

УДК 599(26):574.5(265.5)

**В.П. Шунтов, О.А. Иванов\***

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

### **МОРСКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В МАКРОЭКОСИСТЕМАХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

Обсуждается роль морских млекопитающих в морских и океанических экосистемах на примере дальневосточных морей с сопредельными водами Северной Пацифики — одного из высокобио- и рыбопродуктивных районов Мирового океана и в то же время района с высокой численностью китообразных и ластоногих. По многочисленным опубликованным данным, в основном российских специалистов, авторами скалькулированы следующие объемы годового потребления ими рыбы и беспозвоночных в трех дальневосточных морях: на начало 20-го века — 14,6–18,2 млн т, на конец 1970-х гг. — 12,3–15,1 млн т, в допромысловый период — 22,7–28,8 млн т, на начало 21-го века — 24,0–24,7 млн т (с дополнением 3,0–5,0 млн т в прикурильских и в прикамчатских водах — 27,0–29,5 млн т). Больше половины этого количества приходится на зоопланктон и зообентос, затем на рыб и кальмаров. В то же время масштабы потребления пищи рыбами и крупными беспозвоночными значительно превышают эти оценки: в слое 0–1000 м в 1980–1990-е гг. — 516 млн т, 1991–1995 гг. — 389 млн т, 1996–2005 гг. — 461 млн т. В годы высокой численности только крупный минтай потреблял около 40 млн т мелкой рыбы и кальмаров. По данным 35-летних экосистемных работ ТИНРО-центра получены следующие оценки биомасс для биоты дальневосточной экономической зоны России: мезо- и макропланктон — 1000,0 млн т, зообентос — 500,0 млн т, нектон — 100,0 млн т, донные рыбы — 5,0 млн т, крупные донные беспозвоночные, не входящие в состав бентоса, — 2,43 млн т. На фоне этих оценок и сопоставления объемов потребления пищи морскими млекопитающими сделан вывод, что морские млекопитающие в дальневосточных российских водах заметны в трофических сетях, но их роль не поднимается до уровня, достаточного для регулирования ими мощных морских и океанических макроэкосистем.

**Ключевые слова:** морские млекопитающие, биотическое окружение, дальневосточные моря, морские и океанические макроэкосистемы, биоценологическая роль.

**Shuntov V.P., Ivanov O.A.** Marine mammals in macro-ecosystems of Far Eastern seas and adjacent waters of the North Pacific // *Izv. TINRO.* — 2015. — Vol. 181. — P. 57–76.

The article discusses the role of marine mammals in marine and oceanic ecosystems on the example by Far Eastern seas with adjacent waters of the North Pacific, one of the regions of the World Ocean distinguished for high biological and fish capacity along with a high abundance of cetaceans and pinnipeds. Based on extensive data, published mostly by Russian experts, the authors calculated the following quantities of annual consumption of fish and invertebrates by marine mammals in the three Far Eastern seas: 14.6–18.2 million t in the early

\* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Иванов Олег Альбертович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: oliv@tinro.ru.

Shuntov Vyacheslav P., D.Sc., professor, chief scientist, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Ivanov Oleg A., D.Sc., leading researcher, e-mail: oliv@tinro.ru.

20<sup>th</sup> century, 12.3–15.1 million t in the late 1970s, 22.7–28.8 million t in the pre-harvesting period, and 24.0–24.7 million t in the early 21<sup>st</sup> century (27.0–29.5 million t, if 3–5 million t in ocean waters off the Kuril Islands and Kamchatka are taken into account). More than a half of this quantity is composed by zooplankton and zoobenthos, and then by fish and squids. In too time scales of food consumption by fishes and large-sized invertebrates are much higher than these estimates: in the layer 0–1,000 m, 516 million t was consumed in the 1980s–1990s, 389 million t in 1991–1995, and 461 million t in 1996–2005. In the years of high abundance, large-sized walleye pollock alone consumed nearly 40 million t of small-sized fish and squid. Based on the data of 35-year-long ecosystem studies by TINRO-Center, the following biomass estimates have been obtained for the biota of the Far Eastern Economic Zone of Russia: 1,000 million t of meso- and macroplankton, 500 million t of zoobenthos, 100 million t of nekton, 5 million t of benthic fish, and 2.43 million t of large-sized benthic invertebrates, which are not included in the benthos. Against the background of these estimates and comparing the volume of food consumption by marine mammals concluded that marine mammals in the Far Eastern Russian waters noticeable in food webs, but their role does not rise to a level sufficient for the regulation of the powerful sea and ocean makroekosistem.

**Key words:** marine mammals, biotic environment, the Far Eastern seas, marine and oceanic makroekosistems, biocenological role.

## Введение

Морские виды млекопитающих и птиц являются двумя группами теплокровных животных из десяти основных компонентов биоты (бактерии, фитопланктон, зоопланктон, фитомакробентос, зообентос и др.), роль которых благодаря массовости должна учитываться при оценке общего биологического баланса в морских и океанических макробиоценозах и экосистемах (Зенкевич, 1970). На экологическую роль морских млекопитающих в морских и океанических экосистемах существуют два во многом противоположных взгляда. Согласно наиболее распространенным представлениям, морские млекопитающие, находясь на вершине трофических пирамид, поддерживают экологическое равновесие в экосистемах, а потребление ими заметного количества промысловых объектов компенсируется их большой биоценологической ролью. В основном среди представителей рыбохозяйственной науки высказываются иные взгляды (Болтнев и др. 2012): при высокой численности морские млекопитающие могут нарушить равновесие в экосистемах, поэтому их количество должно регулироваться промыслом. Представления об экологической роли млекопитающих в экосистемах в обоих случаях высказываются умозрительно, т.е. в виде постулатов.

Для доказательности любого из этих взглядов, кроме достоверных данных о численности морских млекопитающих, составе их рационов и количестве потребляемой ими пищи, необходимо располагать количественными данными об их биотическом и абиотическом окружении. Достаточной и тем более адекватной информацией на этот счет в масштабе Мирового океана научное сообщество пока не располагает, но для некоторых морей и океанических участков таких данных больше, в том числе по дальневосточным российским водам. Важно подчеркнуть, что по дальневосточным морям и Северной Пацифике в результате 35-летних широкомасштабных экосистемных работ ТИНРО-центра (1980–2015 гг.) накоплен огромный материал по тотальным оценкам биомасс зоопланктона, зообентоса, нектона и нектобентоса, а также по трофическим связям и отношениям этих экологических групп гидробионтов. Таким образом, располагая литературными сведениями о численности и рационах морских млекопитающих и данными большого количества экспедиций ТИНРО-центра об их биотическом окружении, была сформирована цель настоящего исследования: выявить биоценологическую роль морских млекопитающих в дальневосточных морях России и сопредельных водах Тихого океана.

## Результаты и их обсуждение

Основу биогеоценологических связей в сообществах составляют трофические отношения, для количественной оценки которых необходимо иметь данные о числен-

ности видов и групп гидробионтов, составе и величине их рационов, а также объемах их кормовой базы. Морские млекопитающие в этом отношении изучены недостаточно, хотя по некоторым видам и районам накопленная информация позволяет делать конкретные выводы или выдвигать версии с разной степенью правдоподобности об их месте и роли в морских и океанических сообществах. К таким районам относятся и дальневосточные моря.

В дальневосточных российских водах (включая Чукотское море) достоверно установлено обитание 37 видов морских млекопитающих: 27 из отряда китообразных (19 зубатых и 8 усатых), 8 — ластоногих и 2 — хищных (Яблоков и др., 1972; Гептнер и др., 1976; Соколов, 1986; Соколов, Арсеньев, 1994; Артюхин, Бурканов, 1999; Springer et al., 1999; Hunt et al., 2000; Бурдин и др., 2009). Это лишь немного меньше, чем для всей обширной акватории Северной Пацифики к северу от 30° с.ш. — 47 видов — и в западной ее части — 39 видов (Hunt et al., 2000).

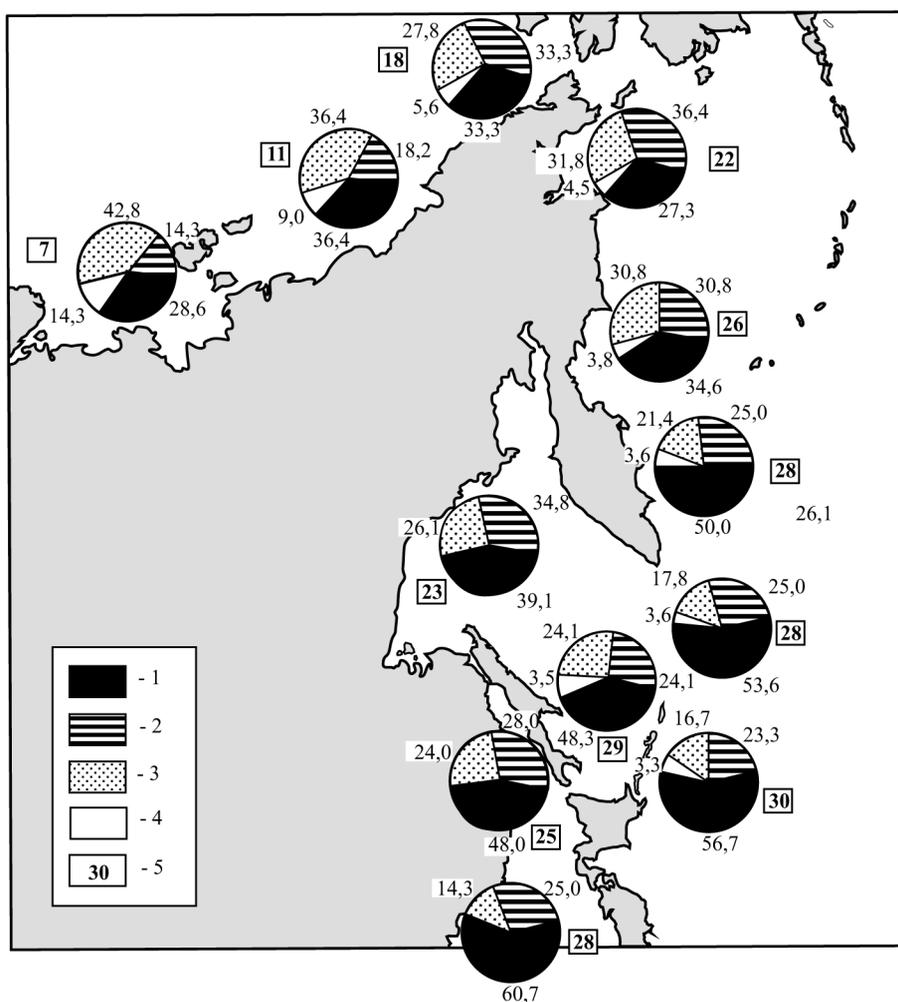
Вообще же список из 37 видов для российских вод не может считаться полным с фаунистической точки зрения. В него не включены несколько видов, странствующие или бродячие особи которых эпизодически проникают за границы основных ареалов. Здесь упомянем только полосатика Брайда (*Balaenoptera brydei*, син. *B. eduni*), которого в российских водах пока не отмечали. Этого кита многие годы рассматривали как южную форму сейвала (*Balaenoptera borealis*). Как один вид они сначала фигурировали и в промысловой китобойной статистике. Сейвал в летний период широко распространяется в высокобореальных районах, в том числе в Охотском и южной глубоководной части Берингова моря. Для полосатика Брайда северной границей называют 40° с.ш. или немного севернее (Соколов, Арсеньев, 1994; Watanabe et al., 2012). Это зона Субарктического фронта. Однако в недавней работе японских авторов (Sasaki et al., 2013) было показано, что в тихоокеанских водах Японии в разгар лета он встречается на 40–45° с.ш., т.е. на границе с российской 200-мильной экономической зоной, севернее которой японская экспедиция не работала. Можно предположить, что кит Брайда в летне-осенний период, когда в южнокурильский район проникают многие субтропические и тропические виды nektona (в том числе морские черепахи), также нагуливается в открытых водах этого района. Это может происходить по ветвям Куроисио или теплым рингам, которые из японских вод распространяются на север за пределами сточных холодных течений Курильского и Ойясио.

В числе видов и соотношении таксономических групп морских млекопитающих в умеренных и арктических водах северо-восточной Азии просматривается несколько очевидных тенденций (см. рисунок). Больше всего видов (28–30) встречается в южной и юго-восточной частях российской морской зоны. Во многом это обусловлено присутствием здесь значительного количества зубатых китообразных, имеющих океанические типы ареалов низких широт. Именно приморские, южнокурильские районы и крайняя южная часть Охотского моря находятся вблизи периферии зоны Субарктического фронта, куда в теплое время года проникают субтропические течения (Цусимское, Соя, ветви Куроисио) или теплые ринги. Количество таких видов, а с ними и общее количество видов, поступательно уменьшается в северном направлении и в водах обширных шельфов Охотского (23 вида), Берингова (22 вида) и Чукотского (18 видов) морей.

Бедность видового состава морских млекопитающих в Арктике и обусловленность ее суровыми условиями обитания хорошо известны. При этом в восточной части Арктики количество видов поступательно уменьшается от Чукотского моря, находящегося под влиянием циркуляции вод Берингова моря, на запад (см. рисунок). В российской Арктике меньше всего видов в море Лаптевых. Далее на запад в сторону северной Атлантики количество видов начинает увеличиваться. Карское море в этом смысле сопоставимо с Восточно-Сибирским, а Баренцево — с Беринговым (Лукин, Огнетов, 2010; Атлас ..., 2011\*).

---

\* Атлас биологического разнообразия морей и побережий российской Арктики. М.: WWF России, 2011. 64 с.



Количество и соотношение (%) видов групп морских млекопитающих в различных районах дальневосточных и восточноарктических российских вод : 1 — зубатые киты, 2 — усатые киты, 3 — ластоногие, 4 — хищные (калан и белый медведь); 5 — количество видов

Number and percentage of marine mammals species groups in certain parts of the Far-Eastern and Eastern Arctic seas (Russian EEZ): 1 — toothed whales, 2 — baleen whales, 3 — pinnipeds, 4 — sea otters and polar bear; 5 — the number of species in the groups

Отмеченные изменения в количестве видов от низкобореальных районов до арктических являются отражением широтной зональности в климато-океанологических условиях. Но четко определить биогеографический статус представляется возможным только для части видов.

Без проблем выделяется группа арктических видов. Это белый медведь, нарвал и морж (латинские названия видов приведены в табл. 1). Они лишь иногда из Арктики выходят в воды северной части умеренной (точнее северобореальной) зоны. Также вполне очерчивается группа арктобореальных (кольчатая нерпа — акиба, лахтак, белуха и гренландский кит) и бореальных (калан, сивуч, котик, ларга, островной тюлень, крылатка) видов. Некоторые из бореальных видов зимой частично проникают в субтропическую зону (котик), а летом — в южную часть арктической зоны (ларга, крылатка).

Остальные виды, а это только киты и дельфины, имеют более значительное широтное распространение. Почти космополитом является косатка, и лишь немного ей уступает кашалот, правда, он в основном избегает шельфовых вод. Все усатые киты в зимний период, когда они размножаются, основной массой обитают в субтропической и северной части тропической зоны. Однако летом во время нагульных миграций они

Таблица 1

Нагульные ландшафты, максимальная глубина занырявания и основные пищевые объекты морских млекопитающих, обитающих в дальневосточных российских водах

Table 1

Feeding landscapes, the maximum depth of diving and the main food items for marine mammals in the waters of Far East of Russia

Вид	Нагульные ландшафты	Глубина ныряния, м	Основные пищевые объекты
Белый медведь <i>Ursus maritimus</i>	Прибр., д.-нерит. (льды и арктическое побережье)		Тюлени, морж, белуха, морские выбросы
Калан <i>Enhydra lutris</i>	Прибр.	До 700	Морские ежи, двустворчатые моллюски, ракообразные (крабоиды, крабы), рыбы
Морж <i>Odobenus rosmarus</i>	Прибр., д.-нерит.	180	Бентос (моллюски, ракообразные, черви и др.)
Сивуч <i>Eumetopias jubatus</i>	Д.-нерит.	277	Тресковые (минтай и др.), терпуги, лососи, рогатковые, камбаловые, осьминоги, кальмары
Северный морской котик <i>Callorhinus ursinus</i>	Океан.	400	Тресковые (минтай и др.), терпуги, миктофиды, лососи, сардина, скумбрия, анчоусы, кальмары (командорский, тихоокеанский, Бартрама, ватасения и др.)
Лахтак <i>Erignathus barbatus</i>	Д.-нерит.	288	Ракообразные (креветки, крабы, крабоиды), двустворчатые и брюхоногие моллюски, полихеты, рыбы
Островной тюлень <i>Phoca vitulina</i>	Прибр.	450	Рыбы (тресковые, камбаловые, рогатковые, терпуговые и др.), головоногие (осьминоги, кальмары), ракообразные (креветки и др.)
Ларга <i>Phoca largha</i>	Д.-нерит.	300	Тресковые (минтай, навага), сельдь, лососи, песчанка, мойва, декаподы, осьминоги
Акиба <i>Pusa hispida</i>	Нерит.	145	Макропланктон (эвфаузииды, мизиды), рыбы (песчанка, мойва, сайка, навага, корюшки, сельдь), декаподы
Крылатка <i>Histiophoca fasciata</i>	Д.-нерит.	Эпипелагиаль — верхняя мезопелагиаль	Рыбы (минтай, навага и др.), кальмары, креветки
Полосатый проделфин <i>Stenella coeruleoalba</i>	Океан.	700	Эпипелагические рыбы
Дельфин-белобочка <i>Delphinus delphis</i>	Океан.	260	Эпипелагические рыбы
Афалина <i>Tursiops truncatus</i>	Д.-нерит., океан.	150	Донные и придонные рыбы, ракообразные, головоногие
Тихоокеанский белобокий дельфин <i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	Океан.	250	Эпипелагические рыбы и кальмары
Серый дельфин <i>Grampus griseus</i>	Океан.	Более 300	Кальмары, меньше рыба
Северный китовидный дельфин <i>Lissodelphis borealis</i>	Океан.	250	Пелагические рыбы, кальмары
Малая косатка <i>Pseudorca crassidens</i>	Океан.	500	Рыбы (лососи, треска, пикша), кальмары
Косатка <i>Orcinus orca</i>	Прибр., д.-нерит., океан.	Эпипелагиаль	Рыбы (тресковые, лососи, терпуговые, сельдевые и др.), кальмары, тюлени, морж, дельфины, киты, птицы
Гринда <i>Globicephala melas</i>	Океан.	900	Кальмары, рыбы
Бесперая свинья <i>Neophocaena phocaenoides</i>	Прибр.	Эпипелагиаль	Донные и придонные рыбы, ракообразные, головоногие

Окончание табл. 1  
Table 1 finished

Вид	Нагульные ландшафты	Глубина ныряния, м	Основные пищевые объекты
Обыкновенная морская свинья <i>Phocoena phocoena</i>	Прибр.	Эпипелагиаль	Донные и придонные рыбы, ракообразные, головоногие
Белокрылая морская свинья <i>Phocoenoides dalli</i>	Д.-нерит., океан.	500	Рыбы (миктофиды, минтай, анчоус, сельдь и др.), кальмары
Белуха <i>Delphinapterus leucas</i>	Д.-нерит.	488	Рыбы (лососи, сельдь, мойва, сайка, навага, сиги), декаподы
Нарвал <i>Monodon monoceros</i>	Д.-нерит., океан.	1362	Кальмары, рыбы (сайка, треска и другие тресковые, сельдь, палтусы)
Кашалот <i>Physeter macrocephalus</i>	Океан.	3000	Кальмары, рыбы (макрурусы, лемонема, минтай, окуни, рыба-лягушка, алепизавр), осьминоги, крабы
Карликовый кашалот <i>Kogia breviceps</i>	Океан.	?	Головоногие, рыбы
Берардиус Бэрда <i>Berardius bairdii</i>	Океан.	2000–3000	Кальмары, рыбы (макрурусы, лемонема, минтай, антимора, камбалы, окуни, скаты)
Клюворыл <i>Ziphius cavirostris</i>	Океан.	1000	Кальмары, рыбы, крабы, креветки
Командорский ремнезуб <i>Mesoplodon stejnegeri</i>	Океан.	1500	Кальмары, рыбы
Серый кит <i>Eschrichtius gibbosus</i>	Д.-нерит., прибр.	170	Бентос (ракообразные, полихеты, моллюски и др.)
Гренландский кит <i>Balaena mysticetus</i>	Д.-нерит.	200	Мелкий зоопланктон (в основном копеподы и крылоногие)
Южный кит <i>Eubalaena glacialis</i>	Д.-нерит.	200	Мелкий зоопланктон (в основном копеподы)
Синий кит <i>Balaenoptera musculus</i>	Океан.	500	Макропланктон (в основном эвфаузииды, также копеподы, в т.ч. мелкие), второстепенное значение мелкие рыбы и кальмары
Финвал <i>Balaenoptera physalus</i>	Океан.	500	Макропланктон (эвфаузииды, копеподы и др.), рыбы (сельдь, минтай, анчоус, сардина, сайра, мойва и др.), кальмары
Сейвал <i>Balaenoptera borealis</i>	Океан.	Эпипелагиаль	Макропланктон (копеподы, эвфаузииды), рыбы (анчоус, сардина, сайра, минтай, скумбрия, мойва и др.), кальмары
Малый полосатик <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Прибр., д.-нерит., океан.	Эпипелагиаль	Рыбы (сельдь, минтай, мойва, сайра, скумбрия, навага, терпуги), макропланктон (копеподы, эвфаузииды)
Горбач <i>Megaptera novaeangliae</i>	Океан.	150?	Рыбы (сельдь, мойва, минтай, песчанка, терпуги, лососи и др.), в меньшей степени кальмары и макропланктон (эвфаузииды, копеподы)

*Примечания.* Нагульные ландшафты: прибр. — прибрежные воды, д.-нерит. — дальне-неритические воды, океан. — открытые океанические воды. Таблица составлена по данным большого количества публикаций — сводок и статей (Томилин, 1954, 1970; Слепцов, 1955; Берзин, 1971; Яблоков и др., 1972; Гептнер и др., 1976; Соболевский, 1983а, б; Бухтияров, 1984, 1990; Махнырь и др., 1984; Соколов, Арсеньев, 1994; Кузин, 1999, 2010; Springer et al., 1999; Hunt et al., 2000; Кончина, Павлов, 2001, 2002; Федосеев, 2005; Бурдин и др., 2009; Блохин, Будникова, 2010; и др.).

(за исключением кита Брайда) широко осваивают бореальную зону. Кроме сейвала и южного гладкого кита, они в небольшом количестве через Берингов пролив заходят в южную часть арктической зоны, а серый кит даже достигает Восточно-Сибирского моря.

Мелкие зубатые китообразные (дельфины и мелкие киты) в целом имеют более южное распространение. Их уже мало на севере Берингова моря, а в Чукотское море проникают только обыкновенная и белокрылая морские свиньи. Северные границы остальных видов этой группы проходят по южной части Берингова моря, по широте северных или южных Курильских островов и Приморья. Основная часть их ареалов находится в тропической зоне. Исключение среди них представляют берардиус Бэрда, тихоокеанский белобокий и северный китовидный дельфины. Основа зимнего ареала у них находится в субтропической зоне.

Границы ареалов морских млекопитающих, как и пойкилотермных животных, во многом зависят от температуры воды. Это подтверждается широтной зональностью их распространения и сезонными миграциями (весной и летом на север, осенью и зимой на юг). Но в распространении морских млекопитающих вполне просматриваются и особенности, соответствующие трансконтинентальной зональности, т.е. среди них имеются прибрежные (неритические), дальненеритические (нерито-океанические) и океанические виды (табл. 1). Хотя та же косатка, обитающая от Арктики до Антарктики, может быть встречена у берегового уреза воды и в центральной части океана.

Чисто прибрежных видов среди морских млекопитающих немного: калан, островной тюлень, бесперая и обыкновенная морские свиньи и, возможно, морж. Из них три последних вида в районах с широким шельфом могут встречаться и за пределами узкой прибрежной зоны. Похожее с ними распространение имеют лахтак и белуха, но их следует отнести к дальненеритическим видам.

Дальненеритических видов, ареал которых включает значительную часть акваторий морей и окраин океана, в два раза больше, чем неритических. В эту группу входят сивуч, ларга, акиба, крылатка, серый, гренландский и южный киты, а также командорский ремнезуб.

Все или почти все остальные виды морских млекопитающих являются океаническими, хотя в распределении части из них просматриваются черты интерзональности, т.е. они встречаются не только в открытых океанских ландшафтах, но и в водах шельфа, в том числе в неритической зоне. Кроме косатки такое распространение, в частности, имеет малый полосатик. В океанической группе из обитателей российских вод, представленных в табл. 1, только северный морской котик не относится к китообразным.

Океанические виды имеют обширные ареалы, и в Северной Пацифике они простираются между материками «от берега до берега». Но в воды шельфа, особенно внутреннего, эти виды проникают в небольшом количестве или эпизодически. Показательным примером в этом смысле является «почти космополит» кашалот. Ареалы различных океанических видов морских млекопитающих отличаются тяготением основного их количества к разным широтам (Springer et al., 1999). Например, финвал во время нагула бывает многочисленным в Беринговом и Охотском морях, в том числе в водах внешнего шельфа. Сейвал более океанический вид и повышенные концентрации образует только в океане, т.е. южнее, чем финвал. А близкий к последнему виду кит Брайда на север почти не поднимается далее зоны Субарктического фронта, т.е. проникает только до южнобореальной зоны. Такие же отличия («черепицеобразное» наложение ареалов) наблюдаются в распределении и других китообразных. Так, многочисленная белокрылая морская свинья в нагульный период в основном тяготеет к высокобореальным районам, а сопоставимые с ней по численности тихоокеанский белобокий и северный китовидный дельфины — к низкобореальным водам и зоне Субарктического фронта (Springer et al., 1999).

Большинство морских млекопитающих давно порвали связь с сушей. Только некоторые из них нуждаются в твердом субстрате для размножения и отдыха. Все они хорошо адаптированы к обитанию в водной среде. Их эволюционное развитие, как и

других групп животных, протекало под знаком дифференцированного освоения среды и при этом в первую очередь было направлено на более широкое использование пищевых ресурсов (Томилин, 1954, 1970). Этим было обусловлено формирование адаптивных морфо-биологических типов, характеризующихся определенными особенностями органов и способов добывания пищи. В конечном счете дивергирующее формирование различных адаптивных типов (жизненных форм) создало предпосылки к использованию морскими млекопитающими разных пищевых ресурсов и в разных биотопах, ландшафтах и зонах. В результате они заселили весь Мировой океан и используют его кормовые ресурсы от поверхности до глубин мезопелагиали и батиаля, от полярных широт до экватора, от литоральных и неритических до океанических ландшафтов (Томилин, 1954, 1970).

Справедливость этих общих для Мирового океана выводов видна и на примере акваторий меньшего масштаба, в том числе они подтверждаются составом и экологической структурой фауны морских млекопитающих дальневосточных морей и Северной Пацифики. В табл. 1 приведены некоторые экологические показатели конкретных видов млекопитающих, характеризующие их биологические, ландшафтные и трофологические особенности. В ней есть белый медведь, который питается не только во льдах, но и на берегу, отдельные неритические виды, из которых наиболее примечательным является калан, большое количество дальненеритических и океанических видов, а также космополит косатка. Небольшое количество видов добывает пищу в верхней эпипелагиали или верхней части шельфа, но большинству из них доступны глубины до нескольких сотен метров, отдельным видам — до 1 км, а кашалоту и, по-видимому, берардиусу Бэрда — до 3 км.

Среди морских млекопитающих нет или почти нет видов с узкоспециализированным питанием. Обычно в состав их рационов входит в разных соотношениях значительное количество видов или несколько групп пелагических и донных гидробионтов. В настоящее время в составе фауны морских млекопитающих российских вод и субарктической Пацифики нет растительноядных видов. Но еще в середине 18-го века на Командорских островах обитал представитель дюгоновых — стеллерова корова *Hydrodamalis gigas*, питавшаяся водорослями.

В течение многих лет изучение питания морских млекопитающих проходило в общем контексте познания их биологии. При этом в отношении массовых рыбоядных видов делались попытки оценки их влияния на численность промысловых видов рыб. Во второй половине прошлого столетия в развитых странах по нарастающей стала распространяться экологизация сознания не только специалистов, но и широкой общественности, связанная с обеспокоенностью состоянием окружающей среды, вызванным различными видами антропогенной деятельности.

По разным районам Мирового океана тогда уже было накоплено много примеров, когда в результате неумеренного и даже хищнического промысла были сильно сокращены и даже почти выбиты некоторые стада китов, ластоногих и калана. Но особенно сильное влияние на расширение «зеленых представлений» относительно морских млекопитающих оказал крупномасштабный пелагический промысел китов в 1960–1970-е гг., временами носивший браконьерский опустошительный характер (выбой запретных видов, лактирующих самок и молоди) и значительно превышающий объемы выделяемых квот (Яблоков, 1984, 2000). В связи со значительным сокращением численности части видов и стад даже в условиях запрета крупномасштабного промысла в конце 1970-х — начале 1980-х гг. их восстановление частью специалистов представлялось проблематичным или затянутым на десятилетия (Яблоков, 1984, 2000; Берзин, Перлов, 1986; Дорошенко, 2000а–в; Земский, 2000; и др.).

В период тревожных ожиданий учеными, болеющими за судьбу морских млекопитающих, в научной и научно-популярной литературе и средствах массовой информации был распространен целый ряд постулатов. Вот некоторые из них.

1. Морские млекопитающие занимают уникальное положение в морских и океанических экосистемах. Только с участием млекопитающих биоценозы приобретают

достаточную степень полноты и устойчивости. Без млекопитающих усиливается изменчивость естественных процессов, катастрофически сказывающаяся на рыбном промысле. Морские млекопитающие, находясь на вершине трофических пирамид, стабилизируют океанические экосистемы. Уничтожение или резкое сокращение количества млекопитающих неминуемо нарушает устойчивость соответствующих экосистем и приводит в конечном счете к снижению их продуктивности. Из-за истребления китов уже произошла дестабилизация звеньев биологического круговорота в некоторых районах Мирового океана, следствием чего являются флуктуации численности рыб (Яблоков, 1973, 1976, 1984; Земский и др., 1979; и др.). Эти постулаты никто не оспаривал, поэтому их заведомо можно отнести к умозрительным заключениям.

2. Формальная привлекательность подобных идей, да еще с экосистемным оттенком, уже изначально настраивала на формулировку очередных постулатов. Так появились заключения о том, что косатка может быть ключевым видом в океанических экосистемах (Бурдин и др., 2004; Кончина, Павлов, 2005), а калан — ключевым видом в прибрежных экосистемах Северной Пацифики (Рязанов и др., 2002; Кончина, Павлов, 2005).

3. Исходя из особой роли морских млекопитающих в функционировании и динамике морских биоценозов (экосистем) были построены схемы и модели каскадных перестроек. Например, рассматривались такие представления на изменения в сообществах, как: перепромысел усатых китов — «освобождение» не съеденного ими планктона — рост численности минтая *Theragra chalcogramma*, перепромысел китов — вынужденное переключение хищных косаток на мелких млекопитающих (сивуча, котика, калана, дельфинов), численность калана — выедание морских ежей — динамика водорослевого пояса (Estes et al., 1998). Эти и другие схемы и модели причинно-следственной каскадной динамики за некоторыми исключениями благосклонно и даже с энтузиазмом воспринимались в России и даже пропагандировались в российской печати (Несис, 1999; Кончина, Павлов, 2005). Не смущали даже научные рассказы-фантазии о том, что всего четыре косатки смогли истребить калана на Алеутских островах (Estes et al., 1998) и как всего несколько сотен плотоядных косаток смогли вызвать коллапс мегафауны морских млекопитающих в северо-восточной части Тихого океана (Springer et al., 2003).

Еще один вариант каскадных перестроек в экосистеме Охотского моря предложил Г.А. Федосеев (2005). В данном случае начинают их тюлени в ледовый период — якобы превращающие лед в решетку своими лунками, через которые в водную толщу проникает солнечный свет, а далее события идут по цепочке: лед — фотосинтез диатомовых водорослей — развитие макропланктона, которым питаются рыбы, а ею — тюлени. Поэтому при сокращении количества тюленей неизбежно должно происходить сокращение численности важных промысловых рыб. Не вдаваясь в детали этой непрофессиональной гипотезы, следует заметить, что на завершающей стадии крупномасштабного промысла тюленей в 1980-е гг. (когда их количество заметно снизилось) рыбопродуктивность Охотского и Берингова морей достигла исторического максимума (Шунтов и др., 1993; Шунтов, Темных, 2011).

Уже в годы широкой пропаганды исключительности морских млекопитающих (да еще в ореоле младших братьев по разуму) высказывались мнения, что эти животные не являются конкурентами человека в рыбном хозяйстве, так как они потребляют не очень много рыбы и других гидробионтов, а их большая биоценологическая роль превышает все остальное. Эти представления разделялись далеко не всеми, особенно специалистами рыбохозяйственной науки. Ведь даже, исходя из общих соображений, возникал закономерный вопрос, как морские млекопитающие могут стабилизировать функционирование мощных морских и океанических экосистем, занимая скромное место в трофических сетях?

Нельзя не заметить, что относительно стабилизирующей роли этих животных имеются и противоположные высказывания о том, что хищничество морских млекопитающих приводит не только к сокращению промысловых биоресурсов, но и к нарушению равновесия в морских экосистемах (Болтнев и др., 2012). Суть аргументации

в этом случае такова: в отсутствие промысла численность млекопитающих растет, следовательно, возрастает потребление рыбы и других биоресурсов, которые одновременно являются объектами коммерческого промысла. В сумме это может вызвать некие резонансные колебания в морских экосистемах. А разбалансировка экосистем может быть длительной, вызывающей глубокие структурные сдвиги в экосистеме, что в итоге негативно отражается на численности самих млекопитающих (Болтнев и др., 2012).

Таким образом, сторонники полярных позиций с большой легкостью рассуждают на весьма серьезные темы, но вместо доказательных обоснований ограничиваются декларациями. Очевидно, что для ответа на подобные вопросы необходимы конкретные количественные оценки. В масштабе Мирового океана первым попытку оценить суточное количество потребляемой пищи китообразными и ластоногими сделал А.Г. Томилин (1970): для 1930-х гг. — 3,2 млн т, для 1960-х гг. — 2,7 млн т. Позднее В.А. Земский (1997) итоговую величину суточного выедания морскими млекопитающими (общий вес которых был принят в 70 млн т) поднял до 3,5 млн т. В расчетах А.Г. Томилина наиболее спорным является применяемая величина поголовья дельфинов в Мировом океане (425 млн голов), на акваторию которого была перенесена плотность их концентраций в Черном море. Но вряд ли суммарная численность дельфинов превышает 50 млн голов. В таком случае суточное потребление для 1930-х гг. составит только 1,7 млн т, а для 1960-х гг. — 1,2 млн т.

Как ранее, так и сейчас при скудности информации о численности и рационах калькуляция в масштабе Мирового океана вряд ли может отличаться большой точностью. Более адекватные оценки получены для некоторых регионов Мирового океана, по млекопитающим которых накоплено больше необходимой информации. Так, в коллективном обобщении по Северной Пацифике к северу от 30° с.ш., выполненном под эгидой PICES (Hunt et al., 2000), потребление пищи млекопитающими (10 млн голов общим весом 209 тыс. т) с июня по сентябрь было оценено в 13 млн т. Но они относились только к западной части Северной Пацифики. Логично поэтому этот объем удвоить. Если же эти данные скалькулировать на весь год (при снижении потребления в зимний период), то, по-видимому, можно предположительно говорить о 70–100 млн т.

Этот объем в целом «перекликается», если иметь в виду порядок цифр, с экспертными оценками по Мировому океану до 400–500 млн т (только китообразных), китообразных и ластоногих во всем Тихом океане — 150 млн т, китообразных Северной Пацифики — 65–99 млн т (Trites et al., 1997; Tamura, Ohsumi, 1999, 2000; Morishita, 2001; Tamura, 2003).

Объемы годового потребления пищи морскими млекопитающими в дальневосточных морях на начало 20-го века и для рубежа 1970 и 1980-х гг. по накопленной в то время информации скалькулировал Е.И. Соболевский (1983а, б, 1984). Как и у других авторов, из-за неполноты данных в его расчетах было много экспертного и интуитивного, но порядок цифр они вполне обозначают (табл. 2–5). Но как показали дальнейшие наблюдения (японских, американских и российских специалистов, в том числе авторов статьи), по Охотскому и Берингову морям в расчетах Е.И. Соболевского занижена в 10 и 15 раз численность малого полосатика и также дельфинов. С учетом этого объем годового потребления морскими млекопитающими был занижен. Откорректированные в связи с этим объемы приведены в примечаниях к табл. 2–5.

В табл. 6 суммируются общие оценки годового потребления в трех дальневосточных морях без подразделенности на группы и виды, при этом учтены корректировки, приведенные в примечаниях к табл. 2–5.

К началу 20-го века из-за перепромысла была сильно сокращена численность гренландского и серого китов, а также котика. В связи с этим логично было представить объемы возможного потребления пищи морскими млекопитающими при их изначальной численности. Как и следовало ожидать, они оказались гораздо выше (22,7–22,8 млн т), чем в начале 20-го века и в конце 1970-х гг. Во всех случаях среди потребляемых пищевых объектов преобладали зоопланктон, зообентос и беспозвоночные нектобентоса. Особенно значимо преобладание этих групп было в допромысловый период. Но весьма существенным было и потребление рыб и головоногих — от 5,1 до 8,9 млн т.

Таблица 2

Численность и годовое потребление пищи морскими млекопитающими в Охотском море в начале 20-го века (Соболевский, 1983а)

Table 2

Abundance of marine mammals in the Okhotsk Sea in the early 20<sup>th</sup> century and their annual food consumption (from: Соболевский, 1983а)

Виды и группы	Численность, тыс. особей	Потребление пищи, тыс. т			
		Всего	Рыбы	Головоногие	Зоопланктон, бентос и др.
Гладкие киты	6	2500–2700	–	–	2500–2700
Киты-полосатики	4,05–5,05	800–1080	280–400	–	520–680
Серый кит	1,5	150–180	–	–	150–180
Зубатые китообразные (в основном дельфины и белуха)	37,5–52,5	480–590	230–300	220–250	30–40
<b>Всего китообразные</b>	<b>49–65</b>	<b>3920–4550</b>	<b>500–700</b>	<b>220–250</b>	<b>3200–3600</b>
Морской котик	7	3,0–3,6	2,0–2,3	1,0–1,3	–
Ледовые тюлени	1880	1877–2068	562–702	48–65	1267–1301
Прочие ластоногие и калан	42,3	113,8–114,0	68,42–68,62	45,05	0,33
<b>Всего ластоногие и калан</b>	<b>1929,3</b>	<b>1993–2186</b>	<b>632–773</b>	<b>94–112</b>	<b>1267–1301</b>
<b>Всего морские млекопитающие</b>	<b>1978–1994</b>	<b>5913–6736</b>	<b>1132–1473</b>	<b>314–362</b>	<b>4467–4901</b>

*Примечание.* В работе Е.И. Соболевского численность и потребление пищи млекопитающими представлены более дифференцированно (по видам). В расчетах данного автора численность малого полосатика и дельфинов занижена не менее чем в 10 раз. С учетом этого объемы общего потребления составили: рыба — 1,5–2,0 млн т, головоногие — 0,4–0,5 млн т, планктон, бентос и др. — 4,6–5,1 млн т, всего — 6,5–7,6 млн т.

Таблица 3

Численность и годовое потребление пищи морскими млекопитающими в Охотском море в конце 1970-х гг. (Соболевский, 1983а)

Table 3

Abundance of marine mammals in the Okhotsk Sea in the late 1970s and their annual food consumption (from: Соболевский, 1983а)

Виды и группы	Численность, тыс. особей	Потребление пищи, тыс. т			
		Всего	Рыбы	Головоногие	Зоопланктон, бентос и др.
Гладкие киты	0,4	200	–	–	200
Киты-полосатики	1,35–1,80	130–165	60–75	–	70–90
Зубатые китообразные (в основном дельфины и белуха)	26,9–42,0	305–425	160–230	125–155	20–40
<b>Всего китообразные</b>	<b>29–44</b>	<b>635–790</b>	<b>220–305</b>	<b>125–155</b>	<b>290–330</b>
Морской котик	170–180	58–75	39–48	19–27	–
Ледовые тюлени	1268	1370–1537	478–594	75–92	817–851
Прочие ластоногие и калан	27–29	74,6–81,8	43,7–47,9	28,5–31,5	2,4
<b>Всего ластоногие и калан</b>	<b>1465–1477</b>	<b>1503–1694</b>	<b>561–690</b>	<b>123–151</b>	<b>819–853</b>
<b>Всего морские млекопитающие</b>	<b>1494–1521</b>	<b>2138–2484</b>	<b>781–995</b>	<b>248–306</b>	<b>1109–1183</b>

*Примечание.* В работе Е.И. Соболевского численность и потребление пищи млекопитающими представлены более дифференцированно (по видам). В расчетах данного автора численность малого полосатика и дельфинов занижена не менее чем в 10 раз. С учетом этого объемы общего потребления составили: рыба — 1,2–1,5 млн т, головоногие — 0,3–0,4 млн т, планктон, бентос и др. — 1,2–1,4 млн т, всего — 2,7–3,3 млн т.

В условиях отсутствия крупномасштабного промысла морских млекопитающих в последнюю четверть 20-го столетия общее количество этих животных постепенно увеличивалось. Выполнялись в это время и оценки потребления ими пищи. Но, как и в прошлые периоды, наблюдениями охватывались не все виды, при этом чаще всего экспертно оценивалась тотальная численность (исключение представляют учеты на лежбищах ушастых тюленей и моржа, а также калана).

Таблица 4

Численность и годовое потребление пищи морскими млекопитающими в Беринговом море в конце 20-го века (Соболевский, 1983б)

Table 4

Abundance of marine mammals in the Bering Sea in the late 20<sup>th</sup> century and their annual food consumption (from: Соболевский, 1983б)

Виды и группы	Численность, тыс. особей	Потребление пищи, тыс. т			
		Всего	Рыбы	Головоногие	Зоопланктон, бентос и др.
Гладкие киты	1,1–1,8	510–810	–	–	510–810
Гладкие киты*	10,5–13,0	5590–6880	–	–	5590–6880
Серый кит	1,5–2,0	160–210	–	–	160–210
Серый кит*	15–30	1620–3240	–	–	1620–3240
Киты-полосатики	12,6–17,2	2180–2900	840–1150	–	1340–1750
Зубатые китообразные (в основном дельфины и белуха)	17,1–27,5	710–1080	160–250	480–700	70–130
<b>Всего китообразные на начало 20-го века</b>	<b>35,0–48,5</b>	<b>3560–5000</b>	<b>1000–1400</b>	<b>480–700</b>	<b>2080–2900</b>
<b>Всего китообразные до начала промысла</b>	<b>58–88</b>	<b>10100–14100</b>	<b>1000–1400</b>	<b>480–700</b>	<b>8620–12000</b>
Морской котик	220–250	80–90	60–70	20	–
Морской котик*	2400–2900	860–1040	680–830	180–210	–
Ледовые тюлени	590–670	780–910	295–330	20–25	465–555
Морж	120–140	1100–1300	–	–	1100–1300
Морж*	200	1900	–	–	1900
Прочие виды	180–210	910–1000	745–790	150–185	15–25
<b>Всего ластоногие на начало 20-го века</b>	<b>960–1270</b>	<b>2870–3300</b>	<b>1100–1190</b>	<b>190–230</b>	<b>1580–1880</b>
<b>Всего ластоногие до начала промысла</b>	<b>3370–3980</b>	<b>4450–4850</b>	<b>1720–1950</b>	<b>350–420</b>	<b>2380–2480</b>
<b>Всего морские млекопитающие до начала 20-го века</b>	<b>995–1755</b>	<b>6430–8300</b>	<b>2100–2590</b>	<b>670–930</b>	<b>3660–4780</b>
<b>Всего морские млекопитающие до начала промысла</b>	<b>3428–4068</b>	<b>14550–18950</b>	<b>2720–3350</b>	<b>830–1120</b>	<b>11000–14480</b>

\* Исходная численность до начала крупномасштабного промысла.

*Примечание.* В работе Е.И. Соболевского численность и потребление пищи млекопитающими представлены более дифференцированно (по видам). В расчетах данного автора численность малого полосатика и дельфинов занижена не менее чем в 15 раз. С учетом этого объемы общего потребления составят: рыба — 900–1350 тыс. т, головоногие — 150 тыс. т. В таком случае итоговые округленные цифры составят на начало 20-го века: рыба — 3,0–3,9 млн т, головоногие — 0,8–1,1 млн т, планктон, бентос — 3,7–4,8 млн т, всего — 7,5–9,8 млн т, а в допромысловый период: рыба — 3,6–4,7 млн т, головоногие — 1,0–1,3 млн т, планктон, бентос — 11,0–14,5 млн т, всего — 15,6–20,4 млн т.

По оценкам Г.А. Федосеева (2005) к началу 2000-х гг. ледовые тюлени в Охотском море потребляли 4,33 млн т рыбы и беспозвоночных (акиба — 0,90 млн т, ларга — 0,68 млн т, крылатка — 1,57 млн т, лахтак — 1,18 млн т). На долю котика и сивуча в это время приходилось 0,18 млн т. По неопубликованным оценкам А.Е. Кузина (с учетом литературных данных и нашей корректировки) в начале 2000-х гг. китообразные потребляли 3,73–4,12 млн т. Таким образом, в эти годы суммарно общее потребление пищи морскими млекопитающими в Охотском море достигало 8,24–9,05 млн т. Эти оценки значительно более высокие по сравнению с оценками 1970-х гг. и даже на 15–20 % превышают показатели для начала 20-го века.

Аналогичная калькуляция расчетов Г.А. Федосеева (2005) и А.Е. Кузина (с нашей корректировкой) привела также к солидным объемам потребления пищи в Беринговом море — 8,94–9,05 млн т. Однако цитируемые авторы по некоторым видам (финвал, горбач, малый полосатик) принимали численность только для российской части моря. По

Таблица 5

Численность и годовое потребление пищи морскими млекопитающими в Беринговом море в конце 1970-х гг. (Соболевский, 1983б)

Table 5

Abundance of marine mammals in the Bering Sea in the late 1970s and their annual food consumption (from: Соболевский, 1983б)

Виды и группы	Численность, тыс. особей	Потребление пищи, тыс. т			
		Всего	Рыбы	Головоногие	Зоопланктон, бентос и др.
Гладкие киты	3,6–4,1	1940–2140	–	–	1940–2140
Серый кит	13–15	1400–1600	–	–	1400–1600
Киты-полосатики	7,5–11,0	1140–1560	450–660	–	690–900
Зубатые китообразные	19,0–26,5	520–850	150–240	300–480	70–130
<b>Всего китообразные</b>	<b>43,0–56,6</b>	<b>5000–6150</b>	<b>600–900</b>	<b>300–480</b>	<b>4100–4770</b>
Морской котик	1300–1400	475–500	385–400	90–100	–
Ледовые тюлени	475–560	655–815	260–350	25–35	370–430
Морж	160–180	1500–1700	–	–	1500–1700
Прочие ластоногие	115–140	620–750	505–595	105–125	10–30
<b>Всего ластоногие</b>	<b>2050–2280</b>	<b>3250–3720</b>	<b>1150–1300</b>	<b>220–260</b>	<b>1880–2160</b>
<b>Всего морские млекопитающие</b>	<b>2093–2336,6</b>	<b>8250–9870</b>	<b>1750–2200</b>	<b>520–740</b>	<b>5980–6930</b>

*Примечание.* В работе Е.И. Соболевского численность и потребление пищи млекопитающими представлены более дифференцированно (по видам). В расчетах данного автора численность дельфинов занижена не менее чем в 15 раз. С учетом этого объемы общего потребления составили: рыба — 2,7–3,6 млн т, головоногие — 0,7–0,9 млн т, планктон и бентос — 6,0–6,9 млн т, всего — 9,4–11,6 млн т.

Таблица 6

Годовое потребление пищи морскими млекопитающими в Охотском, Беринговом и Японском морях в различные периоды 20-го столетия, тыс. т

Table 6

Annual food consumption of marine mammals in the Okhotsk, Bering, and Japan Seas, by periods of the 20<sup>th</sup> century, 10<sup>3</sup> t

Море	Всего	Рыбы	Головоногие	Зоопланктон, зообентос и др. компоненты
Начало 20-го века				
Охотское	6,5–7,6	1,5–2,0	0,4–0,5	4,6–5,1
Берингово	7,5–9,8	3,0–3,9	0,8–1,1	3,7–4,8
Японское	0,6–0,8	0,2–0,3	0,04–0,06	0,4–0,5
<b>Всего три моря</b>	<b>14,6–18,2</b>	<b>4,7–6,2</b>	<b>1,24–1,66</b>	<b>8,7–10,4</b>
Конец 1970-х гг.				
Охотское	2,7–3,3	1,2–1,5	0,3–0,4	1,2–1,4
Берингово	9,4–11,4	2,7–3,6	0,7–0,9	6,0–6,9
Японское	0,2–0,4	0,1–0,3	0,04–0,07	0,04–0,06
<b>Всего три моря</b>	<b>12,3–15,0</b>	<b>4,0–5,4</b>	<b>1,1–1,2</b>	<b>7,2–8,4</b>
<b>Всего три моря в допромысловый период</b>	<b>22,7–28,9</b>	<b>5,3–7,0</b>	<b>1,4–1,9</b>	<b>16,0–20,0</b>

рукописным документам 4-й ежегодной конференции по сохранению и управлению ресурсами минтая Берингова моря для американской части моря указаны следующие показатели численности и объемов потребления пищи: финвал (4,38 тыс. голов), горбач (1,20 тыс. голов), малый полосатик (20,0 тыс. голов), белокрылая морская свинья (302,0 тыс. голов) потребляют около 1045,7 тыс. т, а котик (995,0 тыс. голов) и сивуч (20,0 тыс. голов) — 618,0 тыс. т пищи. Кроме того, в приведенных выше данных российских и американских исследователей не включены морж (1900 тыс. т) и командорский котик (72 тыс. т). После суммирования перечисленных выше оценок получится 15,6–15,7 млн т, что в 2,0 раза выше, чем в начале 20-го века, примерно в

1,5 раза выше, чем в 1970-е гг., и приближается к уровню допромыслового периода (15,6–20,4 млн т).

С учетом относительно незначительного потребления пищи морскими млекопитающими в Японском море можно суммировать, что в современный период в трех дальневосточных морях всеми морскими млекопитающими потребляется 24,0–24,7 млн т рыбы и беспозвоночных (табл. 7).

Таблица 7

Современное годовое потребление пищи морскими млекопитающими в дальневосточных морях, прикурильских и прикамчатских океанических водах, млн т

Table 7

Current annual food consumption of marine mammals in the Far-Eastern Seas and Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands, 10<sup>6</sup> t

Охотское море	Берингово море	Японское море	Прикурильские и прикамчатские океанические воды	Всего
8,2–8,6	15,6–15,7	0,2–0,4	3,0–5,0	27,0–29,7

Многочисленны морские млекопитающие и в сопредельных с дальневосточными морями водах северо-западной части Тихого океана. Эта акватория является окраинной зоной обитания для сивуча, островного тюленя и калана, а также небольшого количества особей ледовых тюленей. Все вместе они уступают по численности котику, для которого субарктические океанические воды являются местом летнего обитания и транзитной акваторией при миграциях на зимовку в тихоокеанские воды Японии и частично в Японское море. Потребление пищи всеми ластоногими в северо-западной части Тихого океана сравнительно незначительно и не превышает нескольких первых сотен тысяч тонн рыбы и беспозвоночных. Наиболее многочисленны в океанических субарктических водах и зоне Субарктического фронта зубатые (дельфины, кашалоты) и усатые (финвал, сейвал, малый полосатик, горбач и кит Брайда) киты. Объемы потребляемой ими пищи (рыба, кальмары, макропланктон) не должны быть меньше, чем в Охотском и Беринговом морях. На данном этапе, по-видимому, можно остановиться на 3–5 млн т (табл. 7) ежегодного потребления рыбы и беспозвоночных на океанической акватории между Командорскими островами и прол. Ближним на севере и южнокурильским районом на юге (около 2,0–2,5 млн км<sup>2</sup>). Таким образом, в трех морях и северо-западной части Тихого океана (6–7 млн км<sup>2</sup>) потребление морскими млекопитающими пищи может составить 27,0–29,5 млн т. Подобные объемы представляются весьма значительными, возможно, даже несколько завышенными. Больше половины из этого количества приходится на долю макрозоопланктона, зообентоса и нектобентоса (ракообразные, моллюски и др.), затем идут рыбы и после них головоногие (главным образом кальмары). При всех вариантах счет нектона и нектобентоса идет на миллионы тонн. Значительная, правда далеко не всегда преобладающая, часть потребляемой пищи в пределах рассматриваемых акваторий приходится на ценные промысловые объекты — лососей (десятки тысяч тонн), тресковых, сельдевых, анчусовых, сайру *Cololabis saira*, мойву *Mallotus villosus catervarius*, кальмаров, креветок и крабов (десятки и сотни тысяч тонн по массовым группам). Это известные факты и на них все чаще стали обращать внимание после того, как поголовье китов и ластоногих стало увеличиваться в конце прошлого столетия (Бородин, Владимиров, 2001; Кончина, Павлов, 2001, 2002; Болтнев и др., 2012; и др.).

Сами по себе цифры потребления пищи морскими млекопитающими, даже весьма значительные, не дают конкретного представления об их биоценологической роли в сообществах (биоценозах, экосистемах). Цифры потребления необходимо сопоставлять с количественными параметрами морских и океанических макроэкосистем, в которых живут эти животные. В эти количественные параметры входят биомасса и продукция зоопланктона, зообентоса, нектона и нектобентоса в целом и в частности ресурсы основных и потенциальных кормовых объектов млекопитающих. В масштабе океанов исходной количественной, при этом достоверной, информации для подобных

сравнений мало. Но, как уже замечено выше, для некоторых морей и океанических участков таких данных больше, в том числе по дальневосточным российским водам. В ряде публикаций (Шунтов и др., 1993; Борец, 1997; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Шунтов, Темных, 2008, 2011, 2013) приводятся некоторые генерализованные оценки, позволяющие судить о масштабах биологического круговорота в дальневосточных российских водах: зоопланктон (мезо- и макро-) — до 1000,0 млн т, зообентос — 500,0 млн т, нектон — до 100,0 млн т, донные рыбы — 5,0 млн т, крупные донные беспозвоночные, не входящие в состав зообентоса, — 2,83 млн т.

Приведенные выше цифры объектов годового потребления пищи морскими млекопитающими относятся к несколько большей акватории за счет включения в неё двух третей Японского и Берингова морей, находящихся за пределами экономической зоны России. Кроме того, значительная часть некоторых из выше упомянутых видов китообразных и ледовых тюленей нагуливается в морях восточной Арктики, биомассы зоопланктона и зообентоса в которых сопоставимы с их концентрациями в северной части Берингова моря. С учетом всего изложенного о количественных оценках гидробионтов, входящих в состав кормовой базы морских млекопитающих, объемы потребления ими пищи теряют свою масштабность.

Как ранее, так и в настоящее время среди негативных факторов, влияющих на численность морских млекопитающих, часто называют истощение их кормовой базы, что связывают с перепромыслом массовых видов рыб. Промысел временами действительно (и в прошлом, и сейчас) бывает ответственным за снижение запасов промысловых рыб и беспозвоночных. Но это было и есть только в локальных районах для отдельных видов или популяций. В то же время за перелов нередко принимались и принимаются естественные флюктуации численности массовых видов, в том числе минтая и сельди *Clupea pallasii*. В целом на объем сырьевой базы рыболовства ощутимое влияние на Дальнем Востоке оказывают в основном два вида — минтай и сардина иваси *Sardinops melanostictus*, биомасса которых во время прохождения волн численности достигает очень внушительных величин. В Северной Пацифике и дальневосточных морях в 1980-е гг., когда их количество увеличилось синхронно, биомасса каждого достигала 50 млн т (Шунтов и др., 1993; Шунтов, Темных, 2011).

Важно подчеркнуть, что сырьевая база рыболовства и кормовая база морских млекопитающих не одно и то же. Это, в частности, наглядно видно при анализе структуры нектона, который составляет основу рыболовства и имеет большое значение в питании многих морских млекопитающих. Средняя многолетняя биомасса нектона в дальневосточных водах составляет в эпипелагиали (0–200 м) 35,3 млн т, а в мезопелагиали (200–1000 м) 46,0 млн т (Шунтов, 2012; Иванов, 2013). Из массовых эпипелагических видов остаются не освоенными российским промыслом мойва, японский анчоус *Engraulis japonicus* и тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus*. Еще 8 таких видов, наиболее многочисленных для мезопелагиали, включают 5 представителей рыб (светлоперый и темноперый стенобрахи *Stenobrachius leucopsarus* и *S. nannochir*, диаф-тета *Diaphus theta*, серебрянка *Leuroglossus schmidti*, охотский липолаг *Lipolagus ochotensis*) и 3 вида кальмаров (северный *Boreoteuthis borealis*, светлячок *Watasenia scintillans*, восьмирукий *Gonatopsis octopedatus*). Светлоперый стенобрах, диаф-тета и серебрянка по биомассе каждый не уступает самым массовым эпипелагическим рыбам (в частности тому же минтаю), а первый из них, скорее всего, вообще является самой массовой рыбой Северной Пацифики. Перечисленные выше виды никогда не были объектами промысла. Но все они доступны для морских млекопитающих, многие из которых могут при занырывании достигать слоев мезопелагиали, а, кроме того, в темное время суток сотни тысяч и даже миллионы тонн глубоководного нектона поднимаются в эпипелагиаль, в том числе в ее верхние слои.

Еще более показательными являются данные о масштабах потребления зоопланктона нектонными видами рыб и кальмаров. В периоды 1980–1990-х гг., 1991–1995 и 1996–2005 гг. в эпипелагиали нектоном потреблялось соответственно 327,3, 210,4 и 274,6 млн т, а в слое 0–1000 м — 516,0, 389,0 и 461,0 млн т (Шунтов, Темных, 2011).

На этом фоне не представляется возможным говорить об исключительном, т.е. очень заметном, месте в трофических сетях морских и океанических макроэкосистем планктоноядных морских млекопитающих. Аналогичная ситуация наблюдается и в трофических сетях донных сообществ. Правда, в отношении некоторых видов, в основном бентосоядных млекопитающих, имеющих относительно ограниченные по площади нагульные биотопы, временами реальны ситуации с дефицитом пищи, т.е. может работать плотностный фактор. В Северной Пацифике к таким видам относятся калан, серый кит, островной тюлень и морж. Но в этих случаях конкретные параметры экологической емкости среды для них остаются неизвестными. Наблюдения за динамикой и состоянием популяций этих животных, к сожалению, не сопровождались детальными количественными исследованиями бентосных и нектобентосных сообществ, а также выявлением степени выедания кормовой базы.

Нельзя не заметить, что в ряде случаев вклад млекопитающих в естественные и промысловые потери некоторых массовых гидробионтов может быть весьма заметным. Так, в 1980-е гг. в Охотском море потери минтая от морских млекопитающих и птиц составили 0,4 млн т, от хищных рыб — 2,2 млн т, от крупного минтая (канныализм) — 0,6 млн т, а в Беринговом море — соответственно 1,5, 4,5 и 0,9 млн т. В 1980-е гг., когда в численности минтая наблюдался исторический пик (от Японского моря до зал. Аляска), годовое потребление им пищи составило в Охотском море 150 млн т, а в Беринговом — 220 млн т (Шунтов и др., 1993). В обоих морях на долю мелкого нектона в его рационе (в основном крупных особей) пришлось 11 % (3 % — кальмары, 8 % — рыбы). Это составило в Охотском море 4,5 млн т кальмаров и 12,0 млн т рыбы, в Беринговом — соответственно 6,6 и 17,6 млн т. Несомненно, это весьма солидные объемы для в целом планктоноядного вида. И без минтая в нектоне и нектобентосе дальневосточных и северотихоокеанских вод по биомассе над «настоящими хищниками» преобладают виды со смешанным питанием, в рационе которых у старшевозрастных особей заметное место принадлежит нектону и нектобентосу. С экосистемных позиций весьма важным является то, что взрослые особи сугубо планктоноядных рыб, например сельдевых и анчоусовых, или бентосоядных рыб (камбалы и др.) могут потреблять икру, личинок и мальков мощных хищных рыб — трески *Gadus macrocephalus*, палтусов, мечеобразных, тунцов и др.

Даже высокочисленного минтая, который обитает не только в пелагиали и мезопелагиали, но и в придонных слоях, вряд ли правомочно относить к «ключевым видам в экосистемах», т.е. награждать термином, часто применяемым маммологами в отношении морских млекопитающих.

Согласно накопленным в комплексных экспедициях ТИНРО-центра данным (Нектон ..., 2003–2006; Макрофауна пелагиали ..., 2012а–в; Макрофауна бентали ..., 2014а–д), в дальневосточных российских водах биомасса видов и особей нектона и нектобентоса с «хищными наклонностями», кроме минтая, составила следующие объемы. В эпипелагиали — около 1,57 млн т (сельдевая акула *Lamna ditropis*, кальмары, лососи, морской лещ *Brama japonica*, зубатая корюшка *Osmerus mordax dentex*, скумбрия *Scomber japonicus*, голубая акула *Prionace glauca*, корифена *Coryphaena hippurus*, меч-рыба *Xiphias gladius*), в мезопелагиали — 5,40 млн т (хаулиоды, кальмары, макруровые, скопелозавры, лососевый король *Trachipterus ishikawai*, алеписавр *Alepisaurus ferox*, кинжалозуб *Anotopterus nikparini*). В бентали: на шельфе — 1,59 млн т (треска, керчаки, бельдюги, кальмары, скаты, палтусы), на свале глубин (200–1000 м) — 2,27 млн т (макруровые, треска, кальмары, бельдюги, скаты, палтусы, керчаки, лемонема *Laemonema longipes*, окуни, полярная акула *Somniosus pacificus*). Очевиден и значительный масштаб потребляемой пищи этими группами видов.

Сообщества пелагиали и бентали связаны сложными трофическими отношениями. А если учесть, что каждый вид в течение жизни находится на разных трофических уровнях, то становится ясным, что элементарных трофических пирамид в природе не существует, а есть сложные трофические сети. В этой «вязкой паутине» связей невозможно найти места для гипотетического мощного ключевого вида или группы видов,

которые могли бы поддерживать так называемое экологическое равновесие в сообществе и тем более в экосистеме (биогеоценозе).

На вершину условной пирамиды, конечно, можно поставить косатку, белую акулу *Carcharodon carcharias*, кашалота или белого медведя (в Арктике). Но в связи с этим они не станут регуляторами мощных морских и океанических экосистем. Их «весовая категория» не позволяет им (как отдельным видам, так и отрядам морских млекопитающих) единолично выполнять подобную функцию. В связи с этим в природе маловероятны элементарные каскадные перестройки, тем более если рассматривать динамику биоты макроэкосистем в целом. Особенно следует подчеркнуть еще одно чрезвычайно важное обстоятельство. Хорошо известно, что численность поколений закладывается на ранних этапах онтогенеза, когда наблюдается и наибольшая их смертность, во многом определяемая климато-океанологическими условиями, а также пищевой обеспеченностью и хищниками. Эти события происходят в личиночных и мальковых сообществах, где и пища, и хищники принадлежат к другим таксономическим и экологическим категориям. Но эти низшие трофические уровни, как базовая основа, входят в состав всех биогеоценозов (экосистем), и они до сих пор очень слабо изучены.

### Заключение

В свете всего изложенного выше можно резюмировать, что морские млекопитающие являются заметным компонентом в морских и океанических макроэкосистемах, как и многие другие таксономические и экологические группы гидробионтов. В то же время нет оснований абсолютизировать их (как и других групп) биоценологическую роль. Морские и океанические макроэкосистемы грандиозны по своим количественным параметрам, а представители их средних и высших трофических уровней существуют на базе еще более вещественно и энергетически мощных низших уровней. В эти крупномасштабные ансамбли жизни вписываются и отдельные группы биоты, в том числе морские млекопитающие. Среди них, конечно, есть знаковые представители, например кашалот, ныряющий на глубину до трех километров, синий кит — самое крупное современное животное или символ Арктики — белый медведь. Но такие же знаковые представители есть и в других таксонах: странствующий *Diomedea exulans* и королевский *D. epomophora* альбатросы, императорский *Aptenodytes forsteri* и королевский *A. patagonicus* пингвины, знаменитые белая, тигровая *Galeocerdo cuvier*, гигантская *Cetorhinus maximus* и китовая *Rhincodon typus* акулы, меч-рыба, марлины, морские черепахи и т.д. и т.п.

Редкие виды и ослабленные популяции морских млекопитающих должны охраняться, а массовые виды — промысливаться, но не потому, что они поедают много рыбы и других морских животных. С позиции экосистемного подхода и управления биоресурсами промысловые нагрузки должны пропорционально распределяться не только на традиционные объекты (это в основном мирные рыбы и беспозвоночные), но и на хищников, которые питаются ими. Объемы их промысловой добычи должны определяться с учетом состояния популяций и темпа их воспроизводства, а также с учетом состояния их кормовой базы. Но для этого необходим постоянный мониторинг численности и состояния популяций. Требуют углубления и расширения исследования по экологии и популяционной биологии морских млекопитающих, но не изолированно от комплексных исследований пелагических и донных сообществ.

### Список литературы

- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н. Морские птицы и млекопитающие Дальнего Востока России : полевой определитель. — М. : АСТ, 1999. — 215 с.
- Берзин А.А. Кашалот : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1971. — 368 с.
- Берзин А.А., Перлов А.С. Ресурсы морских млекопитающих // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : Наука, 1986. — С. 365–388.
- Блохин С.А., Будникова Л.Л. Состав пищи серого кита (*Eschrichtius robustus*) восточной популяции в Мечигменском заливе в 2007–2009 гг. // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам Шестой междунар. конф. — Калининград : Капрос, 2010. — С. 70–74.

**Болтнев А.И., Бородин Р.Г., Бизиков В.А.** Ресурсы морских млекопитающих в России и перспективы их промысла // Использование и охрана природных ресурсов в России. — 2012. — № 4. — С. 35–41.

**Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.

**Бородин Р.Г., Владимиров В.А.** Конфликт между морскими млекопитающими и рыболовством, задачи его исследования и пути решения // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. — М. : ВНИРО, 2001. — С. 211–216.

**Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э.** Морские млекопитающие России : моногр. — Киров : ОАО «Кировская област. типография», 2009. — 208 с.

**Бурдин А.М., Хойт Э., Сато Х.** Проект по изучению косатки (*Orcinus orca*) в дальневосточных морях России: результаты первых лет исследований // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам Третьей междунар. конф. — М. : КМК, 2004. — С. 97–100.

**Бухтияров Ю.А.** Питание тюленей северной части Охотского моря в летне-осенний период // Морские млекопитающие Дальнего Востока. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — С. 23–31.

**Бухтияров Ю.А.** Питание тюленей южной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 112. — С. 96–101.

**Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А. и др.** Млекопитающие Советского Союза. Т. 2, ч. 3 : Ластоногие и зубатые киты : моногр. — М. : Высш. шк., 1976. — 718 с.

**Дорошенко Н.В.** Гладкие киты Охотского моря (история промысла, современное состояние) // Материалы советского китобойного промысла (1949–1979). — М. : Центр экологической политики России, 2000а. — С. 31–47.

**Дорошенко Н.В.** Советский промысел блявалов, серых и гладких (гренландских и южных японских) китов в Северной Пацифике в 1961–1979 гг. // Материалы советского китобойного промысла (1949–1979). — М. : Центр экологической политики России, 2000б. — С. 96–103.

**Дорошенко Н.В.** Советский промысел горбачей (*Megaptera novaeangliae*) в Северной Пацифике в 1961–1979 гг. // Материалы советского китобойного промысла (1949–1979). — М. : Центр экологической политики России, 2000в. — С. 48–95.

**Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.

**Земский В.А.** Истребление популяций промысловых видов китов и его возможные биологические последствия // Материалы советского китобойного промысла (1949–1979). — М. : Центр экологической политики России, 2000. — С. 249–259.

**Земский В.А.** Морские млекопитающие и человек // Рыб. хоз-во. — 1997. — № 3. — С. 7–9.

**Земский В.А., Студенецкая М.С., Яблоков А.В.** Ресурсы морских млекопитающих — история эксплуатации, современное состояние и перспективы использования // Биологические ресурсы Мирового океана. — М. : Наука, 1979. — С. 150–164.

**Зенкевич Л.А.** Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. — М. : Наука, 1970. — С. 7–27.

**Иванов О.А.** Нектон дальневосточных морей и сопредельных тихоокеанских вод России: динамика видовой и пространственной структуры, ресурсы : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — 48 с.

**Кончина Ю.В., Павлов Ю.П.** К оценке выедания нектона и планктона малым полосатиком *Balaenoptera acurostrata* // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 3. — С. 187–195.

**Кончина Ю.В., Павлов Ю.П.** К оценке потребления пищи белухой в Охотском море // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000-е гг. — М. : ВНИРО, 2001. — С. 216–222.

**Кончина Ю.В., Павлов Ю.П.** Косатка *Orcinus orca*: экотипы и пищевая специализация // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 1(21). — С. 24–43.

**Кузин А.Е.** Островной тюлень : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — 273 с.

**Кузин А.Е.** Северный морской котик : моногр. — М. : Совет по морским млекопитающим, 1999. — 396 с.

**Лукин Л.Р., Огнетов Г.Н.** Сравнительная характеристика видового состава морских млекопитающих российской Арктики по морям // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. по материалам Шестой междунар. конф. — Калининград : Капрос, 2010. — С. 341–344.

**Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров.** — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 307 с.

**Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — 803 с.

**Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014в. — 1052 с.

**Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2008** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 554 с.

**Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014д. — 748 с.

**Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012а. — 479 с.

**Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012б. — 800 с.

**Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012в. — 616 с.

**Махнырь А.И., Кузин А.Е., Перлов А.С.** Сезонная изменчивость биомассы корма ушастых тюленей (Otariidae) в северо-западной части Тихого океана // Морские млекопитающие Дальнего Востока. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — С. 3–13.

**Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.

**Нектон Охотского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 643 с.

**Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

**Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 226 с.

**Несис К.Н.** Косатки, каланы, морские ежи и водоросли // Природа. — 1999. — № 9. — С. 75–76.

**Рязанов Д.А., Вертянкин В.В., Никулин В.С., Фомин В.В.** Изучение смертности каланов (*Enhydra lutris*) на Командорских островах при проведении популяционного мониторинга // Зоол. журн. — 2002. — Т. 81, вып. 8. — С. 999–1007.

**Слепцов М.М.** Китообразные дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : Приморское кн. изд-во, 1955. — 161 с.

**Соболевский Е.И.** Морские млекопитающие Охотского моря, их распределение, численность и роль как потребителей других животных // Биол. моря. — 1983а. — № 5. — С. 13–20.

**Соболевский Е.И.** Значение морских млекопитающих в морских цепях Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1983б. — Т. 107. — С. 120–132.

**Соболевский Е.И.** Распределение морских млекопитающих, их численность и роль как потребителей других животных в Японском море // Морские млекопитающие Дальнего Востока. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — С. 39–53.

**Соколов В.Е.** Редкие и исчезающие животные : моногр. — М. : Высш. шк., 1986. — 519 с.

**Соколов В.Е., Арсеньев В.А.** Млекопитающие России и сопредельных регионов. Усатые киты : моногр. — М. : Наука, 1994. — 208 с.

**Томилин А.Г.** Морские млекопитающие и их биогеоценотические связи с другими группами морской фауны // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. — М. : Наука, 1970. — С. 169–193.

**Томилин А.Г.** Приспособительные типы отряда китообразных (к вопросу об экологической классификации Cetacea) // Зоол. журн. — 1954. — Т. 33, вып. 3. — С. 677–692.

**Федосеев Г.А.** Популяционная биология ледовых форм тюленей и их роль в экосистемах Северной Пацифики : моногр. — Магадан : МагаданНИРО, 2005. — 179 с.

**Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

**Шунтов В.П.** Опыт тотальной количественной оценки ихтио-теутоценозов дальневосточных российских вод // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 84–90.

**Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Иллюзии и реалии экосистемного подхода к изучению и управлению морскими и океаническими биологическими ресурсами // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 3–29.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

**Яблоков А.В.** Морские млекопитающие и человек // Морские млекопитающие. — М. : Наука, 1984. — С. 5–12.

**Яблоков А.В.** От промысла — к хозяйству // Природа. — 1973. — № 1. — С. 86–87.

**Яблоков А.В.** Переход от промысла к хозяйству — главная проблема изучения морских млекопитающих // Зоол. журн. — 1976. — Т. 55, вып. 2. — С. 183–190.

**Яблоков А.В.** Последствия и перспективы китобойного промысла (вместо предисловия) // Материалы советского китобойного промысла (1949–1979). — М. : Центр экологической политики России, 2000. — С. 6–10.

**Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И.** Киты и дельфины : моногр. — М. : Наука, 1972. — 472 с.

**Estes J.A., Tinker M.T., Williams T.M., Doak D.F.** Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems // Science. — 1998. — Vol. 282. — P. 473–476.

**Hunt G.L.Jr., Kato H., McKinnell S.M.** Predation by marine birds and mammals in the subarctic North Pacific Ocean : PICES Sci. Rep. — Sidney, B.C. Canada, 2000. — № 14. — 165 p.

**Morishita J.** Whales eat four times world catch // Fish. News Int. — 2001. — July. — P. 6–7.

**Sasaki H., Murase H., Kiwada H. et al.** Habitat differentiation between sei (*Balaenoptera borealis*) and Bryde's whales (*B. brydei*) in the western North Pacific // Fish. Ocean. — 2013. — Vol. 22, № 6. — P. 496–508.

**Springer A.M., Estes J.A., Van Vliet G.B. et al.** Sequential megafaunal collapse in the North Pacific Ocean: an ongoing legacy of industrial whaling? // Proc. Natl Acad. Sci. USA. — 2003. — Vol. 100. — P. 12223–12228.

**Springer A.M., Piatt J.F., Shuntov V.P. et al.** Marine birds and mammals of the Pacific Subarctic Gyres // Progr. in Ocean. — 1999. — Vol. 43, № 2–4. — P. 443–487.

**Tamura T.** Competition for Food in the Ocean: Man and Other Apical Predators // Responsible Fish. in the Marine Ecosyst / M. Sinclair & G. Valdimarson (eds.). — Walingford : ABI Publishing, 2003. — P. 143–170.

**Tamura T., Ohsumi S.** Estimation of total food consumption by cetaceans in the world's ocean. — Tokyo : Inst. of Cetacean Res., 1999. — 16 p.

**Tamura T., Ohsumi S.** Regional assessments of prey consumption by marine cetaceans in the world : Int'l Whaling Com. 52nd meet., doc. — 2000. — 42 p.

**Trites A.W., Christensen V., Pauly D.** Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean // J. of Northwest Atlantic Fish. Sci. — 1997. — Vol. 22. — P. 173–187.

**Watanabe H., Okazaki M., Tamura T. et al.** Habitat and prey selection of common minke, sei, and Bryde's whales in mesoscale during summer in the subarctic and transition regions of the western North Pacific // Fish. Sci. — 2012. — Vol. 78. — P. 557–567.

*Поступила в редакцию 17.03.15 г.*