanov et al., 2021 и др.). Численность сивуча растёт или стабильна в Охотском море, стабильна на большинстве лежбищ Курильских о-вов, а наиболее негативные тенденции в численности животных отмечены у восточного побережья Камчатки (Burkanov, Loughlin, 2005; Бурканов и др., 2008; Altukhov et al., 2015; Burkanov et al., 2021 и др.). В этом регионе последнее репродуктивное лежбище вида сохранилось у м. Козлова, а два других угасли. На последнем сохранившемся репродуктивном лежбище рождается чуть более 100 щенков ежегодно, при общей численности зверей старше одного года порядка 300 особей (Усатов и др., 2014). Популяция сивуча у восточного побережья Камчатки находится в состоянии упадка с середины 1990-х годов и по настоящее время.

Выявленные в настоящей работе региональные особенности в интенсивности рыболовства указывают на значительно более высокое давление рыболовства на акватории у лежбищ сивуча по восточному побережью Камчатки, чем во всех других рассмотренных регионах. Максимальная промысловая нагрузка была выявлена в Авачинском заливе. Ранние публикации также отмечали в Авачинском заливе самый высокий промысловый пресс среди всех Тихоокеанских заливов восточного побережья Камчатки (Коростелев, Василец, 2004; Василец, Терентьев, 2009), и было предложено ввести ограничения на промысел с использованием снюрревода в этом районе (Коростелев, Василец, 2004). Таким образом, описанные в других работах акватории интенсивной промысловой нагрузки (Коростелев, Василец, 2004; Василец, Терентьев, 2009), совпадают с выявленными в данном исследовании акваториями интенсивного промысла. Кроме того, существует ещё один локальный участок акватории с высокой промысловой нагрузкой тралами – вблизи м. Камчатский, Камчатский залив (Василец, Терентьев, 2009). Данная акватория не была охвачена нашим исследованием, так как на м. Камчатский сивучи после катастрофического

сокращения численности перестали размножаться и данное репродуктивное лежбище угасло совсем (Burkanov, Loughlin, 2005). Таким образом, в регионе с высокой нагрузкой коммерческого рыболовства, выявленным в ходе анализа, наблюдаются наиболее негативные тенденции численности по сравнению с регионами с меньшим рыболовным давлением на трофические ресурсы сивуча (Курильские о-ва). Регион с минимальной промысловой нагрузкой характеризуется положительной тенденцией численности сивуча (Охотское море). Вместе с тем было показано, что на восточном побережье Камчатки, где наиболее интенсивно ведётся промысел и где численность сивуча сокращается, закрытых для промысла участков рядом с лежбищами практически нет. По данным наших исследований, наиболее часто закрытые акватории расположены у лежбищ сивуча на Курильской гряде (10 из 11 рассмотренных акваторий). В северной части Охотского моря только Ямские о-ва имеют 2-мильную закрытую акваторию, а у остальных лежбищ она отсутствует.

Ранее было отмечено (Zeppelin et al., 2004), что сивуч и промышленное рыболовство используют схожий размерный состав минтая и терпуга, что может говорить о возможном взаимодействии между рыбным промыслом и сивучем за эти трофические ресурсы. На участках акватории с интенсивным траловым промыслом происходит разрушение среды обитания рыб, проявляющих территориальность в местах нереста (Cooper, McDermott, 2011). Крупные косяки рыб, важные для питания сивуча, разбиваются, рассеиваются или полностью уничтожаются траловым промыслом, что затрудняет добычу пищи для этого вида (Collie et al., 1997; Pauly et al., 1998; Witherell, Coon, 2000; Lauth et al., 2007; Pauly, 2007; Watling, Norse 2008; Cooper, McDermott, 2011).

Наши данные показали, что зимой пища для сивуча становится менее доступной, но в то же время объем коммерческого улова, наоборот, увеличивается. Ряд исследований показал, что в зимний период энергетические затраты зверей сильно возрастают (Svärd et al., 2009; Winship, 2000 и др). Глубоководные кормопоисковые погружения зимой вынуждают животных идти на риск, так как поиск глубоководной добычи требует значительно больше

энергии, чем кормление на прибрежном мелководье. Подобный способ глубоководного кормодобывания может оправдывать себя только в том случае, если объекты питания предсказуемы и достаточно обильны для компенсации высоких энергетических затрат на их поиск и добычу. В случае снижения упитанности животных из-за недостатка пищи или по другим причинам, затраты энергии при глубоководных погружениях ещё значительно возрастают (Cole et al., 2023), дополнительно осложняя поиски пищи. Это делает глубоководное кормление ещё более зависимым от устойчивых и плотных скоплений добычи. Как и сивуч, промысел ориентируется на предсказуемые и плотные скопления гидробионтов, которые промысловые суда находят, опираясь при этом на данные о выловах прошлых лет, результаты рыбопоисковых экспедиций и информацию о наличии необходимого объекта промысла, получаемую в реальном времени с эхолота судна. Следовательно, может наблюдаться взаимоотношения между сивучем и коммерческим рыболовством в использовании одних и тех же скоплений гидробионтов в акваториях у лежбищ. В зимний период взаимоотношения «сивуч – коммерческое рыболовство» могут значительно обостряться, так как доступность трофических ресурсов снижается.

4.7 Трофическая экология сивуча

Выявленные настоящим исследованием региональные особенности питания сивуча согласуются с рассмотренными нами сезонными и батиметрическими особенностями распределения объектов пищи, входящих в его рацион, а также региональной спецификой структуры вылова коммерческого рыболовства. Наши исследования экологии основных жертв показали, что ключевой добычей сивуча являются виды с ярко выраженной сезонностью присутствия у берега или на шельфе в зависимости от времени года. Для кормовых объектов сивуча характерны плотные скопления на стадиях их жизненного цикла, как, например, нерестовые скопления северного однопёрого терпуга, тихоокеанских лососей,

минтая, тихоокеанской сельди, трески, мойвы, корюшки, камбал. Формируемые скопления жертв постоянны в пространстве и приурочены к специфическим гидробиологическим условиям, таким как особенности структуры дна, специфическим температурным режимам, динамики вод. Нерестовые миграции тихоокеанских лососей, тихоокеанской сельди, мойвы и корюшки происходят регулярно в пространстве и времени, как и скопления северного однопёрого терпуга, тихоокеанской трески, камбал, минтая приурочены к одним и тем же участкам со специфическими гидробиологическими условиями, характерными для каждого вида гидробионта. Концентрация добычи, в свою очередь, влияет на выбор мест питания хищников (Goebel et al., 1991; Antonelis et al., 1997; Robson et al., 2004; Fadely et al., 2005; Ream et al., 2005; Zeppelin, Ream, 2006; Sterling, Ream, 2004; Hunt et al., 2008; Call, Ream, 2012). Сезонные и онтогенетические миграции рыб и головоногих моллюсков являются хорошими индикаторами расположения мест и глубин поиска пищи для сивуча. Однако в каждом регионе сезонные особенности распределения главных объектов питания специфичны, как было показано в нашем исследовании. Для их эффективного использования у животных должны быть ассоциации местоположения концентраций кормовых ресурсов с конкретным участком акватории и временем успешной кормёжки.

Сивуч не ведёт пелагический образ жизни и в отличие от большинства морских млекопитающих менее физиологически адаптирован к продолжительным и глубоким погружениям за добычей (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Raum-Suryan et al., 2004; Briggs, 2005; Rehberg, 2005; Fadely et al., 2005; Rehberg et al., 2009; Lander et al., 2010). Ограниченная адаптация морского льва к морскому образу жизни вынуждает его использовать, главным образом, прибрежные кормовые ресурсы, что сокращает участки, доступные для охоты. Поэтому размер кормового участка сивуча значительно меньше, чем у других морских хищников, совершающих регулярные и протяжённые миграции.

Показано, что границы выделенных регионов питания были устойчивы и соответствовали тем же регионам, что были выделены в ранней публикации в этом же районе (Waite, Burkanov, 2006). Полученные результаты соответствовали

исследованиям питания сивуча в неарктической области – структура рациона питания сивуча на протяжении десятилетий в каждом регионе устойчива (Sinclair, Zeppelin, 2002; Sinclair et al., 2013). Таким образом, стабильная структура рациона отражает уникальные и устойчивые региональные особенности поведения особей по поиску и добычи пищи.

Кормовые походы лактирующих самок сивуча относительно короткие и отличаются друг от друга в зависимости от репродуктивного лежбища (Burkanov et al., 2011). Молодые самки затрачивают больше времени на поиск и добычу пищи, чем взрослые (Burkanov et al., 2011). Это может указывать на то, что с возрастом самки оптимизируют кормовое поведение, тратя меньше времени на поиск и добычу пищи, перемещаясь между ранее выявленными кормовыми пятнами. Этот вывод был подтверждён выявленными нами стабильными пищевыми рационами репродуктивных особей, нацеленных на одни и те же группы гидробионтов на каждом лежбище. Это позволяет предположить, что как кочёвки зверей, так и их кормовые походы основаны на выстроенном в течение всей жизни представлении об акватории участка обитания, включающей информацию о динамике пищевых пятен и о физико-химических параметрах среды. Границы участков обитания сивуча и соответственно, участков акватории их охот определены местами расположения репродуктивных лежбищ, так как сивучи не совершают длительных миграций, а перемещаются от одного лежбища к другому в пределах своего участка обитания, центром которого является место размножения (Baker et al., 2005; O’Corry-Crowe et al., 2006).

Устойчивое кормопоисковое поведение может играть ключевую роль в эффективном использовании участка обитания (Kawai, 1965; Whiten et al., 1999), которое специфично для каждого региона и отражает способы использования сезонного распределения трофических ресурсов. Например, поиск пищи у сивуча побережья Камчатки включают использование рыболовецких судов в качестве источника пищи (Fomin et al., 2014; Фомин и др., 2014) и формирование зимних залежек вблизи рыбоперерабатывающих предприятий в г. Петропавловске-Камчатском (Никулин, Вертянкин, 2008; Fomin et al., 2014; Фомин и др., 2014).

Такое поведение зависит от пола, поскольку большинство особей – нахлебников коммерческого рыболовства – являются самцами и из года в год стабильно используют промысел в качестве источника пищи (Никулин, Вертянкин, 2008; Fomin et al., 2014; Фомин и др., 2014). Таким образом, в каждом регионе для особей существует устойчивая закономерность в поиске пищи, характерная как для самок, так и для самцов. Однако зимой самки, в отличие от самцов, не могут удаляться далеко от мест, где они оставили своих детёнышей, поэтому они более уязвимы к изменениям в распределении трофических ресурсов в акваториях вблизи лежбищ.

Мы предполагаем, что оптимальная трофическая стратегия – использование концентрированных пятен добычи, которые представляют собой плотные скопления кормовых объектов (сельдь, лососи, песчанка, минтай, треска). Этой же стратегии способствует и совместная охота (Крушинская, 1983), при которой сивучи помогают друг другу в поимке жертв. Совместная охота на плотных скоплениях жертв широко распространена среди морских млекопитающих: косаток *Orcinus orca* (Baird, 2000), горбчатых китов *Megaptera novaeangliae*, Borowski, 1781 (Kieckhefer, 1992), гренландских китов *Balaena mysticetus*, Linnaeus, 1758 (Wursig et al., 1985), финвалов *Balaenoptera physalus*, Linnaeus, 1758 (Whitehead, Carscadden, 2011) белух *Delphinapterus leucas*, Pallas, 1776 (Огнетов, 2022). Ларги, совместно кормящиеся на косяках тихоокеанских лососей в эстуариях рек (Бурканов, 1990), также опосредовано помогают друг другу поймать добычу. На кормёжке в море сивучи чаще встречаются группами, реже поодиночке (Панин, 1982; Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003), что также может свидетельствовать о том, что особи охотятся сообща. Согласно данному исследованию, такая трофическая стратегия была характерна для особей на Курильских о-вах и в Охотском море, где на каждом конкретном лежбище животные устойчиво потребляли лишь несколько ресурсных наименований. Чтобы совместная охота была успешной, объекты питания должны быть предсказуемы в пространстве моря, времени года и доступны для хищника с учётом его физиологических способностей к погружениям. Скопления пищи

должны быть достаточно плотными и ограничены батиметрическими, температурными зонами и/или градиентом температур, солёности. При этом во время каждого кормового похода животные оптимизируют свое кормовое поведение в соответствии с предположениями о местах и времени высокой концентрации пищевого ресурса.

Однако иногда в ресурсном пространстве плотность и предсказуемость кормовых скоплений оказывается невысокой. Поэтому оптимальная стратегия добывания пищи – поиск и кормление на кормовых пятнах – может быть неэффективной. В этом случае трофическая стратегия отражает поиск рассеянной добычи или разреженных кормовых пятен, что сходно со сбором одиночных кормовых объектов. Настоящее исследование показало, что такая трофическая стратегия характерна для питания сивуча на лежбищах восточного побережья Камчатки при отсутствии массовой и доступной пищи. При этом отмечено высокое разнообразие потребляемой пищи и сильные различия между составом рационов в кормовых походах. Прерывистое питание рассеянными кормовыми объектами может считаться неоптимальной трофической стратегией сивуча, поскольку каждый индивидуальный поиск и захват добычи энергетически более затратен, в отличие от питания на плотных концентрациях пищи.

В данном исследовании обнаружена высокая и устойчивая пищевая специализация сивуча на всех исследованных лежбищах в летний период, за исключением лежбищ на побережье Камчатки. Восточное побережье Камчатки характеризуется наибольшей интенсивностью коммерческого рыболовства у лежбищ сивуча, которая в 83 раза превышает интенсивность в северной части Охотского моря и в 4,7 раза превышает интенсивность на Курильских островах. Интенсивное рыболовство у лежбищ может приводить к изменениям в размерной и глубинной структуре распределения трофических ресурсов. У побережья Камчатки оказалась не только отличающаяся структура рациона сивуча, но и отрицательный тренд в динамике численности. Поэтому можно предположить, что в этом регионе могут существовать взаимоотношения между сивучем и коммерческим рыболовством на основе использования одних и те же ресурсов

гидробионтов, что, в свою очередь, влияет на выживаемость сивуча и репродуктивный потенциал популяции.

Результаты исследования главных объектов питания сивуча и промышленного рыболовства показали, что для зимнего периода характерно снижение биомассы и численности рыб на шельфе, что связано с их миграцией в более глубокие горизонты глубин. Вместе с зимним увеличением потребности в пище (Winship, 2000), ограниченностью зверей к долгому нахождению в море (Fadely et al., 2005; Rehberg et al., 2009; Lander et al., 2010 и др.), увеличенными затратами энергии на поддержку физиологических процессов в холодное время года (Svärd et al., 2009; Winship, 2000), с неспособностью зависимых молодых к голодовке и самостоятельному питанию (Pitcher, Calkins, 2000; Richmond et al., 2004; 2006), а также с регулярными пропусками родов у самок (Altukhov et al., 2015), наши данные показывают, что самки сивуча региона КС испытывают сложности в поиске и добыче пищи в местах зимнего обитания. Исследования показали, что зимние кормовые походы самок значительно продолжительнее и дальше, чем летние (Merrick, Loughlin, 1997). Энергозатраты сивуча на воспроизводство являются одними из самых высоких среди млекопитающих (Berta, 2006; 2009; 2020), а максимальные потребности в пище приходятся на зимний период во время интенсивного роста эмбриона и продолжающейся лактации (Winship, 2000). Если самка не может найти доступный, обильный и питательный источник пищи во время напряжённого периода годового цикла, это вызывает пищевой стресс и, как следствие, аборт или абсорбцию плода (Calkins, Pitcher, 1982, Pitcher et al., 1998), что также было показано для калифорнийского морского льва (Francis, Heath, 1991) и южноамериканских морских львов (Soto et al., 2004). Прерывание беременности и продолжение инвестирования в лактацию у самок сивуча можно рассматривать как адаптивную реакцию на дефицит пищевых ресурсов, направленную на увеличение шансов выживания молодняка. Отметим, что наличие минтая, независимо от его количества, не может компенсировать высокие энергетические затраты самок сивуча в зимний период.

В ранних исследованиях было отмечено, что в 1970-х гг. рацион сивуча перешёл от преобладания мелких стайных рыб (таких как сельдь, мойва, песчанка) на менее питательные и менее стайные рыбы, такие как минтай и северный однопёрый терпуг (Merrick et al., 1997; Sinclair, Zeppelin 2002). Предполагалось, что энергетическая ценность нового состава рациона была значительно ниже, чем прежнего, что могло вызвать дефицит поступающей с пищей энергии и, как следствие, пищевой стресс и снижение численности популяций животных.

В настоящей работе показана устойчивость структуры рациона сивуча в границах акваторий ДВР. Показано, что оптимальная трофическая стратегия при поиске пищи у сивуча – перемещение между ранее выявленными пятнами скоплений добычи. Стабильность кормового поведения и, как следствие, состава и структуры рациона была показана также и для сивуча по американскому побережью (Sinclair, Zeppelin, 2002; Womble, Sigler, 2006; Trites et al., 2007; Sinclair et al., 2013). Поэтому важным, на наш взгляд, будет сам факт перераспределения кормовых участков в ресурсном пространстве на протяжении 1970-х гг., когда особи перемещались между ранее сложившимися кормовыми участками и поэтому не могли обеспечить себя достаточным пропитанием. Изменения в рационах рыбоядных морских хищников показаны для других видов, обитающих в северной части Тихого океана и Беринговом море, включая птиц (Decker et al., 1995; Hunt et al., 2002; Piatt, Anderson, 1996; Hunt, Byrd, 1999; Byrd et al., 2008) и северных морских котиков (Sinclair et al., 1994). Вероятно, в середине 1970-х годов произошли изменения в распределении морских гидробионтов, что отразилось в рационах питания морских хищников.

Можно предположить, что сивучи могут быть наиболее уязвимы и испытывать пищевой стресс в период перераспределения кормовых участков, пока не сформируется новое представление о распределении кормовых скоплений в ресурсном пространстве. Если устойчивые кормовые пятна не формируются, у животных могут возникать трудности в выстраивании оптимальной фуражировочной стратегии. Таким образом, быстрые и глубокие изменения распределения пищевых объектов могут стать критическим фактором уязвимости

сивуча, влияющим на рождаемость и смертность. Перераспределение участков скоплений добычи, вероятно, стало одним из факторов сокращения численности вида в 1970-х годах, когда оптимальная трофическая стратегия не смогла обеспечить животных достаточным количеством кормовых ресурсов.

ВЫВОДЫ

1. В летнем рационе сивуча в границах Дальнего Востока России выявлено 65 кормовых объектов, среди них 14 главных – это гидробионты, скопления которых наиболее обильны и постоянны в примыкающей к этим лежбищам акватории в летний период, что позволяет сивучу минимизировать усилия и время на поиск и добычу пищи.

2. Состав и структура рациона сивуча стабильны, что отражает постоянство используемых пятен пищевых ресурсов в акваториях лежбищ.

3. Рацион питания сивуча специфичен для лежбищ и регионов. Сивуч развивает кормовые навыки, индивидуальные для каждого региона и лежбища.

4. Оптимальная трофическая стратегия сивуча основана на запоминании и регулярном использовании богатых пищевых пятен в акватории у лежбищ. Такой консерватизм в стратегии питания делает вид уязвимым к изменениям в распределении ресурсов, что может негативно воздействовать на рождаемость и смертность.

5. Для питания сивуча у восточного побережья Камчатки характерна неоптимальная трофическая стратегия. Неблагоприятная кормовая база сивуча на восточном побережье Камчатки подтверждается более высокой частотой пропущенных родов у самок сивуча в этом регионе.

6. Коммерческое рыболовство в акваториях у лежбищ основывается на добыче ключевых для питания сивуча гидробионтах. Интенсивность коммерческого рыболовства у лежбищ восточного побережья Камчатки в 83,0 раза выше, чем у лежбищ в северной части Охотского моря, и в 4,7 раза выше, чем у лежбищ на Курильских островах. Интенсивный промышленный лов может рассеивать крупные скопления рыбы, что приводит к неоптимальной трофической стратегии питания сивуча у восточного побережья Камчатки.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ВБР – водные биологические ресурсы

ДВР – Дальний Восток России

ИСР – информационная система рыболовства

МКОП – медианное количество объектов питания в одной пробе

ССД – судовые суточные донесения

ССД – судовые суточные донесения

О-в – остров

П-ов – полуостров

CPF – Central Place Foragers – животные, регулярно возвращающиеся на «базу» между кормлениями

DDI – модифицированный индекс Шеннона

FO – отношение количества проб, содержащих рассматриваемый кормовой объект к общему количеству проб

Haulout – нерепродуктивное лежбище

IQR – интерквартильный размах

КК – регион восточное побережье п-ова Камчатка (без Командорских о-вов)

KRG – регион о-в Карагинский

KUR – регион Курильские о-ва

КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва

MFO – модифицированная частота встречаемости объекта питания

NCF – пересчётный коэффициент частоты встречаемости в экскрементах остатков объектов питания относительно их частоты потребления

ОКН – регион Охотское море

РСА – анализ главных компонент

Rookery – репродуктивное лежбище; место размножения

АН – песчанка

С – головоногие моллюски

СР – сельдь

Сt – бычки

GM – треска

GA – трехиглая колюшка

PM – терпуг

P – камбалы

S – лососи

TH – минтай

TT – северный волосозуб

MV – мойва

L – липаровые

OM – тихоокеанская зубастая корюшка

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверин, Ю.В. Наземные позвоночные Восточной Камчатки / Ю.В. Аверин. – М.: тип. ЦБТИ МЭП, 1948. – 224 с. – (Труды Кроноцкого государственного заповедника / Совет министров РСФСР. Гл. упр. по заповедникам; Вып. 1).
2. Айвазян, С.А. Прикладная статистика: Основы моделирования и первич. обраб. данных. Справ. изд. / С.А. Айвазян, И.С. Енюков, Л.Д. Мешалкин. – М.: Финансы и статистика, 1983. – 471 с.
3. Алексеев, Д.О. О возможных подходах к эксплуатации запасов командорского кальмара *Beryteuthis magister* с учетом функциональной структуры ареалов его популяций / Д.О. Алексеев // Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию юбилею ФГУП "КамчатНИРО". – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2012. – С. 249-257.
4. Алексеев, Д.О. Пространственная биология командорского кальмара: диссертация ... доктора биологических наук: 03.02.10 / Алексеев Дмитрий Олегович; [Место защиты: ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»]. – Москва, 2020. – 391 с.
5. Алтухов, А.В. Репродуктивное поведение сивуча: *Eumetopias jubatus* Shreber 1776: диссертация ... кандидата биологических наук: 03.02.04 / Алтухов Алексей Викторович; [Место защиты: Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова]. – Москва, 2012. – 148 с.
6. Андрияшев, А.П. Рыбы северных морей СССР / А.П. Андрияшев. – Москва; Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1954. – 567 с. – (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР / Акад. наук СССР).
7. Балыкин, П.А. Биология и состояние запасов минтая западной части Берингова моря / П.А. Балыкин, В.П. Максименко // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей Советского союза. – М.: «Наука», 1990. – С. 111-126.

8. Барабаш-Никифоров, И.И. Ластоногие Командорских островов / И.И. Барабаш-Никифоров // Труды ВНИРО. – 1935. – Т. 3. – С. 223-237.
9. Белкин, А.Н. Летнее распределение, запасы, перспективы промысла и некоторые черты биологии сивуча, обитающего на Курильских островах / А.Н. Белкин // Известия ТИНРО. – 1966. – № 58. – С. 69-95.
10. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3 / Л.С. Берг. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1949. – 927-1382 с.
11. Бизиков, В.А. Ресурсы командорского кальмара в северо-западной части Берингова моря и перспективы их рационального использования / В.А. Бизиков, Д.О. Алексеев // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Тезисы докладов. – Петропавловск-Камчатский, 1999. – С. 45-46.
12. Бирман, И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей / И.Б. Бирман. – М.: ФГУП «Национ. рыб. ресурсы», 2004. 172 с.
13. Бирюков, И.А. Сезонное распределение, промысел и состояние запасов северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* тихоокеанского побережья северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки / И.А. Бирюков // Труды СахНИРО. – 2008. – № 10. – С. 77-98.
14. Бугаев, А.В. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура / А.В. Бугаев, Ю.Н. Амельченко, С.В. Липнягов // Известия ТИНРО. – 2014. – № 178. – С. 3-24.
15. Бурканов, В.Н. Динамика и современное состояние численности сивуча в водах России, 1989-1999 гг. / В.Н. Бурканов // Сборник научных трудов по материалам 1-й международной конференции «Морские млекопитающие голарктики» (Архангельск, 21 – 23 сентября 2000 г.). – Архангельск, 2000. – С. 56-65.
16. Бурканов, В.Н. Изучение питания и пищевого поведения сивуча с помощью современных электронных приборов / В.Н. Бурканов, А.В. Алтухов, Р.Д. Эндрюс

[и др.] // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы научной конференции. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 14.

17. Бурканов, В.Н. Ларга (*PHOCA LARGHA*) прикамчатских вод и ее влияние на ресурсы лососей: диссертация ... кандидата биологических наук: 11.00.11 / Бурканов Владимир Николаевич; Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова. – Камчатский, 1989. – 164 с.

18. Бурканов, В.Н. Ларга (*PHOCA LARGHA*) прикамчатских вод и ее влияние на ресурсы лососей: автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 11.00.11 / Бурканов Владимир Николаевич; Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова. – Москва, 1990. – 26 с.

19. Бурканов, В.Н. Материалы по численности сивуча на лежбищах Камчатки в 1989 г. / В.Н. Бурканов, А.Р. Семенов, В.В. Вертянкин // Морские млекопитающие. Тезисы докладов X Всесоюз. сов. по изуч., охране и рац. исп. мор. млекоп. (г. Светлогорск Калининградской обл. 2-5 октября 1990 г.). – Светлогорск, 1990. – С. 42-44.

20. Бурканов, В.Н. Результаты учетов сивуча (*Eumetopias jubatus*) в водах России в 2006–2007 гг. / В.Н. Бурканов, А.В. Алтухов, Р.Андрюс. [и др.] // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов V Международной конференции. – Одесса, 2008. – С. 116-123.

21. Бурканов, В.Н. Филопатрия и дисперсия у сивучей (*Eumetopias jubatus*) / В.Н. Бурканов, Д. Калкинс // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов V Международной конференции. – Одесса, 2008. – С. 114-116.

22. Буслов, А.В. Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации / А.В. Буслов // Известия ТИНРОю – 2008. – Т. 152. – С. 3-17.

23. Важенина, В.Б. Встречи сивуча (*Eumetopias jubatus*) на Чукотке / В.Б. Важенина // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов III Международной конференции. – Коктебель, 2004. – С. 116-117.

24. Василец, П.М. Морфологическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* в водах Камчатки / П.М. Василец, И.К. Трофимов, Р.В.

- Раевский // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2000. – № 5. – С. 101-105
25. Василец, П.М. Распределение и численность тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner на западнокамчатском шельфе / П.М. Василец, А.В. Винников, О.Г. Золотов // Известия ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 360-374.
26. Великанов, А.Я. Тихоокеанская мойва / А.Я. Великанов // Биологические ресурсы Тихого океана: сборник статей / АН СССР, Секция хим.-технол. и биол. наук, Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова, Тихоокеан. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии; Отв. ред. М.Е. Виноградов и др. – М.: Наука, 1986. – С. 135-146.
27. Вертянкин, В.В. Наблюдения за распределением и численностью сивучей на Командорских островах в 1978-1987 гг. / В.В. Вертянкин, В.С. Никулин // НИР по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1986-1987 гг. – М.: ВНИРО, 1988. – С. 142-148.
28. Гептнер, Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 3: Ластоногие и зубатые киты / Г. Гептнер, К.К. Чапский, В.А. Арсеньев [и др.]. – Москва, 1976. – 718 с.
29. Гребницкий, Н.А. Командорские острова / Н.А. Гребницкий. – СПб.: Издательство департамента земледелия, 1902. – 41 с.
30. Дудник, Ю.И. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года / Ю.И. Дудник, В.Н. Долганов // Вопросы ихтиологии. – 1992. – Т. 32, № 4. – С. 83-98.
31. Ермаков, Ю.К. Предварительные итоги реализации программы по изучению дальневосточной мойвы / Ю.К. Ермаков, В.Ф. Савиных, О.Б. Фещенко // Рыболовное хозяйство. – 1997. – № 2. – С. 40-49.
32. Загребин, И.А. Распределение сивучей (*Eumetopias jubatus*) в северо-западной части Анадырского залива и юго-западной части Берингова пролива в 1994-2003 гг. / И.А. Загребин, Д.И. Литовка // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов III Международной конференции. – Коктебель, 2004. – С. 331-334.

33. Засыпкин, М.Ю. Аллозимная изменчивость и генетическая гетерогенность сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) в западной части его ареала / М.Ю. Засыпкин, Е.М. Крайнова, В.Н. Бурканов // Териофауна России и сопредельных территорий. VII съезд териологич. общества. Материалы Международной конференции. – Москва, 2003. – С. 134.
34. Золотов, А.О. Многолетняя динамика и современный промысел северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов / А.О. Золотов, О.Г. Зототов, И.Ю. Спирин // Известия ТИНРО. – 2015. – Т. 181. – С. 3-21.
35. Золотов, А.О. Состав и многолетняя динамика биомассыдонных рыб тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов / А.О. Золотов, А.Ю. Дубинина // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). – 2013. – № 173. – С. 46-66.
36. Золотов, О.Г. Северный одноперый терпуг / О.Г. Золотов // Биологические ресурсы Тихого океана / Ред. М.Е. Виноградов. – М.: Наука, 1986. – С. 310-319.
37. Каика, А.И. Биологическая характеристика и распределение тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) северной части Охотского моря / А.И. Каика, Р.Р. Юсупов, А.М. Орлов [и др.] // Тихоокеанская треска дальневосточных вод России / Под. ред. А.М. Орлова. – М.: ВНИРО, 2013. – С. 118-133.
38. Ким, С.Т. Особенности сезонной динамики стада северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* Pallas в тихоокеанских водах у средних Курильских островов в 2002-2004 гг. / С.Т. Ким // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). – 2006. – № 147. – С. 129-140.
39. Кирпичников, А.А. Обзор размещения и миграции ластоногих северной части Тихого океана: диссертация ... кандидата биологических наук / А.А. Кирпичников. – М: МГУ, 1937. – 107 с.
40. Козлов, М.В. Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными / М.В. Козлов // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64, № 4. – С. 292-307.

41. Козлов, М.В. Мнимые повторности, бесплодные дискуссии и интернациональная сущность науки: Ответ Д.В. Татарникову / М.В. Козлов, С.Х. Хелберт // Журнал общей биологии. – 2006. – Т. 67, № 2. – С. 145-152.
42. Кондрашенков, Е.Л. Характеристика способов промысла дальневосточной нерестовой мойвы и выбор оптимального орудия лова / Е.Л. Кондрашенков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2006. – № 8. – С. 109-111.
43. Корнев, С.И. Промысел минтая (*Theragra chalcogramma*) в Охотском море и его влияние на сивуча (*Eumetopias jubatus*) / С.И. Корнев // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2019. – № 54. – С. 23-45.
44. Красная книга Камчатского края в 2 т. Т. 1 : Животные / Отв. ред. А.М. Токранов. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. – 196 с.
45. Красная книга Российской Федерации (животные) / РАН; Гл. редкол.: В. И. Данилов-Данильян и др. – М.: АСТ: Астрель, 2001. – 862 с.
46. Крашенинников, С.П. Описание земли Камчатки [Текст] / С. П. Крашенинников. – М.: Эксмо, 2010. – 475 с.
47. Крушинская, Н.Л. Поведение морских млекопитающих / Н.Л. Крушинская, Т.Ю. Лисицына. – М.: Наука. – 1983. – 336 с.
48. Кузин, А.Е. К вопросу о дисперсии, хоминге и филопатрии ювенильных сивучей / А.Е. Кузин, В.Н. Бурканов, Н.Н. Павлов // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие): Тезисы докладов Международного семинара (Ростов-на-Дону, 11-13 сент. 2002 г.). – Ростов н/Д, 2002. – С. 87-89
49. Кузин, А.Е. Численность, перемещения и основные черты биологии сивуча о. Тюленьего / А.Е. Кузин // Известия ТИНРО. – 1996. – Т. 121. – С. 130-142.
50. Кузнецова, Е.Н. Новые данные о биологии северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки / Е.Н. Кузнецова, А.М. Кунин // Вопросы. Ихтиологии. – 2002. – Т. 42, № 3. – С. 336-340.

51. Лапко, В.В. Трофические отношения в эпипелагическом ихтиоценозе Охотского моря / В.В. Лапко // Известия ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 168-177.
52. Линдберг, Г.У. Семейство липаровые, или морские слизни (Liparidae) Т. 4. Ч. 1 / Г.У. Линдберг // Жизнь животных / Под ред. Т.С. Расса. – М.: Просвещение, 1971. – С. 579-581.
53. Лоция Охотского моря. Выпуск 2. Северная часть моря. – М.: Изд-во: Главное управление навигации и океанографии Министерства обороны СССР, 1976. – 272 с.
54. Лямин, О.И. Межполушарная асимметрия электрокардиограммы в медленноволновом сне у щенков сивучей / О.И. Лямин, И.С. Четырбок // Физиология морских животных. Тезисы докладов всесоюзной конференции. – Апатиты, 1989. – С. 99.
55. Максименков, В.В. Питание северной дальневосточной широколобki в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка) / В.В. Максименков, А.М. Токранов // Биология моря. – 1992. – № 1-2. – С. 34-42.
56. Мамаев, Е. Территориальное поведение секачей сивуча *Eumetopias jubatus* Schreber в репродуктивный период: диссертация ... кандидата биологических наук: 03.00.08 / Мамаев Евгений Георгиевич. – Москва, 1999. – 177 с.
57. Мамаев, Е.Г. Случаи сохранения длительной привязанности между матерью и детенышем у сивучей (*Eumetopias jubatus*) / Е.Г. Мамаев, В.Н. Бурканов // Сборник научных трудов III Международной конференции. – Коктебель, 2004. – С. 359-361.
58. Мараков, С.В. Млекопитающие и птицы Командорских островов: Экология и хозяйственное использование: диссертация ... кандидата биологических наук: 03.00.00 / Мараков Сергей Владимирович. – Киров; Москва, 1964. – 379 с.
59. Мастицкий, С.Э. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R / С.Э. Мастицкий, В.К. Шитиков. – М.: ДМК. Пресс, 2015. – 496 с.
60. Махнырь, А.И. Сезонная изменчивость биомассы корма ушастых тюленей (*Otariidae*) в северо-западной части Тихого океана / А.И. Махнырь, А.Е. Кузин, А.С. Перлов // Морские млекопитающие Дальнего Востока. – Владивосток:

ТИНРО, 1984. – С. 3-13.

61. Мельников, И.В. Результаты оценки запаса сельди в северной части Охотского моря по траловым съемкам 2000 г. / И.В. Мельников // Известия ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 1142-1158.

62. Минтай в экосистемах дальневосточных морей / В.П. Шунтов, А.Ф. Волков, О.С. Темных, Е. П. Дулепова; отв. ред. А.И. Чигиринский; Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Владивосток: ТИНРО, 1993. – 425.

63. Моисеев, П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей / П.А. Моисеев // Известия ТИНРО. – 1953. – Т. 40. – С. 288.

64. Науменко, Е.А. Биологическая характеристика мойвы северо- западной части Берингова моря / Е.А. Науменко // Биологические ресурсы шельфа и окраинных морей Советского союза. – М.: Наука, 1990. – С. 155-162.

65. Науменко, Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока / Н.И. Науменко. – Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. – 300 с.

66. Никулин, В.С. Наблюдения за сивучами (*Eumetopias jubatus*), зимующими в городе Петропавловске-Камчатском / В.С. Никулин, В.В. Вертянкин // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов V Международной конференции. – Одесса, 2008. – С. 392-395.

67. Никулин, П.Г. Сивуч Охотского моря и его промысел / П.Г. Никулин // Известия ТИНРО. – 1937. – Т. 10. – С. 35-48.

68. Овсянников, В.П. Тихоокеанская треска северо-западной части Охотского моря / В.П. Овсянников, А.Ю. Немченко, Ю.В. Сидяков // Вопросы рыболовства. – 2013. – Т. 14, № 1. – С. 60-78.

69. Огнев, С.И. Звери СССР и прилежащих стран: Хищные и ластоногие / С.И. Огнев. – Москва-Ленинград: Биомедгиз, 1935. – 752 с.

70. Орлов, А.М. Состав и динамика верхнебатиальных ихтиоценов тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки / А.М. Орлов, А.М. Токранов, С.Н. Тарасюк // Вопросы рыболовства. – 2000. – Т.1, № 4. – С.21-45.

71. Панина, Г.К. О питании сивуча и тюленей на Курильских островах / Г.К. Панина // Известия ТИНРО. – 1966. – Т. 58. – С. 235-236.
72. Перлов, А. 1971. Сроки наступления половой зрелости у сивучей / А. Перлов // Труды ВНИРО. – 1971. – Т. 82. – С. 174-189.
73. Перлов, А.С. Добыча сивучей, как одна из основных причин сокращения их численности / А.С. Перлов // Известия ТИНРО. – 1996. – Т. 121. – С. 143-149.
74. Перлов, А.С. Питание сивучей в районе Курильских островов / А.С. Перлов // Экология. – 1975. – № 4. – С. 106-108.
75. Попов, Л.А. К биологии сивуча Берингова моря / Л.А. Попов // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тезисы докладов. – VIII Всесоюзного совещания (Астрахань, 5-8 сент. 1982 г.). – Астрахань, 1982. – С. 294-295.
76. Попов, Л.А. К биологии сивуча Берингова моря / Л.А. Попов // Тезисы докладов VIII Всесоюзного совещания по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих. – Астрахань, 1982. – С. 294-295.
77. Приказ Минсельхоза России от 06.05.2022 N 285 (ред. от 10.03.2023) «Об утверждении правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна» (Зарегистрировано в Минюсте России 01.06.2022 N 68693) [Электронный ресурс] // КонсультантПлюс. – Режим доступа: https://свту.рф/images/Prikazi_2023/1407_prikaz_285.pdf
78. Прянишников, В.Г. О численности сивучей на Командорских островах / В.Г. Прянишников, В.Е. Пинигин // Тезисы докладов V Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопит. (Махачкала, 19-21 сентября 1972 г.). – Махачкала, 1972. – Ч. 2. – С. 88-89.
79. Родионов, А.А. Моделирование приливной динамики северных проливов Курильской гряды / А.А. Родионов, А.А. Андросов, В.В. Фофонова [и др.] // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. – 2021. – № 14. – С. 20-34. – doi: 10.7868/S2073667321030023.
80. Рязанов, С.Д. Демографическая характеристика субпопуляции сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) Командорских островов: диссертация ...

кандидата биологических наук: 03.02.08 / Рязанов Сергей Дмитриевич; [Место защиты: Дальневост. федер. ун-т]. – Владивосток, 2013. – 149 с.

81. Савваитова, К.А. Современное состояние ихтиофауны Командорских островов / К.А. Савваитова, В.А. Максимов // Рациональное природопользование на Командорских островах. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – С. 76–84.

82. Смирнов, А.А. Гижигинско-камчатская сельдь / А. А. Смирнов; Федеральное агентство по рыболовству Российской Федерации, Федеральное гос. унитарное предприятие "Магаданский науч.-исслед. ин-т рыбного хоз-ва и океанографии" (ФГУП "МагаданНИРО"). – Магадан: МагаданНИРО, 2009. – 149 с.

83. Сноу, Г.Д. Курильская гряда: Заметки чл. Королев. Геогр. о-ва кап. Сноу / Пер. с англ. с изд. 1897 г. флота кап. 1 ранга А. Новаковский. – Владивосток: тип. Н.В. Ремезова, 1902. – IX, 119 с. – (Записки Общества изучения Амурского края; Т. 8, вып. 1).

84. Соболевский, Е.И. Морские млекопитающие Охотского моря, их распределение, численность и роль как потребителей других животных / Е.И. Соболевский // Биология моря. – 1983. – Т. 9, № 5. – С. 13-20.

85. Соловьева, М.А. Первые данные об использовании охотоморской ларгой (*Phoca largha*) акватории Тихого океана / М.А. Соловьева, Д.М. Кузнецова, Д.М. Глазов [и др.] // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98, № 9. – С. 1077-1082.

86. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры 2010 / Продовольственная и сельскохозяйственная Организация Объединенных Наций; Департамент рыболовства и аквакультуры ФАО. – Рим, 2010. – 225 с.

87. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры 2016. Вклад в обеспечение всеобщей продовольственной безопасности и питания / Продовольственная и сельскохозяйственная Организация Объединенных Наций; Департамент рыболовства и аквакультуры ФАО. – Рим, 2016. – 216 с.

88. Суворов, Е.К. Командорские острова и пушной промысел на них / Е.К. Суворов; Г.У.З. и З. Деп. зем. – Санкт-Петербург: тип. В.Ф. Киршбаума, 1912. – 324 с.

89. Татарников, Д.В. О методических аспектах постановки экологических экспериментов (реплика на статью М.В. Козлова) / Д.В. Татарников // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 1. – С. 90-93.
90. Тихомиров, Э.А. О распределении и промысле сивучей в Беринговом море и сопредельных районах Тихого океана / Э.А. Тихомиров // Труды ВНИРО. – 1964. – Т. 52. – С. 287-291.
91. Токранов, А.М. (1985) Биология массовых видов рогатковых (семейство Cottidae) прикамчатских вод: автореферат диссертации ... кандидата биологических наук: 03.00.10 / Токранов, Алексей Михайлович. – Петропавловск-Камчатский, 1985. – 22 с.
92. Токранов, А.М. Видовой состав и пространственное распределение липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов / А.М. Токранов // Вопросы ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 2. – С.176-186.
93. Токранов, А.М. Динамика уловов массовых видов рогатиковых рыб (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки в 1992-2002 гг. / А.М. Токранов, А.М. Орлов // Материалы всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО» (Петропавловск-Камчатский, 26-27 сентября 2012 г.). – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2012. – С. 230-239.
94. Токранов, А.М. К познанию морской ихтиофауны Кроноцкого заповедника / А.М. Токранов // Вопросы географии Камчатки. – 1990. – № 10. – С. 173-178.
95. Токранов, А.М. Нетрадиционные потенциальные объекты прибрежного рыболовства прикамчатских вод Охотского моря / А.М. Токранов // Материалы V Международной научно-технической конференции «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана». – Владивосток, 2018. – С. 9-13.
96. Токранов, А.М. Размножение массовых видов керчаковых рыб прикамчатских вод / А.М. Токранов // Биология моря. – 1988. – № 4. – С. 28-32.

97. Токранов, А.М. Распределение получешуйных бычков Джордана и Гильберта *Hemilepidotus jordani* Bean и *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks (Cottidae) у восточного побережья Камчатки / А.М. Токранов // Вопросы ихтиологии. – 1981. – № 21(5). – С. 823-829.
98. Токранов, А.М. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие / А.М. Токранов, В.И. Полутов // Зоологический журнал. – 1984. – № 63 (9). – С. 1363-1373.
99. Тюрнин, Б.В. Нерестовый ареал охотской сельди / Б.В. Тюрнин // Известия ТИНРО. – 1973. – Т. 86. – С. 12-21.
100. Усатов, И.А. Питание сивуча у восточного побережья Камчатки / И.А. Усатов, А.М. Токранов, И.С. Труханова [и др.] // Труды ВНИРО. – 2021. – Т. 185. – С. 57-67.
101. Усатов, И.А. Сезонная динамика численности сивуча на репродуктивном лежбище у м. Козлова, Камчатка / И.А. Усатов, А.В. Алтухов, В.Н. Бурканов // Материалы XV научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – Петропавловск-Камчатский, КФ ТИГ ДВО РАН, 2014. – С. 372-376.
102. Фадеев, Н.С. Промысловые рыбы северной части Тихого океана / Н.С. Фадеев. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – 272 с.
103. Фадеев, Н.С. Распределение минтая в северной части Охотского моря в зимне-весенний период и динамика нереста / Н.С. Фадеев, Е.Е. Овсянников // Известия ТИНРО. – 2001. – Т. 128, № 1-1. – С. 103-124.
104. Фадеев, Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана / Н.С. Фадеев. – Владивосток, ТИНРО-центр, 2005. – 336 с.
105. Фомин, С.В. Поведение сивучей (*Eumetopias jubatus*) у рыболовных судов в порту во время выгрузки рыбы / С.В. Фомин, О.А. Белонович, И.А. Усатов [и др.] // Морские млекопитающие Голарктики. Тезисы 8-й международной конференции. – Санкт-Петербург, 2014. – С. 66.
106. Хайтун, С.Д. Негауссовость социальных явлений / С.Д. Хайтун // Социологические исследования. – 1983. – № 1. – С. 144-152.

107. Худя, В.Н. Особенности распределения тихоокеанской песчанки на охотморском шельфе Сахалина / В.Н. Худя // Тезисы докладов Всесоюзного совещания «Исследование и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана». – Владивосток: ТИНРО, 1985. – С. 71-72.
108. Чечина, О.Н. Видотипичное поведение сивучей (Этологический атлас) / О.Н. Чечина. – Севастополь: Паритет-информ, 2004. – 120 с.
109. Швецов, Ф.Г. К вопросу о локальности стад двухлинейной камбалы в районе Северных Курильских островов / Ф.Г. Швецов // Известия ТИНРО. – 1973. – Т. 91. – С. 97-99.
110. Швецов, Ф.Г. Распределение и миграции двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata* (Ayres) в районе охотморского побережья островов Парамушир и Шумшу / Ф.Г. Швецов // Вопросы ихтиологии. – 1978. – Т. 18, № 1. – С. 66-73.
111. Швецов, Ф.Г. Результаты мечения двухлинейной камбалы в районе западного побережья о-ва Парамушир / Ф.Г. Швецов // Известия ТИНРО. – 1974. – Т. 93. – С. 117-119.
112. Шейко, Б.А. Класс *Serphalaspidomorphi* – Миноги. Класс *Chondrichthyes* – Хрящевые рыбы. Класс *Holoscephali* – Цельноголовые. Класс *Osteichthyes* – Костные рыбы / Б.А. Шейко, В.В. Федоров // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. – Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2000. – С. 7-69.
113. Шитиков, В.К. Анализ статистических закономерностей организации видовой структуры донных речных сообществ / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72, № 5. – С. 355-368.
114. Шитиков, В.К. Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко, Э.В. Абросимова // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, № 3. – С. 263-274.
115. Шитиков, В.К. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии

и экологии с использованием R / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг. – Тольятти: «Кассандра», 2013. – 305 с.

116. Шитиков, В.К. Современные подходы к статистическому анализу экспериментальных данных / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг, С.С. Крамаренко [и др.] // Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). – Тольятти: СамНЦ РАН, «Кассандра», 2008. – С. 212-250.

117. Шитиков, В.К. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R / В.К. Шитиков, С.Э. Мастицкий. – Тольятти, Лондон, 2017. – 351 с. [Электронный ресурс] // Режим доступа: <https://github.com/ranalytics/data-minin>.

118. Шунтов, В.П. Биология дальневосточных морей России: в трех томах / В.П. Шунтов; Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству, Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр). – Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. – Т. 1. – 2001. – 579 с.

119. Шунтов, В.П. Морские млекопитающие в макроэкосистемах дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики / В.П. Шунтов, О.А. Иванов // Известия ТИНРО. – 2015. – Т. 181. – С. 57-76.

120. Шунтов, В.П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: монография / В.П. Шунтов, О.С. Темных; под общ. ред. В.П. Шунтова; Тихоокеанский науч.-исслед. рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр). – Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. – Т. 1. – 479 с.

121. Allen, J.A. History of North American pinnipeds: a monograph of the walruses, sea-lions, sea-bears and seals of North America / J.A. Allen. – US Government Printing Office, 1880. – 785 p.

122. Altukhov, A.V. Age specific survival rates of Steller sea lions at rookeries with divergent population trends in the Russian Far East / A.V. Altukhov, R.D. Andrews, D.G. Calkins [et al.] // PLoS One. – 2015. – Т. 10. – №. 5. – С. e0127292.

123. Andrews, R.D. Foraging behavior and energetics of adult female Steller sea lions / R.D. Andrews, D.G. Calkins, R.W. Davis [et al.] // Steller sea lion decline: is it food II

- / D. DeMaster, S. Atkinson, eds. – Alaska Sea Grant Program, Fairbanks, 2002. – P. 19-22.
124. Anthony, J.A. Lipid content and energy density of forage fishes from the northern Gulf of Alaska / J.A. Anthony, D.D. Roby, K.R. Turco // *Journal of Experimental Marine Biology*. – 2000. – Vol. 248. – P. 53-78.
125. Antonelis, G.A. Interisland variation in the diet of female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) in the Bering Sea / G.A. Antonelis, E.H. Sinclair, R.R. Ream [et al.] // *J. Zool.* – 1997. – Vol. 242. – P. 435-451.
126. Antonelis, H. Biases associated with non-lethal methods of determining the diet of northern elephant seals / H. Antonelis // *Marine Mammal Science*. – 1994. – Vol. 10. – P. 178-183.
127. Ashmole, N.P. The regulation of numbers of tropical oceanic birds / N.P. Ashmole // *Ibis*. – 1963. – Vol. 103. – P. 458-473. – doi:10.1111/j.1474-919X.1963.tb06766.x.
128. Atkinson, S. Impact of changing diet regimes on Steller sea lion body condition / S. Atkinson, D. Calkins, V. Burkanov [et al.] // *Marine Mammal Science*. – 2008. – Vol. 24. – P. 276-289. – doi: 10.1111/j.1748-7692.2008.00188.x.
129. Baird, R. The killer whale: Foraging specializations and group hunting / R. Baird // *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. – 2000. – P. 127-153.
130. Baker, A.R. Variation of Mitochondrial Control Region Sequences Of Steller Sea Lions, *Eumetopias jubatus*: The Three-Stock Hypothesis / A.R. Baker, T.R. Loughlin, V.N. Burkanov [et al.] // *Journal of Mammalogy*. – 2005. – Vol. 86 (6). – P. 1075-1084.
131. Ban, S. Quantification of terrestrial haul-out and rookery characteristics of Steller sea lions / S. Ban, A.W. Trites // *Marine Mammal Science*. – 2007. – Vol. 23 (3). – P. 496-507.
132. Baraff, L. Separation of humpback whale mothers and calves on a feeding ground in early autumn / L. Baraff, M. Weinrich // *Marine Mammal Science*. – 2006. – Vol. 9(4). – P. 431-434. – doi: 10.1111/j.1748-7692.1993.tb00476.x.
133. Bartholomew, G.A. A model for the evolution of pinniped polygyny / G.A. Bartholomew // *Evolution*. – 1970. – Vol. 24. – P. 546-559.

134. Beamish, R.J. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the subarctic Pacific gyres / R.J. Beamish, K.D. Leask, O.A. Ivanov [et al.] // *Progr. Oceanogr.* – 1999. – Vol. 43. – P. 399-442.
135. Benoit-Bird, K.J. Prey Patch Patterns Predict Habitat Use by Top Marine Predators with Diverse Foraging Strategies / K.J. Benoit-Bird, B.C. Battaile, S.A. Heppell [et al.] // *PLOS ONE.* – 2013. – Vol. 8(1). – P. e53348. – doi: 10.1371/journal.pone.0053348.
136. Benson, A.J. Ecological effects of regime shifts in the Bering Sea and eastern North Pacific Ocean / A.J. Benson, A.W. Trites // *Fish and Fisheries.* – 2002. – Vol. 3 (2). – P. 95-113.
137. Berta, A. Feeding in marine mammals: An integration of evolution and ecology through time / A. Berta, A. Lanzetti // *Palaeontologia Electronica.* – 2020. – Vol. 23(2). – P. 1-42.
138. Berta, A. *Marine Mammals: Evolutionary Biology* / A. Berta, J.L. Sumich, K.M. Kovacs. – 2nd edition. – Elsevier, 2006. – 521 p.
139. Berta, A. Pinnipedia, overview / A. Berta // *Encyclopedia of Marine Mammals* / Eds. W.F. Perrin, B. Wursig, J.G.M. Thewissen. – 2nd edition. – Academic Press, San Diego, CA, 2009. – P. 878-885.
140. Bickham, J. High variability for control-region sequences in a marine mammal: Implications for conservation and biogeography of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / J. Bickham, J. Patton, T. Loughlin // *Journal of Mammalogy.* – 1996. – Vol. 77 (1). – P. 95-108.
141. Bishop, D.H. Results on blood cell morphology and differential blood cell counts from seventeen Steller sea lion *Eumetopias jubatus* pups / D.H. Bishop, J.F. Morado // *Dis. Aquat. Organisms.* – 1995. – Vol. 23. – P. 1-6.
142. Blackburn, J.E. Pacific sand lance growth, seasonal availability, movements, catch variability, and food in the Kodiak-Cook inlet area of Alaska / J.E. Blackburn, P.J. Anderson // *Forage Fishes in Marine Ecosystems, Proceedings of the International Symposium on the Role of Forage Fishes in Marine Ecosystems.* Alaska Sea Grant

- College Program Report No. 97-01.- University of Alaska Fairbanks, 1997. – P. 409-426.
143. Bonadonna, F. Foraging ground fidelity and route-choice tactics of a marine predator: the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* / F. Bonadonna, M.A. Lea, O. Dehorter [et al.] // *Mar EcolProg Ser.* – 2001. – Vol. 223. – P. 287-297.
144. Boness, D. The evolution of maternal care in Pinnipeds / D. Boness, W. Bowen // *BioScience.* – 1996. – Vol. 46 (9). – P. 645-654.
145. Boulton, V. Modelling large herbivore movement decisions: Beyond food availability as a predictor of ranging patterns / V. Boulton, R. Sibly, T. Quaipe [et al.] // *African Journal of Ecology.* – 2018. – Vol. 57(1). – P. 10-19. – doi: 10.1111/aje.12553.
146. Bowen, W.D. Reconstruction of pinniped diets: accounting for complete digestion of otoliths and cephalopod beaks / W.D. Bowen // *Can J Fish Aquat Sci.* – 2000. – Vol. 57. – P. 898-905.
147. Boyd, C. Predictive modelling of habitat selection by marine predators with respect to the abundance and depth distribution of pelagic prey / C. Boyd, R. Castillo, G.L. Hunt [et al.] // *J Anim Ecol.* – 2015. – Vol. 84(6). – P. 1575-1588. – doi: 10.1111/1365-2656.12409.
148. Boyd, I.L. Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: interannual variability in time–energy budgets / I.L. Boyd // *Behavioral Ecology.* – 1999. – Vol. 10(2). – P. 198-208.
149. Brandon, E.A.A. Maternal investment in Steller sea lions in Alaska: Ph.D. dissertation / E.A.A. Brandon. – Texas A&M University, Galveston, 2000.
150. Briggs, H.B. Movements and Diving Behavior of Juvenile Steller Sea Lions (*Eumetopias jubatus*) during the Winter and Spring in Southcentral Alaska / H.B. Briggs, D. Calkins [et al.] // *Sea Lions of the World: Conservation and Research in the 21st Century.* – Anchorage, Alaska, USA, 2004.
151. Burek, K.A. Disease agents in Steller sea lions in Alaska: A review and analysis of serology data from 1975-2000 / K.A. Burek, F.M.D. Gulland, G. Sheffield [et al.] // *Fisheries Centre Reports.* – 2003. – Vol. 11 (4). – P. 1-26.

152. Burek, K.A. Infectious disease and the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska, USA: insights from serologic data / K. Burek, F. Gulland, G. Sheeld // *Journal of Wildlife Diseases*. – 2005. – Vol. 41 (3). – P. 512-524.
153. Burkanov, V.N. Distribution and Abundance of Steller Sea Lions on the Asian Coast, 1720's – 2005 / V.N. Burkanov, T.R. Loughlin // *Marine Fisheries Review*. – 2005. – Vol. 67 (2). – P. 1-62.
154. Burkanov, V.N. Environmental and biological factors influencing maternal attendance patterns of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Russia / V.N. Burkanov, E. Gurarie, A. Altukhov [et al.] // *Journal of Mammalogy*. – 2011. – Vol. 92 (2). – P. 352-366.
155. Burkanov, V.N. Russian Steller sea lion research update / V.N. Burkanov // *National Marine Fisheries Service. AFSC Quarterly Report*. – Seattle, Washington, 2009. – P. 6-11.
156. Burt, W.H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals / W.H. Burt // *Journal of Mammalogy*. – 1943. – Vol. 24(3). – P. 346-352.
157. Byrd, G.V. Responses of piscivorous seabirds at the Pribilof Islands to ocean climate / G.V. Byrd, W.J. Sydeman, H.M. Renner [et al.] // *Deep-Sea Res.* – 2008. – Vol. 55. – P. 1856-1867.
158. Calkins, D. Investigation of the declining sea lion population in the Gulf of Alaska: Technical report / D. Calkins, E. Goodwin. – Alaska Department of Fish and Game, 1988. – 88 p.
159. Calkins, D. Population Assessment, Ecology and Trophic Relationships of Steller Sea Lions in the Gulf of Alaska: Annual Report / D. Calkins, K. Pitcher. – Alaska Department of Fish and Game, 1982. – 63 p.
160. Calkins, D. Reduced body size of female Steller sea lions from a declining population in the Gulf of Alaska / D. Calkins, E. Becker, K. Pitcher // *Marine Mammal Science*. – 1998. – Vol. 14 (2). – P. 232-244.
161. Call, K. An ecological classification of Alaskan Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) rookeries: a tool for conservation/management / K. Call, T. Loughlin // *Fisheries Oceanography*. – 2005. – Vol. 14 (Suppl. 1). – P. 212-222.

162. Call, K.A. At-sea and on-shore cycles of juvenile Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) derived from satellite dive recorders: a comparison between declining and increasing populations / K.A. Call, B.S. Fadely, A. Greig [et al.] // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. – 2007. – Vol. 54 (3-4). – P. 298-310.
163. Call, K.A. Prey selection of subadult male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and evidence of dietary niche overlap with adult females during the breeding season / K.A. Call, R. R. Ream // *Mar. Mamm. Sci.* – 2012. – Vol. 28. – P. 1-15.
164. Chambers, J.M. Graphical Methods for Data Analysis / J.M. Chambers, W.S. Cleveland, B. Kleiner [et al.]. – Wadsworth & Brooks/Cole, 1983. – 410 p.
165. Chittleborough, R.G. The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonaterre) / R.G. Chittleborough // *Marine and Freshwater Research*. – 1958. – Vol. 9(1). – P. 1-18. – doi: 10.1071/MF9580001.
166. Collie, J.S. Effects of bottom fishing on the benthic megafauna of Georges Bank / J.S. Collie, G.A. Escanero, P.C. Valentine // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1997. – Vol. 155. – P. 159-172.
167. Cooper, D. Seasonal, small-scale distribution of Atka mackerel in the Aleutian Islands, Alaska, with respect to reproduction / D. Cooper, S. McDermott // *Mar. Coastal Fish.* – 2011. – Vol. 3. – P. 10-20.
168. Costa, D.P. A conceptual model of the variation in parental attendance in response to environmental fluctuation: foraging energetics of lactating sea lions and fur seals / D.P. Costa // *Ecology*. – 2008. – Vol. 52. – P. 44-52.
169. Costa, D.P. A conceptual model of the variation in parental attendance in response to environmental fluctuation: foraging energetics of lactating sea lions and fur seals / D.P. Costa // *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst.* – 2008. – Vol. 17. – P. S44-S52. – doi: 10.1002/aqc.
170. Costa, D.P. Foraging energetics and diving behavior of lactating New Zealand sea lions, *Phocarcos hookeri* / D.P. Costa, N. J. Gales // *Journal of Experimental Biology*. – 2000. – Vol. 203. – P. 3655-3665.

171. Costa, D.P. Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability / D.P. Costa, J.P. Croxall, C.D. Duck // *Ecology*. – 1989. – Vol. 70(3). – P. 596-606.
172. Cottrell, P.E. Classifying prey hard part structures recovered from fecal remains of captive Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / P.E. Cottrell, A.W. Trites // *Marine Mammal Science*. – 2002. – Vol. 18. – P. 525-539.
173. Dall, S.R.X. Provisioning under the risk of starvation / S.R.X. Dall, I.L. Boyd // *Evol Ecol Res*. – 2002. – Vol. 4(6). – P. 883-896.
174. Davoren, G.K. Distribution of marine predator hotspots explained by persistent areas of prey / G.K. Davoren // *Mar Biol*. – 2013. – Vol. 160. – P. 3043-3058. – doi: 10.1007/s00227-013-2294-5.
175. Decker, M.B. The relationships between sea surface temperature, the abundance of juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*), and the reproductive performance and diets of seabirds at the Pribilof Islands, in the southeastern Bering Sea / M.B. Decker, G.L. Hunt Jr., G.V. Byrd // *Canadian Special Publications in Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1995. – Vol. 121. – P. 425-437.
176. Del Giudice, M. Life history theory and evolutionary psychology / M. Del Giudice, S.W. Gangestad, H.S. Kaplan // *The handbook of evolutionary psychology* / D.M. Buss, editor. – 2nd ed. – Hoboken: Wiley, 2015. – P. 88-114.
177. DeMaster, D. Steller sea lion decline: is it food II? / D. DeMaster, S. Atkinson; University of Alaska Sea Grant. AK-SG-02-02. – Fairbanks, AK, 2002.
178. Dingle, H. What is migration? / H. Dingle, V.A. Drake // *BioScience*. – 2007. – Vol. 57(2). – P. 113-121. – doi: 10.1641/B570206.
179. Dobson, A.J. *An Introduction to Generalized Linear Models* / A.J. Dobson. – London: Chapman and Hall, 1990. – 303 p.
180. Elliot, H.W. *A Monograph of the Seal Iland of Alaska* / H.W. Elliot. – Washington: Wentworth Press, 1882. – 258 p.
181. Elliott, K.H. Central-place foraging in an Arctic seabird provides evidence for Storer-Ashmole's Halo / K.H. Elliott, K.J. Woo, A.J. Gaston [et al.] // *Auk*. – 2009. – Vol. 126(3). – P. 613-625. – doi: 10.1525/auk.2009.08245.

182. Evermann, B.W. 1921. The Ano Nuevo Steller sea lion rookery / B.W. Evermann // *Journal of Mammalogy*. – 1921. – Vol. 2 (1). – P. 16-19.
183. Fadely, B. Immature Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) dive activity in relation to habitat features of the eastern and central Aleutian Islands / B. Fadely, B.W. Robson, J.T. Sterling [et al.] // *Fisheries Oceanography*. – 2005. – Vol. 14. – P. 243-258.
184. Fahlman, A. Buoyancy does not affect diving metabolism during shallow dives in Steller sea lions *Eumetopias jubatus* / A. Fahlman, G.O. Hastie, D.A.S. Rosen [et al.] // *Aquat Bio*. – 2008. – Vol. 3. – P. 147-154.
185. Fauchald, P. Scale-dependent predator – prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey / P. Fauchald, K. Erikstad, H. Skarsfjord // *Ecology*. – 2000. – Vol. 81(3). – P. 773-783.
186. Fay, G. Punt Modeling spatial dynamics of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) using maximum likelihood and Bayesian methods: Evaluating causes for population decline / G. Fay, A. Punt // *Sea Lions of the World* / Eds. A. Trites, S. Atkinson, D. DeMaster [et al.]. – Proceedings, Sea Lions of the World: Conservation & Research in the 21st Century. Anchorage, AK, 2006. – P. 405-433.
187. Ferenbaugh, J. Exploring the Potential of Otolith Microchemistry to Enhance Diet Analysis in Pinnipeds / J. Ferenbaugh, R. Strauss, D. Tollit [et al.] // *Mar Biol*. – 2009. – Vol. 156 (11). – P. 2235-2246.
188. Fiscus, C.H. Food and feeding behavior of Steller and California sea lions / C.H. Fiscus, G.A. Baines // *Journal of Mammalogy*. – 1996. – Vol. 47 (2). – P. 195-200.
189. Fomin, S.V. Observations on Marine Mammal By-Catch By Nearshore Seine Net Fisheries Off Eastern Kamchatka, Russia / S.V. Fomin, I.A. Usatov, O.A. Belonovich [et al.] // *Alaska Marine Science Symposium, January 20-24, 2014*. – P. 239.
190. Francis, J. M. Population abundance, pup mortality, and copulation frequency in the California sea lion in relation to the 1983 El Niño on San Nicolas Island / J.M. Francis, C.B. Heath // *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress* / Eds. F. Trillmich, K.A. Ono. – Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 1991. – P. 119-128.
191. Frost, K.J. Sizes of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, consumed by

- marine mammals in the Bering Sea / K.J. Frost, L.F. Lowry // *Fishery Bulletin*. – 1986. – Vol. 84 (1). – P. 192-197.
192. Garvey, J.E. *Trophic Ecology* / J.E. Garvey, M. Whiles. – 1st edition Boca Raton: CRC Press, 2017. – 393 p.
193. Gentry, R.L. Predation by sea lions on northern fur seal neonates / R.L. Gentry, J.H. Johnson // *Mammalia*. – 1981. – Vol. 45. – P. 423-430.
194. Gentry, R.L. Social behaviour of the Steller sea lion: Ph.d. thesis / R.L. Gentry. – University of California, Santa Cruz. California, 1970. – 113 p.
195. Gerber, J.A. Findings in pinnipeds stranded along the central and northern California coast, 1984-1990 / J.A. Gerber, J. Roletto, L.E. Morgan [et al.] // *J. Wild. Dis.* – 1993. – Vol. 29. – P. 423-433.
196. Gisiner, R. Male territorial and reproductive behavior in the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*: Ph.d. thesis / R. Gisiner. – University of California, Santa Cruz, 1985. – 146 p.
197. Gladics, A.J. Environmental drivers and reproductive consequences of variation in the diet of a marine predator / A.J. Gladics, R.M. Suryan, J.K. Parrish [et al.] // *J Mar Syst.* – 2015. – Vol. 146. – P. 72-81. – doi: 10.1016/j.jmarsys.2014.06.015.
198. Goebel, M.E. Diving patterns and foraging locations of female northern fur seals / M.E. Goebel, J.L. Bengtson, R.L. DeLong [et al.] // *Fish. Bull., U.S.* – 1991. – Vol. 89. – P. 171-179
199. Griffen, B.D. Reproductive skipping as an optimal life history strategy in the southern elephant seal, *Mirounga leonine* / B.D. Griffen // *Ecol Evol.* – 2018. – Vol. 8. – P. 9158-9170. – doi: 10.1002/ece3.4408.
200. Harding, A.M.A. Prey density and the behavioural flexibility of a marine predator: the common murre (*Uria aalge*) / A.M.A. Harding, J.F. Piatt, J.A. Schmutz [et al.] // *Ecology*. – 2007. – Vol. 88(8). – P. 2024-2033.
201. Härkönen, T. The harbour seal *Phoca vitulina* as a predator in the Skagerrak / T. Härkönen, M.P. Heide-Jorgensen // *Ophelia*. – 1991. – Vol. 34. – P. 191-207.
202. Hastie, G.D. Reductions in oxygen consumption during dives and estimated submergence limitations of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / G.D. Hastie, D.A.S.

- Rosen, A.W. Trites // *Marine Mammal Science*. – 2007. – Vol. 23. – P. 272-286.
203. Heath, C.B. The influence of El Niño on female attendance patterns in the California sea lion / C.B. Heath, K.A. Ono, D.J. Boness [et al.] // *Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress* / F. Trillmich, K.A. Ono, eds. – Springer-Verlag, Berlin, Germany, 1991. – P. 138-145.
204. Heise, K. Examining the evidence for killer whale predation on Steller sea lions in British Columbia and Alaska / K. Heise, L. Barrett-Lennard, E. Saulitis [et al.] // *Aquatic Mammals*. – 2003. – Vol. 29. – P. 325-334.
205. Hennen, D.R. The Steller Sea Lion (*Eumetopias jubatus*) Decline and the Gulf of Alaska/Bering Sea Commercial Fishery: Ph.D. thesis / D.R. Hennen. – Montana State University-Bozeman, 2004. – 24 p.
206. Herman, D.P. Feeding ecology of eastern North Pacific killer whales from fatty acid, stable isotope, and organochlorine analysis of blubber biopsies / D.P. Herman, D.G. Burrows, P.R. Wade [et al.] // *Marine Ecology Progress Series*. – 2005. – Vol. 302. – P. 275-291.
207. Hirons, A. Temporal records of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in North Pacific pinnipeds: inferences regarding environmental change and diet / A. Hirons, D.M. Schell, B.P. Finney // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 129. – P. 591-601.
208. Hochberg, Y. A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance / Y. Hochberg // *Biometrika*. – 1988. – Vol. 75. – P. 800-803.
209. Hunt, G.L.Jr. Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem / G. L. Hunt Jr., P. Stabeno, G. Walters [et al.] // *Deep-Sea Res.* – 2002. – Vol. 49. – P. 5821-5853.
210. Hunt, G.L.Jr. Marine bird populations and carrying capacity of the eastern Bering Sea / G.L. Hunt Jr., G.V. Byrd Jr. // *Dynamics of the Bering Sea* / Eds. T.R. Loughlin, K. Ohtani. – University of Alaska Sea Grant, 1999. – P. 631-650.
211. Hunt, G.L.Jr. Strom Patterns of spatial and temporal variation in the marine ecosystem of the southeastern Bering Sea, with special reference to the Pribilof domain / G.L. Hunt Jr., P.J. Stabeno, S. Strom [et al.] // *Deep-Sea Res.* – 2008. – Vol. 22. – P. 1919-1944.

212. Hunter, A.M.J. An Annotated Bibliography of Scientific Literature (1751-2000) Pertaining to Steller Sea Lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska / Hunter A.M.J., A.W. Trites. – University of British Columbia, Canada, 2001. – 39 p
213. Hyslop, E.J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application / E.J. Hyslop // *J. Fish Biol.* – 1980. – Vol. 17 (4). – P. 411-429.
214. Imler, R.H. Harbor seals and sea lions in Alaska / R.H. Imler, H.R. Sarber. – USFW, 1947. – 22 p.
215. Is it food? Addressing marine mammal and sea bird declines. Workshop summary. Alaska Sea Grant Report 93-01. – University Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK, 1993. – 65 p.
216. Ishinazaka, T. The reproductive status of Steller sea lions in the Nemuro Strait, Hokkaido, Japan / T. Ishinazaka, T. Endo // *Biosphere Conservation.* – 1999. – Vol. 2 (1). – P. 11-19.
217. Iverson, S.J. Fat content and fatty acid composition of forage fish and invertebrates in Prince William Sound, Alaska: factors contributing to among and within species variability / S.J. Iverson, K.J. Frost, S.L.C. Lang // *Mar Ecol Prog Ser.* – 2002. – Vol. 241. – P. 161-181.
218. Jeanniard, T.D. Energy Reallocation during and after Periods of Nutritional Stress in Steller Sea Lions: Low-Quality Diet Reduces Capacity for Physiological Adjustments / T.D. Jeanniard, D.A.S. Rosen, A.W. Trites // *Physiological and Biochemical Zoology.* – 2009. – Vol. 82 (5). – P. 516-530.
219. Jeglinski, J.W.E. body mass and environmental variation shape the foraging ontogeny of Galapagos sea lions / J.W.E. Jeglinski, C. Werner, P.W. Robinson [et al.] // *Mar Ecol Prog Ser.* – 2012. – Vol. 453. – P. 279-296. – doi: 10.3354/meps09649.
220. Joy, A.K.R. Using simulations to evaluate reconstructions of sea lion diet from scat / A.K.R. Joy, D.J. Tollit, J.L. Laake [et al.] // *Sea lions of the world: proceedings of the symposium Sea Lions of the World: Conservation and Research in the 21st Century.* – Anchorage, Alaska, USA, 2006. – P. 205-221.
221. Kawai, M. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet / M. Kawai // *Primates.* – 1965. – Vol. 6(1). – P. 1-30.

222. Kieckhefer, T. Feeding ecology of humpback whales in Continental Shelf waters near Cordell Bank, California: Master's Theses / T. Kieckhefer. – San Jose State University, 1992.
223. Klimley, A.P. The hunting strategy of white sharks (*Carcharodon carcharias*) near a seal colony / A.P. Klimley, B.J. Le Boeuf, K.M. Cantara [et al.] // *Marine Biology*. – 2001. – Vol. 138 (3). – P. 617-636.
224. Kruse, G.H. A review of proposed fishery management actions and the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska: a report by the Alaska Steller sea lion restoration team. Regional information report 5J01-04 / G.H. Kruse, M. Crow, E.E. Krygier [et al.]. – Alaska Department of Fish and Game, 2001. – 106 p.
225. Kuhn, C.E. Evidence of localized resource depletion following a natural colonization event by a large marine predator / C.E. Kuhn, J.D. Baker, R.G. Towell [et al.] // *J Anim Ecol*. – 2014. – Vol. 83(5). – P. 1169-1177. – doi: 10.1111/1365-2656.12202.
226. Kuzin, A.E. The abundance and interrelationships of Steller's sea lions and northern fur seals on common rookeries of the Kuril Islands / A.E. Kuzin, G.K. Panina, A.S. Perlov // *Marine mammals of the Pacific*. – 1977. – № 1. – P. 50-66.
227. Lander, M.E. Foraging effort of juvenile Steller sea lions *Eumetopias jubatus* with respect to heterogeneity of sea surface temperature / M.E. Lander, T.R. Loughlin, M.G. Logsdon [et al.] // *Endangered Species Research*. – 2010. – Vol. 10. – P. 145-515.
228. Lauth, R.R. Geographic distribution, depth range, and description of Atka Mackerel *Pleurogrammus monopterygius* nesting habitat in Alaska / R.R. Lauth, S.W. McEntire, H.H. Zenger Jr. // *Alaska Fish. Res. Bull.* – 2007. – Vol. 12 (2). – P. 165-186.
229. LeBoeuf, B.J. Foraging ecology of northern elephant seals / B.J. LeBoeuf, D.E. Crocker, D.P. Costa [et al.] // *Ecol Monogr*. – 2000. – Vol. 70. – P. 353-382
230. Litzow, M.A. Variance in prey abundance influences time budgets of breeding seabirds: evidence from pigeon guillemots *Cephus columba* / M.A. Litzow, J.F. Piatt // *J Avian Biol*. – 2003. – Vol. 34. – P. 54-64.
231. Logerwell, E.A. New data on proximate composition and energy density of Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) prey fills seasonal and geographic gaps in existing

- information / E.A. Logerwell, L.E. Schaufler // *Aquat. Mamm.* – 2005. – Vol. 31(1). – P. 62-82.
232. Lohmann, K. Natal Homing and Imprinting in Sea Turtles / K. Lohmann, C. Lohmann, J. Brothers [et al.] // *Biology of Sea Turtles.* – 2013. – Vol. 3. – P. 59-77. – doi: 10.1201/b13895-4.
233. Loughlin, T.R. Diving behavior of adult female Steller sea lions in the Kuril Islands, Russia / T.R. Loughlin, A.S. Perlov, J.D. Baker [et al.] // *Biosphere Conservation.* – 1998. – Vol. 1. – P. 21-31.
234. Loughlin, T.R. Diving behavior of Immature Steller Sea Lions / T.R. Loughlin, J. Sterling, R.L. Merrick [et al.] // *Fishery Bulletin.* – 2003. – Vol. 101. – P. 566-582.
235. Loughlin, T.R. *Eumetopias jubatus* / T.R. Loughlin, M.A. Perez, R.L. Merrick // *Mammalian Species.* – 1987. – Vol. 283. – P. 1-7.
236. Loughlin, T.R. Growth of the northern fur seal colony on Bogoslof Island, Alaska / T.R. Loughlin, R.V. Miller // *Arctic.* – 1989. – Vol. 42. – P. 368-412.
237. Loughlin, T.R. The Steller sea lion: a declining species / T.R. Loughlin // *Biosphere conservation: for nature, wildlife, and humans.* – 1998. – Vol. 1 (2). – P. 91-98.
238. Loughlin, T.R. Using the phylogeographic method to identify Steller sea lion stocks / T.R. Loughlin // *Molecular Genetics of Marine Mammals* / Eds. A. Dizon, S.J. Chivers, W.F. Perrin. – Lawrence, KS, 1997. – P. 159-171.
239. Majluf, P. El Niño effects on pinnipeds in Peru / P. Majluf // *Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress* / F. Trillmich, K.A. Ono, eds. – Springer-Verlag, Berlin, Germany, 1991. – P. 55-65.
240. Maniscalco, J.M. Assessing killer whale predation on Steller sea lions from eld observations in Kenai Fjords, Alaska / J.M. Maniscalco, C.O. Matkin, D. Maldini [et al.] // *Marine Mammal Science.* – 2007. – Vol. 23 (2). – P. 306-321.
241. Markussen, N.H. Food energy requirements of the harp seal (*Phoca groenlandica*) population in the Barents and White Seas / N.H. Markussen, N.A. Oritsland // *Proceedings of the Pro Mare symposium on polar marine ecology* / Edited by E. Sakshaug, C.C.E. Hopkins, N.A. Oritsland. – Norway, Trondheim, 1991. – P. 603-608.

242. Mathisen, O.A. Breeding habits, growth and stomach contents of the Steller sea lion in Alaska / O.A. Mathisen, R.T. Baade, R.J. Lopp // *Journal of Mammal.* – 1962. – Vol. 43.- P. 464-477.
243. McCafferty, D.J. Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment / D.J. McCafferty, I.L. Boyd, T.R. Walker // *Marine Ecology Progress Series.* – 1998. – Vol. 166. – P. 285-299.
244. McKenzie, J. Spatial and temporal in the diet of Steller sea lions in the Kodiak Archipelago, 1999 to 2005 / J. McKenzie, K.M. Wynne // *Marine ecology progress series.* – 2008. – Vol. 360. – P. 266-283.
245. Merrick, R.L. Diet diversity of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and their population decline in Alaska: a potential relationship / R.L. Merrick, M.K. Chumbley, G.V. Byrd // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* – 1997. – Vol. 54. – P. 1342-1348.
246. Merrick, R.L. Foraging behavior of adult female and young Canadian of-the-year Steller sea lions in Alaskan waters / R.L. Merrick, T.R. Loughlin // *Canadian Journal of Zoolog.* – 1997. – Vol. 75. – P. 776-786.
247. Merrick, R.L. Importance of juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the diet of Gulf of Alaska Steller sea lions, *Eumetopias jubatus* / R.L. Merrick, D.G. Calkins // *NOAA Tech Rep NMFS.* – 1996. – Vol. 126. – P. 153-166.
248. Meynier, L. Variability in the diet of New Zealand sea lion (*Phocarctos hookeri*) at the Auckland Islands, New Zealand / L. Meynier, D.S. Mackenzie, P.J. Duignan [et al.] // *Marine Mammal Science.* – 2009. – Vol. 25. – P. 302-326.
249. Milette, L.L. Maternal attendance patterns of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) from stable and declining populations in Alaska / L.L. Milette, A.W. Trites // *Canadian Journal of Zoology.* – 2003. – Vol. 81(2). – P. 340-348.
250. Miller, R.G. *Simultaneous Statistical Inference* / R.G. Miller. – 2nd Edition. – Springer-Verlag, New York, 1981. – 315 p.
251. Mohn, R. Grey seal predation on the eastern Scotian Shelf: modelling the impact on Atlantic cod / R. Mohn, W.D. Bowen // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1996. – Vol. 53. – P. 2722-2738.

252. Morgan, L. Age and pathological findings for two female Steller sea lions stranded on the northern California coast / L. Morgan, K. Hanni, L. Lowenstine // *Cal. Fish. Game.* – 1996. – Vol. 82. – P. 81-86.
253. Myles, H. *Nonparametric Statistical Methods* / H. Myles, A.W. Douglas. – New York: John Wiley & Sons, 1973. – 848 p.
254. Nesis, K.N. *Cephalopods of the World* / K.N. Nesis. – T.F.H. Publications, Inc, Ltd, 1987. – 351 p.
255. O’Corry-Crowe, G. Demographic independence along ecosystem boundaries in Steller sea lions revealed by mtDNA analysis: implications for management of an endangered species / G. O’Corry-Crowe, B.L. Taylor, T. Gelatt [et al.] // *Canadian Journal of Zoology.* – 2006. – Vol. 84. – P. 1796-1809.
256. Olesiuk, P.F. Annual prey consumption by harbor seals (*Phoca vitulina*) in the Strait of Georgia, British Columbia / P.F. Olesiuk // *Fish. Bull.* – 1993. – Vol. 91. – P. 491-515.
257. Olesiuk, P.F. Seasonal changes in the condition of male Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). Unpublished report / P.F. Olesiuk, M.A. Bigg. – Department of Fisheries and Oceans, Pacific Biological Station, Canada, 1990.
258. Oliver, M. Central place foragers select ocean surface convergent features despite differing foraging strategies / M. Oliver, J. Kohut, K. Bernard [et al.] // *Scientific Reports.* – 2019. – Vol. 9(1). – P. 157. – doi: 10.1038/s41598-018-35901-7.
259. Olivier, P. Steller sea lion foraging on Atka mackerel revealed by animal-borne video and data recorders / P. Olivier, R.D. Andrews [et al.] // *Alaska Marine Science Symposium.* Anchorage, Alaska, 2011. – P. 48.
260. Orr, A.J. Quantifying errors associated with using fecal samples to determine the diet of the California sea lion (*Zalophus californianus*) / A.J. Orr, J.T. Harvey // *Canadian Journal of Zoology.* – 2001. – Vol. 79 (6). – P. 1080-1087.
261. Pardini, A. Sex-biased dispersal of great white sharks / A. Pardini, C. Jones, L. Noble // *Nature.* – 2001. – Vol. 412(6843). – P. 139-140. – doi: 10.1038/35084125.
262. Pascual, M. The decline of the Steller sea lion in the northeast Pacific: demography, harvest or environment? / M. Pascual, M. Adkinson // *Ecol. Appl.* – 1994.

– Vol. 4. – P. 393-403.

263. Pauly, D. Fishing down marine food webs / D. Pauly, V. Christensen, J. Dalsgaard [et al.] // *Science*. – 1998. – Vol. 279. – P. 860-863.
264. Pauly, D. The sea around us project: Documenting and communicating global fisheries impacts on marine ecosystems / D. Pauly // *AMBIO*. – 2007. – Vol. 36 (4). – P. 290-295.
265. Phillips, C.D. Systematics of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*): Subspecies Recognition based on concordance of genetics and morphometrics / C.D. Phillips, J.W. Bickham, J.C. Patton [et al.] // *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*. – 2009. – Vol. 283. – P. 1-15.
266. Piatt, J.F. Response of common murrelets to the Exxon Valdez oil spill and long-term changes in the Gulf of Alaska marine ecosystem / J.F. Piatt, P.A. Anderson // *Exxon Valdez Oil spill Symposium Proceedings* / Eds. S.D. Rice, R.G. Spies, D. A. Wolfe [et al.]. – American Fisheries Symposium, Bethesda, Maryland, 1996. – P. 720-737.
267. Piatt, J.F. Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited / J.F. Piatt, A.M.A. Harding, M.T. Shultz [et al.] // *Mar Ecol Prog Ser*. – 2007. – Vol. 352. – P. 221-234.
268. Pichegru, L. Behavioural inertia places a top marine predator at risk from environmental change in the Benguela upwelling system / L. Pichegru, P.G. Ryan, R.J.M. Crawford [et al.] // *Mar Biol*. – 2010. – Vol. 157. – P. 537-544. – doi: 10.1007/s00227-009-1339-2.
269. Pileou, E.C. *Ecological Diversity* / E.C. Pileou. – John Wiley, New York, 1975. – 165 p.
270. Pitcher, K. Reproductive biology of Steller sea lions in the Gulf of Alaska / K. Pitcher, D. Calkins // *Journal of Mammalogy*. – 1981. – Vol. 62 (3). – P. 599-605.
271. Pitcher, K.W. Abundance and distribution of the eastern North Pacific Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) population / K.W. Pitcher, P.F. Olesiuk, R.F. Brown. [et al.] // *Fishery Bulletin*. – 2007. – Vol. 105 (1). – P. 102-115.

272. Pitcher, K.W. Ontogeny of dive performance in pup and juvenile Steller sea lions in Alaska / K.W. Pitcher, M.J. Rehberg, G.W. Pendleton. [et al.] // *Canadian Journal of Zoology*. – 2005. – Vol. 83. – P. 1214-1231.
273. Pitcher, K.W. Prey of the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*, in the Gulf of Alaska / K.W. Pitcher // *Fishery Bulletin, United States*. – 1981. – Vol. 79. – P. 467-472.
274. Pitcher, K.W. Reproductive performance of female Steller sea lions: an energetics-based reproductive strategy? / K.W. Pitcher, D. Calkins, G. Pendleton // *Canadian Journal of Zoology*. – 1988. – Vol. 76 (11). – P. 2075-2083.
275. Pitcher, K.W. Steller sea lion body condition indices / K.W. Pitcher, D.G. Calkins // *Mar. Mamm. Sci.* – 2000. – Vol. 16. – P. 427-436.
276. Rao, C.R. The Use and Interpretation of Principal Component Analysis in Applied Research / C.R. Rao // *The Indian Journal of Statistics, Series A*. – 1964. – Vol. 26 (4). – P. 329-358
277. Raum-Suryan, K. Development of dispersal, movement patterns, and haul-out use by pup and juvenile Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska / K. Raum-Suryan, M. Rehberg, G. Pendleton. [et al.] // *Marine Mammal Science*. – 2004. – Vol. 20 (4). – P. 823-850.
278. Rea, L. Health status of young Alaska Steller sea lion pups (*Eumetopias jubatus*) as indicated by blood chemistry and hematology / L. Rea, M. Castellini, B. Fadely [et al.] // *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. – 1998. – Vol. 120. – P. 617-623.
279. Ream, R.R. Oceanographic features related to northern fur seal migratory movements / R.R. Ream, J.T. Sterling, T.R. Loughlin // *Deep-Sea Res.* – 2005. – Vol. 52. – P. 823-843.
280. Recovery plan for the Steller sea lion, eastern and western distinct population segments of Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) / NMFS (National Marine Fisheries Service). – National Oceanic and Atmospheric Administration, Silver Spring, MD. 2008. – 325 p.
281. Rehberg, M.J. Foraging behavior of adult female Steller sea lions during the breeding season in Southeast Alaska / M.J. Rehberg, R.D. Andrews, U.G. Swain [et al.] // *Marine Mammal Science*. – 2009. – Vol. 25. – P. 588-604.

282. Rehberg, M.J. Foraging behavior of adult female Steller sea lions during the breeding season in Southeast Alaska / M.J. Rehberg, R.D. Andrews, U.G. Swain [et al.] // *Marine Mammal Science*. – 2009. – Vol. 25(3). – P. 588-604.
283. Rehberg, M.J. Pattern matters: changes in the organization of swimming and diving behavior by Steller sea lion juveniles in Alaska: M.Sc. thesis, / M.J. Rehberg. – University of Alaska, Anchorage, Alaska, 2005. – 24 p.
284. Reid, K. Antarctic ecosystem monitoring: quantifying the response of ecosystem indicators to variability in Antarctic krill / K. Reid, J.P. Croxall, D.R. Briggs [et al.] // *ICES Journal of Marine Science*. – 2005. – Vol. 62(3). – P. 366-373.
285. Reppenning, C.A. Adaptive evolution of sea lions and walruses / C.A. Reppenning // *Syst. Zool.* – 1976. – Vol. 25. – P. 375-390.
286. Richmond, J.P. Examination of Blood and Muscle Development in the Steller Sea Lion (*Eumetopias jubatus*): Implications for Diving and Foraging Ability. *Sea Lions of the World: Conservation and Research in the 21st Century* / J.P. Richmond, J.M. Burns [et al.]. – Anchorage, Alaska, USA, 2004.
287. Richmond, J.P. Ontogeny of total body oxygen stores and aerobic dive potential in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / J.P. Richmond, J.M. Burns, L.D. Rea // *J Comp Physiol B*. – 2006. – Vol. 176. – P. 535-545.
288. Riedman, M. *The Pinnipeds. Seals, Sea Lions and Walruses* / M. Riedman. – University of California Press, Berkeley, CA, 1990. – 439 p.
289. Riemer, S.D. Food habits of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) off Oregon and northern California, 1986–2007 / S.D. Riemer, R.F. Brown, B.E. Wright // *Fish. Bull.* – 2010. – Vol. 109. – P. 369-381.
290. Robinson, S. Behavioral Ecology Optimal distributions of central-place foragers: honey bee foraging in a mass flowering crop / S. Robinson, S. Hoover, S. Pernal [et al.] // *Behavioral Ecology*. – 2022. – Vol. 33(2). – P. 386-397. – doi: 10.1093/beheco/arab143.
291. Robson, B.W. Separation of foraging habitat among breeding sites of a colonial marine predator, the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) / B.W. Robson, M.E. Goebel, J.D. Baker [et al.] // *Can. J. Zool.* – 2004. – Vol. 82 (1). – P. 20-29.

292. Rosciano, N.G. Do penguins share? Evidence of foraging niche segregation between but not within two sympatric, central-place foragers / N.G. Rosciano, M. Polito, A. Raya Rey // *Marine Ecology Progress Series*. – 2016. – Vol. 548. – P. 249-262. – doi: 10.3354/meps11689.
293. Rosen, D.A. Metabolic effects of lowenergy diet on Steller sea lions, *Eumetopias jubatus* / D.A. Rosen, A.W. Trites // *Physiol Biochem Zool*. – 1999. – Vol. 72. – P. 723-731.
294. Rosen, D.A. Potential effects of short-term prey changes on sea lion physiology / D.A. Rosen, D.J. Tollit, A.W. Trites [et al.] // *Sea Lions of the World* / Eds. A. Trites, S. Atkinson, D. DeMaster. – Conservation & Research in the 21st Century, Anchorage, 2006. – P. 103-116.
295. Rosen, D.A.S. The effect of food restriction on growth rates in Steller sea lions, *Eumetopias jubatus* / D.A.S. Rosen // *Marine Mammal Science*. – 2021. – Vol. 37(4). – P. 1524-1530. – doi: 10.1111/mms.12813.
296. Rybczynski, N. A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia / N. Rybczynski, M.R. Dawson, R.H. Tedford // *Nature*. – 2009. – Vol. 458 (7241). – P. 1021-1024.
297. Ryg, M. Estimates of energy expenditure and energy consumption of ringed seals (*Phoca hispida*) throughout the year / M. Ryg, N.A. Oritsland // *Proceedings of the Pro Mare symposium on polar marine ecology*. – Norway, Trondheim, 1991. – P. 595-601.
298. Sandegren, F. Breeding and maternal behaviour of the Steller sea lion (*Eumetopias jubata*) in Alaska: M. thesis / F. Sandegren. – University of Alaska, Fairbanks, Alaska, 1970. – 57 p.
299. Sapriza, F.G.R. Lactation strategies and milk composition in pinnipeds / F.G.R. Sapriza // *Lact Farm Anim-Biol Physiol Basis Nutr Requir Model* / Ed. by N. M'Hamdi. – IntechOpen, 2020. – 142 p. – doi: 10.5772/intechopen.85386.
300. Sigler, M.F. Diet of Pacific sleeper shark, a potential Steller sea lion predator, in the north-east Pacific Ocean / M.F. Sigler, L.B. Hulbert, C.R. Lunsford [et al.] // *Journal of Fish Biology*. – 2006. – Vol. 69 (2). – P. 392-405.

301. Sigler, M.F. Marine predators and persistent prey in the southeast Bering Sea / M. F. Sigler, K.J. Kuletz, P.H. Ressler [et al.] // *Deep-Sea Res.* – 2012. – Vol. 65-70. – P. 292-303.
302. Sigler, M.F. Steller sea lion foraging response to seasonal changes in prey availability / M.F. Sigler, D.J. Tollit, J.J. Vollenweider [et al.] // *Marine Ecology Progress Series.* – 2009. – Vol. 388. – P. 243-261.
303. Sinclair, E.H. Decadal variation in the diet of western stock Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / E.H. Sinclair, D.S. Johnson, T.K. Zeppelin [et al.]. – National Marine Fisheries Service, Alaska Fisheries Science Center, 2013.
304. Sinclair, E.H. Distribution and ecology of mesopelagic fishes and cephalopods / E.H. Sinclair, A.A. Balanov, T. Kubodera [et al.] // *Dynamics of the Bering Sea. Alaska Sea Grant College Program Report no. AK-SG-99-03* / Ed. T.R. Loughlin, O. Kiyotaka. – University of Alaska, Fairbanks, 1999. – P. 485-508.
305. Sinclair, E.H. Feeding habits of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) in the eastern Bering Sea / E.H. Sinclair. – MS Thesis, Oregon State University, 1988. – 94 p.
306. Sinclair, E.H. Prey of juvenile northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*) in the southern California bight / E.H. Sinclair // *Mar. Mamm. Sci.* – 1994. – Vol. 10 (2). – P. 230-239.
307. Sinclair, E.H. Prey selection by northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) in the eastern Bering Sea / E.H. Sinclair, T.R. Loughlin, W.G. Pearcy // *Fishery Bulletin.* – 1994. – Vol. 92. – P. 144-156.
308. Sinclair, E.H. Seasonal and spatial differences in diet in the western stock of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / E.H. Sinclair, T.K. Zeppelin // *Journal of Mammalogy.* – 2002. – Vol. 83 (4). – P. 973-990.
309. Soloveva, M.A. Movements of spotted seals (*Phoca largha*) in the Sea of Okhotsk according to satellite tagging data / M.A. Soloveva, D.M. Glazov, D.M. Kuznetsova [et al.] // *Russian journal of ecology.* – 2016. – Vol. 47 (4). – P. 405-411.
310. Soto, K.H. The effects of prey availability on pup mortality and the timing of birth of South American sea lions (*Otaria flavescens*) in Peru / K.H. Soto, A.W. Trites,

- M. Arias-Schreiber // *Journal of Zoology*. – 2004. – Vol. 264(4). – P. 419-428. – doi: 10.1017/S0952836904005965.
311. Staniland, I. Geographical variation in the behaviour of a central place forager: Antarctic fur seals foraging in contrasting environments / I. Staniland, N. Gales, N. Warren [et al.] // *Marine Biology*. – 2010. – Vol. 157. – P. 2383-2396. – doi: 10.1007/s00227-010-1503-8.
312. Steele, J.H. Spatial pattern in plankton communities / J.H. Steele // NATO Conference Series, Marine Sciences IV, Volume 3. – New York: Plenum Press; 1978. – P. 470.
313. Steller, G.W. De Bestiis marinis [English transl. By Walter Miller and Jennie Emerson Miller. In «The fur seals and fur-seals islands»... Se Jordan and Clark, 1898-1899] / G.W. Steller. – St. Petersburg: Novi Comm. Acad. Sci. Petropoli-tanae., 1751. – 89. p.
314. Sterling, J.T. At-sea behavior of juvenile male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) / J.T. Sterling, R.R. Ream // *Can. J. Zool.* – 2004. – Vol. 82. – P. 1621-1637.
315. Suzuki, R. Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering / R. Suzuki, H. Shimodaira // *Bioinformatics*. – 2006. – Vol. 22 (12). – P. 1540-1542.
316. Svärd, C. Fasting affects the surface and diving metabolic rates of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / C. Svärd, A. Fahlman, D.A.S. Rosen [et al.] // *Aquat Biol.* – 2009. – Vol. 8. – P. 71-82.
317. The Bering Sea Ecosystem / National Research Council. – National Academy Press. Washington, D.C., 1996. – 320 p.
318. Thorsteinson, F.V. Biological observations of Steller sea lions taken during an experimental harvest / F.V. Thorsteinson, C.J. Lensink // *The Journal of Wildlife Management*. – 1962. – Vol. 26. – P. 353-359.
319. Tollit, D. Diet of endangered Steller sea lions in the Aleutian Islands: New insights from DNA detections and bio-energetic reconstructions / D. Tollit, L. Fritz, R. Joy [et al.] // *Canadian Journal of Zoology*. – 2017. – Vol. 95(11). – P. 853-868. – doi: 10.1139/cjz-2016-0253.

320. Tollit, D.J. A method to improve size estimates of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) and Atka mackerel (*Plurogrammus monoptyerygius*) consumed by pinnipeds: digestive correction factors applied to bones and otoliths recovered in scats / D.J. Tollit, S.G. Heaslip, T.K. Zeppelin [et al.] // *Fish Bull.* – 2004. – Vol. 102. – P. 498-508.
321. Tollit, D.J. Impact of diet-index selection and the digestion of prey hard remains on determining the diet of the Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) / D.J. Tollit, S.G. Heaslip, R.L. Barrick [et al.] // *Canadian Journal of Zoology.* – 2007. – Vol. 85. – P. 1-15.
322. Tollit, D.J. Quantifying errors associated with using prey skeletal structures from fecal samples to determine the diet of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) / D.J. Tollit, M. Wong, A.J. Winship [et al.] // *Mar Mamm. Sci.* – 2003. – Vol. 19. – P. 724-744.
323. Trites, A. Changes in abundance of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska from 1956 to 1992: how many were there? / A. Trites, P. Larkin // *Aquatic Mammals.* – 1996. – Vol. 22 (3). – P. 153-166.
324. Trites, A. The decline of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska: a review of the nutritional stress hypothesis / A. Trites, C. Donnelly // *Mammal Review.* – 2003. – Vol. 33 (1). – P. 3-28.
325. Trites, A.W. 2006. Insights into the timing of weaning and the attendance patterns of lactating Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska during winter, spring, and summer / A.W. Trites, B. Porter, V.B. Deecke [et al.] // *Aquatic Mammals.* – 2006. – Vol. 32. – P. 85-97.
326. Trites, A.W. Attendance patterns of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and their young during winter / A.W. Trites, B.T. Porter // *J Zool.* – 2002. – Vol. 256. – P. 547-556.
327. Trites, A.W. Behavioral Insights into the Decline and Natural History of Steller Sea Lions / A.W. Trites // *Ethology and Behavioral Ecology of Otariids and the Odobenid. Ethology and Behavioral Ecology of Marine Mammals* / C. Campagna, R. Harcourt, eds. – Springer, Cham, 2021. – doi: 10.1007/978-3-030-59184-7_23.

328. Trites, A.W. Bottom-up forcing and the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska: assessing the ocean climate hypothesis / A.W. Trites, A.J. Miller, H.D.G. Maschner [et al.] // *Fish Oceanography*. – 2007. – Vol. 16. – P. 46-67.
329. Trites, A.W. Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? / A.W. Trites, R. Joy // *J. Mammal*. – 2005. – Vol. 86. – P. 704-712.
330. Trites, A.W. Diets of mature male and female Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) differ and cannot be used as proxies for each other / A.W. Trites, D.G. Calkins // *Aquatic Mammals*. – 2008. – Vol. 34 (1). – P. 25-34.
331. Trumble, S.J. Diet mixing in aquatic carnivore, the harbour seal / S.J. Trumble, M.A. Castellini // *Can J Zool*. – 2005. – Vol. 83. – P. 851-859.
332. Tucker, M. Evolutionary predictors of mammalian home range size: Body mass, diet and the environment / M. Tucker, T. Ord, T. Rogers // *Global Ecology and Biogeography*. – 2014. – Vol. 23(10). – P. 1105-1114. – doi: 10.1111/geb.12194.
333. Villegas-Amtmann, S. A bioenergetics model to evaluate demographic consequences of disturbance in marine mammals applied to gray whales / S. Villegas-Amtmann, L.K. Schwarz, J.L. Sumich [et al.] // *Ecosphere*. – 2015. – Vol. 6. – P. art183. doi: 10.1890/ES15-00146.1.
334. Vollenweider, J.J. Variability in Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) prey quality in southeastern Alaska: MS thesis / J.J. Vollenweider. – University of Alaska, Fairbanks, AK, 2005. – 96 p.
335. Waite, J.N. Prey competition between sympatric Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on Lovushki Island, Russia / J.N. Waite, V.N. Burkanov, R.D. Andrews // *Canadian Journal of Zoology*. – 2012. – Vol. 90 (1). – P. 110-127.
336. Waite, J.N. Resource Partitioning Among Sympatric Steller Sea Lions and Northern Fur Seals on Lovushki Island, Russia / J.N. Waite. – University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK, 2010. – 165 p.
337. Waite, J.N. Resource partitioning by sympatric Steller sea lions and northern fur seals as revealed by biochemical dietary analyses and satellite telemetry / J.N. Waite,

- S.J. Trumble, V.N. Burkanov [et al.] // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2012. – Vol. 416-417. – P. 41-54.
338. Waite, J.N. Steller sea lion feeding habits in the Russian Far East, 2000–2003 / J.N. Waite, V.N. Burkanov // *Sea lions of the world* / A.W. Trites, S.K. Atkinson, D.P. DeMaster [et al.]. – University of Alaska Fairbanks, 2006. – P. 223-234.
339. Wang, I. Life History Strategies / I. Wang, N. Michalak, J. Ackerman // *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. – Springer International Publishing AG, 2018. – doi: 10.31234/osf.io/t5aj2.
340. Watling, L. Disturbance of the seabed by mobile fishing gear: a comparison to forest clear cutting / L. Watling, E.A. Norse // *Conserv. Biol.* – 2008. – Vol. 12 (6). – P. 1180-1197.
341. Weber, S.B. Direct evidence of a prey depletion "halo" surrounding a pelagic predator colony / S.B. Weber, A.J. Richardson, J. Brown [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2021. – Vol. 118(28). – P. e2101.
342. Whitehead, H. Predicting Inshore Whale Abundance – Whales and Capelin off the Newfoundland Coast / H. Whitehead, J. Carscadden // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2011. – Vol. 42(5). – P. 976-981. – doi: 10.1139/f85-122.
343. Whiten, S.A. Cultures in chimpanzees / S.A. Whiten, J. Goodall, W.C. McGre // *Nature*. – 1999. – Vol. 399(6737). – P. 682-685.
344. Winship, A.J. A bioenergetic model for estimating the food requirements of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska, USA / A.J. Winship, A.W. Trites, D.A.S. Rosen // *Marine Ecology Progress Series*. – 2002. – Vol. 229. – P. 29-312
345. Winship, A.J. Growth and Bioenergetic Models for Steller Sea Lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska: M.Sc. thesis / A.J. Winship. – University of British Columbia, Vancouver, Canada, 2000. – 160 p.
346. Winship, A.J. Prey consumption of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) off Alaska: How much prey do they require? / A.J. Winship, A.W. Trites // *Fishery Bulletin* (Washington DC). – 2003. – Vol. 101. – P. 147-167.
347. Winter, A. Seasonal differences in prey availability around a Steller sea lion haulout and rookery in the Gulf of Alaska / A. Winter, R.J. Foy, K. Wynne // *Aquatic*

Mammals. – 2009. – Vol. 35 (2). – P. 145-162.

348. Witherell, D. Protecting gorgonian corals off Alaska from fishing impacts / D. Witherell, C. Coon. – North Pacific Fishery Management Council, 2000. – 6 p.

349. Wojczulanis-Jakubas, K. Post-foraging in-colony behaviour of a central-place foraging seabird / K. Wojczulanis-Jakubas, A. Grissot, M. Devogel [et al.] // Scientific Reports. – 2022. – Vol. 12(1). – P. 12981. – doi: 10.1038/s41598-022-17307-8.

350. Womble, J.N. Distribution of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in relation to spring-spawning fish in SE Alaska / J.N. Womble, M.F. Willson, M.F. Sigler [et al.] // Marine Ecology Progress Series. – 2005. – Vol. 294. – P. 271-284.

351. Womble, J.N. Observation of Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) predation on a harbor seal (*Phoca vitulina richardii*) in the Glacier Bay region of southeastern Alaska / J.N. Womble, S. Conlon // Aquatic Mammals. – 2010. – Vol. 36 (2). – P. 129-137.

352. Womble, J.N. Seasonal availability of abundant, energy-rich prey influences the abundance and diet of a marine predator, the Steller sea lion *Eumetopias jubatus* / J.N. Womble, M.F. Sigler // Marine Ecology Progress. – 2006. – Vol. 325. – P. 281-293.

353. Wursig, R. Behaviour of Bowhead Whales (*Balaena mysticetus*) summering in the Beaufort Sea: Reactions to industrial activities / R. Wursig, F. Mark, W. Bernd [et al.] // Biological Conservation. – 1985. – Vol. 32. – P. 195-230. – doi: 10.1016/0006-3207(85)90111-9.

354. York, A.E. An analysis of the Steller sea lion metapopulation in Alaska / A.E. York, R.L. Merrick, T.R. Loughlin // Metapopulations and Wildlife Conservation and Management / D. McCullough. – Island Press, Covelo, California, 1996. – P. 259-292.

355. Zar, J. Biostatistical analysis / J. Zar. – Prentice-Hall Englewood Cliffs, NJ, 1974. – 620 p.

356. Zeppelin, T.K. Call Sizes of walleye pollock and Atka mackerel consumed by the Western Stock of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska from 1999-2001 / T.K. Zeppelin, D.J. Tollit, K.A. Call [et al.] // Fish. Bull. – 2004. – Vol. 102. – P. 509-521.

357. Zeppelin, T.K. Foraging habitats based on the diet of female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on the Pribilof Islands, Alaska / T.K. Zeppelin, R.R. Ream // J. Zool. – 2006. – Vol. 270. – P. 565-576.