



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Соловьёва Мария Андреевна

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

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2019

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель – кандидат биологических наук
Гольцман Михаил Ефимович

Официальные оппоненты – кандидат биологических наук,
член-корреспондент РАЕН
Беликов Станислав Егорович
ФБГУ Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды, лаборатория сохранения морских и прибрежных экосистем, заведующий лабораторией

доктор биологических наук
Бурдин Александр Михайлович
Камчатский филиал Тихоокеанского Института географии ДВО РАН, лаборатория гидробиологии, ведущий научный сотрудник

доктор биологических наук
Романов Алексей Анатольевич
Географический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, кафедра биогеографии, профессор

Защита диссертации состоится «28» октября 2019 г. в 17:00 на заседании диссертационного совета МГУ.03.07 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1/12, МГУ, биологический факультет, ауд. М1.

E-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <http://istina.msu.ru/dissertations/232513905/>

Автореферат разослан «__» сентября 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. 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*) – 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 предпочтение 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 и задачи исследования.

Цель исследования – с помощью спутникового мечения, выявить особенности использования ларгой местообитаний в акваториях Охотского и Берингова морей.

Основные задачи исследования:

1. Установив спутниковые передатчики на ларг, нагуливающих 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, нагуливающих 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 заныревании (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 работы. 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 заныревания животного. Датчик «dry/wet» (сухо/мокро) фиксировал, в воде или на субстрате находится животное. Всё 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.

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.

Степень достоверности результатов. Данные, представленные в работе, получены с использованием современных методик. Данные собраны в достаточном для анализа объеме. 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, в том числе на VI конференции «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2014); VIII, IX и X международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Санкт-Петербург, 2014; Астрахань, 2016; Архангельск, 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.

Структура и объём работы. Диссертационная работа изложена на 145 страницах печатного текста и состоит из следующих разделов: введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов, обсуждений, 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.

Благодарности.

Дмитрию Михайловичу Глазову – за безграничное терпение, вдохновение, поддержку и понимание. Михаилу Ефимовичу Гольцману и Елене Павловне Крученковой – за неоценимые комментарии и советы. Директору ИПЭЭ РАН – Рожнову Вячеславу Владимировичу – за терпение и обстоятельные обсуждения в стремлении достичь идеала. Владимиру Николаевичу Бурканову – за поддержку, 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, Соловьёву Борису Андреевичу, всем коллегами по лаборатории и моим друзьям – за неоценимую поддержку и советы.

Моим родителям – Соловьёвой Ларисе Владимировне и Соловьёву Андрею Васильевичу (1961-2017) за бесконечную веру и безусловную любовь.

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).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы описаны имеющиеся данные по биологии ларги, её распространение и поведение в неледовый и ледовый периоды, сроки размножения и регионы, в которых оно происходит, описан спектр питания в различные сезоны года и в разных регионах, а также оценена изученность вида.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

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, был использован материал, собранный в этих же регионах нашими коллегами в 1992-1993 гг. Работы по мечению проводились в летне-осенний период. Регионы и общий объем собранного материала показан в таблице 1.

Таблица 1. Общий объем собранного материала.

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

Отлов животных осуществлялся на береговых залёжках с помощью сачка, или же путём ловли сетями сходящих в воду групп животных. Препараты для обездвиживания не применялись. У ларг определяли пол и измеряли зоологическую длину, которая использовалась для определения половозрелости.

В работе было использовано несколько типов передатчиков (таблица 2).

Таблица 2. Сведения об использованных передатчиках.

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	

Все передатчики регистрировали местоположение тюленя (широту и долготу). Передатчики серии МК-10 имели датчик haulout (dry-wet, «сухо-мокро»), который регистрировал процент нахождения животного на суше за каждый час работы. Передатчики серий SLTDR и МК-10 также имели датчики давления, которые записывали информацию о погружениях (глубина и длительность).

Передатчики серий Telonics, SLTDR, МК-10 и Пульсар прикреплялись с помощью эпоксидной смолы на голову тюленя (взрослым животным с крупным черепом), или между лопатками (если тюлень был небольшой) (Fedak et al., 1984; Mazzaro and Dunn, 2009). Передатчики SPOT-5 прикреплялись на межпальцевую перепонку задней лапы тюленя.

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 перед анализом должны пройти несколько этапов фильтрации: предварительная фильтрация, фильтрация SDA-фильтром (speed-distance-angle) пакета argosfilter для R (Freitas et al., 2008; R Development Core Team, 2011) (максимальная скорость перемещения тюленей принята за 3.8 м/с (Чугунков, 1970); максимальный угол между двумя отрезками пути длиной больше 2.5 км – 15°, длиной 5 км – 25°). Пространственная фильтрация по географическому принципу проводилась в пакете программ ArcMap 10.4.1.

Дальнейшее картирование данных и их обработка, за исключением статистических расчётов, проводились в пакете программ ArcMap 10.4.1.

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". Для проведения 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>), содержащие границы сплошного и разреженного льда и 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. Среди типов льда выделяли нилас (до 10 см), молодой лед (10-30 см) и однолетний лед (30-200 см) (Снежинский, 1954). Сплочённость (степень покрытия поверхности воды дрейфующим льдом) определялась по десятибальной шкале, где 10 соответствует сплошному льду, а 0 – чистой воде. На каждую ледовую карту накладывались локации, соответствующие этой карте по временному промежутку. После этого в пакете программ ArcMap 10.4.1 для каждой локации определялись параметры того ледового поля, на котором она находилась.

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. 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. Традиционно 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 исследуемый промежуток времени.

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. Координаты места мечения были определены непосредственно в момент мечения с использованием GPS-приёмника. Расстояние между местом мечения и каждой локацией также было определено с помощью инструмента «ближайший сосед» в программе ArcGIS 10.4.1. Полученные данные проходили дальнейший статистический анализ в программе Statistica 8. Были построены графики типа 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, использовалось 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 интерквартильных размахов. Для сравнения полученных данных между двумя морями или между различными периодами года использовали критерий Колмогорова-Смирнова.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

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. 3). Продолжительность работы передатчиков сильно различалась и составила от 5 до 300 дней. За время прослеживания суммарно было получено 50184 локаций. После всех применённых фильтров осталось 30778 локаций. В статистические расчёты и анализ ключевых местообитаний вошла информация от передатчиков, которые проработали более 50 дней (от 36 животных).

Некоторые метки имели датчик глубины. Погружения тюленей были проанализированы для мечения 2015 г. Всего было зафиксировано и обработано 73430 погружений.

Годовой цикл ларги традиционно разделяется на «неледовый» и «ледовый» периоды. Мы выделяли те же периоды в перемещениях меченых животных и рассмотрели их по отдельности.

Таблица 3. Количество помеченных животных разного пола и возраста

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

Миграции и использование акваторий в Охотском море

Западная Камчатка

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. Тюлени регулярно совершали вдольбереговые миграции на значительные расстояния. Наиболее часто животные останавливались в устье р. Тигиль, у северного мыса Бухты Квачина, в устье р. Морошечная, у п. Опала, в устье р. Большая, а также на участке акватории к северу от п-ова Пьягина.

В ледовый период удаленность от побережий ларг западного побережья Камчатки увеличивалась. Животные широко расходились по акватории и использовали всю северную часть Охотского моря. Некоторые особи к концу ледового периода пересекали все Охотское море и оказывались в его западной части.

Сахалинский залив

В течение неледового периода тюлени регистрировались в районе мечения, мало перемещаясь по акватории. В конце осени направились в Татарский пролив, где и провели весь ледовый период.

Миграции и использование акваторий в Беринговом море

В неледовый период на восточном побережье Камчатки тюлени также использовали в основном вдольбереговые акватории с длительными остановками в различных заливах – Карагинском, Корфа, Олюторском и в устьях многочисленных рек от м. Олюторский до м. Наварин. Некоторые ларги уходили на север до Анадырского залива. Как и на западном побережье, животные не проводили нагульный период в одном месте, а перемещались между устьями рек.

В ноябре-декабре характерные для лета и осени активные вдольбереговые миграции прекращались, из Анадырского залива животные возвращались ближе к району мечения и по-прежнему перемещались достаточно близко к побережью. Они останавливались в определенном регионе (чаще – в одном из крупных заливов: Корфа, Олюторский, Карагинский, Камчатский, а также в районе залива Озёрный и вокруг Озёрного полуострова) и оставались в нём до конца работы передатчика. Перемещений на дальние расстояния в этот период не отмечалось.

Переход из Охотского моря в Тихий океан

Из 13 животных, помеченных в устье р. Большая, 8 ларг находились в Охотском море всё время прослеживания и не выходили за пределы его акватории. Однако, 5 ларг вышли из акватории Охотского моря в северо-западную часть Тихого океана. В период с 1 августа по 1 сентября они прошли через 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 (в том числе в Камчатский залив). Практически все перемещения ларг происходили в акваториях с глубинами, не превышавшими 200 м.

Общие черты и различия в перемещениях

Для сравнения животных, помеченных в разных регионах в различные годы и выделения сходных или различных черт в их перемещениях, были использованы два показателя: расстояние от места мечения и расстояние от береговой линии.

Все помеченные на западной Камчатке ларги вели себя сходно в течение неледового периода. Медианное значение перемещений от места мечения в различные годы составляло 124,3-584,2 км, а максимальное удаление достигало 1200 км по азимуту. В Сахалинском заливе (2013 г.) тюлени не перемещались на такие расстояния (максимальное удаление составило 342 км) (рис. 1А).

В разных регионах Охотского моря ларги практически не удалялись 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) (рис. 1Б).

В ледовый период у всех ларг в Охотском море расстояние и от места мечения (рис. 1А), и от береговой линии (рис. 1Б) возрастало по сравнению с неледовым ($p < 0.001$, Колмогоров-Смирнов). Однако, ларги западной Камчатки расходились по акватории гораздо шире, чем ларги Сахалинского залива.

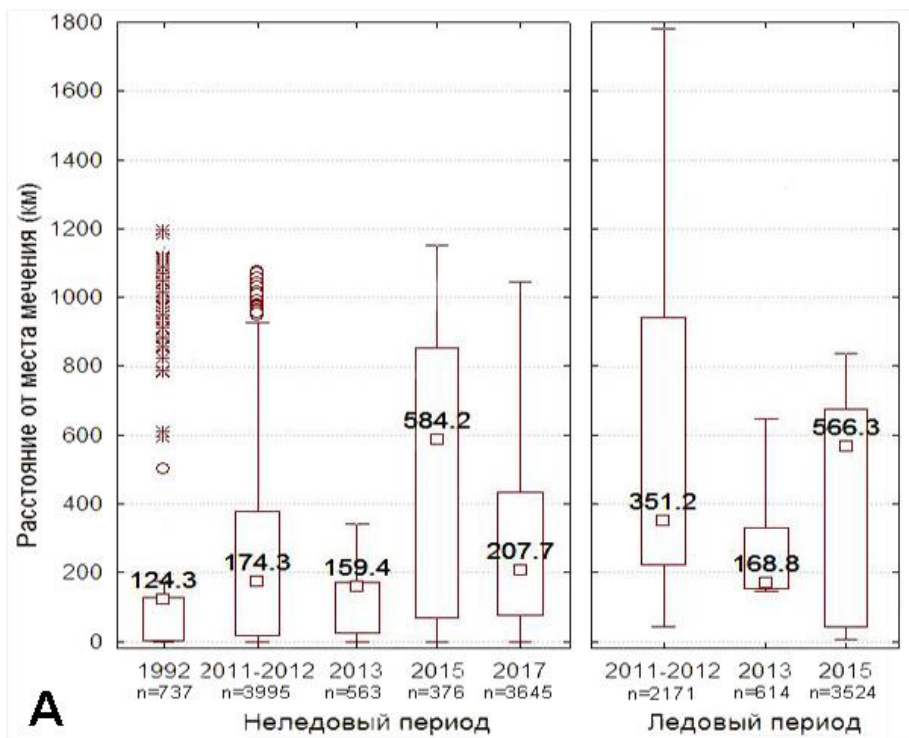
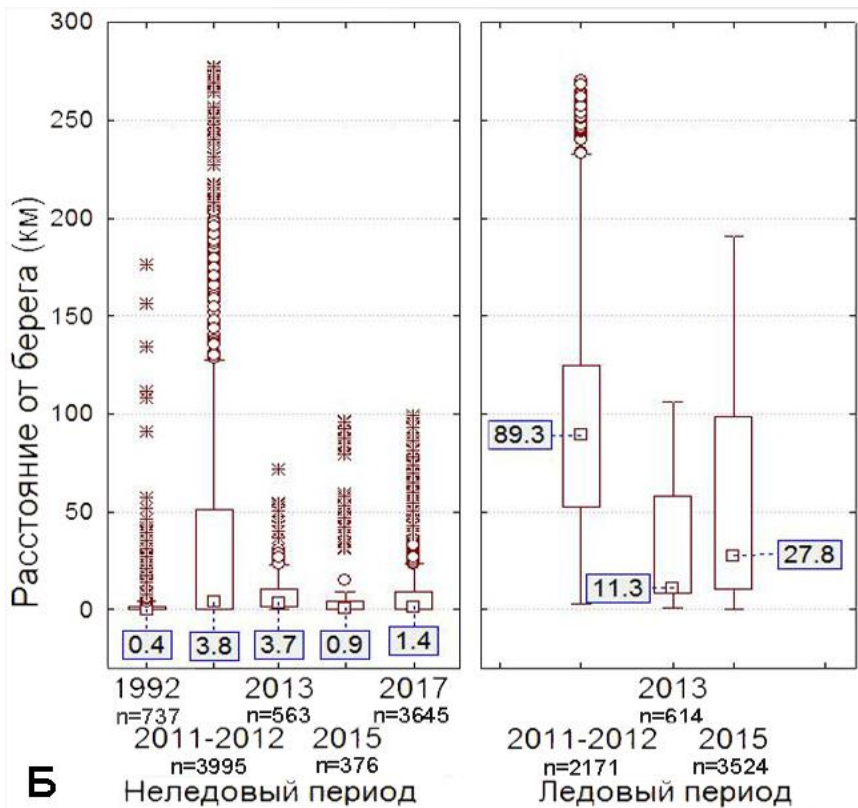


Рис. 1. Расстояние от места мечения (А) и от береговой линии (Б) в неледовый и ледовый периоды для ларг, помеченных в Охотском море в разные годы (box-and-whisker plots). Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» - края статистически значимой выборки.



Выбросы двух типов определены методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором = 1,5 (для выбросов, обозначенных \circ) и k-фактором = 3 (для выбросов, обозначенных $*$). n – количество локаций

В отличие от охотоморских ларг, в Беринговом море животные активно осваивали акваторию в неледовый период, а к началу ледового периода – возвращались в районы мечения, что особенно видно по мечению 2015 г (рис. 2А).

Но также как и охотоморские тюлени, они регистрировались вблизи от береговой линии в неледовый период ($Me=1$ км и $Me=4,2$ км), а в ледовый – удалялись на большие расстояния ($p<0,001$, Колмогоров-Смирнов) (рис. 2Б). Однако степень этой удаленности существенно ниже в сравнение с ларгами из Охотского моря ($p<0,001$, Колмогоров-Смирнов).

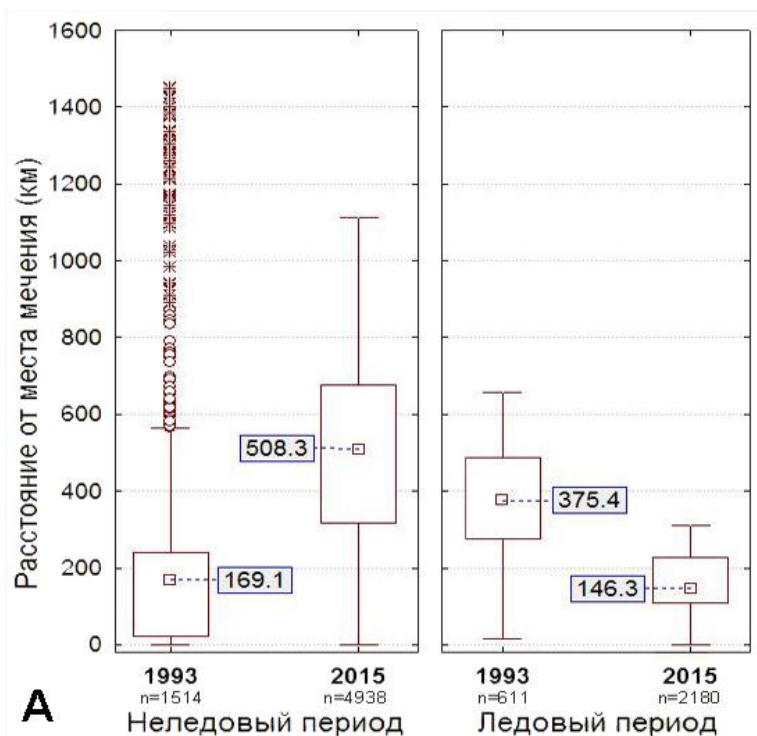
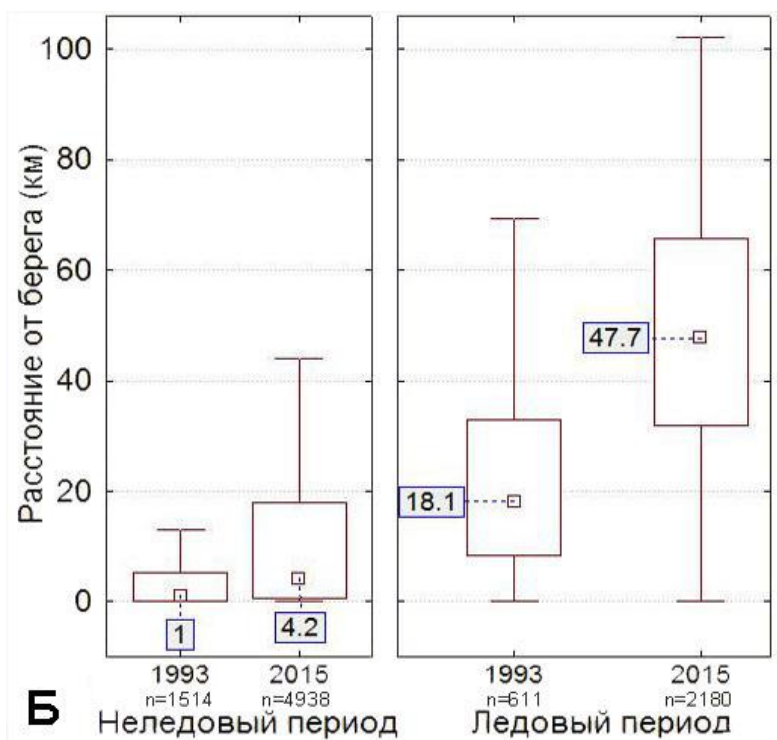


Рис. 2. Расстояние от места мечения (А) и от береговой линии (Б) в неледовый и ледовый периоды для ларг, помеченных в Беринговом море в разные годы (box-and-whisker plots).

Границы «ящика» показывают первый и третий квартили, границы «усов» – края статистически значимой выборки.



Выбросы двух типов определены методом IQR (интерквартильного интервала) с k-фактором = 1,5 (для выбросов, обозначенных ° и k-фактором = 3 (для выбросов, обозначенных *). n – количество локаций

Глубина используемой акватории

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 ледовый период Охотоморские ларги практически полностью перестали регистрироваться в неглубоких водах и зимой-весной распределялись вплоть до изобаты 600 м. На восточной Камчатке ларги регистрировались в водах с гораздо большими глубинами (свыше 5000 м). Но, в отличие от животных Охотского моря, продолжали использовать и неглубокие воды.

Для мечения 2012 г. отмечено возвращение тюленей на мелководья в мае.

Погружения

Для 2015 года был проведён анализ погружений. Максимальная глубина погружения составила 380 м.

Большая часть погружений ларг длилась 1-2 минуты (28,7%). Практически все (99,9% погружений) длились менее 10 минут.

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

Ледовая обстановка

В обоих морях в период присутствия льда тюлени выбирали покрытые льдом регионы. С февраля по апрель в Охотском море и с января по апрель в Беринговом

море большая часть локаций оказывалась среди однолетнего льда (от 45,1 до 72,7% и от 57,6 до 89,5% всех локаций соответственно). 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.

Значимой для тюленей характеристикой является сплоченность (концентрация) ледового покрова. По этому параметру наибольший процент локаций (от 62 до 95% в Охотском и от 67,5 до 98,2% в Беринговом море) практически во все месяцы попадал на лёд максимальной сплоченности – 9-10 баллов. Исключение составили только декабрь и январь, когда лёд такой плотности просто не успел сформироваться. Лёд низкой сплоченности (2-6 баллов) мало интересовал животных

К началу лета лёд в Охотском море постепенно исчезал, и локация всё больше попадали на область открытой воды (54,1% в мае и 100% в июне).

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.

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

Неледовый период

В неледовый период ларги обоих побережий Камчатки активно перемещались вдоль береговой линии.

Некоторыми авторами (Бурканов, 1990; Трухин, 2005) отмечалась возможность активного обмена животными между лежбищами. Однако, без индивидуального мечения отсутствовала уверенность в том, что это одни и те же особи. Мы подтвердили эти утверждения: животные постоянно перемещались между отдельными лежбищами, проводя на них по несколько дней. Места остановок были привязаны к устьям различных рек. И на западном, и на восточном побережьях отсутствовала привязанность каждой особи к какому-либо определенному лежбищу или участку побережья. Это отличалось от поведения ларг, нагуливающих в Сахалинском заливе, которые практически не перемещались по акватории (Соловьёва и др., 2016).

Использование неглубоких вод в этот период определяется двумя параметрами: наличием пищи и использованием береговой линии для отдыха. Практически все районы, оказавшиеся для помеченных ларг ключевыми в данный период, являются важнейшими в воспроизводстве лососёвых рыб на обоих побережьях Камчатки (Антонов, 2011).

Однако некоторые районы размножения лососёвых рыб помеченными ларгами не использовались вовсе (например, участок от устья р. Сопочная до устья р. Хомутина). Вероятнее всего, одного факта наличия рыбы не всегда бывает достаточно для выбора ларгой региона для длительных залёжек и вопрос о

факторах, определяющих выбор местообитаний, требует дальнейших исследований.

Различия между активными перемещениями животных вдоль обоих побережий Камчатки и почти полное отсутствие таковых в Сахалинском заливе также объясняется наличием 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 вдоль берега между устьями рек вслед за подходами лососей, выбирая наиболее кормные устья в конкретный временной период. 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.

Начало формирования льда

Формирование вдольберегового припая изменяло поведение тюленей и вынуждало их искать другие акватории: животные уходили дальше от берега и регистрировались на больших изобатах. 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).

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.

Ледовый период

В ледовый период помеченные нами животные, вели себя иначе по сравнению с неледовым периодом. Кроме того, проявились различия между перемещениями животных на восточном и западном побережьях Камчатки. Эти различия связаны в основном 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. являлись 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 определяло положение кромки льда. Животные мечения 2017 года, ушедшие из Охотского моря, начинали

демонстрировать характерное для Берингоморских ларг распределение: они по-прежнему использовали доступные мелководья.

Всё это только подтверждает высказывания о 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 распространение тюленей, оказывается наличие подходящей платформы для залегания. Летом это побережья материка и островов. Формируясь от берега, ледовый покров преграждал ларге выход на летние залёжки и вынуждал её перейти к залеганию на льду. В районах, где лёд развивается мощно (Охотское море) тюлени оказывались далеко от берега. В районах со слабым развитием льда (западная часть Берингова моря) – оставались на небольшом расстоянии от побережий. Пока не происходило формирования ледового покрова – ларги не покидали свои нагульные местообитания. 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.

Связь летних и репродуктивных скоплений

Известные по литературным данным летние нагульные и зимние репродуктивные скопления ларг до настоящей работы не были связаны.

Животные, помеченные у западного побережья Камчатки, в репродуктивный период (февраль-май) находились в основном в районе известного по литературе репродуктивного центра в заливе Шелихова. Это может свидетельствовать о консервативности выбора ларгами мест концентраций в этот период. Существенные различия между нашими и литературными данными прослеживаются для северо-западного региона Охотского моря (район от пос. Аян до пос. Охотск), где репродуктивного центра не отмечено. Три самца ларги из восьми (37,5%) помеченных животных с западной Камчатки в период размножения регистрировались именно в этой акватории. Нами не выявлена приуроченность животных одного пола или возраста к определенным акваториям.

Животные, помеченные на западной Камчатке, использовали практически всю северную треть Охотского моря, что отличалось от перемещений животных, нагуливавшихся в Сахалинском заливе. Последние в период размножения перемещались только в Татарский пролив Японского моря (Соловьёва и др., 2016), где расположено ещё одно известное репродуктивное скопление. Регистрирующиеся летом в различных частях Охотского моря, тюлени использовали различные и нагульные, и репродуктивные скопления и никак не пересекались в течение всего года. Отсутствие такого пересечения может быть свидетельством изоляции группировок, в том числе – репродуктивной.

В Охотском море также известен ещё один репродуктивный центр, расположенный вдоль восточного побережья о. Сахалин. Ни одна помеченная ларга не регистрировалась в его пределах.

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.

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.

Окончание ледового периода

В 2011-2012 гг. нам удалось проследить постепенное возвращение ларг к летним местообитаниям по мере разрушения льда. Некоторые ларги не вернулись к месту мечения, а переместились на западное побережье Охотского моря, преодолев за время прослеживания всю его акваторию. Помеченные животные, вероятно, переместились вместе с ледовым покровом, и их местонахождение коррелирует с регистрацией тюленей во время авиаучетов в период распада льдов (Черноок и др., 2014).

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.

Переход ларг из Охотского моря в Тихий океан

Особый интерес вызывает впервые обнаруженный факт перехода животных из Охотского моря в Тихий океан. До сих пор считалось, что животные с западного и восточного побережий Камчатки изолированы и не пересекаются друг с другом. Однако, из 13 ларг, помеченных за все годы исследований в устье р. Большая, 5 тюленей (38%) ушли за пределы Охотского моря. При этом ларги, помеченные севернее, у о. Птичий, таких переходов не совершали. Летние залёжки в устье р. Большая являются самыми крупными не только в Охотском море, но и в пределах всего ареала вида. Учитывая высокую долю перешедших в Тихий океан животных, этот район представляется нам наиболее интересным для дальнейших мечений ларги.

На восточном побережье Камчатки, южнее Карагинского залива ледовый покров неустойчив. В апреле, в сезон размножения ларги, лёд в этих местах нередко бывает разрушен. В связи с этим, у ларг есть три возможных стратегии. Они могут откочёвывать севернее, в заливы Берингова моря, размножаться на берегу на мелких островах 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. Здесь встречаются ларги, которые до этого считались относящимися к разным популяциям, что ставит под сомнение существующие представления об изолированности ларг этих морей друг от друга.

Первый Курильский пролив, через который в Тихий океан проходили меченые животные, по-видимому, является миграционным коридором для ларги в нагульный период.

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 перемещение 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.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендуемых для защиты в диссертационном совете МГУ им. 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. IF=0,497.
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. IF=0.291
3. **Соловьёва М.А.**, Кузнецова Д.М., Глазов Д.М., 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. IF=0,291.

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 лахтака (*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 лахтакими (*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, 31 октября – 5 ноября 2016. 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, с. 23.
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. Москва, 4-7 декабря 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. Архангельск, 29 октября – 2 ноября 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.