


На правах рукописи



**Усатов Иван Александрович**

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

1.5.15 - Экология (биологические науки)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Владивосток – 2024

Работа выполнена в лаборатории морских млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук.

**Научный руководитель:**

кандидат биологических наук  
**Гольцман Михаил Ефимович**

**Официальные оппоненты:**

**Чабовский Андрей Всеволодович**  
доктор биологических наук, ФГБУН  
«Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова» РАН, заведующий  
лабораторией популяционной экологии

**Пермяков Пётр Алексеевич**  
кандидат биологических наук, ФГБУН  
«Тихоокеанский океанологический  
институт им. В.И. Ильичева» ДВО РАН  
научный сотрудник лаборатории  
исследования загрязнения и экологии

**Ведущая организация:**

ФГБУН «Тихоокеанский институт  
географии» ДВО РАН, г. Владивосток

Защита состоится «4» июня 2024 г. в 13:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.253.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159.

Факс: (423) 2310-193. E-mail: [info@biosoil.ru](mailto:info@biosoil.ru)

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru/>

Автореферат разослан «    » марта 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного  
совета, кандидат биологических наук



Саенко  
Елена Михайловна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 этого вида к водной среде является ограниченная способность спать в 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 в 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 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 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). Несмотря на огромные исследовательские усилия, однозначного ответа на вопрос о причинах снижении численности сивуча пока не получено. Распределение и доступность кормовых ресурсов – ключевая характеристика, определяющая пространственное распределение, бюджет активности, стратегии поиска и добычи пищи (Merrick et al., 1997; Winter et al., 2009; Womble, Sigler, 2006). Энергетические затраты на поиск и добычу пищи и 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). Вместе с тем вопрос о взаимодействии сивуча с трофическими ресурсами исследован крайне слабо, и полностью отсутствуют представления о трофической экологии сивуча в границах российской части ареала этого вида. Так, например, на наш взгляд, 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) или причины сокращения популяций сивуча (Rosen, Trites, 1999; Jeanniard, 2009; Rosen, 2021). При этом не учитывается, 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) и др.). Таким образом, необходимо пересмотреть устоявшиеся представления о питании сивуча, чтобы понять роль структуры рациона в экологии этого морского хищника.

**Степень разработанности.** Питание сивуча хорошо изучено в неарктической части его ареала (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 существенно меньше в границах Дальнего Востока России. 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; Тихомиров, 1964; Панина, 1966; Перлов, 1975; Waite, Burkanov, 2006; Waite et al., 2012a, 2012b). В большинстве публикаций, посвящённых питанию сивуча, описывается только соотношение отдельных компонентов рациона, и лишь в некоторых рассматривается влияние доступности кормовых объектов на состав и структуру рациона. Полностью отсутствуют исследования трофической экологии сивуча в водах России. Отсутствие базовой информации по трофической экологии приводит к тому, что зачастую общая биомасса потенциальных объектов добычи сивуча, рассматривается как показатель доступного ему пищевого ресурса (Соболевский, 1983; Шунтов, Иванов, 2015; Корнев, 2019). При таком подходе не учитываются особенности трофической экологии вида, ограничения сивуча к нырянию, сну на воде, не учитывается пищевая значимость и доступность добычи. Рассмотрение этой информации необходимо для понимания трофической экологии сивуча, а значит, и для разработки мер по сохранению вида и снижению последствий антропогенного воздействия.

**Цель работы** – изучить особенности трофической экологии сивуча используя данные копрологического анализа в границах Российской части ареала этого вида.

Для достижения этой цели были выдвинуты **задачи**:

1. Описать структуру рациона сивуча в сезон размножения и пространственные вариации в границах Дальнего Востока России; оценить долговременные изменения рациона сивуча, 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.

**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.** Впервые подвергается критическому анализу традиционное представление о сивуче как об оппортунистическом хищнике. Предложена гипотеза, описывающая оптимальную стратегию питания сивуча на плотных и локальных скоплениях добычи и альтернативную стратегию питания на пространственно рассредоточенных кормовых объектах. Ведущую роль в формировании рациона и трофической экологии исследуемого вида играет стабильность структуры распределения кормовых объектов, в отличие от устоявшегося представления о главной роли их обилия. Впервые проведено сравнение состава рациона сивуча с уловом промышленного рыболовства вблизи лежбищ на

Дальнем Востоке России и показан механизм возможного влияния промышленного рыболовства на структуру рациона рассматриваемого вида.

**Теоретическая и 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 разработки эффективных стратегий сохранения этого исчезающего вида, дифференцированных с учётом региональных особенностей коммерческого рыболовства и трофической экологии вида. Представленная информация может быть использована для дополнения фундаментальных знаний по экологии вида, и включения их в видовые очерки Красной Книги России и МСОП.

**Личный вклад.** Автор лично участвовал в полевых исследованиях по биологии сивуча в границах Дальнего Востока России (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 примесей. Результаты идентификации объектов питания в экскрементах сивуча соискатель лично статистически обработал, проанализировал, обобщил и представил в настоящей работе. Автор лично подготавливал публикации, статьи, и представлял доклады по настоящей теме на всероссийских и международных конференциях.

**Апробация работы.** Основные результаты работы и методы, использованные в работе, доложены на российских и международных конференциях в виде 5 устных докладов, 5 стендовых сообщений (из них 9 на русском и 1 на английском языке) на 10 конференциях, в том числе на конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Санкт - Петербург, 2014; Астрахань, 2016); научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск - Камчатский, 2014; Петропавловск - Камчатский, 2015; Петропавловск - Камчатский, 2017); конференции «Знания молодых - новому веку» (Киров, 2012); «Alaska Marine Science Symposium» (Anchorage, Alaska, 2019); Морская биология в 21 веке: биология развития, молекулярная и клеточная биология, биотехнология морских организмов" (памяти академика В.Л.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 НИЦМБ ДВО РАН.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 42 работы, из них четыре в рецензируемых научных журналах из списка ВАК.

**Структура и объём работы.** 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 к.б.н. Бурканову В.Н, моему главному учителю и наставнику на всех этапах выполнения работы. Важные замечания к работе внесли к.б.н. Труханова И.С., к.б.н. Соловьева М.А., к.б.н. Семенченко А.А. Моими наставниками в теоретическом осмыслении работы были д.б.н. Крученкова Е.П. и д.б.н. Токранов. 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). Работа была выполнена площадке ЦКП «Приморский океанариум», НИЦМБ ДВО РАН (Владивосток).

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Приведены имеющиеся данные по биологии сивуча, систематике, происхождению, распределению и популяционной структуре, годовому циклу жизни, репродуктивной физиологии, поведенческой экологии, рассмотрены имеющиеся данные по питанию сивуча и методические особенности исследования питания методом копрологического анализа, перечислены основные гипотезы о снижении численности сивуча и современное состояние вида. Представлена сравнительная информация по исследованиям сивуча. Впервые проведён детальный анализ литературных данных для оценки адаптивных возможностей сивуча к водному образу жизни, которые непосредственно определяют трофическую экологию вида.

### ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был получен в результате анализа непереваренных остатков пищи в пробах экскрементов, собранных на лежбищах сивуча Дальнего Востока России. Образцы экскрементов собирали на 31 лежбище, из которых 7 репродуктивных. Один единовременный сбор экскрементов на лежбище рассматривали как одну коллекцию проб. За пробу принималась одна локализованная кучка экскрементов. Экскременты промывались в струе проточной воды через колонку с набором сит (1 мм, 0,71 мм и 0,50 мм).

Видовой состав объектов питания сивуча в пробах экскрементов, собранных в период 2004-2008 гг был определён специалистами морфологами компании Pacific Identification Inc. (Виктория, Британская Колумбия, Канада). Пробы, собранные в 2009-2016 гг. промыты, подготовлены, но из-за недостатка средств пока не направлены для идентификации в Pacific Identification.

Фиксировали только присутствие или отсутствие объекта питания в пробе. Каждая проба рассматривалась как независимая выборка. Рассчитывали частоту встречаемости (FO), как отношение количества проб, содержащих рассматриваемый кормовой объект к общему количеству проб. Модифицированная частота встречаемости объектов питания (MFO) рассчитывалась для оценки вклада каждого кормового объекта в общий рацион. Разнообразие диеты оценивалось для каждой исследованной группы с использованием модифицированного индекса разнообразия Шеннона (DDI), (Merrick et al., 1997). Средний размер одной пробы вычислялся по количеству объектов питания, приходящихся на 1 пробу (МКОП). Рассчитывали долю проб с одним компонентом и рассматривали их состав.

Для характеристики изменчивости диеты нами были выбраны объекты питания, встречающиеся более чем в 5% проб в любом из анализируемых регионов. Использовали анализ главных компонент для снижения размерности наших данных и выделения отдельных кластеров (регионов) с отличительной структурой рациона питания сивуча. Оценивали вероятность совместной встречи отдельных типов главной добычи в одной пробе.

Использовали непараметрический бутстреп метод для расчёта статистики разнообразия рациона и частоты встречаемости главных компонентов рациона (Шитиков, Розенберг, 2013). Непараметрический тест Краскела-Уоллиса (Myles, Douglas, 1973) использовали для установления значимой разницы между группами в значениях разнообразия рациона, частот встреч проб с одним пищевым компонентом, среднего числа компонентов пищи в рационе.

Для оценки промышленного рыболовства рассматривали промысловые операции (Мониторинг рыболовства, 2005) с 1 января 2000 года до 1 января 2010 года в 20-мильной зоне вокруг 19 лежбищ Дальнего Востока России. Комерческое рыболовство рассмотрено по регионам: северная часть Охотского моря, акватория, прилегающая к Курильским о-вам, акватория у восточного побережья Камчатки, акватория прилегающая к о. Карагинскому. В качестве показателей интенсивности промысла использовали судосутки на лову (Василец, Терентьев, 2009), а медианный объем вылова на судосутки и помесячные уловы использовались как показатель успеха промысла. Все статистические процедуры были выполнены в среде R (R development core team, 2021).

### ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего за период 2004-2016 гг. собрано 2987 образцов экскрементов, из которых состав 916 проб идентифицирован и анализ их содержимого включён в работу.

**3.1 Общее описание летнего питания сивуча в водах России.** 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. Среди твёрдых остатков 916 проб экскрементов сивуча было обнаружено 65 объектов питания, относящихся к 27 семействам. Остатки рыб были найдены почти в каждой пробе экскрементов (FO = 99,8%), то есть рыба оказалась наиболее часто потребляемой пищей сивуча. Головоногие моллюски *Cephalopoda* играли второстепенную роль в питании (8,4% FO; 3,3% MFO). Иногда в пробах находили многощетинковых червей *Polychaeta* (9,7% FO; 3,8% MFO). В двух пробах были обнаружены остатки скелета птиц.

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 (рис. 1). Плотность вероятности приближалась к нулевым значениям при 10-12 объектах питания на одну пробу.

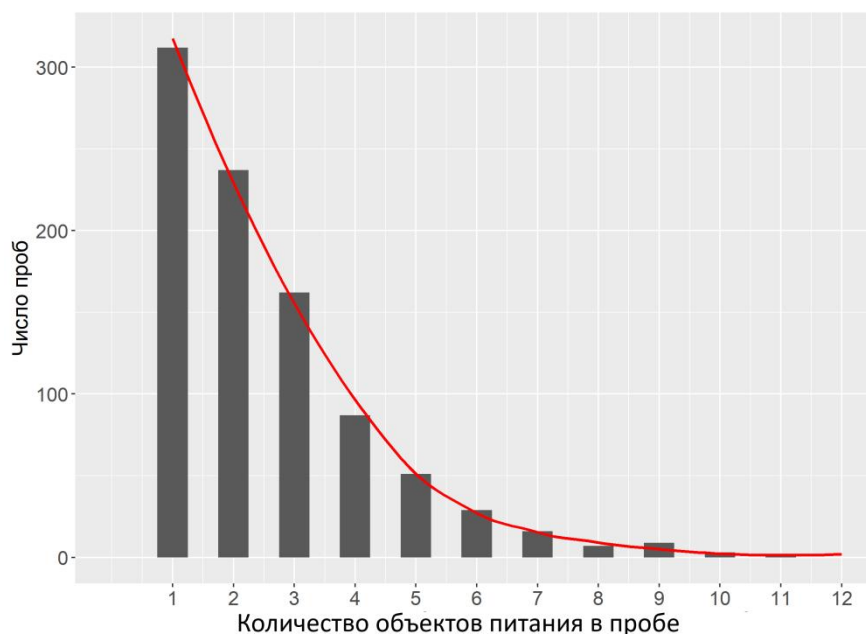


Рисунок 1 – Распределение проб экскрементов по количеству объектов питания в пробе на лежбищах сивуча в водах Дальнего Востока России. Красной линией показана плотность вероятности (kernel density)

В группу главной добычи сивуча района исследования вошло 14 объектов питания, которые вносили в сумме основной вклад в его рацион, составляя 86,0% MFO (рис. 2). Такие кормовые организмы, как камбалы *Pleuronectidae*, головоногие моллюски, рогатковые *Cottidae* тихоокеанские лососи *Oncorhynchus*, липаровые *Liparidae* были представлены комплексом близкородственных видов. Другими главными объектами добычи являлись: северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* Pall., 1810, минтай, тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus* Pall., 1814, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810, северный волосозуб *Trichodon trichodon* Tilesius, 1813, мойва *Mallotus villosus* Müller, 1776, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, тихоокеанская зубастая корюшка *Osmerus mordax* Mitchill, 1814. Оставшиеся, незначимые кормовые организмы (FO менее 5% в отдельном

регионе), обнаруженные в пробах, в сумме составили 14,0% МФО, а вклад их по отдельности варьировал от 0,04% до 3,77% МФО.

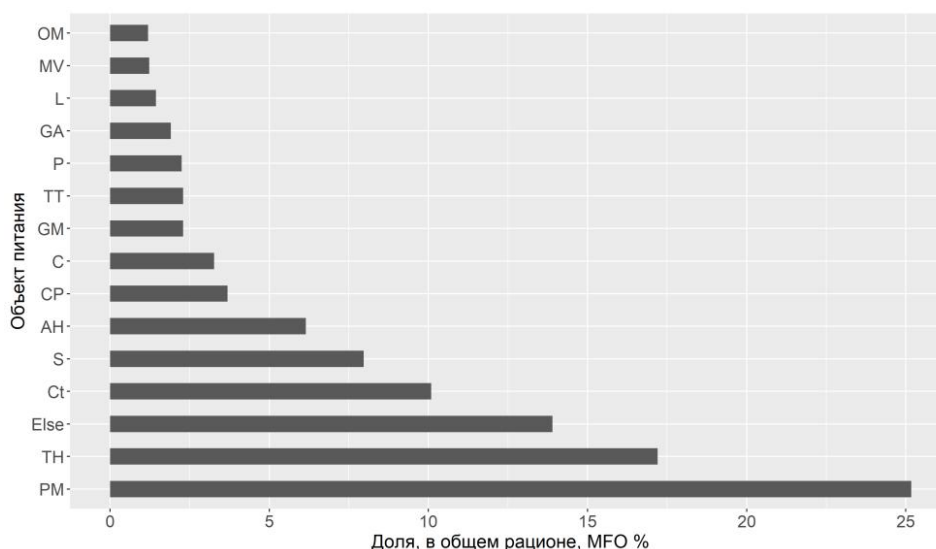


Рисунок 2 – Доля главных объектов добычи (МФО) в рационе питания сивуча (2003–2008 гг.). АН - песчанка; С - головоногие моллюски; СР - тихоокеанская сельдь; Сг- рогатковые; GM - тихоокеанская треска; GA - трехиглая колюшка; РМ - одноперый терпуг; Р - камбалы; S - тихоокеанские лососи; ТН - минтай; ТТ - северный волосозуб; MV - мойва; L - липаровые; OM - тихоокеанская зубастая корюшка; Else- другие (51 объект питания)

В пробах с содержанием только одного объекта питания, встречался главным образом северный одноперый терпуг (62,8% от всех проб с одним объектом питания) и существенно реже минтай (16,7%). Так же отмечали в однокомпонентных пробах сельдь (4,8%), тихоокеанских лососей (2,6%), рогатковых (1,3%), тихоокеанскую песчанку (0,3%), трёхиглую колюшку (0,3%) и менее 0,3% другие компоненты.

**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. С другой стороны, восемь из 14 главных объектов добычи сивуча потреблялись вместе с северным одноперым терпугом. Ряд элементов рациона не регистрировали совместно в одной пробе экскремента. Так тихоокеанская сельдь не встречалась вместе с липаровыми, тихоокеанской зубастой корюшкой, северным волосозубом, северным одноперым терпугом. Это характерно в первую очередь для рациона сивуча Охотского моря, где сельдь имела очень высокую значимость (FO = 54,7%), а другие кормовые объекты имели низкое значение или не потреблялись совсем.

**3.3. Структурирование района исследований по рациону питания сивуча.** Кластерный анализ и анализ главных компонент (РСА) коллекций экскрементов выявил 3 региона (рис. 3) с разным составом 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).

Высокая частота встречаемости одноперого терпуга выделяла рацион сивуча Курильских о-вов. Все коллекции этого региона на графике главных компонент располагались плотной группой с малым разбросом (рис. 4), что свидетельствует об очень схожем составе рациона между отдельными коллекциями.



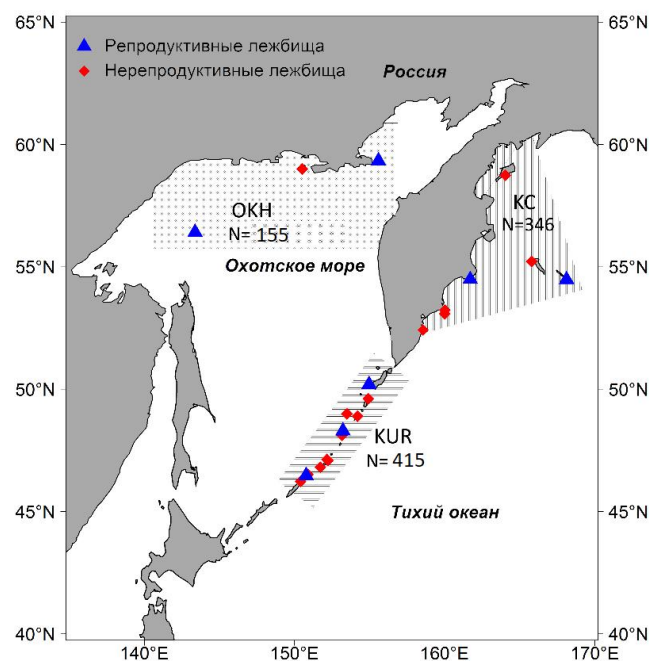


Рисунок 3 – Регионы исследования питания сивуча в водах Дальнего Востока России в 2004–2008 гг., выделенные кластерным анализом. ОКН- Охотское море, КС- Камчатка и Командорские о-ва, КУР- Курильские о-ва. Ниже обозначения региона представлено количество проб питания (N)

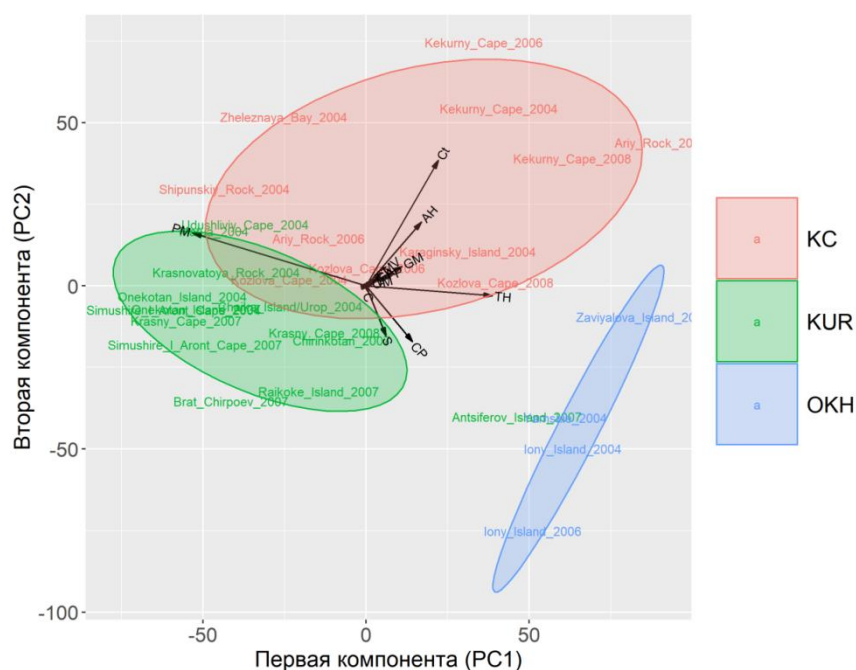


Рисунок 4 – Компонентный анализ региональной специфичности рациона сивуча (2003–2008 гг.). Стрелками показан вклад первичных переменных (объектов питания) в компоненты, представленные по осям. АН - песчанка, С - головоногие моллюски, СР -сельдь, Ст - рогатковые, GM - треска, GA - трехиглая колюшка, РМ - терпуг, Р - камбалы, S -лососи, ТН - минтай, ТТ - северный волосозуб, MV - мойва, L - липаровые, OM - тихоокеанская зубастая корюшка. КС – регион п-ов Камчатка и Командорские о-ва; КУР – регион Курильские о-ва; ОКН – регион Охотское море. Текст указывает на названия коллекций сбора (место и год).

Особенность рациона сивуча Охотского моря объясняется высокой встречаемостью в рационе сельди, хотя выделяется коллекция с о-ва Завьялова с отличительной частотой встречаемости тихоокеанской трески. Региональная специфика структуры рациона сивуча Камчатки и Командорских о-вов объясняется широким набором кормовых объектов, которые играли малую роль в рационе сивуча других регионов исследования. Большинство коллекций, собранные на восточном побережье Камчатки и Командорских о-вах сильно отличаются по структуре рациона как между собой, так и от других регионов.

**3.4. Расчёт эффективного минимального количества образцов проб, необходимых для анализа.** Прирост количества новых объектов питания, идентифицированных в каждой дополнительной пробе, был небольшим после достижения 45-50 образцов экскрементов. При достижении объема выборки до 73 образцов, в ней со 100% вероятностью присутствовали все главные объекты питания сивуча ( $n=14$ ). Поэтому для устранения необъективности описания структуры рациона питания сивуча использованы только выборки экскрементов с числом более 73 пробы. Это число меньше методически рекомендованного объёма выборки в 94 пробы (Trites, Joy, 2005), однако представляется достаточным для наших целей.

### **3.5 Региональные особенности рациона питания сивуча на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах**

**3.5.1. Количество объектов питания в одной пробе в зависимости от типа лежбища и региона.** На репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах медианные значения частотного распределения количества объектов питания в одной пробе (МКОП) были одинаковы и равны двум. Однако интерквартильный размах был больше на нерепродуктивных лежбищах, чем репродуктивных (IQR: 1-3 и IQR: 1-4). Обнаружены существенные различия между типами лежбищ в частотных распределениях количества пищевых объектов в одной пробе экскрементов (Wilcoxon rank sum test:  $p < 0,05$ ), несмотря на схожие значения медиан. Медианное значение числа объектов питания на образец 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 коллекций экскрементов 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:  $p < 0,05$ ) (рис. 5).

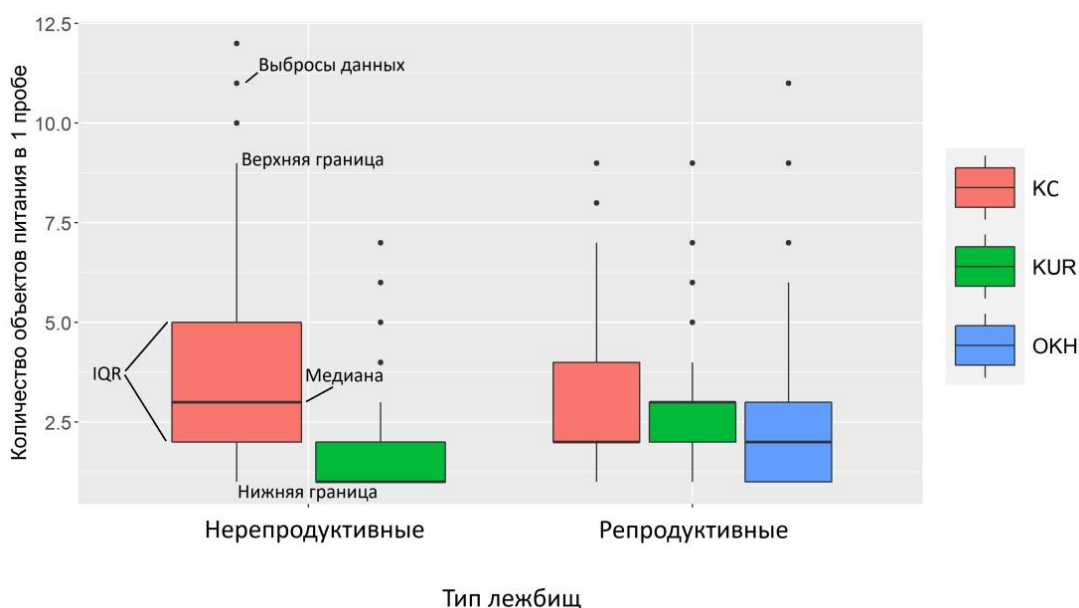


Рисунок 5 – Количество объектов питания на 1 пробу в зависимости от региона и типа лежбища. KC - Камчатка и Командорские о-ва, KUR - Курильские о-ва, ОКН - Охотское море. Показаны обозначения данных графика «Ящик с усами»

В группе репродуктивных лежбищ МКОП было схоже между всеми регионами, составляя два объекта питания по медиане на образец, но интерквартильные размахи различались между регионами (IQR: 2-3; IQR: 1-3; IQR: 1-4 для регионов KUR, ОКН, КС соответственно). 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).

**3.5.2. Разнообразие рациона сивучей на основе встречаемости и состава однокомпонентных образцов в различных регионах и типах лежбищ.** Более часто образцы с содержанием единственного объекта питания 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%).

**3.5.3. Разнообразие рациона сивуча по модифицированному индексу Шеннона в разных регионах и на разных типах лежбищ.** В пределах каждого отдельного региона значение индекса Шеннона (DDI) преобладало на репродуктивных лежбищах, в сравнении с нерепродуктивными. 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).

**3.6. Распределение главных объектов питания в рационе сивуча в зависимости от региона и типа лежбищ.** Был проведён сравнительный анализ частоты встречаемости 14 главных объектов питания сивуча, в зависимости от географической широты сбора образцов, региона и типа лежбищ. Для статистического анализа в настоящей работе не использована коллекция экскрементов с о. Завьялова, Охотское море (9 проб), но её состав рассмотрен для дополнения данных о питании сивуча данного региона.

Анализ частоты встречаемости главных объектов добычи показал широкую вариабельность величин потребления каждого объекта питания между регионами и типами лежбищ (рис. 6). В большинстве случаев, в каждом отдельном 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. Важной особенностью региона Курильских о-вов было отсутствие в составе пищи камбал, колюшки, песчанки, сельди, и малая роль тихоокеанской трески, северного волосозуба (FO < 5%).

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.

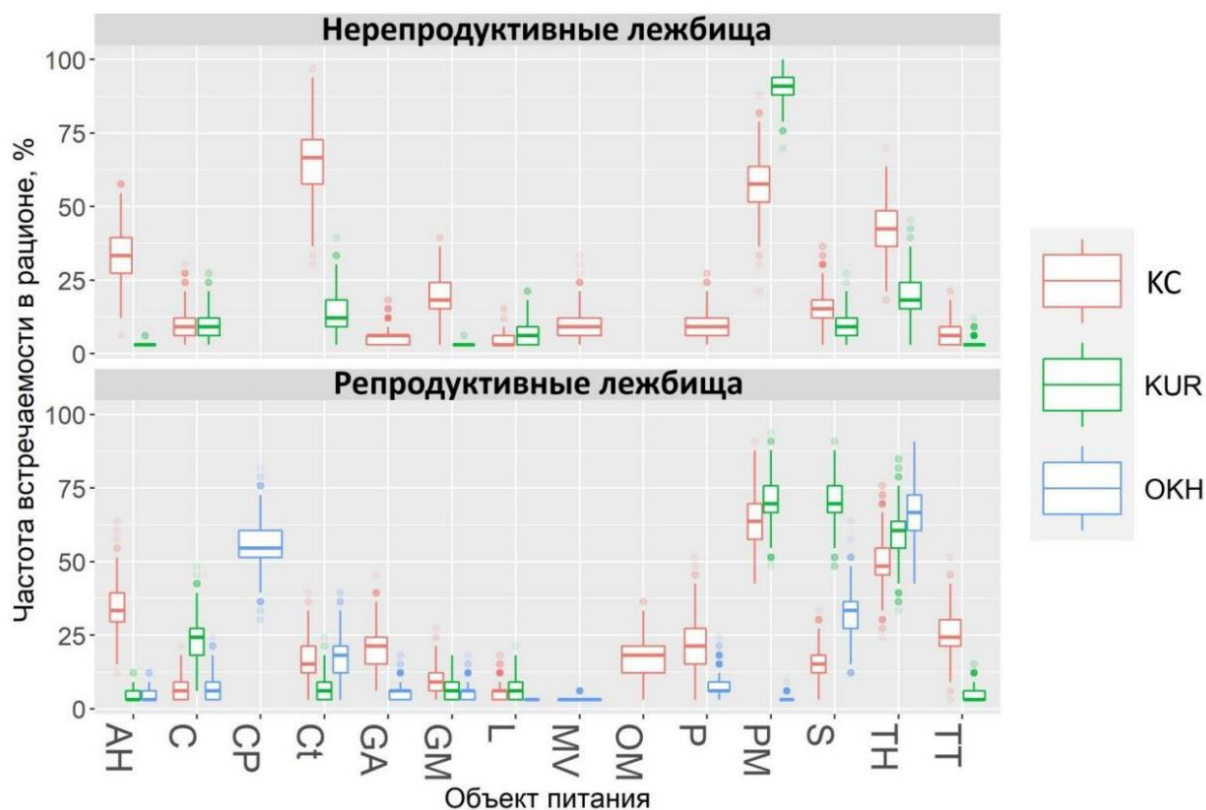


Рисунок 6 – Медиана и разброс значений («ящик с усами») частоты встречаемости главных объектов питания в рационе сивуча (2003–2008 гг.) в отдельных регионах на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах. АН - песчанка, С - головоногие моллюски, СР - сельдь, Ct - рогатковые, GM - треска, GA - трехиглая 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.

Широтные вариации частоты встречаемости в рационе характерны для большинства кормовых объектов сивуча. Региональные и широтные особенности питания сивуча согласуются с сезонными особенностями распределения гидробионтов, входящих в его рацион. На репродуктивных лежбищах широтные тенденции в питании были более отчётливо видны, чем на нерепродуктивных. Наиболее яркие широтные устойчивые паттерны отмечены для питания терпугом, тихоокеанскими лососями, головоногими моллюсками, тихоокеанской треской.

**3.7. Интенсивность промышленного рыболовства у лежбищ сивуча.** Наибольшая интенсивность промысла наблюдалось у лежбищ на восточном побережье Камчатки (рис. 7), медиана 11261 судосутки за 10 лет ( $Q_{0.25}=8131$ ,  $Q_{0.75}=12907$ ), менее интенсивная - на Курильских островах ( $Me=2404$  судосутки,  $Q_{0.25}=1173$ ,  $Q_{0.75}=5574$ ), и наименьшая - у лежбищ в северной части Охотского моря ( $Me=135$  судосутки,  $Q_{0.25}=77$ ,  $Q_{0.75}=1079$ ), (табл. 1). При этом, улов на судосутки был самым низким у лежбищ на восточном побережье Камчатки ( $Me=5,6$  т,  $Q_{0.25}=2,3$ ,  $Q_{0.75}=13,4$ ) и более высоким в регионах Курильских о-вов ( $Me=14,0$  т,  $Q_{0.25}=5,2$ ,  $Q_{0.75}=32,4$ ) и Охотском море ( $Me=21,0$  т,  $Q_{0.25}=6,0$ ,  $Q_{0.75}=47,1$ ) (табл. 1). Акватория вблизи лежбища на острове Карагинский занимала промежуточное состояние с точки зрения интенсивности промысла (4861 судосутки) и вылова на судосутки ( $Me=9,1$  т,  $Q_{0.25}=4,5$ ,  $Q_{0.75}=16,4$ ).

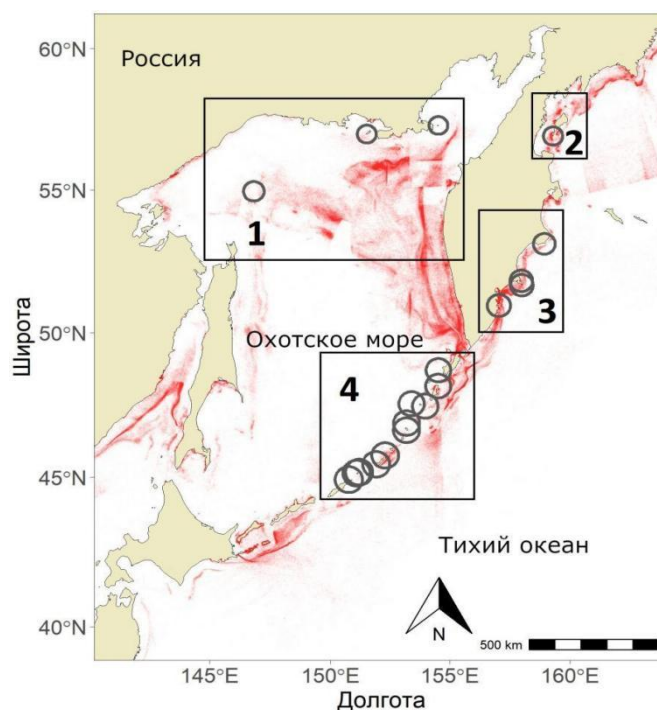


Рисунок 7 – Район исследования промыслового рыболовства. Позиции рыбного промысла показаны красным цветом. Круги охватывают радиус 20 миль вокруг анализируемых лежбищ. Регионы исследования: 1 – северная часть Охотского моря; 2 – о-в Карагинский; 3 – восточное побережье Камчатки; 4 – Курильские о-ва.

Основу добычи промышленного рыболовства в акваториях у лежбищ составляли, как правило, массовые и промысловые гидробионты (табл. 2). На долю других объектов приходится незначительная часть улова, менее 5% от объёмов вылова отдельного региона.

Таблица 1 – Количественная оценка промышленного рыболовства в акваториях у лежбищ сивуча Дальнего Востока России

Регион	Лежбище	Кол-во судов	Число судосудок	Вылов (т)	Вылов на судосудки (т)		
					Me	Q <sub>25</sub>	Q <sub>75</sub>
1	2	3	4	5	6	7	8
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	<i>Медиана между лежбищами</i>	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

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
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	<i>Медиана между лежбищами</i>	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. Завялова	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

\*КК – восточное побережье Камчатки; KUR- Курильские о-ва; ОКН- северная часть Охотского моря; KRG- о. Карагинский; R\*\* - репродуктивные лежбища

Таблица 2 – Коммерческий вылов гидробионтов в акваториях у лежбищ в 2000-2010 гг (исключены промысловые объекты, которые не являются пищей сивуча)

Регион	Объект промысла	Вылов (т)	Доля
КК*	Минтай	144970	54
КК	Терпуговые Hexagrammidae (Gill, 1889)	38417	14
КК	Тихоокеанская треска	35259	13
КК	Камбаловые	34670	13
КК	Рогатковые	12378	5
КК	Другие (26 объектов)	3548	<5**
КК	Всего, Камчатка	269240	100
KUR	Терпуговые	271127	45
KUR	Минтай	176681	29
KUR	Кальмары	130163	21
KUR	Другие (33 объекта)	29332	<5
KUR	Всего, Курилы	607302	100
ОКН	Тихоокеанская сельдь	58586	87
ОКН	Минтай	3524	5
ОКН	Другие (15 объектов)	5266	<5
ОКН	Всего, Охотское море	67375	100
KRG	Минтай	28003	46
KRG	Тихоокеанская треска	22063	36
KRG	Камбаловые	5916	10
KRG	Другие (14 объектов)	4608	<5
KRG	Всего, о. Карагинский	60591	100

\*КК – восточное побережье Камчатки; KUR- Курильские о-ва; KRG- о-в Карагинский; ОКН- северная часть Охотского моря; \*\*<5- менее 5% каждый объект по отдельности



Все регионы статистически значимо отличались друг от друга по числу судосутков на лову в акваториях у лежбищ и объёмам вылова на судосутки (Kruskal-Wallis test:  $p < 0,05$ ). Усилия промысла, выраженные в числе судосутков на лову, были наиболее высоки в акваториях у побережья Камчатки (рис. 8).

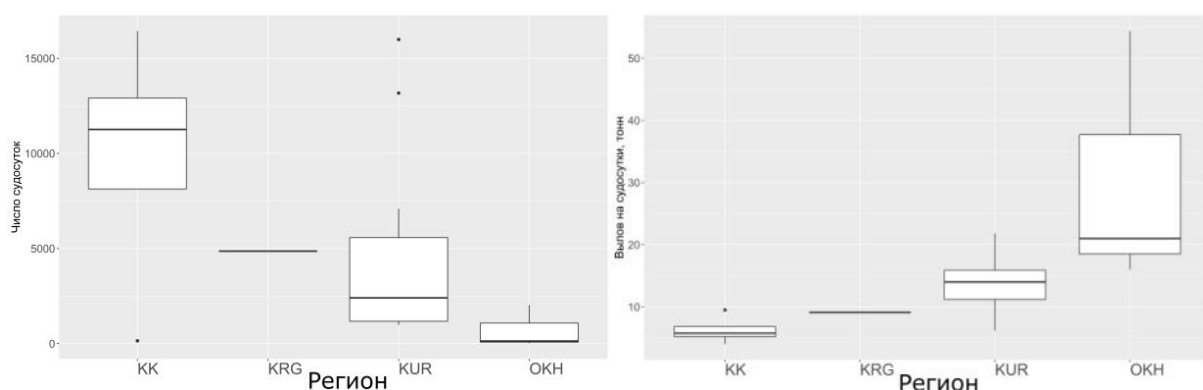


Рисунок 8 – Число судосутков промысла и вылов на судосутки в акваториях у лежбищ сивуча по регионам. KK-восточное побережье Камчатки; KUR- Курильские о-ва; KRG- о-в Карагинский; ОКН- северная часть Охотского моря

Медиана интенсивности лова у лежбищ восточного побережья Камчатки составила 11261 судосутков, что было в 4,7 раза выше, чем Курильских о-вов и в 83,0 выше, чем в акваториях северной части Охотского моря (табл. 1). Однако несмотря на высокие усилия промысла, вылов на судосутки у лежбищ восточной Камчатки был значительно меньше, чем в других регионах. Медианный вылов по всем акваториям у камчатских лежбищ составил 5,6 тонн, что в 2,5 раза меньше, чем в акваториях у Курильских островов 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 акваториями у лежбищ Камчатки и Курильских о-вов.

Летом ключевые промысловые объекты ловились в относительно менее глубоких водах, чем в остальное время года (Kruskal-Wallis test:  $p < 0,05$ ), (рис. 9).

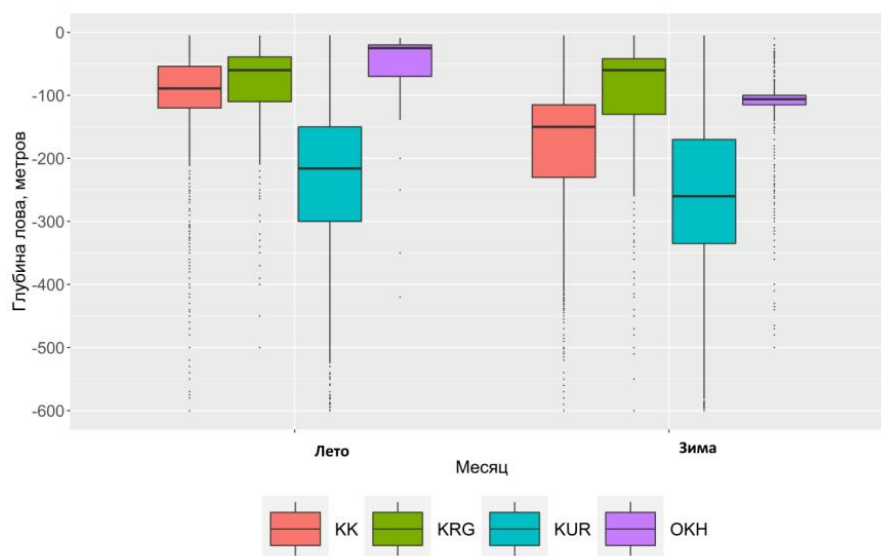


Рисунок 9 – Глубина ведения промысловых операций донными орудиями лова в акваториях у лежбищ сивуча. KK-восточное побережье Камчатки; KUR- Курильские о-ва; KRG- о-в Карагинский; ОКН- северная часть Охотского моря

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

#### ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на широкий спектр питания сивуча в акваториях Дальнего Востока России, включающий 65 объектов, только 14 компонентов рациона наиболее значимы и составляют основу рациона (86,0% MFO). При детальном рассмотрении оказалось, что на каждом отдельном лежбище основу пищи составляют только 1 - 4 объекта. Детальный анализ главных объектов рациона показал существенные вариации в потреблении каждого кормового объекта между регионами и лежбищами.

В данном разделе рассмотрены региональные особенности потребления главных кормовых объектов с учетом их пищевой значимости, доступности и распределения в районах нагула сивуча. Обсуждаются особенности встречаемости данных объектов питания в рационе сивуча в неарктической области ареала, приводятся особенности сезонной изменчивости их потребления. Для каждого элемента рациона учитывается полнота его восстановления копрологическим анализом. На основании имеющихся данных делается заключительный 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. Качественный анализ главных объектов питания сивуча.** Широтные вариации частоты встречаемости в рационе характерны для большинства кормовых объектов сивуча. Региональные особенности структуры рациона согласуются с сезонными особенностями распределения гидробионтов, входящих в его рацион. Большинство из объектов питания сивуча являются мигрирующими гидробионтами с ярко выраженной сезонностью присутствия вблизи берега или на шельфе в зависимости от сезона и возраста. Для большинства кормовых объектов характерны плотные скопления на отдельных стадиях жизненного цикла. Формируемые ими скопления постоянны в пространстве и приурочены к специфическим гидробиологическим условиям, таким как особенности рельефа дна, специфическим температурным режимам, динамики вод.

Благополучие популяции сивуча в Охотском море поддерживается тихоокеанской сельдью, которая является предсказуемым и питательным пищевым ресурсом для животных. Несмотря на высокую долю минтая в рационе сивуча во всех регионах, этот объект добычи не рассматривают в качестве ключевого пищевого ресурса из-за его низкой питательности (Rosen, Trites, 1999; Womble, Sigler, 2006; Trites, 2021). На Курильских островах на репродуктивных лежбищах основным объектом питания являются тихоокеанские лососи, а на нерепродуктивных - одноперый терпуг. На лежбищах в регионе КС единый ключевой объект питания отсутствует.

**4.2. Различие между рационами сивуча на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах.** Особи сивуча с репродуктивных лежбищ питались более специализировано массовыми гидробионтами: тихоокеанскими лососями, минтаем, головоногими моллюсками, а в Охотском море - сельдью. 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 варьировали от лежбища к лежбищу. Повидимому, репродуктивные лежбища сивуча располагаются вблизи акваторий, наиболее благоприятных для питания размножающихся животных, а в рационе сивуча преобладают виды, скопления которых распределены в пространстве предсказуемым образом. Это должно позволять хищнику реализовать стратегию, направленную на сокращение времени пребывания вдали от лежбища. Таким образом, наличие сезонно предсказуемых ресурсов добычи вблизи репродуктивных лежбищ может иметь решающее значение для снижения



энергозатрат на перемещение к местам кормежки, а так же на увеличение порции энергии, выделяемой на кормление и передаваемой потомству во время длительного периода лактации.

**4.3. Роль разнообразия рациона в трофической экологии сивуча.** Рацион сивуча на лежбищах регионов Охотского моря и Курильских островов был высокоспециализированным по поглощаемым кормовым объектам, что подтверждается небольшим количеством объектов питания в каждой пробе, а также низкими значениями энтропии индекса Шеннона. Особая структура рациона была выявлена у восточного побережья Камчатки. В этом регионе состав пищи существенно варьировался между отдельными образцами экскрементов, то есть особи питались разным набором пищи во время каждого отдельного кормового похода. Возможно, это свидетельствует о неустойчивости, или временном непостоянстве кормовых пятен у лежбищ восточного побережья Камчатки. В целом, значимые различия состава потребляемой пищи между отдельными кормовыми походами не типичны для репродуктивных лежбищ. Так на Курильских островах и в северной части Охотского моря рацион животных на каждом отдельном лежбище состоял в основном из 1-3 видов рыб или головоногих моллюсков, 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, места кормления сивуча в акваториях у лежбищ регионов Курильские о-ва и Охотское море постоянны, что определяет стабильность рациона сивуча. На восточном побережье Камчатки отсутствие концентраций главных кормовых объектов, вызванное промыслом или естественными условиями, вынудило сивуча компенсировать их за счет других кормовых объектов и в конечном итоге разнообразить свой рацион.

**4.4. Изменения рациона сивуча в водах Дальнего Востока России в 2000-х гг.** Объединенный результат данного исследования (материалы 2004-2008 гг) и работ, проведенных в 2000-2003 гг) (Waite, Burkanov, 2006) показывает, что 16 объектов питания (табл. 3) можно рассматривать как главные кормовые объекты сивуча у побережья Азии за весь период. Минтай, тихоокеанские лососи, головоногие моллюски, рогатковые сохранили свое основное значение и постоянно устойчиво присутствуют в питании сивуча во всех регионах 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. 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. 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 однопёрого терпуга, северного волосозуба, тихоокеанской зубастой корюшки, минтая и камбал, но только ФО терпуга изменилось значимо (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 (ФО > 5%) сократился с 14 кормовых объектов до 10, согласно настоящему исследованию. 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.

Таблица 3 – Изменение частоты встречаемости главных объектов питания в рационе (более 5%) сивуча в акваториях ДВР, согласно прежнего (Waite, Burkanov, 2006) исследования (2000-2003 гг) и данного исследования (2004-2008 гг)

№	Объект питания/регион	KUR	KC	ОКН
1	Мойва	-*	-27,5	-
2	Сельдь	-	-	-13
3	Тихоокеанская треска	-	-10,4	-
4	Скаты Batomorphi	-	-9,8	-
5	Тихоокеанские лососи	-10,0	-3	-14,8
6	Дальневосточная серебрянка <i>Leuroglossus schmidtii</i> Rass, 1955	-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

\*объект питания в рационе не отмечен

\*\*1027/415\*- число проб прежнего и настоящего исследования

Несмотря на колебания в частоте потребления отдельных объектов питания, структура рациона сивуча у азиатского побережья в летний период оставалась стабильной на протяжении всех 2000-х годов. Таким образом, стабильное присутствие в рационе одних и тех же ключевых объектов питания свидетельствует об устойчивой стратегии использования скоплений гидробионтов в акватории у каждого лежбища.

**4.5. Сравнение структуры летнего питания сивуча в водах Дальнего Востока России и американского побережья.** В данном исследовании обнаружен набор кормовых объектов, схожий с тем, который был выявлен в ходе предыдущих исследований, проведенных в заливе Аляска и на Алеутских о-вах в 2000-х годах. (Sinclair et al., 2013). Несмотря на различия в доминировании отдельных объектов добычи, девять главных объектов питания были общими: тихоокеанская треска, минтай, северный одноперый терпуг,

сельдь, тихоокеанские лососи, северный волосозуб, тихоокеанская песчанка, рогатковые, головоногие моллюски.

Несмотря на региональную специфику и различные методики исследований, оказалось, что рацион сивуча принципиально 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 видах добычи, 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.** Сивуч и коммерческое рыболовство используют одни и те же группы гидробионтов (минтай, терпуговые, тихоокеанская треска, кальмары, тихоокеанская сельдь, камбала, рогатковые). Анализ показал низкую промысловую нагрузку рыболовства у лежбищ в северной части Охотского моря, выше у Курильских о-вов и максимальную у лежбищ восточного побережья Камчатки. Ранние исследования показывают, что состояние популяции сивуча на восточном побережье Камчатки находится в состоянии стагнации после катастрофического сокращения, в отличие от Курильских островов и Охотского моря (Burkanov, Loughlin, 2005; Altukhov et al., 2015; 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; Altukhov et al., 2015; Burkanov et al., 2021; и др.). В этом регионе последнее репродуктивное лежбище 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). Таким образом, популяция сивуча у восточного побережья Камчатки находится в состоянии упадка с середины 1990-х годов по настоящее время.

Наш анализ показал, что в регионе с высокой нагрузкой коммерческого рыболовства наблюдаются наиболее негативные тенденции в состоянии вида, по сравнению с регионами с меньшим рыболовным давлением на пищевые ресурсы (Курильские о-ва). Регион с минимальной промысловой нагрузкой характеризуется положительной тенденцией численности сивуча (Охотское море). Можно предположить, что на восточном побережье Камчатки именно промышленное рыболовство является основным фактором негативного тренда популяции. Однако прямых доказательств к этому нет. Можно лишь утверждать, что в регионе с высокой интенсивностью промысла наблюдаются негативные демографические тенденции, а там, где коммерческий промысел незначителен, состояние популяций сивуча остаётся стабильно благоприятным.

Исследования кормового поведения сивуча с помощью телеметрических устройств показали, что зимой звери ныряют глубже и уходят дальше от лежбищ в поисках пищи, чем летом (Loughlin et al., 2003; Pitcher et al., 2005; Rehberg et al., 2009). Наши данные показывают, что большинство ключевых объектов коммерческого рыболовства вылавливаются летом на мелководье, а в остальное время года ведётся промысел на сравнительно больших глубинах. Очевидно, в холодное время года большая часть пищевых ресурсов сивуча становится менее доступной, вынуждая зверей нырять глубже и уходить от лежбища дальше в поисках пищи, что так же подтверждается смещением глубин коммерческого лова на более глубокие участки. В это же время объём коммерческого улова, наоборот, увеличивается. Исследования показали, что в зимний период энергетические затраты зверей сильно возрастают, особенно у беременных самок, кормящих молодняк (Svård et al., 2009). Таким образом, в зимний период конкуренция между сивучем и коммерческим рыболовством может значительно обостряться. Результатом такой конкуренции может быть отсутствие достаточного количества пищи для беременных

кормящих самок (Trites and Porter, 2002), что приводит к прерыванию беременности и наблюдаемому на лежбищах пропуску родов.

**4.7. Трофическая экология сивуча.** Исследование кормовых объектов сивуча показало, что его добычей являются виды с ярко выраженной сезонностью присутствия у берега или на шельфе в зависимости от времени года. Для добычи характерны плотные скопления на отдельных стадиях их жизненного цикла, как например нерестовые скопления северного однопёрого терпуга, тихоокеанских лососей, минтая, тихоокеанской сельди, трески, мойвы, корюшки, камбалы. Формируемые скопления жертв постоянны в пространстве и приурочены к специфическим гидробиологическим условиям, таким, как особенности рельефа дна, температурному режиму, динамике вод. Нерестовые миграции тихоокеанских лососей, тихоокеанской сельди, мойвы и корюшки происходят регулярно в пространстве и времени, как и скопления северного однопёрого терпуга, тихоокеанской трески, камбалы, 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. В каждом регионе сезонные особенности распределения кормовых объектов специфичны. Для их эффективного использования у животных должны быть ассоциации местоположения концентраций кормовых пятен с конкретным участком акватории и временем успешной кормежки.

Длительности кормовых походов лактирующих самок сивуча относительно короткие и специфичны для каждого репродуктивного лежбища (Burkanov et al., 2011). Таким образом, на каждом отдельном лежбище самки используют уникальную и стабильную стратегию поиска корма. Молодые самки затрачивают больше времени на поиск и добычу пищи, чем взрослые (Burkanov et al., 2011), что, возможно, указывает на то, что с возрастом самки оптимизируют кормовое поведение, тратя меньше времени на поиск и добычу пищи, перемещаясь между ранее выявленными кормовыми пятнами. Это подтверждается обнаруженной нами высокой стабильностью пищевых рационов особей с репродуктивных лежбищ, нацеленных на одни и те же группы гидробионтов, специфичных для каждого региона. Таким образом, можно 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 характерных параметрах среды.

Мы предполагаем, что оптимальная стратегия добывания пищи у сивуча – использование концентрированных пятен добычи, которые представляют собой плотные скопления кормовых объектов. Однако иногда, на участках питания зверей плотность и предсказуемость кормовых пятен оказывается невысокой и оптимальная стратегия добывания пищи – поиск и кормление на кормовых пятнах, может быть неэффективной. В этом случае приходится переходить к поиску рассеянной добычи или разреженных кормовых пятен. Наше исследование показало, что такая стратегия характерна для питания сивуча на лежбищах восточного побережья Камчатки. При отсутствии массовой и доступной пищи наблюдается высокое разнообразие рациона и сильные различия между составом пищи в отдельных кормовых походах. Прерывистое кормление разрозненными кормовыми объектами очевидно менее выгодная стратегия для сивуча, поскольку каждый отдельный поиск и захват добычи энергетически более затратен.

Результаты анализа главных объектов питания сивуча и промышленного рыболовства показали, для зимнего периода характерно снижение биомассы и численности рыб на шельфе, что связано с их миграцией на более глубокие участки акватории. Вместе с зимним увеличением потребности в пище (Winship, 2000), ограниченной способностью зверей к долгому нахождению в море (Merrick, Loughlin, 1997; Loughlin et al., 2003; Lander et al., 2010 и др.), увеличенным затратам энергии на поддержку физиологических процессов в холодное время года (Svärd et al., 2009; Winship, 2000), 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 восточной Камчатки 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). Если самка не может найти доступный, обильный и питательный источник пищи во время длительного зимнего поиска добычи, это вызывает пищевой стресс и как следствие аборт или резорбцию плода (Calkins, Pitcher, 1982, Pitcher et al., 1998). Прекращение беременности и продолжение инвестирования самки в лактацию можно рассматривать как адаптивную способность сивуча к дефициту пищевых ресурсов, направленную на повышение вероятности выживания молодняка. Характерно, что именно на лежбищах данного региона наблюдается высокая частота пропуска родов и продление лактации самок (Altukhov et al., 2015).

## 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 гидробионтов. 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.

## ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

По теме диссертации опубликовано 42 работы; из них 4 статьи - в рецензируемых научных журналах из списка ВАК РФ.

*Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах из списка ВАК РФ:*

1. Фомин С.В., Рязанов С.Д., **Усатов И.А.**, Бурканов В.Н. Встречи клюворыла *Ziphius Cavirostris* Cuvier, 1823 (Cetacea: ziphiidae) в водах восточной Камчатки и Командорских островов // Биология моря. 2017. Т. 43. № 3. С. 215-218.
2. **Усатов И.А.**, Токранов А.М., Труханова И.С., Бурканов В.Н. Питание сивуча у восточного побережья Камчатки // Труды ВНИРО. 2021. Т. 185, С. 57-67.
3. **Усатов И.А.**, Бурканов В.Н. Летнее питание сивуча в водах Дальнего Востока России в 2004-2008 годах // Биосфера. 2022. Т. 14 № 1, С. 8-28.

4. **Усатов И.А.,** Бурканов В.Н., Токранов А.М. Экология питания сивуча с репродуктивного лежбища у мыса Козлова (Восточная Камчатка) // Биосфера. 2022. Т. 14 № 3, С. 200-212.  
*Список работ опубликованных в материалах региональных и международных научных конференциях, симпозиумов:*
5. **Усатов И.А.** Результаты береговых наблюдений за морскими млекопитающими на Северо-западном лежбище (о. Беринга, сентябрь-ноябрь 2010 года) // Знания молодых - новому веку. Материалы Международной студенческой научной конференции. Киров. ВГСХА, 2011. С. 130-134.
6. Гороховский К.Ю., **Усатов И.А.,** Алтухов А.В., Бурканов В.Н. Опыт использования удаленной системы фоновое фото-видеомониторинга на репродуктивном лежбище сивучей на мысе Козлова, Камчатка, в 2010 г. // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство. Материалы 4-й Международной научно-практической конференции. М.: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2011. С. 256-259.
7. **Усатов И.А.,** Степанов В.А., Машкин В.И. К методологии в изучении сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreber 1776). // Знания молодых - новому веку. Материалы Международной научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов и соискателей. Киров. ВГСХА, 2012. С. 100-102.
8. **Усатов И.А.,** Алтухов А.В., Гороховский К.Ю., Годящева Ю.С., Усатова С.Е., Степанов В.В., Машкин В.И. Наблюдения морских млекопитающих и птиц на Кроноцком полуострове в 2012 г. Знания молодых: наука, практика и инновации. Сборник научных трудов международной научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов и соискателей. Киров. ВГСХА, 2013. С. 176-180.
9. **Усатов И.А.,** Бурканов В.Н. Питание сивуча (*Eumetopias jubatus*) у восточного побережья Камчатки. // Морские млекопитающие Голарктики VIII: Сборник тезисов. Санкт- Петербург, Россия. 2014. С 56.
10. **Усатов И.А.,** Алтухов А.В., Бурканов В.Н. Сезонная динамика численности сивуча на репродуктивном лежбище у м. Козлова, Камчатка. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы XV научной конференции. Петропавловск-Камчатский, Россия. 2014. С 372-376.
11. **Усатов И.А.,** Алтухов А.В., Бурканов В.Н. Происхождение, половой и возрастной состав сивучей- мигрантов на лежбище у мыса Козлова летом 2013 г. // Ареалы, миграции и перемещения диких животных. Сборник научных трудов Международной научно-практической конференции. Владивосток, Россия. 2014. С 335-339.
12. Fomin S.V. **Usatov I.A.,** Belonovich O.A., Burkanov V.N. Observations On Marine Mammal By-Catch By Nearshore Seine Net Fisheries Off Eastern Kamchatka, Russia. Alaska Marine Science Symposium. Anchorage, Alaska. January 20-24, 2014. 239 P.
13. Фомин С.В., Белонович О.А., **Усатов И.А.,** Бурканов В.Н. Поведение сивучей (*Eumetopias jubatus*) у рыболовных судов в порту во время выгрузки рыбы. // Морские млекопитающие Голарктики VIII: Сборник тезисов. Санкт- Петербург, Россия. 2014. С 66.
14. **Усатов И.А.,** Бурканов В.Н. Прилов тавренного сивуча на промысле сельди в Охотском море. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы XVI международной научной конференции 18-19 ноября, 2015. Петропавловск-Камчатский, Россия. 2015. С 214-218.
15. Бурканов В.Н., Вертянкин В.В., Ласкина Н.Б., Мамаев Е.Г., Павлов Н.Н., Рязанов С.Д., Третьяков А.В., **Усатов И.А.,** Фомин С.В. Обследование лежбищ сивуча (*Eumetopias jubatus*) в 2015 г: повсеместное снижение численности приплода. // Морские млекопитающие Голарктики: тез. докладов IX междунар. конф. (Астрахань, 30 октября- 4 ноября- 2016 г.). Сборник тезисов. Санкт- Петербург, Россия. 2016. С 23.

16. Бурканов В.Н., Курилов Н.В., Ускирев М.С., Артемьева С.М., **Усатов И.А.** Опыт использования квадрокоптера Фантом 4 для учета сивуча (*Eumetopias jubatus*) и северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) на острове Тюлений, Россия. // Морские млекопитающие Голарктики: тез. докладов IX междунар. конф. (Астрахань, 30 октября- 4 ноября- 2016 г.). Сборник тезисов. Санкт- Петербург, Россия. 2016. С 24.
17. **Усатов И.А.**, Бурканов В.Н. Питание сивуча (*Eumetopias jubatus*) в водах Дальнего Востока России в 2004-2008 гг. // Морские млекопитающие Голарктики: тез. докладов IX междунар. конф. (Астрахань, 30 октября- 4 ноября- 2016 г.). Сборник тезисов. Санкт- Петербург, Россия. 2016. С 91.
18. Burkanov V., Laskina N., Mamaev E., Nikulin V., Phomin S., Ryazanov S., Tretyakov A., **Usatov I.**, Vertyankin V. Alarming results of the 2015 Steller sea lion survey in three Russian Far East regions. // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 25-29, 2017. P. 222.
19. **Usatov I.**, Burkanov V. Testing time-lapse cameras for surveillance of marine mammal by-catch in pollock and herring trawl fisheries in Russia. // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 25-29, 2017. P. 236.
20. **Усатов И.А.**, Усатова С.Е., Бурканов В.Н. Состояние репродуктивной группировки сивуча на лежбище у мыса Козлова в 2015 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы XVIII научной конференции. Петропавловск-Камчатский, Россия. 2017. С 272-276.
21. **Usatov I.**, Kirilova A., Burkanov V. Assessment of an Unmanned Quadcopter for Collecting Observations of Marked Steller Sea Lions on Tuleny Island, Russia // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 22-26, 2018. P. 198.
22. Burkanov V., Altukhov A., Belonovich O., **Usatov I.**, Fomin S. Issues with the Co-Existence of Commercial Fisheries and Steller Sea Lions in the Western Bering Sea and the Waters Surrounding East Kamchatka. // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 22-26, 2018. P. 312.
23. **Usatov I.**, Burkanov V., Gelat T. Steller sea lion diet identification from feces using computer vision based on the neural network VGG 16. // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 28-February 1, 2019. P. 303.
24. Burkanov V., **Usatov I.**, Gelat T. Drone aerial photography and image processing to monitor northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) abundance on Tuleny Island // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 28-February 1, 2019. P. 304.
25. **Usatov I.A.**, Burkanov V.N., Altukhov A.V., Mamaev E.G., Andrews R., Gelatt T. 2019. Combining an Unmanned Aerial Vehicle and Computer Vision to Monitor and Automate Abundance Counts of Northern Fur Seals (*Callorhinus ursinus*). World Marine Mammal Conference, Barcelona, Catalonia, Spain / December 9-12, 2019. pp. 731-732
26. Altukhov A.V., Andrews R., Burkanov V.N., **Usatov I.A.**, Gelatt T. 2019. Machine learning techniques to automate Steller sea lion ID data extraction from high-resolution images. World Marine Mammal Conference, Barcelona, Catalonia, Spain / December 9-12, 2019. P. 24
27. **Usatov I.A.**, Burkanov V.N., Gelatt T. 2020. Using Drones and Computer Vision to Survey Northern Fur Seals: Automating Counts from Aerial Images // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 27-31, 2020. P. 277.
28. Altukhov A.V., Andrews R., Burkanov V.N., **Usatov I.A.**, Gelatt T. 2020. Adopting Semantic Segmentation and Classification Neural Network Models to Extract Steller Sea Lion Brands Form Remote Cameras // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 27-31, 2020. P. 52.
29. **Usatov I.A.**, Kirillova A.D., Burkanov V.N., Altukhov A.V., Gelatt T. 2020. Combining Drone Imagery and Machine Learning Algorithms to Obtain Steller Sea Lion Brand Re-Sight Data // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 27-31, 2022. P. 275.

30. **Usatov I.A.**, Burkanov V.N., Altukhov A.V., Andrews R., Gelatt T. 2021 Automating Counts of Steller Sea Lions in Aerial Images Using UNET and VGG16 Convolutional Neural Network Models // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 26-28, 2021. P. 143
31. Altukhov A.V., Andrews R., Burkanov V.N., **Usatov I.A.**, Gelatt T. 2021. Improving the Performance of Convolutional Neural Network (CNN) Algorithms for Automated Image Recognition of Branded Steller Sea Lions // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 26-28, 2021. P. 146
32. **Усатов И.А.**, Ким Н.А., Волкова Е.В. 2021. Мониторинг лежбища морских млекопитающих на острове Уташуд с использованием автономных фоторегистраторов. Труды Мордовского Государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича. Вып. 29. С 441-448.
33. Токранов А.М., Данилин Д.Д., Жигадлова Г.Г., Санамян К.Э., Санамян Н.П., **Усатов И.А.** 2021 Оценка воздействия возникшей осенью 2020 г. У берегов камчатки неблагоприятной экологической обстановки на представителей различных групп гидробионтов. Труды X Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2021)» Том II (III): [сборник]. Тверь. С. 93-96
34. **Usatov I.A.**, Burkanov V.N., Altukhov A.V., Mamaev E.G., Andrews R., Gelatt T. 2022. Preliminary Results of Northern Fur Seal Pup Counts at Bering Island Rookeries, Commander Islands, 2021, Using Unmanned Aircraft. // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 24-27, 2022. P. 139.
35. Altukhov A.V., Andrews R., Burkanov V.N., **Usatov I.A.**, Gelatt T. 2022. Application of Mask-RCNN Models to Identify and Count Steller Sea Lions in Time-Lapse Camera Images from Terrestrial Sites in the Commander Islands and Eastern Kamchatka. // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 24-27, 2022. P. 146
36. **Usatov I.A.**, Altukhov A.V., Burkanov V.N., Andrews R., Gelatt T. 2022. Steller sea lion brand detection and identification on aerial images using deep learning approach. 24th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammal, Palm Beach, Florida, USA / August 1-5, 2022, pp. 484-485.
37. Altukhov A.V., Gaev D.N., **Usatov I.A.**, Burkanov V.N., Trukhanova I.S. 2023. Using georeferenced imagery data and Mask-RCNN neural network to detect and measure spotted seals // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 23-27, 2023. P. 57.
38. **Usatov I.A.**, Altukhov A.V., Burkanov V.N., Vasyukov E.S., Kirillova A.D., Andrews R., Gelatt T. 2023. Improving accuracy of automated the Northern fur seal composition count on Tuleny Island, Russia, 2017-2022 // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 23-27, 2023. P. 267.
39. **Усатов И.А.**, Бурканов В.Н. Исследование диеты морских львов с использованием нейронных сетей компьютерного зрения // Всероссийская конференция «Морская биология в 21 веке: биология развития, молекулярная и клеточная биология, биотехнология морских организмов» (памяти академика Владимира Леонидовича Касьянова), 12-15 сентября 2023. С. 346-347.
40. **Усатов И.А.**, Труханова И.С., Алтухов А.В., Бурканов В.Н. Сивуч и промышленное рыболовство - оценка влияния конкуренции за общие виды гидробионтов // XII Международная научно-практическая конференция Морские исследования и образование - MARESEDU 2023. 16-20 октября 2023. С 295-302.
41. Burkanov V., Kozlov S., Tkachenko P., Tokarevskikh I., Chistyayeva M., Lyubachenko S., **Usatov I.**, Vasyukov E. Mass mortality of northern fur seal on Tuleny Island and East Sakhalin, Russia, in July-August 2023 // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 29-February 2, 2024. P. 285.
42. Burkanov V., **Usatov I.**, Laskina N., Mamaev E., Altukhov A., Andrews R., Gelat T. Northern fur seal pup production and trends on the Commander Islands, 1995-2022 // Alaska Marine Science Symposium, Anchorage, Alaska, January 29-February 2, 2024. P. 286.



---

УСАТОВ Иван Александрович  
ТРОФИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ СИВУЧА  
EUMETOPIAS LUBATUS (SCHREBER, 1776)  
Автореф. дис. на соискание учёной степени кандидата биологических наук