



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Соловьёва Мария Андреевна

**Особенности использования ларгой (*Phoca largha*)
акваторий Охотского и Берингова морей
в разные периоды годового цикла**

Специальность 03.02.04 – зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Кандидат биологических наук
М.Е. Гольцман

Москва – 2019

ВВЕДЕНИЕ	5
Актуальность темы исследования и степень её разработанности	5
Цель работы	9
Задачи работы	9
Объект и предмет исследования	9
Научная новизна	10
Теоретическая и практическая значимость	10
Методология и методы исследования	11
Положения, выносимые на защиту	12
Степень достоверности данных	13
Апробация работы	13
Публикации	14
Личный вклад автора	14
Структура и объем работы	14
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	15
1.1. Объект исследования	15
1.2. Ареал	16
1.3. Годовой цикл	18
<i>Неледový период</i>	18
<i>Ледový период</i>	23
1.4. Питание	27
1.5. Хищники, антропогенная нагрузка	30
1.6. Численность	31
1.7. Изученность	32
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	35
2.1. Район работ	35
2.2. Отлов животных	37
2.3. Принцип работы передатчиков	38
2.4. Типы передатчиков	40
<i>Telonics</i>	40
<i>SLTDR</i>	40
<i>МК – 10</i>	42
<i>SPOT-5</i>	43
<i>Пульсар</i>	44
2.5. Установка передатчиков	44
2.6. Выпуск животных	45
2.7. Получение данных со спутника	46

2.8. Фильтрация данных	46
2.9. Анализ данных	47
<i>Картографический анализ</i>	47
<i>Определение ключевых акваторий</i>	48
<i>Удаление от береговой линии</i>	49
<i>Удаление от места мечения</i>	49
<i>Анализ батиметрии</i>	50
<i>Анализ ледовой обстановки</i>	52
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	55
3.1. Общие результаты мечения	55
3.2. Миграции и использование акваторий в Охотском море	56
<i>Западная Камчатка 1992 г</i>	56
<i>Западная Камчатка 2011-2012</i>	57
<i>Западная Камчатка 2015</i>	63
<i>Западная Камчатка 2017</i>	64
<i>Сахалинский залив 2013</i>	65
3.3. Миграции и использование акваторий в Беринговом море	66
<i>Восточная Камчатка 1993</i>	66
<i>Восточная Камчатка 2015</i>	69
3.4. Переход из Охотского моря в Тихий океан	73
3.5. Общие черты и различия в перемещениях	74
<i>Охотское море</i>	74
<i>Берингово море</i>	77
3.6. Глубина используемой акватории	79
<i>Охотское море</i>	79
<i>Берингово море</i>	85
<i>Погружения</i>	88
3.7. Ледовая обстановка	91
<i>Охотское море</i>	91
<i>Берингово море</i>	93
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ	95
4.1. Неледовый период	95
4.2. Начало формирования льда	104
4.3. Ледовый период	105
4.4. Связь летних и репродуктивных скоплений	116
4.5. Окончание ледового периода	121
4.6. Переход ларг из Охотского моря в Тихий океан	122
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	125

ВЫВОДЫ	127
БЛАГОДАРНОСТИ	128
ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	129
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	132
ПРИЛОЖЕНИЯ	141
Таблица 1. Информация об установленных передатчиках	141

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности

Морские млекопитающие являются неотъемлемыми компонентами большинства морских экосистем. Как консументы высших порядков (Bowen, 1997), они, с одной стороны, оказывают существенное влияние на деятельность всех нижележащих компонентов, а с другой – быстро реагируют на изменения в экосистеме и являются прекрасными индикаторами её состояния (Holden, 1972; Aguilar and Borrell, 1994). Несмотря на значимую роль в экосистемах, они остаются малоисследованными, особенно в российской части их ареалов.

Среди других видов териофауны арктики и субарктики пагофильные тюлени занимают отдельную группу. Это виды тюленей, связанные со льдом в период размножения, спаривания и линьки – то есть в критичную для популяций фазу годового цикла (Burns, 1970). Их существование и благополучие напрямую зависит от состояния и динамики морского льда (Fay, 1974; Boveng et al, 2009). Текущие климатические изменения приводят к прогрессирующему уменьшению ледового покрова, сдвигу сроков его образования и разрушения. Таким образом, пагофильные тюлени могут стать одними из наиболее уязвимых перед глобальными изменениями климата видов арктики и субарктики.

В сравнении с другими морскими млекопитающими (например, китообразными) тюлени более многочисленны и изучение их менее затруднено. Это делает их более удобными для использования в качестве модельных видов для отслеживания изменений, происходящих в морских экосистемах.

Ларга, или пятнистый тюлень (*Phoca largha* Pallas, 1811) – один из пагофильных видов настоящих тюленей (*Phocidae*). Она широко распространена в морях северной части Тихого океана, различающихся по океанографическим параметрам, а также абиотическим и биотическим

факторам. Известно, что в регионах с различными природными и климатическими условиями некоторые аспекты жизнедеятельности животных существенно разнятся. Являясь пагофильным видом на большей части ареала, в районах, где зимой лёд не образуется (Японское и Желтое моря), ларга переходит к размножению на побережье (Wang, 1986; Волошина, 1998; Трухин, 2005; Нестеренко, Катин, 2015). Это говорит о потенциале пластичности вида – способности адаптироваться к различным условиям среды.

Основные сведения о ларге были получены во второй половине XX века, во время интенсивного промысла, для которого понадобилось изучение ластоногих. Были выяснены основные районы скопления этого вида тюленей (Фрейман, 1935), популяционная структура, особенности формирования залёжек и поведение животных на них (Тихомиров, 1961; Крылов и др., 1964; Федосеев, 1965; Федосеев, 1978; Крушинская, Лисицина, 1983). Исследования жизненного цикла позволили выявить возраст наступления половозрелости, сроки и особенности размножения, и ступени постнатального онтогенеза (Тихомиров, 1964; Тихомиров, 1966; Косыгин, Тихомиров, 1970). По содержимому желудков изучались спектры питания (Барабаш-Никифоров, 1935; Наумов, 1941; Гольцев, 1971; Федосеев, Бухтияров, 1972). Исследователи отмечали типы льда, на которых залегают тюлени, особенности размещения залёжек в пространстве и другие параметры (Федосеев и др., 1970; Чугунков, 1970; Потелов, 1971; Федосеев и др., 1982). Данные получали с летних береговых залёжек, во время промысловых операций или при проведении зимних авиаучётов.

Но после завершения интенсивного промысла тюлени Охотского и Берингова морей изучались редко и фрагментарно. Несмотря на огромное количество собранного к концу XX века материала, многие вопросы остаются нерешёнными и по сей день. Практически полностью отсутствует информация о сезонных перемещениях животных и связях между летними и зимними местообитаниями, об особенностях заныриваний и бюджете времени. Не

полностью выявлены связи с абиотическими и биотическими факторами среды и принципы выбора местообитаний животными. Отмечается недостаточная исследованность ларги даже в неледовый период, когда залегающие на побережье тюлени доступны для наблюдения (Трухин, 2005). В ледовый период изучение вида тем более затруднено. Существующие представления о популяционной структуре основаны лишь на результатах авиаучётов и не подкреплены генетическими исследованиями. Даже сведения о современной численности тюленей неточны и базируются на исследованиях, проведенных более 20 лет назад.

Многие из перечисленных исследований невозможны без применения индивидуального мечения животных. В конце 90-х годов российские специалисты стали использовать методы таврения и установки пластиковых меток (Трухин и др., 2000; Катин, Нестеренко, 2010; Катин, Нестеренко, 2012). К сожалению, возврат меченых животных оказался низким. Метки часто терялись, а номера становились нечитаемыми.

Развившиеся к настоящему времени методы спутникового прослеживания позволяют восполнить пробелы в знаниях о биологии и экологии пагофильных видов тюленей. Передатчики дают возможность прослеживать животных в течение длительного времени, следить за направлением и сроками перемещения, а также оценивать влияние различных факторов и предпочтения животными определённых условий среды. Для исследователей спутниковое мечение открывает дополнительные перспективы в изучении экологии морских млекопитающих, прямое наблюдение за которыми затруднено, особенно в зимнее время.

В настоящее время предполагается, что ларги в сезон размножения расходятся по нескольким репродуктивным центрам (Boveng et al., 2009). Например, в пределах Охотского моря выделяется три таких центра (Тихомиров, 1964; Федосеев, 2005). На основании этого расхождения вид делят на несколько популяций, которые считаются репродуктивно изолированными. Однако, реальная степень их автономности не ясна. Для

подтверждения изолированности друг от друга различных групп животных необходимо длительное прослеживание отдельных особей. Спутниковое мечение позволяет собрать необходимую информацию и внести ясность в данный вопрос. А при объединении результатов прослеживания с генетическими исследованиями становится возможным оценить реальную популяционную структуру вида.

В связи с изменениями климата, степень зависимости тюленей ото льдов становится одним из ключевых факторов, которые необходимо учитывать для оценки будущего их популяций. Под угрозой могут, в первую очередь, оказаться пагофильные популяции ларги в Беринговом и Охотском морях. Пластичность, которая проявляется в южных популяциях, может оказаться способом адаптироваться к трансформациям среды обитания. Однако, реально говорить о возможности изменения экологии северных популяций в условиях потепления возможно только после их комплексного изучения, для которого спутниковые передатчики являются оптимальным методом работы.

К настоящему времени работы по установке спутниковых меток на ларг успешно проводились в Японском, Чукотском и Беринговом морях (Кобаяши и др., 2008; Lowry et al., 1998; Lowry et al., 2000; Boveng et al., 2009). Для охотоморских настоящих тюленей спутниковое мечение до сих пор не применялось. Проведение его в обозначенном регионе позволит получить новую информацию о ларге Берингова и Охотского морей, которая осталась малоизученной только на российской части своего ареала.

Цель работы

С помощью спутникового мечения, выявить особенности использования ларгой местообитаний в акваториях Охотского и Берингова морей.

Задачи работы

1. Установив спутниковые передатчики на ларг, нагуливающихся в Охотском и Беринговом морях, проследить сезонные перемещения животных и выделить ключевые участки обитания в различные периоды годового цикла.
2. Проанализировать доступные данные о биотических и абиотических факторах среды (батиметрии, ледовой обстановке и пищевых объектах) в районах прослеживания животных. Выявить возможные связи между перемещениями тюленей и факторами среды.
3. Выделить связи между нагульными и репродуктивными скоплениями помеченных ларг и оценить изолированность животных, нагуливающихся на восточном и западном побережьях п-ова Камчатка.
4. Используя датчики глубины, определить параметры погружений животных
5. Сопоставить полученные данные с имеющимися сведениями о биологии и экологии вида и сравнить ключевые участки обитания с известными по литературе районами нагульных и репродуктивных скоплений.
6. Выявить сходства и различия в выборе ларгой сезонных местообитаний в акваториях Охотского и Берингова морей и оценить пластичность ларги при перемещениях в регионах с различными условиями.

Объект и предмет исследования

Объект исследования – вид настоящих тюленей – ларга (*Phoca largha*), предмет – пространственное распределение этих тюленей в акваториях Охотского и российской части Берингова моря.

Научная новизна

Впервые с помощью спутниковых передатчиков проведено исследование биологии ларги на российской части ареала (Охотское море и российская часть Берингова моря). Прослежены связи между нагульными и репродуктивными скоплениями ларги, определены ключевые участки обитания в различные периоды годового цикла, выявлены океанографические (напр., батиметрия) и абиотические факторы (напр., тип и сплоченность льда) факторы, определяющие выбор акватории. Получены труднодоступные данные о поведении ларги при занырировании (глубина, длительность, профиль погружения) в различное время года. Впервые показана связь между животными, обитающими на западном и восточном побережьях полуострова Камчатка.

Теоретическая и практическая значимость

Прослежены сезонные перемещения ларг и выделены ключевые участки обитания в различные периоды годового цикла. Для каждого периода выявлены принципы выбора местообитаний помеченных животных. Определено влияние некоторых абиотических и биотических факторов среды на распределение тюленей. Показана необходимость учитывать текущее состояние и прогнозы по изменению ледового покрова в Охотском и Беринговом морях для оценки статуса вида или популяций ларги. Прослежены связи между летними и зимними (в том числе репродуктивными) скоплениями для конкретных животных. Обозначена область Охотского моря, требующая более тщательного изучения в контексте репродуктивного распространения ларги. Обнаружен переход ларг из Охотского моря в Тихий океан, что требует дальнейшего исследования степени связанности этих популяций. Все полученные сведения пополняют научную базу данных о ларге. Кроме того, показана степень применимости разных моделей спутниковых передатчиков и оценён их реальный срок службы, а также точность данных.

Информация о распространении и распределении тюленей, особенно в репродуктивный период, позволят выявить наиболее уязвимые части ареала, скорректировать возможное антропогенное воздействие, сформулировать рекомендации по судоходству, рыболовству, разведке и добыче полезных ископаемых.

Эта информация необходима для грамотной организации промысла, минимизации негативного воздействия на популяции ларги и, в конечном итоге, для устойчивого использования экосистем Северной Пацифики.

Методология и методы исследования

Методической основой диссертационного исследования стал анализ данных, полученных с помощью спутниковых передатчиков (меток), установленных на тюленей. Устанавливались спутниковые метки Telonics (производство Telonics), SLTDR, МК-10, SPOT-5 (Wildlife computers) и Pulsar (ЗАО «ЭС-Пасс»). Все передатчики осуществляли регистрацию и запись местоположения животного (в координатах широты и долготы). Некоторые метки были снабжены дополнительными датчиками. Датчик погружения измерял глубину и длительность занырявания животного. Датчик «dry/wet» (сухо/мокро) фиксировал, в воде или на субстрате находится животное. Вся полученная информация через спутник передавалась на информационный пул компании ARGOS CLS через интернет. Поступившие данные были декодированы с использованием программного обеспечения производителя (WC-DAP 3.0, Wildlife Computers) и прошли предварительную фильтрацию по методу Кальмана (Kalman Filtering algorithm) на сайте системы Argos. После скачивания данные проходили ещё несколько этапов фильтрации, в том числе через SDA-фильтр (speed-distance-angle) пакета argosfilter для R и пространственную фильтрацию по географическому принципу в пакете программ ArcMap 10.4.1. Дальнейшая обработка полученных данных и картографический анализ материала проводились в пакете программ ArcMap 10.4.1. В ходе анализа проводилось сопоставление с данными о ледовом

покрове (использовались ежедневные карты ледовой обстановки с ресурса National Ice Center (NIC) и карты Государственного научного центра «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт»), глубине используемых акваторий (карты глубин GebcoMaps с точностью 1 м и пространственным разрешением – 00°00'30") и сведениями о пищевых ресурсах. Типичные местообитания животных и ключевые участки их распространения определялись при помощи метода кернел (Kernel area method) с использованием 2-мерной функции плотности вероятности (2-dimensional probability density function, PDF). Расчёты были проведены с помощью пакетов Home range и Animal movements для программы ArcView GIS 3.2. Статистическая обработка полученных данных была проведена при помощи пакета программ STATISTICA, v. 8.0 и R v.3.0.1.

Положения, выносимые на защиту

1. Ключевые факторы среды, определяющие выбор ларгами акваторий, различны в разные периоды годового цикла. В неледовый (нагульный) период особое значение приобретает распределение пищевых ресурсов. В ледовый – важнейшим фактором становится наличие субстрата для залегания.
2. Основные различия в использовании ларгами акваторий Охотского и Берингова морей в ледовый период определяются разницей в динамике и степени развития ледового покрова.
3. Животные, нагуливающиеся в разных регионах Охотского моря, в репродуктивный период регистрируются в различных известных репродуктивных центрах.
4. Между популяциями ларг Охотского и Берингова морей существует обмен особями.

Степень достоверности данных

Данные, представленные в работе, получены с использованием современных методик. Данные собраны в достаточном для анализа объёме. Представленные в работе результаты статистически достоверны и воспроизводимы. Обзор литературы и обсуждение подготовлены с использованием актуальных данных литературы.

Апробация работы

Результаты работы и методы, использованные в работе, были представлены в виде 10 устных докладов (8 на русском и 2 на английском языках) и 6 стендовых сообщений (2 на русском и 4 на английском языках) на 12 конференциях: на VI конференции «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2014); VIII, IX и X международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (2014, 2016, 2018); научной конференции «Ориентация и навигация животных» (Москва, 2014); X международной конференции-съезде Териологического общества «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2016); международном молодёжном научном форуме «Ломоносов-2017» (Москва, 2017); VI всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2017); научно-практической школе-конференции «Наземные и морские экосистемы причерноморья и их охрана» (Новороссийск, 2018); 29th conference of the European cetacean society «Marine mammal conversation from local to global» (St Julian's Bay, Malta, 2015); V International Wildlife Congress (Sapporo, Japan, 2015); «Alaska Marine Science Symposium» (Anchorage, Alaska, 2017, 2019), а также на заседаниях рабочей группы по проекту «BOSS – Bering-Okhotsk-Seal-Survey» в 2014, 2016, 2017, 2018 гг.

Диссертационная работа апробирована 5 апреля 2019 года на заседании лаборатории поведения позвоночных животных и 16 апреля 2019 года на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Публикации

По теме диссертации опубликована 19 печатных работ: 3 статьи в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science, и 16 публикаций в материалах и тезисах международных и всероссийских конференций.

Личный вклад автора

Соискатель лично принимал участие во всех этапах работы: планировании исследования, сборе данных в полевых условиях, анализе полученных данных и их статистической обработке, обобщении результатов, подготовке и публикации статей и докладов, представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

Структура и объем работы

Диссертационная работа изложена на 145 страницах печатного текста и состоит из следующих разделов: введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов, обсуждений, заключения, выводов, списка использованной литературы и приложений, иллюстрирована 47 рисунками и схемами, включает 6 таблиц. Список литературы включает 153 источника, из них 56 – на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Объект исследования

Ларга, или пятнистый тюлень (*Phoca largha* Pallas, 1811). Класс MAMMALIA, отряд CARNIVORA, подотряд CANIFORMIA, семейство Phocidae, род *Phoca*, вид *Phoca largha*, систематическое положение приведено в соответствии с Mammal Species of the World (2005). Является широко распространённым видом в северной Пацифике.

Долгое время рассматривался как подвид обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*, Linnaeus, 1758). Различия были подтверждены как морфологически (Shaughnessy and Fay, 1977; Burns et al., 1984), так и генетическими (Westlake, O'Corry-Crowe, 1997; Mizuno, 2003) методами.

Тюлень средних размеров: длина взрослых особей 1,4-1,8 м, масса – до 185 кг. Самцы несколько крупнее самок (Тихомиров, 1968). В размерах тела наблюдаются незначительная внутривидовая изменчивость – с продвижением на север и на северо-восток ареала размеры уменьшаются (Федосеев, 2005).

Окраска тюленей изменчивая, обычно светлая, с более тёмными пятнами (Гептнер и др., 1976; Burns, 2002) (рис. 1.1.1).



Рисунок 1.1.1. Линяющая ларга.

1.2. Ареал

Широко распространена в северной части Тихого океана. Встречается в Желтом, Охотском, Беринговом, Чукотском морях, в море Бофорта и в юго-восточной части Восточно-Сибирского моря (по Boveng et al., 2009) (рис. 1.2.1.). Существуют сведения о проникновении ларг вплоть до устья р. Янцзы в Восточно-Китайском море на юге (Allen, 1938), а также о редких встречах тюленей вплоть до Новосибирских островов (Трухин, 2005).

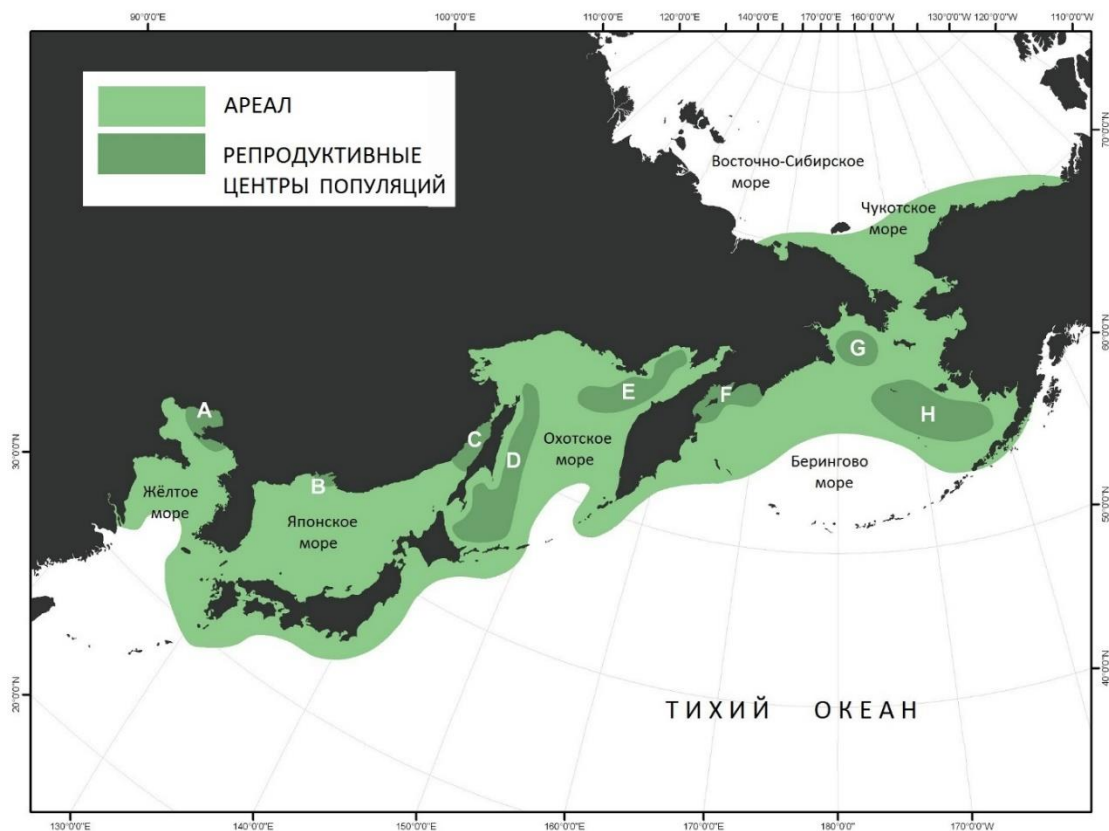


Рисунок 1.2.1. Ареал ларги и репродуктивные центры популяций (по Boveng et al., 2009).

Подвидов ларги не выделяется (Трухин, 2005).

Специфической особенностью ареала ларги является заметная «пульсация» его в течение года. Репродуктивный (зимне-весенний) и трофический (летне-осенний) ареалы не совпадают почти во всех районах обитания.

Летом и осенью, во время нагула, ларга встречается на всём вышеописанном ареале, преимущественно вдоль береговых линий и островов.

Зимой, на время размножения, животные откочёвывают в определённые районы моря, удалённые от суши и покрытые льдом. Тогда ареал приобретает ярко выраженный «разорванный» характер: животные встречаются на определённых небольших территориях, располагающихся далеко друг от друга. На этот факт исследователи обратили внимание ещё в 60-х годах (Тихомиров, 1966). Ниже годовой цикл ларги рассмотрен более подробно.

В российских публикациях регионы размножения также принято называть репродуктивными центрами (Трухин, 2005). На данный момент однозначно выделяется восемь таких центров, куда в зимне-весенний период перемещается большая часть особей. Соответственно, в пределах ареала выделяется 8 популяций ларги. Это восточно-берингоморская (аляскинская), анадырская и карагинская популяции в Беринговом море (Гольцев и др., 1979; Федосеев, 1984). Северо-охотская и сахалинская в Охотском море (Федосеев, 1972; Федосеев и др., 1979). В Японском море – две популяции: в Татарском проливе (Косыгин, Гольцев, 1971) и в зал. Петра Великого (Косыгин, Тихомиров, 1970). В Желтом море отмечается одна популяция (Wang, 1986). Ещё три участка находятся под вопросом выделения в отдельные центры (Соболевский, 1988; Бурканов, 1990; Вертянкин, Никулин, 2004).

Однако, вопрос о популяционной дифференциации вида до сих пор окончательно не решён. В XX веке предпринимались попытки разделения вида на популяции на основании морфологических (Чапский, 1967; Косыгин, Гольцев, 1971; Гольцев и др., 1978; Федосеев, 1978; Косыгин и др., 1984) и гельминтологических характеристик, но недостаточное количество материала не позволило исследователям сделать однозначные заключения (Трухин, 2005).

В связи с разорванностью ареала в репродуктивный период возникает вопрос о репродуктивной изоляции между отдельными популяциями. Существуют данные о хоминге внутри этого вида (Катин, Нестеренко, 2012). Сравнения ДНК тюленей из Японского, Охотского и Берингового морей

показывают генетические различия этих группировок (O'Corry-Crow et al., 2001; Kim, 2013), однако, единого взгляда на популяционную структуру вида по-прежнему не сформировано.

1.3. Годовой цикл

Большая часть ареала ларги находится в пределах морей, на зиму частично или полностью покрывающихся льдом (Добровольский, Залогин, 1982). В связи с этим, распределение и поведение животных сильно меняется в течение года.

В годовом цикле на большей части ареала выделяется несколько периодов, в рамках которых сильно различается биология тюленей. Большинство авторов однозначно выделяют неледовый (нагульный) период, связанный с залеганием ларги на суше и отсутствием льда, и ледовый, в рамках которого тюлени связаны с ледовыми платформами. Существует также разделение ледового периода на ледовый нагульный (в ходе которого тюлени уже используют лёд для залегания, но ещё не приступили к размножению) и ледовый репродуктивный (по времени совпадающий с сезоном размножения), который включает в себя роды, лактацию, спаривания и часть линьки до возвращения на береговые залёжки (Трухин, 2005).

Каждый из этих периодов характеризуется своими особенностями пространственного распределения и выбора местообитаний в зависимости от океанографических параметров, субстрата для залегания и различных факторов среды.

Неледовый период

Летом и осенью, в период отсутствия льда, ларга встречается на всём известном ареале, преимущественно вдоль береговых линий и островов (Гептнер и др., 1976). Тюлени формируют крупные береговые лежбища во всех населёемых морях. Многочисленные скопления привязаны к

определенным местам, однако, небольшими группами ларги встречаются на протяжении всех береговых линий (Федосеев, 2005). Число животных на таких лежбищах может варьировать от нескольких десятков до нескольких тысяч особей. Наиболее крупные летние скопления в Охотском море формируются на западном побережье Камчатки (Бурканов, 1990, Стус, 2002), на Сахалине в заливах Терпения и Пильтун (Косыгин и др., 1986; Трухин, 2005; Кузин, 2002; Соболевский, 2004) и в Сахалинском заливе (Белькович, Щекотов, 1990). В Беринговом море крупнейшие лежбища ларги отмечены в Карагинском заливе (Бурканов, 1986). На западном и восточном побережьях Камчатки в августе численность животных на одной залёжке в отдельные годы превышала 3000 особей (Бурканов, 1986).

На летние скопления животные приходят задолго до окончательного таяния льдов. После появления в районе летнего распространения может долгое время не образовываться лежбищ, а находиться в воде без выхода на сушу (Трухин, Блохин, 2003). Обычно к маю летние лежбища формируются, и число животных на них только увеличивается (Трухин, 2005).

Этот период также получил название «нагульный» из-за активного питания ларги. Часто само распределение летних лежбищ зависит от наличия пищевых объектов (Гептнер и др., 1976; Quakenbush 1988; Burns, 2002). Особенно сильно эта привязанность выражена во второй половине неледового периода (конец августа – сентябрь), когда ларги (например, на побережьях Камчатки) концентрируются в устьях рек – местах скопления нерестящихся лососёвых. В это время ларги отмечаются и в пресноводных реках, куда идут вверх по течению вслед за лососёвыми и образуют лежбища на островах и косах (Наумов, 1933; Бурканов, 1990).

Существует представление, что на летних скоплениях животные, размножающиеся в разных регионах, перемешиваются (Lowry et al., 1998).

Неледовый (нагульный) период имеет различную продолжительность в разных частях ареала. Длится он приблизительно с конца-апреля-мая до

ноября-декабря. Конец этого периода чётко связан с формированием плотного ледового покрова и переходу к залёжкам на льду (для большей части ареала), в то время как начало периода сильно размыто во времени и наступает для всех животных неодновременно. С исчезновением льда связать начало периода также не удаётся – к местам неледовых скоплений тюлени перемещаются задолго до полного таяния льда.

После прихода к местам нагульных скоплений, ларги ведут себя по-разному: в одних регионах (напр. В заливе Пильтун) около месяца не выходят на побережье (Трухин, Блохин, 2003), в других (о. Тюлений зал. Терпения) – сразу приступают к залеганию на суше (Кузин, 2002).

Субстрат, используемый ларгой, крайне разнообразен. В разных частях ареала она может залегать на галечных или галечно-валунных пляжах (о-ва залива Петра Великого), каменные рифы, осыхающие в отлив (Татарский пролив), песчаные и песчано-галечные побережья (о. Сахалин). На Камчатке тяготеет к песчаным берегам в устьях рек и на мысах. Отдельный тип субстрата представляют собой песчаные косы или банки, оголяющиеся во время отлива (Сахалинский залив) (Гептнер и др., 1976; Lowry, 1985; Quakenbush, 1988; Burns, 2002).

На залёжках животные стремятся располагаться узкой полосой вдоль побережья, не уходя далеко от уреза воды (Трухин, 2005). Особенности формирования залёжек, связанных с полом или возрастом тюленей, не обнаружено. Хотя в первой половине XX века поступали сведения (Пихарев, 1938, 1941) о небольшом преобладании самок на осенних скоплениях.

Численность на нагульных лежбищах может составлять от нескольких десятков до 2-3 тысяч особей. На лежбище количество тюленей сильно изменяется в течение суток и всего нагульного периода, а также в сравнении между годами.

На суточную динамику оказывает влияние, в первую очередь, приливно-отливный режим. Существует давно наблюдаемая зависимость численности ларг на суше и в воде от уровня воды (Гептнер и др., 1986). Особенно сильно

это заметно при залегании тюленей не на берегах, а на рифах или песчаных косах (Косыгин и др., 1986; Bradfort et al., 1999; Трухин, Блохин, 2003). Тогда залёжки формируются исключительно во время отлива, и длительность залегания строго определяется приливно-отливной деятельностью.

Существуют сведения о неравномерном залегании тюленей в течение светового дня. На обыкновенном тюлене показано, что ночью животные больше проводят времени в воде в полнолуние (Watts, 1993). Это связывают с усилением активности жертв тюленей с повышением освещённости.

При усилении ветра и дождя вне зависимости от времени суток и уровня отлива ларги покидают лежбища и пережидают непогоду в воде (Трухин, 2005).

В течение функционирования нагульного лежбища численность на нём также колеблется, оставаясь неподверженной каким-либо закономерностям (Трухин, 2005).

Немаловажным оказывается и трофический фактор. Места формирования лежбищ ларги часто зависят от распределения их пищевых объектов. Так, на Аляске наблюдается концентрация тюленей в местах нереста сельди и мойвы (Quakenbush, 1988).

Факторы, влияющих на образование залёжек ларги, ещё в должной степени не изучены. Однако, для её ближайшего родственника, обыкновенного тюленя, показано, что важна именно совокупность факторов (погодных условий, кормовой базы и др.), и именно она оказывает решающее влияние на поведение животных (Grellier et al., 1996).

По существующим на сегодняшний день работам можно заключить, что определяющими факторами для выбора ларгой места для залегания являются геоморфологические особенности берега, наличие пищи, а также фактор безопасности. А последующее её нахождение на залёжке определяется гидрометеорологическими условиями и доступностью объектов питания.

Спутниковое мечение для изучения ларги применялось в основном в американских частях Берингова и Чукотского морей. Для этих регионов

показана высокая активность животных – нагульные перемещения составляют до 1,5 тыс. км (Lowry et al., 1998, 2000). Подобные миграции были отмечены и в Японском море, у берегов Приморья (Трухин и др., 2000). Однако, последние исследователи не пользовались спутниковым мечением, а регистрировали изменение численности животных на разных залёжках вдоль побережья и объясняли перемещением ларг между ними.

Большую часть времени в неледовый период (до 84%) животные проводят в воде (Lowry et al., 2000). Хотя эти данные получены из очень ограниченной области ареала, другие исследователи (Трухин, 2005) эмпирически выводят возможность более длительного нахождения тюленей на суше в тех регионах, где кормность очень высока и добыча еды занимает минимум времени.

В целом, исследователи отмечают недостаточную изученность неледового периода. В числе основных причин этого называется слабое представление о миграциях вида, недостаточное количество исследований (особенно долговременных стационарных наблюдений).

После окончания нагульного периода на большей части ареала начинаются перемещения ларг к зимним местообитаниям.

Многолетних миграционных путей у ларги не отмечено. В северной части Берингова моря и в Чукотском море показано ежегодное движение с кромкой формирующихся льдов на юг осенью, и перемещение в обратном направлении вслед за тающими льдами весной (Burns, 1970; Fay, 1974; Lowry et al., 1998; Lowry et al., 2000; Burns, 2002;). В Жёлтом море (Wang, 1988; Won and Yoo 2004) ларги в октябре-декабре перемещаются к местам размножения в северо-западную часть, и распределяются по всему побережью после окончания репродуктивного периода.

На российской части ареала перемещения и вовсе остаются практически неисследованными. Описывается только картина, сформировавшаяся после миграций, в уже в зимнее время. Лишь в западной части Японского моря

отмечено перемещение в Залив Петра Великого в декабре (Trukhin, Mizuno, 2002).

Ледовый период

Сроки наступления ледового периода различаются на всём ареале, но связь ларги со льдами проявляется на ранних этапах формирования льда и совпадает с окончанием нагульного периода (Трухин, 2005). После становления, тюлени используют лёд не сразу, а только после того, как он достигнет достаточной толщины, чтобы выдержать вес тюленя (Косыгин, Трухин, 1986; Федосеев, 1997), хотя существуют и противоположные данные (Boveng et al., 2009).

Ларга – пагофильный тюлень, на большей части своего ареала использующий лёд для отдыха, родов, выкармливания детенышей, спариваний и линьки.

В ледовый период в Охотском море тюлени занимают преимущественно его центральную часть и акваторию вокруг о. Сахалин (Тихомиров, 1964; Федосеев, 2005; Соловьёва и др., 2014, 2016), в Беринговом – распределяются вдоль ледовой кромки (Fay, 1974; Lowry et al., 2000; Федосеев, 2005). В акваториях, которые не покрываются льдом, ларга остаётся связанной с побережьями (Wang, 1986; Катин, Нестеренко, 2010).

Для каждого вида пагофильных тюленей наблюдается привязанность к различным типам льда (Пихарев, 1941). Ларга на изученной части ареала предпочитает занимать зоны обломков ледовых полей и крупнобитых белых льдов, расположенных вблизи материкового свала глубин (Федосеев, 2005), что связывают с нерестовыми скоплениями основных объектов питания ларги в зимнее время – минтая (Шунтов и др., 1993) и максимальных значений ихтиомассы в целом (Баланов, Радченко, 1995). В этих же пределах находятся районы минимального сжатия и торошения льдов, что хорошо сказывается на выживании детёнышей (Трухин, 2005).

В ледовый период также наблюдается зависимость от погодных условий: сильный ветер, дождь или морозы ларги переживают в воде (Трухин, 2005).

В целом, ледовый период в жизни ларги исследован значительно хуже. В первую очередь, это связано с распространением её далеко от береговой линии, в районах, куда подход судов затруднён из-за сложной ледовой обстановки.

В ледовый период происходит важнейшая часть годового цикла ларги – размножение, спаривания и линька. Сроки, в которые происходят эти процессы, сильно различаются на всём ареале ларги из-за неоднородности абиотических факторов и различных их комбинаций. В среднем, репродуктивный период длится с середины-конца марта по конец мая в северной части Охотского моря (севернее 54° с.ш.) и в Беринговом море (Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1964) и с середины-конца февраля по конец апреля в южной части Охотского моря и в Татарском проливе (южнее 54° с.ш.) (Косыгин, Гольцев, 1971). Однако, рождение отдельных детёнышей может выходить за эти временные границы. Ларги обычно рожают одного детеныша (Слепцов, 1943), после чего начинается лактация. В южной части Охотского моря она длится около 2-3 недель (Naito and Nishiwaki 1972), в других частях ареала – 3-4 недели (Тихомиров, 1964; Burns, Fay, 1972; Wang, 1986). В это время щенки находятся на льду и практически не заходят в воду до начала линьки (Тихомиров, 1961; Гептнер, 1976; Burns, 2002) (рис. 1.3.1.).

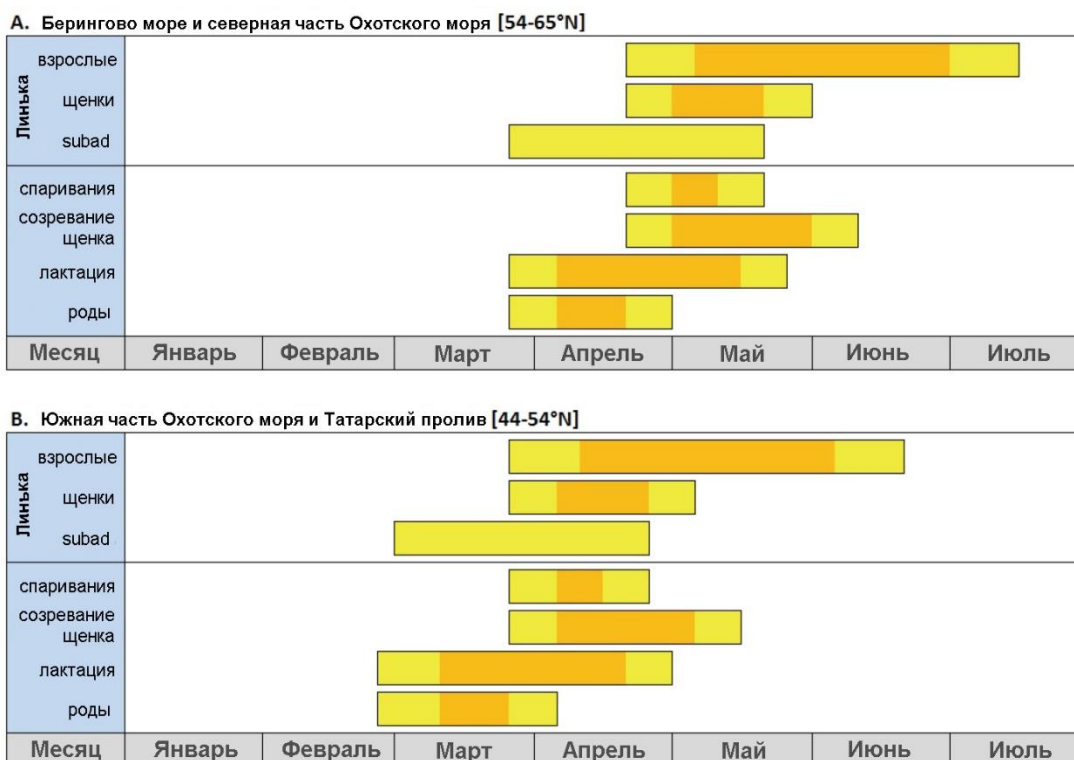


Рисунок. 1.3.1. Сроки периодов размножения и линьки ларги в различных регионах. Жёлтые полосы показывают возможный диапазон, а оранжевые – сроки, на которые приходится пик события. Период «созревание щенка» относится ко времени, когда мать перестаёт кормить его молоком, и он развивает навыки погружений и охоты под водой (по Boveng et al., 2009).

На время размножения животные в основном распределяются по известным репродуктивным скоплениям, перечисленным выше.

В настоящий момент практически полностью отсутствуют сведения о связях между известными зимними и летними скоплениями тюленей. В некоторых работах говорится, например, о связи мест размножения южно-сахалинской и карагинской популяций с местами летне-осенних концентраций, расположенных в целом напротив тех районов моря, в которых протекает репродуктивный период (Трухин, 2005). Однако, эти наблюдения никак не подкреплены исследованиями с индивидуальным мечением. Сообщается лишь, что репродуктивные скопления могут располагаться рядом с нагульными, а могут находиться далеко от них.

После размножения наступает период спариваний и линьки. Последний процесс очень растянут во времени. Отдельные особи встречались в линном

состоянии вплоть до середины июля (Тихомиров, 1961, Крылов и др., 1964, Тихомиров, 1964). Общая схема сроков размножения и линьки ларги в разных регионах представлена на рис. (рис. 1.3.1.). Отмечается, что во время линьки животные меньше питаются, большую часть времени проводят на берегу или поверхности льдов (Федосеев, 2005), а уровень базального метаболизма снижается в среднем на 18,6% (Ashwell-Erickson et al., 1986).

В процессе линьки или после него, после таяния льдов, животные вновь переходят к распределению, характерному для неледового периода и занимают побережья и острова. А антагонистическое поведение сменяется образованием крупных линных скоплений. Вероятно, на нагульных скоплениях первыми появляются неполовозрелые особи, линька которых в среднем, заканчивается несколько раньше (Трухин, 2005).

Особый интерес представляет годовой цикл тюленей, населяющих южную часть ареала. Популяции ларги, населяющие залив Петра Великого и некоторые другие районы Японского моря в зимний период мало зависимы от ледовой обстановки. В качестве субстрата для размножения эти популяции используют не лёд, а сушу (Волошина, 1998; Трухин, 2005). Подобные единичные случаи описываются и в Жёлтом море (Wang, 1986).

Итого, в годовом цикле ларги на большей части ареала выделяется несколько периодов, в рамках которых сильно различается биология тюленей. Большинство авторов однозначно выделяют неледовый период, связанный с залеганием ларги на суше и отсутствием льда, и ледовый, в рамках которого тюлени на большей части ареала связаны с ледовыми платформами. Зачастую неледовый период называется нагульным, а ледовый – репродуктивным. Существует также разделение ледового периода на ледовый нагульный (в ходе которого тюлени уже используют лёд для залегания, но ещё не приступили к размножению) и ледовый репродуктивный (по времени совпадающий с сезоном размножения), который включает в себя роды, лактацию, спаривания и часть линьки до возвращения на береговые залёжки.

1.4. Питание

На всём своём ареале ларга известна как типичный ихтиофаг (Wilke, 1954; Dehn et al., 2007; Quakenbush et al., 2009). Это подтверждают и многочисленные наблюдения за животными, и непосредственное изучение содержимого желудков. В последнее десятилетие проведены несколько интересных работ с использованием современных биохимических методов. Так, исследования с использованием стабильных изотопов (Dehn et al., 2007) показали более высокий трофический уровень ларги. По сравнению с другими ледовыми формами настоящих тюленей доля рыбы в её рационе выше. А в отличие от морских зайцев или моржей, ларга независима от бентических экосистем и питается в основном пелагическими видами. Анализ жирных кислот (Cooper et al., 2009) из жира тюленей Аляски также показал более высокий трофический уровень и питание преимущественно рыбой у ларги и крылатки, по сравнению с лахтаком и кольчатой нерпой.

Тем не менее, кроме рыбы, в спектре питания ларги присутствуют также ракообразные и головоногие моллюски (Бухтияров, 1984). Количественный состав пищи может легко меняться в течение года или в зависимости от региона, что говорит о высокой вариабельности рациона (Kato, 1982; Бухтияров, 1990; Соболевский, 1996). Ларга легко переключается, например, между различными видами рыб, питаясь наиболее доступной добычей. В отличие от лахтака и акибы, у ларги нет ограничений на размер добычи. Хорошо развитая зубная система и крупные размеры тюленя позволяют разрывать достаточно крупную рыбу, хотя в добыче также присутствуют и мелкие экземпляры (Федосеев, 2005).

Ларга не привязана к определенным глубинам, но показано, что большая часть тюленей не является глубоководными охотниками, и предпочитают охотиться на континентальном шельфе на глубинах менее 200 метров (Бухтияров и др., 1984; Lowry, 1985). Показано, что в весенний период тюлени добывают корм в течение всего дня, но особенно активно – в вечерний период (Николаев, Скалкин, 1975). Ночное питание, судя по наличию переваренной

пищи в желудках ранним утром также играет большую роль (Косыгин, Гольцев, 1971).

Различий в питании между самками и самцами у ларги не обнаруживается на всём ареале (Dehn et al., 2007). Зато существует чётко выраженная возрастная изменчивость в питании. У сеголеток в питании преобладают эвфаузиды (*Thysanoessa raschii*), у неполовозрелых – рыба (в основном – молодь минтая (*Theragra chalcogramma*), наваги (*Eleginus nawaga*), песчанки (*Ammodytes tobianus*) и др.) и головоногие моллюски, а у половозрелых – различная рыба (Попов, Бухтияров, 1975, Соболевский, 1983; Бурканов, 1990; Федосеев, 2005).

В обоих исследуемых морях изучение рациона ларги проводилось во время промысла. Это ограничивает географию исследований (добыча животных проводилась в определенных местах) и сезонность. В основном полученные сведения относятся к весенне-летнему периоду, когда тюлень добывался на льду, и лишь небольшая часть исследований – к осеннему, когда ларг добывали у побережий. О зимнем питании ларги, как и о других дальневосточных настоящих тюленях, известно немного (Трухин, 2005). Некоторые исследователи указывают на исключительную значимость минтая в этот период (Бухтияров, 1978; Трухин и др., 1991; Frost, Lowry, 1986).

В Охотском море весной и летом основу питания ларги составляют такие рыбы как сельдь (*Clupea pallasii*), песчанка, камбала и навага – в заливе Терпения, а у восточного побережья о. Сахалин – камбала, навага и песчанка (Инукай, 1942; Бухтияров, 1990; Федосеев, 2005). Минтай в это время года встречается в желудках ларги повсеместно: и в Татарском проливе, и в обширной северной акватории моря (Федосеев, 2005).

Рыба во всех регионах составляла 60-90% содержимого желудка, остальное приходилось на ракообразных и головоногих (Николаев, Скалкин, 1975). Щенки ларги в этот период питаются исключительно эвфаузидами, что

неоднократно подтверждалось (Федосеев, Бухтияров, 1972; Попов, Бухтияров, 1975; Бухтияров, 1978).

В августе и осенью в Тауйской губе в рационе ларги преобладала мойва (*Mallotus villosus*), навага и минтай, а в октябре увеличилась доля ракообразных, наваги и гольца (*Salvelinus alpinus*) (Бухтияров, 1984). Несмотря на ход горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в это время, она не была обнаружена в желудках у тюленей. В это же время у западного побережья Камчатки ларги прицельно охотятся за лососёвыми: основную долю питания составляет горбуша (обнаружена в 67-83% желудков), а после окончания её хода – кижуч (*Oncorhynchus kisutch*) (70-99%). Также в этом районе отмечено питание кетой (*Oncorhynchus keta*) (Лунь, 1935). В год слабого хода этих видов ларги в этом регионе переключились на питание мальмой (*Salvelinus malma*). Всё вышесказанное относится к половозрелым особям, рацион молодых тюленей сильно отличался и состоял в основном из молоди наваги, песчанки и волосозуба (*Arctoscopus japonicus*) (Бурканов, 1990; Бурканов, 1991).

У восточного побережья Сахалина и в Сахалинском заливе также наблюдается переход на питание лососёвыми в это время года (Соболевский, 1983; Трухин, Блохин, 2003; Соболевский, 2004).

Информация о зимнем питании ларги в Охотском море практически отсутствует. Однако, на основании сведений из других регионов ареала можно сделать предположение, что основу питания в это время года составляют массовые виды рыб. Для Охотского моря это минтай, сайка (*Boreogadus saida*), навага, мойва, песчанка, сельдь. Возможно, поедается и небольшая доля десятиногих раков и головоногих (Федосеев, 2005).

Рацион ларги в Беринговом море, в целом, схож с Охотоморской. Основу питания в течение всего года также составляют рыбы. Однако, существуют и некоторые различия, например, несколько большая роль головоногих (около 21,5% от содержимого желудков) в весенний период (Трухин, 2005).

Из рыб в Карагинском заливе предпочитает песчанку, сельдь, иногда – морских лисичек и белокорого палтуса, в Анадырском – сайку, минтая, песчанку, навагу и мойву (Vuhtiyarov et al., 1984; Трухин и др., 1991). В остальном питании в этих регионах сходно (Федосеев, 2005).

1.5. Хищники, антропогенная нагрузка.

К животным, охотящимся на ларгу, можно отнести косатку (*Orcinus orca*), бурого (*Ursus arctos*) и белого (*U. maritimus*) медведей. Ни один из видов не наносит урон, угрожающий выживанию тюленя.

Гораздо более значимым следует считать антропогенное воздействие, которое можно разделить на прямое и косвенное. Прямое влияние долгое время осуществлялось через масштабное промысловое изъятие доли особей из популяции. До 1990-х гг. численность ларги претерпевала значительные изменения под прессом зверобойного промысла, которые особенно активно вёлся в Охотском и Беринговом морях (Федосеев, 1984). В 1969 г. были введены промысловые квоты, однако нагрузка оставалась распределенной неравномерно: в районах с благоприятными гидрометеорологическими факторами и промысел вёлся более активно, зачастую – избыточно. Всего изымалось от 1,5 тыс. до 7 тыс. голов в год. В Беринговом море судовой промысел был прекращён в 1992 г., а в Охотском море – в 1995 г. В настоящее время ведется только береговой промысел – около 1000 особей в Охотском и около 500 – в Беринговом море (Лэк, 1957; Федосеев, 2005).

Косвенное антропогенное влияние осуществляется через трансформацию среды обитания под прессом разнообразной хозяйственной деятельности, а также, возможного влияния через крупномасштабный промышленный вылов рыбных и других морских биоресурсов. В некоторых районах наблюдается высокая смертность тюленей в орудиях лова рыбы.

1.6. Численность

Несмотря на активный промысел тюленей в северной части Тихого океана в первой половине XX века, оценивать численность отдельных видов стали сравнительно недавно – с 1960-х (Федосеев, 2005).

Общая оценка численности ларги на всём ареале затруднена по двум основным причинам. Во-первых, учёты проводятся в основном в небольших, локальных акваториях. Имеются данные об отдельных районах моря, но отсутствует цельная картина. Во-вторых, в любой момент времени не будут учтены все животные – часть тюленей будет находиться под водой.

Владимиров (1997) оценивает общую численность ларги в 290 тыс. животных. Эта цифра является суммой по данным авиаучётов в отдельных регионах (Федосеев и др., 1970; Федосеев, 1984; Dong, Shen, 1991; Rugh et al., 1997; Трухин, 1997). На большей части ареала авиаучёты ларги не проводились уже более двадцати лет. В связи с этим, в настоящее время даже приблизительная оценка численности тюленей в дальневосточных морях может характеризоваться значительной ошибкой (Трухин, 2005).

Отдельные учёты в различных частях Охотского моря дают следующие результаты: на береговых лежбищах Сахалина насчитывали 10 тыс. голов (Косыгин и др., 1986), на материковом побережье Охотского моря – около 50 тысяч (Лагерев, 1988), а на западной Камчатке – немногим более 20 тыс. (Бурканов, 1986). На основании авиаучёта, проведенного в Охотском море в 1990 г. (Fedoseev, 2000), численность определена в 137 тыс. особей. Федосеев (2005) считает, что наиболее высокие результаты (250-270 тыс.), полученные во второй половине 1970-х больше отражают реальную численность, и количество ларги в Охотском море следует оценивать в 180-240 тыс. голов. В 2013 г. на льдах Охотского моря был проведён последний авиаучёт. Оценка численности ларги составила 84356 животных с 95% доверительным интервалом 55172-113540 (Черноок и др., 2014).

Отдельно стоит отметить Татарский пролив, где обитает 8-11 тыс. тюленей (Федосеев, 1970). Современные оценки численности ларги в данном регионе отсутствуют.

В Российской части Берингова моря наиболее полно ларга была учтена во второй половине 1970-х, когда численность составила более 140 тыс. голов (Федосеев, 2005). Более поздние данные существуют только для восточного побережья Камчатки (около 20 тыс. голов) (Бурканов, 1988). В восточном и центральном Беринговом море численность оценивается в 101568 (SE=17869) тюленей (Boveng et al., 2009).

Достоверно известно, что в Охотском и Беринговом морях обитает больше ларги, чем на остальной части ареала (Boveng et al., 2009). Возможно, животных привлекает идеальное сочетание абиотических и биотических факторов: зимой – обширный ледовый покров, необходимый тюленям для размножения, а также обилие пищи в любое время года.

1.7. Изученность

На протяжении всей истории человечества морские млекопитающие играли особую роль. Промысел ластоногих обеспечивал людей жиром и мехом. В первую очередь, от добычи «морского зверя» зависела жизнь населения приморских регионов. Но в XX веке, а особенно – в послевоенные годы добыча ластоногих наряду с интенсивным китобойным промыслом стала необходимым условием выживания многих районов страны.

Интенсивный промысел требовал и активного изучения ластоногих, в том числе – ларги. Пик исследований пришёлся на 60-80е годы XX века. В это время были получены основные сведения о биологии и экологии видов. Благодаря активным исследованиям были выяснены основные районы скопления тюленей, популяционная структура, особенности формирования залёжек и поведение животных на них (Тихомиров, 1961; Крылов и др., 1964; Федосеев, 1965; Федосеев, 1978; Крушинская, Лисицина, 1983). Исследования

жизненного цикла позволили выявить возраст наступления половозрелости тюленей, сроки и особенности размножения, и ступени постанатального онтогенеза детёнышей (Тихомиров, 1964; Тихомиров, 1966; Косыгин, Тихомиров, 1970). Изучение содержимого желудков позволило разобраться в спектрах питания (Барабаш-Никифоров, 1935; Наумов, 1941; Гольцев, 1971; Федосеев, Бухтияров, 1972). Исследователи отмечали типы льда, на которых залегают тюлени, особенности размещения залёжек в пространстве и многие другие параметры (Федосеев, 1986; Федосеев и др., 1970; Чугунков, 1970; Потелов, 1971; Федосеев и др., 1982). Данные получали либо с летних береговых залёжек, либо во время промысловых операций и при проведении зимних авиаучётов. Но, к концу 80-х годов объёмы зверобойного промысла стали постепенно уменьшаться, а вместе с этим пропадала и необходимость детального мониторинга ластоногих.

Несмотря на огромное количество собранного материала о тюленях, полученного к концу XX века, многие вопросы так и остались нерешёнными. Информация о сезонных перемещениях животных по-прежнему отсутствовала. Работы такого типа невозможны без индивидуального мечения животных. В конце 90-х годов российские специалисты стали использовать методы таврения и установки пластиковых меток (Трухин и др., 2000; Катин, Нестеренко, 2010; Катин, Нестеренко, 2012). Для регистрации меченых животных необходима разветвленная сеть наблюдателей в различных частях ареала, чего не удалось обеспечить. Обнаружение установленных меток возможно либо на береговых залёжках летом, либо зимой, на родовых скоплениях. К сожалению, возврат меченых животных оказался низким. Метки часто терялись, а номера становились нечитаемыми.

В отличие от этих методов, применение спутниковых передатчиков позволяет проследивать животных в течение длительного времени, следить за направлением и сроками перемещения, а также оценивать влияние различных факторов и предпочтение животными определённых природных условий. Для исследователей спутниковое мечение открывает дополнительные

возможности в изучении экологии таких животных, прямое наблюдение за которыми затруднено, особенно в зимнее время. При достаточном количестве меченых животных, появляется перспектива решения вопросов о популяционной структуре видов.

К настоящему времени работы по установке спутниковых меток на ларг были проведены в Японском, Чукотском и Беринговом морях (Кобаяши и др., 2008; Lowry et al., 1998, 2000; Boveng et al., 2009).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Район работ

Основной материал был получен с помощью спутниковых передатчиков. Работы по мечению – установке спутниковых передатчиков на животных – были проведены в Беринговом и Охотском морях в период с 2011 по 2017 гг. Кроме того, было получено разрешение на использование материала, собранного в тех же регионах нашими коллегами в 1992-1993 гг.

Работы по мечению проводились в летне-осенний период, когда линька у ларги полностью закончена (Boveng et al., 2009), чтобы обеспечить максимально длительную работу передатчика.

В Охотском море мечение было проведено в трёх местах (табл. 1, рис. 2.1.1.):

- Западное побережье Камчатки, остров Птичий (2011, 2012 гг.)
- Западное побережье Камчатки, устье реки Большая (2011, 2015 и 2017 гг.)
- Сахалинский залив, район островов Чкалова и Байдукова (2013 и 2014 гг.)

В Беринговом море работы были проведены в 1993 и 2015 гг. в одном и том же месте (табл. 1, рис. 2.1.1.):

- м. Крашенинникова, остров Карагинский, восточное побережье Камчатки

Год	Место мечения	сроки проведения работ	Количество помеченых тюленей
1992	устье р. Большая (западная Камчатка)	31 июля – 16 августа	4
1993	о. Карагинский (Карагинский залив)	5-13 августа	5
2011	о. Птичий (западная Камчатка)	9 октября	6
	устье р. Большая (западная Камчатка)	2-4 ноября	2
2012	о. Птичий (западная Камчатка)	24-26 сентября	9
2013	о. Чкалова (Сахалинский залив)	9-16 сентября	2
2015	о. Карагинский (Карагинский залив)	23 июня	5
	устье р. Большая (западная Камчатка)	2 ноября	3
2017	устье р. Большая (западная Камчатка)	22-24 июля	6

Таблица 1. Места отлова и мечения животных.

Карта районов мечения представлена на рис. 2.1.1. Более подробные сведения о меченых животных представлены в приложениях, табл. 1.

О. Птичий и район о. Чкалова были выбраны для мечения, так как параллельно в этих районах велась работа по исследованию белухи (*Delphinapterus leucas*) (Шпак и др., 2010; Глазов и др., 2012; Шпак и др., 2012; Шулешко и др., 2013; Соловьёв и др., 2015). Кроме того, эти регионы удобны для отлова животных. На о. Птичий ларги образуют крупные скопления непосредственно на пологом, каменистом берегу. Сахалинский залив, где расположен о. Чкалова, является мелководным, и в отлив в нём формируются крупные осушки – оголённые участки морского песчаного дна. На таких осушках образуются крупные залёжки ларги.

В устье р. Большая и на о. Карагинский находятся одни из крупнейших залёжек ларги на побережьях Камчатки (Бурканов, 1986). Кроме того, устье р. Большая легкодоступно: из Петропавловска-Камчатского до побережья можно добраться на машине.

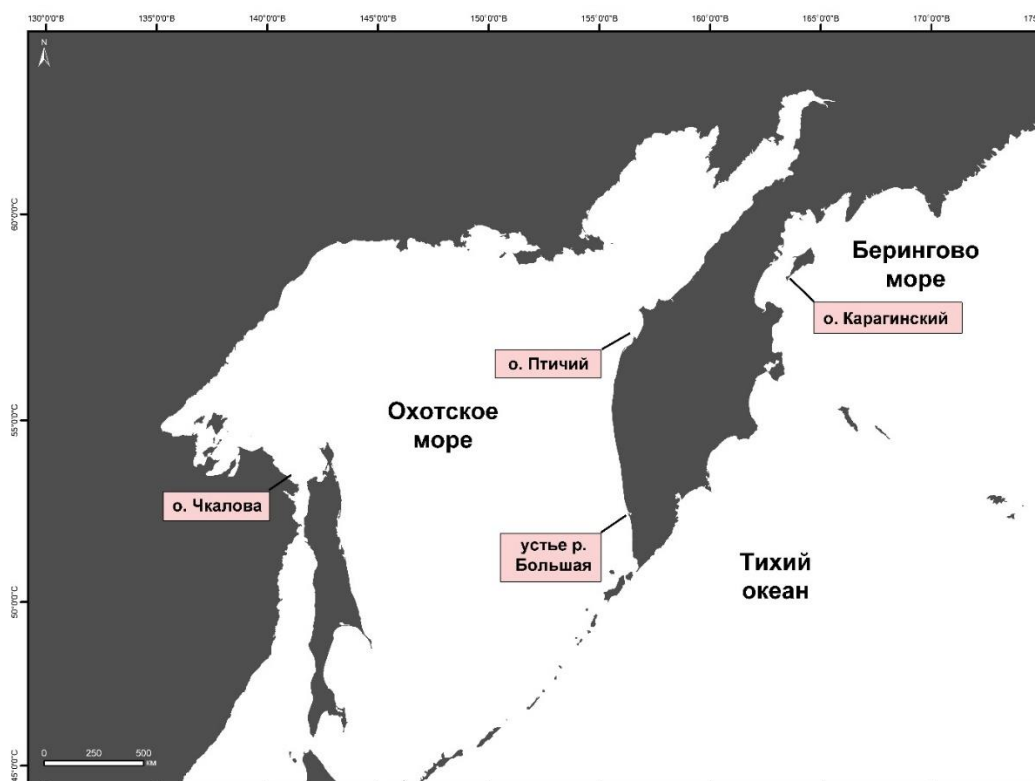


Рисунок 2.1.1. Карта мест мечения

2.2. Отлов животных

Отлов осуществлялся двумя способами:

- На крупных залёжках животные отлавливались с помощью сачка. Залёжки могли быть береговыми, или образованными на осушках – оголяющихся при сильном отливе частях морского дна. Отлов осуществлялся в конце большого отлива. В таком случае ларги оказывались далеко от берега и не успевали добраться до воды. Отдыхающие животные отлавливались вручную с помощью большого сачка (рис. 2.2.1.).

Мечение обычно проводилось на месте отлова. Только в случае начала прилива животное транспортировали на ближайший берег.



Рисунок 2.2.1. Сетка для отлова и фиксации животного. Остров Птичий, 2012 год.

- В регионах, где лежбища неширокие и тюлени располагаются непосредственно у воды (например, о. Карагинский), животные успевали уйти в воду при приближении отловщиков. Тогда ларг специально спугивали с залёжки шумом моторной лодки. Тюлени уходили в воду, где отлавливались с помощью большой сети – невода. В лодке тюлень транспортировался к берегу (или доставлялся на большое судно, рис. 2.2.2.), где и осуществлялось мечение.



Рисунок 2.2.2. Ларга в лодке после отлова в воде с помощью невода. Окрестности о. Карагинский, 2015 г.

Для уменьшения беспокойства животного голова накрывалась плотным покрывалом. За состоянием животного постоянно следили, не позволяя тюленю перегреться, пораниться или задохнуться.

Медицинские препараты для обездвиживания животных не использовались.

У каждого животного определяли пол и измеряли зоологическую длину (приложения, табл. 1). Эти параметры использовались для определения половозрелости по таблицам Тихомирова (1968).

2.3. Принцип работы передатчиков

Для получения сведений о перемещениях животных был использован метод мечения животных спутниковыми передатчиками.

Все передатчики работали на частотах спутниковой системы Аргос (ARGOS, Advanced Research and Global Observation Satellite) – совместной Французско-Американской программы по космическому мониторингу природной среды. Радиосигналы, подаваемые меткой, фиксировались пролетающим над данной территорией спутником. Для приёма спутником

сигнала от передатчика необходимо, чтобы сам передатчик и антенна полностью находились над водой. Для получения относительно точной информации о местоположении животного, необходимо, чтобы спутник получил минимум 4 сообщения от передатчика: 3 – для определения местонахождения по эффекту Доплеровского смещения частоты, и четвёртая – для оценки смещения передатчика относительно собственной позиции. После приёма данных космический аппарат передаёт их в центр обработки данных.

Полученные данные имеют различный класс точности: данные низкой точности имеют буквенные обозначения – А, В, Z и 0, более высокой численные – от 1 до 3. Класс точности отражает радиус овала, в котором может находиться данная точка, а также выражает вероятность ошибки (табл. 2, таблица взята с сайта <http://www.argos-system.org/>).

Класс	Погрешность (м)
3	<250
2	250m < < 500
1	500m < < 1500
0	>1500
A	Нет оценки
B	Нет оценки
Z	Неверное местоположение

Таблица 2. Погрешности классов точности

У передатчиков 1992 и 1993 гг. классов точности было всего четыре – 1, 2, 3 и класс 0, в котором выделялись более низкие категории точности определения – индекс точности (от 0 до -10).

2.4. Типы передатчиков

В работе было использовано несколько типов передатчиков (табл. 3)

Фирма-изготовитель	Тип передатчика	В каких годах использовался	Сколько было установлено	
			В году	Всего
Telonics	Telonics	1992	2	4
		1993	2	
Wildlife Computers (USA)	SLTDR (метки WC)	1992	2	29
		1993	3	
	MK-10	2015	7	
		2017	6	
	SPOT-5	2012	9	
		2013	2	
Россия (ЗАО «ЭС-Пасс»)	Pulsar	2011	8	16
		2012	5	
		2013	2	
		2015	1	

Таблица 3. Сведения об использованных передатчиках

Telonics

Метки фирмы Telonics (ST-3; Mesa, Arizona) имели размер 17,5x10,0x3,5 см и вес около 800 г. Каждая метка имела четыре литиевых батареи и каждые 45 сек, подавала сигнал мощностью в 1 Вт. на частоте 401,65 МГц., который поступал на метеорологические спутники службы NOAA США.

Метки были настроены на недельный цикл работы: 7 дней они работали в режиме накопления и передачи информации, а на последующие 7 дней полностью отключались. Таким образом вдвое увеличивался срок действия батарей.

SLTDR

Метки типа SLTDR (satellite linked time depth recorder) фирмы Wildlife Computers (USA) имели размер - 13,5x12,5x3,8 см, вес 1050 г. Каждая метка имела четыре литиевых батареи и каждые 45 сек подавала сигнал мощностью в 1 Вт. на частоте 401,65 МГц., который поступал на метеорологические спутники службы NOAA США.

Метки работали в постоянно включенном режиме от момента ее прикрепления к тюленю до окончания срока действия батарей. Передача сигнала шла только при нахождении метки над водой. Для экономии энергии батареи в метку встроен переключатель, замыкающий контакты водой. При выныривании, когда метка оказывалась на поверхности воды контакт замыкался и происходила передача сигналов каждые 45 сек. При погружении метки в воду (нырянии) контакт замыкался и метка прекращала передавать сигналы. При выходе тюленя из воды на лежбище или на лед в целях экономии энергии батарей они переключались в режим подачи сигнала 1 раз в 89 секунд. После 6 часов нахождения животного на лежбище или на льду метка переходила в спящий режим сохранения батарей и переставала передавать сигналы. При сходе животного в воду после 4 «мокрых» сигналов, подтверждающих нахождение животного в воде, метка переходила в обычный режим работы в воде и подавала сигнал каждые 45 секунд во время нахождения животного на поверхности воды.

Метки также имели датчики давления. Они регистрировали и регулярно передавали информацию по нырянию (глубина, продолжительность, количество заныряваний) по 6-ти часовым периодам времени суток (03:00 - 08:59; 09:00 - 14:59; 15:00 - 20:59; 21:00 - 02:59). Минимальная глубина ныряния, при которой метка фиксировала погружение как ныряние составляла 4 м. Во время ныряния метка регистрировала глубину каждые 10 секунд для определения продолжительности ныряния и максимальной глубины. Эта информация кодировалась как количество ныряний за 6-ти часовой период времени на глубины от 4-х до 20 м; от 21 до 50 м; от 51 до 100 м; от 101 до 150 м; от 151 до 200 м и более 200 м. Продолжительность ныряний регистрировалась также по 6-ти интервалам времени: менее 120 сек; 121 - 240 сек; 241 - 360 сек; 361 - 480 сек; 481 - 600 сек и более 600 сек. Данные по нырянию накапливались в метке в течение суток и многократно передавались на спутник при каждом сеансе связи. В случае отсутствия связи метка могла сохранять информацию за последние 4 дня и передать ее на спутник при

возобновлении связи. Таким образом обеспечивалась регулярность и надежность сбора и передачи информации.

В момент связи со спутником метки указывали положение тюленя (в воде или на лежбище/льду). Эти данные позволяли рассчитать время нахождения тюленя на лежбище (на льду) и частоту выхода тюленей из воды для отдыха в течение суток или более продолжительного периода времени.

МК – 10

Метки серии МК – 10, производство Wildlife Computers. USA (рис. 2.4.1.). Метки передавали

данные в режиме 6/6 – 6 часов данные передаются на спутник, следующие 6 часов метки находятся в режиме ожидания. Такой режим позволяет более экономно расходовать заряд батареи. Местоположение зверя может фиксироваться только во время работы передатчика – когда хотя бы голова животного находится над водой.

Во всех метках серии были включены опции сбора данных по погружениям и залеганию на субстрате.

Датчик глубины писал данные каждые 10 секунд. Информация собиралась о погружениях на глубины более 4 метров и длительностью более 1 минуты. Данные также, как и в датчиках предыдущей серии, собирались по

интервалам глубин и времени. После анализа полученных данных на сервере для каждого погружения определялась длительность и максимальная глубина погружения. Алгоритм декодирования автоматически присваивал



Рисунок. 2.4.1. Передатчик серии «МК-10».

погружению одну из групп – V, U или Square-типа в зависимости от профиля погружения.

Датчик haulout (dry-wet, «сухо-мокро») фиксирует один из важнейших параметров – в воде или на субстрате находится животное. На поверхности передатчика находится две металлические шайбы. В солёной воде благодаря электропроводности контакт между датчиками замыкается и датчик каждые 60 сек. регистрирует положение «мокро». В том случае, когда между металлическими шайбами нет воды датчик регистрирует положение «сухо». На выходе, после анализа первичной информации, мы получаем процент нахождения животного на суше за каждый час работы передатчика.

SPOT-5

Ластовые метки (flipper tag) серии SPOT-5 производства Wildlife Computers Inc. (США) (Рис. 2.4.2). Метка передаёт на спутник информацию о местоположении животного в течение одних суток каждые 6 суток. Информация с передатчика на спутник может поступать только когда тюлень лежит на берегу или на льду и лапа животного полностью находится над поверхностью воды.

Метка фиксирует данные сухо/мокро методом, аналогичным используемому в передатчиках серии МК-10.

Программа работы и заряд батареи в этих передатчиках рассчитан на максимальную работу в течение 5 лет.



Рисунок. 2.4.2. Метка серии SPOT-5, закреплённая на задней лапе ларги.

Пульсар

Передатчики серии «Пульсар» (рис. 2.5.1.) (производство ЗАО «Эс-Пас», Россия) различались по режимам передачи данных. На метки с номерами, начинающимися на 112, был установлен режим 6/18 часов (6 часов данные передаются на спутник, следующие 18 метки находятся в режиме ожидания). Начиная с конца февраля, передатчики такого типа переходили на 24-часовой режим работы, и излучали сигнал постоянно, когда животное находится над водой. Для меток с первыми цифрами 110 на всё время работы передатчика был установлен режим 6/6: 6 часов данные передаются на спутник, следующие 6 – метка находится в режиме ожидания. Все метки изучают импульсы мощностью 500мВт на частоте 401,65 МГц ± 30,0 кГц.

2.5. Установка передатчиков

Использовалось два способа установки передатчика, в зависимости от его типа:

1. Передатчики серий Telonics, SLTDR, МК-10 и Пульсар прикреплялись на голову тюленя (взрослым животным с крупным черепом), или между лопатками (если тюлень был небольшой) (Fedak et al., 1984; Mazzaro and Dunn, 2009). Шкура в месте мечения предварительно очищалась от песка и грязи и обезжиривалась с помощью медицинского спирта. Для достижения максимального сцепления обезжиривалась также и поверхность передатчика (Stewart et al., 1989). После этих приготовлений на шкуру и на метку наносился слой быстросохнущей (пятиминутной) эпоксидной смолы. Поверхности прижимались друг к другу и выдерживались в течение 15 минут.
2. Передатчики SPOT-5 прикреплялись на межпальцевую перепонку задней лапы тюленя (рис. 2.4.2.).



Рисунок 2.5.1. Метка «Пульсар», установленная между лопаток молодой ларги

2.6. Выпуск животных

После установки передатчика животное сразу же отпускали на волю. Выпуск осуществлялся максимально близко к месту поимки животного. Все животные быстро возвращались в воду (рис. 2.6.1.).



Рисунок. 2.6.1. Выпуск ларг с установленными передатчиками

2.7. Получение данных со спутника

Информация о местоположении зверей считывалась с информационного пула компании ARGOS CLS через интернет. Поступившие данные были декодированы с использованием программного обеспечения производителя (WC-DAP 3.0, Wildlife Computers) и прошли предварительную фильтрацию по методу Кальмана (Kalman Filtering algorithm) на сайте системы Argos (www.argos-system.cls.fr).

Полученные данные являются «сырыми» и перед анализом должны пройти несколько этапов фильтрации.

2.8. Фильтрация данных

Фильтрация полученных данных проводилась в три этапа – предварительная фильтрация, фильтрация самого трека и фильтрация по географическому принципу.

Предварительная фильтрация, позволяющая удалить повторные и ошибочные сообщения, проводилась в Ms Excel и применялась для всех данных.

Фильтрация трека производилась для каждого передатчика в отдельности SDA-фильтром (speed-distance-angle) пакета argosfilter для R (Freitas et al., 2008; R Development Core Team, 2011). Фильтр учитывает максимальную скорость перемещения, угол между тремя последовательными локациями и расстояние между ними. При фильтрации использовали следующие параметры: максимальная скорость перемещения тюленей – 3.8 м/с (Чугунков, 1970); максимальный угол между двумя отрезками пути длиной больше 2.5 км – 15°, длиной 5 км – 25°. Данный фильтр для ларги был применён нами впервые, и параметры были определены на основании литературных данных и экспертной оценки. После прохождения данного фильтра были удалены все локации, полученные ошибочно (рис. 2.8.1.).

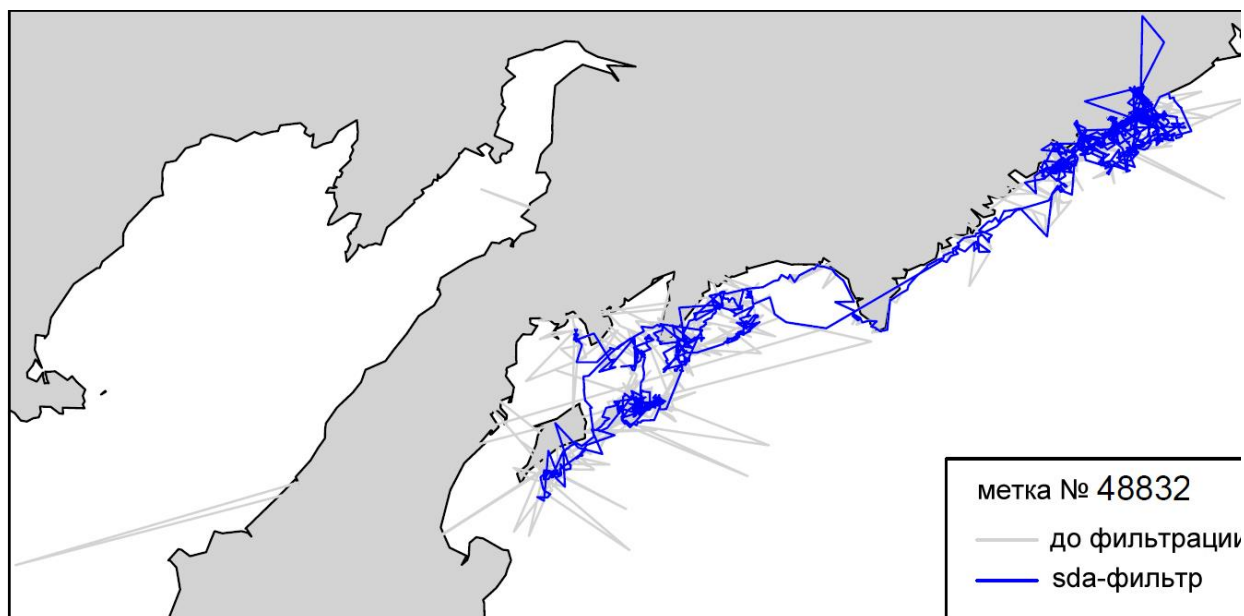


Рисунок 2.8.1. Карта-схема фильтрации трека с помощью SDA-фильтра.

Пространственная фильтрация по географическому принципу проводилась в пакете программ ArcMap 10.4.1. В ходе этого этапа из треков удалялись все локации, оказавшиеся на удалении от береговой линии вглубь суши более, чем на 1 км. Исключение составляли локации, располагающиеся вдоль берегов крупных рек, так как ларга известна особенностью подниматься вверх по течению на 200-300 км от устья и устраивать залёжки на берегах реки (Наумов, 1933; Бурканов, 1990).

Прошедшие через все фильтры данные использовались для дальнейшей работы.

2.9. Анализ данных

Картографический анализ

Полностью прошедшие фильтрацию данные картографировались в пакете программ ArcMap 10.4.1. Информация о количестве локаций до и после фильтраций, полученных от каждой установленной метки, указано в приложениях, табл. 1. Часть информации о перемещениях (местонахождения

животных, районы их перемещений, направления движения) была получена непосредственно анализом визуализированных карт.

Определение ключевых акваторий

Для определения вероятности использования акватории животным использовали метод фиксированного контура, или метод ядерных полигонов (kernel method) (Worton, 1989). Это непараметрический метод, часто используемый для оценки вероятности появления животного в каждой точке пространства. Расчёты производятся с использованием 2-мерной функции плотности вероятности (2-dimensional probability density function, PDF), также известной как ядерная функция или функция кернел. Данная функция вычисляет плотность точечных объектов вокруг каждой локации. В результате определяется набор полигонов, в каждом из которых различается вероятность встречи животного, то есть оценивается регулярность использования животным пространства. При этом плотность распределения точек находится в обратной зависимости от вероятности нахождения (Citta et al., 2012). На картах отображается в виде полигонов (ядерные зоны, core area) с оценкой в процентах. Так, полигон с 90% вероятностью - район, в пределах которого прослеживаемое животное находилось практически всегда, а с 10% вероятностью - редко, но плотность точек в нём максимальная, а значит он наиболее важен для животного. Традиционно при описании используются полигоны 50% и 95%. Расчёты были проведены с помощью пакетов Home range и Animal movements для программы ArcView GIS 3.2 (Powell, 2000). В анализ входили все локации, полученные за исследованный промежуток времени.

Для сравнения ларг, которые были помечены в разных регионах или в разные годы и для выделения сходств или различий в их перемещениях, были использованы два показателя, описывающие использование ими акваторий: расстояние от места мечения и расстояние от береговой линии.

Удаление от береговой линии

Расстояние от каждой локации до береговой линии определялось с помощью инструмента «ближайший объект» в пакете программ ArcGIS. Из каждой точки трека опускался кратчайший перпендикуляр к материковой линии карты-подложки.

Полученные цифры проходили дальнейший статистический анализ в программе Statistica 8.

Для сравнения удаления от береговой линии в различные сезоны, между годами или между ларгами из различных морей наиболее оптимально использовать график boxplot (в русскоязычной литературе – «усатый ящик»). Границы ящика были определены как первый и третий квартили (25 и 75 процентов соответственно). Точка в середине ящика – медиана (50-й процентиль). Концы усов определяются как края статистически значимой выборки. При определении значений, оказавшихся за пределами статистически значимой выборки, использовались две градации. Выбросы, на графике обозначенные значком (°) определяются методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором = 1,5. Выбросы, обозначенные значком (*) определяются тем же методом относительно трёх интеквартильных размахов.

Удаление от места мечения

Координаты места мечения были определены непосредственно в момент мечения с использованием GPS-приёмника.

Расстояние между местом мечения и каждой локацией также было определено в пакете программ ArcMap 10.4.1 с помощью инструмента «ближайший объект», который вычисляет расстояние и дополнительную информацию о близости входных объектов и ближайшего объекта в другом слое или классе пространственных объектов.

Для визуализации результатов статистического анализа также был использован способ построения графика типа boxplot в программе Statistica 8.

Границы ящика были определены как первый и третий квартили (25 и 75 процентов соответственно). Точка в середине ящика – медиана (50-й процентиль). Концы усов определяются как края статистически значимой выборки. При определении значений, оказавшихся за пределами статистически значимой выборки, использовалось две градации. Выбросы, на графике обозначенные значком (°) определяются методом IQR (интерквартильного интервала) с к-фактором = 1,5. Выбросы, обозначенные значком (*) определяются тем же методом относительно трёх интерквартильных размахов.

Для сопоставления информации, полученной от передатчиков с параметрами окружающей среды, были использованы два параметра – данные о батиметрии (глубине акватории) и ледовой обстановке. Ларга – пагофильный тюлень, для которого параметры ледового покрова должны быть определяющими в течение большей части года. Глубина акватории помимо характеристики местообитания является важным параметром для анализа погружений тюленей. Плюс, косвенно свидетельствует о питании животных.

Анализ батиметрии

Для анализа батиметрии были использованы карты глубин GebcoMaps для Охотского и Берингова морей (<http://www.gebco.net>). Точность использованных карт - 1 м, пространственное разрешение – 00°00'30".

В пакете программ ArcMap 10.4.1 был проведен анализ идентичности (Identity analysis) с помощью инструмента «Идентичность». Данный инструмент вычисляет геометрическое пересечение между входными объектами и объектами идентичности. К входным объектам или их частям, которые совпадают с объектами идентичности, присоединяются атрибуты соответствующих объектов идентичности.

Для каждой локации была определена глубина акватории, в которой она находилась. Дальнейший анализ проводился и визуализировался в пакетах программ Statistica 8 и Microsoft office.

При необходимости сравнения полученных данных между двумя морями или между различными периодами года использовали критерий Колмогорова-Смирнова. В пользу выбора этого критерия свидетельствуют следующие параметры выборок: данные не распределены нормально, количество значений в выборках различное, но в каждой – более 25, поэтому для оценки различий между выборками использовался вышеуказанный критерий.

Анализ погружений

На некоторых метках были установлены датчики погружения, который фиксировали два параметра: глубину погружения (в метрах) и длительность погружения (в секундах).

При записи информации о погружениях не записывается координата начала и конца данного погружения. Для сопоставления этих параметров мы использовали информацию о времени. За точку начала погружения мы принимали локацию, наиболее близкую по времени. Далее для этой локации методом, аналогичным анализу батиметрии, с помощью инструмента «Идентичность» пакета программ ArcMap 10.4.1 определялась глубина акватории, в которой было совершено погружение.

Для сопоставления глубин погружения и глубины акватории в этом районе был использован график boxplot (в русскоязычной литературе – «усатый ящик»). Границы ящика были определены как первый и третий квартили (25 и 75 процентов соответственно). Точка в середине ящика – медиана (50-й перцентиль). Концы усов определяются как края статистически значимой выборки. При определении значений, оказавшихся за пределами статистически значимой выборки, использовались две градации. Выбросы, на графике обозначенные значком (°) определяются методом IQR

(интерквартильного интервала) с к-фактором = 1,5. Выбросы, обозначенные значком (*) определяются тем же методом относительно трёх интерквартильных размахов.

Анализ ледовой обстановки

Для анализа ледовой обстановки в районах перемещений животных были использованы следующие карты, находящиеся в открытом доступе:

- Ежедневные карты ледовой обстановки с ресурса National Ice Center (NIC) (<http://www.natice.noaa.gov>). Ледовые карты NIC составляются на основе аналитической работы экспертов по всей доступной им информации спутниковой и информации с наземных станций. Основная информация получается с радарных спутников типа Radarsat-2 (разрешение до 3-х метров) и спутников, снимающих в видимом диапазоне: Aqua и Terra (разрешение до 15-90 метров). Карты содержат сведения о ледовом покрове двух градаций: сплочённый (80-100% акватории покрыто льдом) и разреженный (до 80%).
- Карты Государственного научного центра «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт» (<http://www.aari.ru>). Карты формируются 1-2 раза в неделю (в зависимости от сезона года). Содержат информацию о наличии льда, типе льда, сплочённости льда и другие характеристики.

Для дальнейших анализов использовались такие параметры льда, как его тип, сплочённость и подвижность:

1. Тип льда. (Снежинский, 1954)

- Нилас – начальный вид развития льда. Тонкая, эластичная корка льда, легко прогибающаяся на волне и зыби и при сжатии образующая зубчатые наслоения. Имеет матовую поверхность и толщину до 10 см.

- Молодой лед – включает в себя понятия «серый лёд» и «серо-белый лёд», встречающиеся в некоторых, более подробных классификациях. Для наших целей было достаточно общего понятия. Это переходная форма льда, толщиной от 10 до 30 см.
- Однолетний лед – большая группа льдов, включающая в себя покрытие толщиной от 30 до 200 см, просуществовавшее не более одной зимы.

Все перечисленные виды льда существуют только один год. Многолетнего льда, покрывающего воду более одного года подряд, в исследуемых акваториях не образуется.

Для областей, не покрытых льдом вообще, использовалось понятие «чисто».

2. Сплоченность льда – условная величина, характеризующая степень покрытия поверхности воды дрейфующим льдом. Её количественное значение оценивается через отношение общей площади льда к общей площади видимой морской поверхности. Сплоченность измеряется по десятибалльной шкале, причём 10 баллов соответствуют сплошному льду, а 0 баллов — чистой воде. В некоторых источниках баллы переводятся в проценты – от 0 до 100 (Сплоченность льда, 1987)
3. Подвижность. По этому параметру лёд делится на две группы (Международная символика..., 1984):
 - Припай – лёд, который образуется и остается неподвижным вдоль побережья, где он прикреплен к берегу.
 - Разреженный (дрейфующий) лёд

Пакового (многолетнего) льда в исследуемых акваториях не отмечалось.

Для сопоставления данных о перемещениях животных с данными о ледовой обстановке в пакете программ ArcMap 10.4.1. был проведен анализ идентичности (Identity analysis). Инструмент «Идентичность» каждому входному объекту (локации) присоединяет атрибуты соответствующих

объектов идентичности (ледовые карты) с которыми он совпадает. Для каждой ледовой карты выбирались только те локации, которые совпадали по временному промежутку. В атрибуты каждой локации записывались данные о типе льда, его сплочённости и (при наличии) – подвижности. В случае, если локаций попадала на открытую воду в атрибутах отмечалось отсутствие льда («чисто»). Анализ и сравнение ледовой обстановки между сезонами года и в различных акваториях было проведено в программе Microsoft excel.

При необходимости сравнения полученных данных между двумя морями или между различными периодами использовали критерий Колмогорова-Смирнова. В пользу выбора этого критерия свидетельствуют следующие параметры выборок: данные не распределены нормально, количество значений в выборках различное, но в каждой – более 25, поэтому для оценки различий между выборками использовался вышеуказанный критерий.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Общие результаты мечения

Всего за 6 лет работ (2011-2017 гг.) было установлено 40 передатчиков на 33 тюленя. Ещё 9 передатчиков на 9 тюленей было установлено нашими коллегами в 1992-1993 гг. Таким образом, в работу вошли данные от 49 передатчиков, установленных на 42 животных разного пола и возраста (табл. 4).

	Половозрелые	Молодые	Всего
Самцы	10	13	23
Самки	9	10	19
Всего	19	23	42

Таблица 4. Количество помеченных животных разного пола и возраста.

Продолжительность работы передатчиков сильно различалась и составила от 5 до 300 дней. Один передатчик (№66982) не работал вовсе.

В статистические расчёты и анализ ключевых местообитаний вошла информация от передатчиков, установленных на 36 животных.

За это время суммарно было получено 50184 локаций. После всех применённых фильтров их количество уменьшилось до 30778.

Годовой цикл ларги традиционно разделяется на «неледовый» и «ледовый» периоды (Тихомиров, 1966). Мы выделили те же периоды в перемещениях меченых животных и рассмотрели их по отдельности. Для некоторых передатчиков удалось проследить разделение ледового периода на нагульную и репродуктивную часть, совпадающую по времени с известными для тюленей сроками размножения.

3.2. Миграции и использование акваторий в Охотском море

Западная Камчатка 1992 г

В 1992 году впервые были помечены с помощью спутниковых передатчиков 4 тюленя в Охотском море (см. приложения, табл. 1). Передатчики не проработали долго, и практически не удалось отследить перемещения в ледовый период.

В *неледový нагульный* период в течение августа-сентября почти все тюлени оставались в месте поимки в устье р. Большая. Только одна ларга уже в начале сентября ушла в Первый Курильский пролив, где и находилась до конца работы передатчика. Летом и большую часть осени тюлени в основном использовали акваторию у побережья Камчатки в месте мечения, или (1 тюлень) – акваторию Первого Курильского пролива (рис. 3.1.1.).

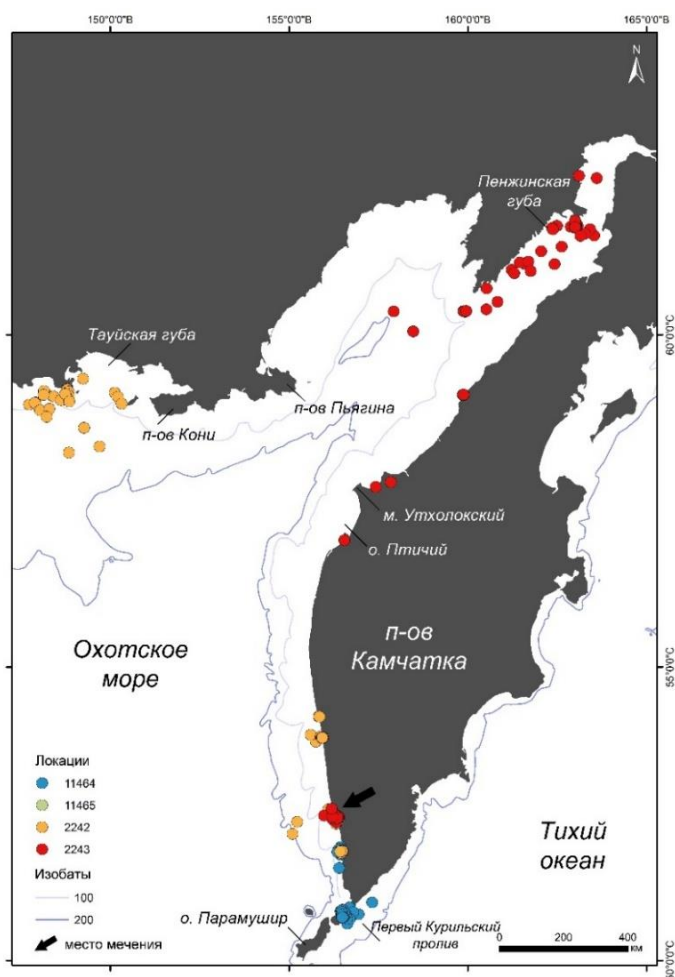


Рисунок 3.1.1 Локации ларг мечения 1992 г. в течение всего времени прослеживания

В первой половине ноября две ларги с ещё работающими передатчиками начали перемещаться на север вдоль побережья Камчатки. Одна (№2234) ушла в залив Шелихова, а другая (№2242) – в акваторию к югу от Тауйской губы.

Охотское море начинает закрываться льдами с севера и с запада. К концу декабря уже были закрыты льдом Пенжинская и Гижигинская губа, а также всё северное побережье за исключением участка от п-ова Кони до п-ова Пьягина. Ларга №2243 до конца работы передатчика находится в зоне, свободной ото льдов. Самка №2242, регистрирующаяся в основании Пенжинской губы и в центральной части залива Шелихова находилась вблизи от ледовой кромки. Однако, качество ледовых карт не позволило определить, перешёл ли тюлень к залеганию на ледовой кромке. В связи с этим, а также учитывая то, что остальные животные не перешли к залеганию на льду, мы рассматриваем для этого года только неледовый нагульный период.

Особо примечателен переход ларги №11464 из Охотского моря в Тихий океан через Первый Курильский пролив (рис. 3.1.1). Передатчик прекратил работу 5 ноября и дальнейшие перемещения животного после выхода в Тихий океан проследить не удалось.

На основании имеющихся данных анализ ключевых местообитаний провести невозможно.

Западная Камчатка 2011-2012

В 2011-2012 гг. на западном побережье Камчатки были установлены передатчики на 17 тюленей. (см. приложения, табл. 1). В перемещениях ларг выделяются следующие закономерности.

В *неледовый нагульный* период ларги использовали в основном акваторию вдоль западного побережья Камчатки. Находились вблизи берега, за исключением отдельных «вылазок» не удалялись от берега более, чем на 100 км, залегали на берегу или осушках (рис. 3.1.2.).

Однако, период характеризуется обширным использованием акватории. Тюлени регулярно совершали вдольбереговые миграции на значительные

расстояния. От места мечения удалялись иногда более чем на 1000 км по азимуту (медиана = 174,3 км) (рис. 3.1.16.). Так, 4 ларги перемещались между о. Птичий и берегом в районе п. Опала (расстояние около 600 км). Остальные животные перемещались на меньшие расстояния – около 100-160 км. Во время этих вдольбереговых миграций тюлени регулярно совершали остановки на 1-4 дней. Места таких остановок были привязаны к устьям различных рек. Наиболее используемыми животными районами с длительными остановками на залёжку являлись: устье р. Тигиль, северный мыс Бухты Квачина, устье р. Морошечная, п. Опала, устье р. Большая.

Анализ методом кернел позволил выявить ключевые для ларг участки акваторий. До начала формирования льда таким участком оказалась акватория в районе мечения на о. Птичий, протянувшаяся вдоль побережья от устья р. Морошечная до устья р. Снатолвеем, включая в себя п-ов Квачина. Его активно использовали 100% помеченных тюленей. Другие значимые районы – устье р. Большая (второй регион мечения), Тигильский лиман и участок акватории к северу от п-ова Пьягина (включающий часть Ямской губы и залива Перевалочный) (рис. 3.1.2.).

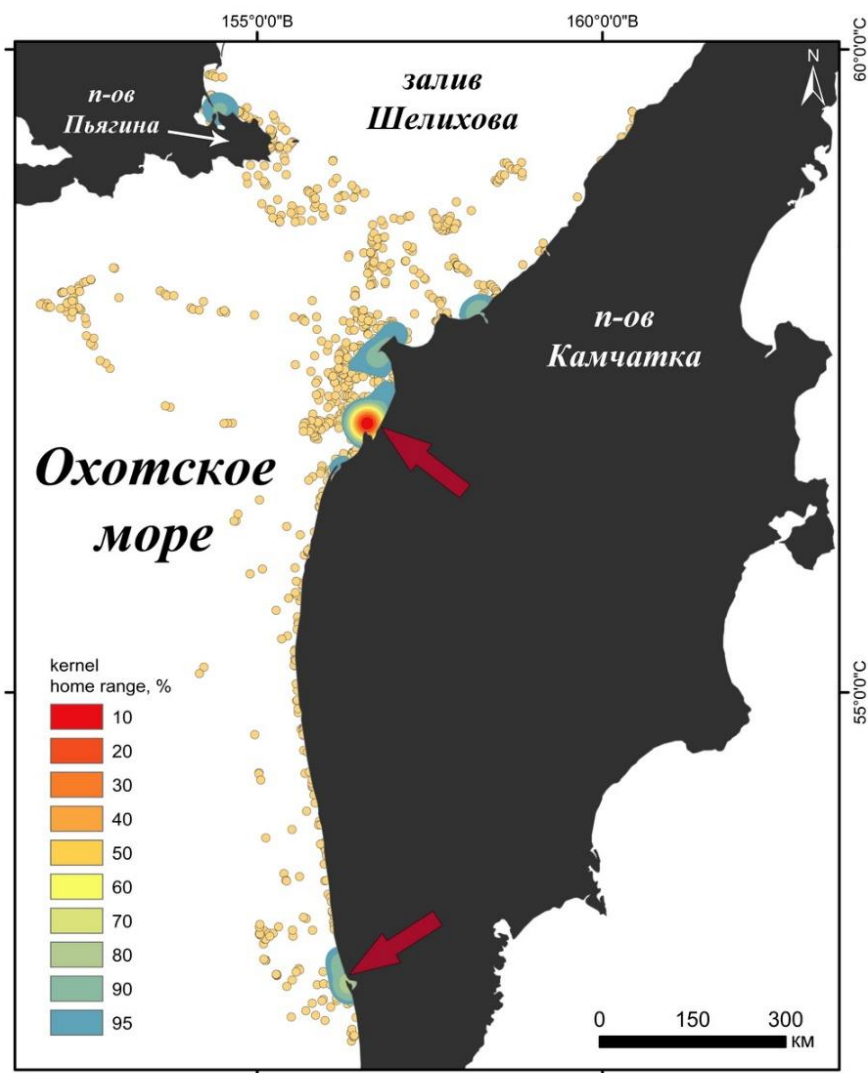


Рисунок 3.1.2. Локации ларг, помеченных в 2011-2012 гг. (точки) и ключевые участки обитания в неледовой период Места мечения обозначены стрелками.

Некоторые животные совершали т.н. «вылазки» - перемещения на большие расстояния в открытое море вне ледового сезона (т.е. без возможности отдыха на твёрдой поверхности). Из 17 прослеженных животных такое поведение демонстрировали три ларги, причем одна (№110711) – достаточно регулярно (табл. 5.). Наиболее длительную вылазку совершила ларга с передатчиком №110713, которая в период с 20 октября по 12 ноября ушла на 282 км от берега Камчатки в район к югу от п-ова Кони. В общей сложности за 19 дней она проплыла почти 600 км.

Номер передатчика	Максимальная удаленность от берега, округлённо, км	Длительность «вылазки», сутки
110711	57	1
110711	81	3
110711	100	6
110711	83	6
110713	282	19
67005	70	12

Таблица 5. Информация о кратковременных «вылазках» ларг

Образование льда началось на западной Камчатке 5 декабря в 2011 г. и 10 декабря – в 2012 г. К этому времени большая часть животных покинула нагульный район. У берегов Камчатки остались 4 ларги. Остальные ушли до появления здесь первых льдов. Чаще всего тюлени мигрировали на север, в залив Шелихова (4 ларги). 2 животных пересекли Охотское море в районе устья залива Шелихова и в конце неледового периода регистрировались в заливе Ямская губа. 3 ларги ушли на запад – в акватории вокруг о. Ионы.

Неледовый период не заканчивается в момент первого образования припая у районов летних скоплений. Для формирования льда толщины достаточной, чтобы выдержать вес тюленя, должно пройти некоторое время. В течение всего декабря в районах перемещений ларг такого льда практически не отмечалось (см. раздел 3.3.). Кроме того, ларги, ушедшие в открытое море в конце неледового периода, в течение 2-3 недель перемещаются к зимним местообитаниям. Конкретные даты окончания неледового и начала ледового периода зафиксировать невозможно. Однако, по всей видимости, в 2011-2012 гг. ларги, летом нагуливающиеся у западного побережья Камчатки, перешли к залеганию на льду к концу декабря.

К началу *ледового периода* по-прежнему работали передатчики на 11 тюленях. В этот период ларги широко использовали всю северную часть Охотского моря, удаляясь от мест осенних береговых лежбищ на расстояния более чем на 1000 км по азимуту (рис. 3.1.16.).

Животные практически не встречаются вдоль побережий, лишь у п-ова Камчатки два тюленя регистрировали на расстоянии менее 20 км от берега (рис. 3.1.17.).

Ключевые участки акватории, выявленные методом кернел следующие: центральная часть залива Шелихова, район к северо-востоку от м. Утхолокский, акватория у побережья п-ва Камчатка в районе мечения, два участка к югу и к юго-востоку от п-ова Кони и акватория вокруг о. Ионы (рис. 3.1.3.).

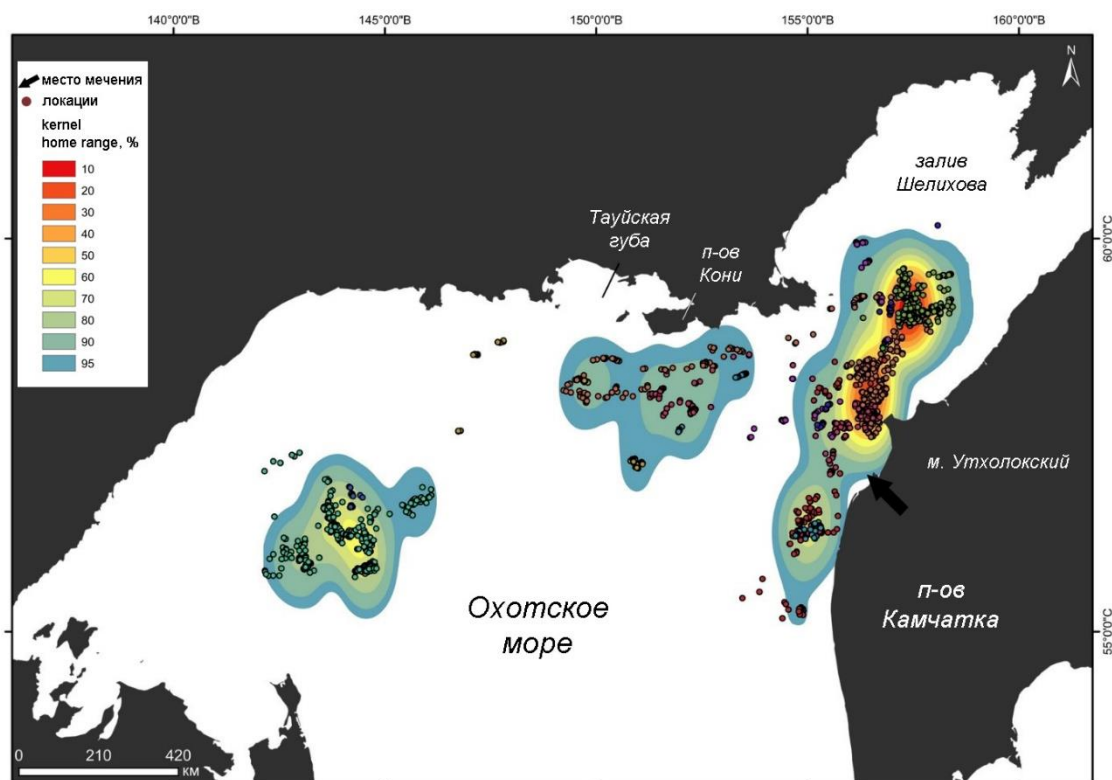


Рисунок 3.1.3. Локации ларг, помеченных в 2011-2012 гг. и ключевые участки обитания в ледовый период (декабрь-май).

Согласно литературным данным, в северной части Охотского моря репродуктивный период ларг длится со второй половины марта по конец апреля (Крылов и др., 1964; Косыгин, Гольцев, 1971; Трухин, 2005). Только на 6 ларгах передатчики доработали до репродуктивного периода. Ещё 2 передатчика так же были включены в анализ, несмотря на более ранние сроки окончания их работы (21 февраля и 7 марта). Для этих животных также были рассчитаны ключевые участки обитания в репродуктивный период.

В репродуктивный период ларги так же использовали обширную акваторию в северной части Охотского моря. С помощью метода кернел были выявлены ключевые участки обитания (рис. 3.1.4). Четыре из помеченных ларг (№99311, №67114, №112584, №110708) регистрировались в этот период в пределах залива Шелихова. Ещё трое - № 99307, №67005 и №67113 заняли северо-западный регион Охотского моря (от пос. Аян до пос. Охотск). В центральной части Охотского моря в этот период регистрировался самец №110709.

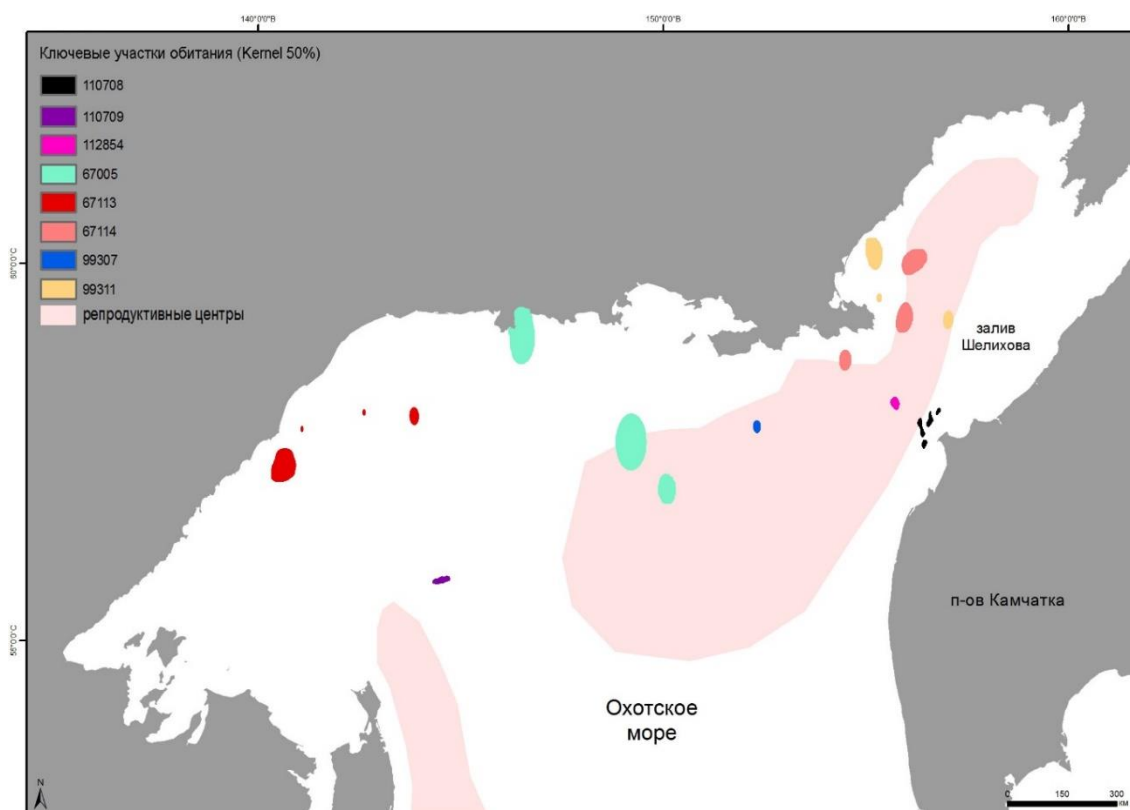


Рисунок 3.1.4. Ключевые участки обитания ларг, помеченных на западной камчатке в репродуктивный период. Репродуктивные центры приведены по Boveng et al. (2009).

Несколько передатчиков доработали вплоть до середины июня и передавали данные после окончания репродуктивного периода (см. приложения, табл. 1). Эти животные в мае-июне переместились на западное побережье Охотского моря, совершив за время прослеживания путь через всю акваторию и удалившись от места мечения на расстояние до 1800 км (рис. 3.1.16.).

Западная Камчатка 2015

В 2015 году в начале ноября в устье р. Большая было установлено 3 передатчика на 3 тюленей (см. приложения, табл. 1).

В течение ноября и декабря, пока море было свободно ото льда, животные распределялись вдоль побережья полуострова. Наиболее используемыми оказались участки в районе мечения (устье р. Большая) и в районе о. Птичий. Один из меченых тюленей также активно использовал акватории Пенжинской губы и залива Шелихова (рис. 3.1.5.). Большая часть перемещений происходила в пределах изобаты 100 м.

В ледовый период акватория в районе места мечения осталась по-прежнему используемой. В северной части Охотского моря животные сместились ближе к горлу залива Шелихова. Ключевой участок обитания в этом районе располагается мористее (рис 3.1.6.).

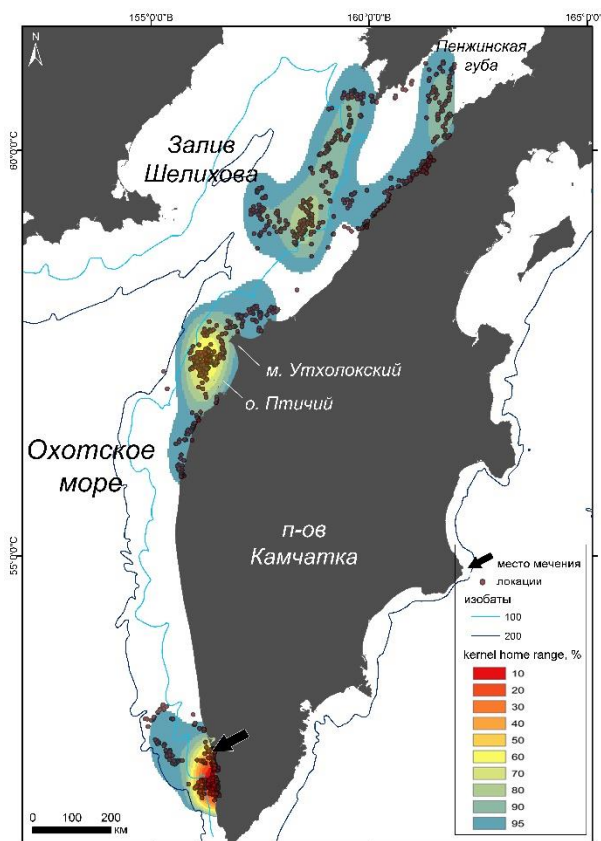


Рисунок 3.1.5. Локации ларг, мечения 2015 г и ключевые участки обитания в неледовой период.

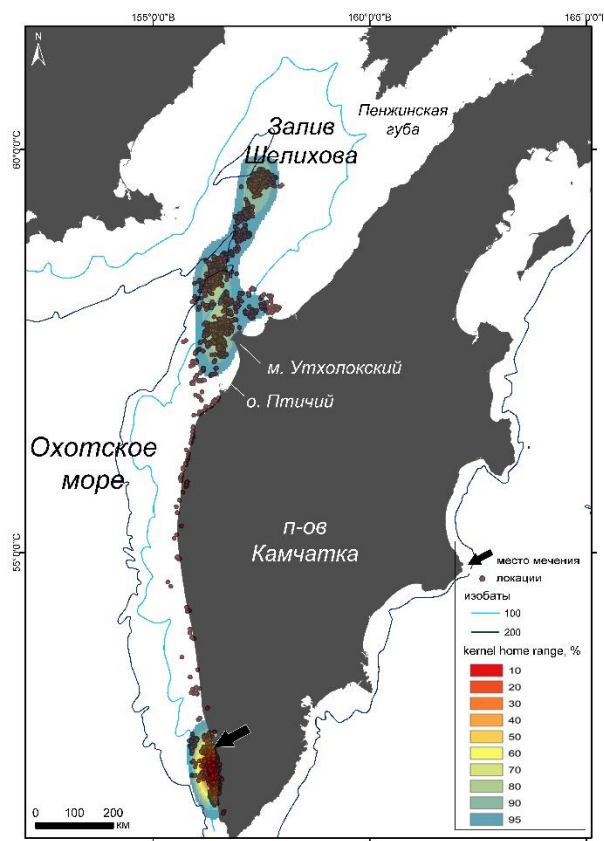


Рисунок 3.1.6. Локации ларг, мечения 2015 г и ключевые участки обитания в ледовый период.

До начала сроков репродуктивного периода доработало два передатчика из трёх. Животные занимали те же районы, что и в остальной ледовый период. Ключевые участки обитания располагались в районе мечения и к северо-западу от м. Ухтолокский. Отдельная карта не приводится.

Западная Камчатка 2017

В 2017 году в устье р. Большая было установлено 6 передатчиков на 6 тюленей (см. приложения, табл. 1).

Все животные в течение *неледového периода* не уходили далеко от побережья (максимум – на 110 км по азимуту), но совершали длительные вдольбереговые миграции и удалялись от места мечения более чем на 1000 км (рис. 3.1.16.). Ларги регистрировались вдоль всего западного побережья Камчатки вплоть до средней части Пенжинской губы (в районе Рекиннинской губы) (рис. 3.1.7).

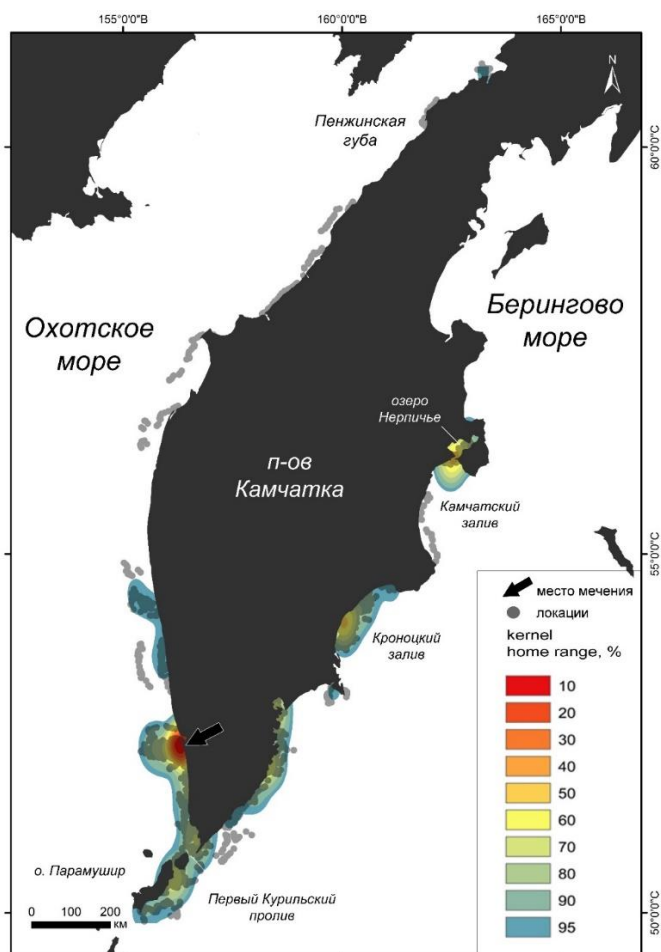


Рисунок 3.1.7. Локации и ключевые участки обитания ларг, помеченных в 2017 г.

Крайне любопытным представляется тот факт, что из 6 помеченных животных 4 обогнули п-ов Камчатка с юга и через первый Курильский пролив вышли в Тихий океан. Ещё один тюлень (№131370) дошёл до м. Лопатка, после чего передатчик прекратил работу. И только одна ларга (№141926) осталась в Охотском море и совершила переход на север, к заливу Шелихова.

Наиболее используемой акваторией оказалось место мечения. Ларги, перешедшие в Тихий океан в период с 1 августа по 1 сентября прошли Первый Курильский пролив. После этого две из них находились у восточного и южного побережий о. Парамушир, три – ушли в бухты и заливы восточного побережья Камчатки. Наиболее используемыми были акватории от м. Лопатка до Авачинской губы, а также побережья о-вов Шумшу и Парамушир. Две ларги прошли далеко на север – в Кроноцкий и Камчатский заливы.

Последний передатчик прекратил работу 22 января. В этот период на Беринговоморском побережье Камчатки лед располагался севернее Карагинского залива и не покрывал местонахождения тюленя. Таким образом, передатчики не доработали до того момента, когда животные перешли к залеганию на льду и начался ледовый период.

Сахалинский залив 2013

В 2013 г. в Сахалинском заливе (р-н о. Чкалова) было помечено 2 ларги. В течение неледового периода тюлени регистрировались в районе мечения, в Сахалинском заливе.

Лёд в Сахалинском заливе начал появляться 10 ноября. Сроки начала ледового периода определить сложно, так как в течение зимы от передатчиков поступило недостаточное количество данных. В течение зимы и весны тюлени регистрировались в Татарском проливе.

В время репродуктивного периода (февраль-март) также регистрировались в Татарском проливе (рис. 3.1.8.).

От передатчиков поступило недостаточное для анализа методом кернел количество данных. В связи с этим, ключевые участки для них не

определялись, а их перемещения проиллюстрированы исключительно локациями.

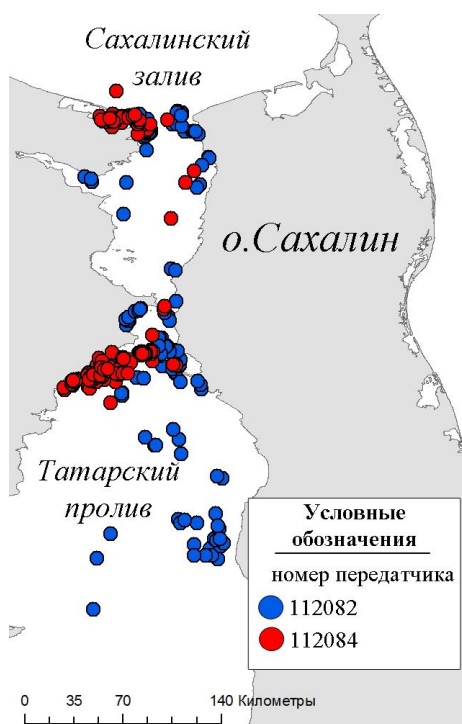


Рисунок 3.1.8. Локации ларг мечения 2013 г (по: Соловьёва и др., 2014).

3.3. Миграции и использование акваторий в Беринговом море

Восточная Камчатка 1993

Из 5 передатчиков, установленных летом-осенью 1993 г. в Карагинском заливе четыре проработало достаточно для обработки данных время.

Неледовый период.

Ключевыми акваториями для ларг в этот период являлись побережья южной части Карагинского залива и Олюторский залив (рис. 3.1.9.). Одна ларга (№11038) во время неледового периода поднялась вдоль побережья до Анадырского залива, нагуливалась в многочисленных устьях рек и ушла из этого региона в начале декабря. Эта дата совпадает со сроками появления льда в Анадырском лимане.

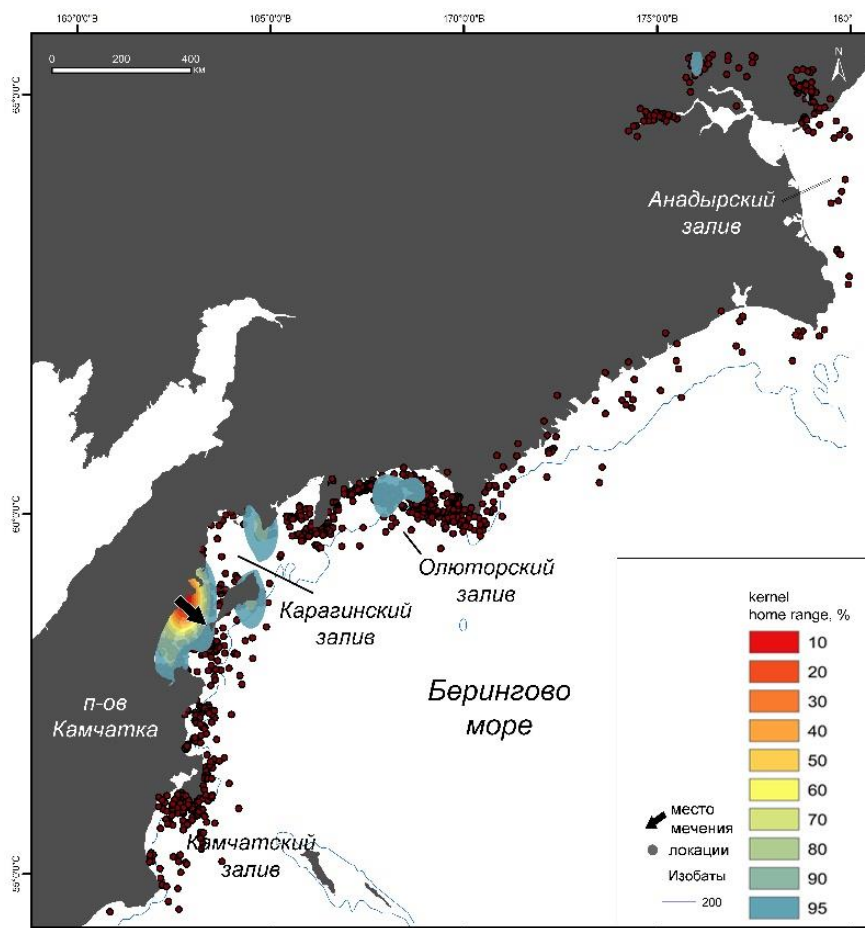


Рисунок 3.1.9. Локации и ключевые участки обитания ларг мечения 1993 г. в неледовый период. Локации, попавшие на сушу севернее Анадырского залива, а также ключевая область в этом регионе – это находящиеся в некрупных реках животные.

Доступные ледовые карты за это время имеют очень низкое разрешение. К сожалению, по ним не представляется возможным отследить мелкие ледовые поля, появляющиеся в заливах Восточной Камчатки, поэтому о сроках начала залегания на льду говорить невозможно.

В предполагаемый *ледовый нагульный* период ларги несколько изменяли своё местоположение. Ключевыми районами оставался Олюторский залив, в Карагинском заливе животные выбирали акваторию между о. Карагинским и п-вом Озёрный. Часть ларг сместилась южнее – появились новые ключевые акватории в заливах Озёрный и Камчатский (рис. 3.1.10.).

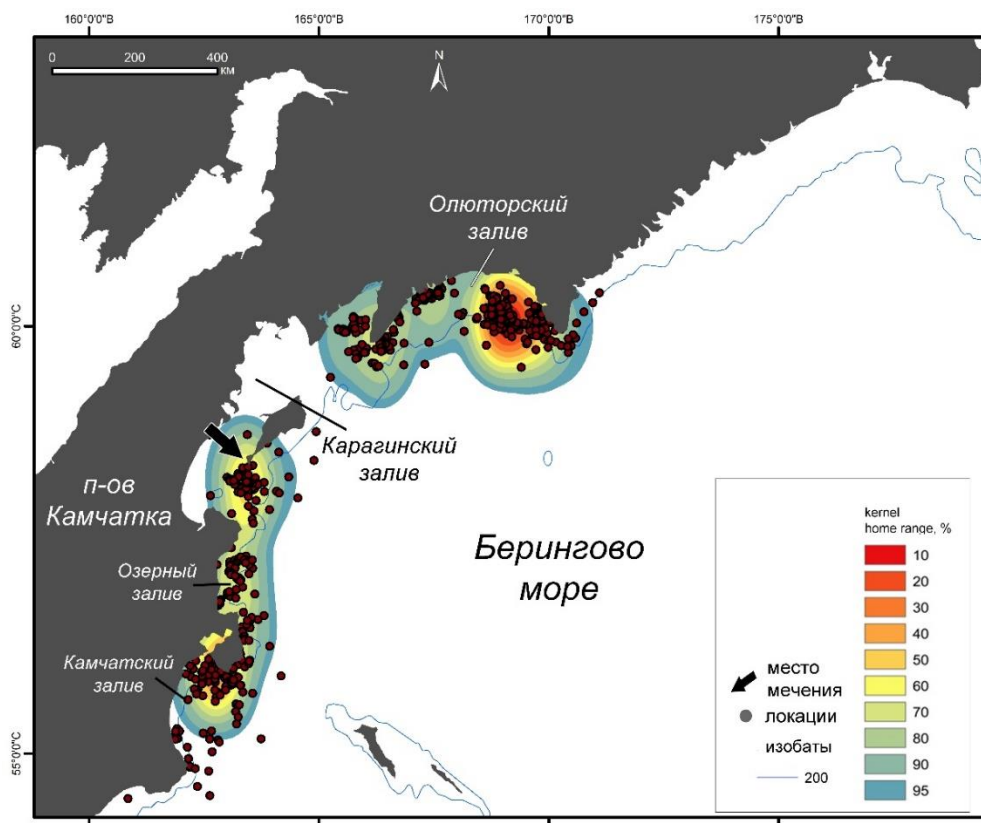


Рисунок 3.1.10. Локации и ключевые участки обитания ларг мечения 1993 г. в ледовый период.

Для данного региона *репродуктивный период* приходится на конец марта – апрель. Это время ларги провели в следующих местах: №11038 – в Олюторском заливе и заливе Корфа, №11039 и №11034 – в Камчатском заливе у южного побережья Камчатского полуострова (рис. 3.1.11.).

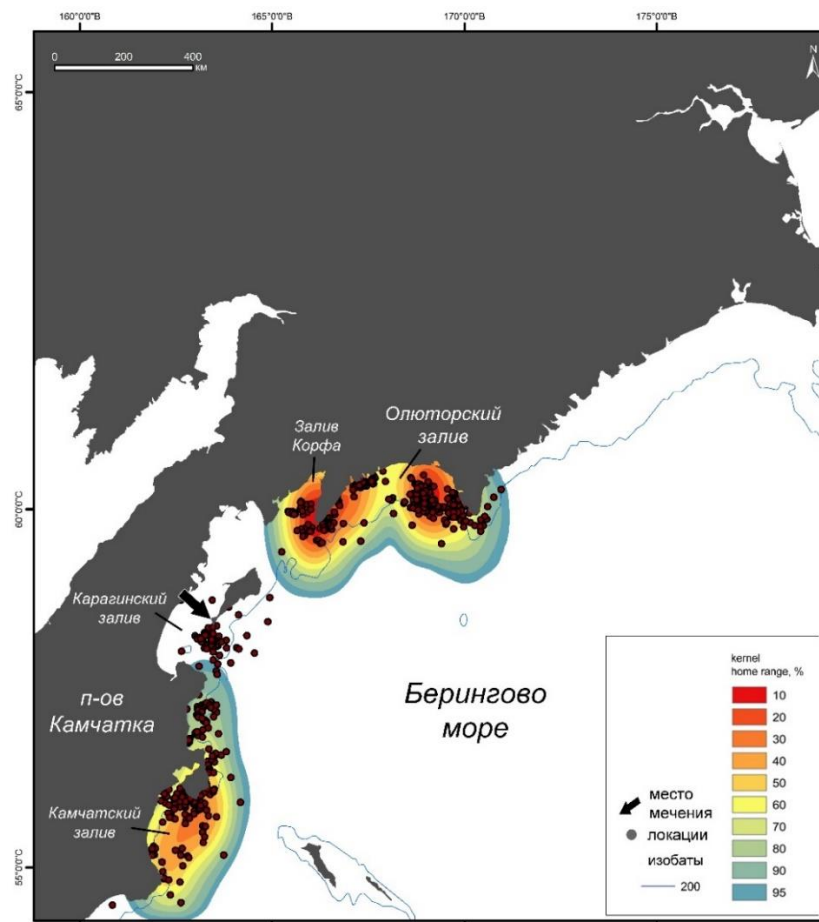


Рисунок 3.1.11. Локации и ключевые участки обитания ларг мечения 1993 г. в репродуктивный период

Восточная Камчатка 2015

В 2015 г. в Карагинском заливе были установлены передатчики на 5 тюленей. Сроки работы передатчиков см. в приложениях, табл. 1.

В перемещениях всех животных прослеживаются следующие общие черты. В *неледový нагульный период*, в конце июня - начале июля животные, до этого находившиеся в окрестностях о. Карагинский, начали перемещаться вдоль побережья материка на север. Дальность перемещений различалась, однако все животных двигались строго вдоль берега и совершали кратковременные заходы в устья рек. Во второй половине июля- начале августа все тюлени достигли самой северной точки своих маршрутов, и повернули в обратном направлении. В период с августа по октябрь они

регистрировались у побережья материка в регионе между мысами Олюторский и Наварин. В ноябре – декабре – возвращались ближе к месту мечения.

Ключевыми участками обитания в этот период являлись районы вдоль материкового побережья: залив Корфа, регионы в Олюторском заливе и на участке от м. Олюторский до м. Наварин, а также южная оконечность о. Карагинский (рис. 3.1.12). Наиболее используемым оказался участок в районе бухт Амаян и Глубокая. Почти все ключевые участки расположены у устьев различных рек.

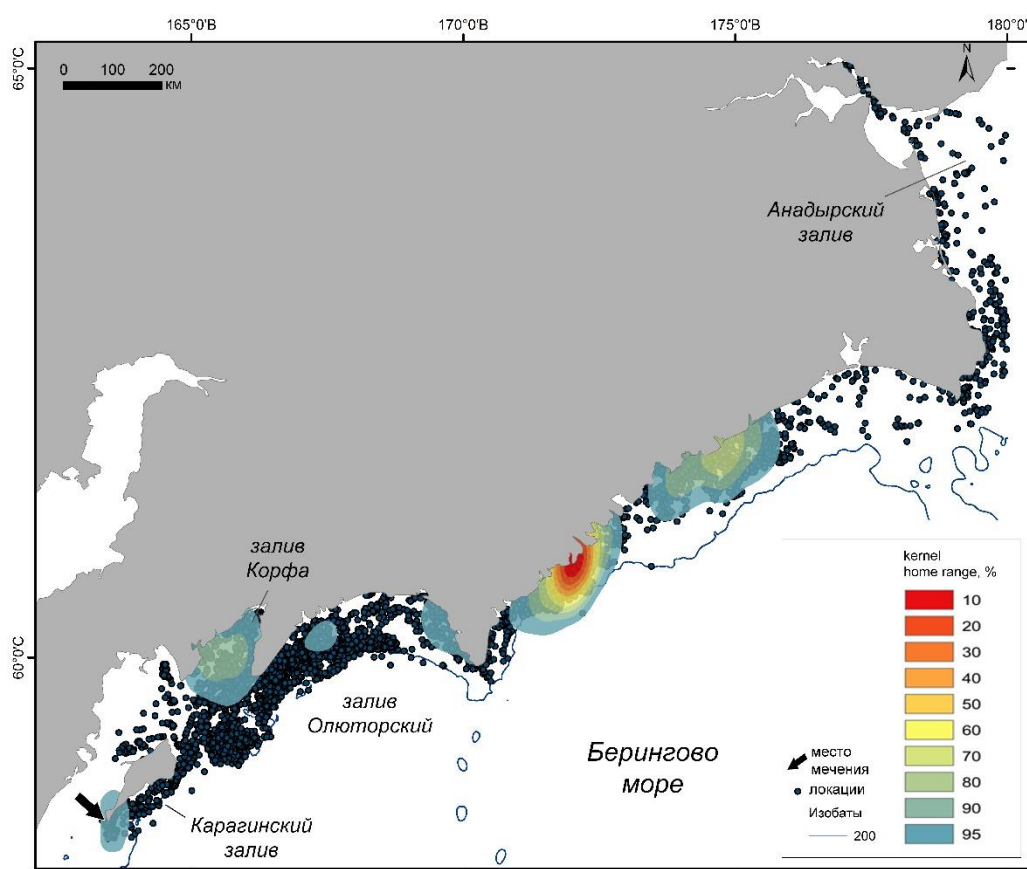


Рисунок. 3.1.12. Локации и ключевые участки обитания ларг 2015 в неледовый период

Ледовый нагульный и ледовый репродуктивный периоды все животные, на которых передатчик ещё работал (3) провели в районе заливов Корфа и Олюторского (рис 3.1.13).

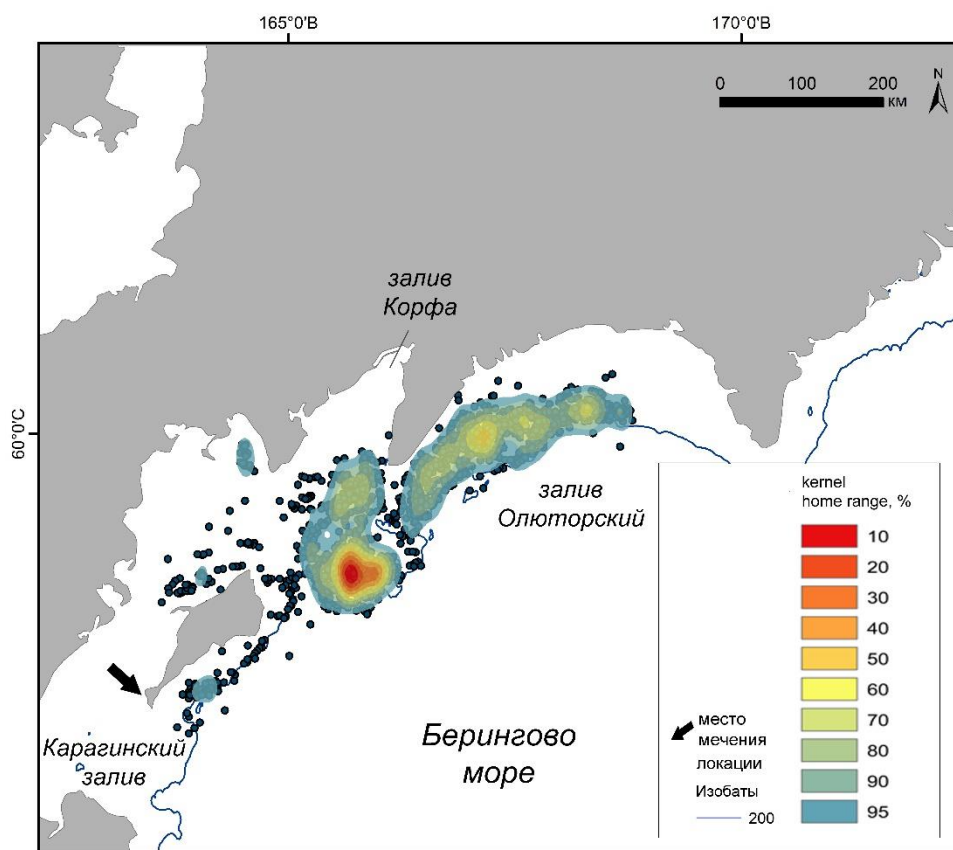


Рисунок 3.1.13. Локации и ключевые участки обитания ларг 2015 в ледовый и репродуктивный периоды.

Сезонные перемещения животных можно проиллюстрировать изменением широты координаты их регистрации (рис. 3.1.14.). После мечения тюлени быстро переместились севернее в июле. С июля по сентябрь на графике наблюдаются высокоширотные «выбросы» - это данные от 2 животных, которые дошли до Анадырского залива. После сентября один из этих датчиков прекратил передачу данных, а второе животное вернулось южнее м. Наварин, в область регистрации остальных тюленей. В декабре происходит заметное смешение широты регистрации – в это время животные возвращаются южнее, к заливу Корфа. С января по апрель мы наблюдаем наиболее южные (после июня) широтные координаты, которые соответствуют регистрации животных в заливах Корфа и Олюторском.

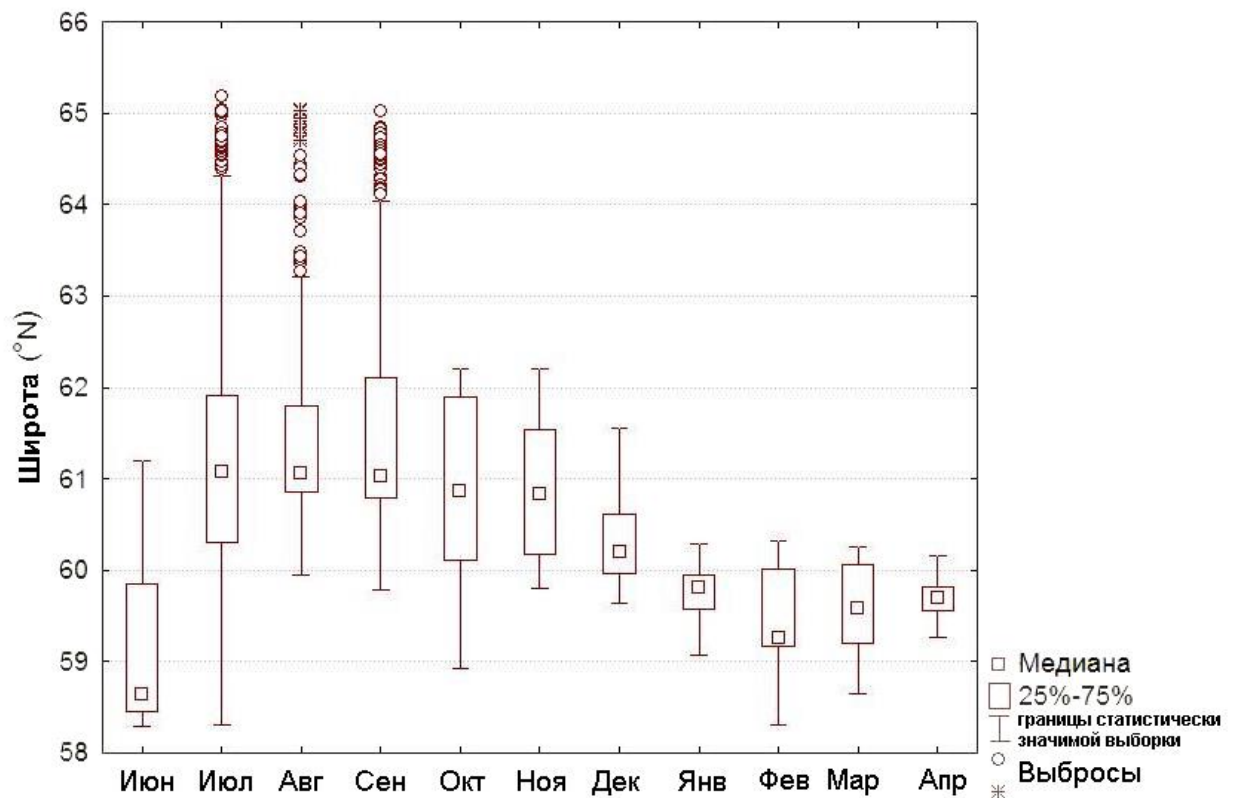


Рисунок 3.1.14. Сезонные изменения регистрации животных на различных широтах (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистически значимой выборки, выбросы двух типов определены методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором =1,5 (для выбросов, обозначенных ° и k-фактором = 3 (для выбросов, обозначенных *).

Вероятнее всего, в июле происходило перемещение тюленей к местам осеннего питания. Перемещения вдоль побережья происходили быстро, отмечались остановки в устьях рек, но небольшие по длительности. С августа по октябрь происходило активное питание тюленей, они практически не перемещались и находились в устьях рек. В ноябре-декабре произошло перемещение к местам зимнего обитания и размножения. Особо важным в этот период являлся регион в заливе Корфа, где отмечались почти все тюлени. С января по апрель животные мало перемещаются, оставаясь привязанными к небольшим акваториям, где и провели всё время до конца работы передатчиков, включая и сезон размножения.

3.4. Переход из Охотского моря в Тихий океан

За время работ в устье р. Большая было помечено 15 животных (4 ларги в 1992, 2 – в 2011, 3 – в 2015 и 6 – в 2017 гг., см. приложения, табл. 1). Передатчики №11465 и №131370 не проработали долго.

Остальных животных (13 штук) по использованию акватории можно разделить на две группы (рис. 3.1.15).

Ларги первой группы (восемь особей) находились в Охотском море и не выходили за пределы его акватории. До конца ноября они перемещались вдоль побережья между местом мечения в устье р. Большая и м. Утхолокский, наиболее активно используя акватории в районе устья р. Большая и у о. Птичий. Затем тюлени широко разошлись по северной части Охотского моря по акваториям Пенжинской и Тауйской губ, а также в районе к северо-западу от м. Утхолокский.

Ларги второй группы (пять особей) вышли из акватории Охотского моря в северо-западную часть Тихого океана. В период с 1 августа по 1 сентября они прошли Первый Курильский пролив. После этого две из них находились у восточного и южного побережий о. Парамушир, три – ушли в бухты и заливы восточного побережья Камчатки. Наиболее используемыми были акватории от м. Лопатка до Авачинской губы, а также побережья о-вов Шумшу и Парамушир. Две ларги прошли далеко на север – в Кроноцкий и Камчатский заливы.

Практически все перемещения ларг происходили в акваториях с глубинами, не превышавшими 200 м.

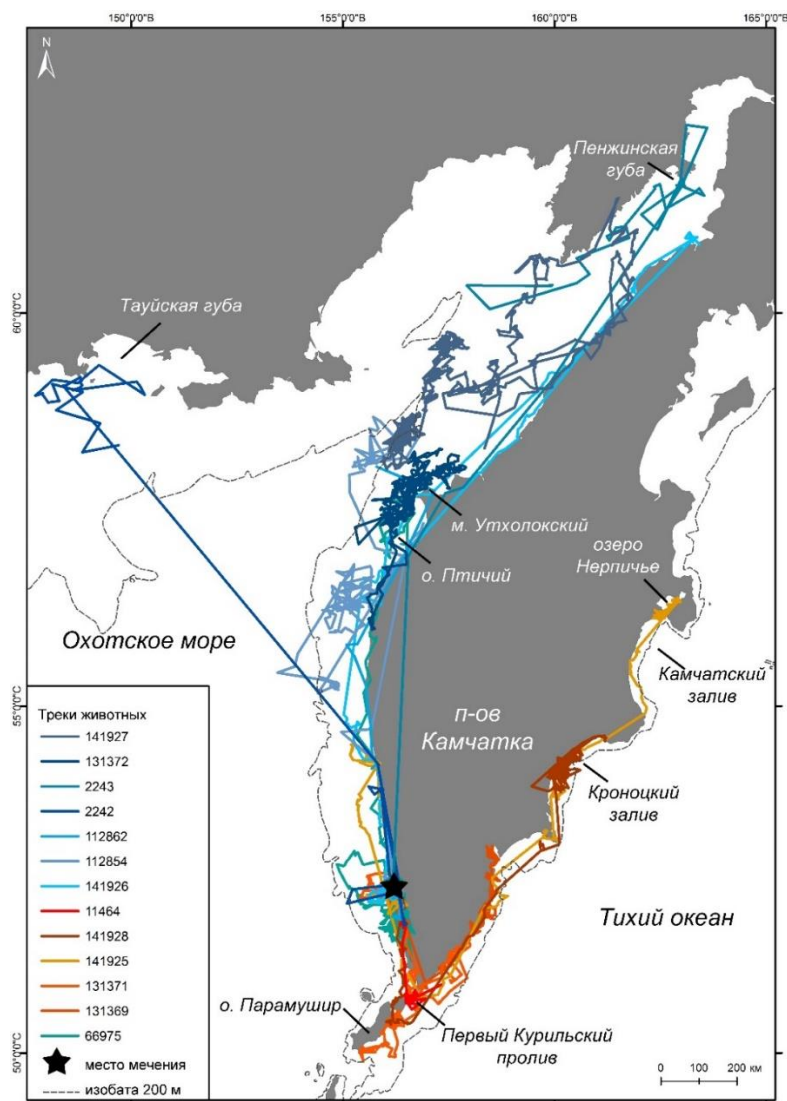


Рисунок 3.1.15. Треки ларг, помеченных на западном побережье Камчатки в устье р. Большая.

3.5. Общие черты и различия в перемещениях

Охотское море

Для сравнения животных, помеченных на западной Камчатке в разные годы и выделения сходных или различных черт в их перемещениях, были взяты два показателя: расстояние от места мечения и расстояние от береговой линии (рис. 3.1.16, 3.1.17.).

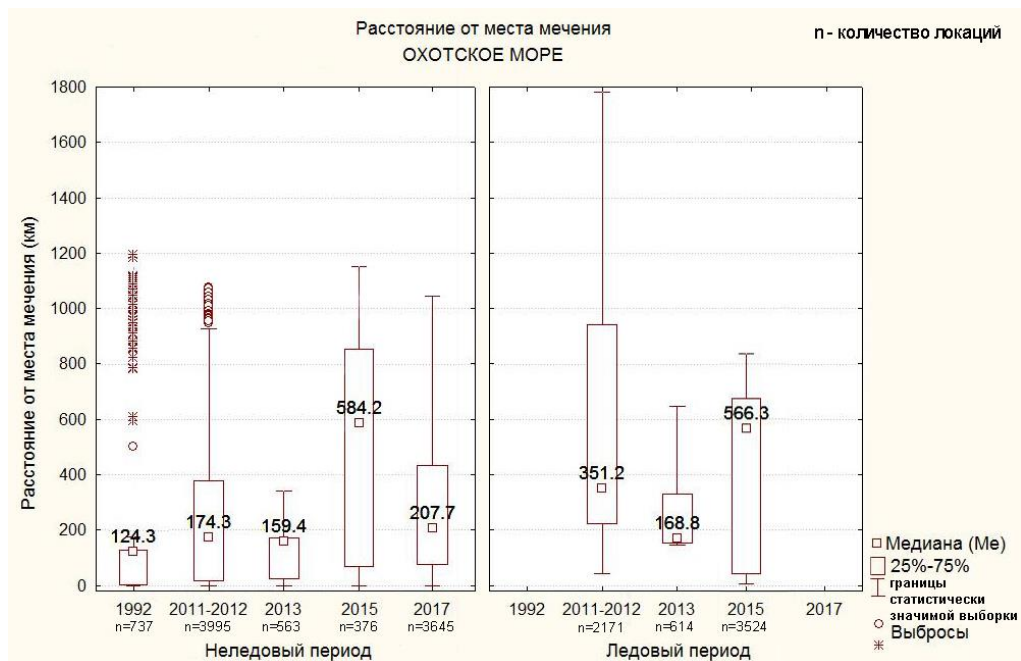


Рисунок 3.1.16. Расстояние от места мечения в неледовый и ледовый периоды для ларг, помеченных в Охотском море в разные годы (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистически значимой выборки, выбросы двух типов определены методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором =1,5 (для выбросов, обозначенных \circ и k-фактором = 3 (для выбросов, обозначенных *).

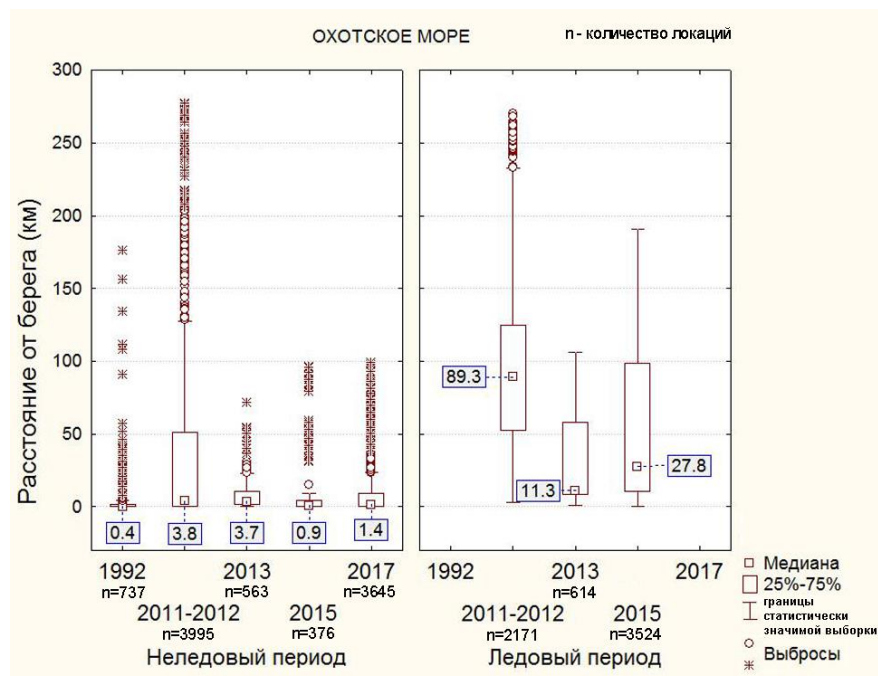


Рисунок 3.1.17. Расстояние от береговой линии в неледовый и ледовый периоды для ларг, помеченных в Охотском море в разные годы (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистически значимой выборки, выбросы двух типов определены методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором =1,5 (для выбросов, обозначенных \circ и k-фактором = 3 (для выбросов, обозначенных *).

Помеченные в различные годы на западной Камчатке ларги вели себя сходным образом в течение неледового периода. Они активно перемещались вдоль побережья. Медианное значение перемещений от места мечения в различные годы составляло 124,3-207,7 км, а максимальное удаление достигало 1200 км по азимуту (рис. 3.1.16.).

Среди всех лет мечения выделяется 2013 год. В Сахалинском заливе в нагульный период ларги существенно меньше удалялись от места мечения. Несмотря на небольшое различие по медианным значениям ($Me=159,4$ км), максимальное расстояние в Сахалинском заливе составило 342 км, в то время как ларги западной Камчатки удалялись почти на 1200 км.

В разных регионах Охотского моря ларги практически не удаляются далеко от берега (Me от 0,4 до 3,8 км в различные годы). За исключением т.н. «вылазок» (кратковременных радиальных миграций в открытое море), удаление от берега не превышало 25 км в 1992 и 2017 гг. и 130 км в 2011-2012 гг (рис. 3.1.17.). Все подобные «вылазки» были совершены ларгами в 2011-2012 гг. на расстояние не более 282 км от береговой линии.

В ледовый нагульный период удалось проследить только животных мечения 2011-2012 и 2013 гг. У всех ларг в Охотском море расстояние и от места мечения, и от береговой линии возрастает (рис. 3.1.16, 3.1.17). Однако, прослеживаются и некоторые различия. Ларги западной Камчатки широко расходятся по акватории ($Me=351,2$), в то время как ларги Сахалинского залива перемещаются недалеко ($Me=168,8$ км). Расстояние от берега также увеличивается ненамного ($Me=11,3$ км с сравнение с $Me=89$ в 2011-2012), так как зиму они проводят в нешироком Татарском проливе. Во все года, кроме 2013, различия между неледовым и ледовым периодами достоверны (коломогоров-смирнов, $p<0,001$).

Необходимо отметить, что удаление от места мечения на расстояния вплоть 1800 км (рис. 3.1.15, ледовый период 2011-2012 гг) наблюдается в самом конце ледового периода. В это время животные, по мере разрушения

льда, перемещались западнее, и оказались на противоположном побережье Охотского моря относительно места мечения.

Берингово море

Для сравнения животных, помеченных на восточной Камчатке в разные годы и выделения сходных или различных черт в их перемещениях, также были взяты два показателя: расстояние от места мечения и расстояние от береговой линии (рис. 3.1.18, 3.1.19.).

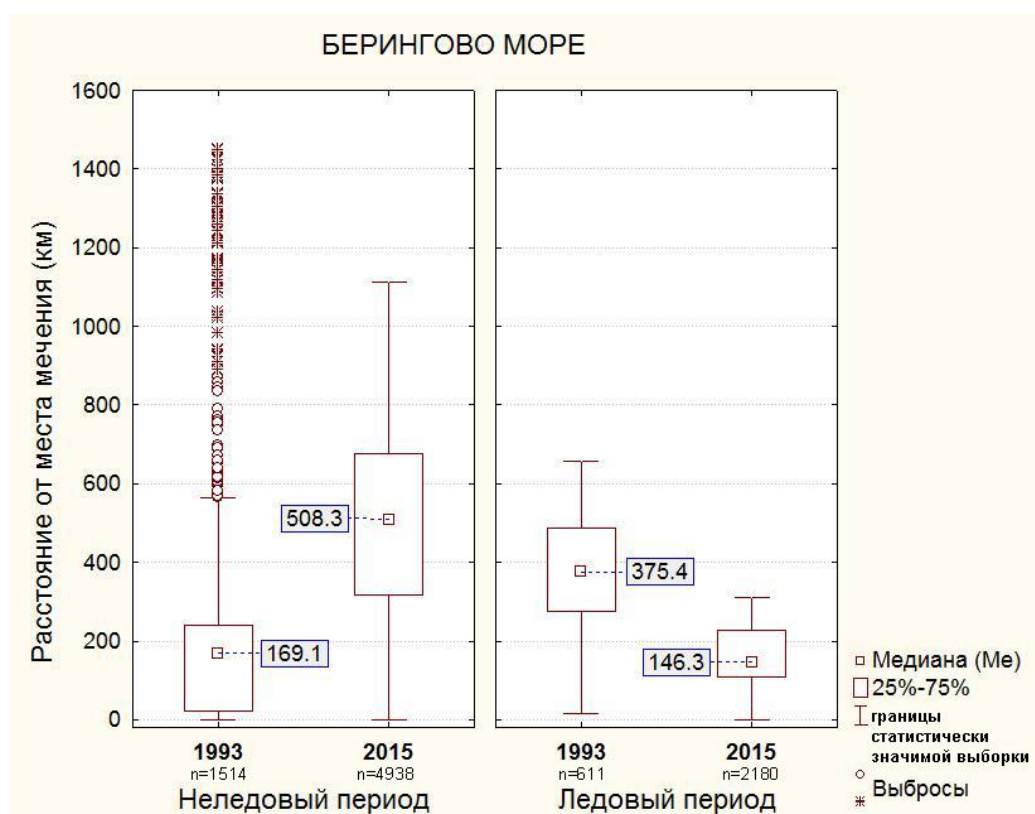


Рисунок 3.1.18. Расстояние от места мечения в неледовый и ледовый периоды для ларг, помеченных в Беринговом море в разные годы (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистической значимой выборки, выбросы двух типов определены методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором =1,5 (для выбросов, обозначенных \circ и k-фактором = 3 (для выбросов, обозначенных *).

В неледовый период животные активно перемещались по акватории, удаляясь на расстояние до 1400 км от места мечения (рис. 3.1.18.). Ледовый период ларги разных годов мечения провели в несколько разных регионах: в 2015 г. животные вернулись практически к месту мечения (Me=146,3 км), а в

1993 – в лежащие рядом акватории ($Me=375,4$). Однако, в оба года мечения расстояние сократилось.

В Беринговом море наблюдается аналогичная с Охотским морем картина по удалённости ларг от берега в *неледовый период*. Животные постоянно находятся у береговой линии ($Me=1$ км и $Me=4,2$ км) (рис. 3.1.19.). Единичные перемещения ларги совершали, удаляясь на расстояние до 176 км от побережья. В ледовый период расстояние от берега возрастает (колмогоров-смирнов, $p<0,001$). В 2015 г. – заметно ($Me=47,7$). В 1993 медиана возросла не настолько явно (4,2 против 1), но существенно увеличился интерквартильный размах.

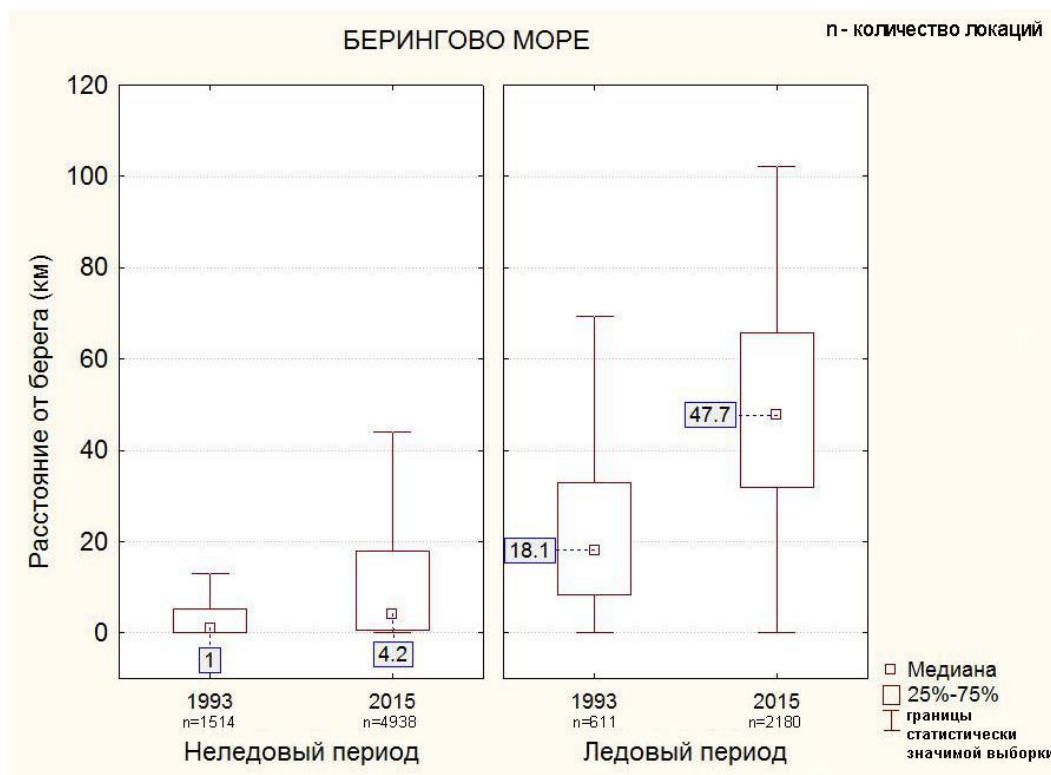


Рисунок 3.1.19. Расстояние от берега в неледовый и ледовый периоды для ларг, помеченных в Беринговом море в разные годы (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистически значимой выборки.

Ларги мечения 1993 г. находились ближе к береговой линии, чем животные в 2015 г. Особенно хорошо различия заметны в ледовый период. Возможно, степень развития льда различалась в эти годы. К сожалению, из-за

низкого качества ледовых карт для 1993 г. мы не можем проверить эту гипотезу.

Сравнение с ларгами из Охотского моря особенно ярко проявляется в степени удалённости от береговой линии. Животные из Берингова моря не удалялись в открытые акватории, удалений более, чем на 100 км практически не наблюдалось.

3.6. Глубина используемой акватории

Охотское море

Ларги, помеченные в 1992 г. вели себя сходным образом в течение большей части времени прослеживания. До 17 ноября они практически (99,4% всех локаций) не регистрировались в акваториях с глубинами более 40 метров (рис. 3.2.1). Только 0,6% всех локаций попали на акватории с глубинами от 40 до 80 м.

В декабре-январе продолжали работать только 2 метки из четырёх, и сведения от них поступали не каждый день. Тем не менее, можно заметить, что оставшиеся ларги переместились в более глубоководные акватории (критерий Колмогорова-Смирнова, $p < 0,001$) и регистрировались в водах с глубинами от 40 до 130 м.

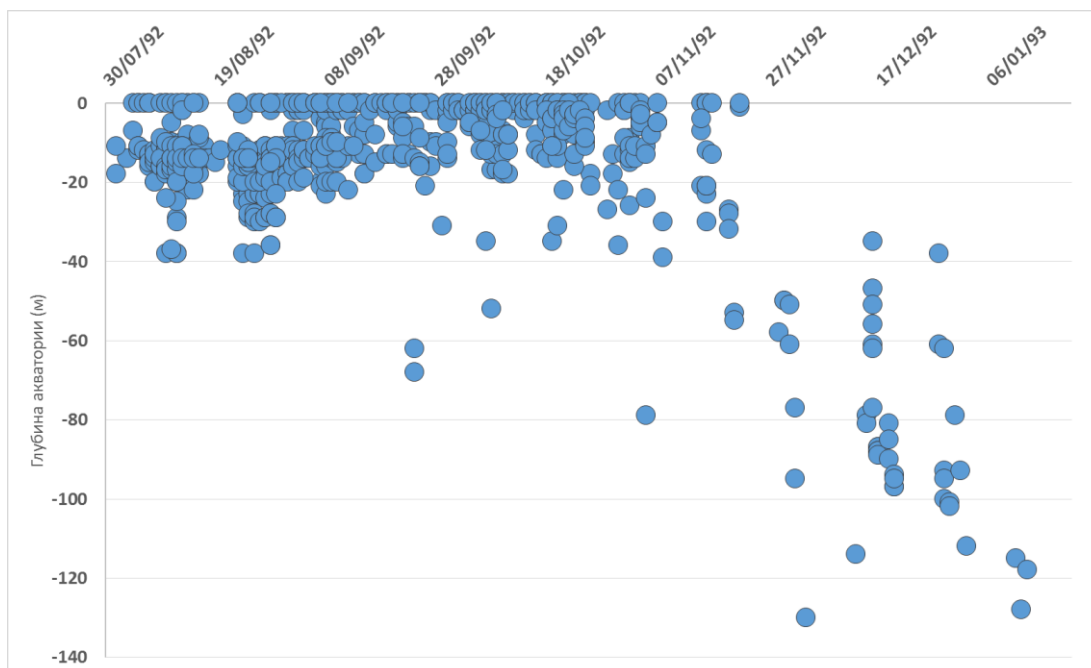


Рисунок 3.2.1 Глубина акватории в точках регистрации ларг меченя 1992 г.

В 2011-2012 гг. ларги вели себя сходным образом в отношении использования акваторий с различной глубиной. До 7 декабря в 2011 и до конца декабря в 2012 животные в основном использовали акватории с глубинами до 50 м (72,7% в 2011 и 88% в 2012 г.). Акватории с глубинами более 150 м. использовались очень редко (3,8% в 2011 г. и 0,5% в 2012 г.) (табл. 3.2.1., рис. 3.2.2).

В конце декабря ларги ушли из мелководных акваторий, количество регистраций в водах с глубинами до 50 м существенно снизилось - до 1,8% в 2011 г. и до 7,3% в 2012. Существенно по сравнению с неледовым периодом возросла доля локаций в водах с глубинами более 200 м (до 24,2% и 19,2% соответственно) (табл. 6). В целом, в ледовый период ларги регистрировались в водах с глубинами до 607 м (2011 г.) и 427 м (2012 г.) (рис. 3.2.2, рис. 3.2.3.).

Глубина акватории (м)	Количество локаций (%)			
	2011		2012	
	До становления льда	После становления льда	До становления льда	После становления льда
меньше 50	72,7	1,8	88,0	7,3
50-100	13,1	15,3	9,1	37,0
100-150	10,3	49,1	2,4	25,1
150-200	1,4	9,6	0,5	11,4
больше 200	2,4	24,2	0	19,2

Таблица 6. Количество локаций, зарегистрированных в водах с определенной глубиной по результатам мечения ларг в Охотском море в 2011-2012 гг.

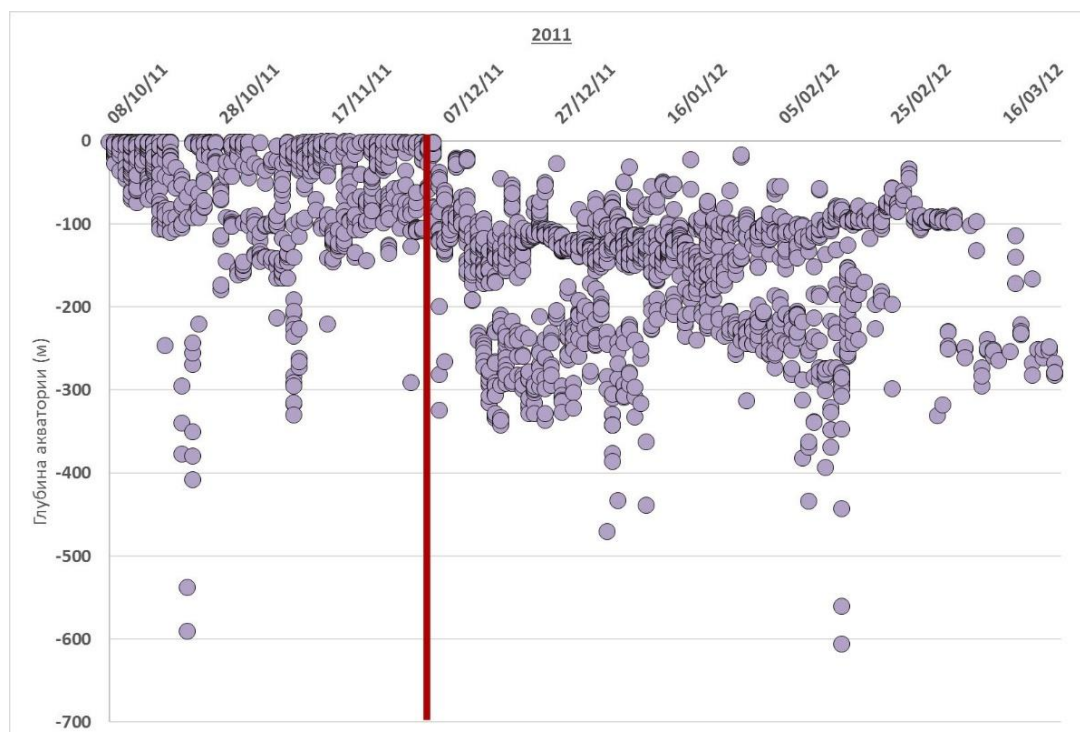


Рисунок 3.2.2. Глубина акватории в точках регистрации ларг мечения 2011 г. Красной линией показана дата начала становления льда.

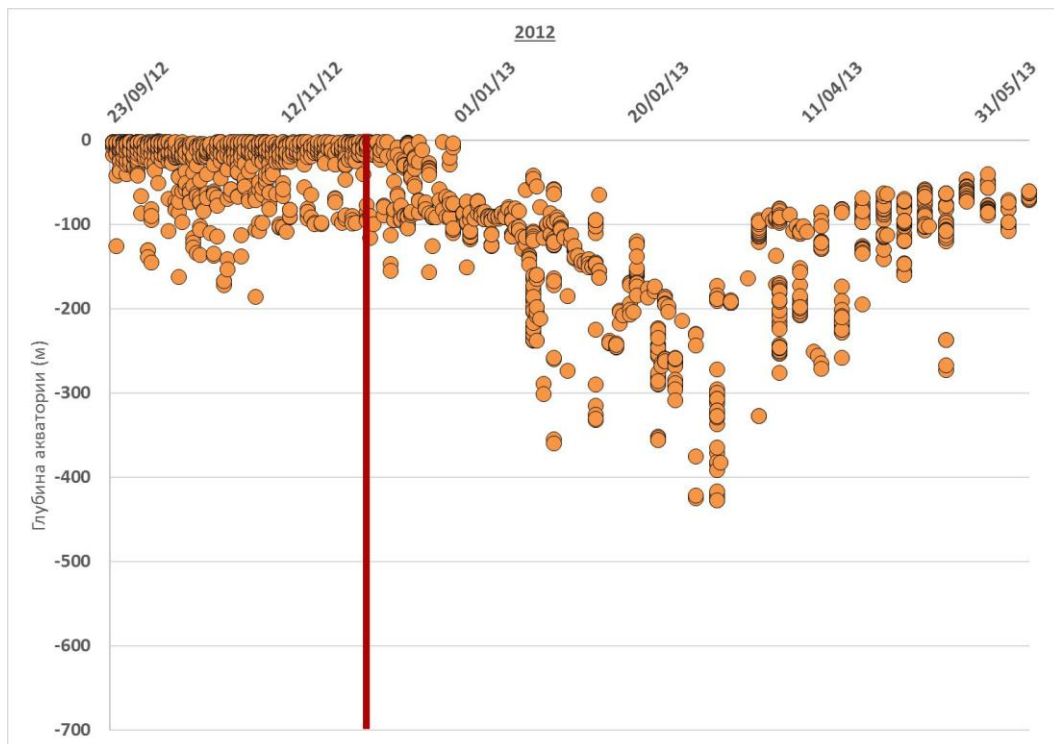


Рисунок 3.2.3. Глубина акватории в точках регистрации ларг мечения 2012 г. Красной линией показана дата начала становления льда.

В 2012 г. передатчики проработали максимальное время за весь период работ. Последняя метка прекратила работу в середине июня. В апреле-мае происходило постепенное возвращение животных в районы с глубинами менее 100 м (рис. 3.2.3).

В 2015 г. тюлени были помечены только во второй половине ноября. До 9 декабря животные мало (3,7% локаций) регистрировались в акваториях с глубинами больше 100 м, после – чаще (25,9% локаций) (рис 3.2.4), что является достоверными различиями (критерий Колмогорова-Смирнова, $p < 0,001$).

В течение всего прослеживания животные не регистрировались в акваториях с глубинами более 300 м.

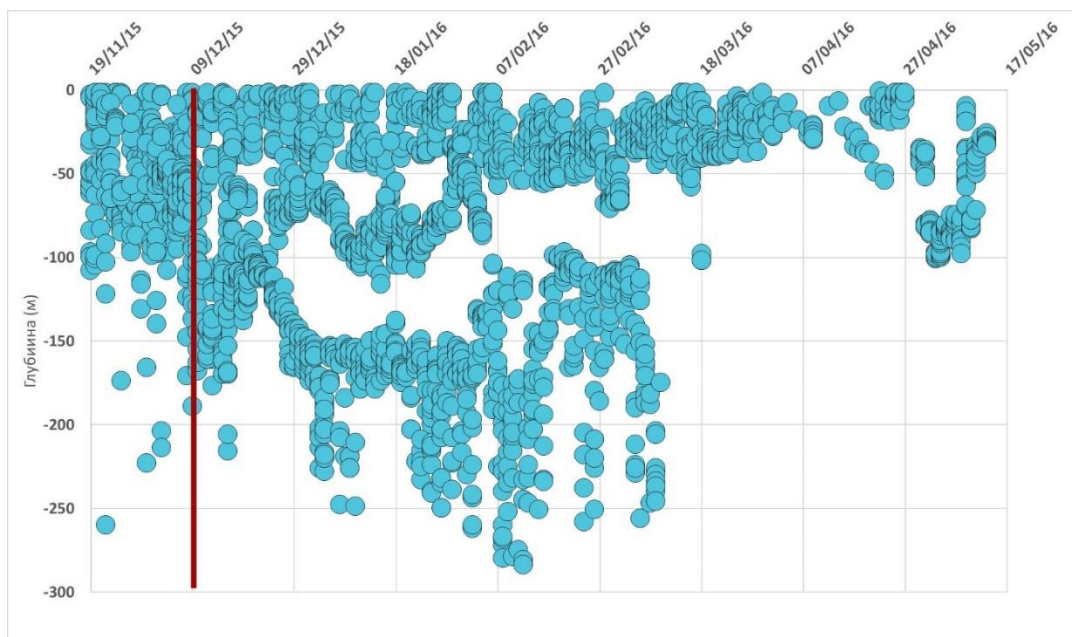


Рисунок 3.2.4. Глубина акватории в точках регистрации ларг мечения 2015 г. Красной линией показана дата начала становления льда.

Последнее проведённое в 2017 г. в Охотском море мечение показало следующее распределение по акватории. В период до 10 сентября ларги мало использовали акватории с глубинами более 150 метров (0,5% всех локаций) (рис.3.2.5.). После этого – регистрируются в акваториях с глубинами до 400 м, однако, в отличие от данных 1992 и 2011-2012 гг ларги продолжают регистрироваться и на мелководье (67,9% локаций – в акваториях с глубинами менее 50 м). Достоверных различий в эти два периода не наблюдается.

В данных есть равномерные пробелы, так как для экономии заряда аккумуляторов метки были запрограммированы с августа по апрель передавать данные только в определенные даты.

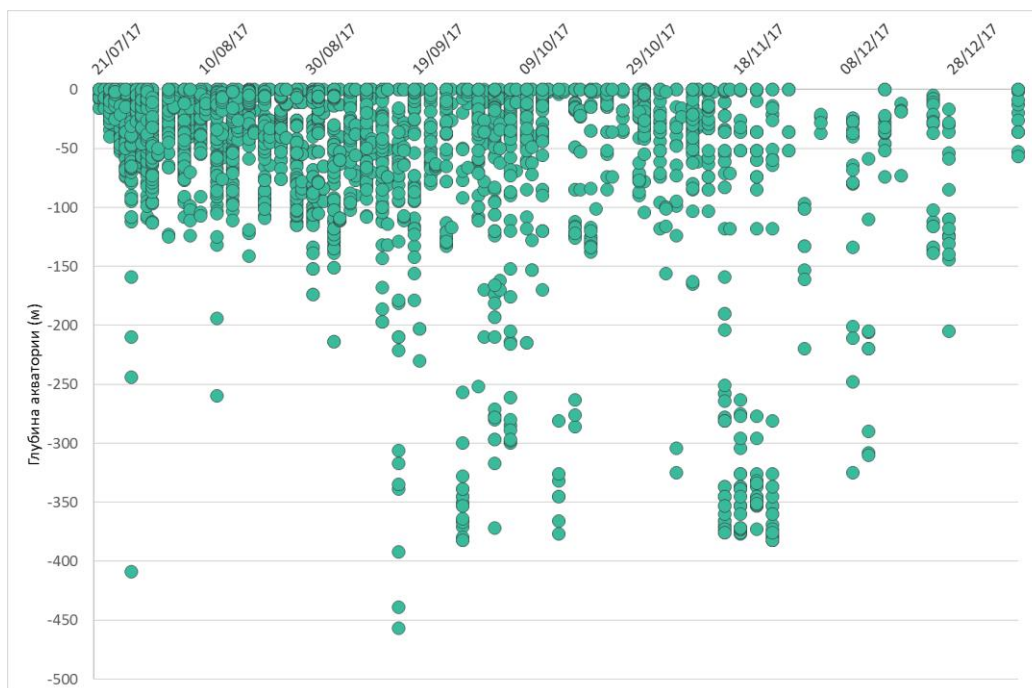


Рис. 3.2.5. Глубина акватории в точках регистрации ларг меченя 2017 г.

Ларги, меченные на западной Камчатке, вели себя в отношении выбора акваторий по глубинам сходным образом. В течение лета и осени они выбирали воды мельче 200 м (в 2011 и 2012 гг.) или даже мельче 50 м (в 1992 г.)

Зимой и весной переходили в более глубокие акватории, регистрировались в водах с глубинами до 600 м. При этом практически не использовали воды до 50 м глубиной, а также мало регистрировались на изобатах 150-200 м в 2011-2012 гг. и 100-150 м в 2015 г. по сравнению с более мелкими и более глубокими водами. Последней особенности мы не наблюдали в 1992 г., что может быть связано с небольшим количеством данных.

Описанная закономерность не прослеживалась у животных меченя 2017 г. У них не заметно какое-либо изменение использования глубин. В течение всего времени прослеживания использовали воды с глубинами до 450 м, в основном регистрируясь в акваториях до 150 м.

В те годы, когда удавалось отследить ледовую обстановку, уход в более глубокие воды совпадал с началом формирования припая. Ледовые карты для 1992 года недоступны, однако, можно предположить, что ларги 1992 г.

мечения также начали перемещаться в открытое море в связи с формированием льда. Среднеголетние даты формирования льда в Охотском море также подтверждают это предположение.

Берингово море

Ларги, меченые в 1993 г. перемещались по акватории следующим образом. До 12 декабря все животные находились в очень мелких водах до 120 м (рис. 3.2.7.), причём подавляющая часть локаций (96,1%) регистрировалась в водах с глубинами менее 50 м, а 72,6% - в водах мельче 10 м.

После 12 декабря животные использовали акваторию гораздо активнее. Несмотря на то, что в большинстве случаев (89,5%) они регистрировались в тех же водах мельче 120 м, 10,5% локаций приходится на очень глубоководные акватории вплоть до 5256 м (рис. 3.2.6.).

Стоит ещё раз отметить, что речь идёт не о глубинах погружений животных, но о глубине тех акваторий, которые они используют для перемещений.

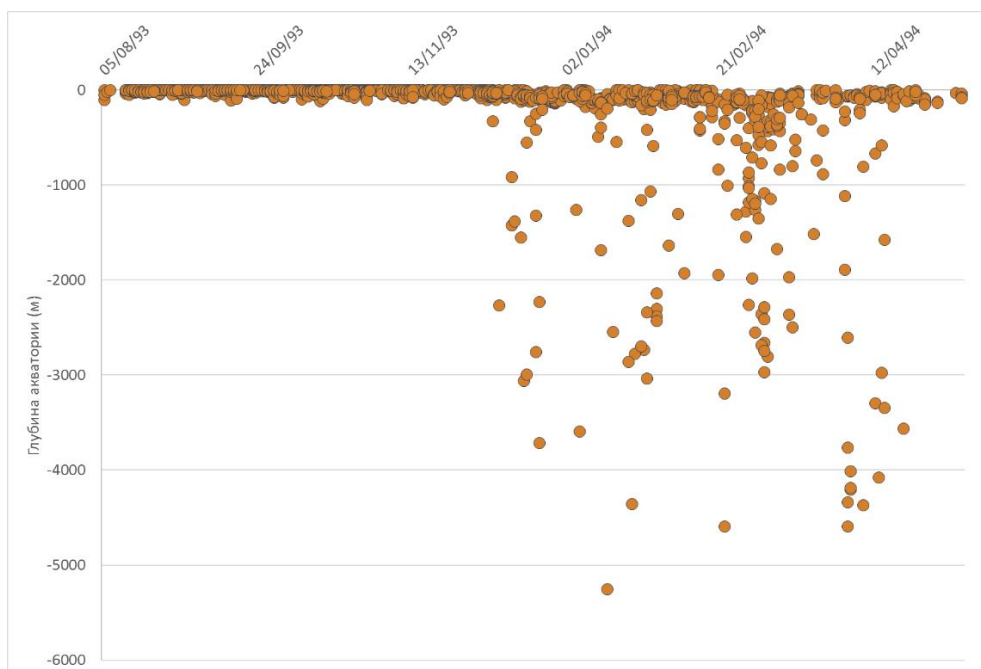


Рис. 3.2.6. Глубина акватории в точках регистрации ларг мечения 1993 г. за всё время прослеживания.

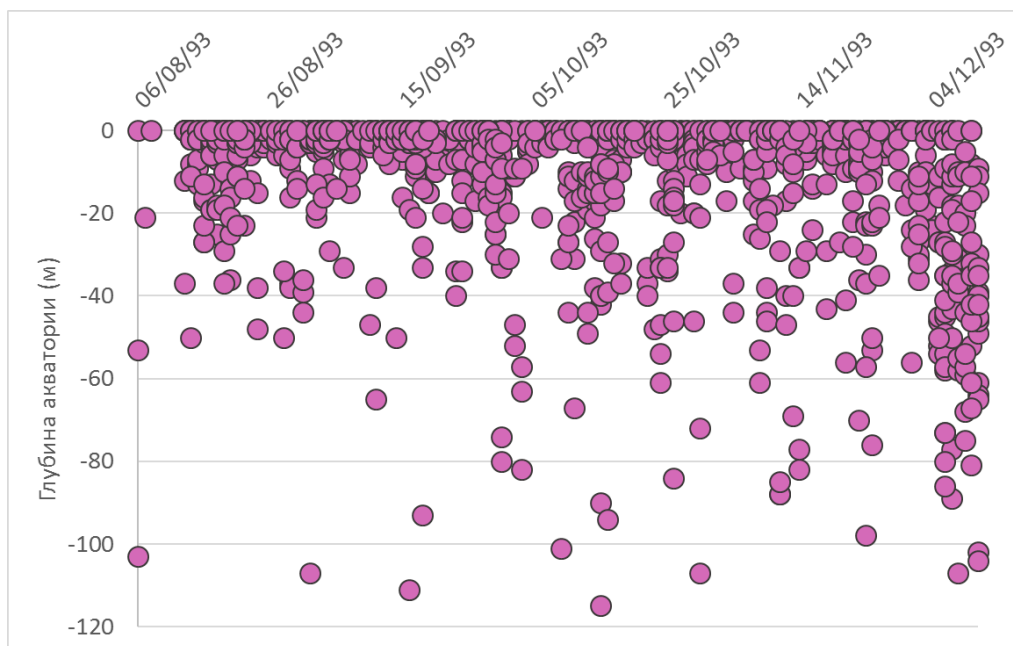


Рис. 3.2.7. Глубина акватории в точках регистрации ларг мечения 1993 г. с момента мечения до 11 декабря 1993 г.

Мечение 2015 г. в Беринговом море показало очень сходную картину. Выбор акваторий ларгами различается. Летом-осенью они предпочитали акватории до 300 м., причём подавляющее большинство локаций (93,9%) приходилось на глубины до 100 м, а 75,1% локаций – на глубины до 50 м (рис. 3.2.9.).

После 9 декабря картина меняется. Ларги начинают встречаться в более глубоких водах. Зарегистрировано нахождение ларги в акватории с глубиной 5415 м (рис. 3.2.8.).

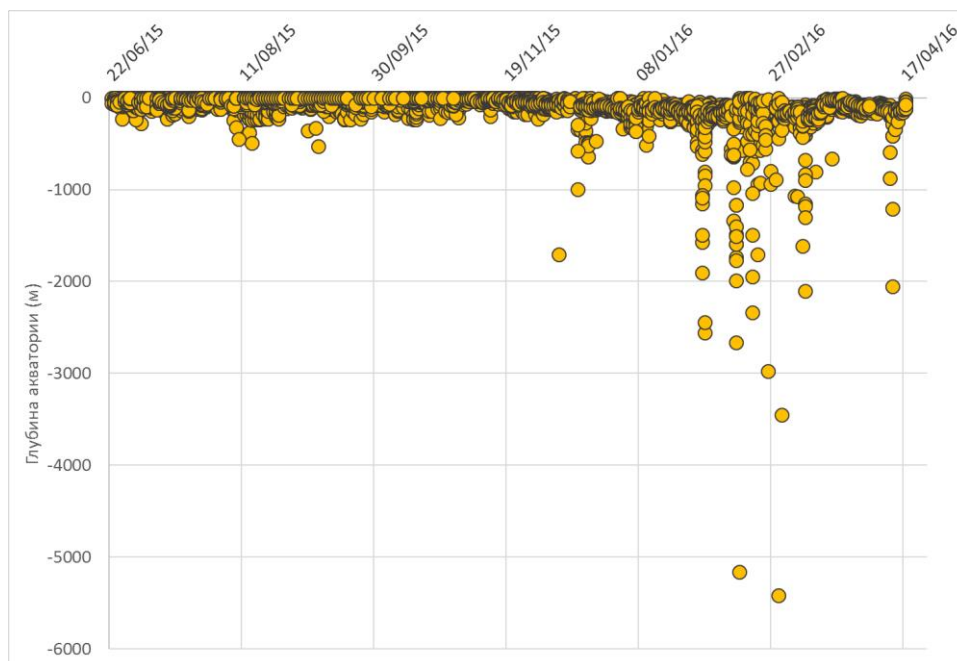


Рис. 3.2.8. Глубина акватории в точках регистрации ларг мечения 2015 г. за всё время прослеживания. Красной линией показана дата начала становления льда.

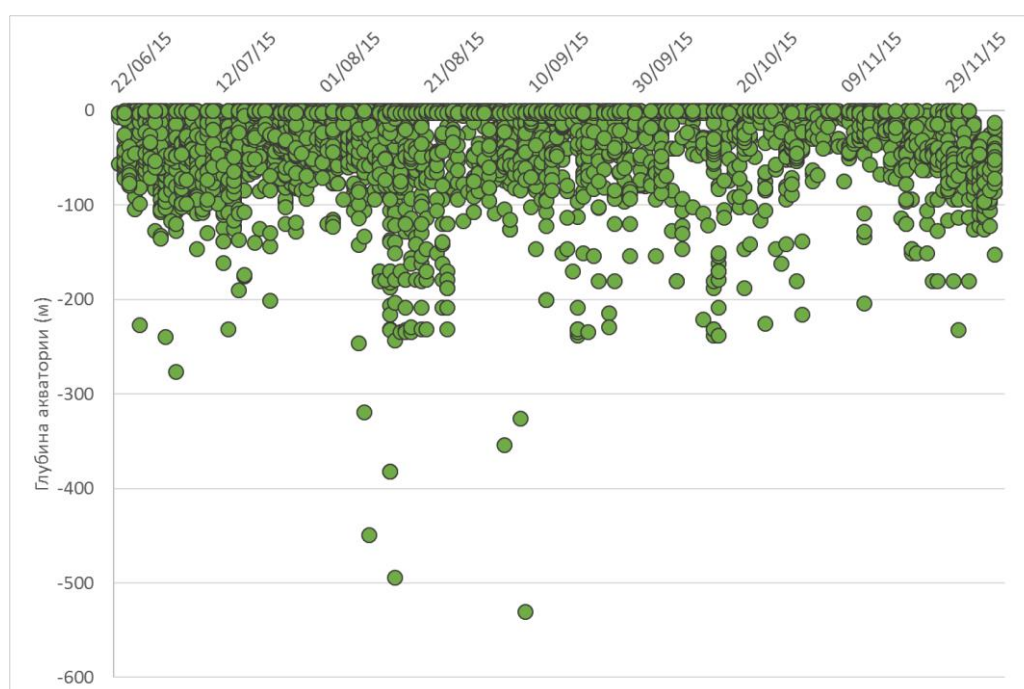


Рис. 3.2.9. Глубина акватории в точках регистрации ларг мечения 2015 г. с момента мечения до 10 декабря 2015 г.

Ларги, меченые в разные годы в Беринговом море, демонстрировали абсолютно одинаковую стратегию в выборе акваторий для перемещений. Годовой цикл делится на использование неглубоких вод (в основном – до 120

м) в течение лета и осени и перемещение в более глубокие с отдельными заходами за изобату свыше 5000 м.

Для мечения 2015 г переход в более глубокие акватории совпал с временем развития припайного льда. Качество карт 1993 г не позволяет нам проследить даты формирования ледового покрова, но можно предположить, что лёд загородил ларгам выход на побережья примерно в середине декабря.

Погружения

На некоторых передатчиках были установлены также датчики глубины погружения. Такие метки использовались в 1992, 1993, 2015 и 2017 гг.

За время работы передатчиков, установленных в 2015 г. было зафиксировано 73430 погружений. Максимальная глубина погружения составила 380 м. Самка №48832 занырнула на эту глубину 11 марта 2016 г.

Большая часть погружений ларг длилась 1-2 минуты (28,7%). Далее с увеличением длительности количество погружений сокращается.

Практически все (99,9% погружений) длились менее 10 минут (рис. 3.2.10.).



Рисунок 3.2.10. Процент погружений различной длительности

До 18 ноября ларги практически не ныряли на глубины более 100 м (98,6% всех погружений). После этого животные переместились в более глубокие воды, и глубина погружений также изменилась. Уменьшилась доля погружений на глубину до 100 м - тюлени ныряли в 79,1% случаев. Почти пятую часть (19,7% всех погружений) составили занырявания на глубины до 100 до 200 м. Лишь малая часть погружений (1,17%) приходилась на глубины более 200 метров.

В контексте вопроса о возможности ларги адаптироваться к различным условиям важны не только сведения об абсолютной глубине заныряваний, но и информация об относительном использовании водяного столба. На рис. 3.2.11. представлена статистика по погружению животных и глубинам моря, в которых эти погружения были совершены.

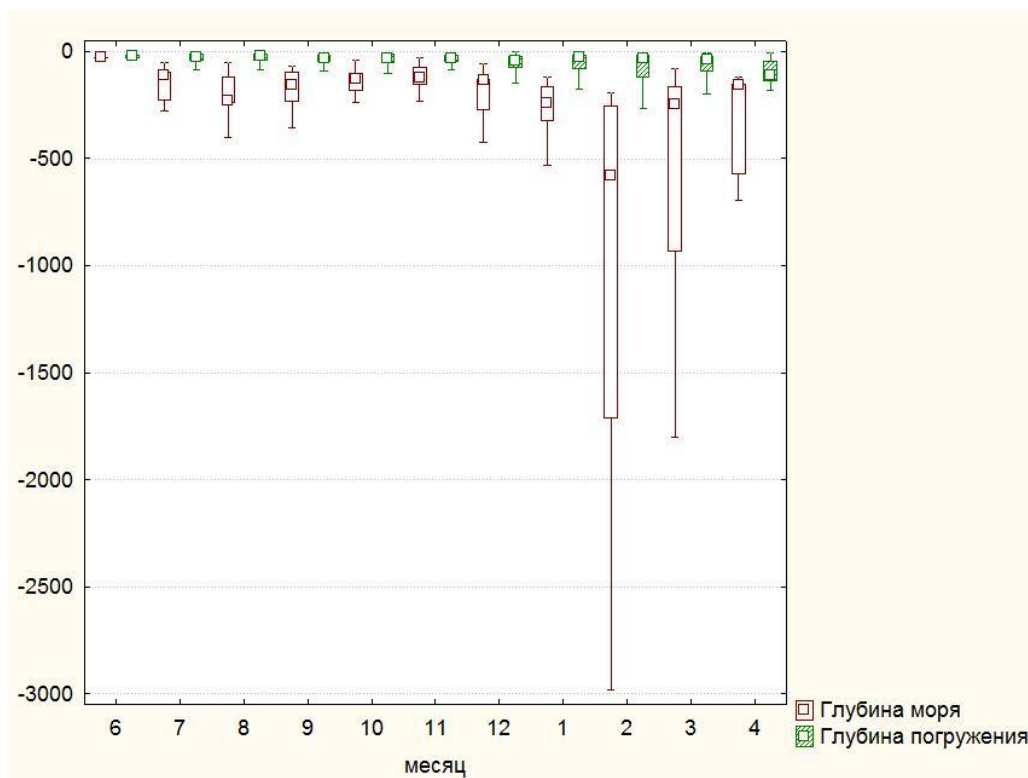


Рисунок 3.2.11. Глубина погружения животных мечения 2015 года в Беринговом море и глубина моря в местах этих погружений (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистически значимой выборки. Для упрощения понимания графика убраны точки, вышедшие за пределы статистически значимой выборки.

Как видно из рисунка 3.2.11 глубины моря, в которых регистрировались животные, сильно увеличиваются в период с января по март. Из-за масштаба на рисунке не очень хорошо видно, что происходит с глубиной погружения, поэтому эти графики вынесены на отдельный рисунок (3.2.12).

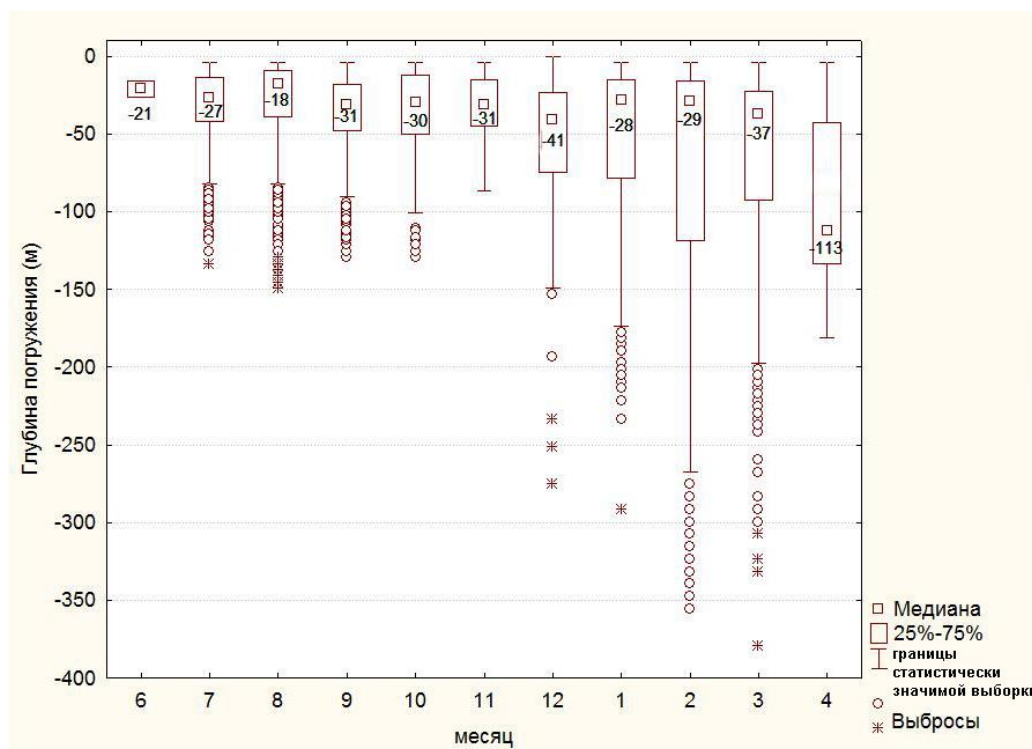


Рисунок 3.2.12. Анализ погружений ларг мечения 2015 года в Беринговом море (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистической значимой выборки. Выбросы двух типов определены методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором = 1,5 (для выбросов, обозначенных ° и k-фактором = 3 (для выбросов, обозначенных *).

За все месяцы прослеживаний медианное значение глубины занырявания животных меняется мало. Только в апреле наблюдались существенные изменения. Тем не менее, очевидно, что в период с декабря по март животные, хоть и нечасто, но начинают нырять на гораздо большие глубины, чем в иные месяцы.

3.7. Ледовая обстановка

Охотское море

Формирование припая началось в первой трети декабря (5 декабря в 2011 и 10 декабря в 2012 гг.). Весь декабрь ларги практически не регистрировались среди льда, на открытую воду попали 90,1% всех локаций (рис. 3.3.1.). Однако уже в январе соотношение долей между льдами различных типов сильно меняется, и в феврале максимально используемым льдом становится однолетний лёд (77,2%). Доля локаций, попавших на такой лёд, ещё увеличивается в марте (89,5%), а затем уменьшается (68,5% в апреле и 45,9% - в мае). К началу лета лёд в Охотском море постепенно исчезает, локация всё больше попадают на область открытой воды (54,1% в мае и 100% в июне).

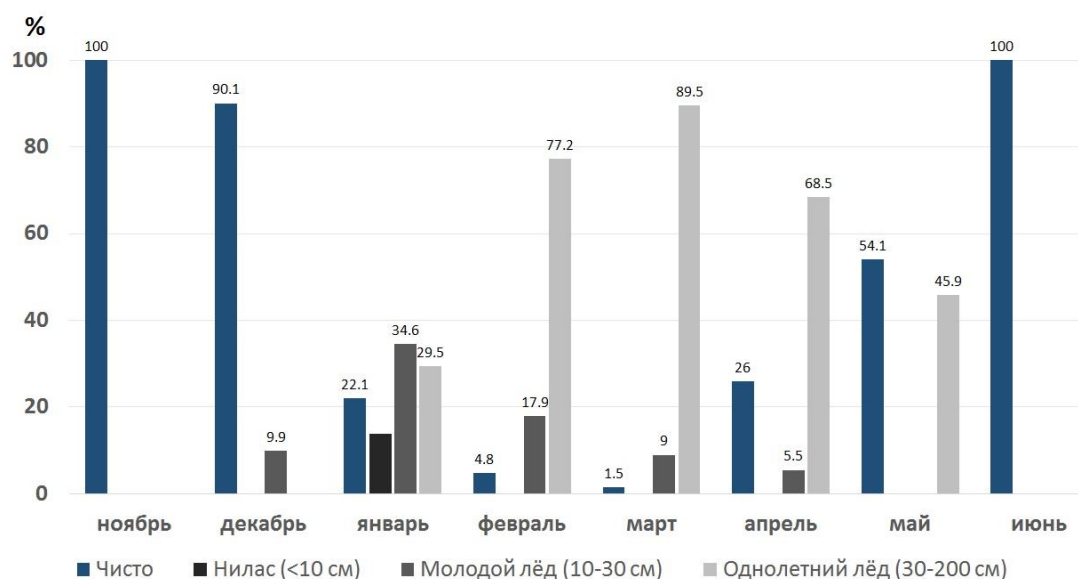


Рисунок 3.3.1. Использование разных типов льда в Охотском море ларгами мечения 2011 и 2012 гг.

Кроме наличия-отсутствия льда значимой для тюленей характеристикой является, например, сплоченность (концентрация) ледового покрова. По этому параметру наибольший процент локаций (от 62 до 95%) практически во все месяцы попадал на лёд максимальной сплоченности – 9-10 баллов.

Исключение составили только декабрь и январь. Лёд малой сплоченности (2-6 баллов) мало интересовал животных (рис. 3.3.2.).

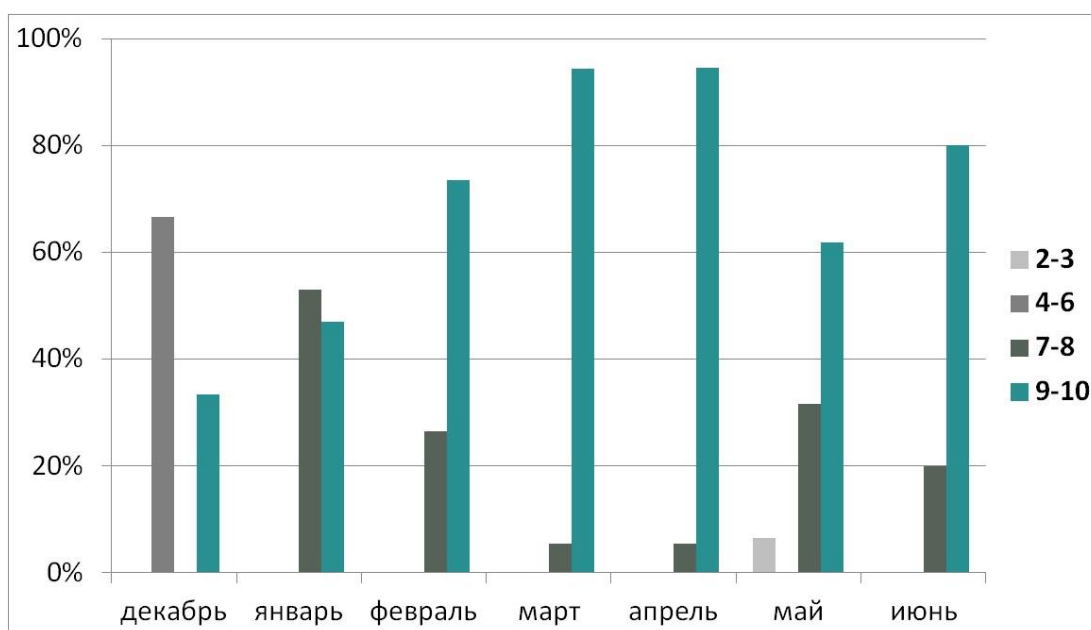


Рисунок 3.3.2. Использование льда различной концентрации ларгами в Охотском море. Разными цветами обозначена сплочённость льда, выраженная в баллах.

Анализ ледовой обстановки был проведён не для всех лет. Качество ледовых карт 1992-1993 гг. не позволяет сопоставить их с данными о перемещениях животных.

Для ларг мечения 2015 года в устье р. Большая анализ ледовой обстановки проведён не был.

Последний передатчик, установленный в 2017 г., прекратил работу 22 января. В районах перемещений ларг лёд находился только в Кроноцком заливе со второй половины декабря. До окончания работы передатчиков он представлял собой очень тонкую полосу припайного льда, которая не закрывала побережье и не преграждала ларгам выход на берег. В связи с этим анализ ледовой обстановки для ларг невозможен. По использованию акваторий с различными глубинами также не наблюдается каких-либо изменений, которые могут быть признаком начала ледового периода в жизни тюленей.

Берингово море

Лёд в Беринговом море в местах регистрации ларг (побережье Камчатки) начал появляться в ноябре. Ларги, меченые в 2015, уже в ноябре начали отмечаться среди молодого льда. В декабре доля этих регистраций возросла до 71,4% и появились первые локации среди однолетнего льда. С января по апрель тюлени преимущественно регистрировались среди однолетнего льда (от 45,1 до 72,7% локаций) (рис. 3.3.3.).

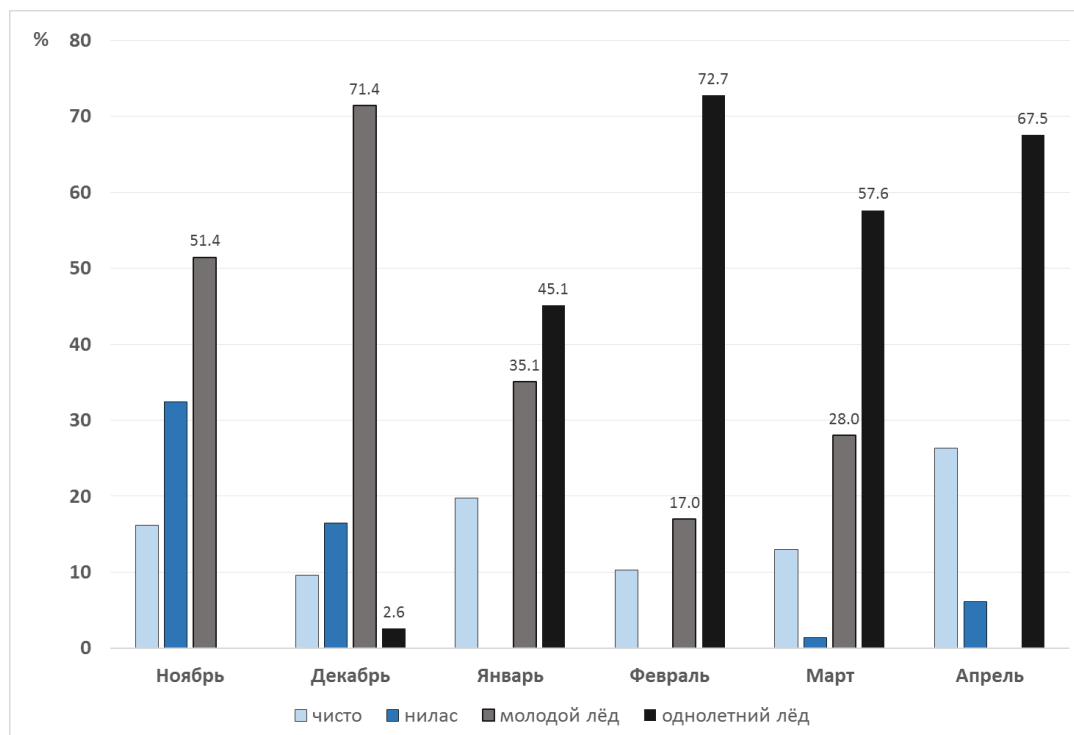


Рисунок 3.3.3. Использование разных типов льда ларгами в Беринговом море.

Что касается сплоченности льда, то в течение ледового периода большая часть локаций (от 67,5 до 98,2%) ежемесячно попадала на лёд высокой сплоченности (9-10 баллов). Исключение составляет только ноябрь, когда льды высокой сплоченности ещё не сформировались. Среди льда средней сплоченности (4-8 баллов) локаций существенно меньше, среди 2-3 балльного льда – не наблюдаются вовсе (рис. 3.3.4).

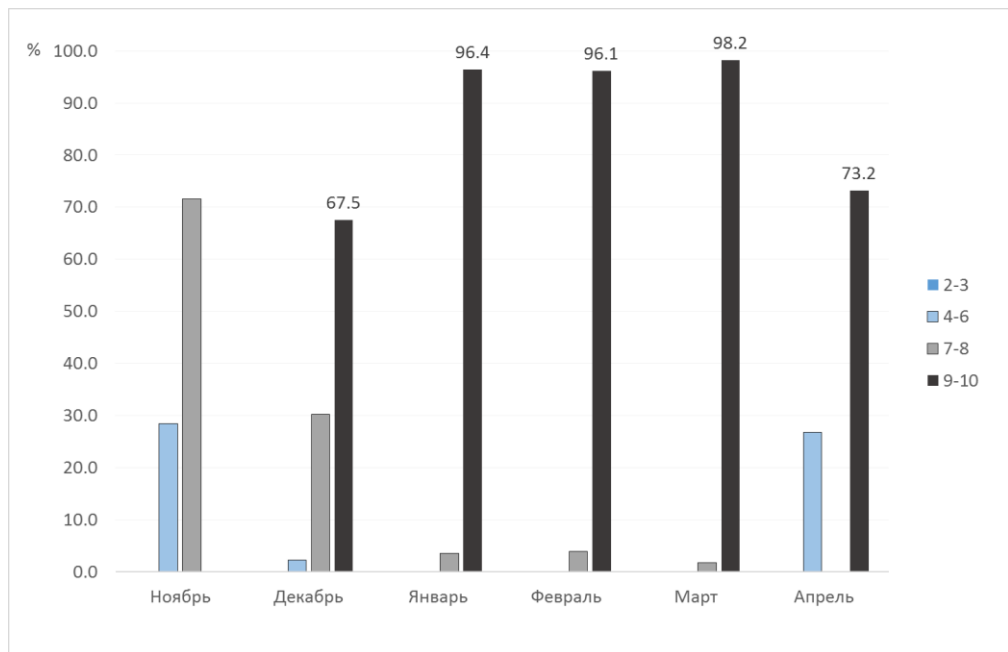


Рисунок 3.3.4. Использование льда различной концентрации ларгами в Беринговом море. Разными цветами обозначена сплочённость льда, выраженная в баллах.

В 1993 г. качество ледовых карт было крайне низким. Оно не позволяет сопоставить эти данные с сведениями о перемещениях животных. Анализ ледовой обстановки для мечения этого года проведен не был.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые проведенное в Охотском море и в российской части Берингова моря мечение дало большое количество информации о тюленях, которую невозможно было получить иными методами.

Для обработки и сравнения данных мы использовали передатчики, проработавшие больше 50 дней. Даже такая продолжительность работы даёт представление о миграционном поведении животного в какой-то период года. Передатчики, проработавшие до апреля, скорее всего были утеряны при линьке тюленей. Причины прекращения работы передатчиков до периода линьки определить невозможно.

Использование акваторий Охотского и Берингова морей ларгами в различные периоды имеет как сходства, так и различия.

4.1. Неледовый период

В течение неледового периода все животные, помеченные в *Охотском море* на западной Камчатке в различные годы, активно использовали побережье полуострова, в основном - устья крупных рек. Во всём Охотском море западная Камчатка - это область регистрации максимального количества ларг в летне-осенний период (Трухин, 2005). В конце лета-начале осени здесь регистрировалось более 30 лежбищ, численность на некоторых из них достигала 4-5 тыс. тюленей (Бурканов, 1988; Бурканов, 1990; Косыгин и др., 1986). Такое количество животных привлекает, в первую очередь, высокое скопление нерестящихся в реках лососёвых рыб (Шунтов, 1985). Неудивительно, что и спустя более, чем 20 лет мы наблюдаем, что животные по-прежнему выбирали этот район для нагула.

Некоторые авторы (Бурканов, 1990; Трухин, 2005) отмечали возможность активного обмена животными между лежбищами западной Камчатки. Такие выводы делались при наблюдении одновременного

снижения численности тюленей на одном лежбище и увеличения – на другом. Однако, без индивидуального мечения отсутствует уверенность в том, что это одни и те же особи. Проведённое нами спутниковое мечение подтверждает эти утверждения: ларги постоянно совершали вдольбереговые миграции, останавливаясь на 1-4 дней. Места таких остановок были привязаны к устьям различных рек. Наиболее часто животные останавливались в устье р. Тигиль, у северного мыса Бухты Квачина, в устье р. Морошечная, у п. Опала, в устье р. Большая и других местах.

Сходным образом перемещались вдоль восточного побережья Камчатки животные *Берингова моря*. Использовалась в основном вдольбереговая акватория с длительными остановками в различных заливах – Карагинском, Корфа, Олюторском и в устьях многочисленных рек от м. Олюторский до м. Наварин. Как и на западном побережье, животные не проводили нагульный период в одном месте, а перемещались между устьями рек.

Существенная разница наблюдалась в перемещениях ларг из разных регионов Охотского моря. И на западном, и на восточном побережьях Камчатки удаления от места мечения в неледовый период превышало 1000 км. Подобные протяженные нагульные миграции ларг (до 1500 км) известны благодаря мечению в Чукотском и Беринговом (Lowry et al., 1998, 2000) и Японском (Trukhin, Mizuno, 2002; Трухин, Катин, 2004) морях. Это означает отсутствие привязанности каждой особи к какому-либо определенному лежбищу или участку побережья (Трухин, 2005). Животные постоянно перемещаются между отдельными лежбищами, проводя на них по несколько дней (Lowry et al., 1998). Животные, нагуливающиеся в Сахалинском заливе, перемещались по акватории значительно меньше (Соловьёва и др., 2016). Только Сахалинский залив является местом, к которому ларги сильно привязаны в течение нагульного периода.

В обоих регионах (Охотское и Берингово море) распределение в неледовый период рядом с береговой линией обуславливало и использование

неглубоких вод для перемещений. На обоих побережьях Камчатки распределение ограничивалось изобатой 200м, причём большая часть перемещений происходила в водах до 100 м глубиной. В целом, отличий в поведении меченых ларг в неледовый период от описанного в литературе (Федосеев, 2005) не наблюдается.

Использование мелководных районов вдоль береговой линии свойственно всем настоящим тюленям, обитающим в дальневосточных морях (Наумов, 1941; Пихарев, 1941; Косыгин и др., 1986; Трухин, Блохин, 2003; Трухин, 2005; Boveng et al., 2009), за исключением крылатки (*Histriophoca fasciata*) (Бурдин и др., 2009; Lowry, Boveng, 2009; Boveng et al., 2013).

Такое распространение определяется двумя параметрами. Берега и прибрежные валуны используются животными для отдыха, сна и окончания линьки, которая иногда длится вплоть до июля (Крылов и др., 1964, Тихомиров, 1964). Второй важный параметр – наличие объектов питания. Летом и в начале осени в рационе ларги отмечено немало видов рыб – сельдь, песчанка, камбала, навага, минтай, мойва, лососёвые (Инукай, 1942; Бухтияров, 1990; Бурканов, 1991; Федосеев, 2005), а также ракообразные и головоногие (Николаев, Скалкин, 1975).

Однако, для ларги отмечается очень высокая лабильность и способность переключаться с одного вида корма на другой, обычно наиболее массовый для данного региона и сезона вид рыбы или беспозвоночных (Трухин, 2005). В подтверждение высокой вариативности ларги хочется остановиться на животных, обитающих в летне-осенний период в эстуарии р. Большая. По данным Бурканова (1990а) в период до 20 августа в отдельные годы горбуша и голец составляли более 96% рациона ларги, хотя в это время на нерест шли и другие лососёвые (кета, нерка, сима). Стенофагия объясняется размерами рыб: горбуша, не такая крупная, как другие лососёвые, и тюленям проще ловить данный вид. Позже, в сентябре, когда другие виды лососёвых отсутствовали, ларга в этом же эстуарии начинала питаться более крупным кижучем (Бурканов, 1990б). В связи с этим многие береговые местообитания

при наличии достаточного количества объектов питания из длинного списка пищевых объектов могут становиться подходящими для ларг в летний период.

Многими авторами (Лунь, 1935; Никулин, 1937; Чугунков и др., 1984; Косыгин и др., 1986; Махнырь, Перлов, 1988; Бурканов, Косыгин, 1991 и др.) отмечается, что на западном побережье Камчатки в летне-осеннее время основу питания ларги составляют лососёвые (*Salmonidae*). Как основные объекты питания указываются горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*), кета (*Oncorhynchus keta*), нерка (*Oncorhynchus nerka*), голец (*Salvelinus alpinus*), кижуч (*Oncorhynchus kisutch*) (Чугунков и др., 1984), у южной оконечности Камчатки к этому списку добавляется кумжа (*Salmo trutta*) (Косыгин и др., 1986). Хотя по данным Чугункова (1984) кета и кижуч крупны для ларги, и часто могут вырываться из пасти, питание этими видами неоднократно было зарегистрировано как визуально при охоте (Косыгин и др., 1986), так и по содержанию остатков в желудках ларги (Стус, 2002).

Согласно Антонову (2011) на западном побережье п-ова Камчатка находится около 50 нерестовых рек, которые играют различную роль в воспроизводстве различных видов лососёвых.

В воспроизводстве горбуши основное значение среди них играют р. Большая и р. Утка, р. Опала (рис. 4.1.1. А) На западном побережье более поздний срок нереста горбуши длится с конца июня до начала сентября, пик – вторая половина июля – вторая половина августа.

Важнейшие нерестилища кеты находятся в районе р. Опала, р. Тигиль, р. Хайрюзова. Велик вклад и рек северной части ареала, находящихся в Пенжиском заливе (рис. 4.1.1. Б). По срокам нереста вид разделяется на весеннюю (с апреля по июль), летнюю (с конца июня до сентября) и осеннюю (с конца августа по ноябрь) популяции (Николаева, Овчинников, 1988).

Нерка на западном побережье Камчатки встречается только в бассейне р. Большая, остальная часть популяции нерестится на восточном побережье полуострова.

Р. Большая также является основным нерестовым водоемом для кижуча, здесь нерестится 22% популяции (рис. 4.1.1. В).

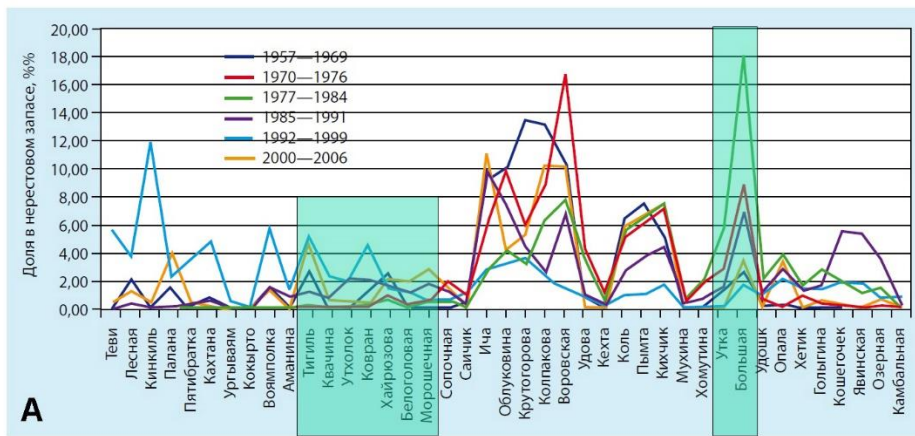
Наиболее значимыми в неледовый период участками для помеченных нами ларг оказались районы устья р. Тигиль, северный мыс бухты Квачина, устье р. Морошечная, область в районе п. Опала и устья рек Утка и Большая. Все перечисленные районы (отмечены зеленым цветом на рис. 4.1.1.) являются одними из важнейших в воспроизводстве лососёвых рыб на западном побережье Камчатки, и рыбы в исследуемый период находятся там в достаточном количестве.

На рис. 4.1.1 также видно, что высокие концентрации горбуши и кеты также наблюдаются в устьях рек от Сопочной до Хомутина. Однако, помеченные нами ларги не выбирали устья этих рек в качестве ключевых местообитаний, проходя мимо них транзитом. Вероятнее всего, одного факта наличия рыбы не всегда бывает достаточно для выбора ларгой региона для длительных залёжек.

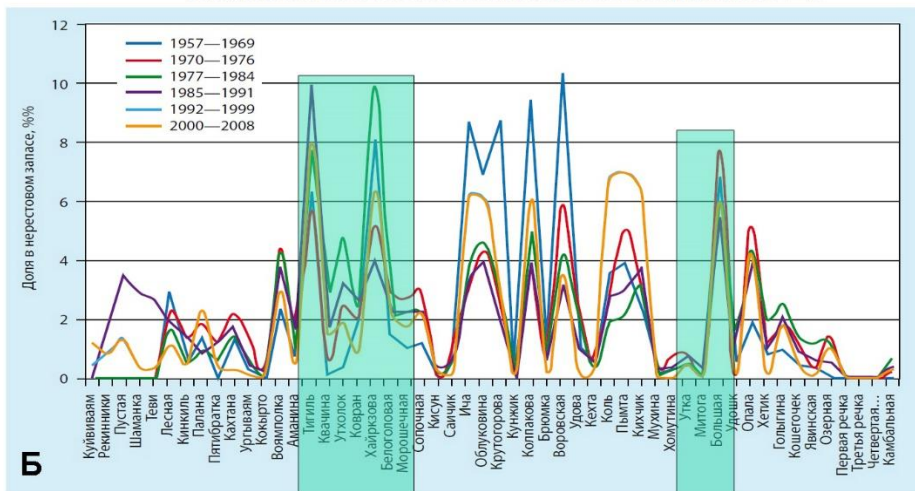
Неопределённость факторов, влияющих на величину, длительность или периодичность формирования залёжек ларги неоднократно упоминалась различными исследователями (Косыгин и др., 1986; Бурканов, Косыгин, 1991; Grellier et al., 1996, Трухин, 2005). Известно, что ларга использует различный субстрат для залегания (Гептнер и др., 1976; Lowry, 1985; Quakenbush, 1988; Burns, 2002) и не выбирает местообитания по данному принципу.

В работе Горина (2009) устья рек Камчатки разделяются на несколько типов в зависимости от формирующегося эстуария. В северной части западного побережья, вплоть до р. Морошечная, преобладают реки с русловым типом эстуария. Начиная с р. Сопочная и до южной оконечности полуострова реки имеют лагунный тип эстуария. Интересно, что именно по р. Морошечная проходит граница ключевого участка помеченных нами ларг.

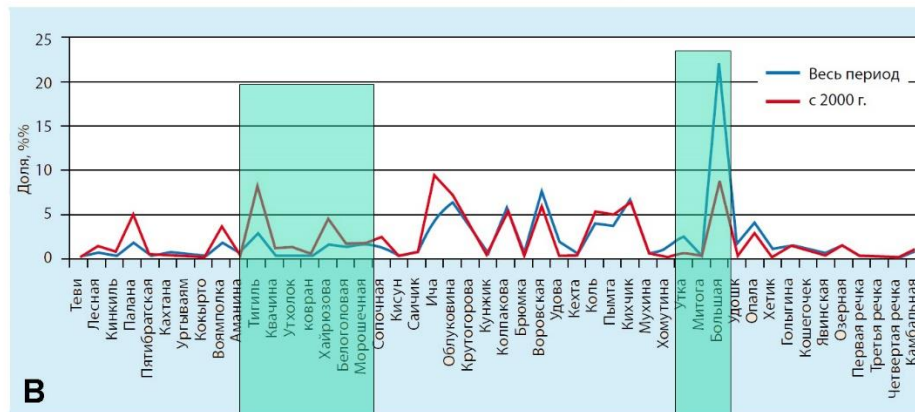
Почему же тогда р. Большая, с лагунным типом эстуария, тем не менее активно использовалась ларгами? Это один из наиболее крупных эстуариев данного типа на обоих побережьях Камчатки. В состав его входит оз. Большое, а от Охотского моря он отделяется песчаной косой длиной свыше 30 км (Михайлов, Горин, 2012). Возможно эстуарий такого размера имеет множество мест, подходящих для залегания ларги. Кроме того, это единственная река на западном побережье полуострова, в которую заходит большое количество нерки. Эти два фактора объясняют выбор помеченными животными устьев данных рек, и высокую численность ларги в данном регионе в целом. Известно, что залёжки в устье р. Большая являются самыми многочисленными на западном побережье Камчатки (Стус, 2002). В целом же вопрос факторов помимо пищи, которые определяют распределение тюленей в реках западной Камчатки, ещё остаётся открытым.



Вклад рек западного побережья Камчатки в нерестовый фонд горбуши



Вклад рек западного побережья Камчатки в нерестовый запас кеты



Вклад рек Западной Камчатки в нерестовый фонд кижуча

Рисунок 4.1.1. Вклад рек Западной Камчатки в нерестовый фонд трёх видов лососёвых рыб (А – горбуши, Б – кеты, В – кижуча) (по Антонов, 2011). Зелеными прямоугольниками выделены реки – ключевые участки обитания ларг в летне-осенний период.

На восточном побережье Камчатки ключевыми акваториями для помеченных животных оказались:

- в Карагинском заливе – участки от м. Озерного до р. Сановаям и от р. Альховаям до м. Ильпинского
- Акватории вокруг северо-восточной и южной оконечностей о. Карагинский
- Залив Корфа
- В Олюторском заливе – акватория в районе от лагуны Явэын до лагуны Северной и в районе устьев рек Пахача и Апука
- Районы на участке от м. Олюторский до м. Наварин: от устья р. Тигиль до бухты Наталии и от бухты Лингинкуйым до лагуны Маллэн

Восточное побережье полуострова также является важнейшим для лососёвых рыб. Вдоль побережья расположены 135 нерестовых рек (Антонов, 2011).

Реки Карагинского и Олюторского заливов являются важнейшими районами воспроизводства для горбуши и кеты (Антонов, 2011), причём самая поздняя, осенняя кета приходит сюда вплоть до начала октября (Заварина, 2008). Один из двух выраженных района концентрации кижуча также находится в Карагинском заливе, к северу от м. Озерной (Зорбиди и др., 2007). В устьях р. Апука и р. Пахачи (Олюторский залив) также находится очень крупные скопления нерестящихся нерки и чавычи (Антонов, 2011).

Кроме того, огромное количество горбуши нерестится именно в реках о. Карагинский (Антонов, 2011).

Залив Корфа (устье р. Вывенка) является важнейшим местом нереста чавычи (Антонов, 2011).

Наконец, в реках севернее м. Олюторский нерестится значительная доля восточнокамчатской популяции нерки (Антонов, 2011).

Шунтов (2008) отмечает Анадырский лиман и связанные с ним заливы (зал. Онемен, зал. Канчалан) как известные регионы крупных скоплений различных видов рыб в летне-осенний период.

Для восточного побережья Камчатки показано, что массовые миграции рыб начинаются с июля, и первыми заселяются более северные реки. Дальше, в течение лета и осени они постепенно сдвигаются с севера на юг (Шунтов, 2008). Это хорошо коррелирует с наблюдаемым нами изменением широтной координаты при перемещениях тюленей (рис. 3.1.14). В июле они достигали самых северных значений и далее сдвигались южнее. Возможно, это происходило из-за перераспределения скоплений рыбы.

Исходя из того, что и на восточном, и на западном побережьях Камчатки ключевые местообитания ларг были приурочены к районам высоких концентраций тех видов рыб, которые являются объектами питания для тюленей, можно предположить, что ими они и питались в данных регионах. А, следовательно, выбор местообитаний был обусловлен наличием объектов питания в достаточном количестве.

Для северных и восточных районов Берингова моря была показана такая же связь летних местообитаний с районами скопления рыбы (Quakenbush 1988; Burns, 2002).

Различия между активными перемещениями животных вдоль обоих побережий Камчатки и почти полное отсутствие таковых в Сахалинском заливе также объясняется с точки зрения объектов питания ларги и наличия пищи в регионах. В конце лета и осенью основную долю в рационе ларги составляют лососёвые (Бурканов, 1990). На обоих побережьях Камчатки лосось летом и осенью присутствует в большинстве рек в достаточном количестве непостоянно (Шунтов, 1985). Ларги перемещаются между устьями рек вслед за подходами лососей, выбирая наиболее кормные устья в конкретный временной период, что обеспечивает небольшую глубину вод, в которых они находятся. Сахалинский залив – район известный высокой

биопродуктивностью в летне-осенний период (Чернявский, 1981; Шунтов, 1985). Нагуливающимся в этом регионе ларгам нет необходимости совершать дальние перемещения в поисках пищи. Тюлени в Сахалинском заливе свели перемещения к минимуму и практически не удалялись от береговой линии (Соловьёва и др., 2016).

Таким образом, и на восточном, и на западном побережье Камчатки в неледовый период ключевые местообитания помеченных животных были приурочены к важнейшим нерестовым рекам различных видов лососёвых рыб. В связи с этим тюлени регистрировались в основном в мелководных акваториях. Приуроченность объектов питания к небольшим глубинам обуславливает распределение тюленей вдоль береговых линий и островов. А перераспределение рыбы (в первую очередь лососёвых) в реках Камчатки определяло активное перемещение ларг вдоль обоих побережий полуострова.

Только наличие пищи не является исчерпывающим фактором, определяющим распределение ларги в этот период. Несомненно, важную роль играют и другие факторы, которые ещё предстоит исследовать и оценить.

4.2. Начало формирования льда

Деление года на неледовый и ледовый периоды очень хорошо коррелирует с глубиной акваторий, которые использовали тюлени в различное время года. После начала льдообразования происходил резкий переход животных от мелководных районов к глубоководным. Только в 2017 г. мы не наблюдали подобного изменения используемых акваторий.

Безусловно, дата начала формирования льда не является началом использования его тюленями для залегания, поскольку лёд должен окрепнуть, чтобы выдержать вес животного. Однако, именно формирование вдольберегового припая изменяет поведение тюленей и вынуждает их искать иные акватории. Эти изменения настолько выражены, что даже не имея

возможности получить информацию о ледовом покрове (например, для 1992-1993 г.), мы по изменению выбора акваторий тюленями можем косвенно судить о сроках его появления – с формированием льда ларги уходили дальше от берега и регистрировались на больших изобатах, а после разрушения льда происходило их постепенное возвращение в неглубокие воды.

На обоих побережьях Камчатки после начала образования льда ларги не регистрировались среди него, уходя на остающуюся открытой воду. Схожая картина наблюдалась также и в Сахалинском заливе (Соловьёва и др., 2016).

Начало ледового периода будет сильно варьировать год от года, в зависимости от погодных условий, как и его окончание. Последний факт подтверждается многими исследователями (по Трухин, 2005): на известных крупных летних береговых скоплениях сроки появления животных сильно различаются год от года.

Хотя некоторые исследователи (по Boveng et al., 2009) утверждают, что ларги сразу же переходят к использованию ледового покрова, помеченные нами животные первое время избегали формирующегося льда и уходили в ещё свободные от него регионы.

4.3. Ледовый период

В ледовый период помеченные нами животные, вели себя иначе по сравнению с неледовым периодом. Кроме того, проявились различия между поведением животных на восточном и западном побережье Камчатки.

В неледовый период животные на обоих побережьях перемещались вдоль береговой линии. В ледовый период удалённость от побережий ларг *западного побережья Камчатки* увеличивалась. Животные широко расходились по акватории и использовали всю северную часть Охотского моря. Они преодолевали огромные расстояния и регистрировались почти в 1800 км от места поимки, а некоторые особи к концу ледового периода пересекали все Охотское море и оказывались в его западной части.

Ларги *Берингова моря*, которые в неледовый период поведенчески были сходны с ларгами западной Камчатки, в ледовый период заметно от них отличаются. Характерные для лета и осени активные вдольбереговые миграции прекращаются, из Анадырского залива животные возвращаются ближе к району мечения и по-прежнему перемещаются достаточно близко к побережью. Они останавливаются в определенном регионе (чаще – в одном из крупных заливов: Корфа, Олюторский, Карагинский, Камчатский) и остаются в нём до конца работы передатчика весной. Активных перемещений на дальние расстояния у животных в Беринговом море в этот период не отмечено. Такое поведение существенно отличается и от других регионов Берингова моря. Мечение (Lowry et al., 1998) показало, что зимой животные в основном располагаются на прикромочных льдах, следуя на юг по мере роста ледового покрова (Muench, Ahlnas, 1976). Формирование ледового покрова в открытом море позволяет им удаляться от береговой линии на существенные расстояния, в то время как вдоль западного побережья моря лед формируется сравнительно тонкой полосой вдоль берега (Добровольский, Залогин, 1982), и ларги остаются привязанными к побережьям.

В ледовый период между животными, обитающими в Охотском и Беринговом морях, наблюдались существенные различия и в глубинах акваторий, в которых находились животные.

Охотоморские ларги практически полностью перестали регистрироваться в неглубоких водах и зимой-весной распределялись вплоть до изобаты 600 м. Данная закономерность не прослеживалась у ларг мечения 2017 г., что может быть связано с несколькими факторами. Перемещения животных отличались от всех предыдущих лет: во второй половине осени ларги не разошлись по северной части Охотского моря, а практически все переместились в Берингово море. Кроме того, большинство передатчиков прекратило работу до декабря 2017 г., когда море ещё было свободно ото льда,

и мы не смогли пронаблюдать поведение ларг в течение большей части ледового периода.

На восточной Камчатке ларги регистрировались в водах с гораздо большими глубинами (до 6000 м). Нахождение на таких изобатах не является необходимостью для поиска пищи: ларга способна нырять на глубину лишь немногим более 300 м (Чугунков, 1970; Гольцев, 1971). В отличие от животных Охотского моря животные продолжали использовать неглубокие воды.

Такие отличия связаны с различным рельефом морского дна и формирующимся ледовым покровом. Ключевые участки ларг в ледовый период в Беринговом море были приурочены к свалу глубин, и регистрации на изобатах свыше 1000 м. являются следствием непродолжительных поисковых миграций на небольшом участке акватории. Это характерно только для побережья Камчатки. В других регионах Берингова моря подобный свал глубин отсутствует и в это же время ларги держатся над акваториями с глубинами, не превышающими 200 м (Braham et al., 1984, Rugh et al., 1995, Lowry et al., 2000). Кроме того, ледовый покров на восточном побережье Камчатки не сплошной, и у тюленей остаются подходы к береговой линии. В Охотском море резкий свал глубин отсутствует вовсе, и в ледовый период ларги регистрировались в акваториях с изобатой до 600 м. Прибрежные регионы, полностью закрытые льдом (Ледовые условия..., 1998), стали недоступны для животных, и их распределение теперь определяет положение кромки льда. Животные мечения 2017 года, ушедшие из Охотского моря, начинают демонстрировать характерное для Берингоморских ларг распределение: они по-прежнему используют доступные мелководья.

Получается, что ларги западного и восточного побережья Камчатки вели себя сходным образом до формирования льда, когда абиотические факторы мало различались по обе стороны полуострова. После начала ледового

периода они выбирали абсолютно различные по океанографическим факторам акватории.

Ледовый покров является важнейшим фактором для ларги, как для пагофильного тюленя (Трухин, 2005; Boveng et al., 2009). В отношении использования ледового покрова у ларг Охотского и Берингова морей наблюдались как сходства, так и различия.

В Охотском море после начала становления льда ларги некоторое время (в течение месяца) не регистрируются среди ледовых полей (рис. 3.3.1), в то время как в Беринговом море больше половины локаций сразу же начинают попадать на акватории, покрытые льдом (рис. 3.3.3.). В Охотском море у животных есть возможность уходить в открытое море, в ещё не покрытые льдом акватории, оставаясь при этом в относительно неглубоких водах. Это подтверждает и анализ глубин в местах регистрации ларг (рис. 3.2.2, 3.2.3.). После даты начала формирования льда тюлени резко уходили в более глубоководные акватории, по-прежнему регистрируясь среди открытой воды (90,1% локаций). В Беринговом море, из-за резкого свала глубин, животные не имеют такой возможности, и вынуждены оставаться среди формирующегося льда. Это существенное различие в поведении и пространственном распределении животных полностью продиктовано особенностями среды, в данном случае – рельефом дна.

Однако, в поведении тюленей из разных регионов при выборе ледовых местообитаний наблюдалось и сходство. В обоих морях они выбирали покрытые льдом регионы, а с января по апрель большая часть локаций оказывалась среди однолетнего льда. Это толстый лёд (30-200 см), наиболее пригодный для залегания тюленей (Федосеев, 2005).

Особенно важен ледовый покров в период размножения животных, которое в северной части Охотского моря и в Беринговом море приходится на середину-конец марта – конец мая (Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1964,

1966). В обоих морях в этот период максимум локаций попадало на области, покрытые однолетним льдом.

Немаловажным фактором является также сплоченность льда. Животным необходимо наличие в ледовом покрове трещин и разводий (Трухин, 2005; Федосеев, 2005). В течение всего времени прослеживания животные в основном выбирают лёд высокой сплоченности – 9-10 баллов, за исключением первого месяца, когда лёд такой плотности просто не успел сформироваться. Отдельных разреженных льдин помеченные животные избегали. Такое поведение хорошо соотносится с общими литературными данными (Fedoseev, 2000) в пределах Охотского моря. Однако, подробных исследований ледовой обстановки в местах перемещений ларг в этой части ареала ларги до сих пор не проводилось. В Беринговом море, благодаря установке спутниковых датчиков (Lowry et al, 1998; 2000), мы имеем более полную картину.

Берингово море в ледовый период очень неоднородно. Северную часть закрывают плотные, тяжелые льды с высокими уровнями сжатия и торошения, в то время как в южной части льды, напротив, подвижны, разрежены, с малой плотностью или отсутствуют вовсе. В западной части моря лёд формируется преимущественно вдоль побережья под воздействием Чукотского течения, а в восточной части ледовый режим находится под воздействием теплого Калифорнийского течения (Добровольский, Залогин, 1982). Всё это даёт абсолютно разную картину ледовых условий в северной части Охотского моря, исследованной американскими коллегами и западной его частью, в которой проводилась наша работа.

Мечение ларг в северной части Берингова моря показало, что животные держатся примерно до 100 км к северу от ледовой кромки и не используют открытую воду (Lowry et al., 1998), в то время как в западной части от 10 до 20% локаций в ледовый период попадало именно на чистую воду. В северной части моря животные избегают находиться у края ледового покрова, где отдельные льдины интенсивно перемещаются и ломаются, и выбирают лёд

высокой сплоченности 7/10- 9/10 баллов (Lowry et al., 2000). Такой же по сплоченности лёд выбирают и животные западной части моря, но в связи с гораздо более слабым развитием ледового покрова открытая вода оказывается в доступной близости и ничто не мешает тюленям использовать её для поиска пищи.

Очевидно, что несмотря на указанную сплоченность в 9-10 баллов, лёд имеет достаточное количество разводий и не является единым припайным слоем, поскольку отмечено, что в зонах формирования очень плотного и тяжелого покрова (в северных частях Берингова моря или в восточной части севернее 60° с.ш.) ларга (как и другие пагофильные тюлени) зимой не отмечается вовсе (Braham et al., 1984). Выбор таких льдов объясняется также их высокой стабильностью: механическое воздействие волн на плотные льды минимально, а значит и вероятность их разрушения ниже (по Трухин, 2005).

Ларга (в отличие, например, от кольчатой нерпы) не способна поддерживать отверстия для выхода на поверхность в сплошных полях белого льда. Показано, что в зимний период для них имеет значение как тонкий серый лёд (для выхода на поверхность), так и поля белого заснеженного льда (Федосеев, 2005). Возможно, мы получили больше локаций на однолетнем льду, чем на молодом, потому что ларги проводили на нём больше времени, и спутник успевал зафиксировать большее количество сигналов.

В 2011-2012 гг. благодаря длительной работе передатчиков удалось проследить и поведение тюленей в период таяния и исчезновения льда. Животные продолжали использовать однолетний лёд до полного его исчезновения в мае (рис. 3.3.1.). В это же время наблюдалось изменение глубин акватории в местах регистрации животных (рис. 3.2.3.) и тюлени возвращались к береговым лежбищам. Считается, что в этот период они могут некоторое время пассивно мигрировать вместе с дрейфующими разрушающимися льдинами в западном направлении (Трухин, 2000), что

подтверждается их регистрацией в конце мая-июне у западного побережья Охотского моря.

Май – единственный месяц наблюдений в Охотском море, когда тюлени регистрировались среди льдов сплочённостью 2-3 балла, и первый после зимних месяцев, когда доля 7-8 балльного льда существенно возросла. Это соотносится с сформулированной Трухиным (2005) идеей о том, что в линьку для ларги важно именно наличие льда, а его тип и характер уже не играет роли.

В Беринговом море передатчики не проработали до начала разрушения льда, и поведение тюленей в этой акватории нам зафиксировать не удалось.

Таким образом, в ледовый период глубина акватории и дальность нахождения от берега не являются для тюленей значимыми факторами для выбора местообитаний. Глубина акватории, кроме прочего, определяет ещё и обитание определенных видов рыб. Отсутствие приуроченности животных к определенной глубине косвенно показывает независимость от конкретных пищевых объектов в это время года. В пределах одного моря с различающимися условиями животные могут находиться в акваториях с разными глубинами, иметь или не иметь доступ к обширным участкам открытой воды, занимать регионы в разной отдалённости от берега или ледовой кромки.

О зимнем питании ларги известно крайне мало вследствие труднодоступности тюленей для изучения в это время года (Трухин, 2005). Однако, Федосеев (2005) предполагает, что в этот период основу питания составляют массовые виды рыб – минтай, сайка, навага, мойва, песчанка, сельдь, а также небольшое количество десятиногих раков и головоногих моллюсков. Это соотносится с общей тенденцией ларг к питанию наиболее доступными видами, которая сохраняется и в зимнее время (Трухин и др., 1991; Lowry et al., 1978, 1982; Lowry, Frost, 1981).

Ключевые местообитания помеченных ларг в Беринговом море располагались в пределах Олюторского, Карагинского заливов, залива Корфа и (в 1993 году) – в районе заливов Озерный и Камчатский и вокруг Озерного полуострова (рис. 3.1.11, 3.1.13).

Эти районы в зимний период являются важнейшими для некоторых видов рыб. Сельдь в сентябре-октябре уходит в Олюторский и восточную часть Камчатского залива, где зимует на глубине 150-200 м (Антонов, 2011). Здесь же, на глубинах от 120 до 600 м зимует и крупное скопление минтая (Балыкин, 2006). Появившись в этих водах в декабре, он проводит тут всю зиму и в марте приступает к нересту в присваловой и шельфовой зонах заливов (рис. 4.3.1.). Заливы Корфа и Карагинский также являются местами наибольших концентраций наваги (Антонов, Новикова, 2003) (рис. 4.3.2.).

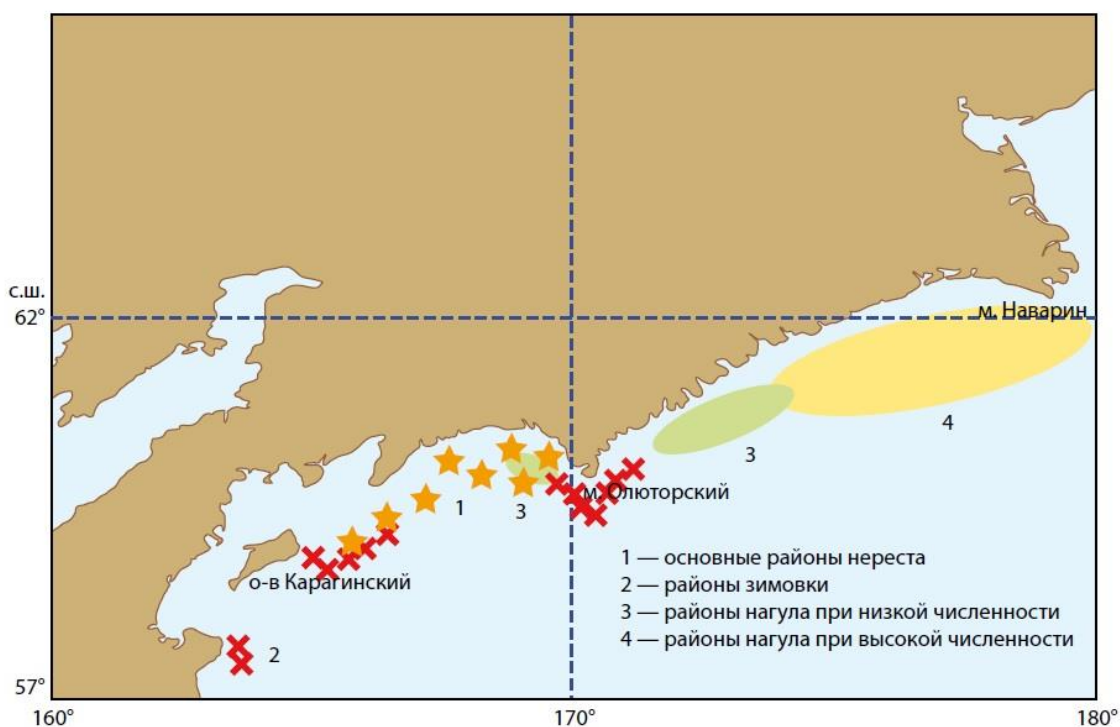


Рисунок 4.3.1. Ареал западно-берингоморского минтая (Балыкин, 2006 по: Антонов, 2011)

В Камчатском заливе (и особенно – в озере Нерпичьем) наблюдается отдельная, мощная популяция сельди (Антонов, 2011).

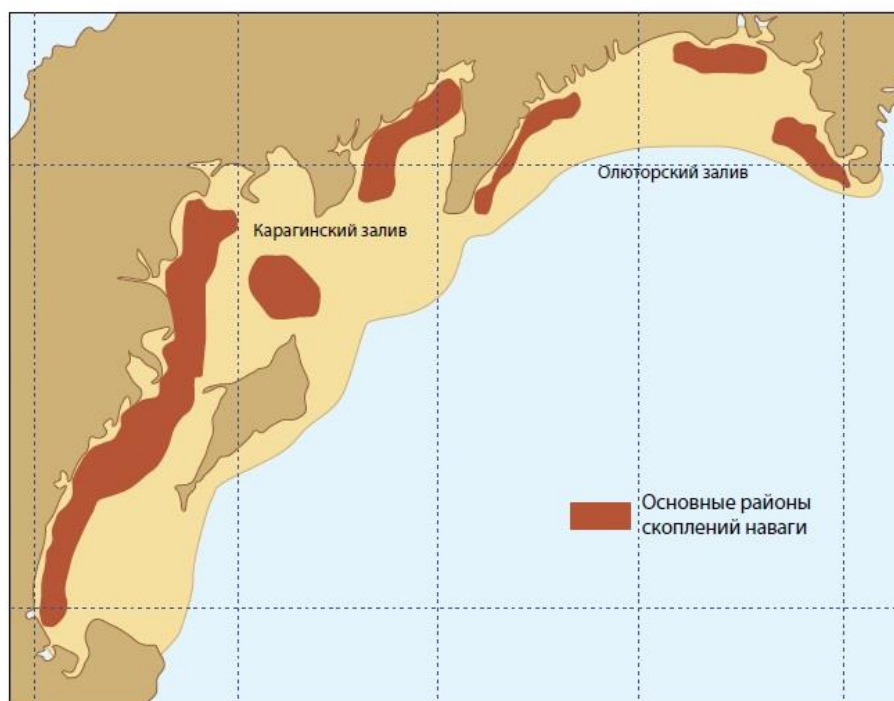


Рисунок. 4.3.2. Ареал Корфо-карагинской наваги. По: Антонов, 2011

В Охотском море помеченные животные распространились более широко. Ключевые местообитания отдельных тюленей оказались разбросаны по северной части моря и заливу Шелихова. В этих районах массово зимуют такие виды как минтай (Зверькова, 2003), навага (Петрова-Тычкова, 1951; Новикова, 2002).

Распределение сельди является одним из наиболее изученных в Охотском море. В южной части залива Шелихова зимует мощная популяция сельди (Вышегородцев, 1997), которая может быть основой питания для зимующих в этом регионе тюленей. Весеннее распределение сельди (Горбатенко и др., 2004) хорошо сопоставляется с известным распределением тюленей в этот же период. Особо необходимо отметить, что рыба представлена разными размерными группами (рис. 4.3.3., рис 4.3.4.), а значит, ею могут питаться как размножающиеся самки, так и детеныши, переходящее на самостоятельное питание и предпочитающие рыбу меньших размеров. Высокие концентрации сельди в южной части залива Шелихова хорошо коррелируют с оказавшимися в этом же регионе помеченными самками.

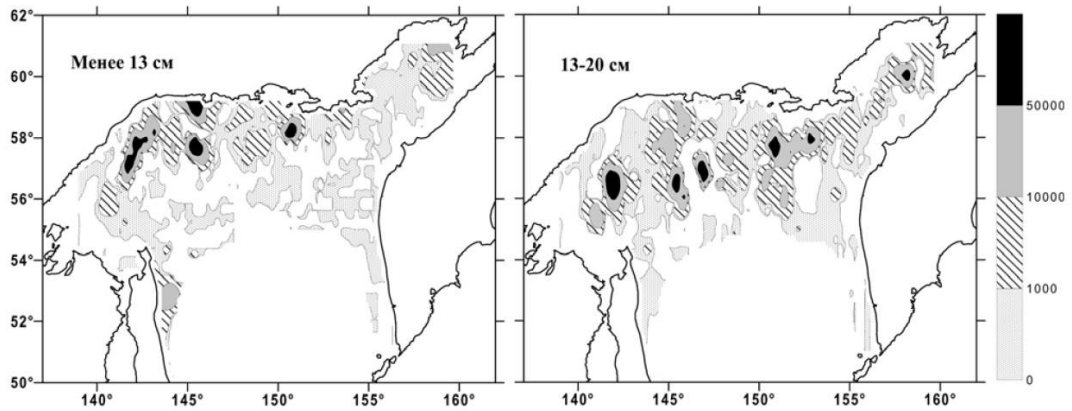


Рисунок 4.3.3. Распределение (экз/км²) неполовозрелой сельди размерных групп менее 13 (слева) и 13–20 с (справа) в Охотском море в весенний период. По Горбатенко и др., 2004.

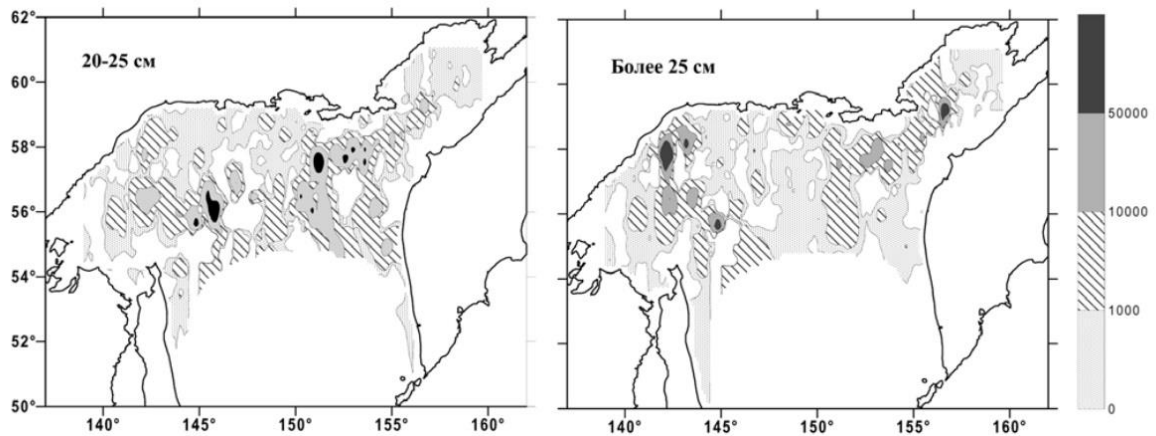


Рисунок 4.3.4. Распределение (экз/км²) сельди размером 20–25 (слева) и крупнее 25 см (справа) в Охотском море в весенний период. По Горбатенко и др., 2004.

Ларги, которые в 2017 году перешли с западного побережья Камчатки на восточное, вероятнее всего, питались минтаем, большая часть годового цикла которого проходит в таких заливах как Авачинский и Кроноцкий (Буслов, 2008) (рис. 4.3.5.)

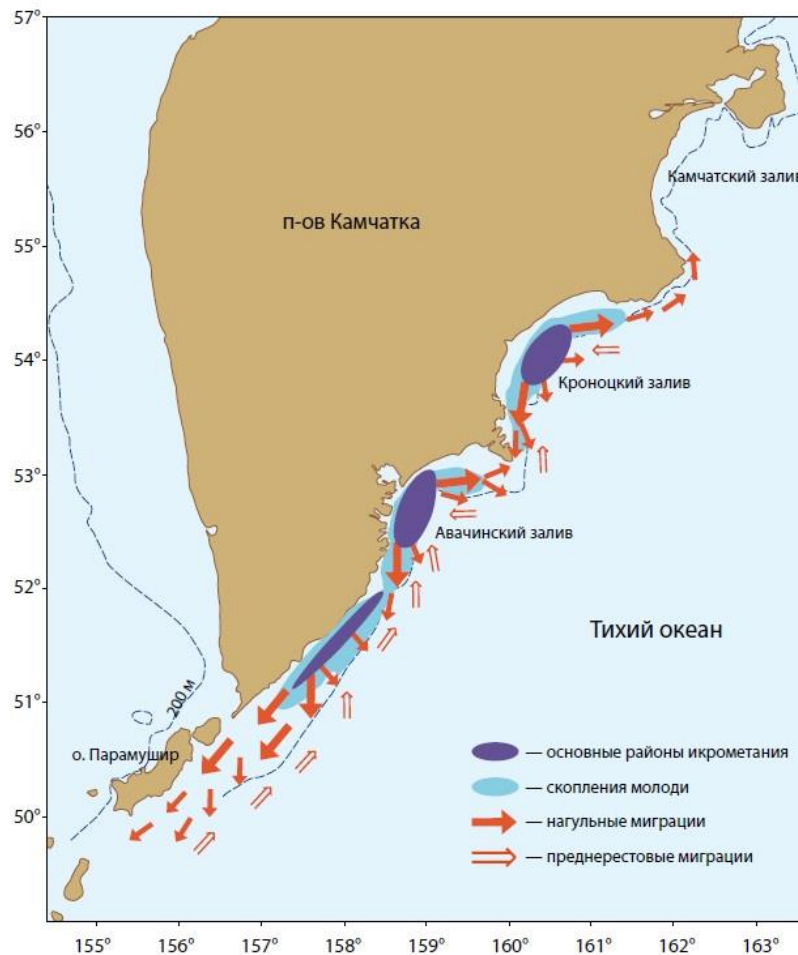


Рисунок 4.3.5. Функциональная структура ареала восточно-камчатского минтая (Буслов, 2008 по: Антонов, 2011)

Для всех районов, в которых помеченные животные находились в зимне-весеннюю часть годового цикла, можно найти скопления тех видов рыб, которые, как предполагается, являются основой питания тюленей в этот период. В связи со слабой изученностью рациона животных в эту часть года, обнаруженные закономерности представляют собой лишь предположения. Тем не менее, исходя из доказанной для летне-осеннего периода лабильности ларги и способности переключаться на наиболее доступную пищу (Бурканов, 1990а; Бурканов, 1990б) можно предположить, что и зимой она будет приурочена к видам, наиболее простым для добычи.

Всё это только подтверждает высказывания о высокой пластичности ларги. Берингово и Охотское моря – районы с очень разной ледовой

обстановкой. В пределах этих акваторий помеченные ларги вели себя по-разному, подстраиваясь под особенности формирования льда.

Важнейшим фактором, определяющим её распространение, оказывается наличие подходящей платформы для залегания. Летом это побережья материка и островов. Формируясь от берега, ледовый покров преграждает ларге выход на летние залёжки и вынуждает её перейти к залеганию на льду. В районах, где лёд развивается мощно (Охотское море) тюлени оказываются далеко от берега. В районах со слабым развитием льда (западная часть Берингова моря) – остаются на небольшом расстоянии от побережий. Пока не происходит формирования ледового покрова – ларги не покидают свои нагульные местообитания. Ни одно из помеченных животных не уходило далеко от берега до формирования льда. Вероятнее всего, в изученных районах при полном отсутствии льда ларги проведут зиму вдоль побережий, как это и происходит на южной части ареала вида (Wang, 1986; Трухин, Катин, 2001; Катин, Нестеренко, 2010). А благодаря пищевой пластичности (Трухин, 2005) они смогут переключиться на те объекты питания, которые будут наиболее доступны.

4.4. Связь летних и репродуктивных скоплений

Известные по литературным данным летние нагульные и зимние репродуктивные скопления ларг до настоящей работы не были связаны. Понимание того, куда расходятся ларги с летних лежбищ, какие репродуктивные центры они занимают – отсутствовало. В то время как распределение в репродуктивный период является наиболее значимым для понимания популяционной структуры вида. Благодаря спутниковому мечению мы проследили миграционные пути животных и можем обозначить некоторые такие связи.

Перемещения к зимним местообитаниям начались в ноябре-декабре, после образования припая. Сроки начала миграций совпадали со сроками начала льдообразования. Формируясь от берега, лёд перегораживал тюленям

выход на береговые залежки. В это время ларги еще не использовали лёд для залегания (он был недостаточно прочен), а предпочитали уходить в свободные ото льда акватории.

Перемещения между началом становления льда (конец ноября – начало декабря) и началом репродуктивного периода (февраль-март) проходили разными путями у всех меченых животных. Единого «магистрального» пути зафиксировано не было, за исключением мечения 2017 года (см. ниже).

Используя сроки размножения, известные по литературе (Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1964; Косыгин, Гольцев, 1971; Naito, Nishiwaki, 1972; Burns, Fay, 1972; Wang, 1986), мы определили соответствующее время в перемещениях помеченных животных как репродуктивный период. Однако, мы не затрагиваем вопрос участия в размножении в конкретный год. Половозрелость, определённая нами по таблицам Тихомирова (1968), не является гарантом того, что самка рожала детеныша в этот год, а самец участвовал в размножении. Нами учитывалось лишь местонахождение животного в определённое время года для сопоставления его с известными данными.

Животные, помеченные у западного побережья Камчатки, на репродуктивный период (февраль-май) широко разошлись по всей северной части Охотского моря. «Магистральный» путь миграций у ларг не отмечен, все они перемещались различными маршрутами.

В основном тюлени находились в районе известного по литературным данным (Трухин и др., 2000; Boveng et al., 2009) репродуктивного центра в заливе Шелихова. Это может свидетельствовать о консервативности выбора ларгами мест концентраций в этот период. Течения, сильные ветры и часто изменяющиеся погодные условия вызывают высокую подвижность льда в Охотском море, а указанные в литературе контуры репродуктивных центров являются результатом многолетних усреднений, поэтому небольшие

несовпадения треков животных и выделенных ранее на основании авиаучетов областей репродуктивных центров вполне допустимы. Самец №67005 в данный период совершал регулярные перемещения, поэтому часть его ключевого участка обитания находится в пределах указанного репродуктивного центра, а часть – вне его.

Более существенные различия между нашими и литературными данными прослеживаются для северо-западного региона Охотского моря (район от пос. Аян до пос. Охотск). В литературе упоминается о встречах на авиаучетах животных в данном районе (Федосеев, 1997; Трухин, 2005), однако репродуктивный центр в этом регионе ранее не отмечался (Федосеев, 1971). По нашим же данным, три самца ларги из восьми (37,5%) помеченных животных с западной Камчатки в период размножения регистрировались именно в этой акватории (рис. 3.1.4). Полученные результаты говорят о необходимости проведения новых авиаучётов в период размножения животных для уточнения границ репродуктивного участка ларги в северной части Охотского моря.

Вся северная часть Охотского моря является подходящей для зимне-весеннего залегания ларги, в первую очередь – благодаря ледовой обстановке. Весь район характеризуется высокой динамичностью водных масс, что препятствует образованию обширных полей белого льда (Федосеев, 2005). Здесь всегда преобладают битые формы льдов, предпочтительные для ларги.

Половозрелые тюлени приходят на места размножения и для спариваний, и для линьки. В то время как молодые особи используют зимние залёжки только для линьки. Чтобы исключить возможность использования северо-западного региона Охотского моря, например, только неполовозрелыми особями, мы добавили данные по полу и возрасту к расхождению животных по зимним залёжкам. Нами не выявлена приуроченность животных одного пола или возраста к определенным акваториям. Помеченные половозрелые и неполовозрелые особи обоих полов

равномерно распределились по всему северно-западному региону моря. Самцы перемещались не только в северо-западном регионе Охотского моря: два неполовозрелых самца провели репродуктивный период в заливе Шелихова. Среди самок наблюдается большая приуроченность к заливу Шелихова, только одна неполовозрелая особь зарегистрирована южнее и западнее относительно остальных самок (рис 3.1.4.). Все они распределились внутри контура репродуктивного центра.

Таким образом, животные, помеченные на западной Камчатке, использовали практически всю северную треть Охотского моря. Это сильно отличается от перемещений животных, нагуливавшихся в Сахалинском заливе. В период размножения они переместились только в Татарский пролив Японского моря (Соловьёва и др., 2016), где расположено ещё одно известное репродуктивное скопление (Wilke 1954, Тихомиров, 1961; Косыгин, Гольцев, 1971; Naito, Nishiwaki, 1972, Mizuno et al., 2002).

Отсутствие встреч в одних и тех же местах животных, помеченных в Сахалинском заливе и у западного побережья Камчатки, является важнейшей особенностью распределения охотоморских ларг в репродуктивный период. Регистрирующиеся летом в различных частях Охотского моря, тюлени используют различные и нагульные, и репродуктивные скопления и никак не пересекаются в течение всего года. Отсутствие такого пересечения может быть свидетельством изоляции группировок, в том числе – репродуктивной.

Современное разделение вида на несколько популяций (Трухин, 2005; Boveng et al., 2009) основывается на предположении об их репродуктивной изоляции. Считается, что от равномерного летне-осеннего распределения по берегам материка и островов животные переходят на распределение по нескольким репродуктивным центрам. Особенно это разделение выражено в северных морях, где образующийся лёд препятствует перемещению животных.

Данную гипотезу хорошо поддерживают такие факты, как морфологические различия ларг из различных репродуктивных скоплений (Shaughnessy, Fay, 1977; Burns et al., 1984), так и несовпадение сроков размножения (Тихомиров, 1964; Косыгин, Гольцев, 1971). Для получения более полной картины по данному вопросу необходимо проведение генетических исследований. Подобные работы были проведены для различных участков ареала ларги (O'Corry-Crow et al., 2001; Kim, 2013) и показали некоторые различия между животными из различных морей, которые в будущем могут привести к окончательному разделению на отдельные популяции. Подобных работ пока не проводилось внутри Берингового и Охотского морей, хотя они являются наиболее интересными для подобных исследований. В каждом из морей выделено три репродуктивных скопления (Косыгин, Гольцев, 1971; Федосеев, 1972; Федосеев и др., 1979; Гольцев и др., 1979; Федосеев, 1984) и летом животные действительно могут перемешиваться на нагульных залёжках.

Проведенное нами спутниковое мечение также дало однозначные данные, касающиеся данного вопроса. Животные, нагуливающиеся у западного побережья Камчатки и в Сахалинском заливе не пересекаются друг с другом в течение года и период размножения проводят в разных репродуктивных скоплениях.

В Охотском море также известен ещё один репродуктивный центр, расположенный вдоль восточного побережья о. Сахалин. Ни одна помеченная ларга не регистрировалась в его пределах. Возможно, ларги, размножающиеся в данном репродуктивном центре для летних залёжек выбирают места, отличные от тех, в которых было произведено мечение, и занимают летние залежки вдоль восточного и южного берегов Сахалина (Трухин, 2005; Грачёв и др., 2010). Не исключено также, что при отлове нам просто не попались животные, зимующие в тех районах.

Ларги, помеченные в Беринговом море и в 1993 и в 2015 гг. выбирали сходные регионы в течение репродуктивного периода. Оставаясь сравнительно недалеко от места мечения, они распределялись по крупным заливам восточного побережья полуострова. Оба раза животные использовали заливы Корфа и Олюторский, а в 1993 – ещё и Камчатский залив. Эти области лежат в пределах известного репродуктивного скопления. Хотя по некоторым данным (Федосеев, 2005) центром этого скопления является Карагинский залив. Проведенные в 2012-2013 гг. авиаучёты (Черноок и др., 2018) также показали приуроченность тюленей к данному региону.

По сравнению с Охотским морем, тюлени в Беринговом занимали очень небольшой регион в репродуктивный период, что объясняется различием абиотических факторов. В западной части Берингова моря пригодные для залегания и размножения льды расположены узкой полосой вдоль береговой линии, причём на небольшом расстоянии от полуострова начинается свал глубин. В то время как в Охотском море подходящий лёд покрывает большие площади и ларги широко распространяются по акватории.

В целом, мечение в Беринговом море не выявило несовпадений распределения в репродуктивный период с известным по литературе.

4.5. Окончание ледового периода

В 2011-2012 гг. установленные на западном побережье Камчатки передатчики проработали рекордное количество времени (до мая-июня). Это позволило проследить перемещения животных не только в течение зимы, но и постепенный возврат их к летним местообитаниям по мере разрушения ледового покрова.

Некоторые ларги, которых нам удалось отследить после окончания репродуктивного периода не вернулись к месту мечения, а переместились на западное побережье, преодолев за время прослеживания всю акваторию Охотского моря.

Деградация льдов в Охотском море начинается с конца апреля – в мае (Плотников, 1998). Постепенное термическое и механическое разрушение льдов приводит к сокращению их площади, и в этот период увеличивается плотность залегания ларги на льдах и наблюдаются изменения распространения тюленей (Трухин, 2005). Так, северо-охотоморская ларга вместе с оставшимся ледовым покровом под действием течений смещается в западном направлении. Авиачётёты, проведенные в мае, в период распада льдов (Черноок и др., 2014) также показали высокую концентрацию животных в этом регионе. Помеченные нами животные, вероятно, также переместились к западному побережью Охотского моря вместе с ледовым покровом.

Передачики прекратили работу в мае-июне и нам не удалось проследить дальнейшие перемещения этих животных. Мы не знаем, где они провели нагульный период и вернулись ли они на скопления западного побережья Камчатки. Наиболее интересным, безусловно, является вопрос выбора репродуктивного скопления этими животными в следующую зиму. Подобный вопрос может стать заделом для дальнейших исследований ларги Охотского моря.

4.6. Переход ларг из Охотского моря в Тихий океан

Особый интерес вызывает факт перехода животных из Охотского моря в Тихий океан.

Большая часть помеченных нами на западном побережье Камчатки животных перемещались хоть и по обширной акватории, но всегда в пределах Охотского моря (Соловьёва и др., 2014, 2016). Однако, из 13 ларг, помеченных в устье р. Большая на западном побережье Камчатки, 38% ушли за пределы Охотского моря.

Тюлени с летних залежек западного побережья Камчатки, как это считалось до сих пор, размножаются только в центральной части Охотского моря и репродуктивно изолированы от ларг соседних морей (Тихомиров, 1961; Федосеев, 1997; Трухин, 2005). Некоторыми исследователями (Boveng, 2009)

говорится о границе между ларгами Охотского и Берингова морей, проходящей от южной оконечности Камчатки по линии 157° В. Д. Ранее отмечалось нахождение ларги на залёжках в южной части восточного побережья Камчатки (Бурканов, 1989) и на о-вах Шумшу и Парамушир (Корнев и др., 2001). Однако миграционные пути этих животных и их связь с другими залёжками исследованы не были. Перемещения ларг из Охотского моря в Тихий океан отмечены впервые.

Ларги, помеченные значительно севернее устья р. Большая, у о. Птичий, переходов в Тихий океан не совершали. Таким образом, тюлени, помеченные на северной части западного побережья Камчатки, поздней осенью и зимой используют только северную часть Охотского моря, а тюлени, помеченные на южной половине западного побережья, перемещались и на восточное побережье Камчатки. Летние залежки ларги в устье р. Большая многочисленны. В июле численность ларг на них превышает 1300 особей (Стус, 2002), а в августе в некоторые годы составляет 4-5 тысяч тюленей (Бурканов, 1989), что делает их самыми крупными не только в Охотском море, но и в пределах всего ареала вида (Трухин, 2005). Учитывая высокую долю перешедших в Тихий океан животных, устье р. Большая представляется нам наиболее интересным для дальнейшего мечения тюленей.

Если на большей части ареала места размножения ларги тесно связаны со стабильным ледовым покровом, то на восточном побережье Камчатки южнее Карагинского залива ледовый покров неустойчив (Добровольский, Залогин, 1982). Прибрежные воды здесь в зимний период покрыты тонким ниласом или однолетним льдом небольшой сплоченности. В апреле, в сезон размножения ларги (Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1964), лёд в этих местах нередко бывает сильно разрушен. В связи с этим, у ларг есть три возможных стратегии. Они могут откочёвывать севернее, в заливы Берингова моря (Федосеев, 2005), занимая те же репродуктивные скопления, что и тюлени из Берингова моря, или размножаться на берегу на мелких островах, таких как Уташуд, Скалы

Экспедиции (Бурканов, 1989; Вертянкин, Никулин, 2004), как это отмечено для ларг залива Петра Великого и Желтого моря (Wang, 1986; Катин, Нестеренко, 2010), или возвращаться в северную часть Охотского моря. Вопрос о зимних местах обитания и местах размножения этих ларг остаётся открытым, поскольку метки перестали работать до наступления сезона размножения.

Сопоставление полученных нами данных с результатами мечения ларг в Беринговом море (Lowry et al., 2000) показало, что Камчатский залив – это акватория, используемая ларгой как из Берингова, так и из Охотского морей, т.е. здесь встречаются ларги, которые до этого считались относящимися к разным популяциям. Эти данные ставят под сомнение существующие представления об изолированности ларг этих морей друг от друга (Shaughnessy, Fay, 1977; Федосеев, 1997, 2005; Boveng et al., 2009). Существует вероятность перемешивания ларг, летом нагуливающих на западной и восточной Камчатке, на репродуктивных скоплениях, расположенных вдоль восточного побережья полуострова. Первый Курильский пролив, через который в Тихий океан проходили меченые животные, по-видимому, является миграционным коридором для ларги в нагульный период. Акватория этого пролива использовалась мечеными особями и при локальных перемещениях вдоль о-вов Шумшу и Парамушир.

Проведенная нами работа отвечает лишь на несколько вопросов, связанных с перемещениями ларг. Для исследования структуры популяций и изолированности репродуктивных скоплений данного вида необходимы дальнейшие исследования с применением как спутникового мечения, так и генетических анализов. При этом залёжки в устье р. Большая по результатам проведенной работы представляются нам наиболее перспективными для дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование ларги с помощью спутникового мечения позволило изучить перемещения тюленей в течение значительной части года и дополнить имеющиеся сведения о биологии и экологии вида.

Наши данные подтвердили ранее существующие сведения об использовании ларгами в неледовый (нагульный) период в основном прибрежных акваторий и питания на небольших глубинах. С помощью спутникового мечения нам удалось подтвердить факт активного перемещения вдоль обоих побережий Камчатки между устьями крупных рек, до сих пор существовавший лишь в виде предположений.

Как и ожидалось, фактором, в наибольшей степени определяющим распространение животных в ледовый период, является наличие подходящих платформ для залегания с возможностью погружаться под воду для добычи пищи. Различия в формировании ледового покрова в Охотском и Беринговом морях определяют и различия в распространении животных в это время года. Находясь в зимний период в районах без ледового покрова, ларга использует побережья для залегания. Это подтверждает высокую пластичность вида и способность адаптироваться к различным условиям среды. Это особенно важно в контексте сокращающегося ледового покрова. Оценка статуса ларги обязательно должна опираться на данные о текущем состоянии и прогнозах по изменению ледового покрова в Беринговом и Охотском морях

Помеченные охотоморские ларги, летом формирующие нагульные скопления в различных частях моря, расходятся в разные репродуктивные районы и не встречаются в течение года. Этот факт говорит в пользу гипотезы о существовании нескольких внутривидовых группировок.

Обнаруженный переход охотоморских ларг в Тихий океан говорит о существовании связи между популяциями. Эти данные опровергают существовавшие до сих пор сведения и ставят под сомнение представления о репродуктивной изоляции животных, нагуливающих на разных побережьях

п-ова Камчатка в летне-осенний период. Характеристики и значение этой связи ещё предстоит оценить.

Наше исследование, безусловно, имеет перспективы дальнейшей разработки. Спутниковое мечение новых ларг позволит увеличить выборку и получить новые результаты для подтверждения или опровержения современных гипотез. Кроме того, многие аспекты биологии вида по-прежнему остаются малоизученными, а наше исследование поставило новые вопросы.

Для лучшего понимания перемещений животных в течение годового цикла необходимо прослеживание в течение ряда лет. Не все помеченные животные вернулись на следующий год на те же нагульные скопления и полученные нами сведения не гарантируют ежегодного повторения животными одного и того же сценария.

Также остаётся неизвестным, где нагуливаются животные, занимающие известное репродуктивное скопление вдоль восточного побережья о-ва Сахалин. Для изучения этого вопроса необходимо провести мечение животных на других нагульных скоплениях (например, на различных участках о-ва Сахалин).

Изучение популяционной структуры вида невозможно без генетических исследований. Для решения вопросов о степени репродуктивной изоляции группировок разного уровня необходимы исследования, сочетающие спутниковое мечение и анализ генетических образцов. Особо перспективным в этом отношении нам представляется исследование животных, нагуливающих в устье р. Большая на западном побережье п-ова Камчатка.

В целом, наша работа показала, что спутниковое мечение ларги, как и других пагофильных тюленей, в дальневосточных морях России является перспективным направлением, позволяющим существенно расширить знания о морских млекопитающих.

ВЫВОДЫ

1. В неледовый период ларги Охотского и Берингова морей перемещались сходным образом, выбирая похожие местообитания. Одним из основных факторов, определяющих перемещения ларг в неледовый (нагульный) период, является наличие пищи. Приуроченность объектов питания к небольшим глубинам обуславливает распределение тюленей вдоль береговых линий и островов. А перераспределение рыбы (в первую очередь лососёвых) в реках Камчатки определяет активное перемещение ларг вдоль обоих побережий полуострова.
2. В ледовый период, охватывающий сезоны родов, выкармливания детенышей, и спариваний, основным фактором для выбора местообитаний оказывается наличие субстрата для залегания (ледового покрова или берега). Глубина акватории и дальность нахождения от берега существенного влияния на выбор не оказывают. В связи с неодинаковой степенью развития ледового покрова в исследуемых морях, ларги распределяются по акваториям различным образом. Это подтверждает высокую пластичность вида – способность адаптироваться к местообитаниям с разными условиями среды.
3. Помеченные в нагульный период в различных частях Охотского моря ларги, зимой также регистрировались в разных акваториях. Они не пересекались друг с другом в течение всего года, в том числе в самый важный период – репродуктивный.
4. Во всех регионах, кроме северо-западного района Охотского моря, ключевые участки помеченных ларг в репродуктивный период совпали с известными по литературе репродуктивными центрами. Северо-западная часть Охотского моря может быть также важна для ларги в репродуктивный период. Необходимы дополнительные исследования для пересмотра границ участка размножения ларги в этом районе.
5. Обнаруженный переход ларг из Охотского моря в Тихий океан говорит о существовании связи между популяциями, однако характеристики и значение этой связи еще предстоит оценить.

БЛАГОДАРНОСТИ

В первую очередь, я хочу выразить глубочайшую благодарность Дмитрию Михайловичу Глазову. Спасибо, что Вы прошли со мной весь путь от студентки до защиты диссертации, и научили меня всему, что я теперь знаю о морских млекопитающих и полевой работе. Ваше безграничное терпение, вдохновение, поддержка и понимание были неоценимы во время написания диссертации, и, я надеюсь, останутся со мной и в будущем.

Научному руководителю - Михаилу Ефимовичу Гольцману и Елене Павловне Крученковой – за неоценимые комментарии и советы, которые вы давали в ходе работы над текстом диссертации, а также докладом и презентацией на защиту.

Директору ИПЭЭ РАН, главному соавтору всех моих статей и тезисов – Рожнову Вячеславу Владимировичу – за терпение и обстоятельные обсуждения в стремлении достичь идеала.

Владимиру Николаевичу Бурканову – за поддержку, за данные 1992-1993 гг. и полевой сезон 2015.

Всем людям, которые принимали участие в мечение тюленей.

Ольге Виленовне Шпак и Алексею Юрьевичу Парамонову за полевой сезон 2014 года. Ольгу Виленовну также хочу поблагодарить за конструктивную критику статей, тезисов на конференции и отдельных частей диссертации.

Дарье Михайловне Кузнецовой – за то, что не уставала проговаривать со мной одно и то же по много раз и за работу с иллюстрациями к статьям.

Соловьёву Борису Андреевичу – за интерес к данной работе и обучение основам ArcGIS.

Всем коллегами по лаборатории: с вами не страшен ни один проект и ни одна экспедиция. Спасибо, что приняли меня в свою семью.

Моим друзьям – за неоценимую поддержку в течение всего времени работы над диссертацией. Отдельно хочу поблагодарить Комиссарову Дашу Игоревну, Кондратьева Михаила Дмитриевича, Лисенкову Александру Андреевну, Половицкую Майю Михайловну, Яворскую Маргариту Игоревну, и моего самого главного друга – Зубареву Татьяну Сергееву.

Моим родителям – Соловьёвой Ларисе Владимировне и Соловьёву Андрею Васильевичу (1961-2017) за бесконечную веру и безусловную любовь. Все достижения автора – это и ваша заслуга.

Исследование проведено в рамках совместной Российско-Американской программы BOSS (Bering-Okhotsk-Seal-Survey) и программы «Белуха – белый кит» Постоянно действующей экспедиции РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России и при финансовой поддержке РГО и РФФИ (грант № 14-05-31440).

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова

1. Solov'eva, M. A., Glazov, D. M., Kuznetsova, D. M., & Rozhnov, V. V. Movements of spotted seals (*Phoca largha*) in the Sea of Okhotsk according to satellite tagging data // Russian journal of ecology. 2016. Т. 47. №. 4. С. 405 – 411.
2. Д.М. Глазов, Д.М. Кузнецова, М.А. Соловьёва, В.И. Уличев, В.В. Рожнов. Использование ладожской кольчатой нерпой (*Pusa hispida ladogensis*) акватории ладожского озера в осенне-зимний период по данным спутниковой телеметрии // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 6, с. 706 – 713.
3. Соловьёва М.А., Кузнецова Д.М., Глазов Д.М., Бовенг П.Л., Бурканов В.Н., Рожнов В.В. Первые данные об использовании охотоморской ларгой (*Phoca largha*) акватории Тихого океана // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 9, с. 1077–1082.

Материалы и тезисы международных и всероссийских конференций

1. М.А. Соловьёва, Д.М. Глазов, Е.М. Литвинова, Б.А. Соловьёв, В.В. Рожнов. Предварительные результаты изучения перемещений ларги (*Phoca largha*) и лахтака (*Erignathus barbatus*) по данным спутникового мечения в Охотском море в 2011-2014 гг // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых учёных. Сборник материалов VI конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. Москва, 23-25 апреля 2014. с. 196 – 197.
2. Д.М. Глазов, М.А. Соловьёва, Б.А. Соловьёв, В.В. Рожнов. Метод спутникового мечения в изучении перемещений ларг (*Phoca largha*) в

- Охотском море // Ориентация и навигация животных. Сборник материалов научной конференции. Москва, 13-16 октября 2014 г. с. 14
3. **Соловьёва М.А.**, Глазов Д.М., Соловьёв Б.А., Рожнов В.В. Перемещения лахтакса (*Erignathus barbatus*) в Охотском море по данным спутникового мечения в 2011-2014 гг // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник тезисов VIII международной конференции. Санкт-Петербург, 22-27 сентября 2014. с. 59
 4. **Maria Solovyeva**, Dmitry Glazov, Peter Boveng, Boris Solovyev, Daria Kuznetsova, Viatcheslav Rozhnov. Moving of Bearded seals (*Erignathus barbatus*) from Sakhalin Bay (Okhotsk sea) in according satellite tagging in 2013-2014 // Marine mammal conversation from local to global. 29th conference of the European cetacean society. Malta, 23rd-25th march, 2015. p. 37
 5. **Соловьёва М.А.**, Глазов Д.М., Кузнецова Д.М., Рожнов В.В. Перемещения морского зайца (*Erignathus barbatus*) в Охотском море по данным спутникового мечения // Морские млекопитающие Голарктики. 2015. Сборник научных трудов. Том 2. Москва, с. 181-190.
 6. D. Glazov, **M. Solovyeva**, D. Kuznetsova, V. Rozhnov, P. Boveng. Satellite tracking of ringed seals in the Okhotsk Sea, 2014-2015 // Vth International Wildlife Management Congress, Sapporo, Japan, July 26-30, 2015. p.34 – 35.
 7. **Соловьёва М.А.**, Глазов Д.М., Кузнецова Д.М., Рожнов В.В. Использование ледового покрова лахтаксами (*Erignathus barbatus*) Сахалинского залива (Охотское море) // Международная конференция «териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд териологического общества при РАН). Москва, 1-5 февраля 2016 г. с. 403.
 8. **Соловьёва М.А.**, Кузнецова Д.М., Глазов Д.М., Бовенг П., Шпак О.В., Рожнов В.В. Где, и на каком льду зимуют кольчатые нерпы (*Pusa hispida*) из Сахалинского залива Охотского моря? // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник тезисов IX международной конференции. Астрахань, 31 октября – 5 ноября 2016. с. 81

9. **Соловьёва М.А.**, Глазов Д.М., Кузнецова Д.М., Бурканов В.Н., Бовенг П., Лондон Д., Рожнов В.В. Перемещения и анализ погружений ларг (*Phoca largha*) в Беринговом море // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник тезисов IX международной конференции. Астрахань, с. 80
10. **Solovyeva M.**, Glazov D., Kuznetsova D., Rozhnov V., Burkanov V., London J., Boveng P. Movements and dive behavior of spotted seals in the western Bering Sea. // Alaska Marine Science Symposium. January 23-27, 2017, Alaska p. 255
11. **Solovyeva M.**, Glazov D., Kuznetsova D., Rozhnov V., Burkanov V., London J., Boveng P. Seals of the Okhotsk Sea: migrations and ecology as context for comparison with Bering Sea populations // Alaska Marine Science Symposium. January 23-27, 2017, Anchorage, Alaska p. 350
12. **Соловьёва М.А.**, Кузнецова Д.М. Тюлени Охотского моря: миграции и экология. Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2017» — М.: МАКС Пресс, 2017.
13. **Соловьёва М.А.**, Кузнецова Д.М., Рожнов В.В. Ларга Берингова моря: перемещения и поведение на миграциях // VI Всероссийская конференция по поведению животных. Материалы научной конференции. 2017. с. 152.
14. **Соловьёва М.А.**, Глазов Д.М., Шпак О.В., Кузнецова Д.М., Рожнов В.В. Опыт применения спутникового мечения в исследованиях морских млекопитающих // Наземные и морские экосистемы причерноморья и их охрана. Сборник тезисов научно-практической школы-конференции. Новороссийск, 23-27 апреля 2018 г. с. 151 – 152.
15. **Соловьёва М.А.**, Глазов Д.М., Кузнецова Д.М., Рожнов В.В., Уличев В.И. Первый опыт спутникового мечения ладожской кольчатой нерпы (*Pusa hispida ladogensis*) // Морские млекопитающие голарктики. Сборник тезисов X международной конференции. 2018. с. 97 – 98.
16. **Solovyeva M.**, Glazov D., Kuznetsova D., Rozhnov V., Boveng P., Burkanov V. New Data on the Use of Waters of the Okhotsk Sea and Pacific Ocean by Spotted Seal // Alaska Marine Science Symposium. January 28- February 1, 2019, Anchorage, Alaska p. 343.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонов Н. П., Балуева Е. С. 2000. Идентификация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из смешанных морских уловов по структуре чешуи // Исслед. Водных биол. ресурсов Камчатки и сев-зап. части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: Камчатск. печатн. Двор. Вып. V. С. 51 – 55.
2. Антонов Н. П., Новикова О. В. 2003. Тихоокеанская навага // Состояние биологических ресурсов Северо-Западной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 51 – 57.
3. Антонов Н.П. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел // М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 244 с.
4. Баланов А. А., Радченко В. И. Состав и распределение рыб в мезо-и батипелагиали Берингова и Охотского морей //Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. 1995. С. 335 – 343.
5. Балыкин П. А. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря. // М.: ВНИРО, 2006. 142 с.
6. Барабаш-Никифоров И.И. Ластоногие Командорских островов // Тр. ВНИРО. 1935. Т. 3. С. 223 – 237.
7. Болтнев, А. И., Грачёв, А. И., Жариков, К. А., Забавников, В. Б., Корнев, С. И., Кузнецов, В. В., Шафиков, И. Н. Ресурсы морских млекопитающих и их промысел в 2013 г // Труды ВНИРО. 2016. Т. 160. С. 230 – 249.
8. Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э. Морские млекопитающие России: справочник-определитель. – Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2009, 208 с.
9. Бурканов В. Н. Современное состояние ресурсов морских млекопитающих на Камчатке // Рациональное использование биоресурсов Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский. Дальневост. Кн. Изд-во, Камчатское отд-ние, 1988. С. 138 – 176.
10. Бурканов В.Н. Ларга (*Phoca largha*) прикамчатских вод и ее влияние на ресурсы лососей: дис. ... канд. биол. наук // ан сср. ин-т эволюц. морфологии и экологии животных. 1990. 163 с.
11. Бурканов В.Н. Материалы по питанию ларги (*Phoca largha*, Pall.) в летне-осенний период у западного побережья п-ова Камчатка // Морские млекопитающие. М.: ВНИРО, 1990. С. 49 – 56.
12. Бурканов В.Н. Распределение и численность ларги у берегов Камчатки в августе 1985 г. // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984/1985 гг. М.: ВНИРО, 1986. С. 45 – 51.
13. Бурканов В.Н., Косыгин Г.М. Материалы по ларге прибрежных вод Камчатки // Исследования биологи и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский, 1991. Вып. 1, ч. 2. С. 150-153
14. Бурканов, В.Н. Материалы по питанию ларги (*Phoca largha*, pall) в летне-осенний период у западного побережья п-ова Камчатка // морские млекопитающие. М. 1990. с. 49 – 56.
15. Бухтияров Ю. А. Питание тюленей северной части Охотского моря в летне-осенний период //Морские млекопитающие Дальнего Востока. Владивосток: ТИНРО. – 1984. – С. 23-31.
16. Бухтияров Ю. А. Питание тюленей южной части Охотского моря //Изв. ТИНРО. – 1990. – Т. 112. – С. 96-101.
17. Владимиров В. А. Проблемы использования ресурсов и перспективного прогнозирования динамики морских млекопитающих дальневосточных морей России // Рыбн. хоз-во. 1997. №3. С. 20-25

18. Волошина И. В. Структура лежбищ ларги (*Phoca largha* Pall.) и анализ их использования животными на побережье Японского моря // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1998. – Т. 103. – №. 6. – С. 3-8.
19. Вышегородцев В. А. О размножении гижигинско-камчатской сельди // Первый конгресс ихтиологов России (Астрахань. – 1997. – С. 143-144.
20. Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А., Соколов В.Е. Млекопитающие Советского Союза // Ластоногие и зубатые киты. – М.: Высш. шк., 1976. – Т.2. – 718 с.
21. Глазов Д. М. и др. Итоги авиаучетов белух (*Delphinapterus leucas*) в Охотском море в 2009 и 2010 гг // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. науч. тр. Суздаль. – 2012. – С. 159-165.
22. Гольцев В. Н. Питание ларги // Экология. – 1971. – Т. 2. – С. 62-70.
23. Гольцев В. Н., Юрахно М. В., Попов В. Н. О локальности карагинской и анадырской популяций беринговоморской ларги // Зоол. журн. – 1979. – Т. 57. – №. 2. – С. 280–287.
24. Гольцев В.Н. Сравнительная морфо-экологическая характеристика популяции ларги Охотского моря и Татарского пролива // Отчет / Мо ТИНРО. – 1978. – С. 1-41.
25. Горбатенко К. М., Лаженцев А. Е., Лобода С. В. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели тихоокеанской сельди гижигинского и охотского стад в северной части охотского моря в весенний период / Биология моря. – 2004. – Т. 30. – №. 5. – С. 352-358.
26. Горин С. Л. Гидролого-морфологические процессы в эстуариях Камчатки // Автореферат дисс.... канд. геогр. наук. М.: Геогр. ф-т МГУ. – 2009. 26 с.
27. Грачев А.И., Черноок В.И., Глазов Д.М. Предварительные результаты авиаучета тюленей в северной части Охотского моря в 2009 г. // Морские млекопитающие Голарктики. – Сб. научных трудов мат. IV междунар. конференции. – Калининград, 11–15 октября 2010 г. – Калининград, 2010. – С. 164-168.
28. Добровольский А. Д., Залогин Б. С. Моря СССР // М.: изд-во МГУ. – 1982. – Т. 192.
29. Заварина Л. О. 2008. Биология и динамика численности кеты *Oncorhynchus keta* северо-восточного побережья Камчатки: Автореф. дисс. ... канд. Биол. Наук. М.: ВНИРО, 25 с.
30. Зверькова Л. М. 2003. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: ТИНРО центр, 245 с.
31. Зорбиди Ж. Х. Артюхина Н. Б., Сорокина Т. Х. Пешкурова В. А. 2007. Промысел азиатского кижуча и современное состояние запасов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап части Тихого океана. Вып. 9. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 143—163.
32. Катин И. О., Нестеренко В. А. Океанологические условия и репродукция пятнистой нерпы (*Phoca largha*) в заливе Петра Великого Японского моря // Океанология. – 2010. – Т. 50. – №. 1. – С. 82-88.
33. Катин И.О., Нестеренко В.А. Миграции и хоминг тюленей залива Петра Великого // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов. Москва, 2012. Т. 2. С. 282-286.
34. Кобаяши М., Коуно Я., Нишина М., Фуджимото Я., Като К. Сезонные изменения численности и особенности миграций ларги (*Phoca largha*) в районе о. Ягишири в Японском море. // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов. Одесса, 2008. С. 261-263.
35. Косыгин Г. М., Э. А. Ларга (*Phoca largha* Pallas) залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 70. – С. 114-137.

36. Косыгин Г.М., Гольцев В.Н. Материалы по морфологии и экологии ларги Татарского пролива // Исследования морских млекопитающих: тр. АтлантНИРО. Калининград, 1971. Вып. 39. С. 238 – 252.
37. Косыгин Г.М., Трухин А.М. Перспективы зимнего государственного промысла тюленей на Дальнем востоке // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тез. Докл. IX Всесоюз. совещ. по морским млекопитающим. Архангельск, 1986. С. 211-213.
38. Косыгин Г.М., Трухин А.М., Велижанин А.Г. Зимнее распределение тюленей в Охотском море // Морские млекопитающие Дальнего востока. – Владивосток: ТИНРО, 1984. – С. 99-107.
39. Косыгин, Г. М., Трухин, А. М., Бурканов, В. Н., Махнырь, А. И. Лежбища ларги на берегах Охотского моря // Научно-исслед. работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984/85 гг. М.: ВНИРО, 1986. С. 60-70.
40. Крушинская Н. Л., Лисицына Т. Ю. Поведение морских млекопитающих. М.: Наука, 1983. С. 127-166.
41. Крылов В.И., Федосеев Г.А., Шустов А.П. Ластоногие Дальнего Востока. – Пищевая промышленность, 1964.
42. Кузин А. Е. Ларга острова Тюленьего (Охотское море) //Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). – 2002. – Т. 130. – №. 1-3.
43. Лагереv С. И. Результаты авиационного обследования береговых лежбищ тюленей Охотского моря в 1986 г //Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана. – 1988. – №. 1986. – С. 80-89.
44. Ледовые условия и методы их прогнозирования в Охотском море//Монографический справочник. Проект «Моря» Гидрометеорология и гидрохимия морей //Т. IX. Охотское море. – 1998. – №. 1. – С. 291-331.
45. Лунь С. С. Ластоногие Западной Камчатки (Тигильский район) // Тр. ВНИРО. 1935. Т. 3. С. 212 – 216.
46. Лэк Д. Численность животных и её регуляция в природе. – М.: ИЛ. – 1957. – 404 с.
47. Маминов М.К. Численность и распределение ларги (*Phoca largha*) у материкового побережья Татарского пролива летом 2008-2009 гг. // Морские млекопитающие Голарктики. – Сб. научных трудов мат. IV междунар. конференции. – Калининград, 11–15 октября 2010 г. – Калининград, 2010. – С. 367–371.
48. Махнырь А. И., Перлов А. С. Оценка влияния ларги на численность производителей горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) у побережья о. Сахалин // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1986/1987 гг. М. ВНИРО. – 1988. С. 90 – 96.
49. Международная символика для морских ледовых карт и номенклатура морских льдов- Л.: Гидрометеиздат, 1984г.
50. Михайлов В. Н., Горин С. Л. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей эстуариев //Водные ресурсы. – 2012. – Т. 39. – №. 3. – С. 243-243.
51. Наумов С.П. Ластоногие Охотского моря //Уч. зап. Москв. педагогического института. – 1941. – Т. 24. – №. 2.
52. Наумов С.П. Тюлени СССР. Сырьевая база морского зверобойного промысла. М.; Л.: КОИЗ, 1933. 105 с.
53. Нестеренко В. А., Катин И. О. Использование пространства неполовозрелыми особями ларги (*Phoca largha*) в местах репродуктивной концентрации в заливе Петра Великого (Японское море) //Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал. – 2015. – Т. 14. – №. 2. – С. 163-170.

54. Николаев А. М., Скалкин В. А. О питании настоящих тюленей у восточных берегов Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1975. – Т. 95. – С. 120–125
55. Николаева Е. Т., Овчинников К. А. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопр. ихтиол. – 1988. – Т. 28. – №. 3. – С. 493-497.
56. Никулин П. Г. Наблюдения над ластоногими Охотского и Японского морей // Изв. ТИНРО. 1937. Т. 10. С. 49-58.
57. Новикова О. В. 2002. Промысел, распределение и некоторые особенности биологии наваги прикамчатских вод // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. VI. Петропавловск Камчатский С. 120—130
58. Петрова–Тычкова М. А. 1951. Заметки о наваге из северо–западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 34. С. 259—260.
59. Пихарев Г. А. Тюлени юго-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1941. – Т. 20. – С. 61-99
60. Плотников В.В. Ледовые условия Берингова моря и методы их прогнозирования//Проект “Моря”. Гидрология и гидрохимия морей. Т. X: Берингово море. Вып. 1 (Гидрометеорологические условия). СПб.: Гидрометеиздат, 1999.
61. Плотников В.В. Ледовые условия и методы их прогнозирования//Проект “Моря”. Гидрология и гидрохимия морей. Т. IX: Охотское море. Вып. 1 (Гидрометеорологические условия). СПб.: Гидрометеиздат, 1998.
62. Попов В. Н., Бухтияров Ю. А. О возрастных изменениях питания и гель-минтофауны ларги Охотского моря // Морские млекопитающие. Мат. У1 Всес. совещ. Ч. 2. Киев: Наукова Думка. 1975. С. 62-64.
63. Снежинский В. А. Практическая океанография. — Л.: Гидрометеиздат, 1954. 672 с.
64. Соболевский Е. И. Морские млекопитающие Охотского моря, их распределение, численность и роль как потребителей других животных // Биология моря. 1983 б. № 5. С. 13-20.
65. Соболевский Е. И. Распределение и сезонная динамика питания ларги *Phoca largha* в Беринговом море // Биол. моря. – 1996. – Т. 22. – №. 4. – С. 221-226.
66. Соловьёв Б. А. и др. Летнее распределение белухи (*Delphinapterus leucas*) в Охотском море // Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал. – 2015. – Т. 14. – №. 2. – С. 201-215.
67. Сплочённость льда // Морской энциклопедический справочник / Под ред. Н. Н. Исанина. — Ленинград: Судостроение, 1987. — Т. 2. — С. 403. — 520 с.
68. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
69. Тихомиров Э. А. Распределение и миграции тюленей в водах Дальнего Востока // Труды совещания по биологии и промыслу морских млекопитающих, в серии тр. ихтиологической комиссии АН СССР. – 1961. – №. 2.
70. Тихомиров Э.А. О распределении и биологии ластоногих Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 52. Тр. ВНИРО. Т. 53. С. 277-285
71. Тихомиров Э.А. Рост тела и развитие органов размножения северотихоокеанских настоящих тюленей // Тр. ВНИРО. Т. 68; Изв. ТИНРО. Т. 62. 1968. С. 216-243.
72. Трухин А. М., Блохин С. А. Особенности функционирования поливидового лежбища настоящих тюленей (*Phocidae*) в районе добычи углеводородного сырья на шельфе острова Сахалин // Экология. – 2003. – №. 5. – С. 358-364.
73. Трухин А. М., Катин И. О. Современное состояние тюленя ларги (*Phoca largha* Pallas) // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования. Владивосток: Дальнаука. – 2004. – Т. 1. – С. 481-491.
74. Трухин А.М. Ларга. Владивосток: Дальнаука, 2005. 246 с.

75. Трухин А.М., Катин И.О. К вопросу о размножении ларги в заливе Петра Великого (Японское море) // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. М.: ВНИРО, 2001. С. 176–186
76. Трухин А.М., Фоминых Б.Е., Катин И.О. Распределение и миграции ларги у берегов Приморья // Морские млекопитающие голарктики: Материалы Междунар. конф. Архангельск, 2000. С. 289-293.
77. Федосеев Г. А. Популяционная структура, современное состояние и перспективы использования ледовых форм ластроногих в северной части Тихого океана // Морские млекопитающие. М.: Наука, 1984. С. 130-146.
78. Федосеев Г. А. Популяционная структура, современное состояние и перспективы использования ледовых форм ластроногих в северной части Тихого океана // Морские млекопитающие. – М.: Наука. – 1984. – С. 130-146.
79. Федосеев Г. А. Пространственная структура популяций и некоторые факторы численности тюленей Охотского моря // Тез. Докл. V Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих. Ч. 1. Махачкала, 1972. С. 117-121.
80. Федосеев Г. А. Распределение и численность тюленей у о-ва Сахалин // Известия ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 319-324.
81. Федосеев Г.А. Влияние ледовых условий на формирование репродуктивных экотипов и пространственную структуру популяций ледовых форм ластроногих северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. – 1997. – Т. 122. – С. 95-116.
82. Федосеев Г.А. Внутривидовая я и популяционная структура ледовых форм тюленей // Морские млекопит.: тез. 7-го Всесоюз. Совещ. – Симферополь; М., 1978. _ С. 337-339.
83. Федосеев Г.А. О скоплениях тюленей на образующихся льдах в декабре-январе в Охотском море // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984/1985 г. М.: ВНИРО, 1986. С. 81-88.
84. Федосеев Г.А. Популяционная биология ледовых форм тюленей и их роль в экосистемах Северной Пацифики. Магадан, МагаданНИРО, 2005, 179 с.
85. Федосеев Г.А., Бухтияров Ю.А. Питание тюленей Охотского моря // Тез. докл. V Всесоюз. Совещ. По изучении. Морских млекопитающих. Ч. 1. Махачкала, 1972. С. 110-112.
86. Чапский К.К. Морфолого-таксономическая характеристика пагетодной формы ларги Берингова моря // Тр. ВНИРО. 1967. – Вып. 21. – С. 147-175.
87. Черноок В.И., Труханова И.С., Васильев А.Н., Грачев А.И., Литовка Д.И., Бурканов В.Н., Загребельный С.В. численность и распределение настоящих тюленей на льдах в западной части Берингова моря весной 2012-2013 гг. // Известия ТИНРО. – 2018. – Т. 192. – С. 74-88.
88. Черноок, В., Грачёв, А. И., Васильев, А. Н., Труханова, И. С., Бурканов, В. Н., & Соловьёв, Б. А. Результаты инструментального авиаучёта ледовых форм тюленей на льдах Охотского моря в мае 2013 г // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). – 2014. – Т. 179. – с. 158-176
89. Чернявский В. И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1981. – Т. 105. – С. 13-19.
90. Чугунков Д. И. Наблюдения за пятнистым тюленем Уткинского лежбища // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 70. – С. 154-168.
91. Чугунков Д. И., Добрынина М. В., Андриенко П. В. Травмирование ларгами (*Ph. largha*) лососей // Морские млекопитающие Дальнего Востока. – 1984. – С. 31-38.
92. Шпак О. В. и др. Миграционная активность охотоморских белух *Delphinapterus leucas* в зимне-весенний период // Морские млекопитающие Голарктики: сб. науч. трудов по матер. – 2012. – С. 390-395.

93. Шпак О. В. и др. Сезонные миграции охотоморской белухи *Delphinapterus leucas* летнего сахалинско-амурского скопления //Биология моря. – 2010. – Т. 36. – №. 1. – С. 56-62.
94. Шулежко Т. С. и др. Предварительные результаты изучения летнего скопления белух (*Delphinapterus leucas*) в эстуариях рек Хайрюзова, Белоголовая и Морошечная (западная Камчатка) //Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2013. – №. 28.
95. Шунтов В. П. Биологические ресурсы Охотского моря. – Агропромиздат, 1985.
96. Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: монография. – Владивосток, ТИНРО–Центр, 2008. —Т. 1. —481с.
97. Шунтов, В. П., Волков, А. Ф., Темных, О. С., Дулепова, Е. П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. – Изд-во ТИНРО, 1993.
98. Aguilar A., Borrell A. Abnormally high polychlorinated biphenyl levels in striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) affected by the 1990–1992 Mediterranean epizootic //Science of the Total Environment. 1994. Т. 154. №. 2. С. 237-247.
99. Allen G. M. The mammals of China and Mongolia Vol. II, part I in W. Granger, ed. Natural history of central Asia. Am. Mus. Nat. Hist., New York. – 1938. – Т. 11. – 620p.
100. Arnason U., Gullberg, A., Janke, A., Kullberg, M., Lehman, N., Petrov, E. A., & Väinölä, R. Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal //Molecular phylogenetics and evolution. – 2006. – Т. 41. – №. 2. – С. 345-354.
101. Ashwell-Erickson, S., Fay, F. H., Elsner, R., & Wartzok, D. Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*) //Canadian Journal of Zoology. – 1986. – Т. 64. – №. 5. – С. 1086-1094.
102. Baechler J., Beck C. A., Bowen W. D. Dive shapes reveal temporal changes in the foraging behaviour of different age and sex classes of harbour seals (*Phoca vitulina*) //Canadian Journal of Zoology. – 2002. – Т. 80. – №. 9. – С. 1569-1577.
103. Boveng P. L., Bengtson J. L., Buckley T. W., Cameron M. F., Dahle S. P., Kelly B. P., Megrey B. A., Overland J. E., Williamson N. J. Status Review of the Spotted Seal (*Phoca largha*). / U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-200, 2009, 153 p.
104. Boveng, P. L., Bengtson, J. L., Buckley, T. W., Cameron, M. F., Dahle, S. P., Megrey, B. A., Williamson, N. J. Status review of the ribbon seal (*Histiophoca fasciata*). US Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-255. 2013, 174 p.
105. Bowen W. D. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. // Marine Ecology Progress Series. №158. P. 267-274. 1997
106. Bradford A. L., Weller D. W., Wursig B. Larga Seal Haul-out Patterns in a Coastal Lagoon on Sakhalin Island, Russia //13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. – 1999. – С. 23.
107. Burns J. J. Remarks on the distribution and natural history of pagophilic pinnipeds in the Bering and Chukchi Seas //Journal of Mammalogy. – 1970. – Т. 51. – №. 3. – С. 445-454.
108. Burns J. J., Fay F.H., Fedoseev G.A. Craniological analysis of harbor and spotted seals of the north Pacific region. // Soviet-American cooperative research on marine mammals. 1984. – Т. 12. – С. 5-16.
109. Burns, J. J. 2002. Harbor seal and spotted seal, *Phoca vitulina* and *P. largha*. Pages 552-560 in W. F. Perrin, B. Würsig, and J. G. M. Thewissen, editors. Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, San Diego, CA.
110. Burns, J. J., Ray, G. C., Fay, F. H. Adoption of a strange pup by the ice-inhabiting harbor seal, *Phoca vitulina largha* //Journal of Mammalogy. – 1972. – Т. 53. – №. 3. – С. 594-598.

111. Citta, J. J., Quakenbush, L. T., George, J. C., Small, R. J., Heide-Jørgensen, M. P., Brower, H., Adams, B., Brower, L. (Winter movements of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) in the Bering Sea //Arctic. – 2012. – C. 13-34.
112. Cooper, M. H., Budge, S. M., Springer, A. M., Sheffield, G. (Resource partitioning by sympatric pagophilic seals in Alaska: monitoring effects of climate variation with fatty acids //Polar Biology. – 2009. – T. 32. – №. 8. – C. 1137-1145.
113. Dehn L. A. et al. Feeding ecology of phocid seals and some walrus in the Alaskan and Canadian Arctic as determined by stomach contents and stable isotope analysis //Polar Biology. – 2007. – T. 30. – №. 2. – C. 167-181.
114. Fay F. H. The role of ice in the ecology of marine mammals of the Bering Sea //Oceanography of the Bering Sea. – 1974. – C. 383-399.
115. Fedak M. A., Anderson S. S., Curry M. G. Attachment of a radio tag to the fur of seals //Journal of Zoology. – 1983. – T. 200. – №. 2. – C. 298-300.
116. Fedoseev G. A. Population biology of ice-associated forms of seals and their role in the northern Pacific ecosystems. Moscow: Center for Russian Environmental Policy, UMK «Psikhologiya». 2000. 271 p.
117. Freitas C., Kovacs K.M., Ims R.A., Fedak M.A., Lydersen C., 2008. Ringed seal post-moulting movement tactics and habitat selection // Oecologia. V. 155. № 1. P. 193 – 204.
118. Gjertz I., Lydersen C., Wiig Ø. Distribution and diving of harbour seals (*Phoca vitulina*) in Svalbard //Polar Biology. – 2001. – T. 24. – №. 3. – C. 209-214.
119. Grellier K., Thompson P. M., Corpe H. M. The effect of weather conditions on harbour seal (*Phoca vitulina*) haulout behaviour in the Moray Firth, northeast Scotland //Canadian Journal of Zoology. – 1996. – T. 74. – №. 10. – C. 1806-1811.
120. Hayne D.W., 1949. Calculation of size of home range // J. Mammalogy. V. 30. P. 1–18
121. Holden A.V. Monitoring organochlorine contamination of the marine environment by the analysis of residues in seals. // Marine pollution and sea life. Ruivo, M. (Ed.). West Byfleet, UK: Fishing News Book Ltd: 1972., P. 266-272.
122. Kato H. Food habits of largha seal pups in the pack ice area //Sci. Rep. Whales Res. Inst. – 1982. – T. 34. – C. 123-136.
123. Kim H.J. Population structure in spotted seals, *Phoca largha*, of East Asia. 2013. 61 p.
124. Krafft B. A. et al. Diving behaviour of sub-adult harbour seals (*Phoca vitulina*) at Prins Karls Forland, Svalbard //Polar Biology. – 2002. – T. 25. – №. 3. – C. 230-234.
125. Lowry L., Boveng P. Ribbon seal *Histiophoca fasciata* //Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition). – 2009. – C. 955-958.
126. Lowry L.F. The ribbon seal. Marine mammals species accounts. 1985. pp. 71-78.
127. Lowry L.F., Burkanov V.N., Frost K.G., Simpkins M.A., Davis R., DeMaster D.P., Suydam R., Springer A. Habitat use and habitat selection by spotted seals (*Phoca largha*) in the Bering sea // Can. J. Zool. 2000. V. 78. P. 1959-1971.
128. Lowry L.F., Frost K.G., Davis R., DeMaster D.P., Suydam R.S. Movements and behavior of satellite-tagged spotted seals (*Phoca largha*) in the Bering and Chukchi seas // Polar Biology. 1998. V. 19. P. 221-230.
129. Lowry, L. F., Frost, K. J., Ver Hoep, J. M., Delong, R. A. Movements of satellite-tagged subadult and adult harbor seals in prince william sound, alaska //Marine Mammal Science. – 2001. – T. 17. – №. 4. – C. 835-861.
130. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference / D.E. Wilson, D.M. Reeder (3rd ed.). – Johns Hopkins University Press, 2005. –V.2. – 2142pp.
131. Mazzaro L. M., Dunn J. L. Descriptive account of long-term health and behavior of two satellite-tagged captive harbor seals *Phoca vitulina* //Endangered Species Research. – 2009. – T. 10. – C. 159-163.

132. Mizuno A. W. et al. Population genetic structure of the spotted seal *Phoca largha* along the coast of Hokkaido, based on mitochondrial DNA sequences // *Zoological science*. – 2003. – T. 20. – №. 6. – C. 783-788.
133. Mizuno, A. W., Wada, A., Ishinazaka, T., Hattori, K., Watanabe, Y., & Ohtaishi, N. Distribution and abundance of spotted seals *Phoca largha* and ribbon seals *Phoca fasciata* in the southern Sea of Okhotsk // *Ecological Research*. – 2002. – T. 17. – №. 1. – C. 79-96.
134. Morris, A. W., Von Duyke, A. L., Douglas, D. C., Gryba, R., & Herreman, J. Spotted seal (*Phoca largha*) spatial use, dives, and haul-out behavior in the Beaufort, Chukchi, and Bering Seas (2012-2016) // *Abstract book Alaska Marine Science Symposium*. – 2017. p. 176.
135. Naito Y., Nishiwaki M. The growth of two species of the harbour seal in the adjacent waters of Hokkaido // *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* – 1972. – T. 24. – C. 127-144.
136. O' Corry-Crowe G., L.F. Lowry, V.N. Burkanov, A.M. Trukhin, L. Hansen, K.J., Frost, G. Sheffield. The biogeography and population structure of spotted seals (*Phoca largha*) using mitochondrial DNA // 14-th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. 2001. Canada, Vancouver. P. 159.
137. Powell R.A., 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators // *Research Techniques in Animal Ecology*. N.Y.: Columbia University Press. 442 p.
138. Quakenbush L. T. Spotted seal, *Phoca largha* // *Selected marine mammals of Alaska: species accounts with research and management recommendations*. Marine Mammal Commission, Washington, DC. – 1988. – C. 107-124.
139. Quakenbush L., Citta J., Crawford J. Biology of the Spotted Seal (*Phoca largha*) in Alaska from 1962 to 2008 // Fairbanks, AK. – 2009. – C. 1-66.
140. R Development Core Team, 2011. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. www.r-project.org
141. Robinson P. W. et al. A comparison of indirect measures of feeding behaviour based on ARGOS tracking data // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. – 2007. – T. 54. – №. 3. – C. 356-368.
142. Schusterman R. J. Behavioral capabilities of seals and sea lions: a review of their hearing, visual, learning and diving skills // *The psychological record*. – 1981. – T. 31. – №. 2. – C. 125.
143. Shaughnessy P. D., Fay F. H. A review of the taxonomy and nomenclature of North Pacific harbour seals // *Journal of Zoology*. – 1977. – T. 182. – №. 3. – C. 385-419.
144. Smith T. G., Hammill M. O., Taugbøl G. A review of the developmental, behavioural and physiological adaptations of the ringed seal, *Phoca hispida*, to life in the Arctic winter // *Arctic*. – 1991. – C. 124-131.
145. Stewart B. S. et al. Harbor seal tracking and telemetry by satellite // *Marine Mammal Science*. – 1989. – T. 5. – №. 4. – C. 361-375.
146. Trukhin A. M., Mizuno A. W. Distribution and abundance of the largha seal (*Phoca largha* Pall.) on the coast of Primorye Region (Russia): a literature review and survey report // *Mammal Study*. – 2002. – T. 27. – №. 1. – C. 1-14.
147. Wang P. Survey on the distribution of spotted seal in Bohai Sea // *Oceanologia et Limnologia Sinica*. – 1988. – T. 7. – C. 7-11.
148. Wang P.C. Distribution, ecology and resource conservation of the spotted seal in the Huanghai and Bohai Seas // *Acta Oceanologica Sinica*. – 1986. – T. 1. – C. 014.
149. Watts P. Possible lunar influence on hauling-out behavior by the Pacific harbor seal (*Phoca vitulina richardsi*) // *Marine mammal science*. – 1993. – T. 9. – №. 1. – C. 68-76.
150. Westlake R. L. O'Corry-Crowe G. M., Molecular investigations of spotted seals (*Phoca largha*) and harbor seals (*P. vitulina*), and their relationship in areas of sympatry // *Marine Mammal Science, Special Publication*. – 1997. – T. 325. – C. 338.

151. Wilke F. Seals of northern Hokkaido // Journal of Mammalogy. 1954. V. 35, N. 2. P. 218-224.
152. Won C., Yoo B. H. Abundance, seasonal haul-out patterns and conservation of spotted seals *Phoca largha* along the coast of Bak-ryoung Island, South Korea // Oryx. – 2004. – T. 38. – №. 1. – С. 109-112.
153. Worton B.J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies // Ecology. V. 70. P. 164–168.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1. Информация об установленных передатчиках

1992 год

№	Вид	№ метки	Пол	Длина (см)	Тип метки	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Кол-во дней работы	Кол-во локаций		Место мечения
									до фильтрации	после фильтрации	
1	Phoca largha	2242	♀*	145	Telonic	31.07.1992	13.01.1993	167	139	117	р. Большая
2	Phoca largha	2243	♂	153	Telonic	03.08.1992	12.01.1993	162	154	125	р. Большая
3	Phoca largha	11465	♂*	169	метки WC	03.08.1992	11.09.1992	31	213	185	р. Большая
4	Phoca largha	11464	♀*	149	метки WC	16.08.1992	05.11.1992	81	360	310	р. Большая

1993 год

№	Вид	№ метки	Пол	Длина (см)	Тип метки	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Кол-во дней работы	Кол-во локаций		Место мечения
									до фильтрации	после фильтрации	
5	Phoca largha	2245	♂*	145	Telonic	05.08.1993	19.09.1993	46	94	70	о. Карагинский
6	Phoca largha	2241	♀*	122	Telonic	11.08.1993	28.02.1994	202	587	387	о. Карагинский
7	Phoca largha	11038	♂*	162	метки WC	13.08.1993	08.05.1994	269	1248	727	о. Карагинский
8	Phoca largha	11039	♂*	156	метки WC	13.08.1993	11.05.1994	272	1038	602	о. Карагинский
9	Phoca largha	11043	♀*	130	метки WC	13.08.1993	26.04.1994	257	594	339	о. Карагинский

2011 год

№	Вид	№ метки	Пол	Длина (см)	Тип метки	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Кол-во дней работы	Кол-во локаций		Место мечения
									до фильтрации	после фильтрации	
10	Phoca largha	110708	♂	115	Пульсар	09.10.2011	07.03.2012	150	1082	905	о. Птичий
11	Phoca largha	110709	♂	152	Пульсар	09.10.2011	21.02.2012	136	874	617	о. Птичий
12	Phoca largha	110711	♀	118	Пульсар	09.10.2011	29.01.2012	112	1453	1142	о. Птичий
13	Phoca largha	110712	♂	149	Пульсар	09.10.2011	25.10.2011	16	80	65	о. Птичий
14	Phoca largha	110713	♂	118	Пульсар	09.10.2011	06.12.2011	58	494	423	о. Птичий
15	Phoca largha	110714	♂	110	Пульсар	09.10.2011	19.10.2011	10	172	147	о. Птичий
16	Phoca largha	112854	♀	134	Пульсар	04.11.2011	25.03.2012	143	310	235	р. Большая
17	Phoca largha	112862	♂*	182	Пульсар	02.11.2011	19.11.2011	17	68	46	р. Большая

2012 год

№	Вид	№ метки	Пол	Длина (см)	Тип метки	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Кол-во дней работы	Кол-во локаций		Место мечения
									до фильтрации	после фильтрации	
18	Phoca largha	67005	♂	140	SPOT-5	25.09.2012	15.06.2013	263	356	347	о. Птичий
		112859			Пульсар		18.03.2013	174			
19	Phoca largha	67006	♀	120	SPOT-5	25.09.2012	29.01.2013	127	178	169	о. Птичий
		112853			Пульсар		09.11.2012	46			
20	Phoca largha	67031	♂*	159	SPOT-5	24.09.2012	04.04.2013	185	156	142	о. Птичий
		112860			Пульсар		29.09.2012	5			

21	Phoca largha	67114	♀*	160	SPOT-5	24.09.2012	03.06.2013	227	1250	906	о. Птичий
		110719			Пульсар		16.04.2013	203			
22	Phoca largha	99307	♀*	165	SPOT-5	25.09.2012	10.05.2013	227	245	547	о. Птичий
		112855			Пульсар		03.04.2013	191			
23	Phoca largha	66986	♀*	167	SPOT-5	25.09.2012	06.11.2012	42	53	44	о. Птичий
24	Phoca largha	67025	♀	104	SPOT-5	24.09.2012	24.12.2012	90	61	40	о. Птичий
25	Phoca largha	99311	♂	147	SPOT-5	26.09.2012	28.05.2013	239	357	206	о. Птичий
26	Phoca largha	67113	♂*	175	SPOT-5	24.09.2012	21.06.2013	269	328	190	о. Птичий

2013 год

№	Вид	№ метки	Пол	Длина (см)	Тип метки	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Кол-во дней работы	Кол-во локаций		Место мечения
									до фильтрации	после фильтрации	
27	Phoca largha	112084	♀	135	Пульсар	03.09.2013	24.10.2013	51	348	288	о. Чкалова
		66982			SPOT-5		-	-			
28	Phoca largha	112082	♂*	157	Пульсар	14.09.2013	23.03.2014	190	287	237	о. Чкалова
		99303			SPOT-5		20.09.2013	6			

2015 год

№	Вид	№ метки	Пол	Длина (см)	Тип метки	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Кол-во дней работы	Кол-во локаций		Место мечения
									до фильтрации	после фильтрации	
29	Phoca largha	110726	♂	109	Пульсар	23.06.2015	30.10.2015	129	451	397	о. Карагинский
30	Phoca largha	48833	♂	109	МК-10	23.06.2015	18.04.2016	300	4786	2092	о. Карагинский
31	Phoca largha	48832	♀	103	МК-10	23.06.2015	04.04.2016	284	4415	1861	о. Карагинский
32	Phoca largha	47821	♀	102	МК-10	23.06.2015	14.04.2016	294	4834	2252	о. Карагинский
33	Phoca largha	48831	♂	110	МК-10	23.06.2015	29.09.2015	98	640	516	о. Карагинский
34	Phoca largha	66975	♀	119	МК-10	02.11.2015	13.05.2016	193	2142	1822	р. Большая
35	Phoca largha	131372	♀*	123	МК-10	02.11.2015	04.02.2016	94	945	773	р. Большая
36	Phoca largha	141927	♀*	148	МК-10	02.11.2015	10.03.2016	129	1520	1265	р. Большая

2017 год

№	Вид	№ метки	Пол	Длина (см)	Тип метки	Дата мечения	Дата последнего сигнала	Кол-во дней работы	Кол-во локаций		Место мечения
									до фильтрации	после фильтрации	
37	Phoca largha	131369	♀	137	МК-10	22.07.2017	16.11.2017	117	823	725	р. Большая
38	Phoca largha	131370	♀	128	МК-10	22.07.2017	20.08.2017	29	381	330	р. Большая
39	Phoca largha	131371	♂*	145	МК-10	22.07.2017	14.10.2017	84	773	670	р. Большая
40	Phoca largha	141925	♂	137	МК-10	24.07.2017	25.11.2017	124	1069	900	р. Большая
41	Phoca largha	141926	♂*	167	МК-10	24.07.2017	13.09.2017	51	488	399	р. Большая
42	Phoca largha	141928	♂	114	МК-10	24.07.2017	22.01.2018	182	713	625	р. Большая