

В. Б. Мастеров, М. С. Романов



ТИХООКЕАНСКИЙ ОРЛАН  
*Haliaeetus pelagicus*

ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ, ОХРАНА

МЕЖРЕГИОНАЛЬНАЯ ОБЩЕСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ «РУССКОЕ ОБЩЕСТВО  
СОХРАНЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ПТИЦ ИМЕНИ М.А. МЕНЗБИРА»

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

ИНСТИТУТ МАТЕМАТИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ БИОЛОГИИ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

В. Б. Мастеров, М. С. Романов

Тихоокеанский орлан  
*Haliaeetus pelagicus*:  
ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ, ОХРАНА

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2014

УДК 598.279.23(265)

ББК 28.693.35(94)

МЗ2

**Мастеров В. Б., Романов М. С. Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelagicus*: экология, эволюция, охрана. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 384 с.**

Книга представляет собой итог многолетних исследований биологии и экологии белоплечего орлана. Она основана на оригинальных данных, собранных преимущественно на Сахалине, в юго-западном Приохотье и в Нижнем Приамурье и дополненных сведениями из литературных источников по всему ареалу. Обсуждаются эволюционные адаптации вида, направленные на получение конкурентных преимуществ в нестабильной, но высокопродуктивной среде. В современной все более стремительно меняющейся обстановке крупные размеры, лимитированность энергетического бюджета, тесная связь с побережьями, высокая чувствительность к беспокойству и низкие темпы воспроизводства делают белоплечего орлана чрезвычайно уязвимым. Перспективы выживания этого уникального вида зависят в первую очередь от экологически ответственного подхода к освоению природных ресурсов в местах его обитания.

Книга адресована широкому кругу читателей: специалистам-биологам, экологам, природоохранным деятелям, менеджерам в сфере хозяйственной деятельности, студентам биологических отделений вузов, а также всем любителям природы.

Научный редактор: В. М. Галушин

Редактор: А. Б. Поповкина

Переводчик: М. А. Батрукова

*Книга издана при финансовой поддержке  
компании «Эксон Нефтегаз Лимитед»,  
грант № РА-2013-09*

ISBN 978-5-87317-959-6

© В. Б. Мастеров, М. С. Романов, текст, научная графика, 2014

© Е. А. Коблик, иллюстрации (акварель и графика), 2014

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2014

RUSSIAN SOCIETY FOR CONSERVATION AND STUDY OF BIRDS  
(MOO ROSIP)

LOMONOSOV MOSCOW STATE UNIVERSITY

INSTITUTE OF MATHEMATICAL PROBLEMS OF BIOLOGY,  
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

Vladimir B. Masterov & Michael S. Romanov

The Steller's sea eagle  
*Haliaeetus pelagicus*:  
ecology, evolution, conservation

**Masterov V. B., Romanov M. S. The Steller's sea eagle *Haliaeetus pelagicus*: ecology, evolution, conservation. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2014. 384 p.**

The book is the result of many years of research of the biology and ecology of the Steller's sea eagle. It is based on the original data collected mostly in Sakhalin, in the southwestern areas of the Sea of Okhotsk, and in the Lower Amur region, which are supplemented with information from the literature for the entire range. The evolutionary adaptations of this species aimed at acquiring competitive advantages in unstable but highly productive environment are discussed. In the current increasingly changing environment, the large size, limited energy budget, tight confinement to coasts, high sensitivity to disturbance, and low reproductive rates make the Steller's sea eagle an extremely vulnerable species. The prospects for the survival of this unique species depend primarily on an environmentally responsible approach to the development of natural resources in its habitats.

This book is intended for a wide range of readers: biologists, ecologists, environmental activists, managers in economic activities, students of biological departments of universities, and all nature lovers.

Scientific editor: V. M. Galushin

Editor: A. B. Popovkina

Translator: M. A. Batrukova

*The book was published with the financial support  
of Exxon Neftegaz Limited, grant N PA-2013-09*

ISBN 978-5-87317-959-6

© V. B. Masterov, M. S. Romanov, text and scientific graphics, 2014.

© E. A. Koblik, illustrations (watercolor and graphics), 2014.

© KMK Scientific Press Ltd., publication, 2014.

# Резюме

Эта книга посвящена одному из уникальнейших видов нашей фауны — белоплечему орлану, его биологии, экологии, эволюции и охране. Она представляет собой итог многолетних исследований авторов и основана на оригинальных данных, собранных в различных частях ареала, дополненных сведениями из литературных источников.

Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* — эндемик Дальнего Востока России. Гнездовой ареал белоплечего орлана охватывает побережье Охотского моря, Тихоокеанское побережье п-ова Камчатка, простираясь на север вдоль Олюторского залива и побережья Берингова моря до бухты Павла. Орланы населяют внутренние районы полуострова и юг Корякского нагорья к северу до рек Алука и Ачайваям. Южная граница гнездового ареала спускается вдоль материкового побережья Татарского пролива (северная часть Японского моря) до мыса Сюркум (120 км севернее г. Советская Гавань). Населяют орланы и крупные острова — Карагинский в Беринговом море, Ямские о-ва и Шантарский архипелаг в Охотском море.

Вдоль континентального побережья орланы гнездятся в узкой прибрежной полосе шириной до 5 км, проникая вглубь материка по долинам крупных и средних рек на несколько десятков километров. В низовьях Амура гнездование белоплечих орланов прослежено до устья р. Горин и удалено от морского побережья на 540 км, однако основная часть амурской популяции обитает на реках, озерах и протоках Удиль-Кизинской низменности. На Сахалине область гнездования орланов охватывает приморской полосой западное побережье от зал. Виахту на север до полуострова Шмидта и далее на юг вдоль восточного побережья до полуострова Терпения и озера Невского. На Курильской гряде орланы обитали только на острове Онекотан, но в последние два десятилетия достоверных фактов гнездования этого вида на Курилах неизвестно.

Общая численность вида оценивается в 6000–7500 особей. Согласно данным других авторов, популяция белоплечих орланов составляет приблизительно 2300 пар. В последней сводке BirdLife International (2014) численность популяции оценивается в 4600–5100 особей, включая 1830–1900 гнездящихся пар и 1000–1300 неполовозрелых особей. Следует отметить, что данные цифры являются весьма приблизительными.

Самая крупная группировка, населяющая полуостров Камчатка, оценивается в 1200 пар и около 1400 неполовозрелых особей. Вторая по численности группировка, обитающая в Нижнем Приамурье и на прилегающем южном побережье Охотского моря, насчитывает не менее 1200 особей, примерно четверть из которых составляют неполовозрелые птицы. На Шантарском архипелаге гнездятся 65–70 пар этих хищников. На севере Хабаровского края и в Магаданской области обитают около 850–880 птиц,

включая 130–140 молодых. На о. Сахалин численность вида насчитывает 1110 особей, включая около 400 территориальных пар, 140 нетерриториальных взрослых особей и около 170 неполовозрелых птиц.

\* \* \*

Достоверные находки орланов современного рода *Haliaeetus* известны с конца миоцена (10–5 млн. лет назад) из нескольких местонахождений Азии и Северной Америки. Древнейшее указание на современный вид орланов (*H. albicilla*) относится к верхнему плиоцену Франции (около 2.5 млн. лет назад). Остатки *H. cf. pelagicus* (то есть, близкие, но не идентичные белоплечему орлану) известны из позднего плейстоцена Японии.

Род *Haliaeetus* разделяется на две филогенетические ветви. В первую входят виды с северным распространением — *H. albicilla*, *H. leuccephalus*, и *H. pelagicus*. Ко второй группе принадлежат виды с тропическими ареалами (*H. vocifer*, *H. vociferoides*, *H. leucogaster*, and *H. sanfordi*). *H. leucorhynchus* — вид, круглый год обитающий в тропиках, однако он также гнездится и в зоне умеренного климата Северного полушария. Согласно молекулярным данным орлан-долгохвост входит в один кластер с северными бореальными видами.

Больше ста лет ученые спорят о том, существуют ли подвиды у белоплечего орлана. Некоторые авторы выделяют два подвида — номинальный *Haliaeetus pelagicus pelagicus* (Pallas, 1811), *распространенный* по всему ареалу и *H. pelagicus niger* (Heude, 1887) — так называемый черный орлан, обитавший на Корейском полуострове. Другие авторы рассматривают черного орлана как цветовую вариацию или морфу с *локальным распространением*. В 2008 г. в зоопарке Berlin Tierpark появился взрослый орлан с черным оперением, как у *H. pelagicus niger*. Это была самка, рожденная в неволе в 2001 г. от родителей, имевших номинальную окраску и отловленных птенцами в 1983 г. на Нижнем Амуре. Этот случай свидетельствует в пользу того, что черный орлан — всего лишь цветовая вариация орлана белоплечего.

\* \* \*

Белоплечий орлан, безусловно, является одним из наиболее эффектных орлов в мире пернатых. Взрослые птицы имеют броскую окраску, которую приобретают на 6–7-й год жизни. Их темное графитно-бурое тело контрастирует с белым хвостом, надхвостьем, оперением лап, белыми пятнами на плечах и лбу, ярким очень крупным оранжево-желтым клювом и такими же желтыми лапами. До этого особи сменяют пять нарядов, постепенно приобретая черты взрослого оперения.

Контрастная окраска взрослых особей, вероятно, имеет сигнальную функцию, предупреждающую соседей о том, что территория занята и не стоит нарушать ее границы. Даже невооруженным глазом сидящую на

дереве птицу можно различить на расстоянии 800–900 м! С другой стороны, броская окраска свидетельствует о готовности птицы к размножению и может служить для привлечения потенциального партнера. Молодые неполовозрелые особи имеют неброскую окраску оперения, которая делает птиц малозаметными в природных ландшафтах. По всей видимости, отсутствие ярких контрастных пятен в оперении сигнализирует о неготовности птиц к размножению, поэтому не вызывает агрессии у взрослых птиц.

\* \* \*

Белоплечий орлан — самый крупный представитель рода *Haliaeetus*: средний вес самцов колеблется в пределах 4.9–7.5 кг, самок — 6.8–8.9 кг. Длина тела самцов составляет 88 см, самок — 102 см, а средний размах крыльев — 200–245 см. Вес отдельных особей может достигать 9 кг при размахе крыльев 2.7 м или даже 2.87 м, что позволяет отнести белоплечего орлана к самым крупным орлам планеты.

Крупные размеры обеспечивают ряд преимуществ, которые позволяют орланам успешно существовать в суровых условиях побережий Охотского моря и северной части Тихого океана. К ним относится более низкая удельная потребность в пище и, как следствие, способность к продолжительному голоданию, а также снижение энергетической цены транспортировки груза, обеспечивающая возможность охотиться на крупную добычу. Сравнительно меньшее отношение площади поверхности к объему тела способствует уменьшению теплопроводности и расходованию энергии на терморегуляцию, что в свою очередь позволяет орланам легче переносить низкие температуры. В условиях сильных ветров, обычных на морском побережье, большая весовая нагрузка на крыло делает полет птиц более устойчивым.

Вместе с тем крупные размеры накладывают жесткие ограничения на активность этих хищников и возможность использования разнообразных ресурсов. Орланы не могут долго находиться в состоянии активности с большим расходом энергии, поэтому средняя продолжительность машущего полета занимает не более 26 минут в сутки.

С энергетической точки зрения большой вес хищнику выгоден именно при питании крупной добычей. Но крупные размеры ограничивают возможность разнообразить способы охоты, что в свою очередь делает хищника зависимым от «оптимальной» добычи и способствует сужению экологической ниши.

В результате перераспределения различных активностей, сезонной настройки базального метаболизма и изменения репродуктивного поведения величина суточных затрат энергии сохраняется вблизи некоторого среднего «нормального» значения, характерного для птиц определенной массы тела. Суточные бюджеты энергии у белоплечих орланов, гнездящихся на пресноводных водоемах Нижнего Приамурья и на морском побережье



о. Сахалин, достоверно не различаются и составляют, соответственно, 1.47 и 1.39–1.46 ВМ (ВМ—уровень базального метаболизма) без учета затрат на скрытые продуктивные процессы и терморегуляцию. Даже во время зимовки бюджет энергии близкого вида — белоголового орлана, оказался схожим по значению — 1.34 ВМ.

В зависимости от кормовых условий сезона бюджет энергии гнездящихся птиц может варьировать от 1.2 ВМ до 1.76 ВМ, т. е. становится более напряженным при недостатке корма. Сохранение энергетического баланса особей при ухудшении кормовых условий возможно путем снижения энергозатрат на виды активности, не связанные с добыванием корма, либо сокращения кормовых потребностей семьи, вплоть до отказа от размножения. На Камчатке в неблагоприятные годы до 40 % территориальных пар белоплечих орланов не размножаются. На нижнем Амуре в 2013 г., когда из-за аномально высокого паводка значительно снизилась доступность рыбы, гнездовая активность орланов упала практически до нуля.

Пищевая потребность взрослых особей составляет 840–860 г рыбы в сутки. Чтобы обеспечить потребности птенцов, родители должны приносить ежедневно в середине гнездового периода около 700 г. рыбы на гнездо с одним птенцом и около 1380 г. на гнездо с двумя птенцами. Общая потребность в корме семьи орланов с одним и двумя птенцами составляет 2401 г (2.6 шт.) и 3090 г (3.3 шт.) рыбы в сутки (в скобках указано число единиц добычи с учетом ее среднего веса на нижнем Амуре: 940 г.).

Существуют две основные кормовые стратегии орланов — активная (активный поиск и добыча корма) и пассивная (пассивное подкарауливание добычи). Успешность активной охоты в 48 – 50 раз выше, чем подкарауливания. Вместе с тем, энергетическая стоимость подкарауливания в 9–10 раз ниже, поэтому его эффективность приблизительно в 5 раз меньше, чем при активной охоте.

Чтобы добыть суточную порцию корма, одна взрослая птица затрачивает 21–28 минут активной охоты. Продолжительность подкарауливания с этой же целью составит 17–20 часов. Если продолжительность активной охоты ограничена располагаемой энергией, то продолжительность подкарауливания — только светлым временем суток. Сочетая обе эти стратегии, орланы поддерживают энергетический баланс на определенном уровне.

Собирательство сочетает признаки активной и пассивной стратегии. Значительную роль в кормовом поведении играет клептопаразитизм (пиратство). Сочетание различных охотничьих стратегий и приемов зависит от региона, сезона года, количества и пространственного распределения корма.

Охота на участках, расположенных на удалении от гнезда, сопровождается дополнительным расходом энергии на транспортные перелеты, поэтому орланы стремятся строить свои гнезда как можно ближе к кормовому водоему (средняя дистанция 64.8 м). Из 1047 гнезд белоплечих орланов 75 % располагались не далее 500 м от береговой линии, причем около 45 %

гнезд находились в пределах 100-метровой зоны. Около 12 % приходилось на гнезда, расположенные на расстоянии 500–1000 м от побережья и только 13 % на гнезда, удаленные свыше километра.

«Энергетический портрет» позволяет определить ряд условий, необходимых для успешного гнездования белоплечих орланов. Это 1) расположение гнезд по возможности ближе к кормовому водоему; 2) наличие обширных мелководных участков недалеко от гнезд с удобными для подкарауливания присадами на берегу; 3) наличие высоких обрывистых берегов, возле которых образуются устойчивые волны обтекания, а также прогреваемые участки, над которыми возникают восходящие потоки воздуха; 4) стабильные кормовые условия на протяжении гнездового периода (особенно первой его трети); 5) минимизация расхода энергии на активности, не связанные с охотой (территориальные конфликты и фактор беспокойства).

\* \* \*

Основная диета белоплечих орланов состоит из рыбы, птиц, млекопитающих, беспозвоночных и падали в разном соотношении, которое зависит от сезона, зональных особенностей региона и биотопической приуроченности гнездовых и охотничьих участков.

Огромную роль в питании белоплечего орлана играют тихоокеанские лососи, особенно в периоды нереста. Лососевые рыбы соответствуют всем признакам оптимальной добычи, к которой эволюционно адаптирован этот хищник, поэтому его ареал связан с распространением крупных тихоокеанских лососей. Проникновение орланов вверх по рекам часто ограничено распределением нерестилищ. Остальные виды добычи, состав которой весьма разнообразен, играют подчиненную роль и становятся ощутимыми в рационе хищников лишь при дефиците оптимальных источников пищи.

В отсутствие лососей их роль в питании орланов замещают другие крупные виды рыб. В Нижнем Приамурье место лососей занимают некоторые виды пресноводных частиковых рыб. В рационе орланов, гнездящихся по соседству с птичьими базарами северного Приохотья, решающую роль играют колониальные морские птицы. В весенний период главными объектами охоты орланов на побережье Охотского моря являются новорожденные щенки кольчатой нерпы. В книге анализируются спектры питания белоплечих орланов в различные сезоны года и в различных частях ареала.

\* \* \*

Даже при беглом взгляде на белоплечего орлана бросается в глаза его необычно большой вздутый клюв. Череп белоплечего орлана крупнее и массивнее, чем черепа других представителей рода *Haliaeetus* и всего семейства ястребиных, включая грифов (*Gyps sp.*).

Клюв белоплечего орлана необычно длинный и массивный, по сравнению с другими ястребиными птицами, и очень высокий, даже среди орланов. Сразу за прокинетической гибкой зоной над ноздрями образуется вздутие конька надклювья, отчего его форма становится выпуклой. Вздутие обеспечивает дополнительную прочность клюву, поскольку место сочленения с черепной коробкой испытывает наибольшие нагрузки при разрывании крупной добычи: нижний контур надклювья работает на растяжение, а верхний — на сжатие. Расширенная гибкая зона обеспечивает более прочное сочленение надклювья с затылочным сегментом черепа.

К другим особенностям строения челюстного аппарата белоплечих орланов относится упрочнение нижней челюсти, увеличение порции наружного аддуктора — мышцы, отвечающей за приведение нижней челюсти, уменьшение угла наклона надклювья по отношению к лобным костям, что способствует снижению нагрузки на основание клюва.

Основная добыча белоплечих орланов — крупная рыба, которая иногда может весить до 5 кг и более. Анадромные виды лососей играют ведущую роль в питании этих хищников. Полевые наблюдения показывают, что белоплечий орлан может проглотить около 900 г рыбы за 3–4 минуты. При этом птицы расчленяют и заглатывают добычу большими кусками. Орлан-белохвост затрачивает на это 18 минут, а беркуту понадобится 28 минут.

По строению черепа к белоплечим орланам ближе всего находится белоголовый орлан, в питании которого лососи и морские выбросы также играют ведущую роль. У обоих видов уменьшаются относительные размеры носовой ямы, надклювье разрастается в вертикальной плоскости, что повышает его сопротивляемость нагрузкам. Сходные морфологические признаки связаны, по всей видимости, с общим направлением адаптаций к питанию крупной добычей, такой как тихоокеанские лососи.

\* \* \*

Находясь на вершине трофических цепей, орланы способны накапливать в организме различные токсические вещества — тяжелые металлы, хлорорганические соединения, причем их содержание может намного превышать таковое в окружающей среде благодаря эффекту биомагнификации. Орланы лучше других подходят для мониторинга загрязнения окружающей среды. В настоящее время эти хищники признаны универсальными биоиндикаторами, способными указывать на наличие проблемы, даже когда она не может быть выявлена традиционными методами.

Орланы накапливают загрязняющие вещества в перьях, тканях тела и яйцах. Примечательно, что накопление токсических соединений в тканях птиц может происходить и за пределами районов их гнездования, например, во время зимовки. Известен факт питания зимующих в Приморье белоплечих орланов рыбой, отравленной производственными стоками. В тканях

белоплечих орланов, погибших зимой на о. Хоккайдо (Япония), были обнаружены сравнительно высокие концентрации DDT и РСВ, сопоставимые с концентрацией этих соединений в тканях белоголовых орланов из района Великих озер (США), а также в тканях орланов-белохвостов с Балтийского побережья Европы.

Склонность орланов питаться погибшими животными, а также избирательная охота на ослабленных или подраненных особей, нередко содержащих в тканях свинцовую дробь или осколки пуль, делает их заложниками загрязнения среды этим тяжелым металлом.

Помимо высокой чувствительности к химическому загрязнению среды, белоплечие орланы остро реагируют на изменения структуры гнездовых местообитаний. Техногенная трансформация прибрежных территорий способна привести к снижению занятости гнездовых участков, эффективности размножения, нарушению возрастной структуры и др. Поэтому благополучное состояние популяции орланов свидетельствует о здоровье экосистемы в целом.

\* \* \*

Большая часть птиц, населяющих Нижнее Приамурье, Сахалин и северное Приохотье, проводит зиму на севере о. Хоккайдо. На Камчатке район зимовки орланов в известной степени перекрывается с районом гнездования. До 1990 г. 90 % зимующих на Хоккайдо орланов собирались на морском побережье в районе Раусу, где кормились отходами промысла минтая, подбирая выпадающую из сетей рыбу. Крупные скопления орланов были известны и на солоноватом озере Фурен. С падением добычи минтая орланы перераспределились по другим территориям. Примерно в этот же период в горных районах заметно возросла численность бамбукового оленя, добыча которого как в целях охоты, так и для регуляции численности популяции увеличилась с 15 тысяч в 1991 г. до 45 тысяч в 1996 г. Останки погибших животных стали играть существенную роль в питании орланов, поэтому часть зимующих птиц переместилась во внутренние районы острова.

Начало осенней миграции белоплечих орланов в разных частях ареала приходится примерно на одни и те же сроки — середину – конец сентября. К концу ноября – в декабре птицы обычно прибывают в район зимовки. Значимых различий в сроках миграции птиц из разных регионов не выявлено, хотя у орланов из северных районов она может быть более продолжительной. В Магаданской области осенняя миграция орланов проходит с 9.09 по 18.01, на Камчатке — с 11.09 по 27.12, в Нижнем Приамурье — с 10.09 по 10.12, на Сахалине — с 14.09 по 23.11. Хищникам требуется от 5 до 116 дней, чтобы достичь мест зимовки.

Птицы, населяющие побережье Охотского моря западнее залива Шелихова, Шантарские острова и Нижнее Приамурье, летят на юг вдоль западного побережья Охотского моря через низовья р. Амур и северный Сахалин на о. Хоккайдо и Южные Курилы. К ним присоединяются и орланы,

обитающие на Сахалине. Некоторая часть птиц летит зимовать в Приморье и далее на юг — на Корейский полуостров. Камчатские орланы обычно зимуют в южной части полуострова; лишь немногие летят вдоль островной гряды к Южным Курилам и, возможно, на о. Хоккайдо. Часть птиц зимует на островах северной (о. Уруп) и центральной части Курильской гряды.

Во время миграции орланы совершают остановки на 4–28 дней в местах с благоприятными кормовыми условиями, позволяющими птицам восполнить энергозатраты. Наиболее крупные пункты остановки располагаются в районе Шантарских островов, в устье р. Амур, на северном Сахалине и в окрестности мыса Погиби (самое узкое место пролива Невельского между материком и о. Сахалин). Обычно птицы совершают одну–две длительные остановки, прежде чем достигнут района зимовки.

В начале зимы часть прилетевших на о. Хоккайдо птиц перемещается на острова Кунашир, Итуруп, Шикотан. Орланов привлекают многочисленные здесь лососи, нерест которых продолжается до середины–конца декабря. В это время на Южных Курилах собирается до 1480–1660 особей белоплечих и 160–280 белохвостых орланов. От 40 до 55 % зимующих на Курилах птиц собирается на крупных нерестилищах кеты, где можно насчитать до нескольких сотен птиц (р. Славная, оз. Куйбышевское на о. Итуруп). Другая часть популяции сравнительно равномерно распределена по кормовым рекам, озерам и морскому побережью. В январе–начале февраля орланы перемещаются на о. Хоккайдо, что, вероятно, связано с истощением кормовых ресурсов на Курилах.

Весенняя миграция начинается с середины февраля, и к концу марта большинство белоплечих орланов покидает о. Хоккайдо, однако отдельные особи, преимущественно неполовозрелые, могут задерживаться до мая–июня. Весенние миграционные маршруты в целом повторяют осенние. Взрослые орланы появляются в местах гнездования в марте–начале апреля, тогда как молодые возвращаются на 3–5 недель позже.

Белоплечим орланам свойственна филопатрия, т. е. верность местам гнездования. Взрослые особи, как правило, стремятся вернуться и занять свои гнездовые участки. Молодым особям в первые годы самостоятельной жизни это свойственно в меньшей степени. На северо-восточном Сахалине от 14 до 71 % (в среднем 41 %,  $n = 173$ ) помеченных передатчиками в разные годы птенцов были отмечены позже в радиусе до 50 км от мест своего происхождения на свет. Одна из птиц, достигшая половой зрелости, загнездилась в 9.14 км от места рождения.

\* \* \*

Образ жизни белоплечего орлана тесно связан с водой, поэтому основные места обитания этого вида располагаются вблизи рыбных водоемов — морского побережья, заливов, озер и рек.

На протяжении всего ареала орланы предпочитают строить гнезда на деревьях. На Сахалине, в бассейне Амура и на большей части побережья Охотского моря в качестве гнездового субстрата орланы преимущественно используют даурскую лиственницу, реже гнездятся на осинах, тополях, чозениях, березах, в том числе каменных, и очень редко на елях и пихтах. На островах амурской поймы нередко возводят гнезда на тальниках (кустообразных ивах). На Камчатке предпочитают каменную березу. Гнездование на скалах больше свойственно птицам, населяющим побережье Камчатки, север Охотского моря, Шантарские острова и полуостров Шмидта на севере о. Сахалин. Способны белоплечие орланы гнездиться и на искусственных сооружениях — старых триангуляционных вышках и опорах ЛЭП, но это происходит редко. Из 1200 известных на Сахалине гнезд белоплечих орланов лишь 11 расположены на опорах ЛЭП и 2 гнезда — на триангуляционных вышках.

Орланы обычно устраивают гнезда в верхней части кроны или на вершине дерева, чтобы иметь свободный подлет и хороший обзор территории. Одно гнездо они используют в течение нескольких лет, но при этом часто строят запасные гнезда. На Сахалине у одной пары может быть до 11 гнезд (в среднем 2.9), на Амуре — обычно не больше 2–3 (в среднем 1.5). Время от времени птицы «переезжают», занимая одно из запасных гнезд. На Сахалине и Амуре орланы предпочитают гнездиться на наиболее крупных и старых деревьях в сообществе, которые намного превосходят по диаметру ствола окружающий древостой ( $48.5 \pm 14.77$  и  $33.5 \pm 13.12$  см, соответственно). Для обитания орланов также важно наличие достаточного количества присад на гнездовом участке и охотничьей территории.

В зависимости от сочетания гнездовых, кормовых и защитных качеств можно выделить несколько основных типов местообитаний белоплечих орланов в разных частях ареала, различающихся по своим экологическим характеристикам. На северо-восточном Сахалине это долины рек в их нижнем течении, побережье мелководных заливов лагунного типа, поросшие лесом небольшие острова и морские косы, а также открытое морское побережье. В Нижнем Приамурье основные местообитания орланов — берега крупных и средних по размеру мелководных озер, долины рек с островками леса посреди марей, коренной берег Амура и его пойма, испещренная протоками и заливами, а также обрывистое побережье Татарского пролива. На севере Охотского моря и Камчатке белоплечие орланы встречаются в трех основных типах местообитаний — в долинах рек, на морском побережье, островах и скалистых останцах-кекурах.

\* \* \*

Орланы прилетают в места будущего гнездования в конце февраля — начале марта. Первые 1–2 недели птицы проводят на гнездовом участке сравнительно мало времени, часто и надолго улетаю в море на охоту. Со второй

половины марта брачное поведение (ухаживание, демонстрационные полеты и спаривание) приобретает выраженный характер. Непременным атрибутом является совместный ремонт и восстановление гнезда.

Период кладки растянут с конца марта по конец апреля. С интервалом в 3–4 дня орланы откладывают 1–2, реже 3 белых с фисташковым оттенком округлых и довольно крупных яйца весом 130–140 г. Подавляющее большинство яиц орланы откладывают с 8 по 23 апреля. Насиживание начинается с первого яйца и продолжается 38–40 дней. Кладку обогревают оба партнера, однако самка затрачивает на это вдвое больше времени — около 70% времени инкубации.

В первые дни появления на свет птенцы орланов большую часть времени проводят лежа. На третьи–четвертые сутки они уже способны сидеть и выпрашивать корм, издавая при этом своеобразный стрекочущий писк, вытянув шею и трепеща крылышками. В двухнедельном возрасте птенцы начинают активно ползать по гнезду на цевках, а первые попытки встать на лапы отмечаются в возрасте 30–35 дней.

Первые семь недель жизни птенцов — период интенсивного роста. За это время птенцы набирают 75% конечной массы тела и достигают 80–85% размеров слетка. Начиная с пятидесятого дня скорость роста снижается, причем снижение прироста у самцов происходит быстрее, чем у самок. Это определяет дальнейшее расхождение размерных характеристик, связанное с полом. Рост скелета в основном завершается к 60-му и 70-му дню у самцов и самок, соответственно. Окончательных размеров самцы достигают приблизительно на 7–10 дней раньше, и поэтому, как правило, первыми покидают гнездо.

Взаимоотношения птенцов нередко носят агонистический характер, особенно первые 3–4 недели постнатального развития. Именно в этот период чаще всего происходит регуляция размера выводка. Хотя на свет появляются 1–3 птенца, обычно до вылета из гнезда доживает только один или два слетка. Конфликты между птенцами продолжаются и в старшем возрасте, но их напряженность постепенно ослабевает и не носит фатальных последствий. Птенцы покидают гнездо во второй декаде августа в возрасте 90–100 дней, но иногда и раньше. После вылета птенцы держатся в 200–500 м от гнезда, периодически возвращаясь в него на ночь и для кормежки. Постепенно перемещения слетков становятся все шире, и площадь освоенного пространства увеличивается до 20–30 км<sup>2</sup>. Молодые орланы продолжают держаться в окрестности гнездовых участков в течение 1.5–2 месяцев, но в начале–середине октября покидают район своего рождения.

\* \* \*

Средний размер выводка на Сахалине составляет  $1.37 \pm 0.12$  птенца, на нижнем Амуре —  $1.45 \pm 0.17$  птенца. На продуктивность оказывают влияние

качество местообитаний, погодно-климатические факторы, гидрологический режим кормовых водоемов, кормовые условия сезона, состояние гнездового фонда, пресс хищничества медведей и антропогенное беспокойство. Продуктивность сахалинской популяции белоплечего орлана достоверно снижалась от 0.79 слетка на обитаемую территорию в 1990-е годы до 0.58 слетка в 2004–2012 гг. Похожие тенденции наблюдаются в некоторых других точках ареала — на нижнем Амуре, а также у части популяции в северном Приохотье.

Соотношение молодых (неполовозрелых) и взрослых особей в популяции отражает ее демографическую структуру: в растущей популяции доля молодых птиц обычно выше, чем в сокращающейся. На Сахалине и нижнем Амуре в последнее десятилетие наметилась тенденция к снижению доли неполовозрелых особей в популяции белоплечих орланов. В начале 1990-х гг. на Сахалине молодые особи составляли 30–38%, в 2004 г. на долю неполовозрелых птиц приходилось 25% популяции, а к 2012 г. она сократилась до 11%. На Амуре в 1990-е гг. доля молодых особей составляла в среднем 28%. Во второй половине 90-х она снизилась до 18–21%, а в конце 2000-х гг. — до 17%.

Уменьшение доли молодых особей может происходить в результате снижения эффективности воспроизводства популяции, повышения смертности молодых птиц во время зимовки и миграции, либо их пространственного перераспределения вслед за изменением кормовой ситуации.

Для оценки популяционных трендов на Сахалине и нижнем Амуре были построены матричные демографические модели, которые показали, что сахалинская популяция сокращается на 1.6% в год, амурская — на 1% в год. При сохранении подобных отрицательных темпов прироста сахалинская популяция орланов сократится вдвое за 44 года, тогда как амурская — за 70 лет.

\* \* \*

Генетическая структура популяции белоплечего орлана до настоящего времени не исследована. Известно лишь, что птицы из разных регионов встречаются в местах зимних скоплений и на путях миграции.

Изучение белоплечих орланов на острове Сахалин выявило низкий уровень генетической изменчивости, т. е. высокий индекс внутривидового сходства ( $S$ ) (0.58–0.84). Показатель гетерозиготности составил приблизительно 0.4 (гетерозиготность в близких к инбредному состоянию популяциях обычно не превышает 0.2–0.5).

Высокий уровень генетического сходства в островной популяции белоплечих орланов свидетельствует о широком распространении родственных связей, а низкое значение гетерозиготности — о возможном инбридинге. Это, однако, не обязательно говорит об инбредной депрессии.

Снижение генетического разнообразия может быть вызвано высокой степенью гнездового консерватизма взрослых особей и филопатрией не-



половозрелых птиц. Таким образом, «близкородственные» генотипы могут накапливаться в определенных зонах вокруг участка основателя. Похожая ситуация наблюдается в популяции мадагаскарского орлана-крикуна, где пары часто образуют ближайшие родственники: брат – сестра, родители – бывшие птенцы.

Считалось, что орланы сохраняют постоянство пар на протяжении всей жизни, однако результаты молекулярных генетических исследований показывают, что птенцы из одних и тех же гнезд могут быть не прямыми сибсами. Отмечены случаи, когда птенцы из одного гнезда характеризовались индексом генетического сходства на уровне «условных» сибсов (0.2–0.5), но имели относительно более высокое сходство с птенцами из других гнезд. Такое возможно, если предположить что самки могли спариваться с разными самцами.

Любопытно, что расстояние между гнездами разных пар, птенцы в которых демонстрировали высокий уровень генетического сходства (0.78–0.96), составляло всего 1.8–5.2 км. Возможно, что пары с близко расположенных участков могут обмениваться партнерами в брачный период. В наиболее продуктивных местообитаниях орланы могут образовывать групповые поселения, где расстояние между активными гнездами сокращается до нескольких сотен и даже десятков метров. Вероятно, такая стратегия гнездования способна служить причиной для полигамных отношений. Примеры полигамных отношений были обнаружены у другого представителя рода *Haliaeetus* — мадагаскарского орлана-крикуна. Этот вид орланов, как и белоплечий орлан, считался моногамным. Почти в половине случаев было замечено, что в гнездовой активности участвовало более двух взрослых птиц.

Индекс генетического сходства между птенцами разных поколений на одном и том же гнездовом участке в одних случаях соответствовал индексам сходства безусловных сибсов (среднее значение  $S = 0.88$ ), т. е. птенцы имели одних и тех же родителей. В других случаях птенцы разных поколений из одного гнезда оказались генетически далекими ( $S = 0.42 - 0.44$ ) или попадали в категорию «условные сибсы» ( $S = 0.59 - 0.76$ ). Можно предложить несколько гипотез, объясняющих наблюдаемую картину: родители «условных сибсов» являлись близкими родственниками; у птенцов из одного гнезда могли быть разные отцы; в разные сезоны гнездовой участок занимался разными парами птиц.

\* \* \*

Значительная часть ареала белоплечего орлана прежде находилась в отдаленных районах России, что обеспечивало этим хищникам защиту от вмешательства человека. Однако ситуация быстро меняется. Потребности в углеводородах обуславливают необходимость разведки и освоения богатых природных ресурсов даже в самых отдаленных уголках. На шельфе Охотского моря обнаружены крупные месторождения нефти и газа, часть

из которых уже разрабатывается. Гнездовой ареал белоплечего орлана в значительной степени перекрывается с существующими и перспективными нефтегазоносными площадями.

На Сахалине разведка и добыча нефти ведется с середины шестидесятых годов. За истекший период места обитания орланов на севере острова претерпели существенные изменения. Прибрежные территории покрыла сеть сейсмических профилей, подъездных дорог и буровых площадок. Заметно сократилась площадь пригодных для гнездования участков побережья. Строительство дорог способствовало проникновению населения в прежде труднодоступные районы, загрязнению среды, росту рекреационной нагрузки и фактора беспокойства. С начала 2000-х годов началось масштабное освоение шельфовых месторождений. В Нижнем Приамурье интенсивное природопользование в конце XX в. (в первую очередь, лесная и горнодобывающая промышленность) привело к деградации рек, значительному сокращению площади лесных насаждений, которое усугубилось катастрофическими лесными пожарами. Это существенно уменьшило экологическую емкость среды для орланов.

В середине 90-х годов прошлого столетия остро встала проблема свинцового отравления орланов, питающихся погибшими подранками оленей во время зимовки на о. Хоккайдо. В 2000 г. использование свинцовых боеприпасов на о. Хоккайдо было запрещено, и число погибших птиц в последние годы постепенно уменьшилось. В нефтедобывающих районах актуальность приобретает проблема загрязнения среды сырой нефтью. Неумеренный рыбный промысел в некоторых районах способен подорвать кормовую базу орланов, вынуждая их переключаться на замещающие источники пищи. Определенный урон популяции орланов все еще наносит браконьерство.

Изучение реакции орланов на беспокойство показало, что она зависит от сезона года, времени суток, типа источника беспокойства, количества птиц в группе, их возраста и некоторых других факторов. Гнездящиеся особи острее реагируют на присутствие человека в окрестности гнезда.

Одним из эффективных способов охраны птиц является создание охраняемых буферных зон или зон покоя вокруг гнезд, охотничьих участков и присад. Буферные зоны имеют двухуровневую пространственно-временную структуру. Внутренняя буферная зона, или зона абсолютного покоя, располагается вокруг активного гнезда в радиусе 350 м. Здесь в течение всего года полностью запрещаются любые виды хозяйственной и рекреационной деятельности, изменяющей облик местообитания, а также посещение ее людьми в гнездовой период. Наружная буферная зона, или зона условного покоя, окружает внутреннюю зону и включает в себя альтернативные гнезда, присады, места ночевки и кормовые участки, расположение которых и определяет форму и размеры буферной зоны. В этой зоне допускается ограниченная хозяйственная и рекреационная деятельность вне периодов уязвимости птиц, не меняющая структуру и качество местообитаний.

Массовое разорение гнезд белоплечих орланов бурыми медведями на о. Сахалин в первой декаде 2000-х гг. потребовало принятия мер по их защите. Простым и надежным решением оказалась установка металлических поясов, препятствующих залезанию зверей. Птицы успешно размножались на защищенных деревьях и выводили потомство.

В отдельных случаях для оптимизации и увеличения емкости местообитаний рекомендуется сооружение искусственных гнезд и присад. Использование этих инструментов позволяет направленно влиять на территориальное поведение птиц, изменять пространственную конфигурацию границ участков обитания, смещать центр их территориальной активности нужным образом. Это открывает возможность решения конфликтных ситуаций, возникающих при строительстве промышленных объектов в районах обитания орланов, а также привлекать птиц на новые территории. Успешный опыт подобных мероприятий доказывает эффективность этих природоохранных мер.

Тесная связь с побережьями и зависимость от «оптимальной добычи» делает белоплечих орланов особенно уязвимыми при изменении среды обитания. Обитание в районах с суровым климатом и подчас непредсказуемой кормовой ситуацией сформировали стратегию существования этих хищников, ориентированную, прежде всего, на сохранение взрослых особей, способных к размножению. Высокая смертность неполовозрелых птиц, позднее половое созревание и медленные темпы воспроизводства снижают шансы быстрого восстановления популяции в случае критического снижения численности. Поэтому поиск компромисса между задачами промышленного развития и сохранением уязвимых компонентов биологического разнообразия является основой создания благоприятных условий для устойчивого развития всего региона.

Хочется надеяться, что эта книга будет способствовать укреплению экологически ответственного подхода к освоению природных ресурсов и воспитанию осознанного отношения к проблеме сохранения редких видов животных и среды их обитания.

## Summary

This book is dedicated to one of the most unique species of Russian fauna—Steller's sea eagle, its biology, ecology, evolution, and conservation. It is the result of many years of our research and is based on the original data collected in different parts of the range, supplemented with information from the literature.

Steller's sea eagle *H. pelagicus* is endemic to the Russian Far East. Steller's sea eagle breeding range covers the coast of the Sea of Okhotsk, Pacific coast of the Kamchatka Peninsula, extending northwards along Olyutorskii Bay and the Bering Sea coast to St. Paul Bay. Sea eagles inhabit the inland areas of the peninsula and the southern part of the Koryak Highland northwards to Apuka and Achaivayam rivers. The southern boundary of their breeding range descends along the mainland coast of the Tatar Strait (northern part of the Sea of Japan) to Syurkum Cape (120 km north of Soviet Bay). Sea eagles also inhabit large islands, such as Karaginskii Island in the Bering Sea as well as Yamskie Islands and Shantar Archipelago in the Sea of Okhotsk.

Along the mainland coast, sea eagles nest on a narrow coastal strip at most 5 km wide, penetrating inland along the valleys of large and medium-size rivers for several dozens of kilometers. In the lower reaches of the Amur River, the Steller's sea eagle breeding was traced to the Gorin River estuary and areas located as far as 540 km from the sea coast; however, the major part of the Amur population inhabits the areas surrounding rivers, lakes, and streams of the Udyl–Kizi lowlands. On Sakhalin Island, the breeding area of sea eagles in the form of a coastal strip extends from the western coast of Viakhtu Bay northwards to the Schmidt Peninsula and further southwards along the eastern coast of the Terpeniya Peninsula and Lake Nevskoe. On the Kuril Islands, sea eagles inhabited only the Onkotan Island; however, reliable facts of nesting of this species on the Kuril Islands in the last two decades are missing.

The total abundance of this species is estimated at 6000–7500 individuals. According to other authors, the population of Steller's sea eagles numbers approximately 2300 pairs. In the latest report of BirdLife International (2014), the population size is estimated at 4600–5100 individuals, including 1830–1900 breeding pairs and 1000–1300 immatures. It should be noted that these numbers are very approximate.

The largest group inhabiting the Kamchatka Peninsula is estimated at 1200 pairs and approximately 1400 immatures. The second largest group inhabiting the Lower Amur area and adjacent southern coast of the Sea of Okhotsk comprises at least 1200 individuals, about a quarter of which are immature birds. Approximately 65–70 pairs of these birds of prey breed on the Shantar Archipelago. Approximately 850–880 birds, including 130–140 immatures, inhabit the northern part of Khabarovsk Krai and Magadan region. On Sakhalin Island, the abundance

of this species is 1110 birds, including approximately 400 territorial pairs, 140 nonterritorial mature birds, and 170 immatures.

\* \* \*

Reliable findings of sea eagles of the modern genus *Haliaeetus* are known since the late Miocene (10–5 million years ago) from several locations in Asia and North America. The earliest reference to the modern sea eagle species (*H. albicilla*) refers to the upper Pliocene in France (about 2.5 million years ago). Remains of *H. cf. pelagicus* (i.e., similar but not identical to the Steller's sea eagle) are known for the Late Pleistocene in Japan.

The *Haliaeetus* genus is divided into two phylogenetic branches. The first group includes the species with the northern distribution *H. albicilla*, *H. leucocephalus*, and *H. pelagicus*. The second group includes the species with tropical ranges (*H. vocifer*, *H. vociferoides*, *H. leucogaster*, and *H. sanfordi*). The Pallas's sea eagle (*H. leucoryphus*) is a species inhabiting tropical regions all year round; however, it also breeds in the temperate zone of the Northern Hemisphere. According to molecular genetic data, the Pallas's sea eagle is included in the same cluster that the northern boreal species.

For more than one hundred years, scientists have debated whether the Steller's sea eagle has subspecies. Some authors distinguish two subspecies—the nominal *Haliaeetus pelagicus pelagicus* (Pallas, 1811), distributed throughout the range, and *H. pelagicus niger* (Heude, 1887), the so-called black eagle inhabiting the Korean Peninsula. Other authors consider the black eagle as a color variation (or morph) with a local distribution. In 2008, an adult eagle with a black plumage, similar to *H. pelagicus niger*, appeared in the Berlin Tierpark zoo. It was a female born in captivity in 2001 from the parents that had the nominal color and were caught young in 1983 in the Lower Amur region. This case indicates that the black eagle is only a color variation of the Steller's sea eagle.

\* \* \*

The Steller's sea eagle is certainly one of the most spectacular eagles in the world avifauna. Adult birds have a catchy color acquired on the 6th or 7th year of life. Their dark brown-graphite body contrasts with the white tail, uropygium, feathers on legs, white spots on shoulders and forehead, a very large bright orange-yellow beak and yellow paws. Before this, birds changes five types of plumage, gradually acquiring the features characteristic of the adult plumage.

The contrast coloration of adult birds apparently has an alarm function, warning neighbors that the territory is occupied and its borders should not be violated. Even with the naked eye, a bird sitting on a tree can be discerned at a distance of 800–900 m! On the other hand, the showy coloration shows that the birds is ready to breed and can serve to attract a potential partner. Young immatures

have no showy plumage, which makes them inconspicuous in natural landscapes. Apparently, the absence of contrasting bright spots in plumage indicates that the birds is not ready to breed and, thus, does not cause aggression in adult birds.

\* \* \*

The Steller's sea eagle is the largest representative of the genus *Haliaeetus*: the average weight of males and females is 4.9–7.5 and 6.8–8.9 kg, respectively. The body length of males and females is 88 and 102 cm, respectively, and the average wingspan is 200–245 cm. The weight of some birds can reach 9 kg at a wingspan of 2.7 or 2.87 m, which allows the Steller's sea eagle to be regarded the largest sea eagle on the planet.

The large size provides a number of advantages that allow sea eagles to successfully exist in the harsh conditions of the coast of Sea of Okhotsk and the North Pacific. These advantages include the low specific food requirement, as a consequence, the ability for prolonged starvation, as well as a decrease in the energy cost of load transportation, providing an opportunity to hunt large prey. A comparatively smaller ratio of the surface area to the volume of the body allows sea eagles to reduce the thermal conductivity and energy expenditures for thermoregulation, which, in turn, allows them to easily tolerate low temperatures. Under conditions of strong winds common in the seaside, a large weight load on the wing makes the flight of these birds more stable.

However, the large size imposes severe restrictions on the activity of these birds of prey and their ability to use various resources. Sea eagles cannot perform long-term activities with high energy expenses, and the average duration of flapping flight takes them less than 26 min per day.

In terms of energetics, the large weight is beneficial for predators feeding on large prey. However, the large size imposes restrictions on the ability to diversify the ways of hunting, which, in turn, makes the predator dependent on the "optimal" prey and contributes to narrowing its ecological niche.

Due to redistribution of different activities, seasonal adjustment of basal metabolism, and changes in the reproductive behavior, the amount of daily energy expenses remains close to a certain average "normal" value typical for the birds with a certain body weight. Daily energy budgets of Steller's sea eagles nesting in the vicinity of freshwater bodies in the Lower Amur region and on the coast of Sakhalin Island do not differ significantly and constitute 1.47 and 1.39–1.46 BM (basal metabolic rate), respectively, excluding the costs of the productive processes and hidden thermoregulation. Even in winter the energy budget of a closely related species, bald sea eagle, was similar and amounted to 1.34 BM.

Depending on the foraging conditions of the season, the energy budget of nesting birds may vary from 1.2 to 1.76 BM, i.e., becomes more strained when the amount of food is insufficient. The energy balance of individuals in the case of deterioration of foraging conditions can be maintained by reducing the energy

spent to those types of activity that are not related to foraging or by reducing the foraging needs of a family, up to the failure of reproduction. In Kamchatka, up to 40% of the territorial pairs of Steller's sea eagles do not breed in unfavorable years. In the Lower Amur region in 2013, when the availability of fish significantly reduced due to an abnormally high flood, the breeding activity of sea eagles dropped to almost zero.

The nutritional requirements of adult birds are 840–860 g of fish per day. To meet the needs of juveniles, parents should bring every day in a middle of breeding season approximately 700 g of fish to a nest with one chick and approximately 1380 g of fish to a nest with two chicks. The total food demands of a family of sea eagles with one and two chicks are 2401 g (2.6 pcs.) and 3090 g (3.3 pcs.) of fish per day (the number of pieces of fish with regard to its average weight in the Lower Amur (940 g) is shown in parentheses).

There are two main foraging strategies of sea eagles—active (active search and hunting of prey) and passive (passive waiting for prey). The active hunting is 48–50 times more successful than the passive waiting for prey. However, the energy cost of passive waiting is 9–10 times lower; as a result, its efficiency is about 5 times less active than when hunting.

To get the daily portion of food, one adult bird spends 21–28 min of active hunting. The duration of passive waiting for prey with the same purpose will be 17–20 h. The duration of active hunting is limited by the available energy, whereas the duration of passive waiting is limited only by the daylight time. The combination of both these strategies allows sea eagles to maintain their energy balance at a certain level.

Gathering combines the features of active and passive strategies. Cleptoparasitism (piracy) plays an important role in the feeding behavior. The combination of different hunting strategies and techniques depends on the region, season, abundance, and spatial distribution of food.

Since hunting in the areas located far away from the nest is accompanied by additional energy expenses for transport flights, sea eagles tend to build their nests as close as possible to foraging water bodies (average distance 64.8 m). Out of 1047 nests of Steller's sea eagles, 75% were located within 500 m from the shoreline, with approximately 45% nests being located within a 100-m zone. Approximately 12% nests were located at a distance of 500–1000 m from the coast, and only 13% nests were situated farther than 1 km from the shoreline.

The “energy portrait” made it possible to reveal the conditions required for successful breeding of Steller's sea eagles: (1) the location of nests as close as possible to the foraging water body; (2) the presence of vast shallow areas not far from nests with convenient perches for looking out for prey on the shore; (3) the presence of high steep shores and banks near which stable flow waves are formed as well as the presence of heated areas above which ascending airflows are formed; (4) stable feeding conditions during the breeding season (especially its first one

third); and (5) minimization of energy expenses for activities not related to hunting (territorial conflicts and disturbance).

\* \* \*

The diet of Steller's sea eagles consists primarily of fish, birds, mammals, invertebrates, and carrion in different proportions, which depend on the season, regional characteristics, and biotopic confinement of breeding and hunting grounds.

The Pacific salmon plays the key role in the Steller's sea eagle's diet, especially during spawning. Salmonids meet all the traits of optimum prey to which this predator is evolutionarily adapted. For this reason, the range of Steller's sea eagles is associated with the distribution of large Pacific salmon. The penetration of sea eagles to the upper reaches of rivers is often limited by the distribution of spawning grounds. Other prey items, the composition of which is highly diverse, play a subordinate role and become more significant in the diet of the predators only in the case of shortage of optimal food sources.

In the absence of salmon, their place in the diet of sea eagles is occupied by other large fish species. In the Lower Amur region, salmon in the diet of sea eagles is replaced by some freshwater species of ordinary fish. Colonial seabirds play a crucial role in the diet of sea eagles breeding in the northern areas of the Sea of Okhotsk in the vicinity of rookeries. In spring, the main hunting objects of sea eagles on the coast of the Sea of Okhotsk are the newborn pups of ringed seals. The book analyzes the composition of the Steller's sea eagle's diet in different seasons and different parts of the range.

\* \* \*

Even at a cursory glance at the Steller's sea eagle, the eye catches its unusually large swollen beak. The skull of the Steller's sea eagle is larger and heavier than the skulls of other representatives of the genus *Haliaeetus* and the entire family Accipitridae, including vultures (*Gyps* sp.).

The Steller's sea eagle's beak is long and unusually massive compared to other accipitrides and very high even among sea eagles. The swollen ridge of the maxilla is formed immediately behind the prokinetic flexible zone above the nostrils, as a result of which its shape became convex. The swelling strengthens the beak, because the articulation with the braincase experiences the greatest pressure when the bird tears large prey: the lower and upper contours of the maxilla are in tension and compression, respectively. The extended flexible zone ensures a stronger articulation of the maxilla with the occipital segment of the skull.

Other characteristic structural features of the mandibular apparatus of Steller's sea eagles include a hardened mandible, an increased proportion of the outer adductor (muscle responsible for adducting the mandible and reducing the angle of the maxilla relative to the frontal bones, which reduces the pressure on the beak base).



The main prey of Steller's sea eagles is large fish, whose weight may reach 5 kg and more. Anadromous salmon species play the key role in the diet of these birds of prey. Field observations showed that Steller's sea eagles are able to eat approximately 900 g of fish within 3–4 min, because they tear and swallow large pieces of prey, whereas the white-tailed sea eagle and the golden eagle to the same job for 18 and 28 min, respectively.

The species that is most close to the Steller's sea eagle by the skull structure is the bald eagle, whose diet also consists primarily of salmon and beached stuff. In both species, the relative size of the nasal fossa is reduced and the maxilla is enlarged in the vertical plane, which increases its resistance to pressure. The similarity of morphological features is, apparently, associated with the general direction of adaptations to feeding on large prey such as Pacific salmon.

\* \* \*

Since sea eagles occupy the top position in the trophic chain, they can accumulate various toxic compounds in their bodies, such as heavy metals and organochlorines, and the content of these compounds in them can be much greater than in the environment due to the effect of biomagnification. Sea eagles are a more suitable object for monitoring environmental pollution. Currently, these birds of prey have been recognized a universal biosentinel species that can indicate a problem even when it cannot be detected by the conventional methods.

Sea eagles accumulate pollutants in feathers, body tissues and eggs. It is noteworthy that the accumulation of toxic compounds in the tissues of birds can also occur outside of their nesting areas, for example, during wintering. A known fact is that the Steller's sea eagles wintering in Primorye fed on fish poisoned with industrial wastewaters. The tissues of Steller's sea eagles died in winter on Hokkaido Island (Japan) contained sufficiently high concentrations of DDT and PCB, comparable to the concentration of these compounds detected in the tissues of bald sea eagles inhabiting the Great Lakes (USA) as well as in the tissues of white-tailed sea eagles from the Baltic coast of Europe.

The propensity sea eagles to feeding on dead animals and selective hunting for weakened or wounded animals, whose tissues often contain lead shot or bullet fragments, make them prisoners of the situation—environmental pollution with this heavy metal.

In addition to the high sensitivity to chemical pollution of the environment, Steller's sea eagles are highly sensitive to changes in the structure of nesting habitats. Anthropogenic transformation of coastal areas can lead to a decrease in the occupation of nesting sites, breeding efficiency, disruption of the age structure of the population, etc. Therefore, the wellbeing of the population of sea eagles is indicative of the health of the ecosystem in general.

\* \* \*

The majority of the birds that inhabit the Lower Amur region, Sakhalin Island, and the northern areas of the Sea of Okhotsk spend the winter in the northern part of Hokkaido Island. In Kamchatka, the wintering area of sea eagles partially overlaps with the breeding area. Until 1990, as much as 90% of the sea eagles wintering in Hokkaido concentrated on the sea coast near Rausu, where they fed on waste pollock, picking up fish fallen out of nets. Large concentrations of sea eagles were known on the brackish Lake Furen. With the decline of pollock harvest, sea eagles redistributed to other territories. Approximately in the same period, the abundance of Sika Deer in mountainous areas noticeably increased, whose harvest increased from 15000 in 1991 to 45000 in 1996 due to game shooting and regulation of population size. The remains of dead animals began to play an important role in the diet of sea eagles, and part of wintering birds moved into the inland areas of the island.

The autumn migration of Steller's sea eagles in different parts of the range begins in approximately the same time—mid- and late September. By the end of November–December, birds usually arrive to the wintering grounds. Significant differences in the timing of migration of birds from different regions have not been found; however, sea eagles from the northern areas it may be longer. In the Magadan region, the autumn migration of sea eagles takes place from September 9 to January 18; on the Kamchatka Peninsula, from September 11 to December 27; in the Lower Amur region, from September 10 to December 10; and on Sakhalin Island, from September 14 to November 23. Raptors need 5 to 116 days to reach the wintering grounds.

Birds that inhabit the coast of the Sea of Okhotsk westward of Shelikhof Bay, Shantar Islands, and the Lower Amur region fly to the south along the western coast of the Sea of Okhotsk through the lower reaches of the Amur River and the northern part of Sakhalin Island to Hokkaido Island and Southern Kuril Islands. This group is supplemented with the sea eagles inhabiting Sakhalin Island. Part of sea eagles flies to winter in Primorye and further to the south, to the Korean Peninsula. The sea eagles inhabiting Kamchatka usually spend winter in the southern part of the peninsula; only some of the birds fly along the island ridge to the Southern Kuril Islands and possibly to Hokkaido Island. Some of the birds spend winter on islands of the northern (Urup Island) and central part of the Kuril Ridge.

During migration, sea eagles make stopovers for 4–28 days in the areas with suitable foraging conditions allowing the birds to replenish energy expenses. The main stopovers are located on Shantar Islands, in the Amur River estuary, on northern Sakhalin, and in the vicinity of Cape Pogibi (the narrowest place of the Nevelsky Strait between the mainland and Sakhalin Island). Usually birds make one or two long stops before reaching the wintering grounds.

Early in winter, part of birds that arrived to Hokkaido move to Kunashir, Iturup, and Shikotan islands. Eagles are attracted to these areas by the numer-

ous salmon whose spawning lasts until mid-late December. At this time, up to 1480–1660 Steller's sea eagles and 160–280 white-tailed eagles gather on Southern Kuril Island. As much as 40–55% of birds wintering on Kuril Islands gather on large spawning grounds of pink salmon (Slavnaya River and Lake Kuibyshevskoe on Iturup Island): up to several hundred birds can be encountered there. The other part of the population is relatively evenly distributed over the foraging rivers, lakes, and sea coast. In January and early February, sea eagles move to Hokkaido, apparently because of the depletion of food resources on Kuril Islands.

The spring migration begins in mid-February. At the end of March, the majority of Steller's sea eagles leave Hokkaido; however, some individuals, mostly immatures, may stay on Hokkaido until May and June. The spring migration routes generally repeat the autumn ones. Mature birds return to their breeding grounds in March and early April, whereas the immatures arrive 3–5 weeks later.

A characteristic feature of Steller's sea eagles is philopatry, i.e., the loyalty to their breeding grounds. Mature birds usually tend to return back and occupy their nesting sites. Immatures in the first years of independent life exhibit this trend to a lesser extent. On the northeastern Sakhalin, from 14 to 71% (on average, 41%;  $n = 173$ ) sea eagles tagged with convention transmitters in different years when they were chicks were recorded later within a radius of 50 km from the places where they came into the world. One of the birds that reached maturity nested 9.14 km from the place of birth.

\* \* \*

Since the lifestyle of Steller's sea eagle is closely associated with water, the main habitats of this species are located near the fish-rich water bodies (sea coast, bays, lakes, and rivers).

Throughout the range, sea eagles prefer to build nests on trees. On Sakhalin Island, in the Amur River basin, and on the major part of the coast of the Sea of Okhotsk, sea eagles preferably use Daurian larch as a nesting substrate. More rarely they build nests on aspen, poplar, Chosenia, birches (including Erman's birch), and very rarely on spruce and fir. On the islands of the Amur floodplain, sea eagles often build nests on basket willows. In Kamchatka, they prefer Erman's birch. Nesting on rocks is more characteristic of the birds inhabiting the coast of Kamchatka, northern Sea of Okhotsk, Shantar Islands, and Schmidt Peninsula in the northern part of Sakhalin Island. Steller's sea eagles are also able to nest on artificial structures, such as old triangulation towers and power line poles; however, such cases are observed quite rarely. Out of 1200 nests of Steller's sea eagle known on Sakhalin Island, only 11 nests were located on power line poles and 2 nests on triangulation towers.

Sea eagles usually build their nests in the upper part of crowns or on treetops to have a free approach and good overview of the territory. They can use the

same nest for several years, but often build alternate nests. On Sakhalin, one pair may have up to 11 nests (on average, 2.9); in the Lower Amur region, usually not more than 2–3 (on average, 1.5). From time to time, birds “move” and occupy one of the alternate nests. On Sakhalin and in the Lower Amur region, sea eagles prefer to nest on the largest and oldest trees in the community whose diameter is much larger than the diameter of surrounding trees in the stand ( $48.5 \pm 14.77$  and  $33.5 \pm 13.12$  cm, respectively). Sea eagles also need a sufficient number of perches on the nesting site and a hunting ground.

Depending on the combination of nesting, foraging, and protective qualities, several basic types of habitats of Steller’s sea eagles can be distinguished in different parts of the range, which differ in their environmental characteristics. On the northeastern Sakhalin, these are valleys in the lower reaches of rivers, shores of shallow lagoons, wooded small islands and sea spits, as well as open sea coast. In the Lower Amur region, the main habitats of sea eagles are represented by the shore of large and medium-sized shallow lakes, river valleys with forest islands in the midst of sparse larch peatmoss bog forests, the primary shore of the Amur River and its floodplain crisscrossed by canals and bays, as well as the precipitous coast of the Tatar Strait. In the north of the Sea of Okhotsk and Kamchatka, Steller’s sea eagles are found in three main types of habitats—in the river valleys, on the sea coast and islands, and on residual outcrops (stacks).

\* \* \*

Sea eagles arrive to the breeding grounds in late February–early March. In the first one or two weeks, birds spend little time at the nesting site, often flying off into the sea for a long time to hunt. Starting from the second half of March, mating behavior (courtship, demonstration flights, and mating) becomes well expressed. An indispensable attribute of mating behavior is a joint repair and restoration of the nest.

The egg laying period lasts from late March to late April. At intervals of 3–4 days, sea eagles lay one or two (rarely 3) white-pistachio rounded and fairly large eggs weighing 130–140 g. The vast majority of sea eagles lay eggs in the period from April 8 to April 23. Incubation begins with laying the first egg and lasts 38–40 days. Although the clutch of eggs is incubated by both partners, the female spends in the nest twice as much time as the male (approximately 70% of the incubation time).

In the first days after hatching from eggs, sea eagle chicks spend most of the time lying down. On day 3–4, they can sit and beg for food, uttering a peculiar chirping squeak, craning the neck, and fluttering the wings. At an age of 2 weeks, chicks begin to actively crawl over the nest on their tarsi. The first attempts to stand on their feet are made at an age of 30–35 days.

The first 7 weeks of life are the period of intense growth. During this time, chicks gain 75% of the final body weight and reach 80–85% of the size of fledg-

lings. Starting from day 50, the growth rate decreases (more rapidly in males than in females). This determines further gender-related divergence of dimensional characteristics. The growth of the skeleton of males and females is mostly completed on day 60 and 70, respectively. Males reach the final size 7–10 days earlier than females and, hence, are usually the first to fledge from the nest.

The relationships between chicks are often agonistic especially in the first 3–4 weeks of postnatal development. It is in this period when the brood size is usually regulated. Although initially broods comprise 1–3 chicks, only one or two of them survive to fledging from the nest. Conflicts between chicks continue at an older age, but their severity decreases and has no fatal consequences. Chicks leave the nest in mid-August at an age of 90–100 days, sometimes earlier. After fledging, chicks for some time stay within 200–500 m from the nest, periodically returning to it for night roosting and feeding. Step by step, fledglings fly to larger distances and eventually cover an area of 20–30 km<sup>2</sup>. Immature sea eagles continue to stay in the vicinity of their nesting sites for 1.5–2 months, but in early and mid-October leave the area of birth.

\* \* \*

The average size of Steller's sea eagle's broods in Sakhalin and in the Lower Amur region is  $1.37 \pm 0.12$  and  $1.45 \pm 0.17$  chicks, respectively. The productivity depends on the quality of habitats, weather and climatic factors, hydrological regimen of forage reservoirs, feeding conditions of the season, the state of the nest pool, brown bear predation, and disturbance by humans. The productivity of the Steller's sea eagle population on Sakhalin significantly reduced from 0.79 fledglings per inhabited site in 1990s to 0.58 fledglings per inhabited site in 2004–2012. Similar trends are observed in some other parts of the range—in the Lower Amur region and in part of the population in the northern area of the Sea of Okhotsk.

The ratio of young (immature) and mature individuals in a population reflects its demographic structure: in a growing population, the proportion of immatures is usually higher than in a declining population. In the last decade, a downward trend in the proportion of immature individuals in the Steller's sea eagle population on Sakhalin and in the Lower Amur region is observed. At the beginning of the 1990s, immature birds on Sakhalin accounted for 30–38%, in 2004 the proportion of immature birds was 25%, and by 2012 it has reduced to 11%. In the Lower Amur region, the proportion of immatures in the 1990s was on average 28%, in the second half of the 1990s it decreased to 18–21%, and at the end of the 2000s it dropped to 17%.

The proportion of immature individuals may decrease as a result of reduced breeding efficiency of the population, increased death of young birds during migration and wintering, or their spatial redistribution due to change in the foraging situation.

To assess the population trends on Sakhalin and in the Lower Amur region, we constructed matrix demographic models, which showed that the Sakhalin and Amur populations are gradually reduced at a rate of 1.6 and 1.0% per year, respectively. If these negative growth rates remain, the Sakhalin population of Steller's sea eagles will reduce twice in 44 years, and the Amur population will halve in 70 years.

\* \* \*

The genetic structure of the Steller's sea eagle population has not yet been investigated. It is only known that birds from different regions are encountered in winter aggregations and on migration routes.

The study of Steller's sea eagles on Sakhalin Island showed a low level of genetic variation, i.e., a high intrapopulation similarity index (S) (0.58–0.84). The heterozygosity index was approximately 0.4 (heterozygosity in apparently inbred populations usually is not greater than 0.2–0.5).

The high level of genetic similarity in the island population of Steller's sea eagles indicates a widespread relationship, and the low level of heterozygosity is indicative of possible inbreeding. This, however, does not necessarily indicate an inbreeding depression.

The reduced genetic diversity may be caused by a high degree of breeding conservatism of mature birds and philopatry of immatures. Thus, the "closely related" genotypes can accumulate in certain areas around the founder's site. A similar situation is observed in the population of Madagascar fish eagle, which often forms pairs consisting of the closest relatives (brothers–sisters and parents–former chicks).

It was believed that pairs of sea eagles remain constant throughout life; however, the results of molecular genetic studies show that chicks from the same nest may not be direct siblings. In some cases, chicks from the same nest had a genetic similarity index at the level of "conventional" siblings (0.2–0.5), but had a relatively high similarity with chicks from other nests. This is possible assuming that females can mate with different males.

Interestingly, the nests of different pairs in which chicks had a high level of genetic similarity (0.78–0.96) were located at a distance of only 1.8–5.2 km from one another. Probably, pairs from the closely situated nesting sites can exchange partners during the mating season. In the most productive habitats, sea eagles may form group settlements, where the distance between the active nests is reduced to a few hundred or even tens of meters. Probably, such a nesting strategy can lead to polygamous relationships. Examples of polygamous relationships were also found in another member of the genus *Haliaeetus*—Madagascar Fish Eagle. This sea eagle species, similarly to the Steller's sea eagle, was regarded monogamous. However, in almost half of the cases it was observed that the breeding activity involved more than two mature birds.

The index of genetic similarity between chicks of different generations at the same nesting site in some cases corresponded to the index of similarity of undoubted siblings (on average,  $S = 0.88$ ), i.e., these chicks had the same parents. In other cases, chicks of different generations from the same nest were genetically distant ( $S = 0.42\text{--}0.44$ ) or fell into the category of "conditional siblings" ( $S = 0.59\text{--}0.76$ ). We can propose several hypotheses explaining this phenomenon: the parents of "conditional" siblings were close relatives, chicks from the same nest might have different fathers, and the given nesting site in different seasons was occupied by different pairs of birds.

\* \* \*

Earlier, a significant part of the Steller's sea eagle's range was located in remote areas of Russia, which protected these birds of prey from human intervention. However, the situation is rapidly changing. The demands for hydrocarbons necessitate the exploration and development of rich natural resources even in the most remote areas. On the shelf of the Sea of Okhotsk, large oil and gas fields were discovered, some of which are already developed. The breeding range of the Steller's sea eagle largely overlaps with the existing and prospective oil and gas areas.

On Sakhalin Island, oil exploration and production has been performed since the mid-1960s. Over the past period, the habitats of sea eagles in the northern part of the island have undergone significant changes. The coastal areas are now covered with a network of seismic profiles, access roads, and well sites. The coastal area suitable for nesting sites has considerably reduced. The construction of roads facilitated the penetration of population in formerly remote areas and led to an increase in the recreational pressure, disturbance by humans, and environmental pollution. Since the early 2000s, a large-scale development of offshore fields has begun. In the Lower Amur region, intensive nature management at the end of the XX century (primarily forestry and mining industries) has led to the degradation of rivers and substantial deforestation of the area, aggravated by catastrophic forest fires. This greatly reduced the environmental capacity for sea eagles.

In the mid-1990s, there was a problem of lead poisoning of the sea eagles feeding on wounded dead deer during the wintering on Hokkaido Island. In 2000, the use of lead ammunition on Hokkaido was forbidden, and the number of dead birds has gradually decreased in recent years. In the oil-producing areas, the problem of pollution with crude oil is urgent. Unrestrained fishing in some areas can wreck the food reserves of sea eagles, forcing them to switch to substitute food sources. Certain damage to the sea eagle population is still caused by poaching.

The study of the response of sea eagles to disturbance showed that it depends on the season, time of day, type of the source of disturbance, number of birds in group, age of birds, and other factors. Nesting birds are particularly sensitive to the presence of humans in the vicinity of their nest.