

# ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ СИВУЧА РЕПРОДУКТИВНОГО ЛЕЖБИЩА У МЫСА КОЗЛОВА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

И.А. Усатов<sup>1, 2\*</sup>, В.Н. Бурканов<sup>1, 3</sup>, А.М. Токранов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,  
г. Петропавловск-Камчатский;

<sup>2</sup> Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, г. Елизово, Россия;

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

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

Статья поступила в редакцию 25.05.2022; принята к печати 28.09.2022

Изучали экологию питания сивуча *Eumetopias jubatus* по непереваренным остаткам пищи, обнаруженным в экскрементах на репродуктивном лежбище у мыса Козлова (восточное побережье полуострова Камчатка) в летние периоды с 2004 по 2008 год. По частоте встречаемости в питании преобладали северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* и минтай *Theragra chalcogramma*. Реже встречалась тихоокеанская песчанка *Ammodytes hexapterus*, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, тихоокеанская зубастая корюшка *Osmerus mordax*, рогатковые *Cottidae*, северный волосозуб *Trichodon trichodon*, камбаловые *Pleuronectidae*, тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* sp., тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, головоногие *Cephalopoda*. Вклад остальных объектов питания по отдельности был незначимым. Медиана распределения числа объектов питания на одну пробу для м. Козлова составила два объекта питания с диапазоном от одного до 9 типов добычи на одну пробу. Большинство из объектов питания сивуча являются видами с ярко выраженной сезонностью присутствия вблизи берега или на шельфе. Сивучи кормятся вблизи берега на сезонных скоплениях пищи, характерных для районов кормления. Сезонные скопления добычи могут быть исключительно важны для размножающихся животных, повышать эффективность поиска и добычи пищи, что в свою очередь может влиять на репродуктивный успех особей и их выживание. В связи с этим стабильность ресурса пищи вблизи репродуктивного лежбища может оказывать влияние на состояние численности сивуча у мыса Козлова.

**Ключевые слова:** сивуч, питание, компоненты рациона, сезонные скопления пищи, кормовые ресурсы.

## STELLER SEA LION FEEDING ECOLOGY IN THE VICINITY OF CAPE KOZLOVA ROOKERY, EASTERN KAMCHATKA

I.A. Usatov<sup>1, 2\*</sup>, V.N. Burkanov<sup>1, 3</sup>, A.M. Tokranov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, the Far-East Branch of the Russian Academy of Sciences,  
(Petropavlovsk-Kamchatsky);

<sup>2</sup> Kronotsky State Biosphere Nature Preserve (Yelizovo), Russia;

<sup>3</sup> Marine Mammal Laboratory, AFSC, NMFS, NOAA, Seattle, WA

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

We studied the Steller's sea lion *Eumetopias jubatus* feeding ecology based on undigested food items found in feces at the Kozlova Cape rookery, Eastern coast of Kamchatka Peninsula, in summers (2004 through 2008). Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius* and walleye pollock *Theragra chalcogramma* were dominant in a sea lion diet hauled out at Kozlova Cape rookery in terms of frequency of occurrence. Less frequently occurred were Pacific sand lance *Ammodytes hexapterus*, Threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*, Smelt *Osmerus mordax*, Sculpins *Cottidae*, Pacific sandfish *Trichodon trichodon*, Flatfishes *Pleuronectidae*, Salmon *Oncorhynchus* sp., Pacific cod *Gadus macrocephalus*, and Squid and Octopus *Cephalopoda*. The contribution of the other food items was not significant. Diet diversity median during sea lion single foraging trip was two prey items, range being one to nine Atka mackerel and Walleye pollock as the major prey objects. Most of sea lion food items were referred to species featuring a marked seasonal presence near the shore or on the shelf. Sea lions feed near the rookery close to the shore on seasonal food aggregations common to the area. Seasonal prey aggregations can be extremely important for breeding animals due to increasing the efficiency of food search and capture, which in turn can affect the reproductive success of animals and their survival. In this regard, the stability of the food resource near Kozlova Cape rookery may influence sea lion population status there.

**Key words:** Steller sea lion, diet components, seasonal food aggregations, food resources.

## Введение

Сивуч (*Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) распространен вдоль северной части Тихого океана от северной Японии до центральной Калифорнии [36]. Его численность стремительно сократилась на большей части ареала в конце прошлого века. По восточному побережью Камчатки численность сивуча с начала 1980-х годов снизилась более чем на 73,6%. Среднегодовые темпы снижения с 1983 по 2004 год составляли 6,3% [36], и с 2000-х снижение, по-видимому, замедлилось [33]. Лежбище у мыса Козлова в настоящее время является единственным сохранившимся на полуострове Камчатка местом размножения сивуча с численностью около 300 особей возраста один год и старше [24]. По последним данным, на 2015 год численность сивуча по всем лежбищам восточного побережья Камчатки оценивалась в 610 особей, при этом ежегодно рождалось примерно 100 щенков [37]. В нашей предыдущей публикации [26] рассмотрен рацион питания сивуча Камчатско-Командорского района без детального анализа питания зверей у мыса Козлова, где сокращение численности сивуча в местах их размножения у побережья Азии было наибольшим [36]. Поэтому в настоящей работе мы расширили анализ объектов питания сивуча у мыса Козлова конкретизацией рациона вида и детальным анализом главных компонентов пищи. Основой настоящей работы служили те же пробы экскрементов, что были использованы для подготовки предыдущей публикации [26]. Отличие данной работы – детальный анализ объектов питания сивуча для описания экологии питания вида.

Проведенные исследования [24] показали, что сивуч активно использует лежбище у м. Козлова только в период с конца апреля по начало сентября. Весной, с приближением репродуктивного периода, численность быстро возрастает, а после 24 июня так же резко снижается. Пик численности зверей наблюдается в июне. Зимой сивучи редко, в небольшом количестве и лишь непродолжительное время посещают это лежбище [24].

Некоторые гипотезы сокращения численности сивуча базируются на влиянии изменений доступности и состава рациона питания на кормодобывающую экологию вида и изменение темпов его воспроизводства и выживания [40, 62]. Питание сивуча по азиатскому побережью исследовано крайне слабо [13, 14, 15, 17, 26, 65, 66], особенно по восточному побережью Камчатки [26, 27, 65].

Известно, что состав рациона питания сивуча меняется географически и сезонно [27, 59, 65]. Несмотря на ограниченность исторических данных, было высказано предположение, что рацион сивуча на западной Аляске перешел от преобладания мелких стайных энергетически ценных рыб (таких как сельдь *Clupea pallasii*,

мойва *Mallotus villosus*, песчанка *Ammodytes hexapterus*) в 1970-х к преобладанию менее питательных рыб, таких как минтай *Theragra chalcogramma* в заливе Аляска и северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* на Алеутах [46, 59]. Также предположено, что разнообразие рациона питания было самым низким там, где произошло наиболее резкое сокращение численности сивуча [46], при этом низкое разнообразие добычи было приравнено к низкому поступлению энергии с пищей [68]. Однако для того, чтоб отличить фоновые вариации структуры рациона от действительно значимых, которые могут оказывать существенное влияние на выживаемость и распределения сивуча, необходимо более глубокое понимание экологии питания сивуча на локальном уровне каждого конкретного лежбища. Цель настоящего исследования – получить комплексное представление об особенностях питания сивуча у мыса Козлова на основе анализа компонентов пищи, обнаруженной в экскрементах, собранных на лежбище.

Задачи исследования:

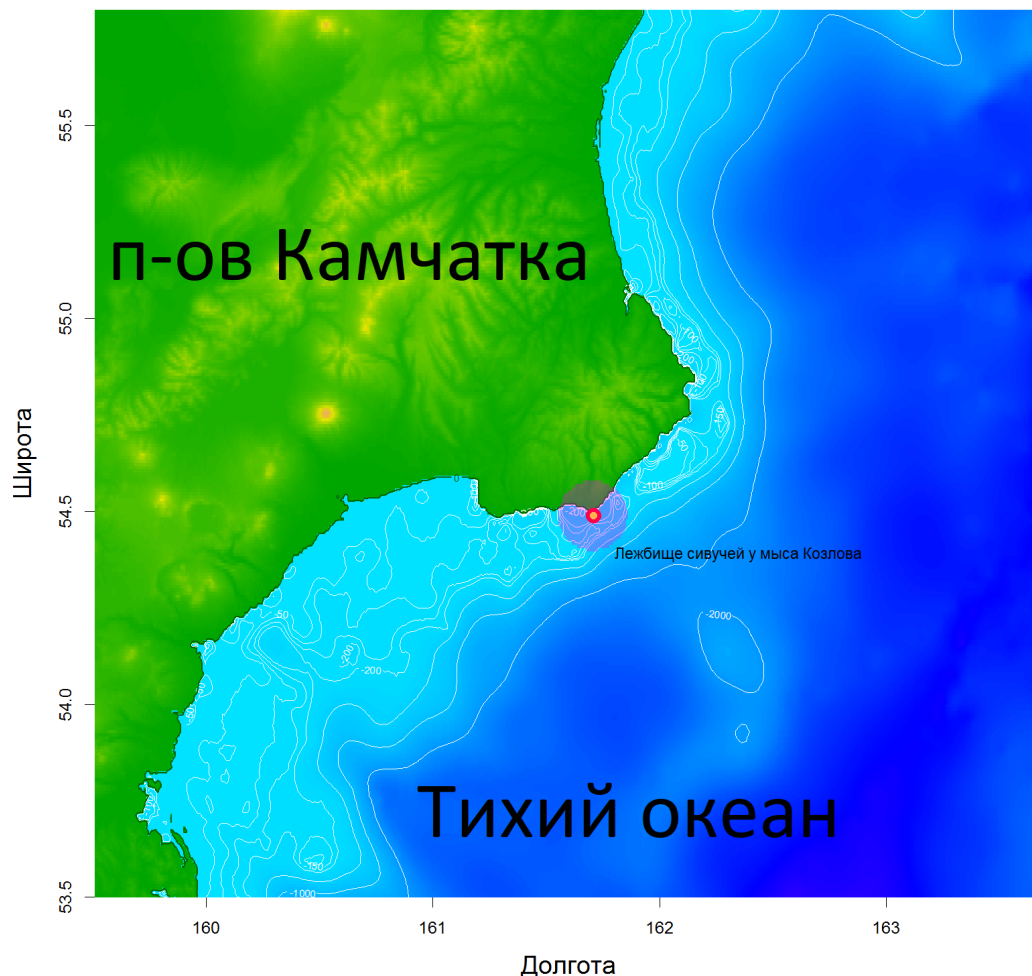
1. Описать рацион питания сивуча на лежбище у м. Козлова на основе анализа проб экскрементов, собранных в период с 2004 по 2008 год.
2. Выделить главные компоненты рациона сивуча, встречаемые более чем в 5% исследованных проб экскрементов.
3. Рассмотреть особенности экологии главных объектов питания сивуча.
4. На основании полученных результатов составить описание экологии питания сивуча у м. Козлова.

## Материалы и методы

Наше исследование проводилось на репродуктивном лежбище у м. Козлова, восточное побережье Камчатки (рис. 1). В течение сезонов размножения с 2004 по 2008 год собрана 151 проба экскрементов. Собирали образцы с конца июня до конца июля. Каждый образец помещали в пластиковый пакет. В лаборатории пробы переносили в набор из трех мелкоячеистых сит (минимальный размер ячеек 0,5 мм), большую часть переваренных частей пищи вымывали под напором воды, а оставшиеся непереваренные части просушивали и вручную очищали от примесей песка и водорослей.

Специалисты компании Pacific IDentifications Inc. ([www.pacificid.com](http://www.pacificid.com)) идентифицировали очищенные и высушенные твердые части, используя эталонную коллекцию скелетов объектов добычи, отмечая морфологические части присутствующих твердых частей и определяя по ним виды организмов, к которым они принадлежат.

Относительную важность добычи в рационе количественно оценивали как простую (1) и модифицированную частоту встречаемости (2) [66].



**Рис. 1.** Расположение лежбища сивуча у мыса Козлова. Показана батиметрия и отмечен радиус 10 км – наиболее важная акватория для питания сивуча

Простая частота (%) встречаемости показывает, какая доля образцов экскрементов содержит тот или иной вид добычи. Она не суммируется до 100%. Например, 80% образцов могут содержать остатки минтая, а 50% – терпуга, то есть некоторые экскременты содержат оба вида добычи, а другие – только минтая или терпуга. Простую частоту встречаемости рассчитывали по формуле:

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

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

Модифицированная частота встречаемости [66] представляет собой долю вида добычи в общем составе рациона. Сумма пропорций модифицированной частоты встречаемости равна 100%. Например, средний рацион из предыдущего примера состоит из 65%

минтая и 35% терпуга. Расчет модифицированной частоты встречаемости основан на предположении, что в экскрементах содержатся остатки всей добычи, потребленной во время предыдущего приема пищи, и что добыча была потреблена в равных объемах. Модифицированную частоту встречаемости рассчитывают по формуле:

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

где:  $FOM_i$  – модифицированная частота встречаемости объекта питания  $i$ .

Разнообразие питания оценивали по следующим параметрам:

- размер одной пробы, который определяли по числу объектов питания, приходящихся на 1 пробу, и представляли как медиану найденных значений и их интерквартильный размах (IQR) с указанием числа проб (N);

• число и состав проб с содержанием только одного кормового объекта.

Мы предполагали, что каждая проба экскремента представляет собой независимую выборку останков добычи и что наличие или отсутствие видов добычи в каждой пробе не зависит друг от друга. Статистическую обработку выполняли в среде R (<https://www.r-project.org/>).

## Результаты и обсуждение

### Состав рациона

В результате анализа экскрементов, собранных в 2004-2008 годах, были идентифицированы 24 объекта питания (табл. 1). Чаще всего в добыче сивуча встре-

чались северный одноперый терпуг ( $FO = 70,2\%$ ,  $FOM = 23,5\%$ ) и минтай ( $FO = 49,0\%$ ,  $FOM = 16,4\%$ ).

Реже в составе пищи встречались тихоокеанская песчанка, трехиглая колюшка, тихоокеанская зубастая корюшка, рогатковые, северный волосозуб, камбаловые, тихоокеанские лососи, тихоокеанская треска, головоногие. Вклад остальных объектов питания по отдельности был менее значимым, составляя в целом  $24,2\%$   $FO$  ( $N = 11$ ).

### Разнообразие рациона

В образцах экскрементов с мыса Козлова 58% всех проб содержали не более 1–2 объектов питания. В одном образце содержалось максимум 9 видов пищи,

Табл. 1

Структура рациона сивуча лежбища у мыса Козлова в 2004–2008 годах по результатам копрологического анализа

Объект питания	FO (%)	MFO (%)
Северный одноперый терпуг <i>Pleurogrammus monopterygius</i>	70,2	23,5
Минтай <i>Theragra chalcogramma</i>	49,0	16,4
Тихоокеанская песчанка <i>Ammodytes hexapterus</i>	33,8	11,3
Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i>	18,5	6,2
Тихоокеанская зубастая корюшка <i>Osmerus mordax</i>	18,5	6,2
Рогатковые Cottidae	16,0	5,4
Северный волосозуб, триходон <i>Trichodon trichodon</i>	14,6	4,9
Камбаловые <i>Pleuronectidae</i>	14,1	4,7
Тихоокеанские лососи <i>Oncorhynchus</i> sp.	11,9	4,0
Многощетинковые черви Polychaeta*	11,9	4,0
Тихоокеанская треска <i>Gadus macrocephalus</i>	9,3	3,1
Головоногие Cephalopoda	6,6	2,2
Pisces (не определенные виды рыб)	4,0	1,3
Не определенные до вида лисичковые Agonidae	4,0	1,3
Не определенные до вида рыбы семейства тресковые Gadidae	4,0	1,3
Не определенные до вида липаровые Liparidae	4,0	1,3
Не определенные до вида морские окуни <i>Sebastes</i> sp.	2,7	0,9
Зайцеголовый терпуг <i>Hexagrammos lagocephalus</i>	2,0	0,7
Рыба-лягушка <i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,7	0,2
Не определенные рыбы рода <i>Crystallichthys</i>	0,7	0,2
Не определенные рыбы рода круглоперы колючие <i>Eumicrotremus</i>	0,7	0,2
Не определенные до вида стихеевые Stichaeidae spp.	0,7	0,2
Глубоководные скаты <i>Bathyraja</i> sp.	0,7	0,2

\* Многощетинковые черви не являются объектами питания сивуча, но часто потребляются вместе с рыбой.

но такие пробы регистрировались единично. Медиана числа видов пищи на один образец экскремента составила два объекта питания при  $IQR = 2$  ( $N = 151$ ). Доля образцов с одним компонентом составляла 24,5%, которые содержали главным образом остатки северного одноперого терпуга (75,7% всех проб с одним видом корма в составе).

Каждая проба экскрементов представляет собой лишь один акт дефекации, который может не полностью отражать структуру рациона кормового похода, так как в течение дня или всего периода пребывания на суше животное производит несколько актов дефекации [43, 61]. Количество, масса экскрементов и, следовательно, количество непереваренных пищевых остатков, доступных исследователю, значительно варьируют. Эта вариабельность существенно затрудняет или даже делает полностью невозможным расчет объема биомассы корма, съеденного животным за сутки или один кормовой поход. В зависимости от видов объекта питания, скорости их прохождения через пищеварительный тракт различны. Крупные трудно перевариваемые остатки объектов питания могут задерживаться в пищеварительной системе, в то время как мелкие твердые остатки проходят транзитом за 2–3 дня [43, 61]. Поэтому в настоящей работе показано только присутствие или отсутствие каждого типа добычи в образцах экскрементов и не выполнен количественный расчет объема пищи, потребляемой сивучом.

### Характеристика кормовых ресурсов сивуча

Для характеристики кормовых ресурсов исследовали только основные объекты питания сивуча, обнаруженные более чем в 5% образцов экскрементов. В данную категорию были включены: северный одноперый терпуг, минтай, тихоокеанская песчанка, трехиглая колюшка, тихоокеанская зубастая корюшка, рогатковые, северный волосозуб, камбаловые, тихоокеанские лососи, тихоокеанская треска, головоногие моллюски. Несмотря на общие недостатки использования копрологического анализа для исследования рациона сивуча [43, 61], пороговое значение в 5% ФО является важным показателем того, что данные объекты питания значимы в рационе вида исследуемого лежбища в сезон исследования.

#### *Северный одноперый терпуг*

Северный одноперый терпуг – наиболее массовый представитель терпуговых рыб в пределах тихоокеанских вод восточного побережья Камчатки. Он играет значительную роль в питании сивуча наравне с минтаем практически повсеместно у побережья Азии [13, 14, 15, 17, 26, 27, 65, 66].

Зоны распространения молоди и половозрелых рыб сильно различаются. Молодь широко рассредоточе-

на в эпипелагиали, обитает разрозненно и переходит к придонному образу жизни лишь при достижении определенных размеров [8]. Половозрелые рыбы обитают более локально, не совершая дальних миграций. Нерест рыб происходит в прибрежной зоне ежегодно в одних и тех же местах. В этот период года, совпадающий с временем размножения сивуча, терпуг играет одну из ключевых ролей в его рационе, являясь легким в поимке (самцы терпуга проявляют территориальность и защиту кладок икры, которую откладывают самки) объектом питания [59]. По нашим данным, пробы питания с одним кормовым объектом в пробе наиболее часто включали северного одноперого терпуга (75,7%), что отражает высокую его значимость в диете сивуча в летний период.

#### *Минтай*

Минтай является одним из наиболее потребляемых объектов питания сивуча на большей части ареала [59, 65, 69]. Массовость этого вида рыб в питании сивуча связана с его преобладанием в шельфовых ихтиоценозах: в некоторых районах его доля может составлять до 90% и более биомассы всех рыб [30]. Особую значимость в питании молодых сивучей, ограниченных в поисках и поимке объектов питания лишь небольшими глубинами [59], имеет молодь минтая, которая образует скопления и обитает в теплый период года локально на небольших глубинах [30]. Считается, что взрослый минтай (старше 4 лет) проводит жизнь на глубинах более 200 м [30], поднимаясь в период размножения на глубины менее 200 м. Во время нереста рыбы создают крупные скопления на шельфе. Вблизи мыса Козлова основной нерест минтая происходит в Кроноцком заливе [30] на глубине 90-190 м в вершинах глубоководных желобов [29], а также в динамических образованиях «циклон – антициклон». Время нахождения половозрелого минтая в данном районе составляет в среднем 1,5 месяца, пик нахождения приходится на апрель – май [29, 30].

Таким образом, потребляемый сивучом весной и в начале лета минтай представлен взрослыми отнерестившимися особями, в то время как летом – молодь, образующей скопления вблизи лежбища на небольших глубинах. Минтай может формировать различные по характеру скопления в течение всех сезонов года, поэтому он доступен для кормления круглогодично и доминирует в рационе питания сивуча на всем его ареале.

#### *Тихоокеанская песчанка*

Тихоокеанская песчанка – мелкая, полудемерсальная стайная рыба, занимающая значительное место в экосистемах дальневосточных морей и являющаяся важным объектом питания не только сивуча, но и многих других видов морских млекопитающих и

птиц [10]. Оценки биомассы этой рыбы и специализированные исследования в пределах исследуемой акватории единичные [21]. Способность песчанки зарываться в песчаный грунт накладывает отпечаток на ее распределение. Она встречается в тех районах шельфа, где донные отложения представлены песчаным, песчано-галечным и песчано-ракушечниковым грунтом [27, 28]. Песчанка совершает небольшие по протяженности сезонные и онтогенетические миграции. Половозрелые рыбы ведут прибрежный образ жизни и глубже 100 м не встречаются [27, 28]. В темное время суток они зарываются в мелкий гравий или песчаный субстрат, а кормятся днем в толще воды, формируя плотные скопления вблизи мест бентосных укрытий. Песчанке свойственно высокое содержание жиров [34], а малые глубины обитания рыб позволяют сивучу использовать этот вид в течение всех сезонов года.

Тихоокеанская песчанка редко встречалась при донном тралении в акватории Кроноцкого заповедника при обследовании в 1972–1982 годах на глубинах 20–25 м [21]. Малые размеры рыб и способность зарываться в песок, вероятно, не позволяют выполнить точные оценки биомасс этого вида рыб с использованием траловых орудий лова. Хрупкие маленькие кости тихоокеанской песчанки хорошо перевариваются в желудочно-кишечном тракте сивуча, в связи с чем при анализе экскрементов этот объект питания недооценивается в составе рациона вида в 2–7 раз [61].

#### **Трехиглая колюшка**

Этот один из наиболее массовых непромысловых видов распространен циркумполярно. Формирует пресноводные и проходные формы [3]. В питании сивуча может быть включена только проходная форма, так как сивуч обитает в морской среде и редко поднимается по рекам. В период нереста, пик которого приходится на май – июнь, проходная форма колюшки формирует плотные скопления в акваториях эстуариев рек. Масса рыб мала, составляя всего порядка 4–10 г при длине 8–11 см [3]. Тело защищено от хищников тремя острыми шипами. Плотные скопления в мае – июне на малых глубинах в эстуариях рек позволяют хищникам легко находить этот источник пищи.

Исследования состава пищи у представителя рогатковых – дальневосточной широколобкой *Megalocottus platycephalus* – показало [11], что основными кормовыми объектами в летнем рационе рыб были трехиглая колюшка и мойва. Поэтому возможно, что колюшка была вторично переваренным компонентом, являясь пищей более крупных рыб – объектов питания сивуча. Содержимое желудков рыб перемешивалось с переваренными остатками пищи сивуча и оказывалось в его экскрементах. К сожалению, с помощью используемого метода исследований это предположение невозможно проверить.

В любом случае, малые размеры рыб и большие шипы позволяют назвать этот источник пищи второстепенным, используемым при отсутствии достаточного обилия основной пищи. Доля колюшки в рационе животных с репродуктивного лежбища мыса Козлова была высока (18,5% FO). При исследовании питания сивуча по американскому побережью колюшка встречалась в рационе, но повсеместно незначительно [59].

#### **Тихоокеанская зубастая корюшка**

В течение всех сезонов года молодые особи зубастой корюшки обитают в прибрежье, предпочитая заливы и бухты. На шельфе Кроноцкого залива в летний период 1971–1981 годов зубастая корюшка встречалась на глубинах 10–30 м в 37% тралениях [21]. Для вида характерны выраженные ежегодные нерестовые миграции с начала мая по июль [6, 7]. Нерест протекает в пресных водоемах в достаточно сжатые сроки (7–10 дней), отнерестившиеся рыбы скатываются обратно в море.

Зубастая корюшка формирует плотные нерестовые скопления во время заходов в водоемы [5], что позволяет сивучу эффективно использовать этот кормовой объект. Питательность у корюшки выше, чем у любого другого объекта рациона сивуча. Среднее содержание жиров у этого кормового вида составляет 16% и может достигать 29% [64]. Корюшка обеспечивает высокопитательный и хорошо предсказуемый в пространстве и времени источник пищи для сивуча.

Хотя корюшка не являлась важной добычей сивуча по американскому побережью [59], наше и зарубежные исследования позволяют предположить, что этот кормовой объект играет сезонно важную роль в рационе сивуча на отдельных лежбищах [70]. Так, например, в отдельных коллекциях экскрементов с лежбищ о-ва Бенджамин (Аляска) в 2004 году корюшка встречалась в каждой пробе экскрементов [70].

Исследования кормления калифорнийского морского льва *Zalophus californianus* (схожий с сивучом вид) в неволе показали, что восстановление отолигов корюшки составляет всего 46,5% ( $\pm 13,7$ ) [51], что способствует недооценке этого кормового вида в рационе морских львов.

#### **Рогатковые**

Рогатковые – повсеместно распространенные рыбы в тихоокеанских водах Камчатки. Их промышленный вылов невелик. Число видов в составе этого семейства составляет около 70 [22], из которых всего несколько являются объектами питания сивуча. Специализированные исследования в пределах исследуемой акватории не отражают полной картины распределения и биомасс рогатковых. В летний период основная масса рыб обитает на глубинах до 60 м [18, 19, 21]. Для некоторых видов рогатковых характерны сезонные

вертикальные миграции: весной – в зону прибрежного мелководья, осенью – в верхнюю часть материкового склона, на глубины более 200 м. У других видов этих рыб (например, у широколобого шлемоносца *Gymnacanthus detrisus*) значительные вертикальные перемещения отсутствуют, и в течение всего года рыбы обычно обитают на глубинах от 100 до 300 м [22]. Скопления получешуйников рода *Hemilepidotus* в Кроноцком заливе приурочены к районам с замкнутыми круговыми течениями [18]. Нерест большинства рогатковых происходит в теплый период года на глубинах от 10 до 40 м [20]. Другие виды, как, например, *Hemilepidotus hemilepidotus* нерестятся с октября по январь, при этом кладку самки охраняет самец. Исследования на американском побережье показали, что *Hemilepidotus hemilepidotus* встречался в районе сивуча в три раза чаще зимой, чем летом [59].

Вероятно, рогатковые занимают в рационе сивуча большую роль как один из видов рыб, в летнее время наиболее массово встречающихся в прибрежной зоне вблизи м. Козлова [21]. В зимнее время отдельные виды рогатковых являются доступным и легкими в поимке кормовыми объектами.

#### **Северный волосозуб**

Этот вид рыб многочислен в Кроноцком заливе и на западнокамчатском шельфе [23]. Волосозуб постоянно держится на глубинах менее 100–150 м (в летние месяцы – до 30–50 м) на участках с песчаными и песчано-илистыми грунтами. Нерест наблюдается в осенне-зимний период на прибрежном мелководье, при этом рыбы образуют скопления в одних и тех же районах. Крупные скопления волосозуба в пределах вод восточной Камчатки отмечены только в Кроноцком заливе [23]. В работе по исследованию питания сивуча у американского побережья [59] отмечено более важное в рационе питания этим видом рыб зимой, в сравнении с летом. Таким образом, северный волосозуб является легкодоступной пищей для сивуча, так как обитает в летнее время на небольших глубинах и формирует крупные скопления в районе исследования.

#### **Камбаловые**

Камбаловые были представлены в рационе сивуча района исследования главным образом звездчатой камбалой *Platichthys stellatus* и северной двухлинейной камбалой *Lepidopsetta polyxustra*. Двухлинейная камбала достаточно крупная рыба, достигающая 60 см в длину и массы более 3 кг. Для нее характерны сезонные незначительные миграции, но большую часть времени года, за исключением зимнего периода, рыбы обитают на глубинах 50–150 м [4, 9]. Размножение протекает в зимне-весенний период, например, у восточных берегов Камчатки – в конце апреля – нача-

ле мая в прибрежной зоне [4]. Северная двухлинейная камбала образует крупные скопления у восточного побережья Камчатки и северных Курильских островов [4]. Двухлинейная камбала включается в рацион сивуча как массовая придонная рыба на мелководье в теплый период года. Известные наиболее плотные скопления рыб у восточного побережья Камчатки [4] соответствуют местам с высокой встречаемостью этого вида камбал в районе сивуча согласно нашим и ранним исследованиям [26, 65].

Места обитания звездчатой камбалы связаны с устьями рек, мелководьем, заливами и лагунами, с сильно опресненными прибрежными водами. Рыбы обитают локально, не совершая миграций на ограниченных по площади акваториях [27, 28]. Глубины обитания рыб составляют 10–50 м, редко до 130 м. В целом, биомассы звездчатой камбалы невысоки по ее ареалу [27, 28], однако локальность обитания рыб и их малоподвижность позволяют сивучу легко находить этот источник пищи и кормиться им.

#### **Тихоокеанские лососи**

Большинство лососей ведут пелагический образ жизни в первые три года жизни и формируют плотные скопления на нерестовых путях миграции во взрослом возрасте [32]. Миграция лососей к местам размножения протекает в точно определенное время года, предположительно позволяя сивучу так же точно находить этот ресурс пищи [52, 59]. Биомасса тихоокеанских лососей в исследуемой акватории не высока [31]. Мы также не нашли в опубликованной литературе информацию о нагульных и нерестовых скоплениях тихоокеанских лососей у мыса Козлова [31, 32]. Вблизи лежбища у мыса Козлова находится ряд небольших рек, в которые лососевые заходят на нерест. Таким образом лососи являются сезонным источником пищи только в период их миграций к местам размножения, когда рыбы формируют плотные скопления. Несмотря на малые величины биомасс тихоокеанских лососей в исследованном районе, их скопления локальны, предсказуемы в акваториях и времени года, что позволяет сивучу эффективно находить и использовать концентрированные скопления этого источника пищи.

#### **Тихоокеанская треска**

Тихоокеанская треска совершает регулярные сезонные миграции [12]. В осенний и зимний периоды рыбы обитают на глубинах 150–220 м. С началом весны и летом большая часть трески перемещается на мелководье для нереста и нагула. В Кроноцком заливе нерест трески отмечается с января по март с пиком в феврале на глубинах порядка 200 м. Молодь трески в Кроноцком и Камчатском заливах обитает на глубинах от 25 до 250 м при средней глубине 96 м [16].

Треска встречается повсеместно в водах Камчатки, но ее концентрации распределены неравномерно [16], плотные скопления часто отмечаются над подводными хребтами, поднятиями (банками) [27, 28].

В ряде исследований на американском побережье отмечено, что треска значительно чаще встречается в зимнем рационе сивуча, чем в летнем [38, 52, 59]. Вероятно, плотные нерестовые скопления трески на доступных для сивуча глубинах в конце зимы – начале весны могут предоставлять хорошие кормовые условия, однако наши данные ограничены только летним сезоном. Треска является крупной рыбой, сивуч может потреблять рыб не полностью, съедая только мягкие ткани, что снижает частоту встречаемости этого объекта в рационе питания при анализе экскрементов.

### Головоногие моллюски

Головоногие значились среди наиболее важных объектов питания во многих ранних исследованиях [14, 15, 45, 52, 60] и иногда – как наиболее часто встречаемая добыча сивуча [42]. Единственным промысловым видом в водах России является командорский кальмар (*Beryteuthis magister*) с ежегодной добычей около 80-100 тысяч тонн [2], который преобладает в числе и биомассе среди головоногих моллюсков и, вероятно, является наиболее частой добычей сивуча [2, 59]. Командорский кальмар собирается в предсказуемые сезонные скопления над прибрежным континентальным шельфом, где он нерестится [1, 59]. Молодые особи командорского кальмара формируют скопления над континентальным шельфом, где потребляются сивучем [57, 58] до онтогенетической миграции этого кормового объекта в средние или демерсальные зоны открытого моря или в более глубокие воды над континентальным склоном.

Вероятно, скопления кальмара предоставляют сивучу доступный, предсказуемый и обильный источник пищи в местах концентрации. Отличительной особенностью этого кормового объекта является формирование плотных и достаточно устойчивых скоплений, приуроченных к районам с высокой динамикой вод [1, 2, 57, 58].

### Экология питания сивуча

Физиологические адаптации к погружению и охоте развиваются у сивуча на протяжении первых трех лет жизни [56]. Использование телеметрических приборов для изучения питания сивуча показало, что большинство погружений сивуча ограничены глубинами менее 20 м, хотя отдельные особи ныряют на глубины более 250 м. Средняя глубина ныряния взрослых самок составляет 38 м, молодых (от 1 до 3 лет) – 21 м, у особей в возрасте до 1 года – 10 м. Средняя продолжительность ныряния особей до 1 года – 1,1 минуты, молодых животных старше 1 года – 1,5 мину-

ты, взрослых самок – 2,5 минуты. Наиболее важная для питания акватория ограничена радиусом 10 км от лежбища. Но нередко самки уходят на расстояние до 50-70 км и более в поисках пищи [47, 44, 53, 55, 50 и др.]. Большинство особей кормятся в прибрежной зоне у дна, и незначительный процент животных – в пелагиали [41, 47]. Районы кормовых путешествий особей, которые кормились в открытом море, как правило, были связаны с батиметрическими особенностями, такими как подводные хребты [41, 47].

Состав пищи, способности сивуча к погружениям и охоте, а также структура его рациона показывают, что сивуч кормится вблизи дна на сравнительно небольших глубинах. Наиболее глубокие погружения, вероятно, производятся в поисках прибрежных демерсальных и полудемерсальных видов рыб в подводных каньонах и расщелинах, которые составляют структуру морского дна вдоль континентального шельфа восточного побережья Камчатки.

Общей чертой для всех главных компонентов рациона сивуча было их обитание на континентальном шельфе в тот или иной период своей жизни. Для большинства кормовых видов характерны плотные скопления на отдельных стадиях жизненного цикла. Формируемые ими скопления постоянны в пространстве и приурочены к специфическим гидрологическим условиям, таким как особенности структуры дна, специфические температурные режимы, динамика вод. Концентрации добычи, в свою очередь, влияют на выбор мест кормления хищником [42, 52, 59 и др.]. Если кормовые участки приносят стабильно высокую добычу из сезона в сезон, опыт может позволить хищникам находить пищу более эффективно в последующих охотах [48], поскольку морские хищники могут ассоциировать время года и локальные особенности акватории с высокими концентрациями пищи [39].

Животные, залегающие на одном лежбище, генетически связаны [35, 49], у них сходные рационы питания [65] и схожие популяционные тенденции [33]. Таким образом, вероятно, сивучи могут развивать навыки поисков корма, специфичные для лежбищ их рождения [49, 59]. В этом смысле сивуч приспособлен к использованию локальных условий добычи в акваториях лежбищ региона их рождения в отличие от северного морского котика *Callorhinus ursinus*, который широко перемещается при поиске добычи, кормится в пелагиали и менее зависит от доступной пищи в акваториях лежбищ [66].

Мы предполагаем, что пищевые ресурсы сивуча, указанные в работе, могут отражать две основные стратегии хищников. Первая и доминирующая модель – это хищник, который питается на плотных и предсказуемых скоплениях пищи, таких как терпуг, минтай, лососи, песчанка и другие, вблизи лежбищ



[50], при этом звери могут кормиться сообща, возможно, помогая друг другу в поиске и даже поимке жертвы. Таким образом хищники оптимизируют свое кормовое поведение в соответствии с предположением мест и времени нахождения высоких концентраций ресурса пищи.

Однако, когда добыча труднодоступна, плотность и ее предсказуемость не является единственным важным фактором, и необходимо учитывать затраты, связанные с увеличением времени перемещения к местам кормления и погружения. В связи с этим, иногда для сивуча может быть характерна другая кормодобывающая стратегия, отражающая поиск жертв, рассредоточенных в пространстве, и сходная с собирательством единичных кормовых объектов. Прерывистое кормление на таких рассредоточенных кормовых объектах может быть менее выгодной стратегией для сивуча, поскольку каждый отдельный поиск и захват добычи энергетически более затратен, в отличие от кормления на плотных скоплениях пищи.

Для того чтобы стратегия групповой охоты была для сивуча успешной, объекты питания должны быть предсказуемы в пространстве моря и по времени года и доступны для сивуча с учетом его физиологических способностей к погружениям. Скопления пищи должны быть достаточно плотными и ограничены батиметрическими и температурными зонами и/или градиентами температур и солености. Все эти факторы связаны между собой и вероятно определяют кормопищевые миграции сивуча в море.

Данные показывают, что численность сивуча на лежбище на мысе Козлова увеличивалась весной, достигая максимума в пик репродуктивного сезона, и снижалась осенью [24]. Зимой сивучи практически не использовали мыс Козлова для обитания. Можно предположить, что в зимнее время по сравнению с летним сезоном года данное лежбище не может предоставить хорошие условия обитания. Это может быть связано с отсутствием достаточных и доступных кормовых ресурсов в прилегающей к лежбищу акватории. Отмечено [50], что энергетический баланс у сивуча в период ранней лактации достаточно ограничен. Любое уменьшение размера или обилия добычи может иметь серьезные последствия для репродуктивного успеха и физического состояния зверей. Учитывая длительный период лактации сивуча

[63], достигающий трех лет, наличие предсказуемых плотно агрегированных пищевых ресурсов зимой в районах обитания также может иметь решающее значение для выживания зверей. Энергетические потребности самок с растущим зависимым потомством возрастают зимой и особенно весной [67], перед началом репродуктивного сезона. Поэтому крайне необходимы дополнительные исследования зимнего питания и распределения сивуча по восточному побережью Камчатки в осенний, зимний и весенние сезоны года.

### Заключение

В летний период сивучи мыса Козлова питаются недалеко от берега на плотных, нерестовых или миграционных скоплениях рыб. Основу рациона, с частотой встречаемости более 5% в экскрементах, составляют массовые виды рыб, обитающие вблизи лежбища у м. Козлова: северный одноперый терпуг, минтай, тихоокеанская песчанка, трехглазая колюшка, тихоокеанская зубастая корюшка, рогатковые, северный волосозуб, камбаловые, тихоокеанские лососи, тихоокеанская треска, головоногие моллюски. Сезонные скопления добычи могут быть исключительно важными для размножающихся животных, повышать эффективность поиска и добычи пищи, что в свою очередь может влиять на репродуктивный успех особей и их выживание. В связи с этим стабильность ресурса пищи вблизи репродуктивного лежбища может оказывать влияние на численность сивучей у м. Козлова. Однако остается абсолютно неизвестной зимняя экология этого вида в водах восточного побережья Камчатки, в первую очередь, характер распределения и структура рациона сивуча. Необходимы дополнительные исследования зимнего периода жизни сивуча, когда животные покидают лежбище у м. Козлова.

**Благодарности.** Авторы благодарны участникам экспедиций по изучению сивуча, участвовавшим в сборе и промывке экскрементов, обработке и идентификации непереваренных частей пищи. Сбор проб экскрементов и их анализ выполнен при финансовой поддержке Национальной службы морского рыболовства США, Аляскинского рыбохозяйственного центра, Alaska SeaLife Center и North Pacific Wildlife Consulting, LLC.

### Литература

#### Список русскоязычной литературы

1. Алексеев ДО, Бизиков ВА, Помозов АА, Хромов ДН. Подводные наблюдения за поведением и распределением командорского кальмара и других головоногих моллюсков в северной

части Тихого океана. В кн.: Подводные исследования в биоокеанологических и рыбохозяйственных целях. М.: ВНИРО. 1989; С. 66-77.

2. Алексеев ДО, Бизиков ВА, Ботнев ДА, Лищенко ФВ. История развития промысла командорского

- кальмара в водах России и его современное состояние. Труды ВНИРО. 2018;170:90-104.
3. Берг ЛС. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.: АН СССР. 1949; С. 927-1382.
  4. Бирюков ИА. Сезонное распределение, промысел и состояние запасов северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* тихоокеанского побережья северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки. Труды СахНИРО. 2008;10:77-98.
  5. Бугаев АВ, Амельченко ЮН, Липнягов СВ. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура. Известия ТИНРО. 2014;178:3-24.
  6. Василец ПМ, Винников АВ, Золотов ОГ. Распределение и численность тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner на западнокамчатском шельфе. Известия ТИНРО. 1998;124:360-74.
  7. Василец ПМ, Трофимов ИК, Раевский РВ. Морфологическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* в водах Камчатки. Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2000;5:101-5
  8. Золотов ОГ. Северный одноперый терпуг. В кн.: Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. 1986; С. 310-19.
  9. Кузнецова ЕН, Кунин АМ. Новые данные о биологии северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки. Вопросы ихтиологии. 2002;42(3):336-40.
  10. Лапко ВВ. Трофические отношения в эпипелагическом ихтиоценозе Охотского моря. Известия ТИНРО. 1994;116:168-77.
  11. Максименков ВВ, Токранов АМ. Питание северной дальневосточной широколобки в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка). Биология моря. 1992;(1-2):34-42.
  12. Моисеев ПА. Треска и камбалы дальневосточных морей. Известия ТИНРО. 1953;40:288.
  13. Никулин ПГ. Сивуч Охотского моря и его промысел. Известия ТИНРО. 1937;10:35-48.
  14. Панина ГК. О питании сивуча и тюленей на Курильских островах. Известия ТИНРО. 1966;58:235-6.
  15. Перлов АС. Питание сивучей в районе Курильских островов. Экология. 1975;4:106-8.
  16. Савин АБ. Нерестилища тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в северо-западной части Тихого океана. Известия ТИНРО. 2016;187:48-71.
  17. Тихомиров ЭА. О распределении и промысле сивучей в Беринговом море и сопредельных районах Тихого океана. Известия ТИНРО. 1964;52:287-91.
  18. Токранов АМ. Распределение получешуйных бычков Джордана и Гильберта *Hemilepidotus jordani* Bean и *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks (Cottidae) у восточного побережья Камчатки. Вопросы ихтиологии. 1981;21:823-9.
  19. Токранов АМ, Полутов ВИ. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие. Зоологический журнал. 1984;63:1363-73.
  20. Токранов АМ. Размножение массовых видов керчаковых рыб прикамчатских вод. Биология моря. 1988;4:28-32.
  21. Токранов АМ. К познанию морской ихтиофауны Кроноцкого заповедника. Вопросы географии Камчатки. 1990;10:173-8.
  22. Токранов АМ, Орлов АМ. Динамика уловов массовых видов рогатиковых рыб (Cottidae) в тихоокеанских водах северных курильских островов и юго-восточной Камчатки в 1992-2002 гг. В кн.: Шунтов ВП и др., ред. Материалы всероссийской научной конференции, посвященной 80- летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО»; 26-27 сентября 2012. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО; 2012. С. 230-9.
  23. Токранов АМ. Нетрадиционные потенциальные объекты прибрежного рыболовства прикамчатских вод Охотского моря. В кн.: Зорченко НК и др., ред. Материалы V Международной научно-технической конференции «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана»; 22-24 мая 2018. Часть I. Владивосток: Дальрыбвтуз; 2018. С. 9-13.
  24. Усатов ИА, Алтухов АВ, Бурканов ВН. Сезонная динамика численности сивуча на репродуктивном лежбище у м. Козлова, Камчатка. В кн.: Бугаев ВФ и др., ред. Материалы XV научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей»; 18-19 ноября 2014. Петропавловск-Камчатский: КФ ТИГ ДВО РАН; 2014. С. 372-6.
  25. Усатов ИА, Токранов АМ, Труханова ИС, Бурканов ВН. Питание сивуча у восточного побережья Камчатки. Труды ВНИРО. 2021;185:57-67.
  26. Усатов ИА., Бурканов ВН. Летнее питание сивуча в водах Дальнего Востока России в 2004-2008 годах. Биосфера. 2022;14:8-28.

27. Фадеев НС. Промысловые рыбы северной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР; 1984.
  28. Фадеев НС. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-центр; 2005.
  29. Храпкина НВ. Нерестовые скопления промысловых рыб в Кроноцком заливе. Труды ИОАН СССР. 1959;36:123-42.
  30. Шунтов ВП, Волков АФ, Темных ОС, Дулепова ЕП. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-центр; 1993.
  31. Шунтов ВП, Бочаров ЛН. Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана. М.: «ФГУП Национ. рыбн. ресурсы»; 2005.
  32. Шунтов ВП, Темных ОС. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: монография Т. 2. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2011.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Alekseyev DO, Bizikov VA, Pomozov AA, Khromov DN. [Underwater observations of the behavior and distribution of the Commander squid and other cephalopods in the North Pacific]. In: Podvodnye Issledovaniya v Biooceanologicheskikh i Rybohozyajstvennykh Tselyakh. Moscow: VNIRO. 1989; P. 66-77. (In Russ.)
  2. Alekseyev DO, Bizikov VA, Botnev DA, Lishchenko FV. [The history of the Schoolmaster squid fishery development in Russian waters and its current state]. Trudy VNIRO. 2018;170:90-104. (In Russ.)
  3. Berg LS. Ryby Presnykh Vod SSSR i Sopredelnykh Stran Ch. 3 [Fishes of Fresh Waters of the USSR and Neighboring Countries. Pt. I]. Ch. 3. Moscow: AN SSSR. 1949; P. 927-1382. (In Russ.)
  4. Biryukov IA. [Seasonal distribution, fishery, and stock status of the Northern rock sole *Lepidopsetta polyxystra* of the Pacific coast of the northern Kuril Islands and the southeastern part of Kamchatka]. Trudy SakhNIRO. 2008;10:77-98. (In Russ.)
  5. Bugayev AV, Amel'chenko YuN, Lipnyagov SV. [Rainbow smelt *Osmerus mordax dentex* in the shelf zone and inland water bodies of Kamchatka: state of stock, fishery, and biological structure]. Izvestiya TINRO. 2014;178:3-24. (In Russ.)
  6. Vasilets PM, Vinnikov AV, Zolotov OG. [Distribution and abundance of the Pacific smelt *Osmerus mordax dentex* Steindachner on the West Kamchatka shelf]. Izvestiya TINRO. 1998;124:360-74. (In Russ.)
  7. Vasilets PM, Trofimov IK, Raevskiy RV. [Morphological differentiation of smelt *Osmerus mordax dentex* in Kamchatkan waters]. Issledovaniye Vodnykh Biologicheskikh Resursov Kamchatki i Severo-Zapadnoy Chasti Tikhogo Okeana. 2000;5:101-5. (In Russ.)
  8. Zolotov OG. [Atka mackerel]. In: Biologicheskie Resursy Tikhogo Okeana. Moscow: Nauka; 1986. P. 310-9. (In Russ.)
  9. Kuznetsova EN, Kunin AM. [New data on the biology of the northern double-lined flounder *Lepidopsetta polyxystra* in the Pacific waters of the North Kuril Islands and Southeastern Kamchatka]. Voprosy Ikhtiologii. 2002; 42(3):336-40. (In Russ.)
  10. Lapko VV. [Trophic relationships in the Epipelagic Ichthyocene of the Sea of Okhotsk]. Izvestiya TINRO. 1994;116:168-77. (In Russ.)
  11. Maksimenkov VV, Tokranov AM. [Belligerent sculpin feeding in the Bolshaya River Estuary (Western Kamchatka)]. Biologiya Moria. 1992;(1-2):34-42. (In Russ.)
  12. Moiseyev PA. [The cod and flounder of the Far Eastern Seas]. Izvestiya TINRO. 1953;40:288. (In Russ.)
  13. Nikulin PG. [The Steller sea lion in the Sea of Okhotsk and its harvest]. Izvestiya TINRO. 1937;10:35-48. (In Russ.)
  14. Panina GK. [Feeding of Steller sea lions and seals in the Kuril Islands]. Izvestiya TINRO. 1966;58:235-6. (In Russ.)
  15. Perlov AS. [Feeding of Steller sea lions in the Kuril Islands area]. Ekologiya. 1975;4:106-8. (In Russ.)
  16. Savin AB. [Spawning grounds of pacific cod *Gadus macrocephalus* in the North-West Pacific]. Izvestiya TINRO. 2016;187:48-71. (In Russ.)
  17. Tikhomirov EA. [Distribution and harvesting of Steller sea lions in the Bering Sea and adjacent areas of the Pacific Ocean]. Izvestiya TINRO. 1964;52:287-91. (In Russ.)
  18. Tokranov AM. [Distribution of Yellow Irish lord and Gilbert's Irish Lord *Hemilepidotus jordani* Bean and *Hemilepidotus gilberti* Jordan et Starks (Cottidae) off the eastern coast of Kamchatka]. Voprosy Ikhtiologii. 1981;21:823-9. (In Russ.)
  19. Tokranov AM, Polutov VI. [Fish distribution in Kronotsky Bay and factors determining it]. Zoologicheskij zhurnal. 1984; 63(9): 1363-73. (In Russ.)
  20. Tokranov AM. [Reproduction of common Sculpins fish species of Kamchatka waters]. Biologiya Moria. 1988;4:28-32. (In Russ.)
  21. Tokranov AM. [To the knowledge of the marine ichthyofauna of the Kronotsky Reserve]. Voprosy Geografii Kamchatki. 1990;10:173-8. (In Russ.)
  22. Tokranov AM, Orlov AM. [Dynamics of catches of common Cottids species (Cottidae) in Pacific waters of the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka in 1992-2002]. In: Shuntov VP et al., eds. Materialy Vserossiyskoy Nauchnoy

- Konferentsii, Posviashchenoy 80-Letnemu Yubileyu FGUP «KamchatNIRO»; 26-27 Sentyabrya 2012. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Kamchat NIRO; 2012. P. 230-9. (In Russ.)
23. Tokranov AM. [Non-traditional potential objects of coastal fishery in the near Kamchatka waters of Sea of Okhotsk]. In: Zorchenko NK et al., eds. Materialy V Mezhdunarodnoy Nauchno-Tekhnicheskoy Konferentsii «Aktualnye Problemy Osvoyeniya Biologicheskikh Resursov Mirovogo Okeana»; 22-24 Maya 2018. Chast I. Vladivostok: Dalrybvuz; 2018. P. 9-13. (In Russ.)
  24. Usatov IA, Altukhov AV, Burkanov VN. [Seasonal changes in the abundance of Steller sea lion at Cape Kozlova Rookery (Eastern Kamchatka)]. In: Bugayev VF et al., eds. Materialy XV Nauchnoy Konferentsii «Sokhraneniye Bioraznoobraziya Kamchatki i Prilegayushchikh Morey»; 18-19 Noyabrya 2014. Petropavlovsk-Kamchatskiy: KF TIG DVO RAN; 2014. P. 372-6. (In Russ.)
  25. Usatov IA, Tokranov AM, Truhanova IS, Burkanov VN. [Steller sea lion diet in the Eastern Kamchatka]. Trudy VNIRO. 2021;185:57-67. (In Russ.)
  26. Usatov IA., Burkanov VN. [Summer diet of Steller sea lion in the Russian Far East, 2004-2008]. Biosfera. 2022;14(1):8-28. (In Russ.)
  27. Fadeyev NS. Promyslovye Ryby Severnoy Chasti Tikhogo Okeana. [Commercial Fishes of the North Pacific Ocean]. Vladivostok: DVNC AN SSSR; 1984. (In Russ.)
  28. Fadeyev NS. Spravochnik po Biologii i Promyslu Ryb Sevvernoy Chasti Tikhogo Okeana. [Reference Book on the Biology and Fisheries of the North Pacific]. Vladivostok: TINRO-Tsentr; 2005. (In Russ.)
  29. Hrapkova NV. [Spawning aggregations of commercial fish in Kronotsky Bay]. Trudy IOAN SSSR. 1959;36:123-42. (In Russ.)
  30. Shuntov VP, Volkov AF, Temnykh OS, Dulepova YeP. Mintay v Ekosistemakh Dalnevostochnykh Morey. [Pollock in the Ecosystems of the Far Eastern Seas]. Vladivostok: TINRO-Tsentr; 1993. (In Russ.)
  31. Shuntov VP, Bocharov LN. Atlas Kolichestvennogo Raspredeleniya Nektona v Severnoy Chasti Tikhogo Okeana. [Atlas of Nekton Species Quantitative Distribution in the North-Western Part of the Pacific Ocean]. Moscow: FGUP Natsionalnye Rybnye Resursy; 2005. (In Russ.)
  32. Shuntov VP, Temnykh OS. Tkhookeanskiye Lososi v Morskikh i Okeanicheskikh Ekosistemakh: Monografiya T.2. [Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems: Monograph, Vol. 2]. Vladivostok: TINRO-Centr. 2011. (In Russ.)
  33. Altukhov AV, Andrews RD, Calkins DG, Gelatt TS, Gurarie ED, Loughlin TR, Mamaev EG, Nikulin VS, Permyakov PA, Ryazanov SD, Vertyankin VV, Burkanov VN. Age specific survival rates of Steller sea lions at rookeries with divergent population trends in the Russian Far East. PLOS ONE. 2015; 10(5): e0127292.
  34. Anthony JA, Roby DD, Turco KR. Lipid content and energy density of forage fishes from the northern Gulf of Alaska. J Exper Marine Biol. 2000;248:53-78
  35. Baker AR, Loughlin TR, Burkanov VN, Matson CW, Trujillo RG, Calkins DG, Bickham JW. Variation of mitochondrial control region sequences of Steller sea lions, *Eumetopias jubatus*: The three-stock hypothesis. J Mammal. 86(6):1075-84.
  36. Burkanov VN, Loughlin TR. Distribution and abundance of Steller sea lions on the Asian Coast, 1720's – 2005. Marine Fisheries Rev. 2005;67:1-62.
  37. Burkanov VN, Tretyakov AV, Usatov IA, Mamaev EV, Fomin SV, Ryazanov SD, Kirillova AD., Artemieva SM., Laskina NB. Count of Steller sea lion (*Eumetopias jubatus* Shreber 1776) on terrestrial sites in the Russian Far East, 2015-2018. Abstr XI Internat Conf «Marine Mammals of the Holarctic». March 01-05 2021. P. 129-130.
  38. Calkins, DG. Prey of Steller sea lions in the Bering Sea. Biosphere Conserv. 1998;1(1):33-44.
  39. Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT. Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. Ecol Monographs. 2003; 73:463-81.
  40. DeMaster D, Atkinson S. Steller sea lion decline: Is it food? University of Alaska Sea Grant, Fairbanks. 2002; AK. II. AK-SG-02-02.
  41. Fadely B, Robson BW, Sterling JT, Greig A, Call KA. Immature Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) dive activity in relation to habitat features of the eastern and central Aleutian Islands. Fisheries Oceanogr. 2005; 14:243-58.
  42. Fiscus CH, Baines GA. Food and feeding behavior of Steller and California sea lions. J Mammal. 1966;47(2):195-200.
  43. Harvey J, Antonelis G. Biases associated with non-lethal methods of determining the diet of northern elephant seals. Marine Mammal Sci. 1994;10:178-83.
  44. Loughlin TR, Sterling J, Merrick RL, Sease JL, York AE. Diving behavior of immature Steller sea lions. Fishery Bull. 2003;101:566-82.
  45. Mathisen OA, Baade RT, Loff RJ. Breeding habits, growth and stomach contents of the Steller sea lion in Alaska. J Mammal. 1962; 43(4):469-77.

46. Merrick RL, Chumbley MK, Byrd GV. Diet diversity of Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) and their populations decline in Alaska: a potential relationship. *Can J Fisheries Aquat Sci.* 1997;54:1342-8.
47. Merrick RL, Loughlin TR. Foraging behavior of adult female and young Canadian of-the-year Steller sea lions in Alaskan waters. *Can J Zool.* 1997;75:776-86.
48. Milinski M. Long-term memory for food patches and implications for ideal free distributions in sticklebacks. *Ecology.* 1994;75:1150-6.
49. O'Corry-Crowe G., Taylor BL, Gelatt T, Loughlin TR, Bickham J, Basterretche M, Pitcher KW, DeMaster DP. Demographic independence along ecosystem boundaries in Steller sea lions revealed by mtDNA analysis: implications for management of an endangered species. *Can J Zool.* 2006;84:1796-809.
50. Olivier PA, Andrews R, Burkanov VN, Davis RW. Diving behavior, foraging strategies, and energetics of female Steller sea lions during early lactation. *J Exper Marine Biol Ecol.* 2022;550:151707.
51. Orr AJ, Harvey JT. Quantifying errors associated with using fecal samples to determine the diet of California sea lion (*Zalophus californianus*). *Can J Zool.* 2001;79:1080-7.
52. Pitcher KW Prey of the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*, in the Gulf of Alaska. *Fishery Bull (Wash DC).* 1981;79:467-72.
53. Pitcher KW, Rehberg MJ, Pendleton GW, Raum-Suryan KL, Gelatt TS, Swain UG, Sigler MF. Ontogeny of dive performance in pup and juvenile Steller sea lions in Alaska. *Can J Zool.* 2005;83:1214-31.
54. Pitcher KW. Prey of the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*, in the Gulf of Alaska. *Fishery Bull.* 1981;79:467-72.
55. 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.
56. Richmond JP, Burns JM, Rea LD. Ontogeny of total body oxygen stores and aerobic dive potential in Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *J Compar Physiol Biochem.* 2006;176:535-45.
57. Roper CFE., Young RE. Vertical distribution of pelagic cephalopods. *Smithson. Contrib Zool.* 1975;209:51.
58. Sinclair EH, Balanov AA, Kubodera T, Radchenko VI, Fedorets YA. Distribution and ecology of mesopelagic fishes and cephalopods. Dynamics of the Bering Sea. Alaska Sea Grant College Program Report no. AK-SG-99-03. Loughlin T.R., Kiyotaka O. (editors) University of Alaska, Fairbanks. 1999; p. 485-508.
59. 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.
60. Thorsteinson FV, Lensink CJ. Biological observations of Steller sea lions taken during an experimental harvest. *J Wildlife Manag.* 1962;26:353-9.
61. Tollit DJ, Heaslip SG, Barrick RL, Trites AW. Impact of diet-index selection and the digestion of prey hard remains on determining the diet of the Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*). *Can J Zool.* 2007; 85:1-15.
62. Trites AW, Miller AJ, Maschner HDG, Alexander MA, Bograd SJ, Calder JA, Capotondi A, Coyle KO, Lorenzo ED, Finney BP, Gregr EJ, Grosch CE, Royer TC. Bottom-up forcing and the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska: assessing the ocean climate hypothesis. *Fish Oceanograph.* 2007;16:46-67.
63. Trites AW, Porter B, Deecke VB, Coombs AP, Marcotte ML, Rosen DAS. Insights into the timing of weaning and the attendance patterns of lactating Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska during winter, spring, and summer. *Aquat Mammals.* 2006; 32:85-97.
64. Vollenweider JJ. Variability in Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) prey quality in southeastern Alaska. MS thesis, University of Alaska, Fairbanks, AK. 2005; 87 pp.
65. Waite JN, Burkanov VN. Steller sea lion feeding habits in the Russian Far East, 2000–2003. Sea lions of the world. A.W. Trites, S.K. Atkinson, D.P. DeMaster, L.W. Fritz, T.S. Gelatt, L.D. Rea, and K.M. Wynne (edit.). Anchorage, Alaska Sea Grant College Program. 2006; pp 223–234.
66. 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 Exper Marine Biol Ecol.* 2012;(416-417):41-54.
67. 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.
68. Winship AJ, Trites AW. Prey consumption of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) off Alaska: How much prey do they require? *Fishery Bull (Washington DC).* 2003;101:147-67.
69. Womble JN, Sigler MF, Willson MF. Linking seasonal distribution patterns with prey availability in a central-place forager, the Steller sea lion. *J Biogeograph.* 2009;36:439-51.
70. Womble JN, Willson MF, Sigler MF, Kelly BP, Van Blaricom GR. Distribution of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in relation to spring-spawning fish in SE Alaska. *Marine Ecol Progr Ser.* 2005; 294:271-84.