

ЛЕТНЕЕ ПИТАНИЕ СИВУЧА В ВОДАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ В 2004–2008 ГОДАХ

И.А. Усатов^{1, 2*}, В.Н. Бурканов^{1, 3}

¹ Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, г. Петропавловск-Камчатский;

² Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, г. Елизово;

³ Лаборатория по изучению морских млекопитающих Аляскинского рыбохозяйственного центра НСМР/НОАА, г. Сиэтл, США

* Эл. почта: Usatov.ivan.alex@gmail.com

Статья поступила в редакцию 10.09.2021; принята к печати 21.09.2021

Исследовано питание сивуча *Eumetopias jubatus* по непереваренным остаткам пищи в экскрементах, собранных в летний сезон года на 20 лежбищах Дальнего Востока России. Всего в период 2004–2008 годов было исследовано 916 проб, в которых идентифицировано 65 объектов питания. С частотой более 5% попадались 11 объектов рациона: северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* (64,8%), минтай *Theragra chalcogramma* (44,3%), рогатковые *Cottidae* (26,0%), тихоокеанские лососи (20,5%), тихоокеанская песанка *Ammodytes hexapterus* (15,8%), сельдь *Clupea pallasii* (9,5%), головоногие моллюски *Cephalopoda* (8,4%), тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* (5,9%), северный волосозуб *Trichodon trichodon* (5,9%), камбаловые *Pleuronectidae* (5,8%), трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (4,9%). Выделены 3 региона, с различающейся диетой – Охотское море, Курильские острова и Камчатка с Командорскими островами. В Охотском море среди непереваренных остатков пищи в экскрементах доминировали 2 объекта – минтай и сельдь (83,6% по частоте встречаемости). Рацион на лежбищах Курильских островов был неоднородным в пределах региона. Общим было невысокое разнообразие диеты на каждом конкретном лежбище и преобладание 1–3 объектов, вероятно, наиболее доступных вблизи лежбищ (минтай, головоногие, терпуг, лососи). Структура рациона на Камчатке и Командорских островах в летний сезон года характеризовалась высоким разнообразием рациона. В отличие от других регионов, в этом состав рациона отличался повышенным присутствием мелких непромысловых объектов – песчанка, бычки, волосозуб, камбалы, колюшка и др. Региональные модели рациона сивуча отражают особенности пространственного распределения и районы повышенной биомассы основных объектов питания. Структура рациона сивуча репродуктивных лежбищ отличалась от нерепродуктивных более высоким содержанием массовых пищевых объектов. Многолетние изменения структуры рациона незначительны.

Ключевые слова: сивуч, объект питания, структура рациона.

SUMMER DIET OF STELLER SEA LION IN THE RUSSIAN FAR EAST, 2004-2008

I.A. Usatov^{1, 2*}, V.N. Burkanov^{1, 3}

¹ Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, the Far-East Branch of the Russian Academy of Sciences, (Petropavlovsk-Kamchatsky) and ² Kronotsky State Biosphere Nature Preserve (Yelizovo), Russia;

³ Marine Mammal Laboratory, AFSC, NMFS, NOAA, Seattle, WA

* E-mail: Usatov.ivan.alex@gmail.com

The diet of Steller sea lion *Eumetopias jubatus* was studied based on undigested food parts found in feces collected in the summer season on 20 rookeries in the Russian Far East. A total of 916 samples were analyzed between 2004 and 2008, in which 65 food items were identified. The frequency of occurrence of 11 diet items was greater than 5%, including Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius* (64.8%), Pollock *Theragra chalcogramma* (44.3%), Sculpins *Cottidae* (26.0%), Pacific salmon *Salmonidae* (20.5%), Pacific sand lance *Ammodytes hexapterus* (15.8%), Pacific herring *Clupea pallasii* (9.5%), Squid and Octopus *Cephalopoda* (8.4%), Pacific cod *Gadus macrocephalus* (5, 9%), Pacific sandfish *Trichodon trichodon* (5.9%), Flatfishes *Pleuronectidae* (5.8%), Threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (4.9%). Three regions with different diets were identified – the Sea of Okhotsk, the Kuril Islands, and Kamchatka with the Commander Islands. In the Sea of Okhotsk, Pollock and Herring (83.6% by frequency of occurrence) dominated among undigested food remains in feces. The diet at the Kuril Islands rookeries was variable within the region. The general pattern was a low diversity of diet at each Kuril Island sites and predominance of 1-3 food items, probably the most accessible near the sites (Pollock, Squid and Octopus, Atka mackerel, Pacific salmon). The diet pattern in Kamchatka and the Commander Islands in the summer season was characterized by a high diet diversity. In contrast to other regions, the diet includes in high proportion small non-commercial species – Sand lance, Irish lord, Pacific sandfish, Flatfishes, Threespine stickleback and others. The regional patterns of sea lion diets show the spatial distribution and areas of abundant biomass of the main food items. The diet patterns of sea lions from rookeries differed from haulouts in having a higher content of abundant food items. Long-term changes in diet structure were not statistically significant.

Key words: Steller sea lion, prey, diet pattern.

Введение

Причины глубокой депрессии численности сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) на большей части ареала – от берегов Азии до Американского побережья – в конце XX века до настоящего времени остаются дискуссионными. По мнению ряда исследователей, это снижение могло быть связано с недостатком обеспеченности кормами или ухудшением их качества, вызванных промышленным рыболовством или естественными изменениями в экосистемах [17]. Ресурс пищи – один из главных факторов, определяющий распределение животных по ареалу и динамику численности их популяций [5, 8], в том числе сивуча [19, 31]. Энергетические затраты на поиск и добычу пищи, а также питательность рациона могут влиять на благополучие и успех размножения взрослых особей и выживаемость молодых.

Недостаток пищи или увеличение усилий, затрачиваемых на ее добычу, может являться причиной снижения упитанности и ухудшения физиологического состояния репродуцирующих самок, что может приводить к резорбции плода, аборт, преждевременным родам и прекращению выкармливания зависимого щенка [15]. В зависимости от периода года, когда самки испытывают пищевой стресс, можно наблюдать различные реакции. Предполагается, что недостаток пищи в репродуктивный (летний) период вблизи мест размножения способен приводить к увеличению усилий по поиску и добыче корма, увеличению продолжительности кормовых походов и снижению времени отдыха животных на берегу между уходами в море [18, 20, 21]. Имеется и предположение о том, что неблагоприятные для сивуча районы будут иметь относительно низкое разнообразие объектов питания [19]. Таким образом состояние кормовых ресурсов и упитанность репродуцирующих самок в период перед размножением могут влиять на выживаемость новорожденного, успешность овуляции и последующую имплантацию зародыша [15]. Результаты пищевого стресса в осенний и зимний периоды года будут проявляться через самопроизвольные аборты, рассасывания эмбрионов [15]. Зимняя и особенно весенняя потребность продуцирующих самок в пище наиболее высоки [28]. Обеспеченность пищей в конце зимы и весенний период влияет на успех развития эмбриона на последних стадиях беременности и на уровень инвестивции матери в зависимого щенка прошлого года, что определяет успех его выживания после перехода к самостоятельному питанию.

Таким образом, исследование диеты является основой для понимания пищевой экологии вида, интерпретации информации о направлениях и продолжительности кормовых миграций, оценки усилий, затрачиваемых на поиск и добычу пищи и, в конечном итоге, на успех размножения и выживаемость жи-

вотных. Синтез этой информации позволяет получить комплексную картину о пищевой экологии сивуча.

Настоящее исследование основано на анализе твердых остатков пищи, обнаруженных в экскрементах сивуча, собранных на лежбищах у побережья Азии в летний период 2004–2008 годов. В отличие от американского побережья, где питание сивуча изучено относительно хорошо, в данном регионе питание сивуча совершенно не изучено. Имеются лишь отрывочные публикации о составе и структуре его рациона [7, 9, 10, 27, 28].

Основными задачами настоящего исследования являлись:

- описание состава рациона летнего питания сивуча;
- выявление главных компонентов рациона;
- выделение региональных особенностей питания сивуча в исследуемом районе.

Материалы и методы

Районы, сроки и методика сбора проб

Пробы (экскременты) собирали на 20 лежбищах в Российских водах вдоль тихоокеанского побережья Азии (рис. 1, табл. 1). Анализом были охвачены 6 из 10 основных мест размножения сивуча в водах Дальнего Востока России. Отсутствовали пробы с лежбищ островов Среднего, Каменные ловушки (Курильские острова), Тюлений (Охотское море) и с лежбища Юго-восточное (о. Медный, Командорские о-ва). Нерепродуктивные места были представлены в числе 14 из примерно 80 известных в исследуемом регионе [14].

Сбор проб экскрементов для работы проводили в трех регионах Дальнего Востока с середины мая до конца июля 2004, 2006, 2007 и 2008 годов, когда лежбища были потревожены для подсчета животных или других исследовательских целей. Большинство, если не все экскременты с репродуктивных мест принадлежали взрослым самкам, поскольку размножающиеся самцы не питаются, а зависимые молодые особи присутствуют на них в это время в меньшем числе. На нерепродуктивных лежбищах залегали и взрослые, и молодые животные, самцы и самки, но, как правило, преобладали молодые и/или нерамножающиеся животные. Собранные там пробы отражают все возрастные и половые группы вида.

Всего на 20 лежбищах было собрано 916 проб (табл. 1, рис. 1). В районе Курильских островов собраны 415 проб, на Камчатке и Командорских островах – 346 проб и в северной части Охотского моря – 155 проб. Расположение лежбищ и места сбора показаны на рис. 1.

Всего были собраны 29 коллекций (табл. 1). Средний размер одной коллекции составлял 32 пробы. Сбор осуществляли по всему лежбищу сразу после

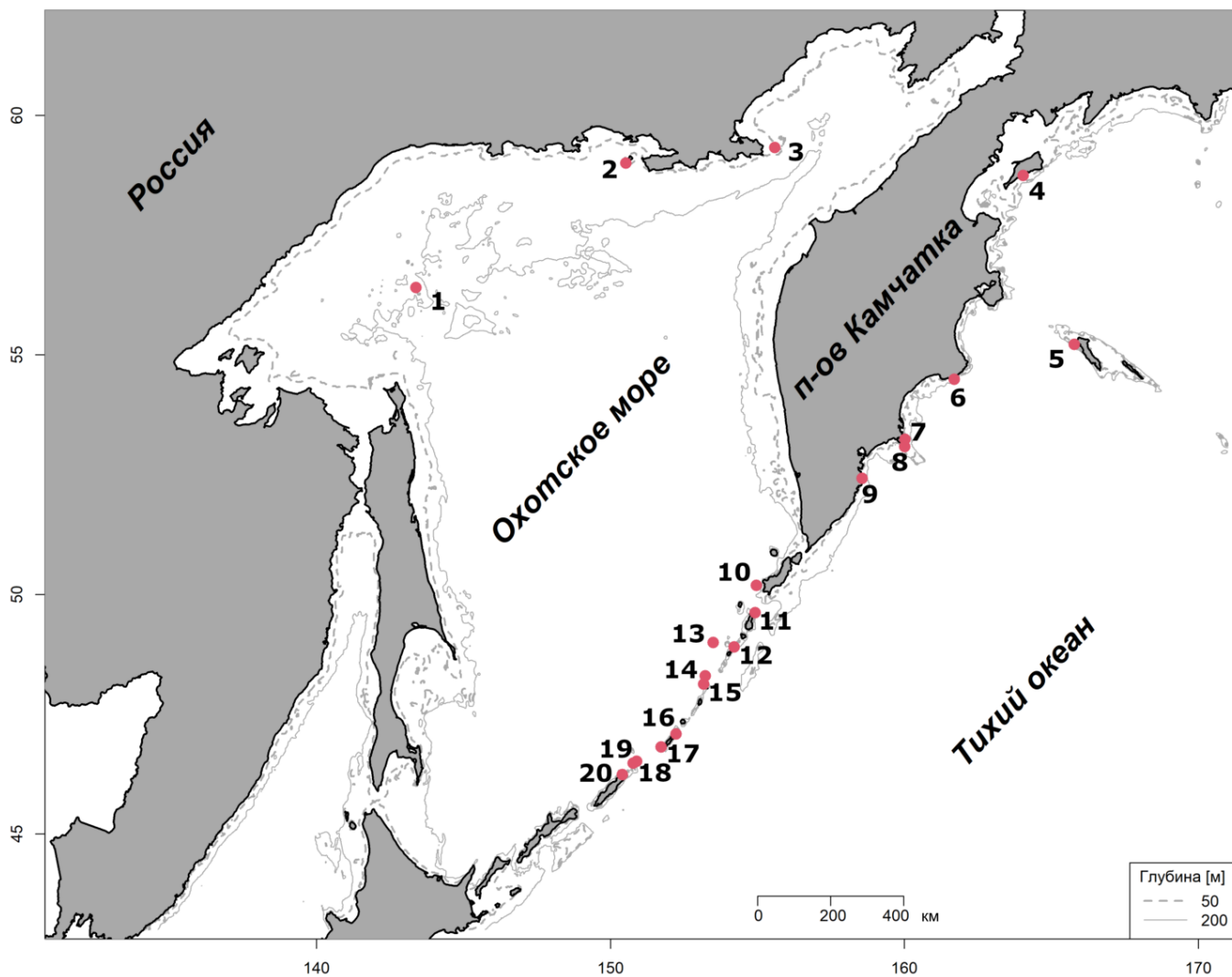


Рис. 1. Места сбора проб экскрементов сивуча в 2004–2008 годах на лежбищах Дальнего Востока России. Названия лежбищ указаны в табл. 1 в соответствии с номером на схеме

схода животных в воду, выбирали только свежие и хорошо локализованные кучки экскрементов, принимая 1 кучку за 1 пробу. Садовым совочком собирали пробу в полиэтиленовый zip-пакет полностью. Сохранившиеся непереваренные остатки пищи отражали структуру рациона в период сбора.

Каждую пробу промывали в струе проточной воды через колонку с набором сит (1; 0,71 и 0,50 мм). Мягкой кисточкой отделяли твердые остатки из общей массы и переносили на фильтровальную бумагу. Отмытые пробы хранили в замороженном виде. В лаборатории их очищали от примесей (песка, камней, водорослей и пр.), просушивали и направляли в сухом виде для идентификации специалистам-морфологам компании Pacific Identification Inc. (Виктория, Британская Колумбия, Канада). Объекты питания определяли до минимально возможного таксономического

уровня путем сравнения с существующими коллекциями. При этом для каждого идентифицируемого элемента пробы указывались:

- наименование элемента скелета или ткани;
- минимальная таксономическая принадлежность;
- достоверность определения видовой (таксономической) принадлежности;
- его размер.

Только 2,8% объектов питания были определены по отолитам. В большинстве случаев объекты питания были идентифицированы по костям нижней части черепной коробки, жаберной дуге, позвонкам – в сумме 66,5% идентификаций (табл. 2).

Головоногих моллюсков чаще всего определяли по остаткам клюва. Пустые пробы экскрементов отмечались единично. Их удаляли из коллекций на стадии первичной промывки и не использовали в анализе.

**Количество проб экскрементов, собранных на лежбищах Дальнего Востока России
в летний период 2004–2008 годов**

№	Лежбище	Регион	Год				Всего
			2004	2006	2007	2008	
1	о. Ионы (R)	Охотское море	55	50			105
2	о. Завьялова			9			9
3	о-ва Ямские (R)		41				41
	Всего по Охотскому морю		96	59	0	0	155
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 по Камчатке-Командорам		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 по Курилам		171	0	200	44	415
	Итого		431	183	200	102	916

* R – репродуктивные лежбища.

Основные элементы скелета объектов питания сивуча, идентифицированные в экскрементах

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	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

* Использован только один, наиболее идентифицируемый элемент скелета для каждого объекта питания.

Статистический анализ

Для анализа использовали только присутствие или отсутствие объекта питания в пробе, размер потребляемых сивучем рыб в анализе не учитывался. Каждая проба рассматривалась как независимая выборка.

Относительная «важность» объектов питания в рационе была основана на частоте встречаемости (FO), которую рассчитывали как отношение количества проб, содержащих определенный объект питания, к общему количеству проб [28].

$$FO_i = (n_i / n_t) \cdot 100, \quad (1)$$

где FO – частота встречаемости объекта питания i ;
 n_i – число проб, содержащих объект питания i ;
 n_t – общее число исследуемых проб выборки t .

Эта величина позволяет выявить тренд изменений в композиции объектов питания в рационе. Однако сумма частот встречаемости отдельных объектов питания превышает 100%. Это происходит потому, что каждый конкретный объект питания потребляется не отдельно, а, как правило, в сочетании с другими. В связи с этим нами был применен еще один индекс – модифицированная частота встречаемости объектов питания [26]. Сумма частот данной величины составляет 100% и отражает долю каждого пищевого компонента в общем спектре рациона.

$$FOM_i = (FO_i / \Sigma FO) \cdot 100, \quad (2)$$

где FOM_i – модифицированная частота встречаемости объекта питания i .

Разнообразие питания оценивали по двум параметрам:

- среднее число объектов в пробе (СКОП). Определяли число объектов питания, обнаруженных в одной пробе, и рассчитывали медиану значений с квантилями ($q_{0,25}$; $q_{0,75}$; N);
- число и состав проб с содержанием только одного объекта питания.

При этом мы сделали допущение, что число объектов питания, обнаруженных в одной пробе, отражает число видов кормовых организмов, съеденных животным за одно кормовое путешествие, и визуализировали его в виде плотности вероятности (kernel density estimation), представленной в виде отношения вероятности найти то или иное число объектов питания в одной пробе. В действительности одна проба отражает лишь один акт дефекации животного на лежбище после кормового похода, да и то не всегда. Во время отдыха на берегу у сивуча может быть несколько дефекаций, звери перемещаются по лежбищу, и поэтому установить число актов дефекации и индивидуальную принадлежность каждой кучки экскрементов на лежбище невозможно. Однако мы исходили из того, что число дефекаций у разных животных на суше должно быть примерно одинаковым, и поэтому примерно равным должно быть и число кучек экскрементов от каждого из них и при их полном сборе на лежбище. По указанным выше причинам 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 расчеты. Поэтому в нашей работе они отсутствуют.

Для характеристики изменчивости диеты нами были выбраны объекты питания, встречающиеся более чем в 5% проб в любой год из анализируемых лет.

Мы использовали анализ главных компонент (PCA, principal component analysis) и кластерный анализ для разделения на регионы района исследования. В качестве исходных данных использовали частоту встречаемости главных объектов пищи. Все статистические процедуры были выполнены в среде R (<http://www.R-project.org>).

Результаты и обсуждение

Общее описание питания сивуча в водах России

В результате анализа твердых остатков пищи в экскрементах сивуча было идентифицировано 65 объектов питания, относящихся к 27 семействам (табл. 3). Рыбы оказались наиболее часто потребляемыми объектами питания, а потому их остатки найдены почти в каждой пробе экскрементов (99,8% FO). Общий вклад рыб в рацион сивуча составил более 92,0% MFO. Головоногие моллюски 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 (*Bird*).

В среднем в одной пробе были найдены 2 объекта питания ($q_{0,25} = 1$, $q_{0,75} = 3$; $N = 916$) (рис. 2).

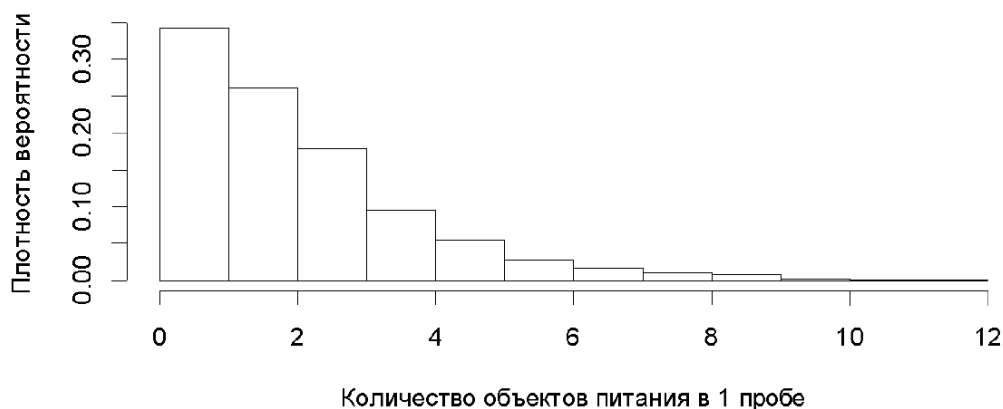


Рис. 2. Плотность вероятности (kernel density estimation) числа объектов питания, обнаруженных в одной пробе экскрементов на лежбищах сивуча в водах Дальнего Востока России

**Частота встречаемости (ФО, %) объектов питания в рационе сивуча на лежбищах
по регионам Дальнего Востока России в 2004–2008 годах**

Объект питания/регион	ОКН*	KUR	KK	Всего
Все рыбы (Pisces)				
Pisces (не определенные виды рыб)	8,2	3,4	3,2	4,2
Терпуговые/Анополомные (Hexagrammidae/Anoplopomatidae)				
Не определенные до вида рыбы семейств терпуговые, анаполомные Hexagrammid/Anoplopoma	0,6			0,1
Терпуговые (Hexagrammidae)				
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
Тресковые (Gadidae)				
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>Theragra chalcogramma</i>	62,3	29,3	54,0	44,3
Рогатковые (Cottidae)				
Не определенные до вида рыбы семейства Cottidae	1,9	0,9	0,6	0,9
Двурогий бычок <i>Enophrys dicerca</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
Вильчатохвостый триглопс <i>Triglops forficatus</i>		1,2		0,5
Не определенный вид триглопса <i>Triglops</i> sp.		0,5		0,2
Лососевые (Salmonidae)				
Лососи <i>Oncorhynchus</i> sp.	27,0	25,6	11,6	20,5
Камбаловые (Pleuronectidae)				
Северная палтусовидная камбала <i>Hippoglossoides robustus</i>	3,1			0,5
Тихоокеанский белокожий палтус <i>Hippoglossus stenolepis</i>			0,9	0,3

Объект питания/регион	ОКН*	KUR	KK	Всего
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
Pleuronectiformes (не определенные до вида камбалы)	1,3		2,0	1
Аноплопомовые (Anoplopomatidae)				
Угольная рыба <i>Anoplopoma fimbria</i>	0,6		0,3	0,2
Анчоусовые (Engraulidae)				
Японский анчоус <i>Engraulis japonicus</i>	0,6			0,1
Батимастеровые (Bathymasteridae)				
Не определенные до вида рыбы рода Bathymaster			0,3	0,1
Пятнистый батимастер <i>Bathymaster derjugini</i>		0,2		0,1
Волосатковые (Hemitripteridae)				
Тихоокеанская волосатка <i>Hemitripterus villosus</i>			4,3	1,6
Волосозубовые (Trichodontidae)				
Северный волосозуб, триходон <i>Trichodon trichodon</i>		2,4	12,7	5,9
Длиннорылые колюшки (Aulorhynchidae)				
Колюшка желтая длиннорылая <i>Aulorhynchus flavidus</i>			0,3	0,1
Зубатковые (Anarrhichadidae)				
Угревидная зубатка <i>Anarrhichthys ocellatus</i>	0,6			0,1
Песчанковые (Ammodytidae)				
Тихоокеанская песчанка <i>Ammodytes hexapterus</i>	3,1	0,7	39,6	15,8
Колюшковые (Gasterosteidae)				
Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculaeatus</i>	3,1		11,6	4,9
Корюшковые (Osmeridae)				
Мойва <i>Mallotus villosus</i>	1,9		7,5	3,2
Тихоокеанская зубастая корюшка <i>Osmerus mordax</i>			8,1	3,1
Круглоперовые (Cyclopteridae)				
Рыба-лягушка <i>Aptocyclus ventricosus</i>		3,9	2,0	2,5
Не определенные рыбы рода клуглоперы колючие <i>Eumicrotremus</i> sp.		0,2	0,6	0,3
Липаровые (Liparididae)				
Не определенные рыбы рода Crystallichthys			0,3	0,1
Не определенные до вида липаровые Liparidae	1,9	5,1	2,6	3,6

Объект питания/регион	ОКН*	KUR	КК	Всего
Лисичковые (Agonidae)				
Не определенные до вида лисичковые Agonidae			0,3	0,1
Малоротковые (Microstomatidae)				
Дальневосточная серебрянка <i>Leuroglossus schmidti</i>	0,6	2,4		1,2
Маслюки (Pholidae)				
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
Морские окуни (Sebastidae)				
Не определенные до вида морские окуни <i>Sebastes</i> sp.	1,3	0,2	3,5	1,6
Светящиеся анчоусы (Myctophidae)				
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
Сельдевые (Clupeidae)				
Сельдь <i>Clupea pallasii</i>	54,7			9,5
Скаты (Rajidae)				
Неопределенные до вида скаты <i>Raja</i> sp.	3,1	2,0	2,6	2,4
Стихеевые (Stichaeidae)				
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
Головоногие моллюски (Cephalopoda)				
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
Многощетинковые черви (Polychaeta)				
Многощетинковые черви <i>Polychaete worm</i>	9,4	7,8	12,1	9,7
Птицы (Aves)				
Неизвестные виды птиц Aves sp.	0,6			0,1
Алеутский пыжик <i>Ptychoramphus aleuticus</i>		0,2		0,1
Пробы с не идентифицируемыми остатками	1,3			0,2

* ОКН – Охотское море; KUR – Курильские острова; КК – Камчатка и Командорские острова.

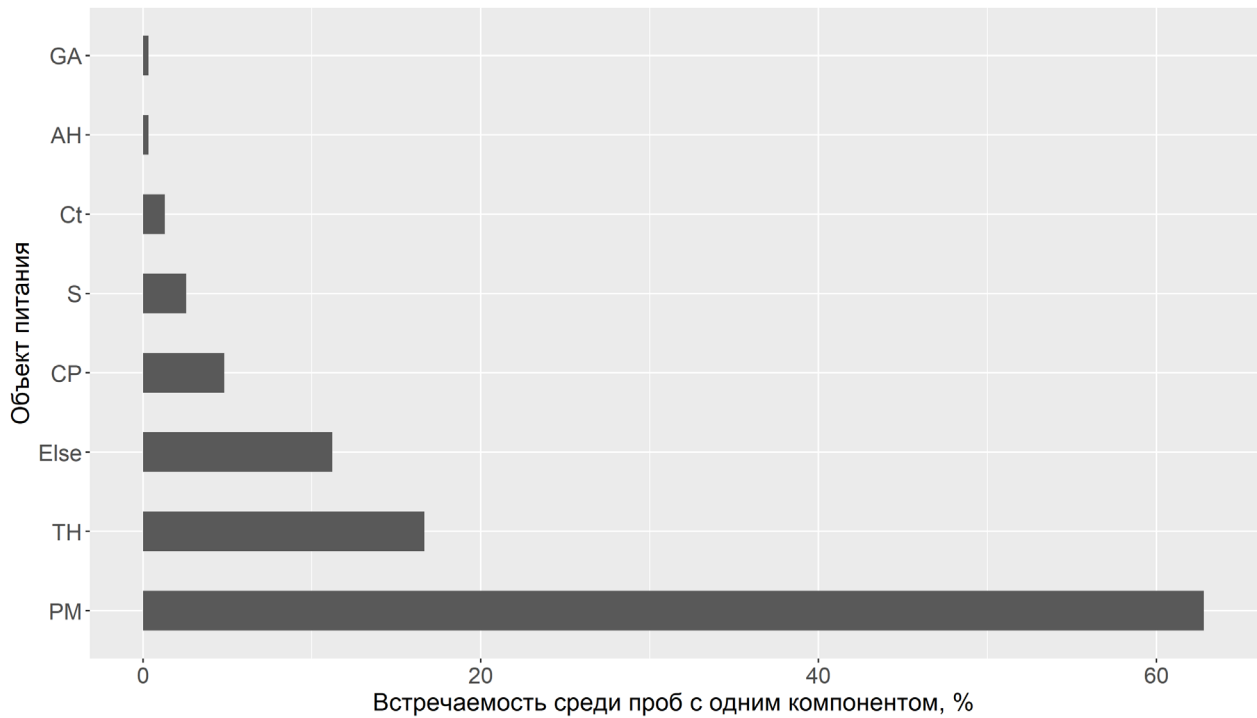


Рис. 3. Соотношение и состав проб с содержанием одного объекта питания. PM – северный одноперый терпуг; TH – минтай; Else – другие; AH – песчанка; CP – сельдь; S – лососи; Ct – рогатковые; GA – трехиглая колюшка; AH – тихоокеанская песчанка

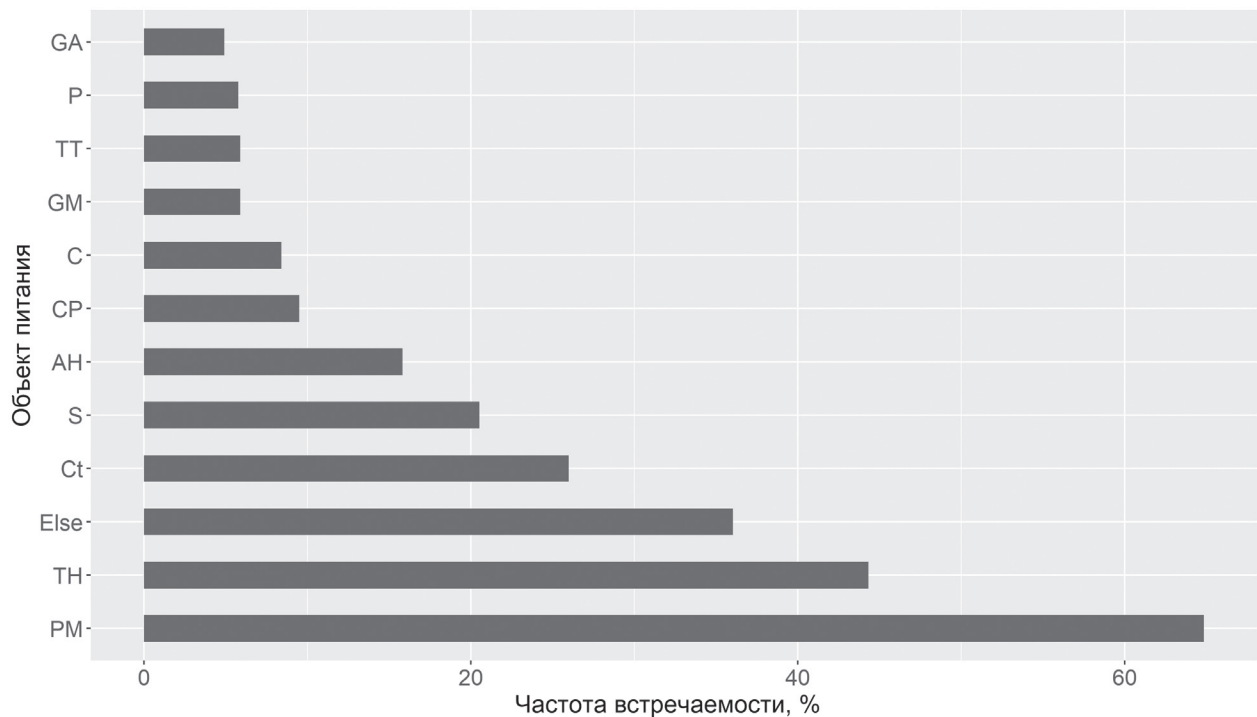


Рис. 4. Частота встречаемости главных объектов (более 5% FO) питания сивуча в водах России (2003–2008 годы). AH – песчанка; С – головоногие моллюски; CP – сельдь; Ct – рогатковые; GM – треска; GA – трехиглая колюшка; PM – терпуг; P – камбалы; S – лососи; TH – минтай; TT – северный волосозуб; Else – другие

В исследуемый сезон года наиболее часто встречались пробы только с одним видом рыб (34,0%), чуть менее была вероятность встречи пробы с двумя объектами питания (25,9%). С усложнением рациона, то есть с увеличением количества объектов питания в пробе, частота встречаемости таких проб снижалась ($p < 0,05$). Плотности вероятности приближалась к нулевым значениям при 10–12 объектах питания на одну пробу.

В пробах с содержанием только одного объекта питания встречались главным образом северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* (62,8% всех проб с одним объектом питания) и минтай *Theragra chalcogramma* (16,7%). Другие виды рыб встречались в «одиночных» пробах реже, составляя в сумме 20,5% всех образцов с одним компонентом (рис. 3).

По снижению *FO* в целом наиболее важными объектами питания были северный одноперый терпуг (64,8%), минтай (44,3%), рогатковые Cottidae (26,0%), тихоокеанские лососи (20,5%), песчанка (15,8%), сельдь (9,5%), головоногие моллюски Cephalopoda (8,4%), треска *Gadus macrocephalus* (5,9%), северный волосозуб *Trichodon trichodon* (5,9%), камбалы (5,8%) и трехиглая колюшка (4,9%) (рис. 4).

В группу главных пищевых компонентов рациона сивуча ДВР вошло 11 объектов питания, которые вносили преобладающий вклад – более 85% MFO. Такие кормовые организмы, как камбалы, головоногие, рогатковые, лососи, были представлены комплексами близкородственных видов. Другими главными объектами питания являлись отдельные виды (северный одноперый терпуг, минтай, тихоокеанская песчанка, тихоокеанская сельдь, треска, северный волосозуб). Остальные менее значимые объекты питания сивуча (менее 5% FO), обнаруженные в пробах, в сумме составили 14,5% MFO, а вклад их по отдельности варьировал от 0,04 до 3,71% MFO. В дальнейшем анализе питания сивуча ДВР мы будем использовать только главные объекты питания.

Корреляционные связи между объектами потребления питания

В связи с тем, что размер нашей выборки был достаточно велик (916 проб), половина (50%) из сравниваемых попарно объектов питания показали статистически значимую ранговую корреляцию по Спирмену ($p < 0,05$), однако коэффициенты величины корреляций были невелики, менее 0,4–0,3 (рис. 5).

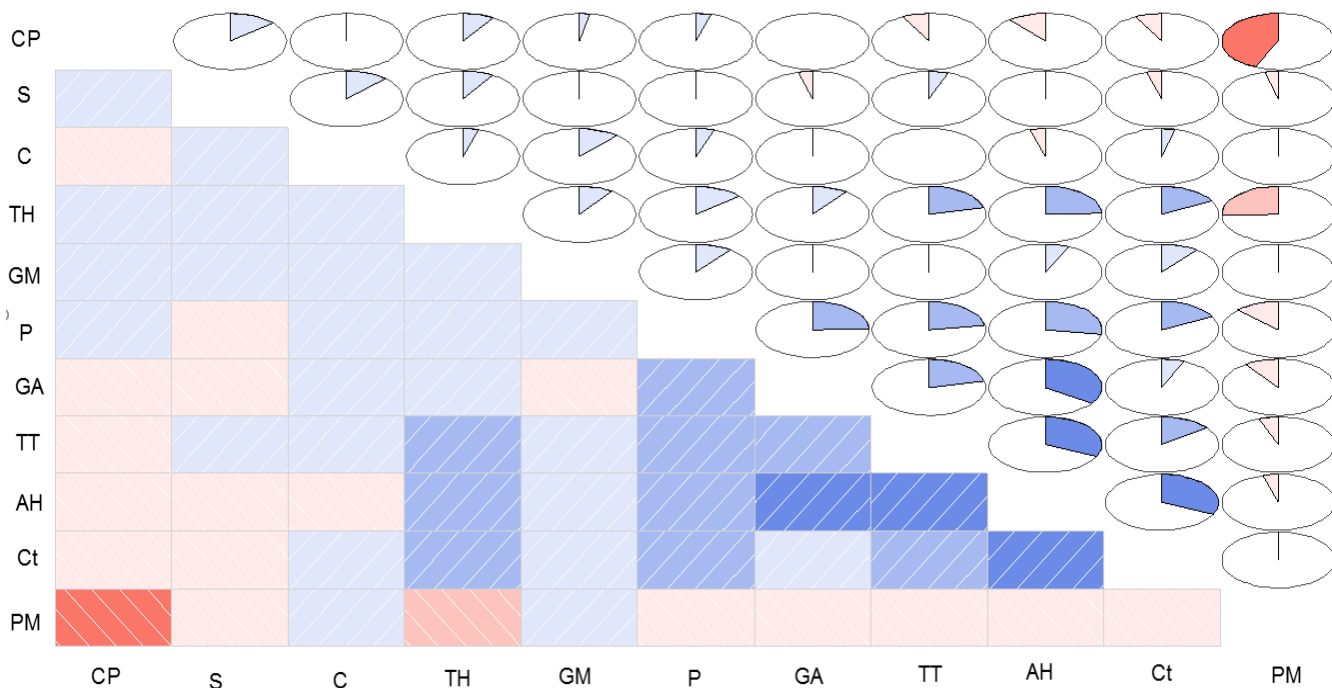


Рис. 5. Коррелограмма встречаемости объектов питания в рационе сивуча на лежбищах Дальнего Востока России в 2004–2008 годах. Значения упорядочены и объединены в группы на основании анализа главных компонент. Обозначения указаны на рис. 4

Наиболее высокая отрицательная корреляция отмечена в паре сельдь-одноперый терпуг ($-0,43$; $p < 0,05$). Это связано главным образом с особенностью рациона сивуча Охотского моря, где в питании отсутствовал северный одноперый терпуг, а значимость сельди была высокой (54,7% FO). Наиболее высокая положительная корреляция отмечена у рыб, менее значимых в рационе, – песчанки с бычками (0,32; $p < 0,05$), колюшкой (0,34; $p < 0,05$), северным волосозубом (0,32; $p < 0,05$). Все три указанных вида рыб с положительной корреляцией встречаемости в одной пробе были главными компонентами рациона сивуча Камчатки и Командорских островов. Песчанка часто потреблялась вместе с бычками (в 54,2% пробах с песчанкой содержались еще и бычки) или колюшкой (в 22,2% пробах с песчанкой содержалась колюшка) или северным волосозубом (в 23,0% пробах с песчанкой содержался северный волосозуб). Тихоокеанская песчанка – массовая придонная рыба, занимающая значитель-

ное место в экосистемах дальневосточных морей и являющаяся важным объектом питания не только сивуча, но и многих других видов морских млекопитающих и птиц [6]. Вероятно, песчанка входила в рацион питания совместно с перечисленными рыбами как фоновый пищевой ресурс, наиболее часто встречающийся в районах кормления.

Разделение на регионы района исследования

Кластерный анализ и анализ главных компонент выявил 3 региона со схожей структурой рациона у сивуча (рис. 6). Некоторые коллекции проб экскрементов, собранные на лежбищах Камчатки, вошли в регион Курильских островов (бухта Железная, камень Шипунский, камень Козлова в 2004 году) (рис. 7). Это было вызвано схожей частотой встречаемости терпуга (более 85% FO) и минтая (менее 25% FO) в питании сивуча на Курильских островах и у южной части Камчатки в 2004 году.

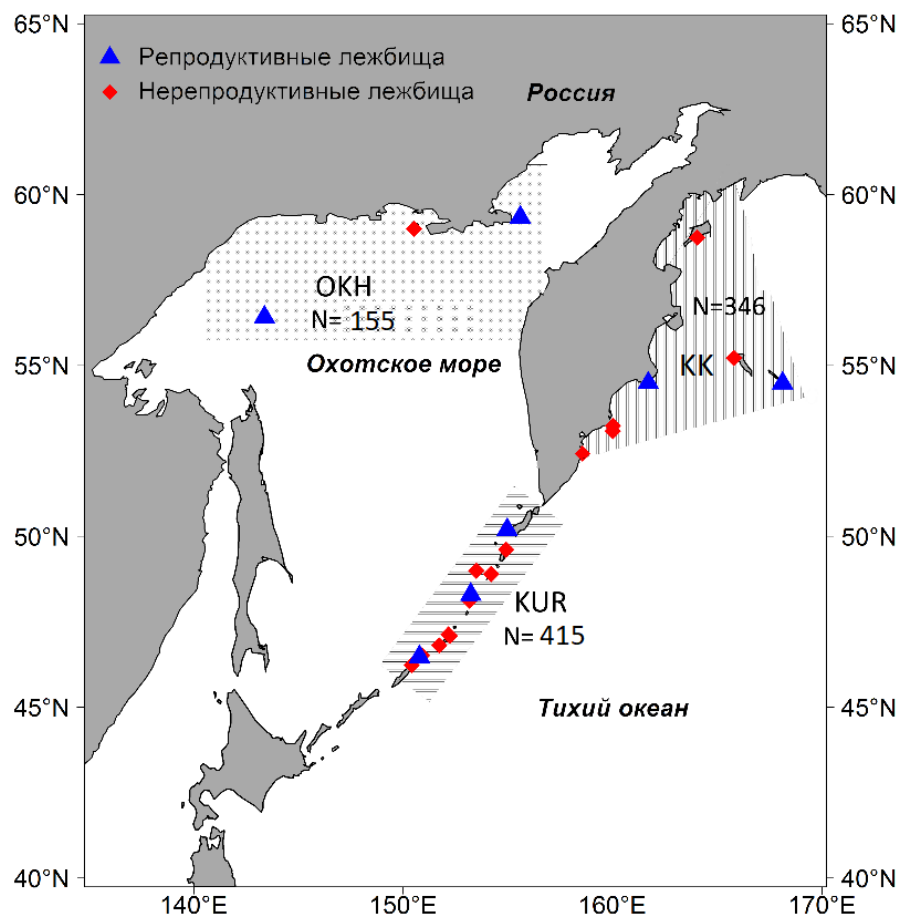


Рис. 6. Регионы исследования питания сивуча в водах Дальнего Востока России в 2004–2008 годах, выделенные кластерным анализом. ОКН – Охотское море; КК – Камчатка и Командорские острова; КУР – Курильские острова. Ниже обозначения региона представлено число проб питания, собранных в регионе (N)

Три региона питания, идентифицированные кластерным анализом (рис. 7), были в целом идентичными между нашим и прежним исследованием [28]. Однако в связи с меньшим размером выборки экскрементов (916 проб в 2004–2008 и 1724 проб в 2000–2003) ряд регионов предшествующего исследования [28] в нашей работе объединены кластерным анализом в более крупные. Так, Северная Камчатка, Командоры, Южная Камчатка объединены в один общий регион – Камчатско-Командорский, а Курильские острова (Южные и Северные) – в один общий регион Курильские о-ва. Регион Охотское море остался без изменений.

РАЦИОН ПИТАНИЯ СИВУЧА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

Курильские острова являются границей, отделяющей Охотское море от Тихого океана. Почти все лежбища сивуча здесь обращены в сторону Охотского моря или в проливы между островами. С океанской стороны расположены лишь несколько лежбищ, на которых сивучи малочисленны [14].

Имеются две небольшие публикации по питанию сивуча на Курильских островах в 1960-е годы [9, 10]. С 1963 по 1969 год было добыто около 149 сивучей на различных лежбищах или в водах, прилегающих к островам. Состав пищи определяли визуально по непереваренным содержимым желудков (табл. 4).

Малое разнообразие рациона объясняется несовершенством методик исследования питания того времени. Видовой состав объектов питания определяли визуально и только в том случае, когда пища в желудке еще не переварилась. Однако в целом можно отметить, что наиболее важными объектами питания в 1960-е годы были минтай и головоногие моллюски, реже встречались в питании песчанка, рыбы семейства терпуговых и морские окуни. В последующие более чем 30 лет изучение питания сивуча в акватории Охотского моря, прилегающей к Курильским островам, не проводилось. Несколько публикаций имеются лишь в начале XXI века [27–29]. Наиболее важными объектами питания сивуча у центральных и северных Курильских островов в начале 2000-х годов были: северный одноперый терпуг, тихоокеанские лососи, минтай, бычки, головоногие моллюски и дальневосточная серебрянка (табл. 5).

Результаты нашего исследования показывают, что основу пищевого рациона сивуча Курильских островов составляют 7 главных компонентов. Средняя частота встречаемости 4 из них изменилась более чем на 5% в сравнении с исследованиями начала 2000-х годов. Наблюдаемые отличия были методического характера, вызванные разным количеством собранных проб на репродуктивных и нерепродуктивных лежбищах. Так, например, FO^{одноперый терпуг} увеличилась в среднем на 7,8%, составляя 86,3% FO, в то же время

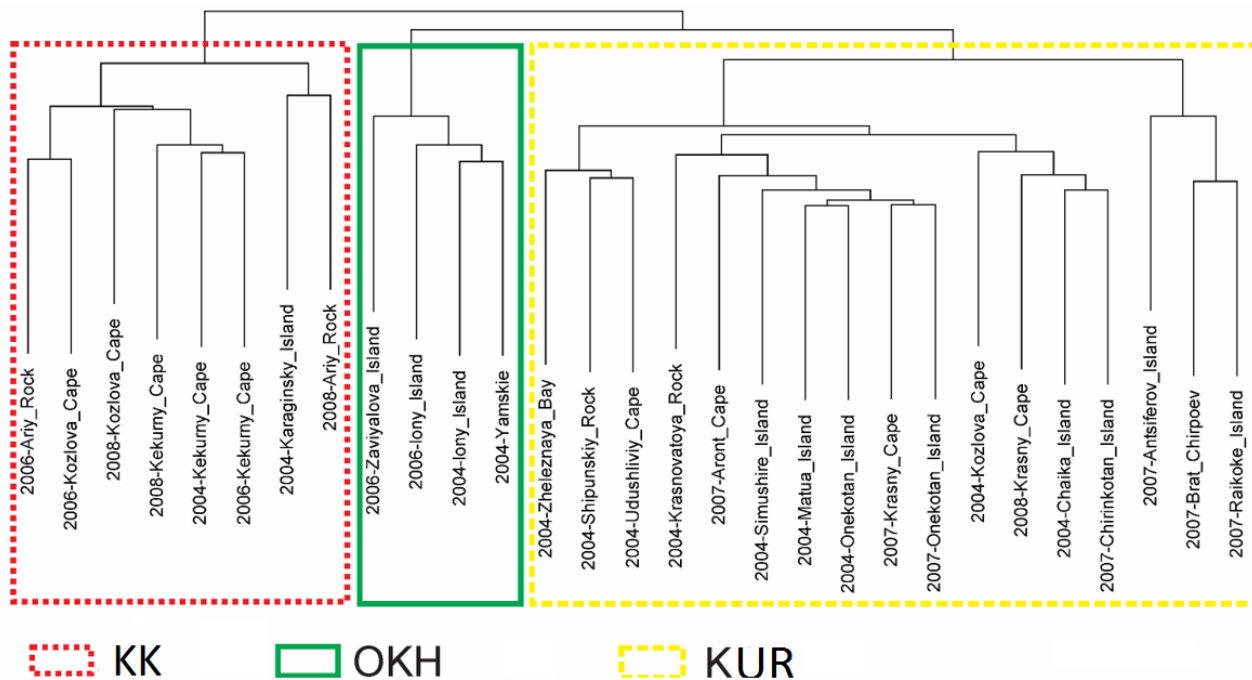


Рис. 7. Кластерный анализ коллекций экскрементов сивуча на лежбищах ДВР в период 2004–2008 годов. KUR – Курильские острова; ОКН – Охотское море; KK – Камчатско-Командорский регион

Табл. 4

Состав питания сивуча на лежбищах Курильских островов в период с 1963 по 1969 год ($n = 149$)*

Объект питания	Частота встречаемости, %
Тихоокеанская песчанка	9,1
Головоногие моллюски	31,0
Гонатус-начальник <i>Gonatus magister</i>	14,4
Гонатус Фабриция <i>Gonatus fahricii</i> (Lichtenstein)	5,9
Терпуговые Hexagrammidae	13,7
Летающие кальмары Ommastrephidae	7,8
Северный одноперый терпуг	9,1
Не определенные до вида морские окуни	9,1
Минтай	50,6

* Источники данных: [9, 10].

Табл. 5

Главные объекты питания сивуча Курильских островов (более 5% FO) по результатам прежнего [28] и нашего исследований

Объект питания	FO (%)			
	2000–2003 годы (нерепродуктивные лежбища)	2000–2003 годы (репродуктивные лежбища)	2004–2008 годы (наши данные)	Разница*
Северный одноперый терпуг	98,1	58,8	86,3	7,8
Головоногие	8,2	20,9	11,0	-3,6
Дальневосточная серебрянка	1,3	20,9	2,4	-8,7
Минтай	6,5	38,4	29,3	6,9
Рогатковые	8,6	10,1	11,5	2,2
Липаровые	9,5	2,6	5,1	-0,95
Лососи	10,7	60,4	25,6	-9,95

* Рассчитывалось среднее значение без учета фактора «тип лежбища».

на репродуктивных лежбищах прежнего исследования FO одноперый терпуг составляла 98,1%. Сходную ситуацию наблюдали в случаях минтая, дальневосточной серебрянки, тихоокеанских лососей (табл. 5). Вероятно, отмечаемые нами различия связаны с разной структурой рациона сивуча репродуктивных/нерепродуктивных лежбищ и с разным количеством проб, собранных между указанными типами лежбищ. Сопоставление состава пищи сивуча с данными 1960-х годов затруднено в связи с разными методическими походами. Однако в целом можно отметить, что минтай, головоногие, одноперый терпуг как в ранних, так

и в современных исследованиях были важной частью рациона.

Результаты нашего исследования показывают, что основу рациона сивуча (более 5% FO) центральных и северных Курильских островов составляют северный одноперый терпуг, минтай, тихоокеанские лососи, рогатковые, головоногие моллюски. Липаровые не были включены в состав главных компонентов рациона ДВР, но превысили 5%-й порог частоты встречаемости в питании сивуча Курильских островов. Важная особенность региона KUR – отсутствие в составе пищи камбал, колюшки, песчанки, сельди, малая роль

тихоокеанской трески и северного волосозуба (менее 5% FO). В течение одного кормового путешествия сивучи потребляли 2 вида корма ($Q_{0,25} = 1$, $Q_{0,75} = 3$), при этом более чем в трети кормовых путешествий (37% всех проб) сивучи наедались только одним терпугом (80% всех проб с содержанием одного объекта питания). Столь акцентированное потребление терпуга позволяет назвать подобный рацион «терпуговым».

При сравнении с историческими данными можно отметить, что минтай, терпуг, лососи, головоногие моллюски, бычки всегда составляли важную часть рациона питания сивуча этого региона. На южных Курильских островах значительную роль в питании играют песчанка и японский анчоус [28]. В нашем исследовании песчанка и японский анчоус отсутствовали в составе пищи сивуча Курильских островов. Это может быть связано с тем, что мы собирали пробы только с центральных и северных островов и не посещали южную часть Курильской гряды.

Особенности рациона сивуча Курильских островов обусловлены более южным расположением этого района относительно лежбищ Камчатки и Охотского моря, а также очень узким шельфом этого региона [12]. Высокое значение лососевых в рационе (Брат Чирпоев – 82,4% FO, Райкоке – 72,0% FO, Анциферова – 68,6% FO) связано с совпадением сезона исследований с сезонным ходом лососевых и расположением вблизи лежбищ путей миграции этих рыб [4, 11]. Миграция лососей к местам размножения протекает быстро и точно по времени, предположительно позволяя так же точно хищникам предсказывать этот ресурс пищи. Динамика вод в акватории Курильских островов создает благоприятные условия обитания для терпуга [2] и головоногих моллюсков [3], а очень малый шельф обеспечивает высокую предсказуемость при поиске и обнаружении этих объектов питания сивучем [13].

Таким образом, сивучи, обитающие на Курильских островах, кормятся вблизи лежбищ. Периоды охоты у них короткие по времени охоты [13], объектами охоты является главным образом терпуг, а также лососи и головоногие моллюски.

Рацион питания сивуча Охотского моря

Первые сведения о составе рациона сивуча в северной части Охотского моря можно найти в работе Никулина [7]. В 1930-х годах на о. Ионы и Ямских островах велся судовой промысел сивуча. Состав пищи определялся визуально при вскрытии желудков добытых животных. Упоминается, что в желудках находили остатки минтая [7]. Какие-либо другие количественные данные автором не приводятся. Следующее и последнее исследование питания сивуча в Охотском море было выполнено спустя 70 лет в начале 2000-х годов (табл. 6).

В Охотском море на о. Ионы и Ямских островах в репродуктивный период в питании сивуча преобладали сельдь, минтай, лососи, бычки [26]. Наши исследования дают аналогичный результат. Рацион сивуча Охотского моря состоял главным образом из минтая (62,3% FO) и сельди (54,7% FO). Терпуг полностью отсутствовал в рационе. Другими главными объектами питания (более 5% FO) для сивуча ОКН служили тихоокеанские лососи, бычки, треска. Высокая частота встречаемости трески в рационе была обнаружена только в пробах с о. Завьялова (55,6% FO). В этом месте были собраны всего 9 проб питания, что ограничивает возможности детального анализа. В предшествующем исследовании [26] пробы с указанного места отсутствуют полностью.

В процессе охоты в данном регионе сивучи съедали в течение одного кормового путешествия два вида корма ($Q_{0,25} = 1$, $Q_{0,75} = 3$). В 18% случаев сивучи наедались только одним минтаем (45% всех проб с содержанием одного объекта питания) или сельдью (11% всех проб и 29% проб с содержанием одного объекта питания).

Состав пищи сивуча Охотского моря в летний сезон года можно назвать минтаево-сельдевым. Эти два объекта питания интенсивно поедались сивучем как по отдельности, так и вместе (83,6% проб с содержанием только этих объектов питания, как по отдельности, так и вместе). Остальные кормовые организмы играли меньшую роль при оценке региона в целом (16,4% MFO).

Особенности рациона сивуча региона ОКН были обусловлены главным образом двумя факторами – северным расположением и нахождением больших скоплений сельди с минтаем вблизи лежбищ. Из-за северного расположения лежбищ в Охотском море, в сравнении с другими на Азиатском побережье, из рациона исключен северный одноперый терпуг, распространение которого ограничено более теплыми водами [2]. Вместе с тем, крупные скопления минтая и сельди компенсировали терпуга и стали ключевыми источниками пищи сивуча этих вод.

Снижение частоты встречаемости всех главных объектов питания в 2000-е годы в Охотском море (табл. 6), вероятно, отражает изменения в доступности добычи. Наши данные не позволяют ответить, связано ли это с изменением распределения, обилия или антропогенных факторов. Взаимосвязь между изобилием и доступностью кормов и структурой рациона сивуча, вероятно, специфична для каждого кормового объекта, конкретного района и сезона сбора проб экскрементов и требует дальнейшего исследования с привлечением данных по распределению и обилию кормовых объектов. Это необходимо, чтобы сопоставить, как обилие и распределение объектов питания в океане влияет на соотношение кормовых объектов в рационе сивуча.

**Главные объекты питания сивуча северной части Охотского моря
(более 5% FO по результатам прежнего [28] и нашего исследования)**

Объект питания	FO (%)		
	2000–2003 годы	2004–2008 годы	Разница
Головоногие	14,9	7,0	–7,9
Сельдь	67,7	54,7	–13,0
Минтай	65,2	62,3	–2,9
Тихоокеанские лососи	41,8	27,0	–14,8
Рогатковые	25,4	9,4	–16,0

Рацион питания сивуча в Камчатско-Командорском районе

Рацион сивуча на Камчатке и Командорских островах наименее изучен. Барабаш-Никифоров [1] отмечает, что на Командорских островах в марте-апреле в желудках встречались до 25 экземпляров рыбы-лягушки *Aptocyclus (Cyclopteroichthys) ventricosus*, от 1 до 3 тресковых рыб, единично терпуговые (Hexagrammidae) и камбала (*Pleuronectes* sp.). В опубликованной литературе отсутствуют какие-либо другие исторические данные о составе пищи сивуча на полуострове Камчатка. Первое и единственное исследование по данному вопросу было выполнено только в 2000–2003 годах [28].

Результаты нашего исследования показывают, что на всех лежбищах этого района в питании сивуча отсутствовала сельдь, а на самом северном лежбище (о. Карагинский) – терпуг и треска. Отличием данного района была высокая степень потребления рогатковых, которая могла достигать 85% FO (м. Кекурный), составляя в среднем по лежбищам 67,2% FO ($q_{0,25} = 58$; $q_{0,75} = 74,5$; $N = 6$). Другими важными объектами питания сивуча в целом по региону (встречающиеся с более чем 5% во всех пробах) были терпуг, минтай, лососи, камбалы, северный волосозуб, тихоокеанская песчанка, трехиглая колюшка, мойва, тихоокеанская зубастая корюшка (табл. 7).

**Главные объекты питания сивуча восточного побережья Камчатки
(более 5% FO по результатам прежнего [28] и нашего исследования)**

Объект питания	FO (%)		
	2000–2003 годы	2004–2008 годы	Разница
Одноперый терпуг	57,9	68,8	10,9
Минтай	52,4	54,0	1,6
Рогатковые	58,7	67,2	8,5
Тихоокеанская песчанка	41,3	39,6	–1,7
Мойва	35,0	7,5	–27,5
Камбалы	11,5	11,6	0,1
Северный волосозуб	8,8	12,7	3,9
Тихоокеанская зубастая корюшка	5,3	8,1	2,8
Трехиглая колюшка	17,7	11,6	–6,1
Тихоокеанские лососи	14,6	11,6	–3,0
Головоногие	6,6	6,1	–0,5
Тихоокеанская треска	11,5	1,1	–10,4
Скаты	12,4	2,6	–9,8
Липаровые	7,1	2,6	–4,5

Основу рациона сивуча в 2000-х годах на восточном побережье Камчатки и на Командорских островах (регион КК) составляли, согласно нашим и прежним исследованиям (табл. 7), 14 объектов питания. Все главные компоненты пищи сивуча, выявленные в нашем исследовании, были также важной частью его рациона в начале 2000-х годов. Частота встречаемости 6 объектов изменилась более чем на 5% FO. Частота встречаемости терпуга и рогатковых стала выше в 2004–2008 годах, остальные компоненты рациона снизили свою значимость. Интересно отметить сильные изменения частоты встречаемости мойвы (27,5%), которая в 2004–2008 годах присутствовала только на м. Кекурный ($FO_{\text{Кекурный}} = 20\%$). Мойва не является объектом промышленного рыболовства на восточном побережье Камчатки. Различия можно объяснить естественными изменениями в обилии данного объекта питания и особенностями его распределения в изучаемом районе.

Разнообразие пищи сивуча в регионе КК было высоким. Состав главных компонентов рациона был более обширен в сравнении с таковым в ДВР и включал дополнительно 4 кормовых объекта, которые сравнительно редко потреблялись на лежбищах других регионов: мойва, тихоокеанская зубастая корюшка, трехиглая колюшка, скаты.

В среднем за одно кормовое путешествие сивучи съедали 3 разных вида объектов питания ($Q_{0,25} = 2$, $Q_{0,75} = 5$), в зависимости от лежбища. На некоторых местах эта величина доходила до 10 видов и более (как, например, на м. Кекурный полуострова Камчатка и Арий камень, Командорские острова). Рацион сивуча в КК-регионе был равномерно распределен без акцента на тот или иной компонент. Об этом наглядно свидетельствует малое число проб с содержанием только одного объекта питания (18%), в которых встречались главным образом терпуг и минтай (66 и 14% соответственно от проб с одним компонентом). Разнообразие питания сивуча в КК было самым высоким по сравнению со всеми другими исследованными регионами.

Численность сивуча региона КК составляла в период исследования порядка 1350 особей [14], что в два раза ниже, чем в ОКН (2488 особей), и в 3,8 раза ниже численности сивуча Курильских островов (5149 особей). Данные показали наиболее высокое разнообразие рациона сивуча для региона с наименьшей численностью особей.

Разнообразие доступных кормовых объектов может быть в меньшей степени важно, чем обилие и постоянство нахождения пищи. В теории, снижение обилия или доступности главных объектов питания переносится популяциями хищников существенно легче, если существуют другие постоянные источники пищи [23]. Состояние популяции хищника может быть благополучным, даже если рацион состоит из 1

или 2 главных объектов питания, если численность объектов пищи стабильна и высока. Однако такая специализация может быть катастрофичной для хищника в годы плохого пополнения или малой выживаемости рыб, молоди, икры главных объектов питания, особенно в районах с низким разнообразием пищи. С другой стороны, регионы с высоким разнообразием питания могут всего лишь отражать среду обитания, характеризующуюся высокой продуктивностью и/или сильным разнообразием условий обитания.

Различия пищевого рациона сивуча репродуктивных лежбищ и нерепродуктивных

Состав рациона сивуча репродуктивных и нерепродуктивных лежбищ отличался. Частота встречаемости головоногих моллюсков, лососей и минтая была статистически выше на первых из них. Бычки и треска значительно чаще встречались на нерепродуктивных лежбищах. Частота встречаемости терпуга была выше в пробах с нерепродуктивных мест, но статистически незначима. Мы не смогли найти различий по другим важным объектам питания (камбалы, колюшка, песчанка, волосозуб, сельдь), что было связано с отсутствием этих рыб в рационе сивуча на большинстве лежбищ Курильских островов.

Сивучи репродуктивных лежбищ питались более специализированно массовыми объектами – головоногими, лососями, минтаем и терпугом, а в Охотском море – сельдью. Количество объектов питания, съеденных в одно кормовое путешествие, было сходно между лежбищами и составляло два вида корма ($Q_{0,25} = 1$, $Q_{0,75} = 3$), но различался их состав. Вероятно, репродуктивные лежбища располагаются в районах, наиболее благоприятных для питания размножающихся животных, и в их рационе преобладают виды, скопление которых является предсказуемым для сивуча, что, по-видимому, позволяет хищнику реализовать стратегию, которая сокращает время его пребывания вдали от лежбища. Таким образом стабильные скопления пищи вблизи репродуктивных лежбищ могут быть исключительно важными для размножающихся животных и повышать их репродуктивный успех.

Пространственные и сезонные изменения рациона сивуча

Наше исследование позволило выявить схожий набор добычи с выявленным в исследованиях, проведенных в заливе Аляска и в районе Алеутских островов в 2000-х годах [25]. Работы, выполненные в американской части ареала, включали существенно больший размер выборки – 3412 проб экскрементов, более длительный период сбора – с 1999 по 2009 год, значительно более обширные районы сбора проб в сравнении с

нашим исследованием. Основа рациона сивуча Алеутских островов и залива Аляска в 2000-х годах включала 13 кормовых объектов с частотой встречаемости более 5%: тихоокеанская треска, минтай, стрелозубый палтус *Atheresthes stomias*, двухлинейная камбала *Lepidopsetta bilineata*, северный одноперый терпуг, сельдь, тихоокеанские лососи, северный волосозуб, тихоокеанская песчанка, бычки получешуйники, липаровые Liparididae, морские окуни *Sebastes* sp., головоногие моллюски. Несмотря на различия в доминировании отдельных типов добычи, девять главных компонентов были общими: тихоокеанская треска, минтай, северный одноперый терпуг, сельдь, тихоокеанские лососи, северный волосозуб, тихоокеанская песчанка, бычки получешуйники, головоногие моллюски. Пороговое значение в 5% FO является важным сигналом о том, что данные объекты питания важны в рационе сивуча в целом на большей части ареала вида, однако наибольшую частоту встречаемости каждый объект питания достигал только в конкретный сезон года или в определенном месте. Для примера, у липаровых, которые характеризовались частотой встречаемости 5% летом по всем Алеутским островам и в заливе Аляска, она достигала более 15% в зимних пробах с лежбищ восточных Алеутских островов [25]. Аналогично, доминирующие объекты питания в целом по всему региону и в пределах всего исследуемого периода, иногда в отдельный период или в отдельном месте, могли быть очень мало значимыми в рационе питания. Северный одноперый терпуг, один из самых главных объектов питания в целом, играл очень малую роль в зимнем рационе сивуча на лежбищах залива Аляска (2% FO) [25].

Сезонные вариации рациона представляют собой распространенные естественные паттерны питания животных, имеющих широкий ареал. Вместе с тем сезонные изменения питания сивуча остаются одним из наименее изученных вопросов у побережья Азии. Только на одном лежбище (м. Козлова на Камчатке) было собрано осенью 2002 года 93 пробы экскрементов сивуча [28]. Исследователи отметили, что на лежбище вблизи м. Козлова в летний период 2002 года главными объектами питания в репродуктивный период были северный терпуг, минтай и головоногие, а осенью питание преимущественно состояло из лососей и северного волосозуба. На американской стороне ареала сивуча вопрос питания изучен значительно лучше [24–26, 31, 32]. Отмечены [24] сильные региональные и сезонные различия состава диеты. Все объекты питания, за исключением минтая, меняют свою значимость в рационе при сравнении летнего и зимнего периодов. Так, например, в зимний период значительную роль в питании сивуча на Аляске и Алеутских островах играла треска, в то время как в летнем питании она была малозначительна. Отмечается [32],

что сезонность присутствия сивуча на лежбище о. Беньямин (юго-восточная Аляска) связано с флуктуациями обилия сельди в водах острова. Снижение обилия сельди вблизи острова в летний период приводит к покиданию этих вод сивучем. Отмечается [26], что в нерепродуктивный период в питании сивуча у юго-восточной Аляски преобладали тресковые (главным образом минтай). Значение лососевых в питании снижалось от лета к осени, а кальмары и осьминоги были более значимы в зимнем рационе сивуча. Морские окуни потреблялись более часто летом и практически полностью отсутствовали в рационе в холодное время года. Таким образом, можно с уверенностью сказать, что в разные сезоны года соотношение элементов рациона в питании сивуча меняется на каждом конкретном лежбище и у побережья Азии.

ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ СИВУЧА

Постоянство потребления главных объектов питания в каждом регионе указывает на сильную связь расположения лежбищ с районами высокой концентрации основных объектов питания сивуча. Вероятно, региональные модели рационов сивуча отражают особенности распределения высокой концентрации кормовых ресурсов [16, 18]. Кормовые походы самок, участвующих в размножении, короткие [13], а места их охоты, как правило, находятся вблизи лежбищ [20, 22]. Они кормятся на сезонных скоплениях пищи, характерных для этого места. Вероятно, сивуч извлекает выгоду из точного времени нахождения массовых скоплений объектов питания и формирует свои лежбища в таких местах, особенно в репродуктивный сезон, где кормящие самки могут без больших затрат времени и энергии найти калорийную и доступную пищу.

Мы предполагаем, что эта стратегия делает сивуча уязвимым к локальным изменениям распределения и обилия кормовых ресурсов, а также к изменениям среды. Сивуч зависит от наличия массовых скоплений объектов питания. Если структура распределения рыб меняется, нарушается в результате хозяйственной деятельности, или локальные ресурсы пищи истощаются, сивуч может столкнуться с проблемой в обеспеченности пищей, что становится ведущим фактором его миграционной активности и отражается на выживаемости, репродуктивном успехе и динамике численности вида на отдельных лежбищах или регионе в целом.

Заключение

Собранные и проанализированные пробы по питанию сивуча в водах Дальнего Востока России в летний период позволяют сделать следующие выводы.

– Основу рациона сивуча в водах Дальнего Востока России в мае-июле на изученных лежбищах составляют в порядке убывания северный одноперый

терпуг, минтай, рогатковые, тихоокеанские лососи, песчанка, сельдь, головоногие моллюски, треска, северный волосозуб, камбалы, трехиглая колюшка.

– Обнаружены важные различия в рационе между Курильскими островами, Охотским морем и Камчатско-Командорским регионом. Структура рациона сивуча в Охотском море акцентирована на двух объектах питания – минтай и сельдь (частота встречаемости – 83,6%). Рацион на лежбищах Курильских островов был неоднородным в пределах региона. Общим было невысокое разнообразие на каждом конкретном лежбище и акцентирование на один-три объекта, которые, вероятно, наиболее доступны вблизи лежбищ (минтай, головоногие, северный одноперый терпуг, тихоокеанские лососи). Рацион сивуча на Камчатке и Командорских островах отличался высоким разнообразием и повышенным присутствием мелких непромысловых объектов пищи (песчанка, рогатковые, трихонд, камбалы, колюшка).

– Выделены отличия в структуре рациона на лежбищах Камчатки и Командорских островов. Сивучи в данном районе потребляют более разнообразный корм, но с небольшими пропорциями каждого вида за один кормовой поход. Переключение на питание с одного объекта на другой вероятно увеличивает

энергетические затраты и время на поиск и добычу пищи, что не может быть выгодным для животного. Это обстоятельство может свидетельствовать о недостаточном обилии массовых и предсказуемых по сезонам года источников пищи, таких как минтай, терпуг и сельдь, и может негативно влиять на динамику численности вида в этом районе.

– По структуре рациона репродуктивные лежбища отличались от нерепродуктивных более высоким содержанием массовых и предсказуемых для поиска сезонных объектов питания.

– Межгодовые изменения структуры рациона были незначительными.

Благодарности. Авторы благодарны Д.Н. Уэйту, А.В. Третьякову, Д.Г. Калкинсу, Т.П. Желату и многим другим участникам полевых исследований сивуча на Дальнем Востоке России за помощь в сборе и обработке проб, экипажам судов МТР «Большереецкий», «Всеволод Тимонов», ПС «Тайфун», НИС «Георг Стеллер» за помощь в сборе и обработке проб. Работа выполнена при финансовой поддержке Alaska Fisheries Science Center NOAA Fisheries, Alaska SeaLife Center и North Pacific Wildlife Consulting, LLC.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Барабаш-Никифоров ИИ. Ластоногие Командорских островов. Труды ВНИРО. 1935;3:223-37.
2. Золотов ОГ. Северный одноперый терпуг. В кн.: Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука; 1986. С. 310-9.
3. Иванов ОА. Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. Известия ТИНРО. 1998;124:3-54.
4. Карпенко ВИ, Рассадников ОА. Состояние запасов дальневосточных лососей (Salmonidae) в современный период (1971–2002). Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2004;7:14-26.
5. Колли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир; 1979.
6. Лапко ВВ. Трофические отношения в эпипелагическом ихтиоценозе Охотского моря. Известия ТИНРО. 1994;116:168-77.

7. Никулин ПГ. Сивуч Охотского моря и его промысел. Известия ТИНРО. 1937;10:35-48.
8. Одум ЮП. Экология. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир; 1986.
9. Панина ГК. О питании сивуча и тюленей на Курильских островах. Известия ТИНРО. 1966;58:235-6.
10. Перлов АС. Питание сивучей в районе Курильских островов. Экология. 1975; 4:106-8.
11. Шунтов ВП, Бочаров ЛН. Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана. М.: ФГУП Национальные рыбные ресурсы; 2005.
12. Шунтов ВП. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-центр; 2001.

Общий список литературы/Reference List

1. Barabash-Nikiforov II. [Pinnipeds of Commander Islands]. Trudy VNIRO. 1935;3:223-37. (In Russ.)

2. Zolotov OG. [Atka mackerel]. In: Biologicheskije Resursy Tikhogo Okeana. Moscow: Nauka. 1986; S. 310-9. (In Russ.)
3. Ivanov OA. [Epipelagic communities of fishes and cephalopods the Pacific near Kuril Islands in 1986-1995]. Izvestiya TINRO. 1998;124:3-54. (In Russ.)
4. Karpenko VI, Rassadnikov OA. [The current conditions of resources of far-east salmon (Salmonidae) in 1971-2002]. Issledovaniye Vodnykh Biologicheskikh Resursov Kamchatki i Severo-Zapadnoy Chasti Tikhogo Okeana. 2004;7:14-26. (In Russ.)
5. Kolli G. Analiz Populiatsiy Pozvonochnykh. Moscow: Mir; 1979. (In Russ.)
6. Lapko VV. [Trophic relations in the epipelagic ichthyocenosis of the Sea of Okhotsk]. Izvestia TINRO. 1994;16:168-77. (In Russ.)
7. Nikulin PG. [Steller sea lion and its hunting in Okhotsk Sea]. Izvestiia TINRO. 1937;10:35-48. (In Russ.)
8. Odum EP. Ekologiya Tom 2. Moscow: Mir; 1986. (In Russ.)
9. Panina GK. [On the diet of Steller sea lions and seals on the Kuril Islands]. Izvestia TINRO. 1966;58:235-6. (In Russ.)
10. Perlov AS. [Feeding of Steller sea lions in the Kuril Islands area]. Ekologiya. 1975;4:106-8. (In Russ.)
11. Shuntov VP, Bocharov LN. [Atlas Kolichestvennogo Raspredeleniya Nektona v Severo-Zapadnoy Chasti Tikhogo Okeana]. Moscow: FGUP Natsionalnye Rybnye Resursy; 2005. (In Russ.)
12. Shuntov VP. Biologiya Dalnevostochnykh Morey Rossii. Tom 1. Vladivostok: TINRO-Tsentr; 2001. (In Russ.)
13. Burkanov VN, Gurarie E, Altukhov A, Mamaev E, Permyakov P, Trukhin A, Waite J, Gelatt T. Environmental and biological factors influencing maternal attendance patterns of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Russia. *J Mammalogy*. 2011;92(2):352-66.
14. Burkanov VN, Loughlin TR. Distribution and Abundance of Steller Sea Lions on the Asian Coast, 1720's – 2005. *Marine Fisheries Rev*. 2005;67(2):1-62.
15. Calkins D, Pitcher K. Population Assessment, Ecology and Trophic Relationships of Steller Sea Lions in the Gulf of Alaska. Final Report: Research Unit 243. Contract 03-5-022-69. 1982.
16. Call KA, Loughlin TR. An ecological classification of Alaskan Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) rookeries. *Fisheries Oceanography*. 2005;14(1):212-22.
17. DeMaster D, Atkinson S. Steller sea lion decline: is it food? Univ. Alaska Sea Grant, AK-SG-02-02, Fairbanks, AK; 2002.
18. Lander ME, Loughlin TR, Logsdon MG, VanBlaricom GR, Fadely BS. Foraging effort of juvenile Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) with respect to heterogeneity of sea surface temperature. *Endangered Species Res*. 2010;10:145-58.
19. Merrick RL, Chumbley MK, Byrd GV. Diet diversity of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and their population decline in Alaska: a potential relationship. *Can J Fisheries Aquatic Sci*. 1997;54:1342-8.
20. Merrick RL, Loughlin TR. Foraging behavior of adult female and young of-the-year Steller sea lions in Alaskan waters. *Can J Zool*. 1997;75:776-86.
21. Raum-Suryan K, Rehberg M, Pendleton G, Pitcher K, Gelatt T. Development of dispersal, movement patterns, and haul-out use by pup and juvenile Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. *Marine Mammal Sci*. 2004;20 (4):823-50.
22. Rehberg MJ, Andrews RD, Swain UG, Calkins DG. Foraging behavior of adult female Steller sea lions during the breeding season in Southeast Alaska. *Marine Mammal Sci*. 2009;25:588-604.
23. Sinclair EH, Loughlin TR, Percy WG. Prey selection by northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) in the eastern Bering Sea. *Fishery Bull*. 1994;92:144-56.
24. Sinclair EH, Zeppelin TK. Seasonal and spatial differences in diet in the western stock of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *J Mammal*. 2002;83(4):973-90.
25. Sinclair EH, Johnson DS, Zeppelin TK, Gelatt TS. Decadal variation in the diet of western stock Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). 2013. NOAA Technical Memorandum, NMFS-AFSC-248. National Marine Fisheries Service, Alaska Fisheries Science Center.
26. Trites AW, Calkins DG, Winship AJ. Diets of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Southeast Alaska, 1993-1999. *Fishery Bull*. 2007;105(2):234-48.
27. Waite JN, Burkanov VN, Andrews RD. Prey competition between sympatric Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on Lovushki Island, Russia. *Can J Zool*. 2012a;90(1):110-27.
28. Waite JN, Burkanov VN. Steller sea lion feeding habits in the Russian Far East, 2000-2003. Sea lions of the world. In: Trites AW, Atkinson SK, DeMaster DP, Fritz LW, Gelatt TS, Rea LD, Wynne KM, eds. Alaska Sea Grant College Program, Anchorage. 2006. P. 223-235.
29. Waite JN, Trumble SJ, Burkanov VN, Andrews RD. Resource partitioning by sympatric Steller

- sea lions and northern fur seals as revealed by biochemical dietary analyses and satellite telemetry. *J Exp Marine Biol Ecol.* 2012b;416-417:41-54.
30. Winship AJ, Trites AW, Rosen DAS. A bioenergetic model for estimating the food requirements of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska, USA. *Marine Ecol Progr Ser.* 2002;229:291-312.
 31. Winter A, Foy RJ, Wynne K. Seasonal differences in prey availability around a Steller sea lion haulout and rookery in the Gulf of Alaska. *Aquat Mammals.* 2009;35(2):145-62.
 32. Womble JN, Sigler MF. Seasonal availability of abundant, energy-rich prey influences the abundance and diet of a marine predator, the Steller sea lion *Eumetopias jubatus*. *Marine Ecol Progr.* 2006;325:81-293.

