



Г. А. Федосеев

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ
ЛЕДОВЫХ ФОРМ ТЮЛЕНЕЙ И ИХ РОЛЬ
В ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«МАГАДАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»

THE FEDERAL AGENCY FOR FISHERIES
OF THE RUSSIAN FEDERATION
THE FEDERAL STATE UNITARY ENTERPRISE
MAGADAN RESEARCH INSTITUTE OF FISHERIES AND OCEANOGRAPHY

Г. А. Федосеев
ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ЛЕДОВЫХ ФОРМ
ТЮЛЕНЕЙ И ИХ РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ
СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

G. A. Fedoseev
POPULATION BIOLOGY OF ICE-ASSOCIATED FORMS
OF SEALS AND THEIR ROLE
IN THE NORTHERN PACIFIC ECOSYSTEMS



Магадан
Magadan
2005

УДК 599.745.3 : 574.5 (265.5 + 268.56)

ББК 28.693.369.48

Ф 33

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

ISBN 5-94729-072-3

Первая в мировой литературе сводка по популяционной биологии четырех видов ластоногих северной части Тихого океана – кольчатой нерпы, морского зайца, ларги и крылатки. Обобщены многолетние наблюдения российских и американских зоологов (в том числе ранее не публиковавшиеся). Описаны морфологические и экологические особенности популяций каждого вида в Охотском, Беринговом и Чукотском морях. Выделены репродуктивные экотипы – тюлени, размножающиеся на припайных и дрейфующих льдах. Обоснована гипотеза о роли ластоногих Охотского моря как проводников солнечного света в подледное пространство и их важной роли в формировании биопродуктивности этого моря.

Ил. 48. Табл. 63. Библиогр.: 218 назв.

Ключевые слова: морские млекопитающие, настоящие тюлени, репродуктивный экотип, возрастно-половая, пространственная структура, морфологические особенности популяций, воспроизводство, питание тюленей.

Научные редакторы: канд. биол. наук **В. В. Волобуев, А. И. Грачев**

Рецензент: канд. биол. наук **А. С. Перлов**

Утверждено к печати Ученым советом МагаданНИРО.

Fedoseev G. A. Population Biology of Ice-Associated Forms of Seals and Their Role in the Northern Pacific Ecosystems. – Magadan: MagadanNIRO, 2005. – 179 p.

ISBN 5-94729-072-3

This is the first review in the world literature on the population biology of the four species of pinnipeds of the Northern Pacific – ringed, bearded, larga and ribbon seals. Results of the long-term observations of the Russian and American zoologists (including not published earlier) are summarized. Morphological and ecological peculiarities of populations of each species in the Sea of Okhotsk, Bering and Chukchi Seas are described. Seals are referred to the different reproductive ecotypes – breeding on the fast shore ice and on the drift ice. The hypothesis on the role of the Sea of Okhotsk pinnipeds as «conductors of the sunlight» to the under-ice space, and their important role in the forming of the bioproductivity of this sea is grounded.

Ills. 48. Tables 63. Refs.: 218 titles.

Key words: marine mammals, true seals, reproductive ecotype, age and sex structure, spatial structure, morphological peculiarities of population, reproduction, feeding of seals.

Edited by **Dr. V. V. Volobuev, A. I. Grachev**

Reviewer: **Dr. A. S. Perlov**

ISBN 5-94729-072-3

© Федосеев Г. А., 2005

© ФГУП «МагаданНИРО», 2005

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ВВЕДЕНИЕ	6
Глава I. ВЛИЯНИЕ ЛЕДОВЫХ УСЛОВИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ЭКОТИПОВ И ПРОСТРАНСТВЕННУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ	8
I.1. Динамика ледовых процессов	8
I.2. Репродуктивные экотипы тюленей	10
I.2.1. Кольчатая нерпа	11
I.2.2. Крылатка. Ларга	14
I.2.3. Лахтак	15
I.3. Распределение и пространственная структура репродуктивных залежек	16
I.3.1. Кольчатая нерпа	18
I.3.2. Крылатка	21
I.3.3. Ларга	24
I.3.4. Лахтак	28
I.4. Линные и другие сезонные скопления тюленей	31
I.5. Дифференциация тюленей по возрасту и полу	40
Глава II. МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕДОВЫХ ФОРМ ТЮЛЕНЕЙ	43
II.1. Тюлени Охотского моря	43
II.2. Тюлени Берингова моря	47
Глава III. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ ТЮЛЕНЕЙ	50
III.1. Кольчатая нерпа (<i>Phoca (Pusa) hispida</i>)	53
III.1.1. Охотское море	53
III.1.2. Берингово море и прилегающие районы Чукотского моря	59
III.1.3. Сравнение популяций Охотского и Берингова морей	62
III.1.4. Эмбриональный и постэмбриональный рост	63
III.1.5. Воспроизводство	66
III.1.6. Возрастно-половая структура популяций	69
III.1.7. Демографические параметры популяций	78
III.2. Крылатка (<i>Histiophoca fasciata</i>)	81
III.2.1. Морфологические особенности популяций	82
III.2.1.1. Окраска	82
III.2.1.2. Меристические признаки	85
III.2.1.3. Краниологические признаки	85

III.2.2. Размеры и вес тела	88
III.2.3. Половое созревание и воспроизводство	91
III.2.4. Возрастно-половая структура популяций	92
III.2.5. Демографические параметры популяций	98
III.3. Ларга (<i>Phoca largha</i>)	105
III.3.1. Морфологические особенности популяций	105
III.3.1.1. Окраска	106
III.3.1.2. Меристические признаки	107
III.3.1.3. Краниологические признаки	109
III.3.2. Рост, размеры и вес тела	111
III.3.3. Воспроизводство	113
III.3.4. Возрастно-половой состав	116
III.3.5. Демографические параметры популяций	121
III.4. Лахтак (<i>Erignathus barbatus</i>)	121
III.4.1. Морфологические особенности популяций	123
III.4.1.1. Окраска	123
III.4.1.2. Меристические признаки	123
III.4.1.3. Краниологические признаки	123
III.4.2. Длина, вес тела и темп роста	124
III.4.3. Половое созревание и воспроизводство	127
III.4.4. Возрастно-половой состав	129
III.4.5. Демографические параметры популяций	133
Глава IV. ПИТАНИЕ ТЮЛЕНЕЙ И ИХ РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ	135
IV.1. Питание кольчатой нерпы	135
IV.1.1. Сезонное изменение упитанности	139
IV.2. Питание крылатки	140
IV.3. Питание ларги	142
IV.4. Питание лахтака	146
IV.5. Энергетические потребности, суточный рацион и годовое потребление пищи	147
Глава V. РОЛЬ ТЮЛЕНЕЙ В ФОРМИРОВАНИИ ПОДЛЕДНЫХ БИОЦЕНОЗОВ	153
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	163
ЛИТЕРАТУРА	170

ПРЕДИСЛОВИЕ

Первое издание данной книги вышло на английском языке: G. A. Fedoseev. «Population Biology of Ice-Associated Forms of Seals and Their Role in the Northern Pacific Ecosystems». М., 2000. 271 с.

Вариант на русском языке в основном соответствует содержанию книги первого издания, хотя в ряде мест внесены незначительные изменения и дополнения, что не повлияло на содержание и заключение монографии.

Автор выражает благодарность В. В. Волобуеву, А. Ю. Рогатных и директору «МагаданНИРО» В. И. Михайлову, поддержавшим идею издания данной монографии на русском языке. Это вполне логично, если учесть, что основной объем исследований по ледовым формам тюленей и моржу проводился в Магаданском отделении ТИНРО.

Г. А. Федосеев,
кандидат биологических наук

ВВЕДЕНИЕ

В северной части Тихого океана обитают четыре вида ледовых форм тюленей: кольчатая нерпа (*Phoca hispida*), крылатка (*Histriophoca fasciata*), ларга (*Phoca largha*) и лахтак (*Erignathus barbatus*).

С давних пор эти животные используются коренным населением северо-востока Сибири и Аляски. В период с 1931 по 1993 г. существовал коммерческий промысел этих тюленей со специально построенных судов ледового класса. Первоначальные эпизодические исследования, характеризующие в основном таксономический статус, распространение и общие черты биологии ледовых форм тюленей Северной Пацифики, отражены в ряде сводных работ по морским млекопитающим [Виноградов, 1949; Scheffer, 1958; Гептнер и др., 1976].

Регулярные исследования ледовых форм тюленей северной части Тихого океана за последние 35 лет осуществлялись в основном лабораториями по изучению морских млекопитающих Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) в Магадане и Владивостоке. В отдельные годы в исследованиях участвовали маммологи ВНИРО (Москва), а также из институтов Академии наук СССР, включая Институт морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова (Москва), Зоологический институт (Санкт-Петербург), Институт биологических проблем Севера (Магадан). Большой комплекс работ по гельминтофауне тюленей выполнялся по договору между Магаданским отделением ТИНРО и Крымским университетом (Симферополь).

Наряду с Российской программой изучения ледовых форм тюленей начиная с 1973 г. осуществлялся проект 02.05–61 «Морские млекопитающие» Соглашения СССР – США о сотрудничестве в области охраны окружающей среды (1992 г.), что позволило проводить исследования этих тюленей и в водах Северной Америки.

Есть основания полагать, что исследования по ледовым формам тюленей, проводившиеся в период 1958–1993 гг., по своим масштабам вряд ли получат такое же развитие в ближайшем будущем: в России специальные зверобойные суда ледового класса отслужили свой срок, а новые, способные работать во льдах, не будут построены в обозримом будущем.

Указанные обстоятельства подчеркивают уникальность накопленных научных материалов по ледовым формам тюленей Северной Пацифики, их неповторимость на современном этапе исследований и настоятельную необходимость обобщения. Значительная часть таких данных ранее не публиковалась, а из напечатанных работ многие представлены лишь в виде тезисов в серии регулярно проводившихся ранее в СССР Всесоюзных совещаний по морским млекопитающим.

Учитывая изложенное, автор предпринял попытку монографического обобщения исследований по ледовым формам тюленей. Огромный материал, собранный за последние десятилетия, позволил перейти от простого систематико-фаунистического и промыслового анализа к популяционному анализу с использованием идей и методов популяционной биологии.

Отличительной особенностью биологии ледовых форм тюленей является то, что их жизнь тесно связана со льдами. Поэтому неслучайно первая глава книги посвящена характеристике ледовых процессов и их влиянию на воспроизводство и пространствен-

ную структуру популяций тюленей с учетом дифференциации животных по возрастным и половым группам в течение годового цикла жизни. Первичное знакомство с этими особенностями биологии тюленей позволяет подобрать материалы для последующей характеристики отдельных популяций на основе морфологического и экологического подходов (глава III).

Питание тюленей рассматривается в главе IV, где представлены данные по трофическим взаимосвязям в биоценозах не только для каждого из видов, но и для отдельных популяций, а также энергетические потребности тюленей с учетом суточных рационов и годового потребления пищи.

Заключительная глава V содержит обоснование нового взгляда на роль ледовых форм тюленей Северной Пацифики как проводников солнечного света в подледное пространство, влияющих на формирование подледных биогеоценозов.

В сборе и первичной обработке материалов, обобщенных в настоящей работе, в разные годы принимало участие значительное число лиц. С признательностью отмечаю заслуги в трудоемком деле изучения ластоногих своих коллег, работавших в ТИНРО и его отделениях: Э. А. Тихомирова, А. П. Шустова, В. Н. Гольцева, Г. М. Косыгина, Ю. А. Бухтиярова, В. И. Волохова, Е. В. Разливалова, Г. Г. Боброву, А. М. Трухина; сотрудников ВНИРО – Л. А. Попова, В. Н. Садова; институтов Академии наук СССР/России – А. В. Яблокова, К. К. Чапского, А. С. Соколова; Отдела рыбы и дичи штата Аляска (США) – Дж. Бернса (J. Burns), К. Фроста (K. Frost), Л. Лаури (L. Lowry); Университета штата Аляска – Ф. Фэя (F. Fay); а также Национальной лаборатории морских млекопитающих Службы морского рыболовства США (Сиэтл) – К. Кениона (K. Kenyon) и Г. Брема (H. Braham).

Появлению данной работы во многом способствовало многолетнее творческое содружество автора с А. В. Яблоковым, под влиянием которого в значительной степени формировался популяционный подход в исследованиях ледовых форм тюленей, проводившихся в возглавляемой автором Лаборатории по изучению морских млекопитающих Магаданского отделения ТИНРО.

Оформление настоящей работы стало возможным благодаря поддержке Совета по морским млекопитающим, и прежде всего В. А. Земского и И. В. Смеловой, а также Международного фонда покровительства животным (IFAW) и председателя Комиссии по морским млекопитающим США Дж. Твисса (J. Twiss).

Всем упомянутым лицам и организациям автор приносит искреннюю и глубокую благодарность.

Г. А. Федосеев
Январь 1999 г.

Глава I. ВЛИЯНИЕ ЛЕДОВЫХ УСЛОВИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ЭКОТИПОВ И ПРОСТРАНСТВЕННУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ

Жизнь ледовых форм тюленей тесно взаимосвязана со льдами, которые как твердый субстрат используются для щенки, выкармливания детенышей молоком, линьки, принятия солнечных ванн и просто отдыха.

Новорожденные щенки большинства видов тюленей, несмотря на наличие густого мехового покрова, формирующегося еще в утробе матери, неспособны вести водный образ жизни до образования подкожного жирового слоя как своеобразного термоизолятора и депо питательных веществ. Поэтому они могут выжить после рождения только на поверхности льдов. В связи с этим процесс весеннего динамического и термического разрушения льдов оказал решающее влияние на эволюцию формирования популяций тюленей и таких адаптивных свойств этих животных, как сроки щенки, продолжительность молочного кормления и скорость развития и роста новорожденных до перехода к самостоятельному водному образу жизни. Для понимания этой зависимости необходим анализ сезонной динамики ледового покрова как одного из основных факторов абиотической среды в жизни и эволюции этих животных.

I.1. Динамика ледовых процессов

Образование льдов в Охотском, Беринговом и Японском морях начинается от северо-западных и западных берегов и в ряде случаев в зонах поднятия холодных масс воды в открытой части шельфа. Это связано с тем, что холодный антициклональный тип погоды на северо-востоке Сибири в зимнее время обуславливает преобладание постоянных холодных ветров, дующих с Азиатского материка. Это приводит к постоянному выхолаживанию водной поверхности, образованию льдов и их постепенному выносу от побережий Азиатского материка и Аляски в центральные зоны морей. С учетом отмеченной особенности формирования льдов выведена определенная закономерность образования ледовых массивов с различными типами льда, представляющими своеобразные ландшафты.

Принципиальная схема ледовых массивов в период максимального покрытия площади моря льдами (15–20 марта) в Охотском и Беринговом морях сходна. В прибрежной зоне находятся припайные льды, которые формируются преимущественно в бухтах и заливах. Вдоль открытых берегов припай тянется узкой полосой, не превышающей в ширину нескольких десятков, сотен метров, или отсутствует. В местах, где с берега дуют постоянные ветра, за припаем идут прибрежные польня, площадь которых все время меняется в зависимости от силы ветра и дрейфа льдов от берега в море.

По соседству с заприпайными польнями располагаются серые льды, переходящие по мере удаления в море в серо-белые, а за ними тянутся поля различных (по толщине) типов белых льдов, занимающих, как правило, центральные районы льдопокрытой поверхности моря. Далее следует зона битых льдов, подразделяемая на две подзоны: обломков полей и крупнобитого белого льда; прикромочных крупно-, мелкобитых льдов разных стадий развития, но с преобладанием белого, так как частые волнения моря разбивают молодые формы льда, превращая их в кашу [Федосеев, Ковалев, 1972].

Сплоченность льдов (балльность) меняется в зависимости от местоположения, характера дующих ветров при прохождении циклонов, морских течений и сезонной динамики их развития.

В ряде мест представленная схема зональности ледовых массивов меняется в соответствии с орографией береговой линии и там, где свал глубин близко подходит к берегу (например, у восточного побережья Сахалина, Корякского побережья). Особо отметим наличие зон тяжелого льда, которые формируются в местах сильного сжатия, а также зон постоянного разрежения льдов. Обе зоны – антиподы с точки зрения условий обитания морских млекопитающих.

Описанная схема расположения зон построена по преобладающему типу льда. Конкретная характеристика ледового массива определяется соотношением разных типов льда по 10-балльной шкале с одновременным указанием торосистости и заснеженности льдов по 3-балльной шкале (мало, средне, много).

Существует международная классификация льдов, основанная на характеристиках разных стадий их развития, включая форму, толщину, размеры, торосистость, заснеженность и сплоченность.

Соотношение разных типов льда в массивах имеет сложную мозаику, которую невозможно охарактеризовать по спутниковым фотоснимкам, а только на основе визуальных и инструментальных наблюдений с самолетов. Изучение льдов как среды обитания ледовых форм ластоногих осуществлялось нами совместно с гидрологами ледовой авиаразведки на протяжении более 20 лет.

Ледовитость морей (льдопокрытая площадь) меняется по отдельным годам, что влияет на условия воспроизводства тюленей. В Охотском море льды покрывают от 50 до 97% или, в среднем, по многолетним данным, около 80% площади моря. В Беринговом море льды ограничиваются зоной шельфа, и даже в годы максимального развития ледового покрова занимают не более 60%, в теплые зимы – 25%, а по средним многолетним данным – 35% площади моря [Федосеев, Ковалев, 1972].

В Японском море льды образуются в бухтах и заливах материкового побережья от зал. Петра Великого до Татарского пролива, и их площадь по годам также сильно меняется. В открытой части Японского моря льдов нет, за исключением Татарского пролива.

Средняя многолетняя граница льдов, определяющая, в сущности, зону обитания ледовых форм тюленей, представлена на рис. 1.

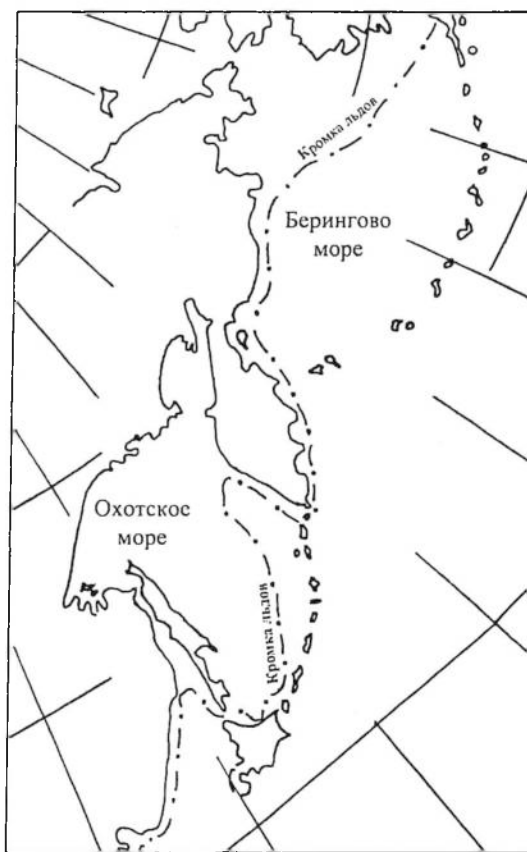


Рис. 1. Среднегодовое положение кромки льдов (пунктир) в морях северной части Тихого океана

Сезонная динамика ледовых процессов показана на примере Охотского моря на рис. 2.

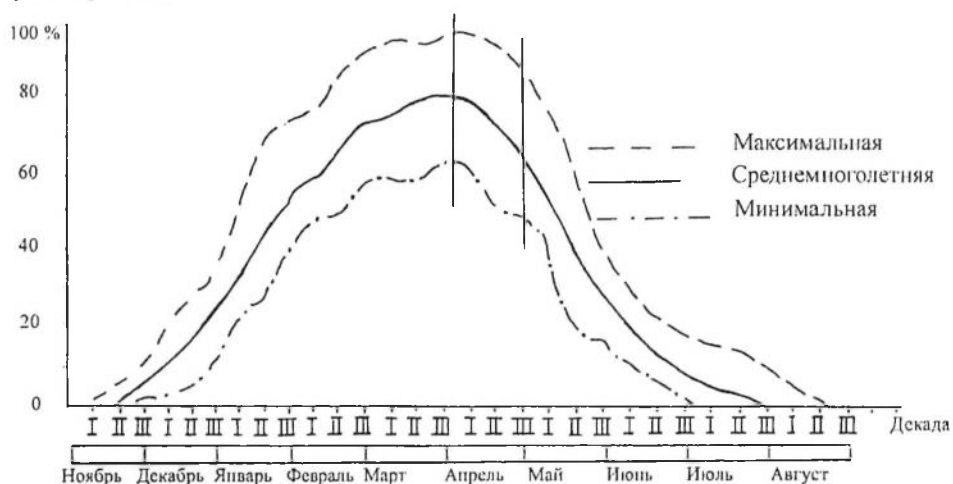


Рис. 2. Изменение ледовитости Охотского моря (доля площади, покрытой льдом). Вертикальные линии – сроки щенки и лактации тюленей

Эти данные показывают, что образование льдов прекращается в середине марта и затем начинается их сокращение. Наиболее активно процесс разрушения льдов происходит в I и II декады мая. Это обусловлено повышением среднесуточной температуры и ее переходом через 0°C к положительным значениям в начале мая, а также усилением циклонической активности в этот период. В III декаде мая и в июне остаются только прочные белые льды на разных стадиях разрушения.

В свете сказанного общие сроки щенки и выкармливания щенков у тюленей в Охотском и Беринговом морях, без учета специфики отдельных видов и популяций, приходится на последнюю декаду марта и апрель, т. е. до периода массового разрушения и таяния льдов (верхняя часть ниспадающей кривой на рис. 2). К тому же в апреле преобладает относительно теплый, антициклональный тип погоды с небольшими колебаниями температуры, среднесуточные значения которых в Охотском море не превышают -10°C в I, -5°C во II и $+3^{\circ}\text{C}$ в III декаде апреля.

В Японском море в районе зал. Петра Великого, где обитает ларга, процесс разрушения льдов начинается во второй половине февраля, а в Татарском проливе – в марте. В соответствии с этим репродуктивный период у ларги этих районов происходит раньше, чем в других морях [Косыгин, Тихомиров, 1970; Косыгин, Гольцев, 1971].

Более детально сложная мозаика взаимоотношений тюленей со льдами в репродуктивный период излагается ниже.

1.2. Репродуктивные экотипы тюленей

Льды как среда обитания тюленей чрезвычайно разнообразны, и существует не только видовая, но и популяционная, а также индивидуальная специфика в выборе типа льда для щенки.

В целях систематизации сложной мозаики условий воспроизводства тюленей на льдах нами предложен термин «*репродуктивный экотип*» (от гр. *oikos* – жилище, местопребывание), который отражает влияние среды на существование и развитие новорожденных (табл. 1). Следует отметить, что репродуктивные экотипы существуют не в виде обособленных самостоятельных объединений особей, а имеют разное соотношение в отдельных регионах, и, вероятно, это служит первопричиной, формирующей весь облик иерархических объединений на уровне репродуктивной залежки (дем) и популяции в целом (подробнее см. гл. III).

Суть феномена репродуктивного экотипа состоит в том, что микроспецифические условия воспроизводства определяют разную возможность продолжительности выкармливания и скорости роста новорожденных, которая, по-видимому, закрепляется естественным отбором. Безусловно, скорость роста новорожденных имеет также индивидуальную изменчивость. Однако диапазон изменений по репродуктивным экотипам значительно шире. Более подробно выражение этого явления для разных видов показано при характеристике условий их воспроизводства.

1.2.1. Кольчатая нерпа

Этот вид, в отличие от других тюленей, способен поддерживать в течение всего зимнего периода и весны отверстия во льду (лунки) для выхода на поверхность, совершения дыхательных актов и контактов с щенками. Толщина льда, в котором кольчатая нерпа поддерживает незамерзающими отверстия, достигает метра и более, благодаря чему она может осваивать любые однолетние паковые льды (табл. 1), широко распространена и имеет большой диапазон популяционных различий по условиям воспроизводства. Так, щенки кольчатой нерпы, обитающие на припайных льдах, рождаются в снеговых норах (пещерах), хорошо и стабильно защищены. Нерпы дрейфующих льдов не всегда имеют возможность устраивать снеговые пещеры: толщина снегового покрова бывает недостаточной и щенки в таких случаях укрываются в торосах [Федосеев, 1965].

Важно подчеркнуть, что нерпы, размножающиеся на более тонких льдах, которые разрушаются быстрее толстых, вынуждены откармливать щенков за более короткий период или часто менять место, что неблагоприятно сказывается на новорожденных или они, видимо, оказываются более адаптированы к водному образу жизни на ранних стадиях по сравнению с щенками, которые рождаются в прочных припайных и дрейфующих полях толстого белого льда.

Согласно данным табл. 1, диапазон различий по условиям воспроизводства в разных типах льдов существенный. Отмечено [Федосеев, 1967], что условия воспроизводства отражаются на особенностях роста и созревания животных. Кольчатые нерпы, живущие в припайных льдах, крупнее, имеют более продолжительный рост и созревают позднее, чем нерпы дрейфующих льдов, отличающиеся меньшими размерами, ускоренным ростом и более ранним созреванием. Указанные различия свидетельствуют о наследственных изменениях животных и имеют определенный адаптивный смысл, выработанный в процессе эволюции, который заключается в том, что в условиях краткосрочных (годовых) и долгосрочных (периодических) изменений ледовых условий возможно сохранение стабильного воспроизводства за счет сформированного диапазона репродуктивных экотипов, приспособленных к тем или иным условиям.

Таблица 1

Условия воспроизводства ледовых форм тюленей Северной Пацифики в зависимости от типов льда

Вид	Репродуктивный экотип по месту рождения и обитания в лактационный период			Оценка влияния типов льда на условия воспроизводства		
	Тип и толщина льда	Зона моря	Укрытые бельков	На сроки щенки	Смена места после рождения ввиду разрушения льда	Общая оценка ледовых условий воспроизводства
1	2	3	4	5	6	7
Кольчатая нерпа	Припай – 1 м и более	Бухты и заливы	Нора под снегом	Не влияет	Отсутствует	Отличные
Кольчатая нерпа	Поля белого льда 3-й категории – 70 см и более	Шельф	Нора под снегом	Не влияет	Отсутствует	Отличные
Кольчатая нерпа	Поля белого льда 2-й категории – 50–70 см	Шельф	Нора под снегом, торосы	Стимулирует к ранним	После 17–20 дней	Хорошие
Кольчатая нерпа	Поля белого льда 1-й категории – 30–50 см	Шельф	Торосы, редко норы	Ранние	Вероятность до 50% после 15 дней	Средние
Кольчатая нерпа	Поля сморози из обломков полей, крупнобитых льдов – 15–50 см	Шельф в зоне за припаем по льдине	Торосы	Ранние	После 15 дней	Ниже средних
Кольчатая нерпа	Поля серо-белого льда – 15–30 см	Шельф	Торосы	Ранние	После 10–15 дней	Ниже средних

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Кольчатая нерпа	Тяжелые льды в зонах сжатия до 5 м	Шельф	Торосы	Не влияет	В любое время	Неблагоприятные
Ларга	Поля сморози из обломков полей, крупнобитых льдов – 30–70 см	Шельф	Торосы	Не влияет	Почти отсутствует	Отличные
Ларга, крылатка	Зона обломков полей и крупнобитого льда в 50–100 км и далее от кромки льдов – 30–70 см и более	Шельф, материковый свал	Торосы	Влияние невелико	Вероятность невелика	Хорошие
Ларга, крылатка	Прикромочная 50 км зона крупно-, мелкобитых льдов – 30–70 см	Материковый свал	Торосы	Ранние	Вероятность высокая после 10–15 дней	Средние, в отдельные годы – плохие
Крылатка	Зона полей и обломков полей белого льда – 30–70 см	Глубинное ложе Восточного Сахалина	Торосы	Ранние	Вероятность высокая в отдельные годы после 10–15 дней	Средние
Крылатка	Прикромочная зона крупно-, мелкобитых льдов – 30–70 см	Там же	Торосы	Ранние	Высокая после 10 дней	Неблагоприятные
Лахтак	В связи с адаптацией щенков лахтака к водному образу жизни на ранних этапах льды слабо влияют на их развитие					

1.2.2. Крылатка. Ларга

Эти виды, несмотря на некоторое сходство в расположении и выборе мест для воспроизводства (см. табл. 1), совместные ценные залежки в непосредственной близости друг от друга не образуют, хотя границы их репродуктивных ареалов частично могут перекрываться. По нашему мнению, в период щенки между указанными видами существуют конкурентные отношения за обладание зонами обломков полей и крупнобитых белых льдов, расположенных вблизи материкового свала глубин. Эта зона моря благоприятна для щенки данных видов не только по ледовым условиям, но и потому, что богата скоплениями нерестового минтая, используемого этими тюленями в пищу.

Тяготение крылатки и ларги к зонам битых белых льдов в местах постоянного разрежения в зонах материкового свала и циклонических круговоротов и завихрений поверхностного течения обусловлено тем, что эти тюлени неспособны поддерживать отверстия для выхода на поверхность в сплошных полях белого льда. В сплошном льду крылатка и ларга могут встречаться только в полях сморози, где для выхода на поверхность они устраивают отверстия (лазки) в тонком сером льду, образующемся при тихой, безветренной, морозной погоде между обломками полей и крупнобитого льда. При этом лазка проделывается в сером льду, образующемся по краям белых льдин. Таким образом, тонкий серый лед используется только для выхода на поверхность, а залегают звери лишь на заснеженных белых льдах. Иногда поля сморози льдов со временем переходят в стадию сплошного белого льда. В таких случаях крылатка и ларга делают переходы по поверхности льдов в поисках битых льдов, перемежающихся полыньями и разводьями. По наблюдениям с самолета, длина таких переходов, судя по протяженности следов на снегу (в виде борозд, оставленных на снегу ползущими тюленями), достигает 50 км и более.

Крылатка, в отличие от ларги и других тюленей, более приспособлена к обитанию за пределами шельфа. Поэтому ее ценные залежки встречаются не только на шельфе и материковом свале, но и в зоне глубинного ложа, особенно в районах, где шельф тянется узкой полосой вдоль берега. В Охотском море такие районы обитания крылатки находятся вдоль восточного побережья Сахалина, а в Беринговом море – у Корякского побережья. Благодаря приспособленности к обитанию в зоне больших глубин у крылатки более широкий диапазон репродуктивных экотипов, чем у ларги. Для ларги по условиям воспроизводства нами выделено три экотипа, а для крылатки – пять (см. табл. 1).

Особо следует отметить условия воспроизводства крылатки и ларги в прикромочных зонах, где льды разрушаются раньше. Поэтому щенка здесь проходит в более ранние сроки, и период выкармливания щенков без перемены места очень ограничен. В ряде районов зона раннего выноса и разрушения льдов охватывает большие пространства. Это неоднократно приходилось наблюдать при проведении аэроучетов. Как частный случай приведем пример почти полного уничтожения льдов в разгар щенки ларги в Татарском проливе (другие виды тюленей здесь не шенятся) в 1969 г. В обычные годы кромка льдов в Татарском проливе находится южнее 50° с. ш., а в 1969 г. в результате серии мощных циклонов 8–9 апреля льды были вынесены в Японское море и быстро уничтожены. Ларга с бельками в массе сконцентрировалась на обломках припайного льда в самой узкой части Татарского пролива около м. Погиби и м. Тык. На одной небольшой льдине можно было наблюдать по несколько десятков бельков с кормящими самками. На узких полосках (косичках) битого льда площадью в несколько квадратных километров численность ларги достигала 8–9 тыс. особей.

Аналогичная ситуация с ларгой случается в Беринговом море в районе Карагинского, Олюторского, Озерновского заливов и к югу от них до Усть-Камчатска. По всей вероятности, в такие годы самки с бельками плывут к припайным льдам, где под действием штормов льды так или иначе взламываются. В таких ситуациях более ранние сроки щенки, ускоренный откорм бельков и отбор быстрорастущих особей имеет большое значение для успешного воспроизводства и сохранения популяции в целом.

В пределах общего репродуктивного ареала крылатки также существуют районы, где разрушение льдов в отдельные годы происходит раньше, чем в зонах оптимального воспроизводства. В Охотском море это чаще наблюдается в зоне льдов, расположенных над глубинным ложем, прилегающим к зал. Терпения. В Беринговом море – на льдах, прилегающих к Бристольскому заливу, о. Нунивак, о. Св. Матвея, а также по направлению к западу и северо-западу от этих районов.

1.2.3. Лахтак

Лахтак для выхода на поверхность использует преимущественно те льды, верхний край которых не поднимается высоко над водой. В основном это серые, серо-белые и белые льды толщиной не более 60 см, которые преобладают в районах, прилегающих к заприпайным польням, а в виде вкраплений в другие массивы льдов встречаются очень широко в пределах шельфа.

Основу питания лахтака составляют бентические формы или организмы, ведущие придонный образ жизни (подробнее см. гл. IV). Поэтому распространение лахтака ограничивается 200-метровой изобатой. Отмеченный характер выбора льдов и зон моря лахтаком наложил отпечаток на его распределение. В репродуктивный период этот тюлень залегает ближе к берегу, и топография его залежек по отдельным годам более стабильна, хотя в ряде мест представлена мелкими, хаотически разбросанными пятнами по всему шельфу. В зоне сплошных полей белого толстого льда лахтак встречается крайне редко.

Главной особенностью воспроизводства лахтака, связанной со льдами, по нашему мнению, является то, что новорожденные могут лежать без укрытия (лишь изредка их можно видеть возле торосов). Щенки лахтака, в отличие от других тюленей, рождаются не с белым эмбриональным мехом, а пепельно-серыми с коричневатым оттенком. Даже в начальный период молочного кормления они легко могут менять места, не боясь спускаться в воду. Данная адаптивная особенность новорожденных щенков лахтака, вероятно, обусловлена отмеченной выше способностью осваивать небольшие по толщине формы льда, которые вследствие термического и динамического воздействий весной быстро разрушаются.

Отмеченные особенности отношения лахтака ко льдам определяют меньшую зависимость продолжительности молочного кормления и сроков щенки этого вида от стабильности ледовых массивов. Поэтому сроки щенки лахтака в морях Дальнего Востока, в отличие от таковых у других тюленей, смещены на более поздние сроки, начиная с III декады апреля до середины мая, в то время как у других видов щенка приходится на конец марта – апрель [Шустов, 1965; Тихомиров, 1966; Федосеев, 1967; Косыгин, Гольцев, 1971].

1.3. Распределение и пространственная структура репродуктивных залежек

Любая популяция животных в течение годового и многолетнего циклов жизни претерпевает ряд сложных изменений, во время которых происходит пространственно-временная дифференциация особей или, напротив, их объединение. Наконец, особый случай представляют миграции.

Отсутствие четкой классификации большого разнообразия группировок у ледовых форм ластоногих по сезонам года скрывает интимные стороны пространственной структуры популяций и, соответственно, влияет на точность описания их морфологической, экологической и генетической структуры.

Сезон размножения – самый важный период в годовом цикле тюленей, во время которого у них наиболее четко стационарируются границы популяций и возможно выделение элементарных репродуктивных объединений – ледовых залежек, или демов [Федосеев, 1978].

Для изучения пространственной структуры популяций и оценки численности тюленей нами применен метод изолиний [Аксютина, 1968] с некоторой модификацией [Евзеров, Федосеев, 1972]. Сущность метода состоит в оконтуривании площадей с одинаковой плотностью залегания тюленей. При этом допуская интервал плотности (рис. 3, 4).

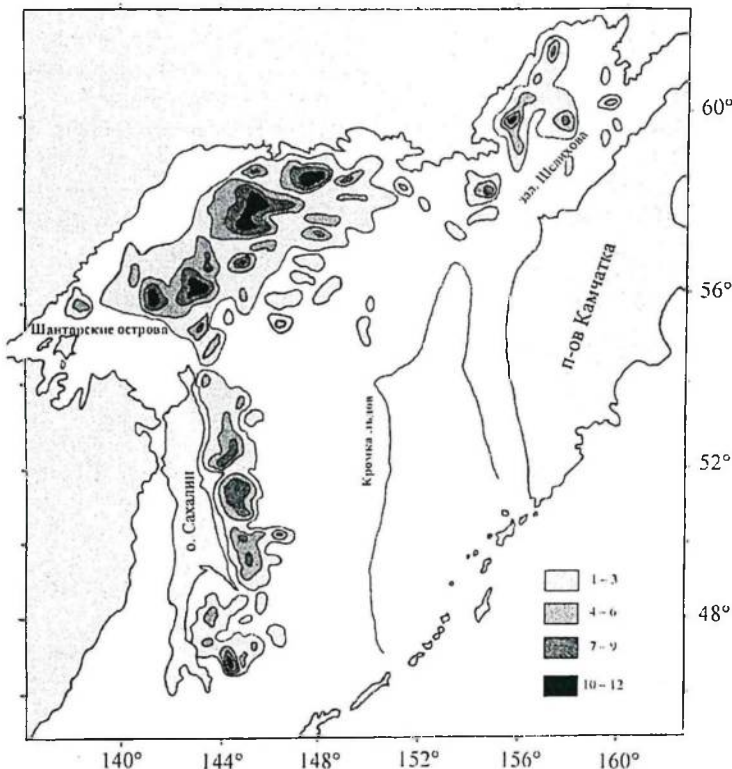


Рис. 3. Пространственная структура репродуктивных залежек кольчатой нерпы в апреле 1969 г. в Охотском море. Изолинии соответствуют следующим показателям плотности на 1 км²: 1–3; 4–6; 7–9; 10–12; на следующих рисунках то же самое [Федосеев, 1997]

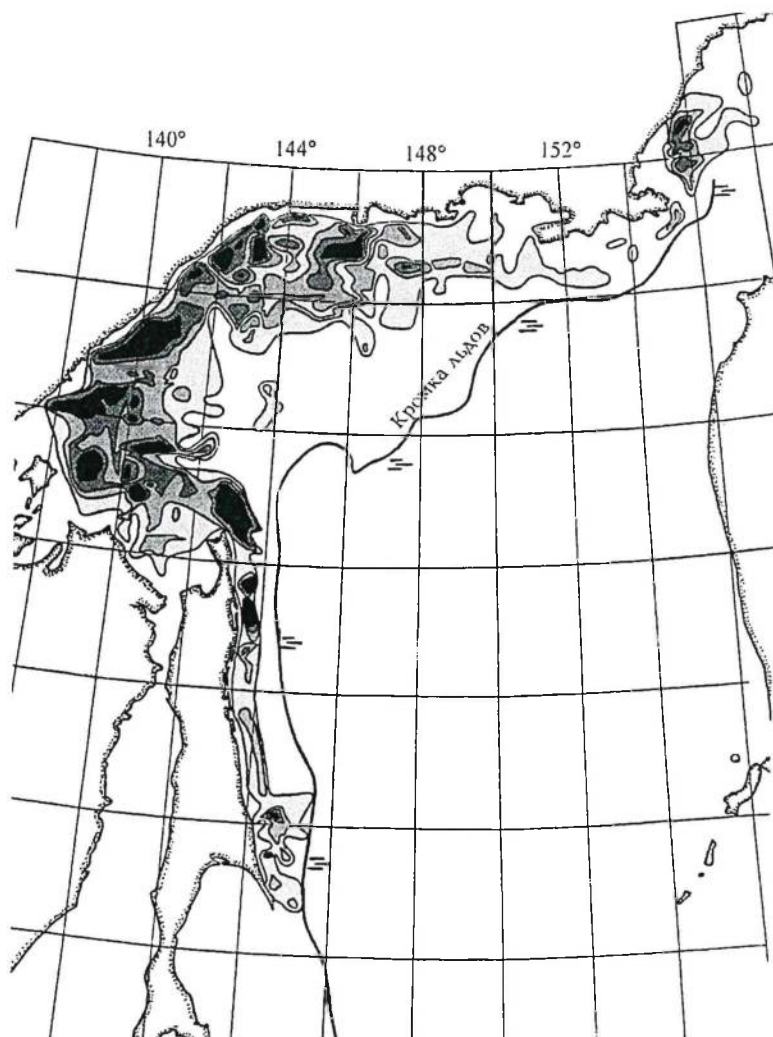


Рис. 4. Пространственная структура репродуктивных залежек кольчатой нерпы в апреле 1974 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

Отметим, что отсутствие технической аппаратуры автоматического определения координат (типа «Омега» или «Лоран») в 1960–1970-е гг. не позволяло точно наносить на карты местоположение встреченных зверей на трансектах (маршрутах).

Поэтому весь маршрут по трансектам размечался на 5-минутные отрезки, и, учитывая скорость самолета, определялось расстояние между точками, на которые наносилось число зверей того или иного вида за 5 минут полета.

Топография репродуктивных залежек тюленей в Охотском море характеризуется по результатам наблюдений за 1969 и 1974 г. Первый год был близким к максимальному по развитию ледового покрова, а второй – ниже среднемноголетнего ряда. Безусловно, эти два года не отражают всего многообразия ледовых ситуаций и распределения тюленей в Охотском море. В дополнение к этим данным отметим, что наиболее сильно подвержены изменениям самые южные

районы, прилегающие к зал. Терпения и к самому северному району – зал. Шелихова. В центральном северо-западном районе (от Тауйской губы до Шантарских островов) ситуация более стабильная, несмотря на то что площадь льдов может существенно меняться.

В Беринговом и Японском морях анализ пространственной структуры популяций тюленей представлен в нашем материале в виде схем распределения отдельных видов. Это связано с тем, что плотность трансект при аэроучетах в ряде случаев здесь была недостаточна для применения метода изолиний, как в Охотском море.

Несмотря на различные способы картирования репродуктивных залежек тюленей, повсеместно каждый вид занимает свойственную ему зону льдов согласно описанным выше репродуктивным экотипам.

1.3.1. Кольчатая нерпа

Представленные данные по топографии залежек этого вида (см. рис. 3, 4) показывают, что в 1969 г. ценные залежки в северо-западной части Охотского моря располагались в 150 км от берега, тогда как в 1974 г. они были вблизи от берега. Это обусловлено тем, что заприпайная полынья в зиму 1969 г. получила большое развитие под влиянием частых циклонов, сопровождаемых сильными ветрами. К тому же в этот год зона серых льдов, граничащая с полыньей, также занимала большое пространство. Поэтому поля белых льдов, на которых щенится кольчатая нерпа, были смещены к центральной северо-западной части моря. В 1974 г. льдов было меньше, преобладали прижимные ветры, дующие от морской кромки льдов в сторону берега, и это обусловило смещение полей белых льдов и, соответственно, залежек тюленей к побережью.

В южной части Охотского моря также, в соответствии с изменениями ледовой обстановки, наблюдались различия в расположении ценных залежек кольчатой нерпы. В частности, в 1974 г. их не было южнее м. Терпения, а в 1969 г. они простирались до центральной части зал. Терпения.

В северной части моря – зал. Шелихова – существенных изменений в топографии ценных залежек кольчатой нерпы в анализируемые годы не отмечалось.

Несмотря на указанные изменения, общая картина в топографии залежек в пределах всего репродуктивного ареала кольчатой нерпы в Охотском море, судя по количеству эпицентров повышенной плотности залегания зверей и их расположению, довольно сходна. Сохранились также границы между отдельными залежками. Отметим, что понятие границы между отдельными репродуктивными залежками не всегда обозначается разрывом репродуктивного ареала, а чаще всего выражено постепенным снижением плотности до минимальных значений.

В Беринговом море, в отличие от Охотского, кольчатая нерпа образует репродуктивные поселения преимущественно на припайных льдах бухт и заливов. На дрейфующих льдах этот тюлень размножается значительно реже, и число размножающихся здесь особей сильно варьирует по годам.

Специфика условий обитания кольчатой нерпы на припайных льдах бухт и заливов, а также поздний выход на поверхность из снеговых пещер требуют специальной организации полевых исследований по изучению распределения залежек и учету животных. К сожалению, такие исследования в сезон размножения проводились в ограниченных масштабах в Синявском проливе около

о. Аракамчечен [Федосеев, 1965]. Косвенно о местах щенки кольчатой нерпы на припайных льдах можно судить по аэровизуальным наблюдениям в мае – июне, проводившимся в начале ледного периода в Карагинском заливе [Федосеев, 1979; Бурканов и др., 1988; Федосеев и др., 1988]. В связи с этим нами представлена обобщенная схема распределения кольчатой нерпы в репродуктивный период в Беринговом море (рис. 5, 6), без детальной характеристики плотности, по двум годам аэроучета: 1976 г. (максимальное развитие ледового покрова) и 1987 г. (льдопокрытая площадь близка к среднемноголетней).

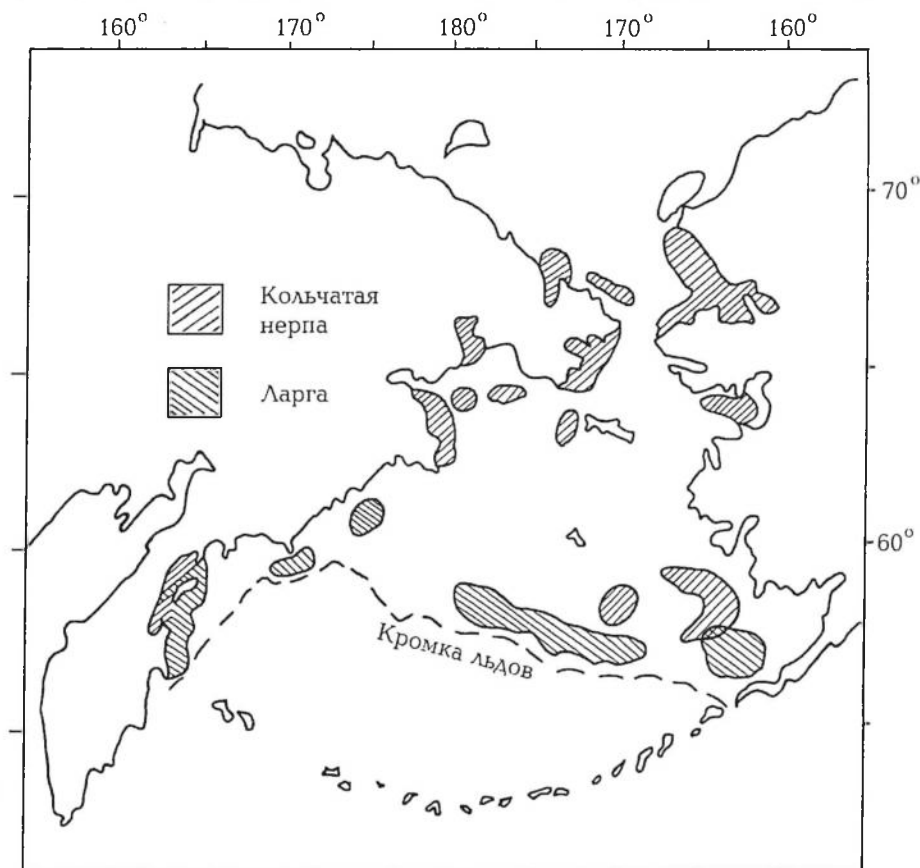


Рис. 5. Распределение репродуктивных залежек кольчатой нерпы и ларги в апреле 1976 г. в Беринговом море [Braham et al., 1984]

Представленные данные показывают, что основные зоны репродуктивных поселений в Беринговом море сосредоточены на припайных льдах в Карагинском заливе (Укинская губа), в Анадырском заливе (от м. Гавриила до зал. Креста), в бухтах Берингова пролива как по побережью Чукотки, так и Аляски [Федосеев, 1965; Johnson et al., 1966; Burns, 1970; Braham et al., 1984; Федосеев и др., 1988].

В открытой части Берингова моря на дрейфующих льдах репродуктивные залежки кольчатой нерпы спорадически встречаются небольшими пятнами от Анадырского до Бристольского заливов. Причем отмечалось увеличение численности кольчатой нерпы на дрейфующих льдах с 1976 по 1987 г. (см. рис. 5, 6).

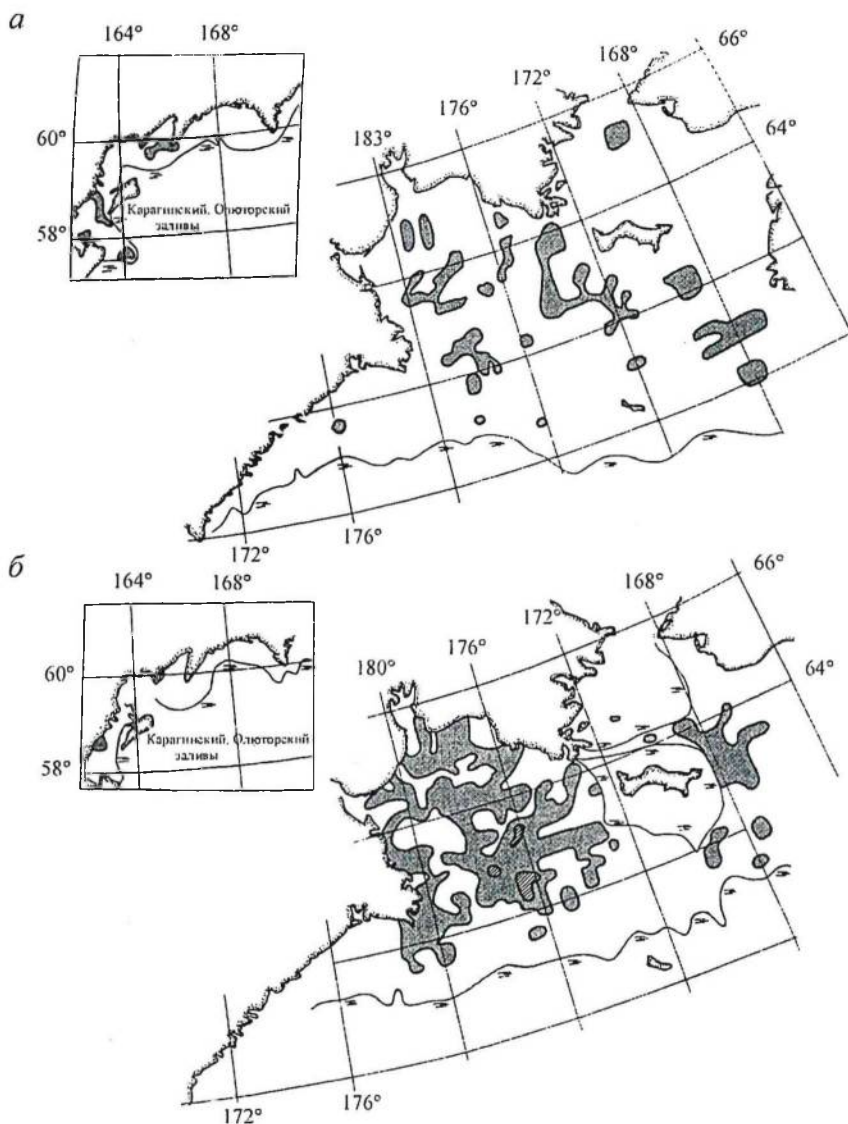


Рис. 6. Распределение репродуктивных залежек кольчатой нерпы в Беринговом море в 1987 г. Средняя плотность зверя на 1 км²: в апреле (а) – 0,30, в мае (б) – 0,94 [Федосеев и др., 1988]

По отдельным годам, под влиянием изменения ледовой ситуации, происходит некоторое смещение репродуктивных залежек на дрейфующих льдах. Детально этот вопрос не изучен. Однако, как отмечалось выше, у кольчатой нерпы Берингова моря репродуктивный экотип припайных льдов преобладает, достигая 70–80% от общей численности. В связи с этим места размножения, приуроченные к бухтам и заливам неподвижного льда, очень стабильны в многолетнем аспекте. В ряде таких мест наблюдается весьма высокая плотность нерп – от 8,4 до 10,8 особи на квадратную милю [Burns, 1986]. К сожалению, автор не уточняет, в какой период обнаружена такая плотность. Вероятно,

указанное скопление отмечено в линный период (май – июнь), так как в сезон размножения такая плотность поселения кольчатой нерпы на припайных льдах, по нашим данным, а также других исследователей [McLaren, 1958; Smith, 1987; и др.], бывает в 2–3 раза ниже.

В целом анализ пространственной структуры репродуктивных залежек кольчатой нерпы, учитывая изменения ледовой ситуации по отдельным годам, показал, что сформировавшиеся у данного вида репродуктивные экотипы устойчивы и четко дифференцированы в пространстве от других видов. Незначительные совмещения репродуктивных залежек с другими видами, чаще с лахтаком, отмечаются лишь на периферии ареала, особенно в зонах узкого шельфа (Восточный Сахалин).

1.3.2. Крылатка

Топография залежек крылатки в Охотском море в репродуктивный период, несмотря на изменения ледовой ситуации по отдельным годам, остается очень стабильной (рис. 7, 8).

Это связано с тем, что данный вид тяготеет к материковому свалу глубин, где вследствие повышенной вертикальной циркуляции водных масс чаще создаются зоны разрежения льдов и по этой же причине нет больших полей льда. Кроме того, общеизвестно, что в зоне материкового свала в изобилии присутствует рыба – основной корм крылатки. Наряду с этим крылатка образует ценные залежки в зоне глубинного ложа, прилегающей к зал. Терпения, где имеются благоприятные для размножения льды.

Примечательно, что у данного вида в Охотском море существует устойчивая изоляция трех частей репродуктивного ареала. На севере разрыв репродуктивного ареала, по-видимому, обусловлен прохождением глубинного подтока теплых тихоокеанских водных масс, идущих через банку Кашеварова в направлении к о. Иона, а в южной части репродуктивный ареал разрывается обширной зоной полей белых льдов, идущих от 51° с. ш. до м. Терпения.

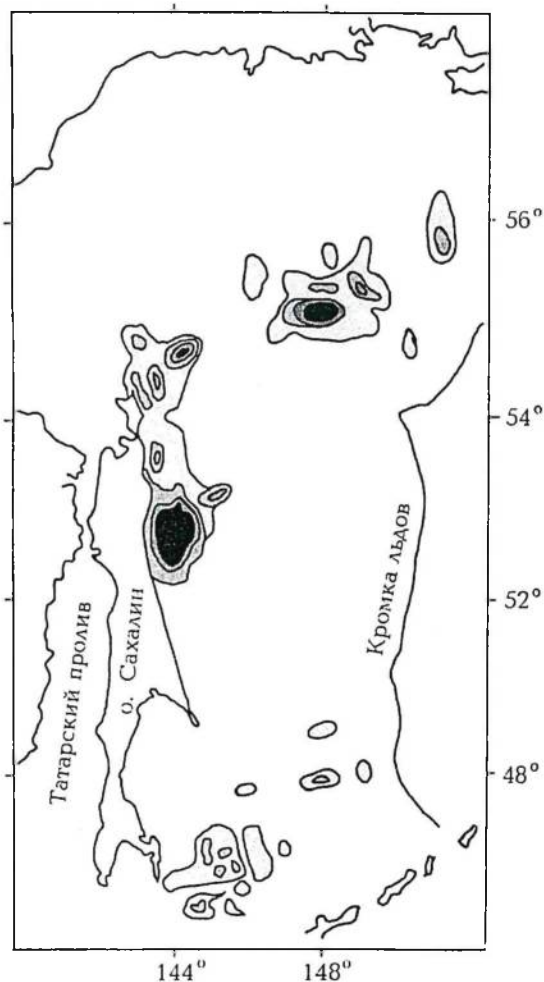


Рис. 7. Пространственная структура репродуктивных залежек крылатки в апреле 1969 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

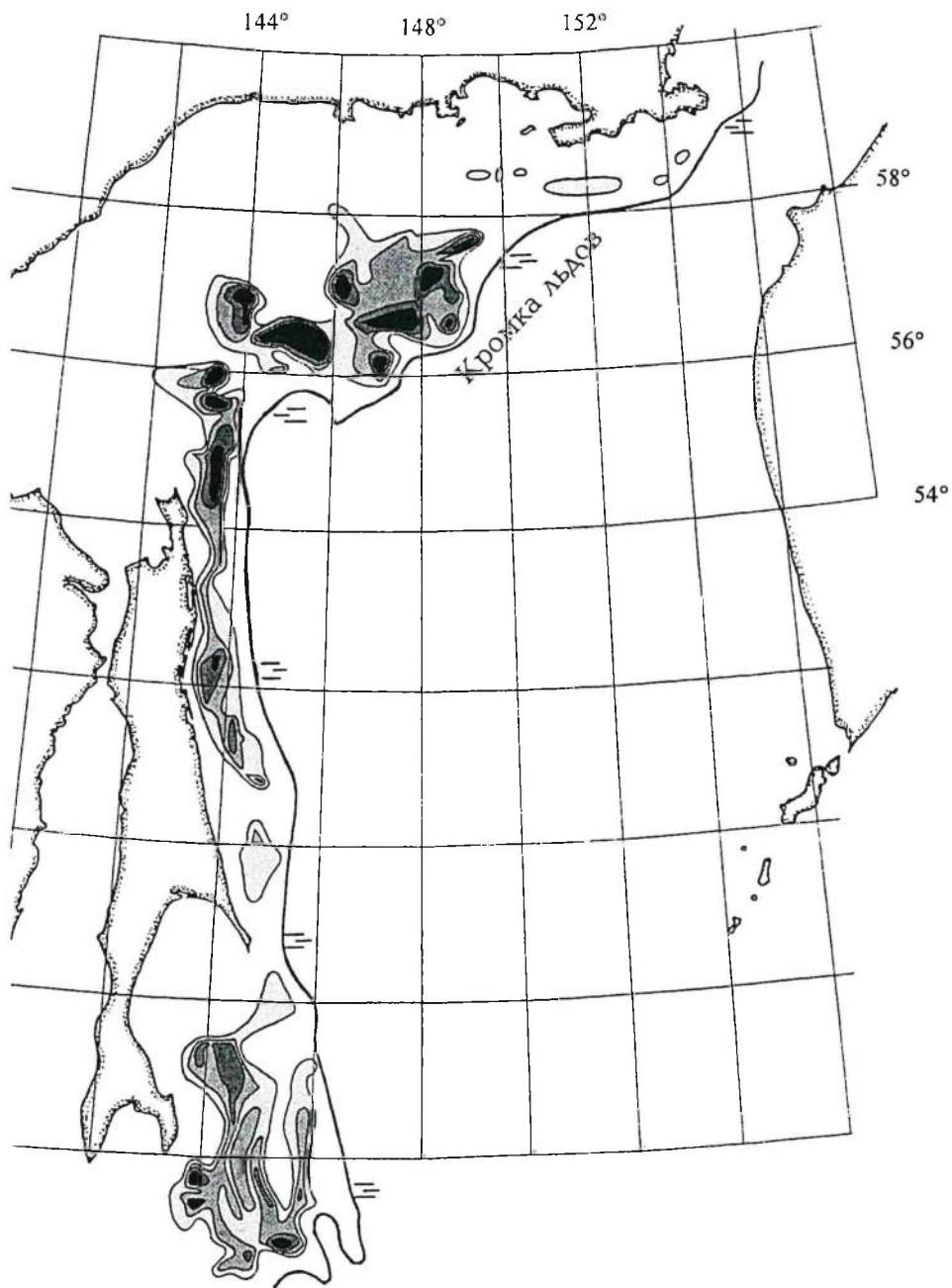


Рис. 8. Пространственная структура репродуктивных залежек крылатки в апреле 1974 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

В Беринговом море репродуктивные залежки крылатки (рис. 9, 10) сосредоточены в зоне кромки льдов, простираясь в глубину ледового массива до 50–70 км.

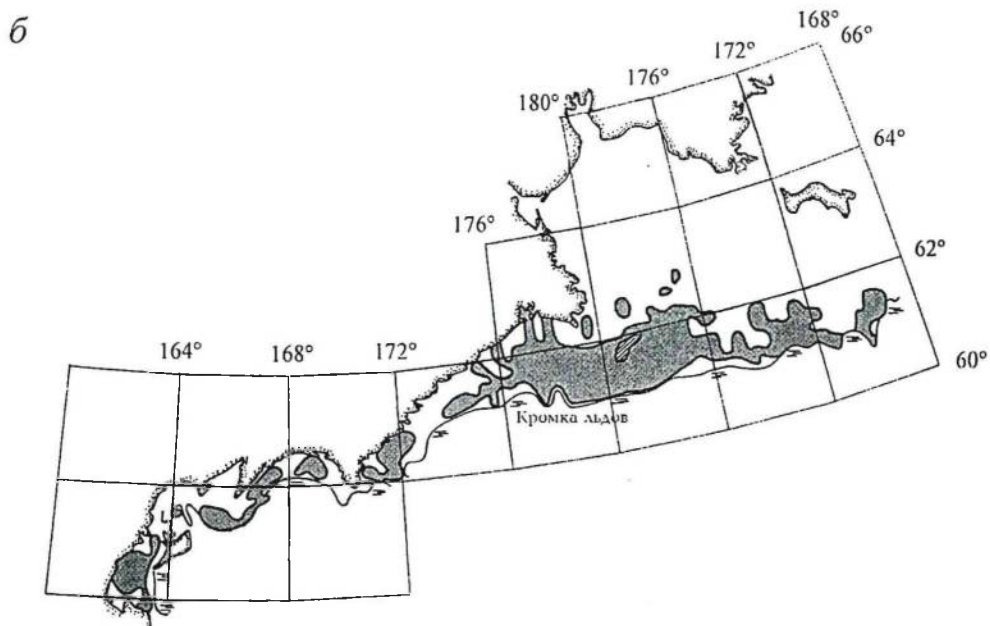
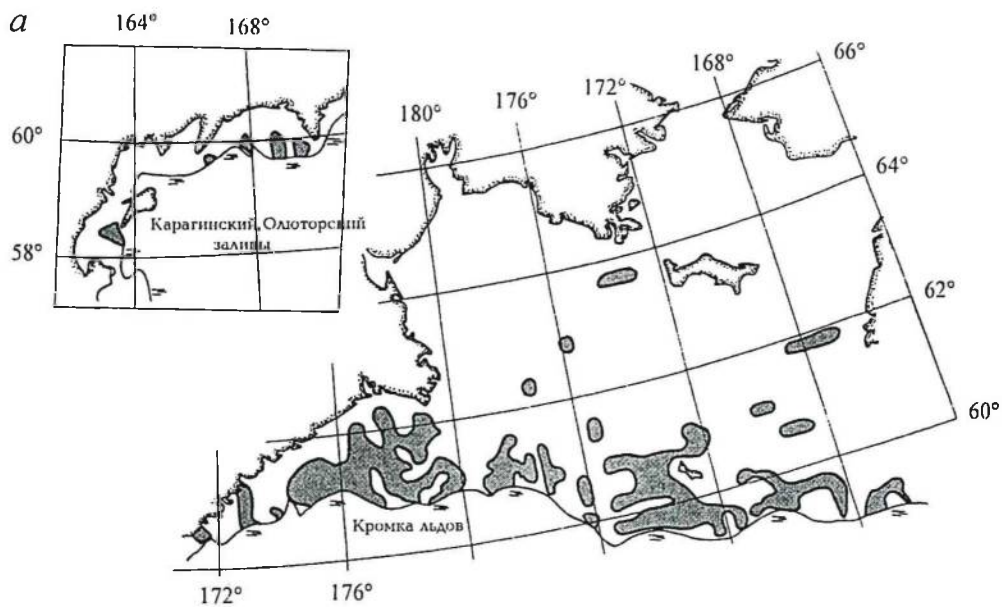


Рис. 9. Распределение репродуктивных залежек крылатки в Беринговом море в 1987 г. Средняя плотность зверя на 1 км²: в апреле (*a*) – 0,47, в мае (*б*) – 0,77 [Федосеев и др., 1988]

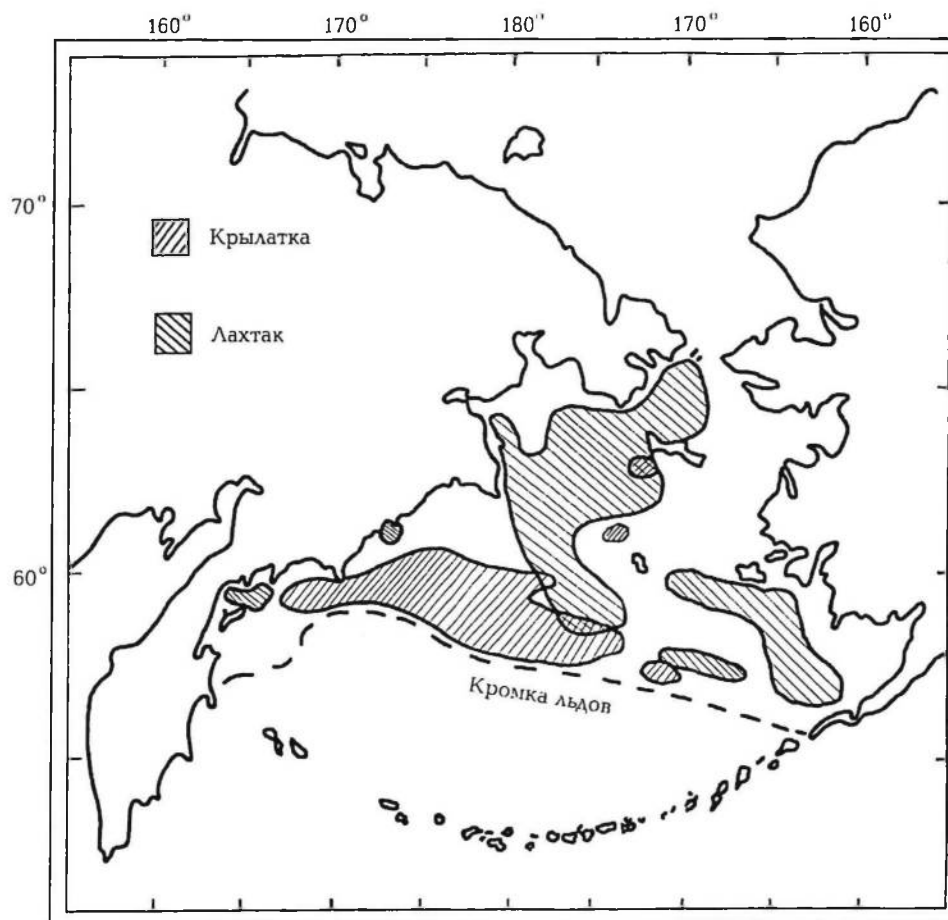


Рис. 10. Распределение репродуктивных залежек крылатки и лахтака в апреле 1976 г. в Беринговом море [Graham et al., 1984]

Основная масса ценных залежек приурочена к центральной и западной частям моря. Небольшие группировки ценной крылатки имеются в Олюторском и Бристольском (восточная часть) заливах и между о-вами Св. Матвея и Св. Лаврентия. В зависимости от ледовитости моря ценные залежки крылатки смещаются в широтном направлении к северу или югу.

1.3.3. Ларга

Отличительной чертой в экологии данного вида является то, что по сравнению с другими видами ледовых форм тюленей ларга тяготеет к более теплым зонам моря. Не случайно ареал ларги, в отличие от такового других тюленей, простирается далеко на юг, выходя за пределы Охотского моря – до Владивостока и берегов Кореи [Тихомиров, 1961].

В Охотском море репродуктивный ареал ларги, согласно имеющимся материалам по топографии залежек, приурочен к северной – северо-восточной

частям моря, подверженным более сильному воздействию теплых тихоокеанских водных масс, проникающих по желобу вдоль Западной Камчатки. Эти районы характеризуются высокой динамичностью водных масс, что препятствует образованию обширных полей белого льда. Здесь всегда преобладают битые формы льдов.

Данные по топографии репродуктивных залежек ларги в Охотском море (рис. 11, 12) показывают, что число эпицентров с повышенной плотностью залежания зверей по годам почти стабильно, несмотря на изменение общей ледовитости и смещение залежек по отношению к кромке льдов.

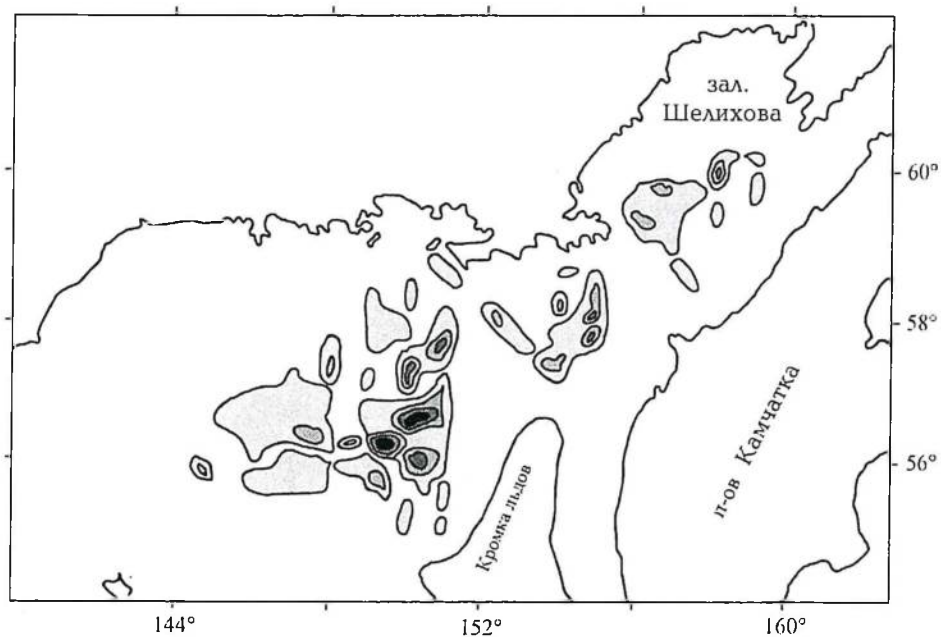


Рис. 11. Пространственная структура репродуктивных залежек ларги в апреле 1969 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

Отсутствие репродуктивных залежек ларги в зал. Терпения на представленных картах обусловлено техническими причинами, связанными с тем, что не представилась возможность обследовать прибрежную зону залива от м. Стародубского до м. Анива, где обитает ларга. Могли быть пропуски мелких репродуктивных залежек ларги также и вдоль Восточного Сахалина, где из-за удаленности от аэродромов плотность трансект в ряде случаев была реже, чем в остальных районах. В целом анализ размножения репродуктивных залежек ларги показал, что в Охотском море основная репродуктивная зона этого вида приурочена к северной части моря от Притауйского района до горла зал. Шелихова. Остальные репродуктивные группировки невелики и расположены далеко на юге у Сахалина.

В Беринговом море репродуктивные залежки ларги, как и крылатки, приурочены к зоне прикромочных льдов. Однако больше ценных залежек ларги располагается на восток от центральной части моря, до Бристольского залива. В западной части моря ларга шенится в Карагинском, Озерновском заливах, смещаясь в отдельные годы до Усть-Камчатска (рис. 13, см. также рис. 5). В Японском море репродуктивные залежки ларги существуют в Татарском проливе (рис. 14) и в зал. Петра Великого (рис. 15).

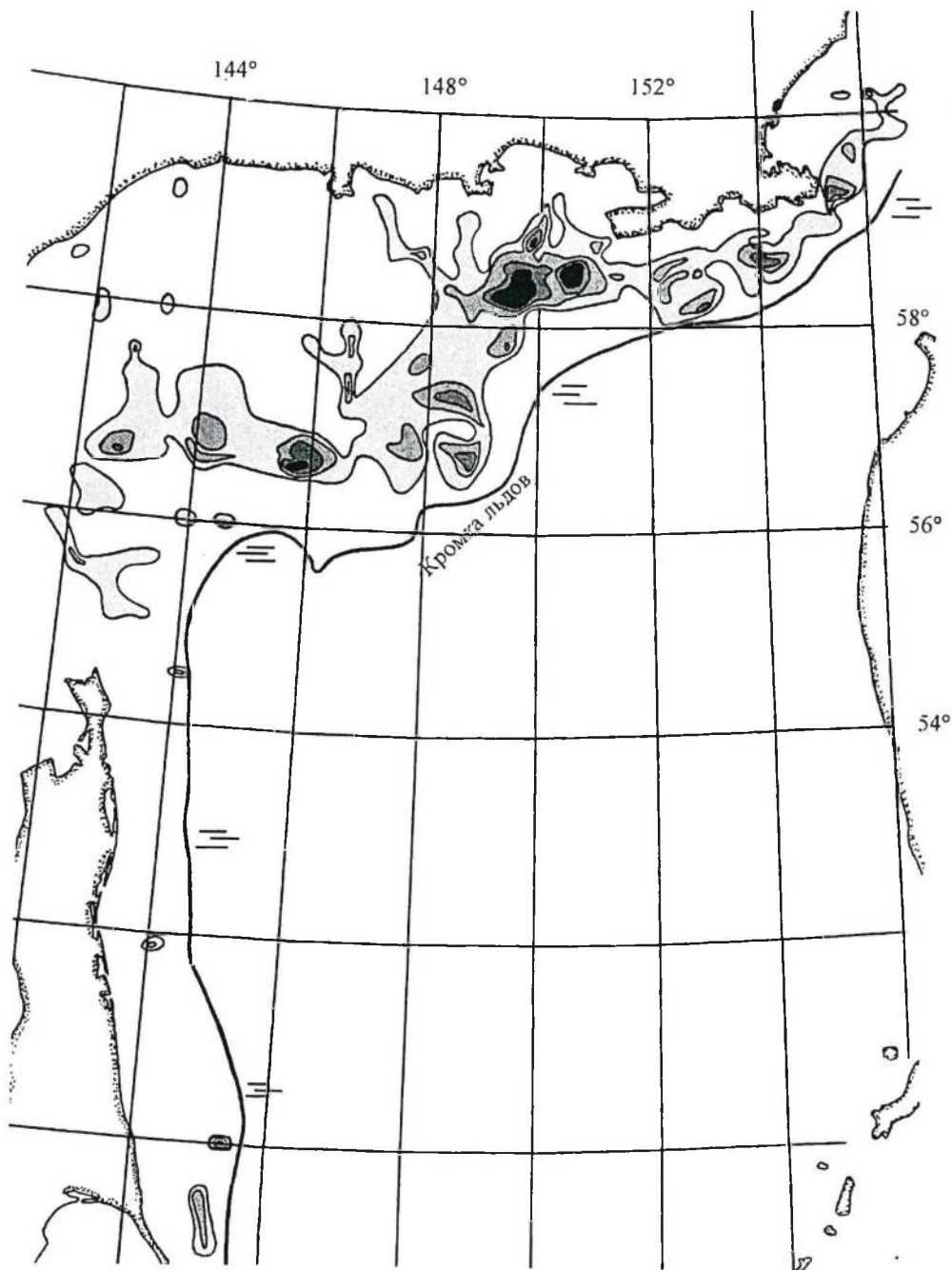


Рис. 12. Пространственная структура репродуктивных залежек ларги в апреле 1974 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

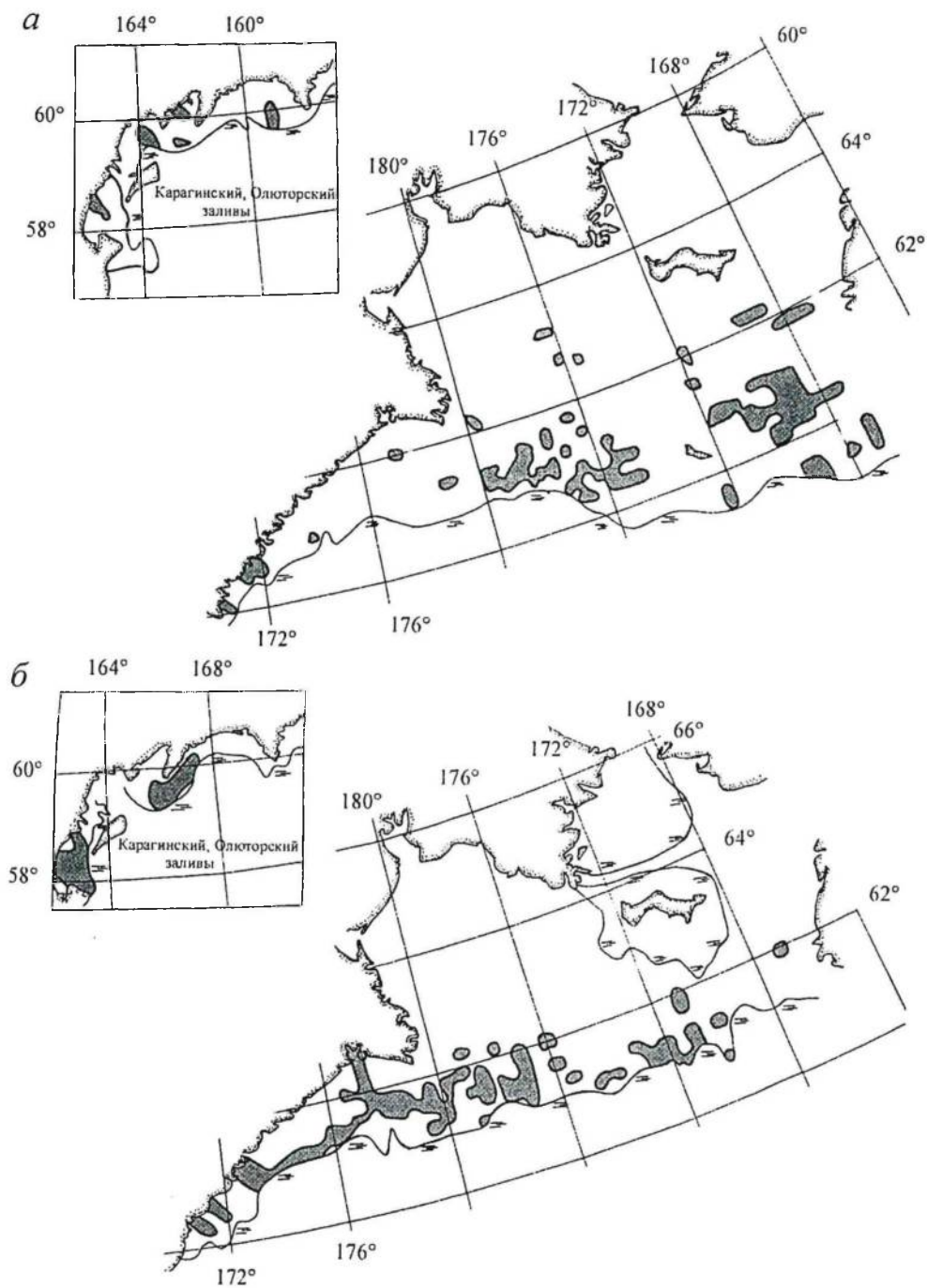


Рис. 13. Распределение репродуктивных залежек ларги в Беринговом море в 1987 г. Средняя плотность зверя на 1 км²: в апреле (а) – 0,60, в мае (б) – 0,95 [Федосеев и др., 1988]

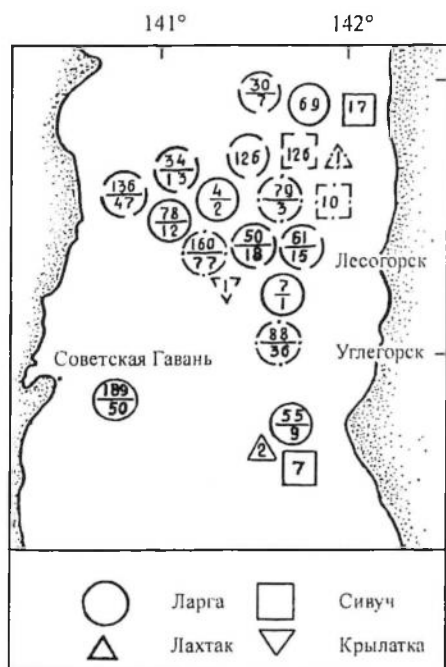


Рис. 14. Распределение репродуктивных залежек ларги и других тюленей в Татарском проливе. Над чертой – число взрослых, под чертой – бельков [Косыгин, Гольцев, 1971]

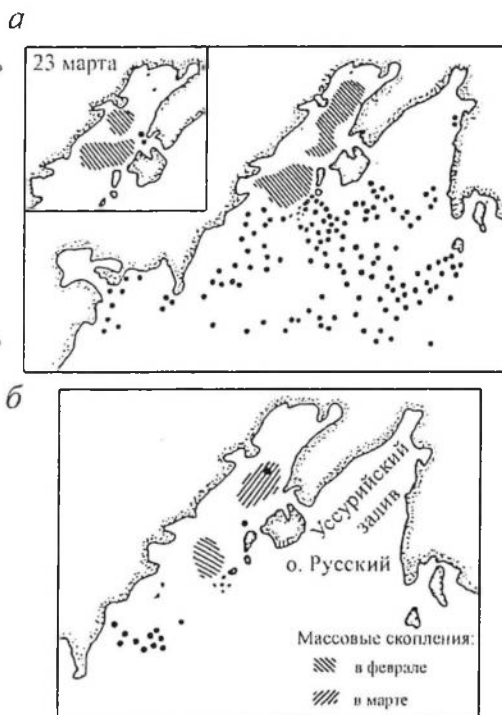


Рис. 15. Распределение ларги в зал. Петра Великого и Амурский в феврале – марте: а – 1985 г., б – 1986 г. [Трухин, Косыгин, 1988]

1.3.4. Лахтак

Репродуктивные залежки лахтакта в Охотском море стабильно приурочены к прибрежным мелководным зонам шельфа в Притауйском районе, в зал. Шелихова и вдоль Восточного Сахалина (рис. 16, 17). В силу большой удаленности от морской кромки льдов ледовые залежки лахтакта в репродуктивный период слабо подвержены изменениям по отдельным годам. Довольно стабильно сохраняется разрыв репродуктивного ареала между отдельными залежками. Основные центры локализации ценных залежек лахтакта приурочены к высокодинамичным прибрежным зонам моря, изобилующим полыньями и разводьями. Условия для формирования обширных полей белого льда здесь нестабильны, а образующиеся разводья при разрежении льдов быстро покрываются молодыми формами льда, включая серые и серо-белые, которые предпочитает лахтак при выходе на поверхность.

В Беринговом море репродуктивные группировки лахтакта рассредоточены почти по всей шельфовой зоне льдов западной и центральной части моря от Берингова пролива до кромки льдов. В восточной части моря ценные залежки лахтакта приурочены к западной части Бристольского залива, простираясь на восток до о. Св. Матвея (см. рис. 10; 18). Несколько обособлена небольшая группировка лахтакта в Карагинском заливе.

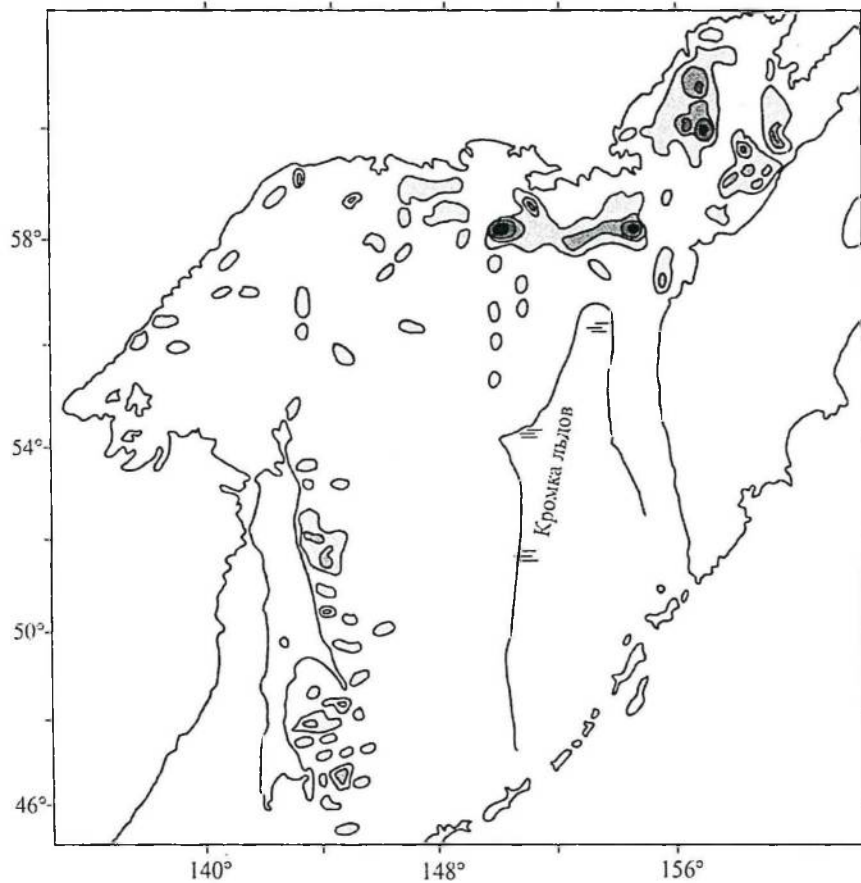


Рис. 16. Пространственная структура репродуктивных залежек лachтака в апреле 1969 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

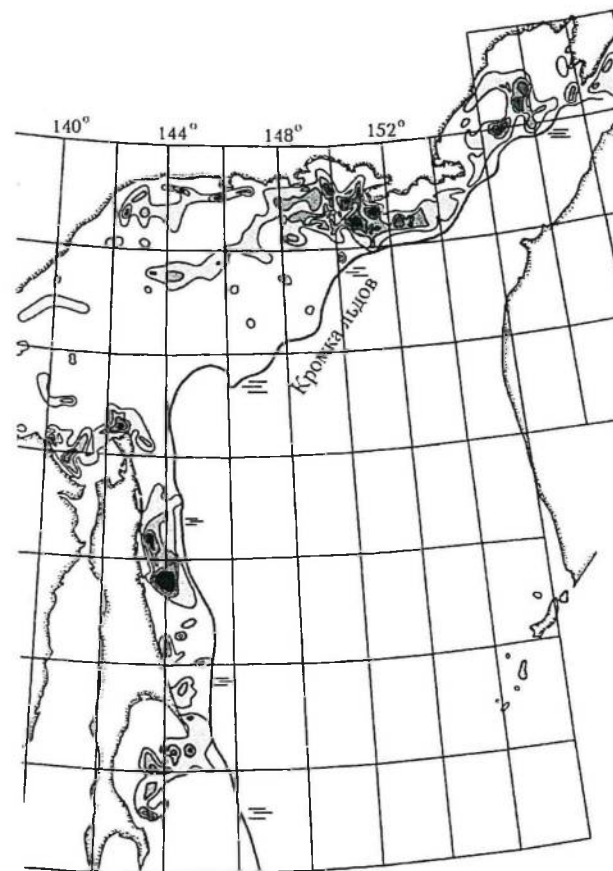


Рис. 17. Пространственная структура репродуктивных залежек лachтака в апреле 1974 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

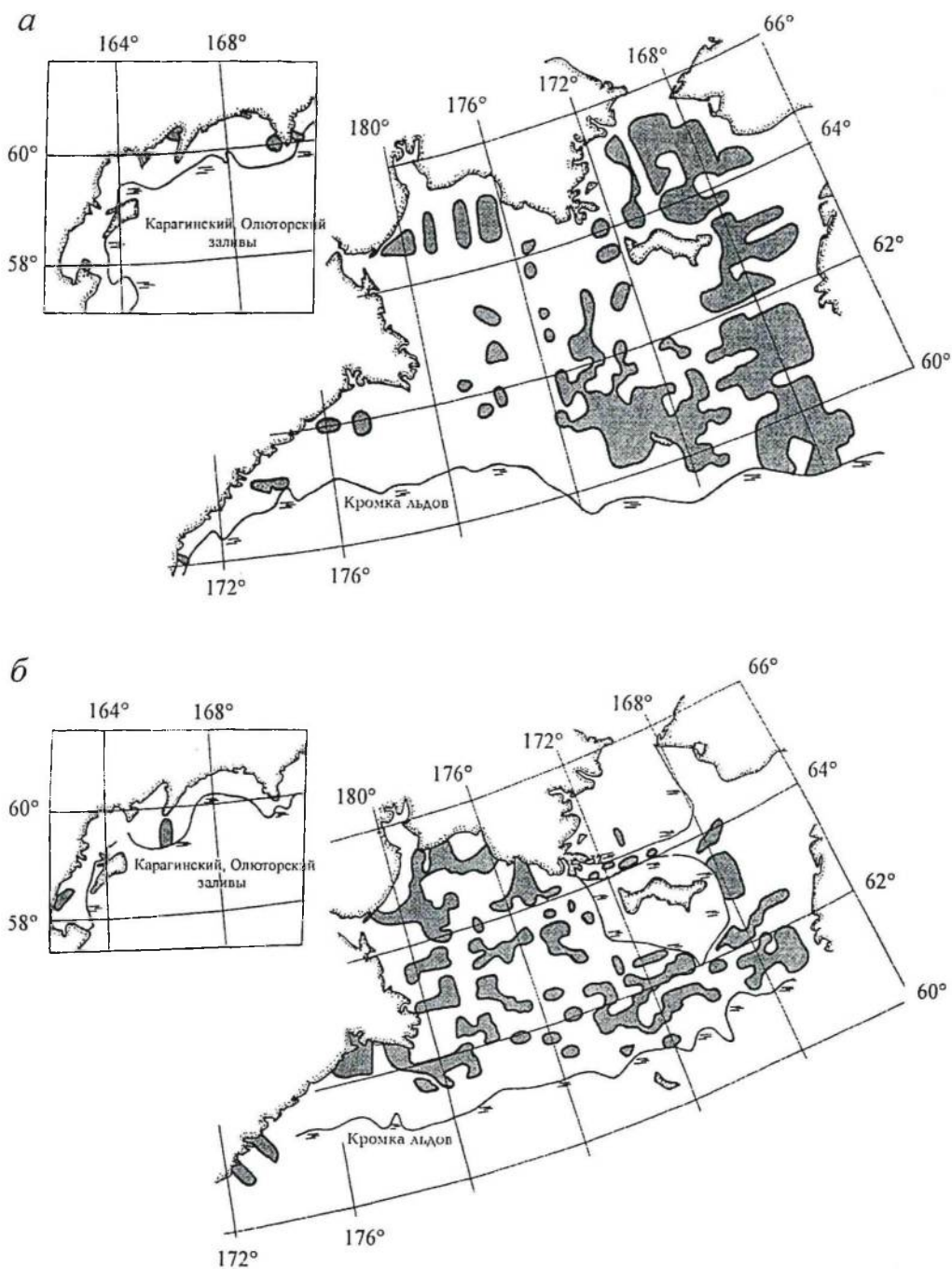


Рис. 18. Распределение репродуктивных залежек лахтакa в Беринговом море в 1987 г. Средняя плотность зверя на 1 км²: в апреле (а) – 0,32, в мае (б) – 0,65 [Федосеев и др., 1988]

1.4. Линные и другие сезонные скопления тюленей

Период линьки у тюленей меняется по годам и может происходить с конца апреля до 10–20 июня, т. е. после окончания щенки и спаривания. У неполовозрелых животных она начинается раньше и частично совпадает по времени со сроками размножения взрослых животных [Шмакова, 1978].

Главной чертой поведения тюленей в линный период является то, что затормаживаются пищевые рефлексы, снижается их активность и большую часть времени они проводят на поверхности льдов в состоянии сна. В период линьки ослабевают межвидовые и внутривидовые конкурентные взаимоотношения. Поэтому, в отличие от сезона размножения, ледовые залежки тюленей в это время слабо дифференцированы по видам.

Образно говоря, все виды тюленей формируют залежки там, где есть остатки разрушающегося льда. Особенно ярко это проявляется в июне, когда площадь льдов резко сокращается и тюлени в массе концентрируются в районах, где долго держится лед. При этом плотность скоплений бывает такова, что лед буквально усеян этими животными. Поэтому в ряде мест скопления каждого вида тюленей в конце III декады мая и особенно в июне представляют сложный конгломерат, состоящий из особей разных демонов (репродуктивных группировок) и популяций. Отметим, что в период линьки усиливается дифференциация тюленей по полу и возрасту. Поэтому, с точки зрения популяционной структуры, такие скопления животных представляют собой надпопуляционный уровень временного объединения животных. Важно подчеркнуть, что получаемые пробы из таких скоплений сложно использовать для популяционного анализа. К сожалению, ряд исследователей не учитывали этот важный момент в биологии тюленей. В результате такие работы (например, монография Е. И. Соболевского [1988]), посвященные изучению популяционной структуры, нуждаются в критическом осмысливании: формальные статистические различия, полученные по выборкам из указанных выше скоплений, описывают артефакты (искусственные, не существующие в природе популяции или их структурные компоненты).

В начальный период линьки, в I и II декадах мая залежки тюленей в меньшей степени претерпевают пространственные изменения и представляют собой объединения близлежащих демонов. Топография таких объединений в Охотском море в первой половине мая представлена на картах для каждого вида по материалам аэронаблюдений 1974 г.

На рис. 19, иллюстрирующем расположение линных залежек кольчатой нерпы, видно, что группировки демонов южнее линии Аян – о. Ионы (56° с. ш.) остаются в так называемом Шантарском массиве льдов, а другие группировки репродуктивных залежек, расположенные севернее 56° с. ш., образуют линные скопления в Охотско-Тауйском районе. В зал. Шелихова существенных изменений в распределении кольчатой нерпы не происходит, а у Восточного Сахалина линные скопления обнаруживаются в северной части зал. Терпения.

В Беринговом море линные залежки кольчатой нерпы, обитающей на припайных льдах, образуются в тех же местах, где происходит щенка. Их дислокация меняется только после разрушения припайных льдов в июне.

Нерпа, обитающая на дрейфующих льдах Берингова моря, немногочисленна и в линный период постепенно откочевывает из мест размножения в зависимости от характера разрушения льдов.

В начале линного периода (первая половина мая) животные могут оставаться примерно на прежних местах, как, например, в 1987 г. (см. рис. 6б). В июне кольчатая нерпа, как и другие тюлени, концентрируется на льдах,

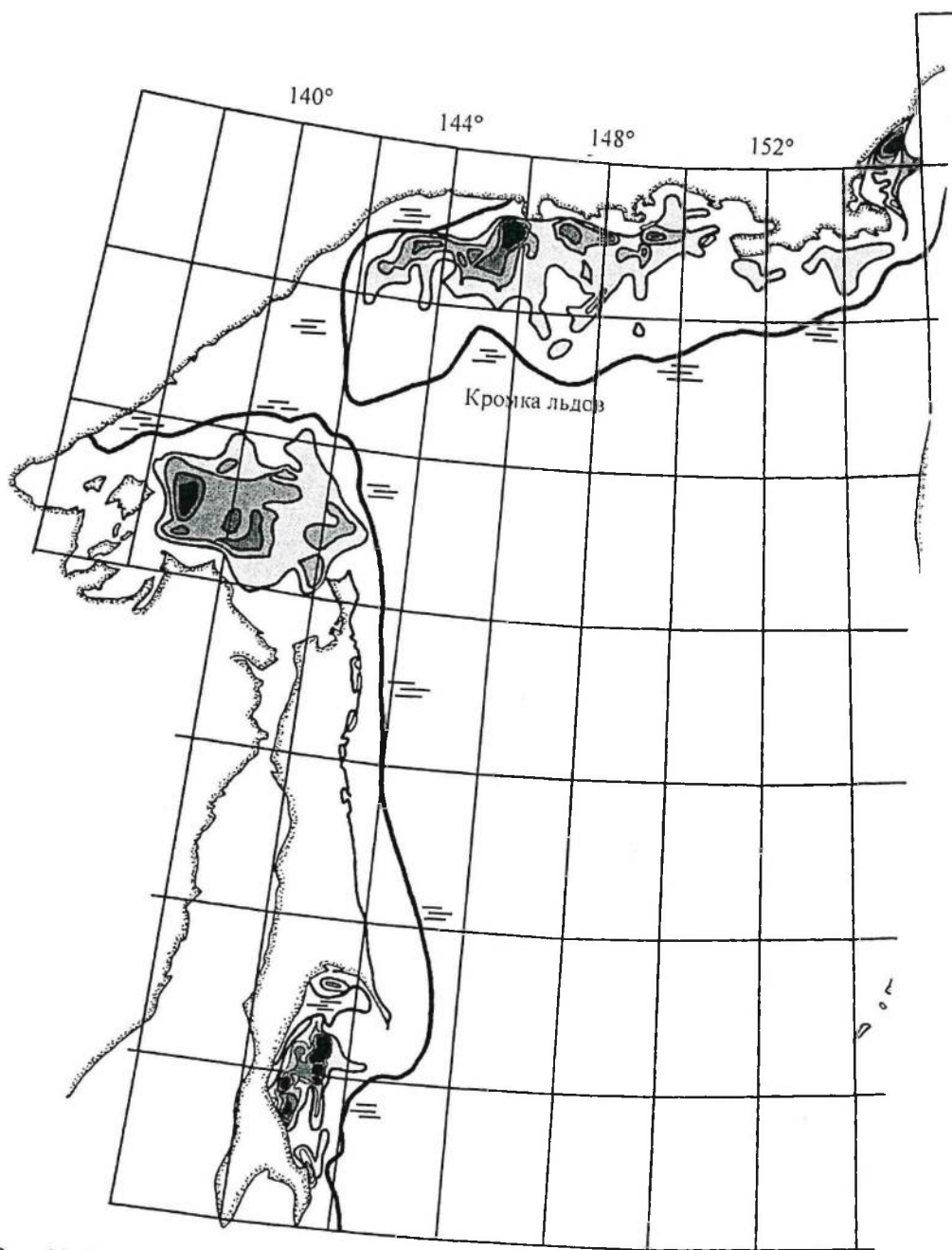


Рис. 19. Распределение линных залежек кольчатой нерпы в первой половине мая 1974 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

остающихся в западной части Анадырского залива и к северу и востоку от о. Св. Лаврентия, а также на припайных льдах бухт и заливов. У крылатки (рис. 20) передислокация ледовых залежек в Охотском море в начале ледного периода происходит на более значительное расстояние по сравнению с тем, что наблюдается для кольчатой нерпы. Тем не менее общая картина распределения ледных залежек этих видов сходна.

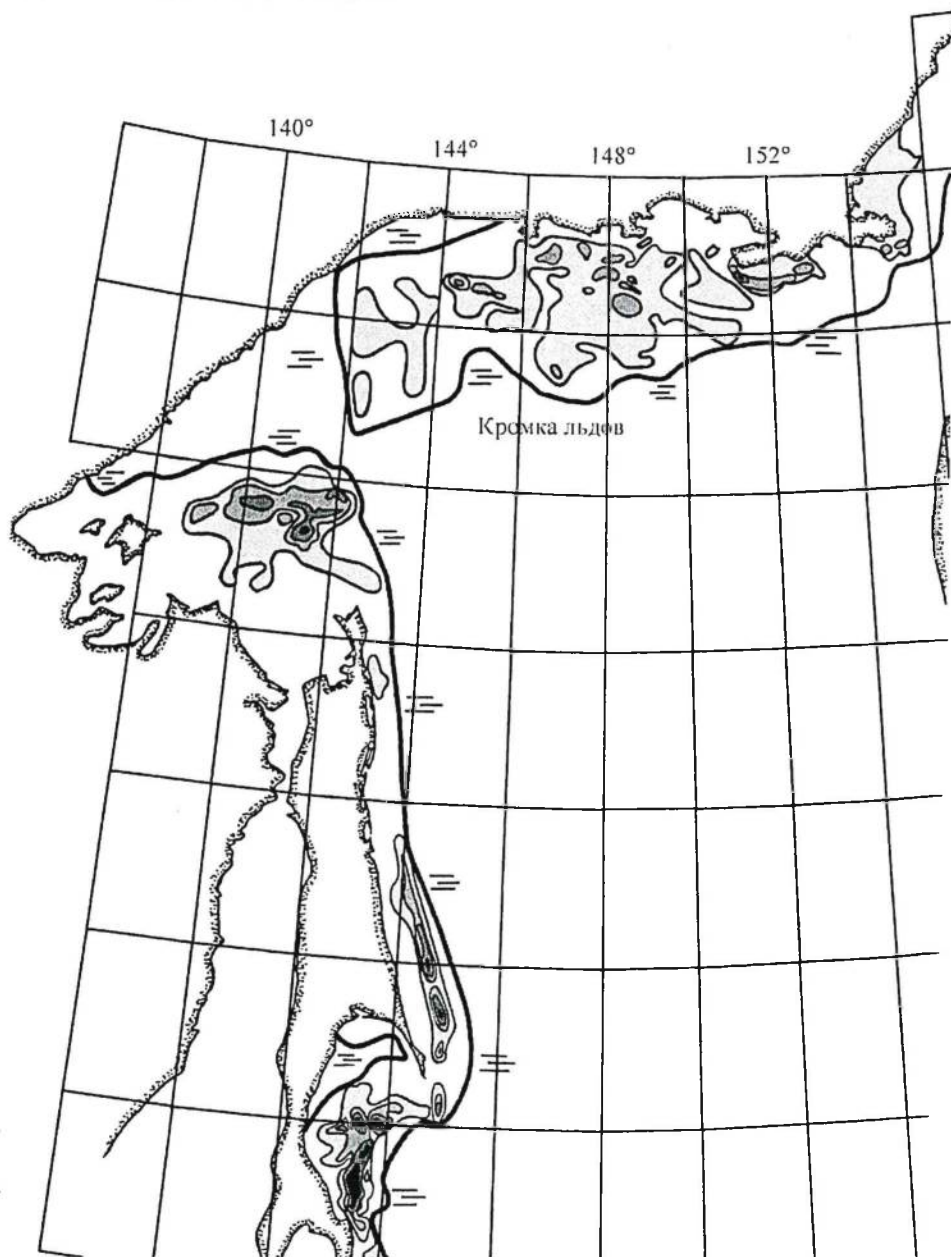


Рис. 20. Распределение ледных залежек крылатки в первой половине мая 1974 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

Берингоморская крылатка в линный период смещается, по мере разрушения льдов, в более северные районы (см. рис. 9б). В июне скопления крылатки на льдах Берингова моря отмечаются, как правило, в трех обособленных массивах льдов: в Карагинском и Анадырском заливах и в Беринговом проливе. В более поздний период (июль) некоторая часть крылатки переходит на льды южной части Чукотского моря. Насколько регулярны миграции крылатки в Чукотское море, пока неизвестно.

Линные скопления ларги (рис. 21) тяготеют к северной части Охотского моря (от Охотска до зал. Шелихова). Лишь незначительная часть зверей переходит в Шантарский массив льдов. У Восточного Сахалина наибольшая концентрация скоплений линной ларги отмечается в зал. Терпения.

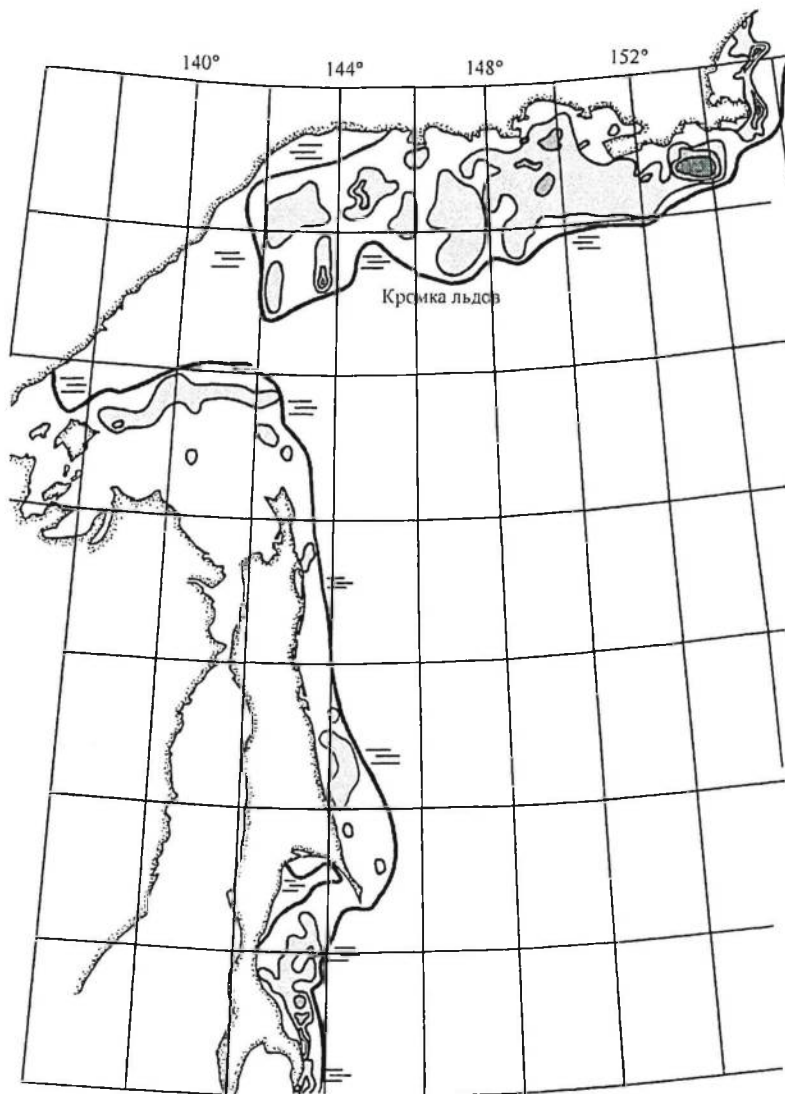


Рис. 21. Распределение линных залежек ларги в первой половине мая 1974 г. в Охотском море [Федосеев, 1997]

В Беринговом море залежки линяющей ларги формируются в юго-западной части – Карагинском, Озерновском заливах, а на севере – вдоль кромки льдов Анадырского залива, а также в массиве льдов между о-вами Св. Матвея и Св. Лаврентия. По мере разрушения льдов ларга откочевывает в более северные районы, где сохраняются льды. В июле некоторая часть зверей мигрирует на льды южной части Чукотского моря, достигая Колючинской губы и зал. Коцебу на Аляске.

У лахтака существенных изменений в распределении линных скоплений в Охотском море в первой половине мая по сравнению с распределением щенных залежек не происходит. Это связано с его постоянным обитанием в прибрежной зоне, где льды присутствуют наиболее продолжительное время (рис. 22).

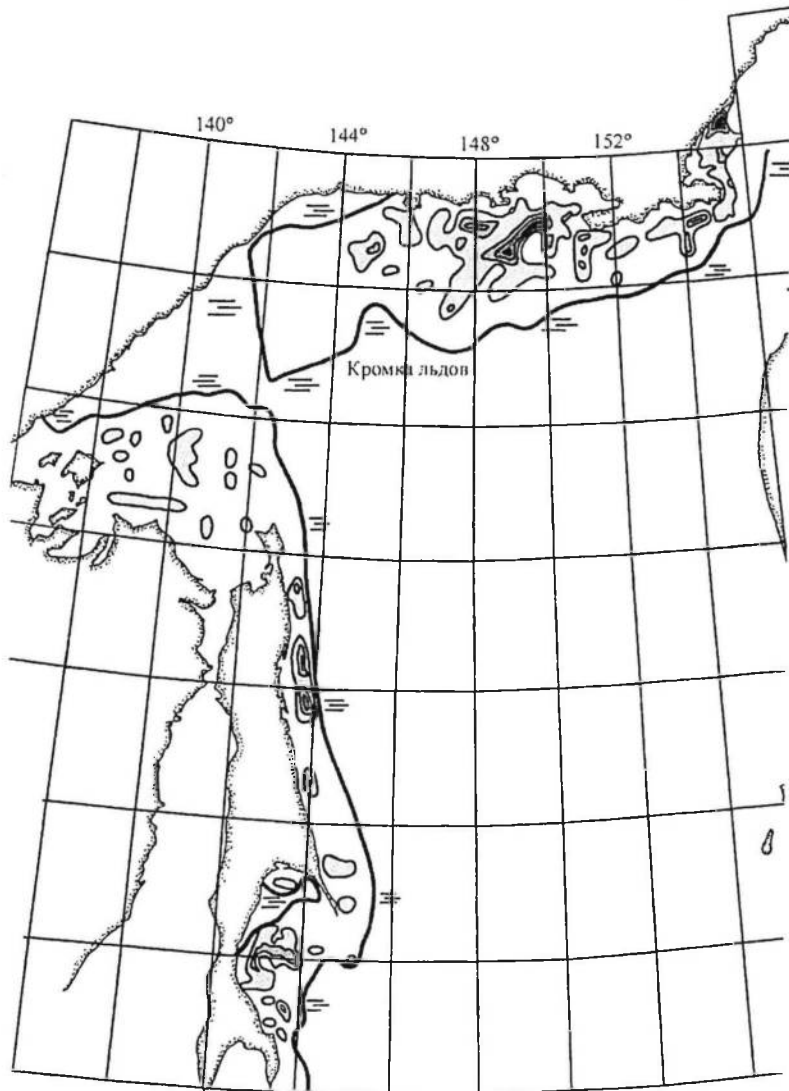


Рис. 22. Распределение линных залежек лахтака в первой половине мая 1974 г. [Федосеев, 1997]

В Беринговом море распределение лахтака в линный период, как и распределение других тюленей, зависит от характера разрушения льдов. Однако, в отличие от других тюленей, самцы лахтака начинают мигрировать из Берингова моря в Чукотское начиная с III декады мая. Миграция самок лахтака и молодых животных в Чукотское море происходит позднее, как правило, после исчезновения льдов в Анадырском заливе, т. е. со второй половины июня и в начале июля. Согласно данным американских исследователей [Johnson et al., 1966; Burns, 1970; и др.], а также по нашим наблюдениям в районе Вайнрайта и м. Барроу в совместных советско-американских экспедициях 1973 г. на «Альфа Хеликс» и 1976 г. (в местах промысла лахтака эскимосами), большая часть беринговоморской популяции лахтака мигрирует в восточную часть Чукотского моря и частично в западную часть моря Бофорта.

Особенности развития ледовых процессов в отдельные годы вносят определенные коррективы в формирование и распределение линных скоплений того или иного вида тюленей. Для прогнозирования перемещения тюленей со щенных залежек и образования линных скоплений большое значение имеет типизация весенних процессов разрушения льдов по отдельным годам и подбора года-аналога на основе многолетнего ряда наблюдений [Федосеев, Ковалев, 1972].

Скопления тюленей на льдах отмечаются также зимой (в ноябре – январе) в период образования льдов. Такие скопления наблюдались в Охотском море [Косыгин и др., 1984; Федосеев, 1986; и др.] и в обобщенном виде представлены на рис. 23. Отметим, что, в отличие от линных и щенных залежек, зимние скопления тюленей кратковременны и непостоянны. В принципе, зимний выход тюленей на лед происходит в тех же районах, что и весной, и, по-видимому, косвенно отражает относительную стабильность популяций отдельных видов, несмотря на сезонные изменения.

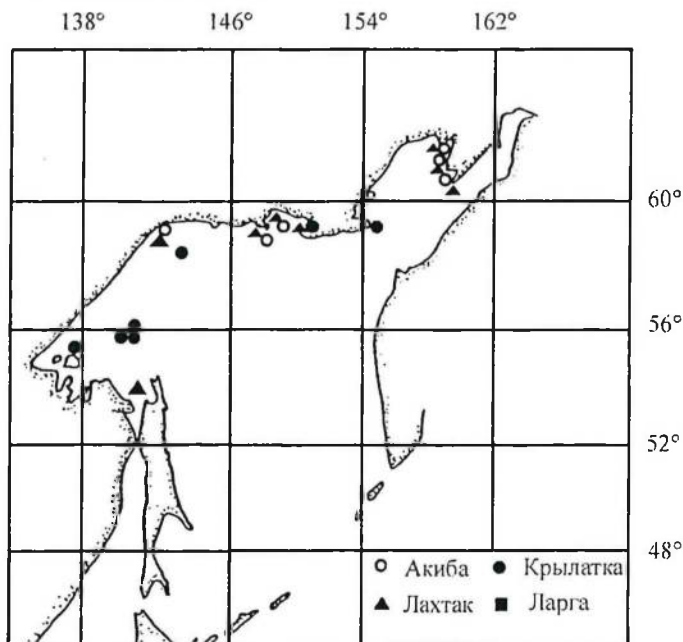


Рис. 23. Основные места концентрации тюленей на льдах в ноябре – январе [Федосеев, 1986]

Распределение тюленей в летний период, после окончательного исчезновения льдов в июле, изучено недостаточно, за исключением береговых лежбищ, образуемых преимущественно ларгой и местами охотоморским лахтаком. Места образования береговых лежбищ этими видами постоянно привлекали внимание исследователей [Фрейман, 1936; Лунь, 1936; Пихарев, 1941; Наумов, 1941; Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1966; Белкин и др., 1969; Чугунков, 1970; Бурканов, 1986; Косыгин и др., 1986; Лагерев, 1988; и др.]. В обобщенном виде распределение береговых лежбищ ларги и лахтака с указанием численности представлено на рис. 24–26.

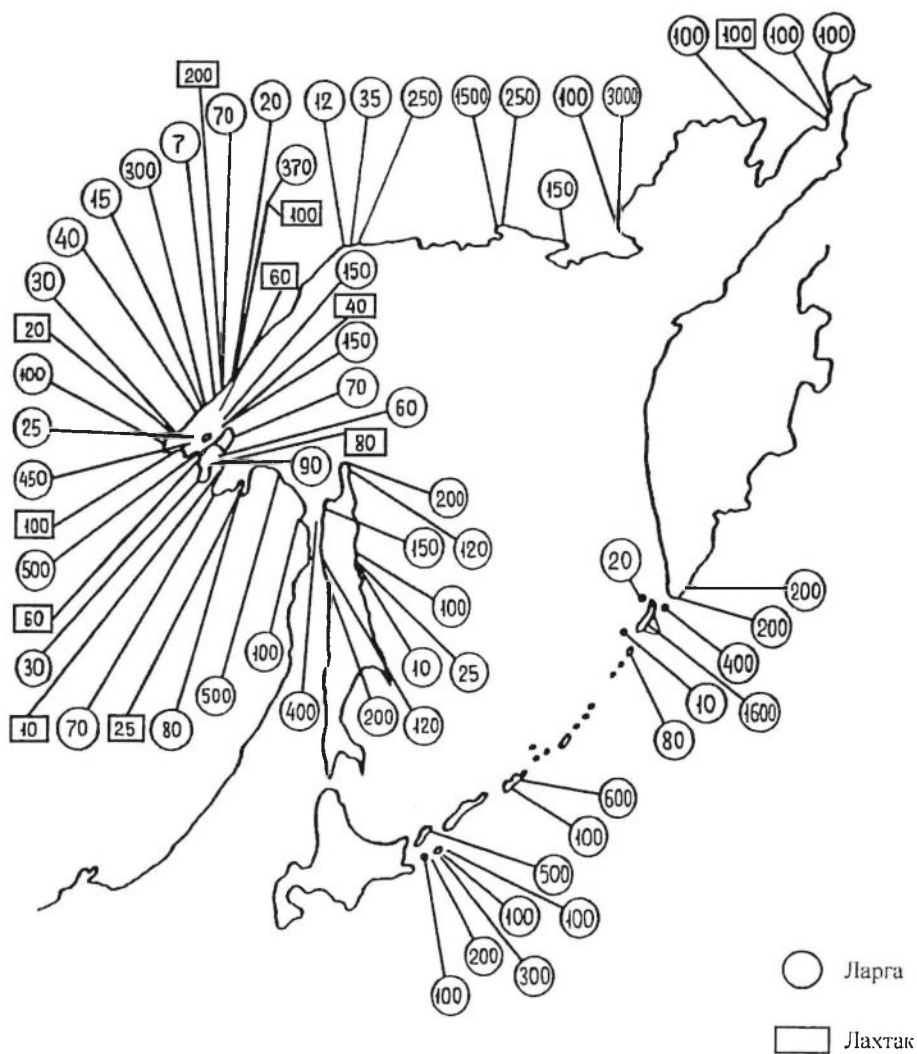


Рис. 24. Расположение береговых лежбищ и численность ларги и лахтака в Охотском море [Косыгин и др., 1986]

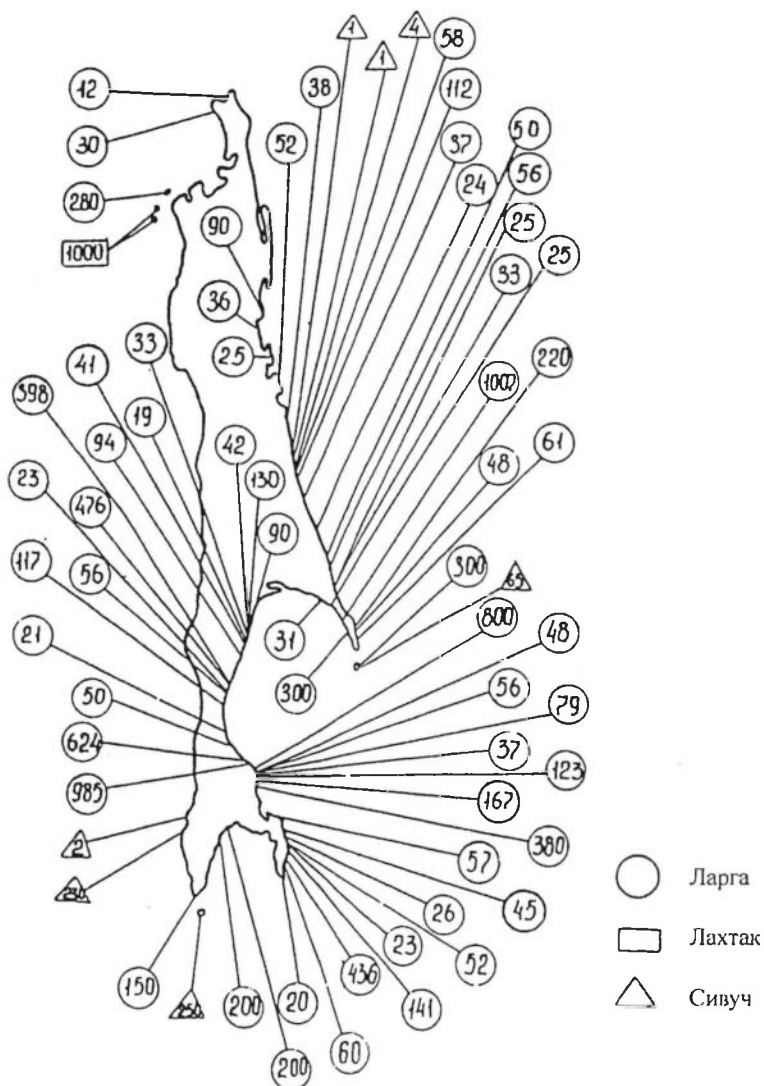


Рис. 25. Расположение береговых лежищ и численность ларги и лахтака на о. Сахалин [Косыгин и др., 1986]

Численность ларги на береговых лежищах Сахалина оценивается в 10 тыс. голов, на материковом побережье Охотского моря – около 30 тыс. [Косыгин и др., 1986], а на западном побережье Камчатки – немногим более 20 тыс. На восточном побережье Камчатки поголовье ларги на лежищах составляет около 20 тыс. [Бурканов, 1986].

Летом, когда ларга питается лососями, ее можно встретить не только в зоне побережий, но и в реках, где нерестятся лососи. При этом звери поднимаются на сотни километров вверх по реке, образуя лежища на островах и косах. Такое явление мы наблюдали в реках Тауйской губы, в р. Анадырь, то же самое характерно для Камчатки [Остроумов, 1967] и других мест.



Рис. 26. Распределение и численность ларги у берегов Камчатки в начале августа 1985 г. [Бурканов, 1986]

Распределение других (кроме ларги) видов ледовых форм тюленей в летний период изучено недостаточно. Можно отметить, что имеются фрагментарные данные о встречах охотоморской кольчатой нерпы у западного побережья [Фрейман, 1936; Никулин, 1937]. По нашим наблюдениям с самолета, этот тюлень встречается по всему побережью Охотского моря во время нерестового хода мойвы и сельди.

1.5. Дифференциация тюленей по возрасту и полу

Каждому виду тюленей свойственно дифференцированное распределение по возрасту и полу, которое имеет определенную специфику по сезонам года [Федосеев, 1965; Косыгин, 1968; Гольцев, Федосеев, 1970; Разливалов, Бухтияров, 1982; и др.].

В репродуктивный период на залежках присутствуют все возрастно-половые группы животных [Федосеев, 1965, 1982; Разливалов, Федосеев, 1982; и др.]. Это обусловлено физиологическими факторами (у взрослых – щенением и спариванием, у неполовозрелых – началом линьки) и, вероятно, социальным инстинктом стадности. Тем не менее пробы, получаемые в это время с небольшого пространства, могут не отражать всего состава популяции. В нашей практике было показано, что побойка одного промыслового бота не отражает состава всей добычи по судну (5–7 ботов) за 1 день [Федосеев, 1965]. На состав побоек и, соответственно, проб может влиять конкретная ледовая ситуация, определяющая поведение и суточную активность тюленей. Так, при береговом промысле кольчатой нерпы в Тауйской губе в марте – апреле, когда тюлени добывались с лодок и ботов за береговым припайным льдом, в образующихся время от времени полыньях, в побойках всегда преобладали самцы и неполовозрелые животные обоего пола. Это обусловлено тем, что данная группа нерп совершала кратковременные (возможно, суточные) миграции из массивов дрейфующих льдов в зону береговой полыньи, в то время как ценные самки постоянно остаются в зоне полей дрейфующего льда. Отметим особое поведение созревающих животных, которые часто добываются в меньшем количестве и порой вообще отсутствуют в пробах.

По наблюдениям с самолета, в репродуктивный период также отмечалась некоторая обособленность взрослых и молодых животных. Молодые присутствовали на льдах, но держались на некотором расстоянии от взрослых, без четко выраженной сегрегации, что в определенной степени маскировалось высокой плотностью тюленей на льдах в сезон размножения.

В первой половине мая процесс дифференциации по полу и возрасту у всех видов дальневосточных тюленей, обитающих на льдах, только начинается, а во второй половине мая и особенно в июне более четко выражен. Это связано с неравномерностью линьки отдельных возрастно-половых групп и обособлением самцов от самок после окончания спаривания.

Представительность проб для популяционного анализа зависит от селективности промысла, обусловленной не только природной дифференциацией тюленей, отмеченной выше, но также от экономической целесообразности получения той или иной продукции. В период 1955–1969 гг. основным видом продукции зверобойного промысла был тюлений жир. По этой причине зверобои, в зависимости от промысловой обстановки, старались брать более крупного зверя. В период 1969–1993 гг. основным доход промысловики получали от меховой продукции и предпочтение, соответственно, отдавалось добыче молодых животных, имеющих лучшее качество меха. Эта селективность промысла отражалась на выборках научных проб для анализа популяций. По этой причине следует уделять особое внимание не только представительности проб, но и характеру подбора материалов для популяционного анализа по отдельным направлениям исследований.

При подборе морфологического материала для детального популяционного исследования, по нашему мнению, признаки, обладающие большой вариабельностью (например, окраску крылатки) трудно использовать по следующим причинам. Массовый сбор материала по тюленям в сезон размножения, когда формируются

более четкие «границы» популяций, затруднен сложностью передвижения судов в сплоченных льдах. Поэтому в лучшем случае удастся получить пробы для характеристики популяций в первой половине мая. Однако чаще всего массовый материал удастся получить во второй половине мая и в июне, по мере разрежения и сокращения площади льдов. В это время, как показано выше, происходят изменения состава залежек тюленей вследствие вынужденного перемещения животных из-за разрушения льдов и дифференциации тюленей по возрасту и полу.

Учитывая отмеченные особенности изменения состава залежек тюленей, сравнение группировок по признакам с большой вариабельностью может привести к абсурдным результатам – ежегодному «открытию» новых популяций в одних и тех же районах. Данное положение было убедительно продемонстрировано на многолетних данных анализа полиморфизма окраски крылатки (подробнее см. гл. III).

В силу указанных причин при подборе материалов для характеристики популяций тюленей пришлось критически отнестись к работам некоторых исследователей, которые рассматривали репрезентативность проб лишь с позиций формальной математической статистики (число животных в пробе), не обращая внимания на природные изменения состава ледовых залежек тюленей, обусловленные сезонными изменениями поведения, интеграции и дифференциации животных.

Представленные в этой главе данные позволяют сделать следующее заключение.

Жизнь ледовых форм ластоногих тесно взаимосвязана со льдами, которые как твердый субстрат используются ими для организации воспроизводства и других жизненных процессов. Поэтому изучение льдов как среды обитания и их роли в формировании пространственной структуры популяций и других вопросах экологии тюленей имеет исключительно важное значение.

Анализ многолетних данных показал, что сроки щенки и продолжительность молочного кормления новорожденных у тюленей коррелированы с весенним разрушением льдов. В большинстве случаев (с учетом видовой и популяционной специфики) щенка и вскармливание проходят в сжатые сроки до периода массового разрушения и таяния льдов. В связи с этим смещение сроков воспроизводства, в зависимости от сроков разрушения льдов, ведет к репродуктивной изоляции отдельных популяций.

Несомненно, существует не только видовая, но и популяционная специфика в выборе льдов для воспроизводства. Это дает основание для выделения репродуктивных экотипов для каждого вида по условиям воспроизводства, формирующихся в тех или иных типах льда и зонах моря.

Несмотря на некоторую зональность распределения репродуктивных экотипов, они существуют не в виде самостоятельных (генетических) объединений внутри популяции, а имеют разное соотношение в отдельных регионах. Вероятно, это служит первопричиной, формирующей весь диапазон изменчивости и облик разных объединений в иерархии вида: от репродуктивных залежек (демов) до отдельных популяций и вида в целом.

Феномен репродуктивного экотипа состоит в том, что микроспецифические условия воспроизводства определяют разную возможность продолжительности выкармливания и сроков лактационного периода и, соответственно, скорости роста новорожденных. Адаптивный смысл репродуктивного экотипа,

с точки зрения неопределенно длительного существования популяции, заключается в том, что в условиях краткосрочных (межгодовых) и долгосрочных (периодических, многолетних) изменений ледовых условий достигается сохранение относительно стабильного воспроизводства за счет существования внутри популяции сформированного диапазона индивидуальных приспособлений к меняющимся ледовым условиям.

Изучение пространственной структуры популяций методом топографирования репродуктивных залежек, путем построения изолиний, характеризующих различную плотность залегания зверей, показало относительную устойчивость ценных залежек по регионам, несмотря на изменения ледовых условий по отдельным годам. В соответствии с этим отмечается устойчивость отдельных популяций в пространстве.

В линный период, вследствие быстрого сокращения площади льдов, а также ослабления конкурентных межвидовых и внутривидовых взаимоотношений, залежки тюленей на льдах слабо дифференцированы по видам и представляют скопления животных из различных распавшихся репродуктивных группировок (демов). При этом в I и II декадах мая скопления тюленей состоят из близлежащих демов, а во второй половине линного периода (III декада мая – июнь) по мере сокращения льдов они могут включать животных не только из разных демов, но и популяций. При этом происходит дифференциация животных по возрастным группам и полу. В связи с этим при сборе материала по тюленям в линный период необходимо учитывать пространственную структуру репродуктивных залежек.

Анализ сезонных изменений распределения тюленей и пространственной структуры их популяций учитывался при характеристике популяций отдельных видов, которые представлены в следующих двух главах.

Глава II. МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕДОВЫХ ФОРМ ТЮЛЕНЕЙ

Численность ледовых форм тюленей и моржа в северной части Тихого океана, несмотря на длительную историю их промысла, оценивать стали сравнительно недавно – с 1960 г., используя при этом 3 направления в определении численности животных. Сначала, основываясь на данных о распределении того или иного вида и статистике промысла, исследователи давали экспертные оценки численности слишком приближенно, с большими интервалами минимума и максимума.

Изучение биологии и промысла тюленей позволило применить биостатистическую оценку численности охотоморской кольчатой нерпы [Федосеев, 1966, 1968] и берингоморской крылатки [Шустов, 1975]. Одновременно стал применяться аэроучет тюленей на льдах в период формирования ценных и линных залежек [Шустов, 1969; Федосеев и др., 1970; Евзеров, Федосеев, 1972; Кенуон, 1972; и др.]. Аэроучетные работы периодически проводились с 1960 до 1991 г., и значительная часть этих данных до сих пор не опубликована. Обобщение результатов по тюленям представлено отдельно по охотоморскому и берингоморскому регионам ввиду некоторых специфических особенностей исследований и биологии видов в этих морях.

II.1. Тюлени Охотского моря

Несмотря на сходство видового состава, ледовые формы тюленей Охотского моря, по сравнению с берингоморскими, имеют некоторые экологические особенности, обусловленные средой обитания, что отражается на их численности. В частности, в Охотском море кольчатая нерпа размножается в полях дрейфующего льда, благодаря чему имеет огромный репродуктивный ареал и самую высокую численность в данном регионе. В то же время в Беринговом море данный вид размножается преимущественно на припайных льдах бухт и заливов. Это ограничивает репродуктивные возможности берингоморской кольчатой нерпы: ее численность ниже по сравнению как с охотоморской, так и с другими видами, размножающимися на дрейфующих льдах [Федосеев, 1984].

В числе других экологических особенностей охотоморских тюленей, влияющих на общую популяционную численность, отметим отсутствие длительных нагульных миграций по сравнению с берингоморскими видами. Особенно ярко это проявляется у бентосоядного лахтака, который из Берингова моря мигрирует на откорм в Чукотское море [Косыгин, 1966; Burns, 1970].

Заслуживает внимания история промысла охотоморских тюленей, так или иначе отражающая численность отдельных видов. Отрывочные сведения о промысле тюленей в Охотском море примерно до 50-х гг. XX столетия позволяют считать, что добыча тюленей коренными народами Севера не превышала 25–35 тыс. голов в год, из которых 50% приходилось на кольчатую нерпу, около 35% – на лахтака и 15% – на ларгу [Федосеев, 1984]. Крылатка почти не добывалась, так как обитает вдали от берегов.

Существенно возросла добыча тюленей с 1955 г., когда начался крупномасштабный промысел со зверобойных шхун в открытом море. До 1968–1969 гг. добыча тюленей не ограничивалась, поэтому данные статистики о промысле этого периода в большей степени отражают численный состав отдельных видов.

К статистическим данным, характеризующим добычу, следует добавить непроизводительные потери в виде утонувших при отстреле или успевающих сойти со льдины в воду тяжелораненых животных. По кольчатой нерпе, лахтаку, ларге такие непроизводительные потери составляют в среднем 25–30%, а по крылатке – 15–20%. С учетом этого гибель животных от промысла всегда выше официальной статистики добытых животных. По нашим расчетам, в годы интенсивного нерегулируемого промысла с 1955 по 1968 г. в среднем, ежегодно добывалось, тыс. голов:

кольчатой нерпы – 78,5;
 крылатки – около 13;
 лахтака – 10,1;
 ларги – 4,6.

Представленные данные статистики добычи отражают соотношение численного состава отдельных видов и согласуются с материалами прямого учета, представленными в табл. 2.

Таблица 2

Данные аэроучета тюленей в Охотском море (тыс. голов)

Год	Акиба		Крылатка		Ларга		Лактак	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1968	600	780	89	116	67	67	179	233
1969	658	855	160	208	136	177	195	253
1974	520	876	133	173	132	172	84	110
1976	530	539	155	201	206	268	96	125
1979	543	706	345	449	189	246	144	187
1981	598	777	315	410	180	234	80	104
1986	641	833	391	508	134	174	110	143
1988	435	565	485	630	120	156	110	143
1989	545	709	343	445	74	96	81	105
1990	546	710	432	562	137	178	73	95

Примечание. 1 – число тюленей, учтенных на льдах; 2 – общее число животных с поправкой на тех, кто мог находиться в воде (около 30%) в момент учета.

Данные, характеризующие численность отдельных видов, представлены в табл. 2. Поправочный коэффициент определялся на основе наблюдений, проведенных в полевых экспедициях с судов и промысловых ботов. Частично эти данные были опубликованы А. П. Шустовым [1969].

Прежде чем перейти к анализу данных многолетнего аэроучета тюленей в Охотском море, следует пояснить некоторые особенности проведения работ, обусловленные экологией отдельных видов, ледовыми условиями того или иного года, а также финансовым обеспечением авиаработ.

Как было показано в главе I, кольчатая нерпа и лактак в Охотском море формируют ценные и линные залежки на дрейфующих льдах, расположенных в зоне шельфа не далее 200-метровой изобаты глубин. Крылатка и ларга в Охотском море в основном тяготеют к поясу битых массивов льдов, удаленных на 30–50 км от морской кромки льдов [Федосеев, 1997]. Поэтому из-за ограниченных финансовых средств в отдельные годы возникали трудности в равномерном охвате аэроучетом всех видов, особенно в годы максимального (до 95%) покрытия площади моря льдами. Как правило, в такие годы виды, обитающие в зоне шельфа, обследовались более полно, чем те, которые обитают в зоне кромки льдов.

При организации аэроучетных работ принималось во внимание также состояние популяций отдельных видов, с учетом интенсивности и масштабов их освоения промыслом. Более полно аэроучет проводился по кольчатой нерпе, как основному промысловому виду в Охотском море. После 1976 г. большое внимание стало уделяться также крылатке в связи с наметившейся тенденцией феноменального подъема ее численности.

Численность кольчатой нерпы по животным, учтенным на льдах, в период аэроучетов с 1968 по 1990 г. колебалась в пределах 520–660 тыс. голов, а с поправкой на число особей, находящихся в воде, – от 676 до 855 тыс. голов. Этот диапазон колебаний невысок – в пределах 20%. Отклонение данных за 1988 г. объясняется тем, что аэроучет кольчатой нерпы был неполным по техническим причинам.

Среднемноголетняя численность кольчатой нерпы в Охотском море составляет, по данным аэроучетов, 725 тыс. голов (с поправкой на число животных в воде). По отдельным регионам (популяциям) поголовье данного вида составляет, тыс. голов: зал. Шелихова – 110, северо-западная часть моря (от Тауйской губы до Шантарских островов) – 485, воды Восточного Сахалина – 130.

Численность кольчатой нерпы снижалась с 1968 по 1979 г., затем до 1986 г. наблюдался подъем численности, после чего до 1990 г. вновь наметилось снижение. Период колебаний между двумя максимумами, включая спад и подъем численности, составил примерно 18 лет. Высока вероятность того, что ход такого изменения численности кольчатой нерпы в Охотском море отражает естественный процесс, так как промысел в эти годы сильно лимитировался и слабо влиял на ход природных процессов в популяциях этого вида.

Оценка численности кольчатой нерпы, данная биостатистическим методом в 1966 г., составляла 800 тыс. голов [Федосеев, 1968], т. е. почти соответствует данным аэроучета 1968–1969 гг.

Вторым по численности видом среди тюленей Охотского моря является крылатка. Этот вид ведет пелагический образ жизни, поэтому сведения о его биологии до начала коммерческого судового промысла оставались почти неизвестными, и биологи считали крылатку малочисленным видом [Burns, 1970].

Несомненно, активный судовый промысел крылатки, изымавший в период 1955–1969 гг. (с учетом непроизводительных потерь) в среднем до 13 тыс. голов ежегодно, мог снижать численность поголовья. Это подтверждалось и анализом возрастно-половой структуры. В то же время относительно невысокая численность крылатки в период 1968–1976 гг., когда промысел лимитировался, возможно, обуславливалась не только прошлым влиянием промысла (до 1969 г.), но и неблагоприятными природными условиями воспроизводства.

В конце 1970-х гг. начался быстрый подъем численности крылатки, что явилось следствием ограничительных мер ее промысла и одновременно сопутствующими благоприятными условиями воспроизводства. Это было подтверждено исследованиями, согласно которым отмечена четкая тенденция ускоренного роста и более раннего созревания животных на протяжении последних 10 лет [Федосеев, Волохов, 1991]. Если в 1960-е гг. самки крылатки в массе начинали плодоносить в 3–4 года, то со второй половины 1970-х гг. – в 2–3 года, а некоторые самки даже впервые овулировали по достижении одного года [Шустов, 1965; Федосеев, 1973; Федосеев, Волохов, 1991; и др.].

Таким образом, согласно данным аэроучета, численность крылатки в многолетнем плане может колебаться от 200 тыс. до 630 тыс. голов (среднемноголетняя – 370 тыс. голов). В центральной северо-западной части Охотского моря численность крылатки достигает 210 тыс., у северо-восточного побере-

жья Сахалина – 110 тыс. и в зал. Терпения и прилегающей к нему акватории – 50 тыс. голов.

Лахтак, в отличие от других тюленей, в большей степени тяготеет к прибрежной мелководной зоне, так как питается бентосом. По условиям воспроизводства лахтак привержен к зонам шельфовых серых и серо-белых льдов, хотя может встречаться и в массивах белых льдов, имеющих вкрапления серых типов льда, на которых непосредственно образует залежки.

Как отмечалось в предыдущей главе, новорожденные щенки лахтака могут рано сходить в воду и менять места пребывания. По указанным причинам аэроучет лахтака проводить порой очень сложно. В связи с этим нам представляется, что более объективно уровень численности лахтака отражают максимальные цифры аэроучета, полученные в 1968–1969 гг.

Говорить о каких-либо природных колебаниях численности этого вида по материалам аэроучета очень сложно. С уверенностью можно сказать лишь только то, что для более полного выявления численности лахтака требуется очень плотная сетка трансект, что всегда ограничено финансовыми возможностями.

Активная коммерческая добыча лахтака велась в 1955–1969 гг., когда наибольшим спросом пользовался тюлений жир. Поэтому лахтак как самый крупный тюлень был предпочтительной добычей зверобоев. В эти годы средняя многолетняя добыча лахтака составляла 10,1 тыс. голов.

С развитием мехового направления промысла с 1969 г. лахтак как вид, не имеющий меховой ценности, потерял значение для коммерческого промысла. В связи с этим, начиная с 1969 г. численность лахтака в Охотском море зависела только от природных факторов.

Принимая во внимание сказанное, среднемноголетний уровень численности лахтака в Охотском море нами оценивается в 200–250 тыс. голов, в том числе в водах Восточного Сахалина – в 60–75 тыс. голов.

Максимальная численность охотоморской ларги (см. табл. 2) составляла округленно 250–270 тыс. голов во второй половине 1970-х гг. (примерно 15–20% – в водах Восточного Сахалина). Эта цифра ближе к природному уровню численности этого тюленя по сравнению с другими годами учета, когда обследование залежек ларги часто было неполным.

В северной части Охотского моря, где наиболее высок уровень численности ларги в репродуктивный период, залежки слишком удалены от берега и аэропортов базирования, что затрудняет учет по техническим причинам, не позволяя сделать достаточно плотную сетку трансект для полного учета животных. У Восточного Сахалина залежки ларги очень дисперсны, что также затрудняет проведение полного учета.

Подводя итоги оценки численности охотоморских тюленей в период 1968–1990 гг., можно констатировать, что средний многолетний уровень отдельных видов, согласно нашим данным, характеризуется следующими цифрами, тыс. голов:

кольчатая нерпа – 650–750;

крылатка – 350–450;

лахтак – 200–250;

ларга – 180–240.

Общая численность всех видов охотоморских тюленей нами оценивается в среднем в 1,4–1,7 млн голов.

II.2. Тюлени Берингова моря

История промысла берингоморских тюленей связана с развитием быта коренного населения Чукотки и Аляски, а также с коммерческим промыслом этих животных.

На определенных этапах истории коренные народности Севера добывали тюленей больше, чем в последние 2–3 десятилетия. Например, добыча кольчатой нерпы по всей Чукотке сравнительно недавно, в 1940–1950 гг., достигала 40 тыс. голов, в то время как за последние 30 лет не превышала максимум 7–8 тыс. голов, включая побережье Берингова и Чукотского морей. Снижение берегового охотничьего промысла тюленей связано с изменением социального уклада жизни коренного населения и все большей миграцией людей из мелких поселений (стойбищ) в крупные поселки. Несмотря на сокращение промысла тюленей, анализ статистических данных представляет интерес как показатель антропогенного воздействия на численность животных в тот или иной период истории их освоения.

Нами анализируются данные добычи тюленей в период 1961–1990 гг., т. е. с момента организации коммерческого промысла со стороны России. Отметим, что судовой промысел использовал в основном крылатку, ларгу и лахтака на ледовых залежках, расположенных большей частью вдали от берегов, в зоне кромки льдов. Береговые охотники Чукотки и Аляски главным образом добывали кольчатую нерпу, обитающую в прибрежной зоне бухт и заливов, а также лахтака на путях прибрежной миграции из Берингова в Чукотское море и обратно.

До 1969 г. судовой промысел вел добычу без ограничений, а после была запрещена коммерческая добыча лахтака и кольчатой нерпы, которые стали приоритетом охоты коренного населения Чукотки и Аляски.

Судам разрешалась лишь лимитированная добыча крылатки и ларги, поскольку береговой промысел этих тюленей почти не ведется из-за удаленности их обитания на льдах в открытой части моря.

С учетом отмеченных особенностей промысла тюленей представлен анализ статистики их добычи по осредненным данным в отдельные периоды.

Добыча кольчатой нерпы в экономической зоне России Берингова моря в период 1961–1969 гг. ежегодно составляла в среднем 5,1 тыс. голов, а с учетом непроизводительных потерь (25%) – 6,4 тыс. В последующие годы среднегодовая добыча до 1990 г. не превышала 3,3 тыс., или с потерями – 4,1 тыс. голов. К сожалению, в нашем распоряжении нет данных о добыче этого вида на Аляске.

Уровень добычи лахтака до 1969 г. составлял около 5 тыс., а с потерями – 6,5 тыс. голов ежегодно. В последующие годы (до 1990 г.), вследствие запрета добычи лахтака судами, среднегодовое изъятие этого тюленя снизилось до 2,3 тыс. голов (с потерями – 3 тыс.). С учетом промысла лахтака на Аляске [Nelson et al., 1982] среднегодовая добыча достигала 7 тыс. до 1969 г. и около 4 тыс. голов в последующем до 1990 г.

Промысловое использование ларги в Беринговом море в основном связано с развитием коммерческого судового промысла России. В период 1961–1969 гг. ларга в меньшей степени использовалась зверобойными судами, так как в это время не было спроса на меховую продукцию и зверобои, заинтересованные в получении жирно-мясной продукции, предпочитали охотиться на лахтака и крылатку. Среднегодовая добыча ларги зверобойными судами в этот период составляла 2 тыс. голов (с потерями – 2,6). С развитием мехового направления промысла ларга стала эксплуатироваться более интенсивно и ее добыча в период 1969–1985 гг. ежегодно составляла в среднем 3,7 тыс. голов (4,8 тыс., включая

потери). В последние 5 лет (1986–1990 гг.) добыча ларги лимитировалась и среднегодовая добыча снизилась до 1,6 тыс. голов. Береговым промыслом как на Чукотке, так и в Аляске ларга осваивается слабо, и ее добыча носит случайный характер.

Таким образом, анализ статистических данных промысла тюленей в Беринговом море показал, что их общая добыча значительно ниже, чем в Охотском море и, соответственно, уровень их численности должен быть ниже в Беринговом море. Это общее заключение согласуется с данными аэроучетов, приведенными ниже.

Согласно первым оценкам на основе биостатистики, численность берингоморской крылатки перед началом ее активного судового промысла могла составлять 115–120 тыс. голов [Шустов, 1975].

На основе первого аэроучета, проведенного по разреженным трансектам с самолета ледовой разведки в период 1963–1964 гг., численность этого тюленя оценивалась не более 80–90 тыс. голов [Шустов, 1969].

Наши данные по аэроучету тюленей на льдах Берингова моря сведены в табл. 3. Отметим, что наиболее полно в этой таблице представлены данные по крылатке и ларге. Это обусловлено тем, что при аэроучете обследовались дрейфующие льды, где обитают эти виды, особенно в зоне прикромочных льдов.

Таблица 3

Данные аэроучета численности тюленей в западной части Берингова моря (тыс. голов)

Год	Акиба		Крылатка		Ларга		Лактак	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1974	–	–	73	95	107	139	67	87
1976	130	169	65	84	110	143	44	57
1979	127	165	103	134	107	134	64	83
1987	75	97	107	139	60	78	65	84

Кольчатая нерпа в Беринговом море, как отмечалось выше, обитает преимущественно в бухтах и заливах, где требуется специальный учет по маршрутам, проложенным непосредственно по льдам, или с небольших самолетов или вертолетов. К сожалению такие учеты не проводились. В связи с этим, в табл. 3 отражена лишь небольшая часть поголовья кольчатой нерпы, обитающая на дрейфующих льдах Берингова моря. В зоне прибрежных, припайных льдов учет кольчатой нерпы проводился только в Карагинском заливе и от м. Наварин до Анадырского лимана, где открытые побережья не препятствовали полетам.

Согласно табл. 3, максимальная численность кольчатой нерпы в западной части Берингова моря составила около 170 тыс. голов.

Дж. Бернс, экстраполируя полученные им данные по плотности залежек кольчатой нерпы в бухтах и заливах Аляски (8,4–10,8 голов на квадратную милю) на всю зону льдов Берингова и Чукотского морей, оценил общую численность этого тюленя в пределах 1–1,5 млн голов [Burns, 1986]. Нам такая численность кольчатой нерпы кажется завышенной, так как нельзя показатели плотности скопления этого тюленя, полученные в прибрежных льдах, экстраполировать на всю зону таких же льдов (не говоря уже о дрейфующих льдах) всего региона. Несмотря на широкое распространение, кольчатая нерпа локализуется компактными поселениями, спорадически разбросанными в определенных типах льда, а не повсеместно [Федосеев, 1997].

Численность крылатки (см. табл. 3) показывает тенденцию роста, что хорошо согласуется с демографическими изменениями в популяции этого тюленя [Шустов, 1969, 1975; Федосеев, Волохов, 1991; и др.]. Как показано выше, поголовье берингоморской крылатки перед началом судового промысла в 1961 г. оценивалось в 120 тыс. голов, в последующие годы (до 1969 г.) в результате нерегулируемого промысла произошло снижение. Однако введение ограничительных мер на добычу способствовало росту численности, и ее поголовье к 1987 г. вновь достигло 140 тыс. голов.

Поголовье ларги в западной части Берингова моря, от Озерновского и Карагинского заливов до Анадырского залива, включая массив льдов до 174 з. д., составило немногим более 140 тыс. голов (см. табл. 3).

Численность лахтака в западном секторе Берингова моря по нашим данным не превышала 83–87 тыс. голов. Эти данные несомненно занижены и не согласуются со среднемноголетними показателями добычи, представленными выше. Поэтому материалы американских исследователей, оценивающих поголовье берингоморского лахтака в 250–300 тыс. голов [Kenyon, 1972; Nelson et al., 1982], ближе к природной численности этого тюленя.

Внести какие-либо коррективы в оценку численности других видов (кольчатая нерпа, ларга, крылатка), учитывая их обитание в восточной части моря, затруднительно. Тем не менее, основываясь на совместных российско-американских исследованиях [Braham et al., 1984] и американских [Kenyon, 1972; Burns, 1986; и др.], можно сказать, что в экономической зоне США в Беринговом море обитает примерно 50% популяции ларги, лахтака и кольчатой нерпы и около 30% крылатки. Следовательно, численность всех видов тюленей может быть увеличена на эти величины, за исключением лахтака, общая оценка поголовья которого приведена выше по данным американских исследователей.

Таким образом, анализ многолетних данных аэроучетов (1960–1990 гг.) ледовых форм ластоногих северной части Тихого океана показал, что средний многолетний уровень численности отдельных видов по регионам оценивается в следующих пределах. В Охотском море, тыс. голов: кольчатая нерпа – 650–750; крылатка – 350–450; лахтак – 200–250; ларга – 180–240.

В западной части Берингова моря средний многолетний уровень этих животных составляет, тыс. голов: кольчатая нерпа – 170; крылатка – 140; ларга – 140. Численность всей популяции берингоморского лахтака – 250 тыс. голов.

Глава III. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ ТЮЛЕНЕЙ

В Охотском, Беринговом и Японском морях, а также прилегающих районах Арктики каждый вид ледовых форм тюленей образует несколько популяций, которые в той или иной степени изучались разными исследователями на протяжении многих лет. Поскольку многие исследования были направлены в основном на обеспечение промысла, до сих пор не все материалы опубликованы.

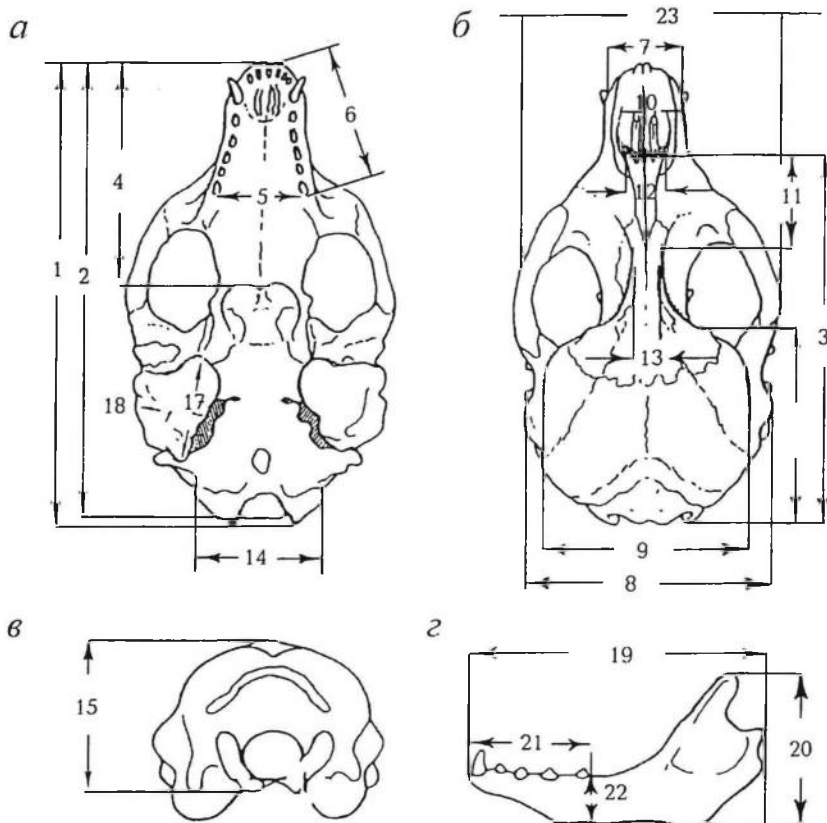


Рис. 27. Схема основных измерений черепа тюленей (по [Чапский, 1963; Федосеев, Яблоков, 1965; и др.]).

Вид черепа: *а* – базальная, *б* – дорсальная, *в* – затылочная поверхности; *г* – нижняя челюсть. 1 – общая длина черепа; 2 – длина основания черепа; 3 – затылочно-носовая длина; 4 – длина нёба; 5 – ширина нёба; 6 – длина верхнего зубного ряда; 7 – ширина рыла; 8 – мастоидная ширина; 9 – ширина мозговой коробки; 10 – ширина ноздрей; 11 – длина носовых костей; 12 – ширина носовых костей; 13 – межглазничная ширина; 14 – кондиллярная ширина; 15 – высота черепа; 16 – высота скуловой дуги; 17 – длина слуховой капсулы; 18 – ширина слуховой капсулы; 19 – длина нижней челюсти; 20 – высота нижней челюсти; 21 – длина нижнего зубного ряда; 22 – высота нижней челюсти за последним коренным зубом; 23 – скуловая ширина. Номера отдельных признаков в таблицах для различных видов могут не совпадать с данной схемой

В этой главе предпринята попытка объединить разрозненные публикации и имеющиеся материалы по характеристике популяций отдельных видов и на этой основе по-новому оценить внутривидовую и популяционную структуру этих животных в западной части Северной Пацифики.

Решение поставленной задачи осуществлялось на основе морфологического и экологического подходов путем анализа данных из различных частей ареала с учетом изложенных выше сезонных изменений пространственной структуры каждого вида.

Морфологические признаки, используемые для характеристики и разграничения популяций, достаточно полно освещены в литературе [Чапский, 1963; Яблоков, 1966; Шустов, 1970; Косыгин, Потелов, 1971; Федосеев и др., 1979; и др.].

Подробный анализ системы признаков при изучении полиморфизма ластоногих [Соболевский, 1988] избавляет нас от необходимости вновь обращаться к этому вопросу. Поэтому ограничимся иллюстрацией схемы основных промеров (рис. 27) и качественных альтернативных признаков (рис. 28–30) черепа тюленей, которые использовались большинством отечественных исследователей.

В то же время еще раз отметим, что интерпретация морфологических различий между популяциями, основанная только на формальных статистических различиях между изучаемыми выборками, в ряде случаев имеет дискуссионный характер, на что будет обращено внимание далее.

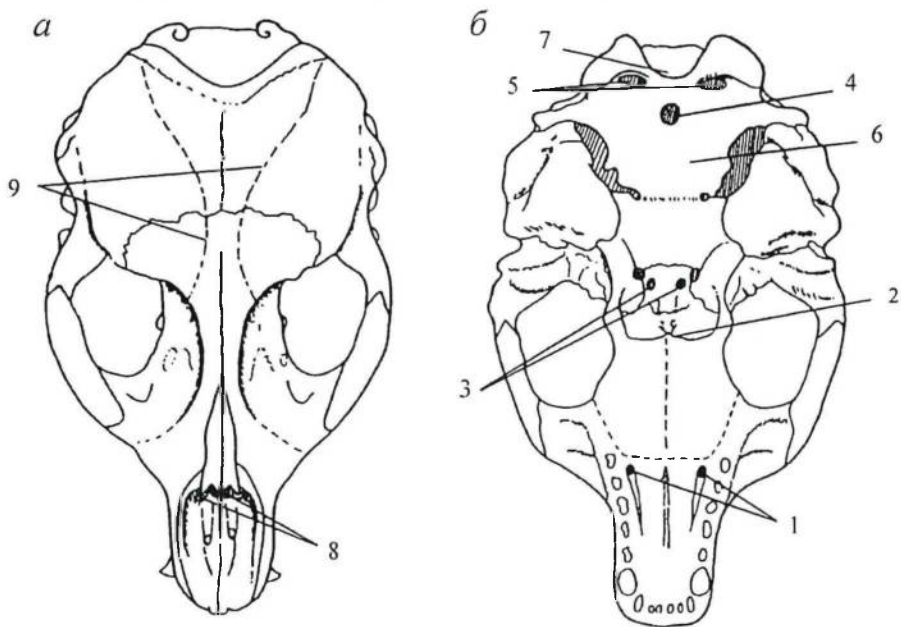


Рис. 28. Схема строения черепа и расположения основных качественных признаков тюленей: *а* – вид сверху; *б* – вид снизу. 1 – задненёбные отверстия; 2 – задний край костного нёба; 3 – отверстия на теле клиновидной кости; 4 – отверстие на основной затылочной кости; 5 – отверстия под мышелками; 6 – форма основной затылочной кости в области яремных отверстий; 7 – форма выемки в мышелках; 8 – нижний край носовых костей; 9 – продольные гребни на лобно-теменных костях [Федосеев и др., 1979]

Экологический анализ популяций ледовых форм тюленей, кроме описанных репродуктивных экотипов, пространственной структуры и численности, включает характеристики возрастного и полового состава, созревания животных, величины рождаемости, пополнения и выживаемости, а также демографического потенциала в отдельных популяциях, и особенности питания по сезонам года.

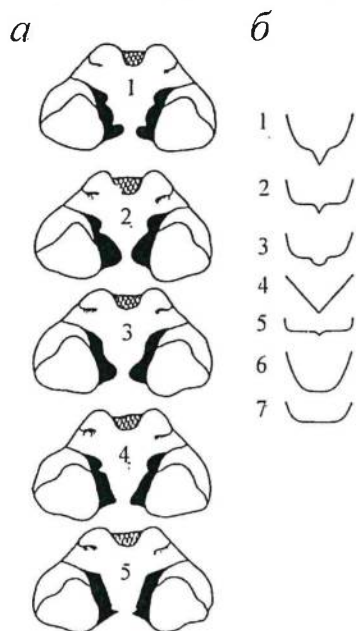


Рис. 29. Вариации основной затылочной кости в области яремных отверстий (а) и заднего края костного нёба (б) кольчатой нерпы. Цифры означают тип строения (по [Федосеев и др., 1979])

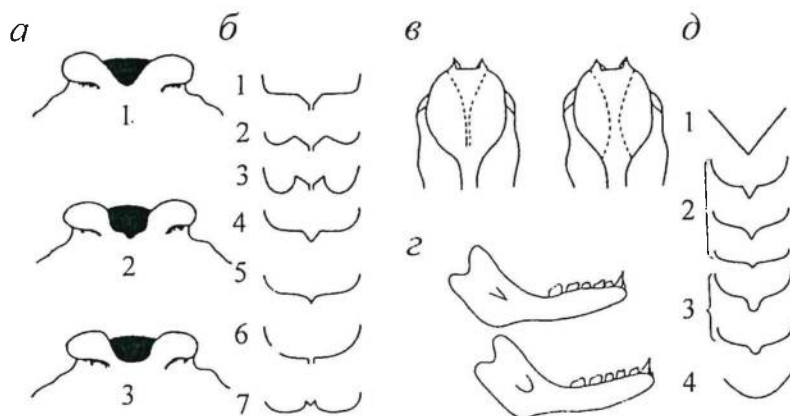


Рис. 30. Вариации формы выемки в мышелках (а) и заднего края костного нёба (б) у крылатки; продольных гребней в области лобно-теменных костей (в); формы нижнечелюстного отверстия (г) и заднего края костного нёба (д) у ларги. Цифры означают тип строения (по [Федосеев и др., 1979])

Методологический подход к данным вопросам достаточно хорошо освещен в общих сводках по экологии животных [Дажо, 1975; Коли, 1979; Пианка, 1981; и др.] и обзорных публикациях по биологии тюленей [Федосеев, 1974; Гептнер и др., 1976; и др.].

III.1. Кольчатая нерпа (*Phoca (Pusa) hispida*)

Кольчатая нерпа (акиба) – самый многочисленный вид среди ледовых форм тюленей в северотихоокеанском регионе (см. табл. 2, 3) и широко распространен по всей Арктике.

Первоначально в дальневосточных морях было описано два подвида: *Pusa (Phoca) hispida ochotensis*; *Pusa (Phoca) h. krascheninnikov* [Наумов, Смирнов, 1935; Огнев, 1935], которые без какой-либо ревизии были включены в более поздние таксономические сводки [Sheffer, 1958; Чапский, 1963; и др.]. Однако проведенное морфологическое сравнение между нерпами, обитающими в юго-восточной части Баренцева моря и Берингова пролива, вообще не показало каких-либо различий [Федосеев, Назаренко, 1970]. Проведенные широкие морфологические сравнения кольчатых нерп из Чукотского, Берингова морей показали, что различия обусловлены, по-видимому, конкретными условиями обитания, а не географической удаленностью [Федосеев, 1975; Федосеев, Минеев, 1986].

В связи с этим нами было предложено разграничивать два экотипа у данного вида: нерпа, размножающаяся на припайных льдах, и нерпы, живущие на дрейфующих льдах [Федосеев, 1967, 1975]. Это побудило канадских исследователей к более широкому изучению распределения кольчатой нерпы в Канадской Арктике. В результате была обнаружена большая размножающаяся на дрейфующих льдах популяция этого тюленя в Баффиновом заливе [Finley et al., 1983].

К сожалению, сложившийся благодаря замечательным исследованиям Я. Мак-Ларена [McLaren, 1958] стереотип о кольчатой нерпе как о тюлене припайных льдов все еще вызывает сомнения в правомочности выделения экотипов у данного вида [Smith, 1987]. Несогласованность мнений о внутривидовой таксономической иерархии не только по кольчатой нерпе, а также по другим тюленям [Гептнер и др., 1976] еще раз свидетельствует, что структура вида и его эволюционное развитие могут быть изучены только на основе широкого популяционного подхода.

III.1.1. Охотское море

Первая попытка популяционного анализа морфологических особенностей кольчатой нерпы в Охотском море была сделана еще в начале 1960-х гг. [Федосеев, Яблоков, 1965; Яблоков, 1966; Федосеев, 1967; Федосеев и др., 1979; и др.]. Теперь эти исследования позволяют прежде всего сопоставить морфологические характеристики кольчатой нерпы за разные годы внутри одного и того же района и на большем материале проверить особенности нерп по регионам.

Отметим, что на протяжении длительного периода исследований популяционной структуры кольчатой нерпы в Охотском море были выявлены три популяции: зал. Шелихова; северо-западная (от Тауйской губы до Шантарских островов) и восточносахалинская [Федосеев, 1967, 1984].

В зал. Шелихова анализ морфологических признаков проведен в северной части (Гижигинская губа [Федосеев, Яблоков, 1965]) и в южной (Ямская губа [Федосеев и др., 1979]). Отметим, что в районе Ямской губы выборки были получены дважды – в 1974 и 1975 г. По срокам сбора материала существенных различий нет (звери добывались в мае).

Промеры черепов (мм) кольчатой нерпы из разных популяций

Признак	Зал. Шелихова		
	Гижигинская губа, 1965 г.	Ямская губа, 1979 г.	
	Самцы	Самцы	Самки
	М ± m	М ± m	М ± m
1. Общая длина черепа	165,7 ± 1,15	166,2 ± 0,7	158,9 ± 0,6
2. Длина основания черепа	155,4 ± 1,32	156,3 ± 0,7	148,5 ± 0,7
3. Затылочно-носовая длина	139,9 ± 1,42	140,0 ± 0,8	134,0 ± 0,6
4. Длина нёба	66,6 ± 0,87	67,9 ± 0,8	65,0 ± 0,5
5. Ширина нёба	33,4 ± 0,56	34,5 ± 0,3	33,3 ± 0,3
6. Длина верхнего зубного ряда	54,1 ± 0,81	51,4 ± 0,3	49,7 ± 0,3
7. Ширина рыла	26,2 ± 0,70	25,0 ± 0,3	23,9 ± 0,3
8. Мастоидная ширина	99,3 ± 1,04	99,1 ± 0,8	95,5 ± 0,6
9. Мозговая ширина	82,1 ± 0,88	82,0 ± 0,5	80,2 ± 0,6
10. Ширина ноздрей	22,0 ± 0,52	22,2 ± 0,3	20,8 ± 0,2
11. Длина носовых костей	37,8 ± 1,13	36,2 ± 0,8	35,4 ± 0,4
12. Ширина носовых костей	11,9 ± 0,36	11,4 ± 0,2	10,6 ± 0,2
13. Межглазничная ширина	5,6 ± 0,26	5,8 ± 0,2	5,2 ± 0,1
14. Кондиллярная ширина	52,1 ± 0,46	52,8 ± 0,4	51,3 ± 0,4
15. Высота черепа	56,0 ± 0,49	57,1 ± 0,4	55,2 ± 0,3
16. Высота скуловой дуги	16,2 ± 0,44	15,8 ± 0,4	15,9 ± 0,5
17. Длина слуховой капсулы	33,5 ± 0,29	32,2 ± 0,5	31,9 ± 0,3
18. Ширина слуховой капсулы	35,2 ± 0,41	35,1 ± 0,3	34,0 ± 0,2
19. Длина нижней челюсти	103,4 ± 0,99	103,9 ± 1,2	99,3 ± 0,5
20. Высота нижней челюсти	44,1 ± 0,94	65,1 ± 0,6	61,5 ± 0,8
21. Длина нижнего зубного ряда	44,9 ± 0,45	45,1 ± 0,3	43,6 ± 0,4
22. Высота нижней челюсти за последним коренным зубом	16,7 ± 0,49	17,4 ± 0,2	16,0 ± 0,2
23. Скуловая ширина	–	98,7 ± 0,5	94,7 ± 0,9
24. Длина лицевой части	–	89,3 ± 0,6	85,3 ± 0,4
25. Длина мозговой части	–	77,2 ± 0,6	73,4 ± 0,5
26. Длина скуловой кости	–	44,4 ± 0,5	43,3 ± 0,5
27. Возраст (лет)	13,8 ± 1,55	13,7 ± 0,9	14,1 ± 0,7
	П = 11	П = 37	П = 43

Примечание. П – количество в пробе.

К особенностям рассматриваемых районов относится то, что льды в Гижигинской губе раньше выносятся к югу (начиная с III декады апреля) и могут дрейфовать до Ямской губы, которая аккумулирует льды, взломанные в процессе весеннего разрушения и дрейфа, почти со всего зал. Шелихова. Эти льды здесь долго сохраняются благодаря Ямскому круговороту поверхностной циркуляции вод [Маркина, Чернявский, 1984].

Сравнение выборок кольчатой нерпы из Гижигинской и Ямской губ, а также за два года в последней, как и следовало ожидать, показало почти полную идентичность выборок по пластическим признакам черепов (табл. 4).

Таблица 4

Охотского моря [Федосеев, Яблоков, 1965; Федосеев и др., 1979]

Северо-западная		Востоchnосахалинская			
Тауйская губа, 1965 г.		р-н Шантарских островов, 1979 г.		зал. Терпения, 1979 г.	
Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
М ± m	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m
163,3 ± 2,07	159,4 ± 1,4	164,6 ± 1,4	159,5 ± 1,3	164,6 ± 1,7	158,4 ± 0,8
153,3 ± 1,74	149,9 ± 0,77	154,0 ± 1,5	148,6 ± 1,3	154,0 ± 1,9	148,0 ± 1,9
139,2 ± 1,34	133,7 ± 0,73	140,0 ± 1,2	135,6 ± 1,0	139,1 ± 1,4	134,0 ± 0,6
66,2 ± 1,2	65,1 ± 0,88	66,0 ± 0,9	63,7 ± 1,0	67,2 ± 1,2	67,9 ± 0,9
33,6 ± 0,98	31,7 ± 0,39	35,9 ± 0,6	33,7 ± 0,4	34,1 ± 0,7	32,8 ± 0,7
56,1 ± 1,39	51,9 ± 0,54	51,2 ± 0,6	49,6 ± 0,6	51,5 ± 0,6	49,5 ± 0,3
26,0 ± 0,59	24,0 ± 0,43	26,2 ± 0,4	23,3 ± 0,3	25,7 ± 0,7	23,9 ± 0,2
98,2 ± 1,19	95,6 ± 0,59	100,3 ± 0,7	95,3 ± 0,8	98,0 ± 1,3	94,5 ± 0,5
82,1 ± 0,83	80,0 ± 0,51	82,5 ± 0,8	79,0 ± 0,9	83,0 ± 0,7	79,8 ± 0,4
21,8 ± 0,62	19,9 ± 0,33	22,1 ± 0,4	20,4 ± 0,3	22,3 ± 0,3	20,6 ± 0,2
36,1 ± 2,0	35,0 ± 0,69	35,0 ± 1,2	34,8 ± 0,8	35,9 ± 1,1	34,9 ± 0,6
11,6 ± 0,49	10,8 ± 0,29	11,3 ± 0,2	10,8 ± 0,2	11,7 ± 0,3	10,6 ± 0,2
5,0 ± 0,41	5,3 ± 0,21	5,7 ± 0,2	5,9 ± 0,2	5,9 ± 0,2	5,4 ± 0,1
53,6 ± 0,74	52,4 ± 0,45	52,9 ± 0,5	50,7 ± 0,5	52,7 ± 0,6	51,2 ± 0,3
55,7 ± 0,84	53,6 ± 0,52	57,7 ± 0,4	55,8 ± 0,6	57,3 ± 0,8	55,3 ± 0,3
16,6 ± 0,36	15,9 ± 0,28	—	—	15,9 ± 0,5	14,9 ± 0,2
34,2 ± 0,68	33,0 ± 0,39	34,2 ± 0,6	33,5 ± 0,4	32,8 ± 0,6	33,1 ± 0,3
34,2 ± 0,82	34,3 ± 0,35	35,6 ± 0,5	34,6 ± 0,4	35,3 ± 0,3	34,0 ± 0,2
103,4 ± 1,29	98,7 ± 0,77	102,3 ± 1,2	99,4 ± 1,0	102,7 ± 1,0	98,9 ± 0,7
43,6 ± 0,45	42,7 ± 0,56	63,4 ± 1,5	61,5 ± 0,8	62,5 ± 1,8	59,7 ± 0,6
46,0 ± 0,70	43,3 ± 0,47	45,0 ± 0,4	43,9 ± 0,6	44,1 ± 0,6	43,4 ± 0,3
16,2 ± 0,39	15,7 ± 0,31	16,8 ± 0,4	16,4 ± 0,3	16,8 ± 0,4	15,7 ± 0,2
—	—	99,5 ± 1,4	93,6 ± 0,7	99,5 ± 0,9	94,9 ± 0,5
—	—	86,3 ± 0,9	85,4 ± 0,8	88,0 ± 1,3	88,4 ± 0,7
—	—	78,3 ± 0,9	74,2 ± 0,8	75,1 ± 1,7	72,3 ± 0,7
—	—	44,8 ± 0,9	42,8 ± 0,6	45,0 ± 0,4	43,3 ± 0,4
16,4 ± 0,67	11,1 ± 1,09	12,9 ± 1,7	11,0 ± 0,9	12,7 ± 1,6	13,4 ± 0,9
Π = 9	Π = 17	Π = 11	Π = 19	Π = 10	Π = 33

В то же время были выявлены альтернативные (качественные) признаки, по которым выборки в Ямской губе отличались с высокой достоверностью в разные годы (табл. 5 и табл. 6). Этот факт указывает, во-первых, что различные признаки могут отражать разный уровень внутривидовой и популяционной дифференциации, а во-вторых, что залежки акибы, на которых отстреливают зверя и берут пробы в том или ином районе, могут быть неоднородны по составу.

Принцип формирования более или менее обособленных залежек акибы, как и других тюленей, остается пока неясным. Есть основания предполагать, что залежки образуют особи, обитающие в одном и том же районе или находящиеся в близком родстве.

Таблица 5

Частота встречаемости (%) качественных краниологических признаков кольчатой нерпы из различных районов
Охотского моря [Федосеев и др., 1979]

Признак (качественный, пластический)	Ямская губа				Шантарский район				Зал. Терпения			
	Самки		Самцы		Самки		Самцы		Самки		Самцы	
	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%
Задненёбные отверстия												
1. Расположен за нёбным швом	45	83,3	30	68,0	36	76,6	35	74,5	50	98,0	18	78,3
2. →— на линии шва	9	16,7	14	32,0	11	23,4	10	21,3	1	2,0	4	17,4
3. →— перед швом	—	—	—	—	—	—	2	4,2	—	—	1	4,3
Отверстия на теле клиновидной кости												
4. Отсутствует	13	19,7	6	10,9	3	6,0	4	8,2	3	5,4	3	10,7
5. Одно справа, одно слева	42	63,6	44	60,0	63	86,0	37	75,5	49	89,0	20	71,4
6. Только справа	2	3,0	2	3,6	1	2,0	6	12,2	1	1,8	1	3,6
7. Только слева	9	13,7	3	5,5	3	6,0	2	4,1	2	3,6	4	14,3
Центральное отверстие на основной затылочной кости												
8. Присутствует	63	94,0	51	94,4	46	90,2	46	90,2	52	91,2	25	89,3
9. Отсутствует	4	6,0	3	5,6	5	9,8	5	9,8	5	8,8	3	10,7
10. Большое	56	88,9	48	94,1	39	84,8	41	89,1	49	94,2	23	92,0
11. Маленькое	7	11,1	3	5,9	7	15,2	5	10,9	3	5,8	2	8,0
Форма нижнего края носовых костей												
12. На одном уровне	22	40,7	15	32,6	17	38,6	17	37,8	11	21,2	10	52,6
13. Боковые длиннее	23	43,6	21	45,6	19	43,2	24	53,3	31	59,6	6	31,6
14. Внутренние длиннее	9	16,7	10	21,8	8	18,2	4	8,9	10	19,2	3	15,8

Отверстия у основания мышцелков												
15. Отсутствуют	39	60,0	25	56,8	31	62,0	31	60,8	35	62,5	20	74,0
16. Одно справа, одно слева	15	23,0	11	25,0	13	26,0	13	25,5	13	23,2	4	14,8
17. Одно справа	5	7,7	4	9,1	3	6,0	1	2,0	3	5,4	3	11,2
18. Одно слева	6	9,3	4	9,1	3	6,0	6	11,7	5	8,9	–	–
Форма основной затылочной кости в области яремного отверстия												
19. Тип 1	35	44,9	33	51,6	40	56,3	31	47,7	33	55,0	26	76,6
20. –»– 2	40	51,3	29	45,3	29	40,8	31	47,7	23	38,3	6	17,6
21. –»– 3	2	2,6	–	–	2	2,8	3	4,6	4	6,7	–	–
22. –»– 4	–	–	2	3,1	–	–	–	–	–	–	2	5,9
23. –»– 5	1	1,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Форма заднего края костного нёба												
24. Тип 1	21	51,2	12	40,0	21	33,3	14	25,9	17	37,8	4	20,0
25. –»– 2	8	19,5	8	26,7	22	34,9	20	37,0	16	35,6	13	65
26. –»– 3	7	17,0	3	10,0	11	17,5	16	29,6	7	15,6	1	5,0
27. –»– 4	4	9,8	6	20,0	7	11,1	4	7,4	3	6,7	2	10,0
28. –»– 5	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2,2	–	–
29. –»– 6	1	2,4	1	3,3	1	1,6	–	–	1	2,2	–	–
30. –»– 7	–	–	–	–	1	1,6	–	–	–	–	–	–

Таблица 6

Соотношение типов основной затылочной кости и заднего края костного нёба кольчатой нерпы Охотского моря
[Федосеев и др., 1979]

При- знак	Ямская губа										Зал. Терпения									
	Самки					Самцы					Самки					Самцы				
	1974 г.		1975 г.		t	1974 г.		1975 г.		t	1974 г.		1975 г.		t	1974 г.		1975 г.		t
	n	%	n	%	Самки	n	%	n	%	Самцы	n	%	n	%	Самки	n	%	n	%	Самцы
Форма основной затылочной кости																				
Тип 1	5	13,9	30	73,2	6,4	8	28,6	25	73,5	3,5	16	45,3	17	68,0	1,8	17	81,0	9	81,8	0,5
→- 2	30	83,3	10	24,4	6,6	20	71,4	9	26,5	4,1	15	42,8	8	32,0	0,9	4	19,0	2	18,2	0,8
→- 3	1	2,8	1	2,4	-	-	-	-	-	-	4	11,5	-	-	-	-	-	-	-	-
Форма заднего края костного нёба																				
→- 1	9	39,2	12	66,7	1,8	2	14,3	10	62,5	3,2	12	41,8	5	31,2	0,7	3	18,8	1	25,0	0,3
→- 2	7	30,4	1	5,6	2,2	6	42,8	2	12,5	2,0	17	24,1	9	56,2	2,2	10	62,5	8	75,0	-
→- 3	7	30,4	-	-	3,2	3	21,4	-	-	2,0	5	17,2	2	12,5	-	1	6,2	-	-	-
→- 4	-	-	4	22,2	2,3	2	14,3	4	25,0	-	3	10,3	-	-	1,8	2	12,5	-	-	-

В качестве примера может служить соотношение типов основной затылочной кости. Данный признак, по существу, представлен в популяциях двумя вариантами (другие варианты крайне редки).

В 1974 г. в зал. Шелихова (Ямская губа) в выборках черепов доминировал второй тип основной затылочной кости, а в 1975 г. – первый тип. Смена типов данного признака при идентичности других признаков, включая пластические, в одном и том же районе, по нашему мнению, объясняется тем, что пробы были получены на разных залежках.

Трудно предположить, что в зал. Шелихова на щенку могут приходиться звери из северо-западной части моря или Восточного Сахалина. Этому противоречит отмеченный факт отсутствия статистических различий по изученным признакам по годам в Ямской губе (за исключением одного). В то же время, как показано далее, наблюдаются четкие различия между отдельными районами как по характеру полового диморфизма, так и по ряду пластических и качественных признаков черепа.

Сравнения животных из различных районов показало, что степень полового диморфизма специфична для каждого района: в зал. Шелихова статистические различия между самцами и самками наблюдаются по 19 признакам, в северо-западной части моря – по 9 и у Восточного Сахалина – по 12.

Сравнение самцов и самок порознь между районами (см. табл. 4, 5) показало различие по следующему суммарному числу признаков:

зал. Шелихова – северо-западная часть моря – по трем признакам самцов (пластические – 5-й, 17-й; качественные – 26-й) и по трем признакам самок (пластические – 13-й, 17-й; качественные – 6-й);

зал. Шелихова – Восточный Сахалин – по двум признакам самцов (качественные – 20-й, 25-й) и шести признакам самок (пластические – 4, 17, 24-й; качественные – 1, 2, 5-й);

северо-западная часть моря – Восточный Сахалин – по трем признакам самцов (качественные – 19, 20, 26-й) и по трем признакам самок (пластические – 4-й; качественные – 1-й, 2-й).

Отметим, что большое различие в промерах высоты нижней челюсти (признак 20-й) и длине верхнего зубного ряда (признак 6-й) по данным за 1965 и 1979 г. обусловлено разной методикой промеров и является артефактом. Поэтому эти признаки при межгодовом сравнении не принимались во внимание.

Таким образом, сравнительный морфологический анализ показал, что в Охотском море существуют три дифференцированных по исследованным морфологическим признакам популяции [Федосеев и др., 1979]. Однако отсутствие природных барьеров допускает обмен особями, чаще всего за счет молодых животных, иногда пассивно дрейфующих со льдами. Поэтому большее сходство наблюдается между соседними популяциями, а наиболее территориально разобщенные (зал. Шелихова – Восточный Сахалин) имеют большие различия.

Каждая из названных популяций, как показывают карты репродуктивных поселений (см. рис. 3 и 4), состоят, в свою очередь, из более малочисленных по составу группировок – демов (ледовых залежек).

III.1.2. Берингово море и прилегающие районы Чукотского моря

Краниологическую характеристику кольчатой нерпы из Берингова моря впервые дали С. П. Наумов и Н. А. Смирнов [1935] по 7 черепам из Анадырского лимана. Сравнение этих черепов с таковыми из Берингова пролива

(о. Аракамчечен) показало их полную идентичность [Федосеев, 1967], а краниологические сборы по данному виду на севере Чукотского полуострова (Инчоун) – большое различие при сравнении с нерпами Берингова пролива и большое сходство с далеко удаленными сородичами из Охотского моря [Федосеев, 1967].

Это необычное явление послужило основанием для разграничения у кольчатой нерпы двух экотипов: нерпа, размножающаяся на припайных льдах, и нерпа, размножающаяся на дрейфующих льдах ([Федосеев, 1975]; см. также гл. I). В целях проверки выделения таких экотипов мы провели обработку краниологических коллекций кольчатой нерпы в музеях США (Национальном музее естественной истории (Нью-Йорк); музее Смитсоновского института (Вашингтон); музеях университетов Аляски (Фэрбенкс), Такомы, Гарварда (Кембридж), музее Института Карнеги (Питсбург), а также в музеях России: Московского университета; Зоологического института (Санкт-Петербург); Северного отделения ПИНРО (Архангельск).

Все это дало возможность провести анализ в пределах почти всего ареала вида. В данном случае ограничимся характеристикой нерп с побережья Аляски и Чукотки. Результаты этого анализа представлены в табл. 7 и на рис. 31.

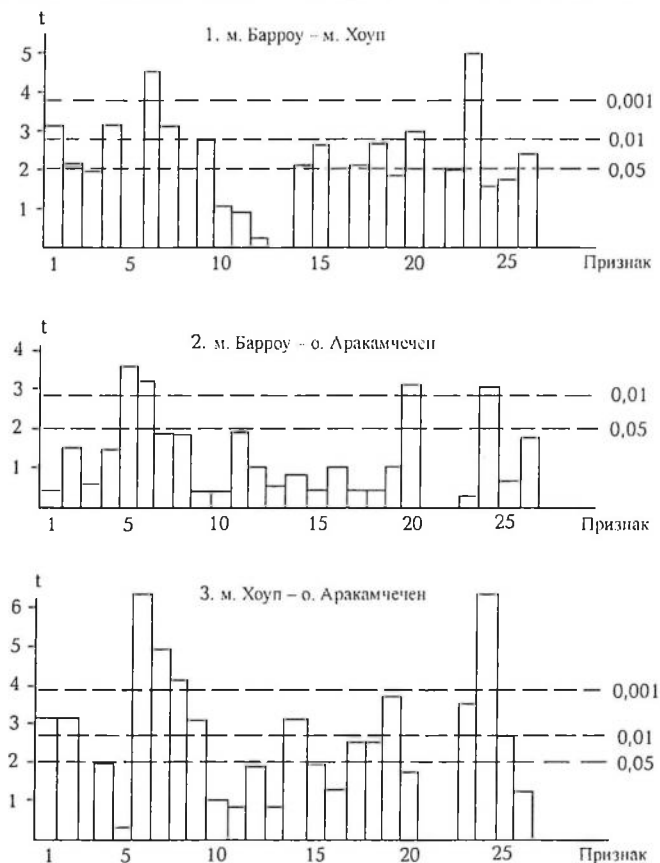


Рис. 31. Вероятность различий между популяциями кольчатой нерпы из районов м. Барроу, м. Хоуп и о. Аракамчечен по краниологическим признакам. Номера соответствуют названиям и номерам в табл. 7

Таблица 7

Промеры (мм) черепов кольчатой нерпы из разных популяций Чукотского моря и Берингова пролива [Федосеев, 1965, 1967; Федосеев, Минеев, 1986]

Признак	Чукотское море		Берингов пролив	
	м. Барроу n = 25	м. Хоуп n = 26	пос. Инчоун n = 7	(о. Аракам- чечен) n = 35
	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m
1. Длина черепа	170,1 ± 0,85	166,0 ± 1,0	163,3 ± 2,4	171,8 ± 1,5
2. Длина основания	158,1 ± 0,85	154,8 ± 1,1	151,6 ± 2,0	160,6 ± 1,4
3. Длина затылочно-носовая	144,1 ± 0,85	141,7 ± 0,9	139,8 ± 1,0	145,0 ± 1,2
4. Длина нёба	70,5 ± 0,70	66,2 ± 1,2	67,1 ± 1,6	69,0 ± 0,8
5. Ширина нёба	37,3 ± 0,30	36,0 ± 0,5	33,0 ± 0,9	35,2 ± 0,5
6. Длина верхнего зубного ряда	51,6 ± 0,4	48,6 ± 0,6	52,1 ± 0,9	54,2 ± 0,7
7. Ширина рыла	25,7 ± 0,2	24,4 ± 0,3	24,2 ± 0,6	26,3 ± 0,3
8. Мастоидная ширина	102,8 ± 0,7	100,5 ± 0,7	97,7 ± 1,0	104,5 ± 0,8
9. Ширина мозговой коробки	86,8 ± 0,9	83,8 ± 0,5	82,1 ± 0,7	86,3 ± 0,6
10. Ширина ноздрей	22,6 ± 0,3	22,0 ± 0,2	21,0 ± 0,4	22,4 ± 0,6
11. Длина носовых костей	37,2 ± 0,6	38,4 ± 0,9	38,0 ± 0,8	39,1 ± 0,8
12. Ширина носовых костей	11,9 ± 0,3	11,7 ± 0,2	10,8 ± 0,2	12,3 ± 0,2
13. Межглазничная ширина	5,6 ± 0,2	5,6 ± 0,2	5,0 ± 0,5	5,8 ± 0,2
14. Кондиллярная ширина	55,6 ± 0,5	54,3 ± 0,4	51,7 ± 0,6	56,2 ± 0,5
15. Высота черепа	58,8 ± 0,3	57,5 ± 0,4	57,3 ± 0,8	58,7 ± 0,5
16. Высота скуловой дуги	16,8 ± 0,3	16,8 ± 0,2	15,8 ± 0,9	17,2 ± 0,3
17. Длина слуховой капсулы	35,4 ± 0,3	34,3 ± 0,4	33,7 ± 0,5	35,5 ± 0,3
18. Ширина слуховой капсулы	36,6 ± 0,2	35,5 ± 0,4	35,1 ± 0,6	36,7 ± 0,3
19. Скуловая ширина	101,8 ± 1,0	99,5 ± 0,6	100,0 ± 0,7	103,0 ± 0,7
20. Длина лицевой части	90,6 ± 0,6	87,9 ± 0,7	82,3 ± 1,3	86,4 ± 0,8
21. Длина мозговой части	—	78,0 ± 0,9	80,7 ± 1,1	—
22. Длина скуловой кости	47,8 ± 0,6	46,3 ± 0,4	—	—
23. Длина нижней челюсти	107,2 ± 0,5	103,1 ± 0,7	103,0 ± 5,6	107,4 ± 1,1
24. Высота нижней челюсти	43,9 ± 0,6	42,6 ± 0,6	45,5 ± 1,9	47,5 ± 0,5
25. — за посл. коренным зубом	16,8 ± 0,2	16,3 ± 0,2	14,7 ± 0,5	17,0 ± 0,3
26. Длина нижнего зубного ряда	45,6 ± 0,3	44,1 ± 0,5	42,4 ± 0,7	44,7 ± 0,5
27. Возраст	Взрослые	Взрослые	10,7 ± 0,7	11,2 ± 1,0

К сожалению, не у всех черепов из музейных коллекций указывался пол. Поэтому анализ признаков проведен без учета половой изменчивости, которая, как показано на примере других видов, имеет место во всех популяциях (см. табл. 4).

Статистическая обработка краниологических признаков показала, что черепа нерп из Берингова пролива (о. Аракамчечен) и района м. Барроу по абсолютным значениям промеров обнаруживают большое сходство и крупнее таковых из района м. Хоуп. Однако достоверность различий черепных признаков кольчатой нерпы свидетельствует, что выборки из всех районов так или иначе отличаются, хотя степень этих различий неодинакова (см. рис. 31).

Примечательно, что различия между выборками «сходных» районов (о. Аракамчечен – м. Барроу) обнаружены по признакам (ширина нёба, длина верхнего зубного ряда, высота нижней челюсти), относящимся к ротовой полости. Возможно, такая изменчивость имеет адаптивный характер и обусловлена спецификой питания нерп в указанных районах (подробнее см. гл. IV). Привлекает внимание факт обнаружения статистически достоверных различий между выборками из близлежащих районов (м. Барроу – м. Хоуп, с одной стороны, и м. Хоуп – прол. Сенявина, с другой) почти по всем исследованным признакам, в то время как при сравнении выборок из крайних точек обследованного ареала (м. Барроу – о. Аракамчечен) различия обнаружены лишь по 4 признакам из 26.

Размерные признаки черепов, несомненно, отражают особенности общего развития (роста) животных в различных условиях существования. По всей вероятности, кольчатая нерпа в районе м. Хоуп, как и в районе м. Инчоун, щенится на дрейфующих льдах или на припае, который рано взламывается [Федосеев, 1965]. Нерпы же, обитающие в районе Берингова пролива (о. Аракамчечен и м. Барроу), размножаются на припайном льду, который разрушается очень поздно (в июле).

Таким образом, выявленные морфологические различия кольчатой нерпы в исследованных районах дают основание считать, что в прибрежных водах Чукотки и Аляски существуют как минимум три популяции этого вида, взаимосвязи между которыми пока остаются неясными из-за слабой изученности их экологии.

III.1.3. Сравнение популяций Охотского и Берингова морей

Еще С. П. Наумов и Н. А. Смирнов [1935] обратили внимание, что черепа нерп из Берингова моря по величине значительно превосходят таковые из Охотского моря.

Позднейшие исследования подтвердили этот вывод: нерпы из охотоморских популяций по подавляющему числу пластических признаков черепа отличаются от своих сородичей, обитающих на припайных льдах Берингова пролива (о. Аракамчечен) и восточной части Чукотского моря (м. Барроу). В то же время различия между нерпами из Чукотского моря, обитающими в районах м. Хоуп и пос. Инчоун, по сравнению с различиями между ними и охотскими нерпами, невелики (см. табл. 4, 7; 8).

На наш взгляд, эти данные еще раз подтвердили правомочность выделения экотипов у кольчатой нерпы по условиям обитания: нерпы неподвижных – припайных льдов и нерпы дрейфующих льдов. Животные, принадлежащие к одному экотипу, могут обитать и в соседних районах, и в отдаленных морях.

С экологической точки зрения, эти экотипические различия, по-видимому, обусловлены тем, что щенки нерп, размножающихся на припайных льдах, откармливаются молоком более продолжительное время, чем новорожденные щенки нерп, обитающих в дрейфующих льдах. Различная продолжительность выкармливания щенков влияет на рост животных. Поэтому в тех районах, где период молочного выкармливания щенков более продолжительный, животные имеют большие размеры.

Наряду с этим не исключено, что естественный отбор в условиях обитания животных в припайных льдах «работает» на увеличение размеров и по каким-то другим причинам, тогда как в условиях обитания среди дрейфующих льдов больше шансов на выживание имеют животные меньших размеров.

Таблица 8

Различия по морфологическим признакам между популяциями кольчатой нерпы [Федосеев, 1967; Федосеев и др., 1979; Федосеев, Минеев, 1986]

Сравниваемые популяции	Число признаков	В том числе отличительных (с вероятностью 0,01)		
		самцы	самки	без разделения по полу
<u>Охотоморские</u>				
зал. Шелихова – северо-западная	34	2	3	–
зал. Шелихова – Восточный Сахалин (зал. Терпения)	34	2	6	–
северо-западная – Восточный Сахалин	34	3	3	–
<u>Прибрежных вод Чукотки и Аляски</u>				
м. Барроу – м. Хоуп	27	–	–	10
м. Барроу – о. Аракамчечен	27	–	–	4
м. Хоуп – о. Аракамчечен	27	–	–	10
Охотская (северо-запад) – чукотская (Инчоун)	27	–	1	–
Охотская (северо-запад) – о. Аракамчечен	27	18	14	–

Примечание. Сравнение охотоморских популяций с популяциями из прибрежных вод Аляски не проводилось из-за отсутствия данных по полу из последних районов.

III.1.4. Эмбриональный и постэмбриональный рост

Зародыши на ранних стадиях развития у акиб Охотского моря наблюдались в середине или в конце июля. В сентябре длина зародышей достигала 5 см, а в октябре – 10 см [Слепцов, 1943]. Динамика дальнейшего роста эмбрионов акибы представлена в табл. 9.

Приведенные в табл. 9 материалы позволяют сделать следующие выводы. За первые 2,5 месяца после латентного периода зародыш вырастает на 5 см, или на 8,3% от средней длины при рождении; за следующие 2 месяца – на 21,5 см (на 37%) и за последние 3,5 месяца до рождения – немногим более чем на 30 см (на 54,7%). Обращает на себя внимание, что длина и вес у эмбрионов в марте почти не изменяются. Это дает основание предполагать, что в марте эмбриональное развитие у акибы заканчивается и начинается деторождение. Щенки акибы в стадии зеленца (цветовая стадия новорожденных) и белька (желтовато-белые, следующая стадия) нам встречались преимущественно во второй половине марта и в первой половине апреля. Размеры и вес зеленцов (4 экз.) составляли соответственно 57–65 см и 3,5–4 кг, а бельков (7 экз.) 55–58 см и 3,7–4,7 кг. Средние размеры и вес всех обследованных недавно родившихся щенков (очевидно, в возрасте 2–8 дней) составляли соответственно 62 см и 4 кг. Если учесть, что размеры эмбрионов в марте в среднем не превышают 57 см, то, вероятно, средние размеры только что родившихся щенков составляют не более 60 см при крайних величинах, равных 57–65 см.

Размеры эмбрионов охотской кольчатой нерпы [Федосеев, 1967]

Дата	Пол	n	Длина, см		Вес, г	
			lim	M	lim	M
15–30 ноября	Самцы	9	14–31	26,3	160–875	650
	Самки	7	20–33	26,7	360–1000	750
	Итого	16	26,5			700
1–15 марта	Самцы	14	52–63	57	2700–4000	3100
	Самки	11	48–62	56	2000–3800	2900
	Итого	25		57		3000
15–31 марта	Самцы	9	54–62	57	2900–4000	3300
	Самки	24	53–61	57	2700–4000	3200
	Итого	23		57		3250

Во второй половине мая и в июне щенки нерпы (просмотрено 17 экз.) встречались исключительно в стадии серки (3-я цветовая стадия, после смены эмбрионального белого волоса) и имели размеры от 64 до 72 см (в среднем 67 см), а вес 6–9 кг (в среднем 7,5 кг). Спустя 7 месяцев после рождения, в ноябре, размеры сеголетов (щенков данного года рождения) составляли 72–84 см (в среднем 78 см), а вес 10–14 кг (в среднем 12 кг). К годовалому возрасту щенки акибы достигают в среднем 85 см длины и 14 кг веса.

По данным Г. М. Косыгина [1966], два белька кольчатой нерпы, найденные во льдах открытой части Берингова моря, имели размеры 61 и 71 см, а их вес составлял 4,5 и 5,6 кг. Возраст этих бельков был ориентировочно определен в 10–12 дней.

Два эмбриона берингоморской нерпы, измеренные в середине марта Е. В. Горшковым, имели длину 65–67 см и вес 4,2–4,7 кг. По нашим данным, длина тела двух бельков в стадии хохлуши (4-я стадия развития сеголетов), добытых 20 мая, составляла 68–76 см, а вес 7,5–8 кг. Щенки, сменившие эмбриональный волос (серки), в конце мая в среднем достигали 82 см и 12 кг (обследовано 11 экз.). На основании приведенных данных можно предположить, что щенки берингоморской нерпы при рождении имеют размер в среднем 65 см и весят 4,5 кг, а к концу лактационного периода достигают 82 см и 12 кг. В годовалом возрасте их длина тела равна в среднем 90 см, а вес 17 кг.

Приведенные материалы по длине и весу щенков как охотской, так и берингоморской нерпы показывают очень высокий темп роста в период лактации, что происходит, очевидно, за счет высокопитательных свойств молока самок. С. Е. Клейненберг [1956] и Ю. Кинг [King, 1964] указывают, что жирность молока у тюленей достигает 48–50%. При переходе на самостоятельное питание щенки растут значительно медленнее, чем в период лактации.

По темпу развития щенков кольчатой нерпы наблюдаются существенные различия в отдельных районах. Щенки охотской кольчатой нерпы за лактационный период увеличиваются в длине тела на 12%, а в весе – в 1,9 раза. Берингоморские щенки увеличиваются за тот же период на 26% по длине и в 2,6 раза по весу.

Дальнейший рост кольчатой нерпы в постэмбриональном периоде можно проследить по данным, приведенным на рис. 32 и 33.

Из этих материалов видно, что темп постнатального роста кольчатой нерпы также специфичен в отдельных популяциях.

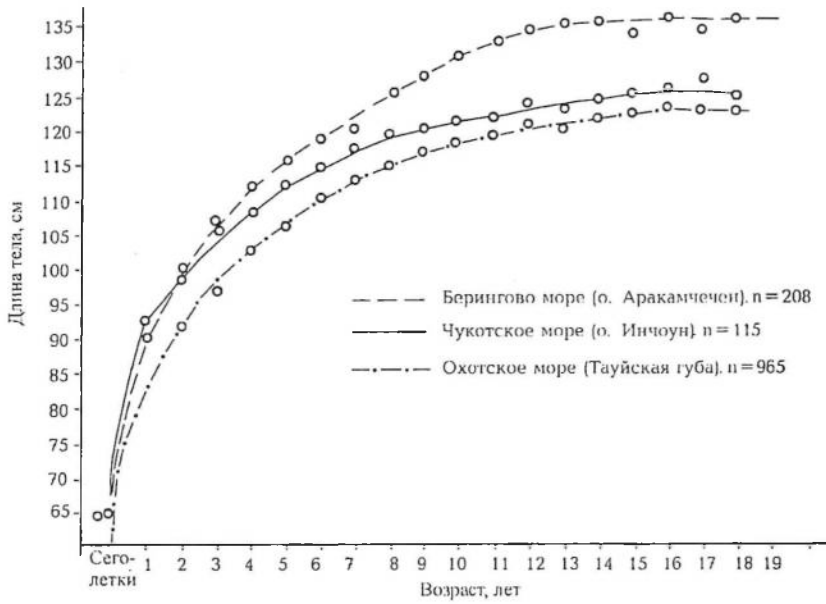


Рис. 32. Изменения длины тела с возрастом в разных популяциях кольчатой нерпы (точки – средние значения длины тела в возрастных группах)

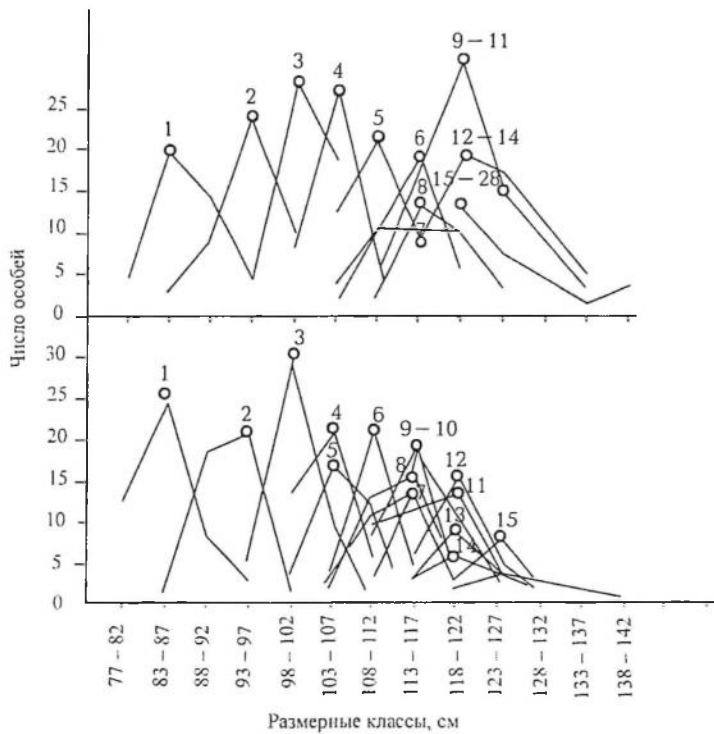


Рис. 33. Изменчивость длины тела охотской кольчатой нерпы в отдельных возрастных группах северо-западной популяции (цифры над пиками кривых – возраст)

Интересно, что берингоморская и чукотская нерпы в течение первых четырех лет жизни имеют сходный и высокий темп роста по сравнению с охотской. В то же время в 5-летнем возрасте темп роста у чукотской нерпы замедляется и становится сходным с таковым охотской нерпы. У берингоморской нерпы более или менее высокий темп роста сохраняется почти до 11 лет. В результате отмеченных особенностей роста взрослые особи охотской и чукотской нерп имеют сходные размеры, тогда как берингоморская резко отличается от них.

Наряду с рассмотренными особенностями роста кольчатой нерпы в отдельных районах отметим некоторые общие закономерности роста этого тюленя.

Длина тела кольчатой нерпы сильно варьирует, особенно в постэмбриональном периоде (рис. 33). При этом как у самцов, так и у самок длина тела в каждой возрастной группе варьирует в пределах средних значений длины тела предыдущей и последующей возрастных групп. В 5–6-летнем возрасте (период наступления половой зрелости) изменчивость размеров тела снижается (возможно, в связи с замедлением роста животных). В более старших возрастных группах изменчивость длины тела вновь увеличивается.

Если рассматривать варьирование длины тела по возрастным группам, используя при построении графика абсолютные значения длины тела, а не размерные классы, как это сделано на рис. 33, то отмеченная выше закономерность варьирования также проявляется. Однако при этом индивидуальные вариации длины тела (5–7%) незначительно перекрывают средние значения предыдущей и последующей возрастных групп.

Сравнивая эмбриональный рост с постэмбриональным, мы видим, что эмбрион достигает длины в среднем 60–65 см, что составляет немногим более 50% от средней длины половозрелых зверей. По весу щенки при рождении в среднем достигают только 10% от среднего веса половозрелых особей. Длина тела щенков увеличивается в первый год их жизни на 40%, в то время как их вес увеличивается более чем в 3 раза. За второй год жизни прирост в длину составляет около 10%, а веса – 45%.

Более высокий темп увеличения веса, по сравнению с темпом линейного роста, наблюдается до 7-летнего возраста. В дальнейшем длина тела и вес увеличиваются почти в одинаковом темпе. Физическая зрелость у дальневосточных подвидов кольчатой нерпы, судя по темпу роста, наступает примерно к 12 годам.

В заключение еще раз отметим, что все исследуемые популяции четко различимы по темпу роста.

III.1.5. Воспроизводство

Сроки полового созревания кольчатой нерпы, обитающей в дальневосточных морях и в ряде районов Арктики, достаточно хорошо изучены, при этом использована точная диагностика возраста [MacLaren, 1958; Назаренко, 1965; Федосеев, 1965; Smith, 1987; и др.]. Поэтому нет необходимости повторно освещать методику определения полового созревания и участия животных в процессе воспроизводства. В сущности, методология, основанная на анализе морфологических и физиологических изменений гениталий, кроме специальных работ по тюленям, освещается в общих руководствах по гистологии [Заварзин, 1953 и др.].

С позиций популяционного анализа нам представляется важным охарактеризовать изменения параметров воспроизводства, включая такие показатели,

как относительная величина пополнения репродуктивной части популяции (доля созревающих животных), доля плодоносящих самок по возрастным группам и яловых или абортировавших животных. Эти вопросы в той или иной степени освещались в публикациях [Федосеев, 1967, 1975; Бухтияров, 1990; Трухин, 1991; и др.], но обобщающего анализа не было сделано.

Популяционные особенности созревания и участия в воспроизводстве половозрелых животных наиболее контрастно проявляются при сравнении различных экотипов, а не географически удаленных популяций. Так, по данным сравнительного анализа, проведенного нами в 1960-х гг. (табл. 10 и 11), видно, что охотоморская и чукотоморская (район Инчоуна) нерпы, размножающиеся на дрейфующих льдах, созревают раньше, чем нерпы из бухт Берингова пролива (о. Аракамчечен), живущие на припайных льдах.

Таблица 10

Репродуктивное состояние самок кольчатой нерпы из бухт Берингова пролива и Чукотского моря [Федосеев, 1965]

Возраст, лет	Берингов пролив					Чукотское море				
	Количество	Неполовозрелые, %	Половозрелые, %			Количество	Неполовозрелые, %	Половозрелые, %		
			1-я овуляция	рожавшие в данном году	абортировавшие и яловые			1-я овуляция	рожавшие в данном году	абортировавшие и яловые
4	14	100	—	—	—	7	100	—	—	—
5	11	45,5	54,5	—	—	5	20	80	—	—
6	8	25,0	50,0	25,0	—	6	16,7	50	33,3	—
7	14	16,0	29,0	55,0	—	3	—	—	100	—
8	11	—	9,2	72,7	18,1	1	—	—	100	—
9–30	33	—	—	88,0	12,0	8	—	—	100	—

Представленные в табл. 10–11 материалы показывают, что некоторые самки охотской нерпы в 1960–1962 гг. созревали в 4-летнем возрасте (11,5%), в 5-летнем их число возрастало до 60%, а в Чукотском море – до 80%, в то время как в бухтах Берингова пролива количество половозрелых 5-летних самок кольчатой нерпы составляло 54%. В последующих возрастных группах процент половозрелых и плодоносящих самок у нерп Берингова пролива также меньше (до 10–11 лет).

Овуляция у молодых самок не всегда заканчивается беременностью. Это подтверждается тем фактом, что число впервые овулирующих самок в 4-, 5-

Таблица 11

Репродуктивное состояние самок кольчатой нерпы Охотского моря [Федосеев, 1967; Федосеев и др., 1992; Бухтияров, 1991 г.; Трухин, 1991]

Возраст. лет	Северо-западная (1960–1962)					Северо-западная (1990 г.)					Зал. Шелихова (данные по Ю. Бухтиярову [1991 г.])				
	n	Неполовозре-лые, %	Половозрелые, %			n	Неполовозре-лые, %	Половозрелые, %			n	Неполовозре-лые, %	Половозрелые, %		
			1-я овуля-ция	рожавшие в данном году	аборти-ровавшие и яловые			1-я овуля-ция	рожавшие в данном году	аборти-ровавшие и яловые			1-я овуля-ция	рожавшие в данном году	аборти-ровавшие и яловые
1	93	100	–	–	–	44	100	–	–	–	109	100	–	–	–
2	71	100	–	–	–	35	100	–	–	–	83	98,8	1,2	–	–
3	66	100	–	–	–	34	85,3	14,7	–	–	61	11,5	88,5	–	–
4	61	88,5	11,5	–	–	28	46,4	42,9	10,7	–	27	–	81,5	18,5	–
5	53	37,5	60,0	2,5	–	35	14,3	28,6	57,1	–	26	–	34,5	57,7	7,8
6	59	8,5	57,6	33,9	–	29	3,4	13,8	82,8	–	44	–	22,7	75,0	2,3
7	50	4,0	6,0	90,0	–	28	–	7,1	92,9	–	45	–	2,2	93,3	4,5
8	47	–	2,5	97,5	–	16	–	–	93,7	6,3	45	–	–	97,8	2,2
9	75	–	–	96,7	3,3	21	–	–	95,2	4,8	34	–	–	94,1	5,9
10	61	–	–	93,0	7,0	17	–	–	100	–	18	–	–	86,7	13,3
11	54	–	–	94,5	5,5	11	–	–	100	–	15	–	–	92,3	7,7
12	52	–	–	95,0	5,0	7	–	–	100	–	13	–	–	100	–
13	25	–	–	92,0	8,0	6	–	–	75,0	25,0	16	–	–	93,8	6,2
14	18	–	–	88,8	11,2	4	–	–	100	–	6	–	–	83,4	16,6
15	14	–	–	71,4	28,6	4	–	–	100	–	1	–	–	100	–
16 и старше	15	–	–	80,0	20,0	10	–	–	100	–	13	–	–	100	–
Итого	814	311	77	402	24	331	127	33	167	4	556	200	97	246	13
%	100	38,2	9,5	49,4	2,9	100	38,4	10,0	50,4	1,2	100	36,0	17,5	44,2	2,3

и даже 6-летнем возрасте значительно выше числа рожавших самок в последующих возрастных группах, соответственно, 5–7 лет.

Анализ воспроизводства кольчатой нерпы в отдельных популяциях Охотского моря показал неполноту прежних представлений о том, что в зал. Шелихова животные всегда созревают позднее, чем на юге (зал. Терпения) и в северо-западной части [Федосеев, 1975; Бухтияров, 1990]. Действительно, в 1970-х гг. кольчатая нерпа в зал. Шелихова созревала и начинала плодоносить на два года позднее, чем в других районах Охотского моря. Однако пробы, полученные Ю. А. Бухтияровым в 1991 г. (см. табл. 11), показали, что в зал. Шелихова произошли изменения в сторону более раннего созревания самок. Так, число впервые овулирующих самок в 3-летнем возрасте достигло 88,5%, а среди 4-летних самок 18,5% плодоносили. Представленные данные показывают, что существуют значительные межгодовые изменения темпов созревания и степени участия в воспроизводстве разных возрастно-половых групп.

Сравнение изменений в созревании самок северо-западной популяции кольчатой нерпы также показывает изменчивость этих процессов и их специфичность в каждой популяции (см. табл. 11).

Северо-западная популяция кольчатой нерпы испытывала большее влияние промысла, чем восточносахалинская и зал. Шелихова. В связи с этим все исследователи сходились к выводу, что процессы омоложения воспроизводящей части популяции были обусловлены разрежением популяции под воздействием промысла [Федосеев, 1975; Бухтияров, 1990; Трухин, 1991, 1996; и др.]. Не отвергая вероятность отмеченной реакции популяции кольчатой нерпы на пресс промысла, нам теперь представляется, что такое объяснение недостаточно.

Анализ ледовых процессов свидетельствует, что условия воспроизводства и выживания новорожденных могут существенно колебаться год от года [Федосеев, Ковалев, 1972; Федосеев, 1997]. В последнее десятилетие частота повторяемости лет с малой ледовитостью и преобладанием категорий слабых по толщине льдов в зонах размножения кольчатой нерпы могли вызывать повышенную гибель приплода. С учетом этого тенденция омоложения репродуктивной части популяции за счет более раннего созревания животных также может быть ответной реакцией на повышенную смертность, обусловленную влиянием природных факторов. Это вполне логично, если учесть, что с 1969 г. промысел тюленей сильно лимитировался и его влияние на численность популяции, как показано выше, не могло быть очень значительным.

Таким образом, анализ особенностей воспроизводства кольчатой нерпы показывает, что среднемноголетний уровень пополнения репродуктивной части популяции составляет 8–10%, а доля плодоносящих самок – 48–50%. С учетом того, что соотношение самцов и самок близко 1 : 1, величина пополнения репродуктивной части самок должна составлять ежегодно 4–5%, а пополнение всей популяции за счет новорожденных должно быть около 24–25%.

Несмотря на общее сходство, воспроизводительный потенциал каждой популяции имеет специфические особенности.

III.1.6. Возрастно-половая структура популяций

По определению С. А. Северцова [1941], динамика численности не менее специфична для вида, чем его морфологические признаки. Однако изучение динамики численности кольчатой нерпы, как и других тюленей, невозможно без детального знания возрастно-половой структуры популяции. В ней отражается взаимодействие трех основных процессов: пополнения, роста и убыли. Иными словами, возрастная структура дает нам представление о динамике численности (типе) популяции, без знания которой невозможно управление ресурсами.

Изучение возрастной структуры популяций тюленей до недавнего времени сдерживалось тем, что не были известны точные критерии определения их возраста. После разработки методов определения возраста [Клевезаль, Клейнберг, 1967] точность диагностики возраста тюленей, пожалуй, ни у кого не вызывает сомнений.

Однако изучение возрастно-половой структуры популяций возможно только на основе анализа промысловых побоек. Поэтому прежде всего рассмотрим, как побойки кольчатой нерпы (и взятые из них пробы на возраст) отражают истинный возрастной состав популяции данного вида в том или ином районе.

Добыча кольчатой нерпы, как и других тюленей, ведется преимущественно весной и осенью, когда звери выходят на лед. Иногда зверей в это же время добывают на плаву. В Охотском море примерно 80% акибы добывалось зверобойными судами, остальная часть – береговым промыслом. Техника добычи тюленей при судовом и береговом промысле одинакова: зверей отстреливают преимущественно на ледовых залежках (частично на плаву). В связи с данной особенностью промысла кольчатой нерпы рассмотрим возрастно-половой состав ее побоек по сезонам года и отдельным районам.

В северной части Охотского моря кольчатую нерпу береговые охотники начинают добывать за кромкой берегового припайного льда в конце февраля – начале марта. Но в это время зверей добывают немного. Более успешной добыча зверя становится во второй половине марта и в апреле, когда тюлени все чаще и чаще вылезают на лед. Промысел большей частью ведется активно. Охотники вывозят лодку с мотором за кромку припая и, плавая среди подвижного льда, отстреливают залегающих на льдах тюленей. Время от времени тюлени небольшими группами и поодиночке подплывают к кромке берегового припая льда, где их также добывают на плаву или же после того, как они вылезают на лед.

В конце марта – апреле, как упоминалось выше, у акибы происходит щенение и вслед за ним спаривание. Казалось бы, в этот период на льдах должны залегать беременные или кормящие самки, а с наступлением периода спаривания – и самцы. На самом же деле, как показывают наши наблюдения и анализ возрастно-полового состава побоек, в этот период (март – апрель) на льдах залегают звери различного возраста и пола [Федосеев, 1965]. По-видимому, акиба держится на льдах в это время не только из-за деторождения и выкармливания приплода, но и потому, что вообще любит отдыхать на льду, особенно в солнечные и теплые весенние дни.

В марте – апреле звери активно питаются и, возможно, их залегание на льду в какой-то мере физиологически связано и с жиронакоплением. В отдельные дни, когда возле кромки припая нет подвижных льдов, добываются только подплывающие звери, которые представлены исключительно самцами и неполовозрелыми особями обоего пола. Беременные и кормящие самки встречаются в основном на торосистых подвижных льдах и, очевидно, менее активны, чем взрослые самцы и неполовозрелые звери. Данная особенность поведения зверей может оказывать влияние на возрастно-половой состав побоек. Так, в марте – апреле 1962 г. подвижные льды (и вместе с ними ценные и кормящие самки) под влиянием ветров часто относились далеко в море. При береговом промысле зверя добывали на кромке припайного льда, где (в такой ситуации) преобладали неполовозрелые особи обоего пола и взрослые самцы. В связи с этим в побойках 1962 г. в марте – апреле неполовозрелых зверей и взрослых самцов было больше, чем в 1961 г., когда тюлени добывались в основном на подвижных льдах [Федосеев, 1965, 1968].

С наступлением спаривания наблюдается некоторая обособленность половозрелых зверей, которая сохраняется и в линный период. Однако в северной

части Охотского моря нам не удалось подметить какой-либо закономерности в распределении таких обособленных залежек. На площади 5–10 км² крупнобитого льда встречались залежки, в которых преобладали то половозрелые, то неполовозрелые животные.

При определении возрастного-полового состава побоек следует учитывать эту особенность, так как небольшие пробы могут дать результаты, не характерные для побойки в целом и тем более не характерные для популяции. Так, при анализе майской и июньской добычи в 1961–1962 гг. по отдельным судам (сейнерам), добывающим по 200–250 акиб в день, нами отмечено, что в побойках одних судов преобладали неполовозрелые звери, а в других – половозрелые. Учет возрастного-полового состава побоек на зверобойных судах также показывает, что побойка по отдельному боту не характерна для побойки в целом по судну.

В связи с этим следует подчеркнуть, что возрастного-полового состав в залежках акибы может быть правильно определен только в том случае, если пробы на возраст берутся регулярно в течение промысла с достаточно обширного пространства и в достаточно больших количествах.

Неодновременность линьки животных разных возрастного-половых групп в мае не отражается на составе побоек: возрастного-полового состав побоек в этот период почти такой же, как и в детный период. Это обусловлено тем, что щенение и линька акибы в северной части Охотского моря происходят, в сущности, на одних и тех же местах и их сроки у разных особей одной и той же популяции частично совпадают.

Соотношение самцов и самок во всех весенних побойках близко к 1 : 1. Отдельные отклонения, по-видимому, обусловлены погрешностью проб.

Осенью в северной части Охотского моря акиба наблюдается в большом количестве в период образования льдов. В это время ее можно встретить как на неподвижном, так и на дрейфующем льду. Пробы на возраст, взятые в ноябре и декабре, показывают, что в это время залежки образуют звери всех возрастного-половых групп (табл. 12), а соотношение между самцами и самками почти равное – 51 : 49.

Неполовозрелые звери, до пяти лет включительно, составляют половину общего числа добытых в это время животных.

Таблица 12

Возрастно-половой состав побоек акибы в ноябре – декабре в районе Тауйской губы [Федосеев, 1967]

Возрастная группа	1961 г.				1962 г.			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Неполовозрелые	13	28	10	21	25	24	27	26
Половозрелые старше 5 лет	15	31	9	20	38	27	23	23
Итого	28	59	19	41	53	51	50	49

В конце декабря, январе и I декаде февраля, по мере нарастания берегового припая льда, большинство нерп держатся среди подвижного льда вдали от берегов. И лишь небольшая часть поголовья, по-видимому, оседло живет около своих постоянных продухов в неподвижном льду. В этот период акиба редко выходит на лед и промысел ее почти прекращается.

В целом анализ возрастного-полового состава побоек кольчатой нерпы в северной части Охотского моря показывает, что весной и осенью на льдах

залегают звери всех возрастов обоого пола. При этом наблюдается некоторая дифференциация зверей по полу и возрасту весной, но их распределение таково, что трудно выделить какие-либо обособленные районы, в которых устойчиво преобладали бы те или иные возрастно-половые группы. Промысел охватывает все районы, где наблюдается скопление зверя и эксплуатируются более или менее все возрастно-половые группы в стаде. Это позволяет считать, что возрастно-половой состав побоек кольчатой нерпы в северной части Охотского моря является близким к природной структуре популяции.

Несколько иное положение наблюдается в юго-западной части Охотского моря – в районе Шантарских островов.

С. П. Наумов [1941], анализируя состав побоек акибы в этом районе, указывает, что число прошлогодних (годовалых) нерп составляет на протяжении всего периода промысла около 20%; соотношение самцов и самок в мае – первой половине июня в среднем составляет соответственно 30 : 70, а во второй половине июня – июле – 56 : 44. С. П. Наумов отмечает, что с увеличением количества самцов во второй половине июня и в июле увеличивается число особей с длиной тела 120 см, т. е. взрослых.

По Г. А. Пихареву [1941], соотношение самцов и самок в юго-западной части Охотского моря составляет соответственно 38,1 : 61,9%. При этом он отмечает, что обособленных, состоящих только из самцов или только самок залежек акиба не образует. В течение всего сезона промысла (май – июль) на одних и тех же льдах в разное время дня встречали как взрослых, так и сеголеток, как самцов, так и самок.

М. М. Слепцов [1943] установил, что в побойках акибы в районе Сахалинского залива в мае – июне соотношение самцов и самок составляет 40 : 60. По мнению этого автора, самок больше потому, что их добывают в районах ценных залежек и к тому же вскоре после родов, т. е. когда они привязаны к щенкам, что облегчает их добычу. Нормальное соотношение зверей различного пола у акибы он считает равным 1 : 1.

Э. А. Тихомиров [1961] отмечает, что в районе Шантарских островов самцы в июньских побойках составляют 27,3%, а самки – 72,7%. Однако по его же неопубликованным, переданным нам данным, соотношение самцов и самок в июне 1960 г. составляло в районе Шантарских островов соответственно 49,5 : 50,5; а в 1961 г. – 35 : 65. По этим же данным, в районе Восточного Сахалина в мае – июне соотношение самцов и самок в побойках было 53,6 : 46,4.

Наши данные по возрастно-половому составу побоек акибы в районе Шантарских островов позволяют судить не только о соотношении самцов и самок, но и рассмотреть динамику полового состава залежек в целом (табл. 13).

Как следует из материалов табл. 13, соотношение самцов и самок в побойках по отдельным дням сильно меняется. Как уже отмечалось ранее, в добыче по ботам половой состав варьирует более резко, чем по судну (шхуне) в целом. Иногда добыча отдельных ботов полностью состояла из взрослых самок. Все это свидетельствует о том, что в юго-западной части Охотского моря в июне самцы и самки могут группироваться порознь. Пространственное распределение этих залежек таково, что только побойка по судну в целом (составляющая несколько тысяч животных) может более или мене реально отражать существующую структуру залежек в том или ином районе.

При анализе данных табл. 13 обращает внимание также и то, что побойки состоят в основном из половозрелых зверей. В среднем неполовозрелые звери в майской добыче представлены в большем количестве, чем в июне. С 26 мая по 15 июня соотношение самцов и самок в побойках в среднем составило соответственно 47 : 53. Из них 70% были половозрелыми и 30% неполовозрелыми особями (см. табл. 13).

Динамика возрастного-полового состава побоек акибы в районе Шантарских островов в мае – июне 1965 г. [Федосеев, 1967]

Дата	n	Самцы, %	Самки, %	Половозрелые %	Неполовозрелые %
26 мая	92	50,0	50	64,6	35,4
27 мая	180	56,4	43,6	62,8	37,2
28 мая	220	46,5	53,5	55,6	44,4
29 мая	166	46,8	53,2	63,5	36,5
30 мая	94	56,8	43,2	75,0	25,0
2 июня	109	40,5	59,5	82,3	17,7
3 июня	186	39,7	60,3	87,5	12,5
5 июня	239	57,5	42,5	75,0	25,0
8 июня	336	36,2	63,8	51,7	48,3
9 июня	130	44,3	55,7	54,5	45,5
10 июня	317	58,4	41,6	81,0	19,0
12 июня	153	40,1	59,9	75,0	25,0
13 июня	256	49,5	50,5	63,5	36,5
15 июня	92	44,3	55,7	86,5	13,5
Итого	2570	47,0	53	70	30

Повторно детальный анализ возрастного-полового состава побоек кольчатой нерпы по полу и возрасту в районе Шантарских островов и Сахалинского залива был сделан в 1984 г. В. И. Волоховым [Федосеев и др., 1985]. В период с 10 по 24 июня им были обследованы три района, прилежащих к о-вам Прокофьева, Меньшикова и Рейнеке. Суммарная проба составила 1207 особей. При этом были выявлены те же черты состава залежек кольчатой нерпы, что и в 1965 г. Однако обособленность половозрелых самцов и самок по районам в 1984 г. прослеживалась более четко: в пробе было явно больше неполовозрелых. Последнее обстоятельство, несомненно, было обусловлено меховым направлением промысла. Однако это не изменило тенденцию преобладания взрослых зверей в побойках в данном районе.

Представляют интерес данные по более детальному возрастному распределению самцов и самок в побойках по годам (табл. 14) в июне в районе Шантарских островов (табл. 15).

В целом анализ возрастного-полового состава побоек кольчатой нерпы в Охотском море позволяет сделать следующее заключение. В северной и северо-западной части моря состав побоек в марте – мае и в ноябре – декабре близок к природной структуре популяции; в июне и июле состав побоек правильно отражает лишь половозрелую часть. В западной части моря (Шантарские острова, Сахалинский залив) в конце мая и первой половине июня побойки отражают структуру только половозрелой части популяции.

В прибрежных зонах Чукотского полуострова возрастного-полового состава побоек изучался только в районе Берингова пролива (о. Аракамчен) в мае – июне 1964 г. В этом районе нерп добывают в неподвижных льдах бухт и заливов,

Таблица 14

**Возрастной состав побоек охотской кольчатой нерпы (%) северо-западной популяции
[Федосеев, 1968, 1984; Волохов, 1990; Трухин, 1991]**

Период	n	Возраст, лет																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25-30
Март – май 1960 г.	113	14,6	13,5	8,9	7,9	6,9	6,9	6,2	6,2	6,2	6,2	4,9	2,6	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	–	–	–	–
Апрель – май 1961 г.	954	10,2	9,6	11,6	8,1	7,3	6,0	6,2	5,7	5,7	6,0	6,0	5,8	3,0	2,0	1,6	1,2	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,2	0,1	0,2
Апрель – май 1962 г.	1640	13,2	13,6	11,2	8,5	6,3	6,0	6,3	6,3	5,0	4,7	4,0	3,8	3,2	1,8	1,4	1,1	0,4	0,4	0,4	0,4	–	0,4	–	–	1,6
Апрель – май 1963 г.	1888	14,2	12,7	11,8	9,2	6,5	6,4	6,3	6,3	5,1	4,2	4,1	3,3	1,8	1,7	1,6	1,5	1,0	0,7	0,7	0,3	0,3	0,3	–	–	–
Апрель – май 1964 г.	1002	14,2	12,8	12,0	9,2	7,8	7,0	6,2	6,2	5,2	4,3	3,2	2,6	1,6	1,7	1,6	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5	–	0,5	–	–	0,9
Март – апрель 1965 г.	1142	15,0	14,8	13,3	12,2	9,0	8,6	7,3	6,4	4,8	2,8	1,6	0,9	0,8	0,7	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	–	–	–	–	–
Апрель – май 1979–1980 гг.	491	29,4	17,3	11,8	3,7	3,1	3,7	4,1	2,6	2,4	3,9	3,7	3,1	2,0	2,0	1,6	1,4	2,2	1,2	0,2	0,6	–	–	–	–	–
Апрель – июнь 1982 г.	751	11,7	16,3	15,3	8,1	5,2	8,0	7,6	5,7	3,7	3,4	2,0	1,4	1,3	1,6	0,7	0,7	0,5	1,0	0,6	0,3	0,7	1,1	0,6	1,0	1,5
Май – июнь 1983 г.	1294	7,4	6,6	5,3	5,9	3,4	2,7	3,7	5,3	6,6	7,7	6,1	6,3	5,6	5,6	5,0	3,4	2,2	2,4	2,6	1,2	0,9	1,0	1,0	0,4	1,7
Май – июнь 1990 г.	834	11,4	7,9	9,4	8,5	9,0	7,3	7,1	6,8	5,7	5,9	4,0	3,8	2,9	2,5	2,0	1,7	1,2	0,6	0,5	0,5	0,2	0,2	0,2	0,2	0,5

Таблица 15

**Возрастной состав побоек кольчатой нерпы (%) северо-западной популяции в июне в районе Шантарских островов
и Сахалинского залива [Федосеев, 1968, 1984; Волохов, 1990]**

Год	n	Возраст, лет																							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24-30
1960	214	3,6	6,5	7,0	3,0	2,0	4,8	6,3	6,3	7,5	9,5	8,0	8,6	6,4	5,5	4,0	2,3	1,1	0,7	1,6	0,7	0,7	1,6	1,0	1,4
1961	201	5,2	3,5	3,5	3,5	4,3	4,3	4,8	8,7	6,0	10,6	7,0	5,7	8,0	4,4	2,8	1,6	2,5	3,5	1,5	2,0	2,0	2,8	1,0	0,8
1965	2570	3,2	3,3	5,7	6,4	8,5	9,8	13,8	12,0	9,8	8,0	6,8	4,5	3,0	1,7	1,9	0,6	0,5	0,2	0,2	–	0,2	0,2	0,2	0,2
1975	159	9,4	3,8	9,4	7,5	8,8	8,8	12,0	9,4	10,7	5,7	3,8	3,8	1,3	3,2	0,6	0,6	0,6	–	–	0,6	–	–	–	–
1977	204	2,6	2,6	2,1	8,3	12,1	10,2	11,4	9,2	13,0	6,5	4,6	5,5	4,8	2,1	1,6	1,9	0,5	0,5	–	–	–	–	–	0,5
1979	124	25,0	10,5	3,4	3,4	8,2	8,1	8,9	7,3	4,8	4,8	2,4	5,6	3,2	0,8	0,8	1,6	0,8	–	–	–	–	–	–	0,8
1980	115	17,1	4,3	5,2	4,3	7,0	0,9	0,9	3,6	11,3	7,0	9,6	7,0	5,2	3,5	1,7	3,5	3,5	0,9	0,9	–	–	–	–	2,6
1984	1050	4,4	9,5	4,5	3,1	5,0	5,6	7,4	7,0	5,7	6,6	6,0	6,8	6,5	4,6	3,2	3,6	2,9	2,4	1,2	1,3	0,8	0,4	0,6	0,9

а также с кромки припайного льда. В неподвижном льду чукчи и эскимосы, передвигаясь на собачьих упряжках, отстреливают нерп, залегающих возле лазок (лунок во льду) или протаявших снеговых жилищ-пещер. На кромке припая нерп добывают среди подвижных льдов, используя для передвижения кожаные байдарки. Анализ возрастного состава побоек указывает, что в неподвижном льду больше добывается половозрелых зверей, а на кромке припая – неполовозрелых. В мае соотношение неполовозрелых (до 5 лет включительно) и половозрелых в неподвижном льду соответственно составляло 45 и 55%, а на кромке припая и среди подвижного льда 61 и 39%. С разрушением ледового покрова в бухтах и заливах промысел нерп ведется с вельботов, и в побойках равномерно встречаются звери всех возрастно-половых групп.

В нашей пробе за 1964 г. неполовозрелые животные представлены в несколько большем количестве (табл. 16). Это обусловлено тем, что продолжительность охоты за кромкой припая по срокам была больше, чем на припайном льду. Взрослые звери, размножающиеся на припайных льдах, долгое время скрываются в снеговых пещерах и доступны охотникам только после протаивания убежищ, начиная со второй половины мая. На кромке припая и среди подвижных льдов добываются преимущественно неполовозрелые звери.

В конечном итоге следует сделать вывод, что в районе Берингова пролива (о. Аракамчечен) в мае и, очевидно, в марте – апреле побойки нерп в неподвижном льду в большей степени отражают структуру половозрелой части популяции. В совокупности, если промысел равномерно ведется как в подвижных, так и в неподвижных льдах, возрастной состав побоек близок к природной структуре популяции.

После разрушения льдов (вторая половина июня – июль) в побойках встречаются звери всех возрастов обоего пола, по-видимому, пропорционально их природной численности, т. е. состав побоек близок к природной структуре популяции.

С. В. Дорофеев [1939], по-видимому, впервые для тюленей теоретически установил структуру популяции (на примере гренландского тюленя), произведя моделирование соотношения возрастно-половых групп в зависимости от различных предполагаемых соотношений контингента выбоя (равномерного отстрела всех возрастных групп: только половозрелых, неполовозрелых, приплода и т. д.). Он пришел к выводу, что базирование промысла на продуцирующей части стада влечет за собой относительное уменьшение количества половозрелых животных и приплода и увеличение доли неполовозрелых. Чем больше промысловое изъятие, тем резче отклонение соотношений возрастно-половых групп от исходных.

В нашем случае влияние промысла на структуру популяции кольчатой нерпы в Охотском море, как показано выше по отдельным периодам и районам, очень сложное. Ориентировочно можно считать, что половина добычи (побойки в северной части моря за март – май и ноябрь – декабрь) происходит неселективно. Исключение составляют сеголетки, добыча которых ведется селективно с 1969 г. Другая половина добычи (побойки за июнь в северной части моря и за июль – июль в районе Шантарских островов и Сахалинского залива) берется в основном (до 70%) за счет половозрелой части стада. Таким образом, в общем промысел несколько интенсивнее эксплуатирует половозрелую часть стада. При таком промысле, если справедливы выкладки С. В. Дорофеева, возрастная структура популяции должна омолаживаться. Динамика возрастного состава наглядно подтверждает это (см. табл. 14 и 15).

Введение лимита на добычу кольчатой нерпы, как и других тюленей, благоприятно повлияло на восстановление возрастной структуры, нарушенной

Таблица 16

Возрастной состав побоек кольчатой нерпы (%) восточносахалинской, шелиховской и беринговоморской (о. Аракамчечен) популяций [Федосеев, 1965; Разливалов, 1980; Трухин, 1991]

Период	n	Возраст, лет																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25-30
Восточный Сахалин																										
Апрель 1974–1975 гг.	280	10	19,2	13,2	7,5	4,6	3,5	3,9	5,4	3,9	4,3	2,5	3,8	3,8	3,8	3,1	1,7	1,2	0,6	0,3	–	–	–	–	–	–
Апрель 1977 г.	126	17,5	15,8	14,3	15,1	14,3	5,5	3,2	3,2	5,5	0,8	–	2,4	0,8	0,8	–	0,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Апрель – май 1990 г.	484	20,1	10,7	10,2	9,3	9,9	7,6	6,0	3,9	4,3	3,7	2,3	2,3	2,1	1,9	0,6	0,4	0,2	0,6	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4
В среднем		15,7	15,2	12,6	10,6	9,6	5,5	4,4	4,2	4,6	2,9	1,6	2,8	2,3	2,2	1,9	1,5	0,7	0,5	0,4	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2
Зал. Шелихова																										
Май – июнь 1974–1975 гг.	289	7,9	11,1	4,5	5,2	3,5	4,5	8,6	8,0	5,9	9,0	5,9	8,0	5,5	2,8	2,8	1,7	2,1	0,7	0,7	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,1
Май – июнь 1979–1980 гг.	137	3,8	10,2	7,3	5,1	7,3	8,8	6,6	8,0	5,8	6,6	4,4	6,6	5,1	2,9	2,9	2,2	2,2	0,7	–	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	–
Апрель 1991 г.	114	21,2	15,6	12,4	5,8	3,4	5,8	5,8	6,2	4,6	3,5	2,7	3,3	2,7	1,5	0,9	1,6	0,6	0,8	0,4	0,3	0,1	0,1	0,1	–	0,1
В среднем		11,1	12,3	8,1	5,4	4,7	6,4	7,0	7,4	5,4	6,4	4,3	6,0	4,4	2,4	2,2	1,8	1,6	0,7	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,3	0,1
Берингово море (о. Аракамчечен)																										
Май 1964 г.	182	13,8	8,7	8,7	8,0	8,7	7,5	6,5	6,8	6,3	5,0	3,8	3,0	2,5	1,4	2,0	0,7	0,7	1,2	1,2	0,7	0,7	–	0,7	–	1,4

нерегулируемым, интенсивным промыслом. Отметим, что восстановление возрастной структуры популяции и численности кольчатой нерпы в северо-западной части Охотского моря шло очень медленно. Это было обусловлено не только падением численности под влиянием промысла, но и его селективным воздействием в районе Шантарских островов и Сахалинского залива. Это воздействие, в конце концов, привело к сильному сокращению репродуктивной части популяции, диспропорции самцов и самок и, в конечном итоге, к низкой воспроизводительной способности северо-западной популяции [Федосеев, 1978]. Более поздние исследования возрастного-полового состава кольчатой нерпы северо-западной популяции Охотского моря свидетельствуют о том, что ее современный состав сходен с таковым начала 1960-х гг. [Волохов, 1990; Трухин, 1996].

Данные по возрастному составу кольчатой нерпы в Охотском море наглядно демонстрируют различия между популяциями (см. табл. 14–16). Это хорошо видно по материалам за все годы, но особенно четко – на примере северо-западной популяции. Как уже говорилось выше, она была сильно омоложена вследствие селективного промыслового изъятия животных. Омоложенный возрастной состав северо-западной популяции сохранялся до конца 1970-х гг. В то же время в зал. Шелихова и у Восточного Сахалина (зал. Терпения) репродуктивная часть популяции имела более высокий процент животных старшего возраста.

III.1.7. Демографические параметры популяции

Представленные материалы по возрастному составу побоек (см. табл. 14–16) показывают, что популяции кольчатой нерпы имеют сложную возрастную структуру почти из 30 поколений – генераций разных лет рождения. Отличительной особенностью животных с подобным типом возрастной структуры популяции является то, что они приспособлены к относительно малой и стабильной смертности половозрелой части стада [Наумов, Никольский, 1962]. В таких популяциях ежегодное пополнение составляет небольшой процент от общей численности. Поэтому чрезмерный промысел таких животных очень легко может привести к сильному сокращению их поголовья, которое восстанавливается относительно медленно.

Наши данные возрастного-полового состава побоек кольчатой нерпы в северной части Охотского моря за март – май и ноябрь – декабрь 1960–1964 гг., как уже отмечалось, близки к природной структуре популяции. Они представляют особый интерес, так как непрерывный ряд возрастного состава в течение нескольких лет позволяет сравнивать соотношение возрастных групп по отдельным генерациям (табл. 17).

Эти данные наглядно демонстрируют, что относительная величина разных генераций во всех возрастах довольно стабильна, диапазон изменений невелик и, скорее, вызван погрешностью проб, чем природными изменениями. Некоторые колебания относительной величины отдельных генераций наблюдаются в основном у неполовозрелых до 3-летнего возраста и у животных старше 11–12 лет. Основное ядро созревающих и плодоносящих животных (4–11 лет) характеризуется устойчивой относительной величиной всех генераций. Это свидетельствует о стабильной величине пополнения половозрелой части популяции, с одной стороны, и стабильно малой смертности животных в этом возрасте – с другой.

Первые попытки использования возрастного состава для оценки основных демографических параметров популяций у кольчатой нерпы и у других

Таблица 17

Возрастной состав (%) северо-западной популяции кольчатой нерпы по отдельным поколениям в период 1960–1964 гг.
[Федосеев, 1968]

Генерация	Возраст, лет																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1963	14,2																						
1962	14,2	12,8																					
1961	13,2	12,7	12																				
1960	10,2	13,8	11,8	9,2																			
1959	14,6	9,6	11,2	9,2	7,8																		
1958	–	13,5	11,6	8,5	6,5	7,0																	
1957	–	–	8,9	8,1	6,3	6,4	6,2																
1956	–	–	–	7,9	7,3	6,0	6,3	6,2															
1955	–	–	–	–	6,9	6,0	6,3	6,3	5,2														
1954	–	–	–	–	–	6,9	6,2	6,3	5,1	4,3													
1953	–	–	–	–	–	–	6,2	5,7	5,0	4,2	3,2												
1952	–	–	–	–	–	–	–	6,2	5,7	4,9	4,1	2,6											
1951	–	–	–	–	–	–	–	–	6,2	6,0	4,0	3,3	1,6										
1950	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6,2	6,0	3,8	1,8	1,7									
1949	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,9	5,8	3,2	1,7	1,6								
1948	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2,6	3,0	1,8	1,6	1,0							
1947	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	2,0	1,4	1,5	0,5						
1946	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	1,6	1,1	1,0	0,5					
1945	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	1,2	0,4	0,7	0,5				
1944	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	1,0	0,4	0,7	0,5			
1943	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	0,5	0,4				
1942	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	0,5	0,4	0,3	0,5	
1941	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	0,5	0,0	0,3	0,0
1940	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	0,5	0,4	0,0
М	13,3	12,4	11,1	8,6	7,0	6,5	6,2	6,1	5,4	5,1	4,4	3,6	2,1	1,6	1,4	1,2	0,8	0,6	0,6	0,5	0,2	0,2	–

ледовых форм тюленей Северного полушария выполнены около 30 лет назад [Федосеев, 1968, 1976]. Согласно этим работам, демографические параметры у всех видов ледовых форм оказались стабильны и сходны. У кольчатой нерпы северо-западной популяции в Охотском море величина пополнения (определенная по числу размножающихся самок) составила около 20%, а пополнение репродуктивной части популяции составило 8–10%. Смертность тюленей на первом году жизни в среднем оказалась близкой к 35%. Средневзвешенная смертность без учета первого года жизни немногим более 13%, а у половозрелых животных в возрасте 5–12 лет – 4–8%. Было предложено кроме предельного возраста (30–35 лет) принимать во внимание критический возраст (14–17 лет), т. е. возраст, после которого численность соответствующих поколений мала и не может играть существенной роли в воспроизводстве популяции.

В последние годы демографические параметры популяций определялись [Федосеев, Волохов, 1991] по более совершенной методике [Коли, 1979; Пианка, 1981], которая подробнее изложена ниже, в разделе по крылатке. По кольчатой нерпе аналогичный расчет сделан по северо-западной популяции Охотского моря (табл. 18).

Представлялось интересным сравнить демографические параметры одной и той же популяции в начале 1960-х гг., когда велся нелимитируемый промысел, с данными 1990 г., т. е. после ряда лет предельно лимитируемого промысла.

Перед обсуждением данных табл. 18 следует сделать некоторые пояснения, связанные с негативной стороной лимитирования промысла кольчатой нерпы в первые годы, начиная с 1969 г. В годы нелимитированного промысла среднее ежегодное изъятие составляло 72 тыс. голов [Федосеев, 1984]. В 1969 г. добыча была ограничена до 32 тыс. голов, а затем до 25 тыс. Фактическое изъятие было больше, так как в погоне за меховой продукцией, по которой проводилась оплата труда зверобоев в повышенном размере, охотники часто выбрасывали добытых лисных зверей, чтобы выбрать лимит за счет мехового перелинявшего зверя. Установить строгий учет всех убитых животных практически было невозможно уже потому, что на промысловом судне один инспектор, а добывающих единиц (ботов) 6–7. В целях предотвращения катастрофического падения запасов кольчатой нерпы ее добыча с 1976 г. была ограничена 5–6 тыс. С этого времени пресс промысла, по-видимому, не оказывал существенного влияния на численность и возрастная структура постепенно стала возвращаться к нормальному балансу неполовозрелой и половозрелой частей популяции.

Согласно данным табл. 18, выживаемость в начале 1960-х гг. в популяции кольчатой нерпы была выше, чем в 1990 г., а плодовитость ниже. Показатели продуктивности в обоих случаях выше 1, что свидетельствует о положительном балансе, т. е. в обоих случаях популяция находилась в стадии незначительного роста, особенно в 1960-е гг. Вероятно, сделанные расчеты страдают погрешностями. В частности, убыль в популяции кольчатой нерпы в 1960–1964 гг. была фактически выше расчетной по возрастному ряду.

Представленный низкий уровень продуктивности в северо-западной охотоморской популяции кольчатой нерпы согласуется с данными аэроучетов численности (см. табл. 2). Если принять во внимание, как сказано выше, что пресс промысла был снят с популяции кольчатой нерпы в 1976 г., то постепенный рост численности наблюдался только до 1986 г. (с 700 до 830 тыс. голов), затем вновь сопровождался незначительным спадом. Это, по нашему мнению, могло быть следствием частой повторяемости лет с преобладанием тонких, слабых льдов, неблагоприятных для выживаемости молодых животных. Это подтверждается и показателями выживаемости по расчетам в 1990 г. (см. табл. 18).

Таблица 18

Демографические параметры северо-западной популяции кольчатой нерпы
Охотского моря

Возраст, лет (X)	Выживаемость l_x		Плодовитость m_x		Продуктивность $l_x m_x$		Взвешенная продуктивность, $Xl_x m_x$	
	1960– 1962 гг.	1990 г.	1960– 1962 гг.	1990 г.	1960– 1962 гг.	1990 г.	1960– 1962 гг.	1990 г.
0	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
1	0,65	0,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,56	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3	0,49	0,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
4	0,44	0,38	0,00	0,05	0,00	0,02	0,00	0,08
5	0,40	0,34	0,01	0,28	0,004	0,10	0,02	0,50
6	0,37	0,30	0,17	0,41	0,06	0,12	0,38	0,72
7	0,35	0,28	0,45	0,47	0,16	0,13	1,12	0,91
8	0,32	0,25	0,49	0,47	0,16	0,12	1,28	0,96
9	0,30	0,22	0,47	0,48	0,14	0,11	1,26	0,99
10	0,28	0,20	0,47	0,50	0,13	0,10	1,30	1,00
11	0,25	0,18	0,47	0,50	0,12	0,09	1,32	0,99
12	0,22	0,15	0,47	0,50	0,10	0,08	1,20	0,96
13	0,18	0,13	0,46	0,36	0,08	0,05	1,04	0,65
14	0,13	0,10	0,44	0,50	0,06	0,05	0,84	0,70
15	0,08	0,09	0,36	0,50	0,03	0,05	0,45	0,75
16	0,06	0,07	0,20	0,50	0,01	0,04	0,16	0,64
17	0,04	0,05	0,20	0,50	0,008	0,03	0,17	0,51
18	0,02	0,03	0,20	0,50	0,004	0,02	0,07	0,36
19	0,01	0,02	0,20	0,50	0,002	0,01	0,04	0,19
20 и старше	0,01	0,003	0,20	0,50	0,002	0,001	0,04	0,02
В сумме			5,26	7,52	1,07	1,12	10,0	9,7

 R_0 T

Примечание. Расчеты выполнены по данным автора (1960–1962) и А. М. Трухина [1991 г.] – 1991 г.

В заключение отметим, что, несмотря на несовершенство расчетов демографических параметров популяции кольчатой нерпы, они удовлетворительно отражают тенденцию происходящих процессов в популяции.

III.2. Крылатка (*Histiophoca fasciata*)

Этот вид впервые описан Е. Циммерманом в 1783 г. по экземпляру, добытому у Курильских островов [Zimmerman, 1783]. Последующие таксономические характеристики крылатки были уточнены Ф. Трю [True, 1883], С. И. Огневом [1935], С. П. Наумовым и Н. А. Смирновым [1935].

Долгое время дискуссионным оставался вопрос о составе рода крылатки. Некоторые систематики относили этого тюленя, совместно с гренландским

тюленем, к роду *Pagophoca* [Наумов, Смирнов, 1935; Winge, 1941], другие считали его монотипическим родом [Огнев, 1935]. В настоящее время утвердилось положение о том, что крылатка представляет монотипический род [Scheffer, 1958; Чапский, 1963; и др.].

Представленные выше данные по распределению крылатки показывают, что в Охотском море этот тюлень образует три обособленных репродуктивных группировки, а в Беринговом море – одну в зоне прикромочных льдов (см. рис. 7–10). По мере разрушения льдов берингоморская крылатка образует два скопления, из которых одно принято называть северо-западным, другое – восточным [Шустов, 1965].

В Охотском море после распада ценных залежек крылатка также может образовывать временные скопления, из которых одно (восточносахалинское) возникает не ежегодно, а лишь в случае раннего распада льдов. Отмеченные особенности распределения крылатки послужили предпосылкой сбора материалов для популяционных исследований данного вида.

Многолетние исследования крылатки, начатые А. П. Шустовым в 1961 г. на промысловых судах в Анадырском заливе и продолженные в научных экспедициях ТИПРО на зверобойной шхуне «Лахтак» в 1962–1965 гг., позволили собрать обширные материалы по ее биологии в Беринговом море. Эти исследования обобщены в диссертации и серии публикаций А. П. Шустовым (1965–1975) и Э. А. Тихомировым (1966–1969).

Широкие исследования биологии охотоморской крылатки начаты несколько позднее [Федосеев, 1973; Федосеев и др., 1979]. Изучение крылатки во второй половине 1970-х гг. и в 1980-х гг. существенно дополнило знания по ее биологии [Боброва, 1982; Бухтияров, 1982, 1986а,в; Разливалов, Бухтияров, 1982; Федосеев, 1978, 1984; Федосеев, Волохов, 1990, 1991; Трухин, 1991, 1996; Садовов, 1986, 1990; и др.] и позволяет на основе многолетних материалов по-новому оценить популяционные характеристики вида и их изменения в Охотском и Беринговом морях.

III.2.1. Морфологические особенности популяций

В целях разграничения отдельных популяций к настоящему времени накоплены значительные материалы по морфологической характеристике популяций крылатки. Эти материалы включают особенности изменчивости окраски, промеров тела, различных пластических и качественных (альтернативных) признаков черепа, а также ряда меристических (счетных) признаков.

III.2.1.1. Окраска

Выразительный рисунок волосяного покрова крылатки и его варибельность привлекли внимание исследователей. Первоначально Э. А. Тихомиров [1966а] на основе учета возрастной и половой изменчивости выделил пять основных типов окраски и несколько редких (аномальных, по его мнению) вариаций. Эти аномальные вариации Э. А. Тихомировым для популяционных исследований не использовались.

А. П. Шустов, работая над диссертацией, темой которой была биология крылатки, анализировал окраску этого тюленя в Беринговом и Охотском морях,

но не нашел каких-либо различий в соотношении частот по основным типам окраски. Исследования А. П. Шустова вызвали оживленные дискуссии в нашей лаборатории, и было рекомендовано продолжить изучение окраски крылатки в целях выявления различий по отдельным районам. Результаты дальнейших исследований А. П. Шустова [1978] в районе Олюторского залива и около м. Наварин в Беринговом море позволили выделить 18 вариаций окраски крылатки. Они были объединены в 5 типов окраски (по расположению белых полос, опоясывающих лапы, поясничную и шейную части тела). Соотношение частот этих типов окраски по районам показало различие между западной и восточной выборками. Несколько неожиданным было то, что в восточной части у берегов Чукотки в Беринговом проливе встречались типы окраски, которые отсутствовали в других районах восточной зоны. Этот факт заставил А. П. Шустова воздержаться от вывода по разграничению популяций крылатки по данному признаку. Позднее это сделал Е. И. Соболевский [1988], который, используя данные А. П. Шустова и японских исследователей Наито и Осима [Naito, Oshimo, 1976] по южной части Охотского моря, а также собственные данные по Охотскому морю (размер выборки и район сбора не указаны), показал статистические различия в соотношении частот вариаций окраски выборок крылатки из Охотского и Берингова морей.

Исследования, начатые А. П. Шустовым, были продолжены в нашей лаборатории В. И. Волоховым [Федосеев, Волохов, 1990, 1991]. Анализ 1411 шкур по фотоснимкам позволил увеличить число ранее выделенных вариаций окраски крылатки до 28. Как и в прежних исследованиях, доминирующими были всего четыре типа окраски, остальные были редкими (рис. 34).

Частота встречаемости типов окраски для вида в целом составляла: 2-й и 3-й типы соответственно 22 и 29%; 1-й и 4-й типы соответственно 10 и 12%; 7-й и 8-й типы – не более 6–7%. На долю остальных 22 типов окраски приходилось 0,1–2%.

Изменчивость частоты встречаемости доминирующих типов окраски характеризуется большой устойчивостью в системе вида, географических и локальных популяций на протяжении ряда лет (1983–1988), что, видимо, отражает наличие сбалансированного полиморфизма по доминирующим признакам.

Анализ деталей рисунка позволил выделить 43 альтернативных признака (морф), из которых доминирующих (с частотой встречаемости от 20 до 60%) всего 7. Доля остальных 36 редких морф колеблется от 0,5 до 2%, лишь в отдельных случаях достигая 5%.

Частота редких типов окраски сильно изменчива как в пространственном, так и в временном аспектах. Сравнения выборок по доминирующим признакам деталей рисунка по индексам сходства и разнообразия Л. А. Животовского [1982] показывают высокую достоверность различий на уровне локальных и географических популяций, а также в одном и том же районе по отдельным годам. Достоверность различий в выборках по редким морфам также высока как в хорологическом, так и хронологическом аспектах.

Отмеченная выше изменчивость частот признаков окраски крылатки показала, что она в значительной степени может быть обусловлена изменением экологической структуры популяций по сезонам и годам. В числе факторов, влияющих на пространственную структуру крылатки, ведущую роль играют льды, на которых происходит размножение.

В результате весеннего термодинамического разрушения льдов происходит смешение животных из разных репродуктивных залежек (демов). Масштабы и интенсивность такого смешения существенно меняются по отдельным

годам, соответственно может изменяться и фенотипический состав получаемых проб.

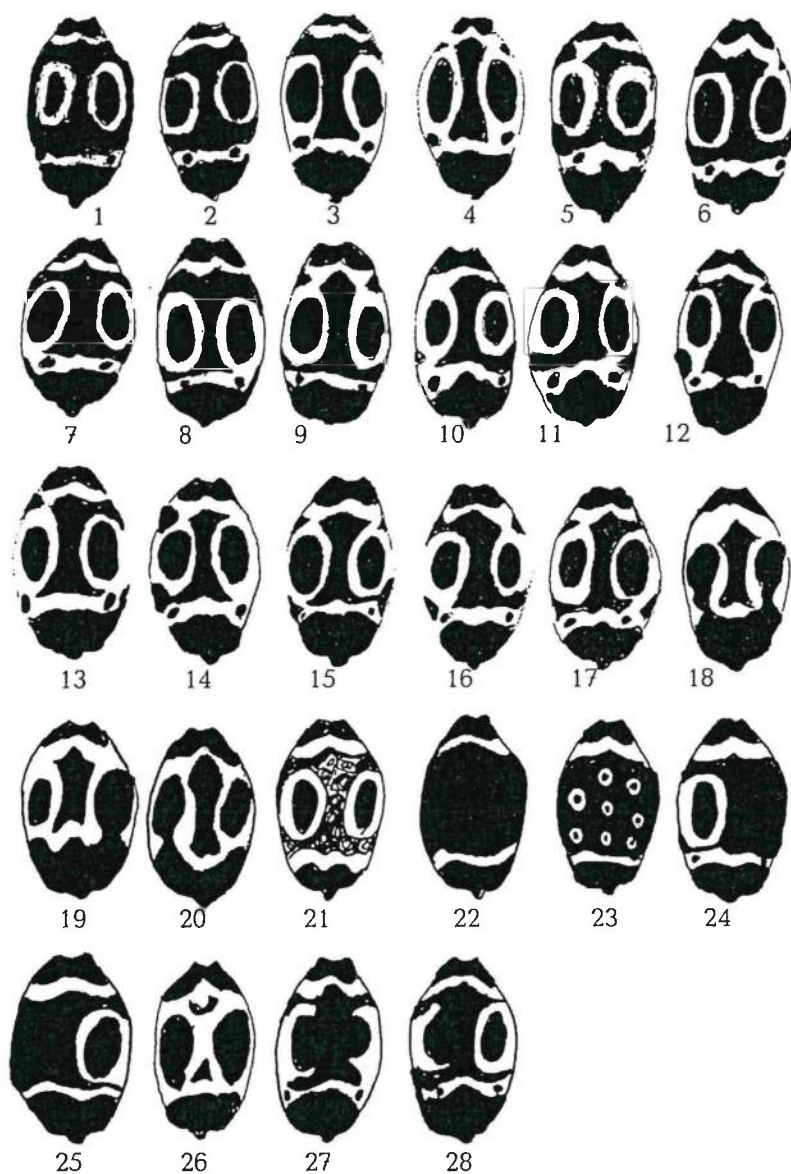


Рис. 34. Изменчивость окраски крылатки (по [Тихомиров, 1966; Шустов, 1978; Соболевский, 1988; Федосеев, Волохов, 1990; Naito, Oshima, 1976])

Многолетний анализ изменчивости фенетического состава по исследованным признакам окраски шкур крылатки и ее экологии позволяет заключить, что интерпретация формальных статистических различий без учета экологической структуры способна привести к описанию артефактов, т. е. несуществующих популяций.

III.2.1.2. Меристические признаки

Для морфологической характеристики крылатки в качестве меристических (счетных) признаков использовалось число губных и глазных вибрисс, а также число колец в трахее [Шустов, Яблоков, 1967]. Анализ этих признаков для популяционных различий был продолжен другими исследователями (табл. 19).

Таблица 19

Характеристика меристических признаков крылатки

Источник информации	Охотское море				Берингово море	
	северо-запад		зал. Терпения		Самцы	Самки
	Самцы	Самки	Самцы	Самки		
Число колец в трахее						
Шустов, Яблоков [1967]	–	–	–	–	Пол не указан $43,3 \pm 0,87$ 23	
Федосеев [1973], Шмакова [1979], Косыгин [1975]	$45,9 \pm 0,58$ 22	$45,6 \pm 0,69$ 20	$43,4 \pm 0,48$ 45	$43,7 \pm 0,41$ 46	$44,4 \pm 0,28$ $44,2 \pm 0,26$ Общее число 229	
Число губных вибрисс						
Шустов, Яблоков [1967]	–	–	–	–	Пол не указан $41,0 \pm 1,07$ 23	
Федосеев [1973], Косыгин [1975]	$40 \pm 0,4$ 22	$39,5 \pm 0,6$ 20	–	–	$39,5 \pm 0,3$ $39,1 \pm 1,2$ Число не указано	
Число глазных вибрисс						
Шустов, Яблоков [1967], Федосеев [1973]	$6,7 \pm 0,2$ 22	$7,5 \pm 0,2$ 20	–	–	Пол не указан $6,7 \pm 0,61$ 23	

Примечание. Над чертой указано среднее значение признака, под чертой – величина пробы.

Представленные в табл. 19 данные показывают, что по количеству колец в трахее крылатка, обитающая в северо-западной части Охотского моря, статистически достоверно отличается от южной крылатки из зал. Терпения (восточносахалинская популяция). Число колец в трахее у беринговоморской крылатки также меньше по сравнению с таковым для животных из северо-западной части Охотского моря, и эти различия имеют высокую достоверность. По остальным признакам, представленным в табл. 19, статистических различий по исследованным меристическим признакам между анализируемыми популяциями крылатки не обнаружено.

III.2.1.3. Краниологические признаки

Первоначальная популяционная характеристика краниологических признаков крылатки была дана А. П. Шустовым и А. В. Яблоковым [1967] в сравнении

Промеры (мм) черепов крылатки из различных районов Охотского и Берингова морей
[Шустов, 1970; Федосеев, 1973; Федосеев и др., 1979]

Признак	Охотское море				Берингово море			
	зал. Терпения		северо-западный район		северо-западная часть		восточная часть	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
	n = 13, M ± m	n = 14, M ± m	n = 21, M ± m	n = 25, M ± m	n = 20, M ± m	n = 20, M ± m	n = 16, M ± m	n = 16, M ± m
1. Общая длина	194,5 ± 2,2	190,4 ± 1,4	195,1 ± 1,4	192,7 ± 1,2	191,8 ± 1,3	189,3 ± 2,2	191,7 ± 2,1	189,2 ± 1,5
2. Длина основания	178,1 ± 1,4	174,8 ± 1,1	179,2 ± 1,3	176,4 ± 1,3	175,1 ± 1,3	171,5 ± 3,2	175,8 ± 2,3	173,0 ± 1,5
3. Затылочно-носовая длина	167,1 ± 1,8	164,1 ± 1,2	168,0 ± 1,1	165,2 ± 0,8	165,4 ± 0,8	161,9 ± 1,6	163,4 ± 1,5	163,0 ± 1,2
4. Длина нёба	70,7 ± 1,1	70,3 ± 1,1	69,6 ± 0,8	69,0 ± 1,1	70,8 ± 0,8	68,2 ± 0,9	71,8 ± 1,1	68,9 ± 0,9
5. Предчелюстная длина	60,2 ± 0,7	60,3 ± 0,7	57,7 ± 0,4	56,7 ± 0,5	60,4 ± 0,7	59,5 ± 0,9	59,0 ± 1,1	58,7 ± 0,7
6. Мастоидная ширина	122,3 ± 1,3	121,1 ± 1,1	123,9 ± 0,9	121,4 ± 0,8	121,9 ± 10,9	122,2 ± 1,0	123,2 ± 10,9	122,1 ± 1,7
7. Мозговая ширина	99,9 ± 0,9	99,6 ± 0,9	100,4 ± 0,7	99,0 ± 0,7	100,1 ± 0,6	97,5 ± 0,7	99,8 ± 0,9	97,9 ± 0,7
8. Длина скуловой кости	46,6 ± 0,8	42,6 ± 1,0	—	—	—	—	—	—
9. Ширина нёба	46,6 ± 0,8	44,5 ± 0,9	45,5 ± 0,4	44,8 ± 0,6	49,7 ± 0,6	49,0 ± 0,7	48,6 ± 0,6	46,7 ± 0,6
10. Ширина ноздри	26,0 ± 0,5	26,3 ± 0,4	26,8 ± 0,3	25,8 ± 0,4	26,1 ± 0,4	26,0 ± 0,5	27,4 ± 0,4	25,6 ± 0,5
11. Ширина рыла	29,8 ± 0,4	28,3 ± 0,3	29,9 ± 0,4	28,9 ± 0,4	28,8 ± 0,3	28,5 ± 0,3	29,4 ± 0,4	28,1 ± 0,4
12. Ширина затылочного мышелка	60,2 ± 0,9	57,3 ± 0,9	60,7 ± 0,5	60,3 ± 0,5	59,4 ± 0,7	59,6 ± 0,7	60,8 ± 0,4	59,9 ± 0,7
13. Длина слуховой капсулы	40,8 ± 0,6	40,5 ± 0,7	43,4 ± 0,4	42,9 ± 0,4	41,3 ± 1,3	41,7 ± 0,5	43,4 ± 0,6	42,6 ± 0,7
14. Ширина слуховой капсулы	40,7 ± 0,4	40,5 ± 0,4	37,7 ± 0,6	36,6 ± 0,4	40,3 ± 0,3	39,5 ± 0,5	39,8 ± 0,5	38,4 ± 0,6
15. Длина носовых костей	38,3 ± 1,0	38,3 ± 1,2	38,9 ± 0,6	38,2 ± 0,7	38,4 ± 0,7	35,9 ± 0,7	37,7 ± 0,8	37,9 ± 0,8
16. Ширина носовых костей	14,6 ± 0,4	14,8 ± 0,4	15,1 ± 0,3	14,2 ± 0,3	14,3 ± 0,3	14,0 ± 0,3	15,1 ± 0,4	13,8 ± 0,4
17. Межглазничная ширина	14,8 ± 0,8	13,2 ± 0,5	14,1 ± 0,4	13,3 ± 0,3	13,7 ± 0,3	13,1 ± 0,3	14,1 ± 0,4	13,0 ± 0,5
18. Высота мозговой коробки	71,9 ± 0,9	70,3 ± 1,0	71,4 ± 0,5	70,6 ± 0,5	68,8 ± 0,5	69,7 ± 0,7	69,5 ± 0,7	68,6 ± 0,5
19. Скуловая ширина	120,3 ± 1,1	116,4 ± 1,1	121,5 ± 1,0	118,2 ± 1,2	—	—	—	—
20. Длина лицевой части	91,2 ± 0,7	92,1 ± 0,1	—	—	—	—	—	—
21. Длина нижней челюсти	116,7 ± 1,0	114,1 ± 1,1	116,7 ± 0,8	116,2 ± 0,9	114,0 ± 0,9	114,5 ± 1,8	114,7 ± 2,0	114,5 ± 1,1
22. Высота нижней челюсти	53,8 ± 1,0	51,0 ± 0,6	55,6 ± 0,7	54,8 ± 0,6	52,9 ± 0,6	53,0 ± 0,8	54,1 ± 0,8	50,4 ± 0,7
23. Длина зубного ряда нижней челюсти	49,4 ± 0,6	48,7 ± 0,6	47,9 ± 0,5	46,7 ± 0,4	47,6 ± 0,5	47,2 ± 0,8	47,8 ± 1,1	46,5 ± 0,8
24. Высота нижней челюсти за коренными зубами	16,3 ± 0,5	15,4 ± 0,2	17,3 ± 0,3	15,9 ± 0,3	—	—	—	—
25. Возраст, лет	5–16	4–16	5–20	4–18	16,6 ± 0,3	16,0 ± 0,3	16,1 ± 0,4	15,8 ± 0,4

с гренландским тюленем при анализе родовой принадлежности этих тюленей. В дальнейшем были предприняты попытки поиска популяционных различий крылатки Берингова и Охотского морей на основе анализа краниологических признаков [Шустов, 1970; Федосеев, 1973; Федосеев и др., 1979]. Все авторы при сравнении разных популяций крылатки Северной Пацифики обнаружили больше признаков сходства, чем различий. Вместе с тем, как показывают сводные данные промеров черепов крылатки из разных районов (табл. 20), были найдены и некоторые особенности.

Таблица 21

Частота встречаемости (%) качественных краниологических признаков крылатки из различных районов Охотского моря [Федосеев и др., 1979]

Выражение признака	Зал. Терпения				Северо-западный район			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	п	%	п	%	п	%	п	%
Задненёбные отверстия								
1. Перед поперечным нёбным швом	4	12,0	9	20,7	2	8,0	8	28,6
2. За нёбным швом	6	18,0	2	4,6	1	4,0	1	3,6
3. На линии небного шва	23	69,0	32	73,6	22	88,0	19	67,8
Центральное отверстие на основной затылочной кости								
4. Отсутствует	9	27,0	14	32,6	9	38,0	7	8,3
5. Есть	24	73,0	29	67,4	15	62,0	22	91,7
6. Большое	21	87,5	26	89,7	11	73,3	20	90,9
7. Маленькое	3	12,5	3	10,3	4	26,7	2	9,1
Отверстия у основания затылочных мыщелков								
8. Отсутствует	12	36,0	23	53,5	11	50,0	12	42,9
9. Есть справа и слева	12	36,0	9	20,9	5	23,0	9	32,1
10. Только справа	4	12,0	5	11,6	4	18,0	2	7,1
11. Только слева	5	15,0	6	14,0	2	9,0	5	17,8
Форма заднего края костного мозга								
12. Тип 1	16	48,0	10	24,4	6	24,0	4	14,3
13. —»— 2	4	12,0	3	7,3	—	—	1	3,6
14. —»— 3	2	6,0	2	4,9	1	4,0	—	—
15. —»— 4	—	—	12	29,3	9	36,0	6	21,4
16. —»— 5	7	21,0	9	22,0	5	20,0	8	28,6
17. —»— 6	4	12,0	5	12,1	4	16,0	9	32,1
Форма выемки в мыщелках								
18. Тип 1	2	6,2	8	18,6	3	12,5	2	6,8
19. —»— 2	11	34,4	11	25,6	5	20,8	2	6,8
20. —»— 3	19	59,4	24	55,8	16	66,7	24	86,4
Форма нижнего края носовых костей								
21. Тип 1	24	75,7	17	43,6	9	36,0	12	44,5
22. —»— 2	7	24,3	22	56,4	16	64,0	15	55,5

Выборки черепов крылатки из района зал. Терпения статистически достоверно отличаются от выборок черепов северо-западных групп как при сравне-

нии самцов (по двум пластическим признакам – 5-му и 13-му), так и при сравнении самок (по шести пластическим признакам – 5, 12–14, 22, 24-му).

В качестве общей тенденции следует отметить, что черепа крылатки из охотоморских популяций по большинству признаков несколько крупнее беринговоморских, хотя достоверные статистические различия обнаружены лишь по длине и ширине неба, предчелюстной длине, ширине слуховой капсулы, высоте мозговой коробки и нижней челюсти.

По качественным признакам черепа различия обнаружены по некоторым вариациям формы заднего края костного неба и вариациям нижнего края носовых костей (табл. 21) [Федосеев и др., 1979].

В Беринговом море А. П. Шустов [1970] не нашел существенных различий по пластическим признакам черепа между животными восточной и западной группировок. Однако произведенное нами сравнение [Федосеев, 1984] этих группировок по неметрическим (альтернативным) признакам показало, что, наряду с чертами сходства, имеется своеобразный фенотипический полиморфизм, отражающий, вероятно, несколько различных генетический состав животных западной и восточной частей беринговоморского ареала.

Это дает основание для предположения о проявлении некоторой специфики направления естественного отбора в западной и восточной частях ареала, тем более что условия существования для тюленей здесь весьма неодинаковы. Восточная часть моря подвержена более сильному отепляющему воздействию тихоокеанских водных масс, что обуславливает различие и своеобразие состава биоценозов в обоих районах [Натаров, 1963; Моисеев, 1969].

Наряду с факторами, способствующими экологической дифференциации крылатки, имеет место нивелирование морфологических различий за счет мигрантов (преимущественно молодых животных), поток которых увеличивается в годы с пониженной ледовитостью моря, способствующей сокращению репродуктивного ареала.

С учетом этого группировки крылатки из западной и восточной частей Берингова моря вряд ли достаточно изолированы друг от друга, чтобы считаться эволюционно самостоятельными; они представляют морфологически выраженные подразделения единой беринговоморской популяции.

III.2.2. Размеры и вес тела

Анализ предродовых эмбрионов (11 экз.) и только что родившихся щенков в III декаде марта и начале апреля в Беринговом море [Шустов, 1965, 1970] позволяет считать, что длина тела новорожденных крылаток колеблется в пределах 73–98 см, а их вес – от 5,6 до 11 кг (в среднем 8,5 кг). В возрасте 1,5–2 месяцев щенки крылатки достигают длины 110 см и веса 27–30 кг (табл. 22, 23).

Представленные данные изменения длины и веса тела крылатки по отдельным популяциям (см. табл. 22, 23) показывают, что этот тюлень имеет высокий темп роста. До полового созревания и возраста физической зрелости (11 лет и старше) самцы несколько крупнее самок во всех возрастных группах. В последующем, напротив, самки несколько крупнее самцов.

Сравнение размерных и весовых показателей тела по отдельным районам свидетельствует о том, что животные из зал. Терпения по всем возрастным группам превосходят своих сородичей как из северо-западной части Охотского моря, так и из Берингова моря. При этом в ряде возрастных групп и особенно среди физически зрелых животных эти различия между самцами и самками статистически достоверны.

Возрастные изменения длины тела крылатки в разных популяциях [Шустов, 1965; Федосеев, 1973]

Возраст, лет	Охотское море								Берингово море			
	зал. Терпения				северо-западная				северо-западная			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m
Сеголетки	39	109,9 ± 1,0	35	109,6 ± 1,2	16	110,0 ± 1,8	22	110,0 ± 1,3	–	–	–	–
1	37	134,0 ± 1,0	42	132,0 ± 0,9	27	129,0 ± 1,0	31	128,5 ± 1,0	–	–	–	–
2	24	145,3 ± 1,3	22	139,0 ± 1,4	35	140,3 ± 0,8	23	139,0 ± 1,2	–	–	–	–
3	16	156,2 ± 1,8	10	154,4 ± 0,9	23	150,7 ± 1,4	24	148,7 ± 1,4	–	–	–	–
4	10	156,2 ± 2,0	10	153,6 ± 2,2	10	158,8 ± 1,8	19	153,8 ± 1,5	33	156,6 ± 1,3	28	153,9 ± 1,4
5–6	4	164,5 ± 2,1	14	161,8 ± 2,1	23	160,5 ± 1,7	23	158,5 ± 1,6	20	159,0 ± 1,9	22	160,8 ± 1,5
7–10	3	166,3 ± 3,8	5	160,8 ± 6,4	29	162,4 ± 1,1	27	162,4 ± 1,1	36	161,0 ± 1,7	–	–
11 и старше	13	168,5 ± 2,1	4	173,8 ± 0,6	34	164,7 ± 1,5	49	165,1 ± 1,0	127	165,9 ± 1,8	10	166,2 ± 1,9

89

Таблица 23

Возрастные и сезонные изменения веса тела крылатки из разных популяций Охотского моря [Федосеев, 1973; Шмакова, 1979]

Возраст, лет	Северо-западная (май)				Северо-западная (июнь)				Зал. Терпения (май)			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m
Сеголетки	16	27,6 ± 1,0	16	26,8 ± 1,0	3	27,3	6	28,0 ± 2,5	38	29,8 ± 0,8	36	29,2 ± 1,0
1	16	47,2 ± 1,0	18	46,4 ± 1,2	9	35,6 ± 1,1	12	36,0 ± 1,4	37	51,8 ± 1,0	40	49,9 ± 1,0
2	21	58,7 ± 1,2	10	55,0 ± 2,4	12	41,7 ± 0,9	12	42,3 ± 2,3	24	56,8 ± 1,7	22	54,7 ± 2,1
3	16	70,6 ± 1,9	13	66,5 ± 2,1	7	58,9	11	51,5 ± 1,8	17	66,5 ± 3,0	10	69,3 ± 2,6
4	7	69,7	8	71,1 ± 2,5	–	–	10	58,4 ± 2,3	10	71,3 ± 3,6	10	70,4 ± 2,8
5–6	13	85,7 ± 1,7	6	79,3 ± 1,5	9	63,1 ± 1,4	12	63,9 ± 1,4	4	84,8 ± 2,3	14	74,0 ± 3,4
7–10	10	81,2 ± 1,5	8	81,0 ± 1,4	11	65,0 ± 1,8	8	65,0 ± 1,4	3	88,7 ± 5,9	5	83,4 ± 5,9
11 и старше	18	87,5 ± 2,1	18	91,5 ± 1,8	40	71,6 ± 1,3	38	72,5 ± 1,8	13	89,0 ± 3,3	4	85,0 ± 3,3

**Репродуктивное состояние самок крылатки
[Бухтияров, 1982; Садовов, 1990;**

Возраст, лет	n			Неполовозрелые, %		
	1980 г.	1985 г.	1986– 1987 гг.	1980 г.	1985 г.	1986– 1987 гг.
1	159	46	64	100	89,1	93,8
2	108	83	82	26	12,0	41,5
3	141	79	48	2,1	1,3	6,2
4	114	88	36	–	–	–
5	101	53	47	–	–	–
6	78	*	26	–	–	–
7–25	310	304	160	–	–	–
Итого	1011	653	463	18,9	8,0	21

Примечание. В пробе 1985 г. 6-летние животные включены в группу 7–25 лет.

Репродуктивное состояние самок крылатки Охотского моря [Федосеев,

Возраст, лет	Северо-западная										
	n		Неполовозрелые, %		Половозрелые, %						
	1971– 1972 гг.	1985 г.	1971– 1972 гг.	1985 г.	1-я овуляция		рожавшие		яловые и абортировавшие		
				1971– 1972 гг.	1985 г.	1971– 1972 гг.	1985 г.	1971– 1972 гг.	1985 г.		
1	28	265	89,3	89,4	10,7	10,6	–	–	–	–	–
2	15	225	53,3	24,0	40,0	65,8	6,7	10,2	–	–	–
3	22	197	4,5	2,6	22,7	21,8	72,8	75,6	–	–	–
4	15	150	–	–	13,3	8,0	86,7	92,0	–	–	–
5	13	119	–	–	–	–	100	100	–	–	–
6–25	76	455	–	–	–	–	97,2	96,3	2,7	3,7	–
Итого	169	1411	20,2	21,0	9,4	16,4	69,2	61,4	1,2	1,2	–

Вес тела крылатки (см. табл. 23), как и у других тюленей, снижается весной: в среднем с мая по июнь в различных возрастно-половых группах на 20–30%. Это обстоятельство препятствует использованию веса тела как надежного популяционного признака. Кроме того, такая динамика веса тела затрудняет использование морфофизиологических индикаторов (отношение веса внутренних органов к весу тела) для популяционных различий, поскольку очень трудно собрать сопоставимый по срокам материал.

Отмеченная выше особенность роста крылатки из района зал. Терпения (Охотское море), по-видимому, обусловлена специфическими условиями обитания, которые отличаются тем, что щенка в данном районе происходит на льдах над большими глубинами. В связи с этим условия добывания пищи иные, чем на шельфе или его границе. Не исключено, что естественный отбор в таких условиях обитания способствует формированию более крупных особей с более продолжительным периодом роста и поздним половым созреванием по сравнению с крылатками, обитающими в зоне шельфа (табл. 24, 25).

Представленные в этом разделе данные по размерам и весу тела крылатки в разных районах и за разные годы и сезоны подтвердили высказанное ранее мнение А. П. Шустова [1965] и Э. А. Тихомирова [1966, 1968] о том, что этот тюлень имеет самый высокий темп роста среди других видов настоящих тюленей. Длина новорожденных у крылатки составляет около 51% длины физически зрелых самок, годовалые животные достигают 77% длины взрослых самок, 2-летние – 86%, 3-летние – 91%, 4-летние – 95%. Рост крылаток

Таблица 24

**Берингова моря по макроструктуре яичников
Федосеев, Волохов, 1991]**

Половозрелые, %								
1-я овуляция			рожавшие в данном году			яловые и абортировавшие		
1980 г.	1985 г.	1986–1987 гг.	1980 г.	1985 г.	1986–1987 гг.	1980 г.	1985 г.	1986–1987 гг.
–	10,9	6,2	–	–	–	–	–	–
74	86,7	40,2	–	1,3	18,3	–	–	–
39	36,7	37,5	58,9	62,0	56,3	–	–	–
11,4	2,3	5,6	88,6	97,7	94,4	–	–	–
5,0	3,8	12,8	95,0	96,2	87,2	–	–	–
6,4	–	–	93,6	*	100	–	–	–
–	–	–	97,4	97,4	96,3	2,6	2,6	3,7
15,5	16,8	13,6	64,8	74	64,1	0,8	1,2	1,3

Таблица 25

1973; Трухин, 1991; Федосеев, Волохов, 1991]

Восточный Сахалин									
n		Неполовозрелые, %		Половозрелые, %					
				1-я овуляция		рожавшие		яловые и абортировавшие	
1971–1972 гг.	1985 г.	1971–1972 гг.	1985 г.	1971–1972 гг.	1985 г.	1971–1972 гг.	1985 г.	1971–1972 гг.	1985 г.
128	86	79,7	97,7	20,3	2,3	–	–	–	–
114	86	27,2	31,4	69,3	68,6	3,5	–	–	–
48	48	–	6,3	45,8	60,4	54,2	33,3	–	–
33	22	–	–	15,2	18,2	84,8	68,2	–	13,6
19	18	–	–	15,8	5,6	84,2	88,8	–	5,6
99	92	–	–	–	–	100	92,4	–	7,6
441	352	30,2	32,4	30,6	27,0	39,2	37,5	–	–

прекращается в основном к 7 годам, а полная физическая зрелость наступает в 9–10-летнем возрасте.

III.2.3. Половое созревание и воспроизводство

Представленные выше данные о темпах роста крылатки свидетельствуют о ее быстром росте. Половая зрелость у самцов берингоморской крылатки, по данным Э. А. Тихомирова [1966], наступает для 15% животных в 2-летнем, а для 69% – в 3-летнем возрасте. Остальная часть созревает только в 4-летнем возрасте. По данным А. П. Шустова [1965], самцы берингоморской крылатки созревают в 3–4-летнем возрасте. Анализ развития половой системы и сперматогенеза самцов охотоморской крылатки показал, что в этом регионе самцы созревают несколько раньше, чем в Беринговом море [Федосеев, 1973].

Обобщенные данные по созреванию и участию в размножении самок крылатки в Беринговом и Охотском морях представлены в табл. 24 и 25. Эти данные показывают, что, несмотря на некоторые межгодовые изменения, существуют определенные межпопуляционные различия в сроках созревания и участия в размножении самок. В Охотском море самки крылатки из северо-западной популяции созревают и плодоносят несколько раньше, чем из восточносахалинской популяции: доля впервые плодоносящих самок в первом районе

в 3-летнем возрасте колеблется по годам около 75% (73–76%), а во втором – около 40% (33–54%). В Беринговом море доля впервые плодоносящих самок 3-летнего возраста составляет 56–62% от числа животных данного возраста в пробах.

В начале 1960-х гг., когда популяция крылатки находилась в исходном, «допромысловом» состоянии, самки созревали позднее – в 3–5-летнем возрасте [Шустов, 1965]. После интенсивного промыслового изъятия в начале 1980-х гг. самки крылатки стали созревать раньше на 1–2 года [Бухтияров, 1982].

Важно подчеркнуть, что данные, представленные в табл. 24, 25, отражают лишь созревание и участие в размножении самок по возрастным группам. Итоговые результаты (графа «Итого»), показывающие соотношение неполовозрелых, впервые овулирующих и рожавших самок, вследствие селективности промысла не отражают истинного состояния дел в популяции. Особенно сильно это сказывается на относительном числе впервые овулирующих самок, характеризующих величину пополнения репродуктивной части популяции. Поэтому колебания впервые овулирующих животных в представленных таблицах от 9 до 30% в ряде случаев обусловлено непропорциональным соотношением младших (1–3 года) и старших возрастных групп не в популяции, а в промысловой выборке («выбойке» или «побойке»). В связи с этим приводимые Ю. А. Бухтияровым [1986] данные о снижении доли впервые овулирующих самок с 27% в 1961–1963 гг. до 16% в 1980–1981 гг. обусловлены отмеченной выше погрешностью проб, а не природным процессом в популяции. Вопрос о репрезентативности промысловых выборок по крылатке подробно анализируется в следующем разделе.

III.2.4. Возрастно-половая структура популяций

Изучение возрастно-половой структуры популяций крылатки в Беринговом море началось с первых лет организации крупномасштабного промысла этого вида [Шустов, 1965; Тихомиров, 1969]. Одновременно начался сбор этих материалов в Охотском море [Федосеев, 1965, 1973]. В последующие годы анализ возрастного состава был продолжен в обоих регионах [Боброва, 1982; Бухтияров, 1982; Разливалов, Бухтияров, 1982; Разливалов, Федосеев, 1982; Ермаков, Панкратов, 1986; Садовов, 1990; Трухин, 1991; Федосеев, Волохов, 1991; и др.]. В последние годы все исследователи сошлись во мнении, что возрастно-половой состав побоек меняется по отдельным периодам биологического цикла жизни и зависит от конкретных условий промысла, обуславливаемых ледовой обстановкой. Именно поэтому данные ряда исследователей существенно различаются как по половому, так и по возрастному составу выборок. Все это существенно затрудняет обобщение материалов, особенно в тех случаях, когда авторы не указывают время сбора и условия промысла.

В Охотском море в период щенки, спаривания и начала линьки неполовозрелых животных (апрель, май) дифференциация по полу и возрасту (неполовозрелые, созревающие и половозрелые) в залежках крылатки выражена в меньшей степени, чем в период массовой линьки взрослых (конец мая, июнь). Ледовая обстановка, которая также влияет на состав побоек и, соответственно, проб, в основном определяется характером сплоченности льдов, препятствующих передвижению промысловых ботов. В условиях, когда сплоченность льдов в большей части массива достигает 8–10 баллов и только в зоне не кромки льдов бывает разрежение (оптимально для промысла – 5–6 баллов), в побойках в апреле – мае преобладают младшие возрастные группы – сеголетки

и неполовозрелые (1–2 года). На линных залежках в конце мая – июне чаще наблюдается дифференциация по полу. Поэтому в таких побойках всегда больше половозрелых животных, что обусловлено более поздними сроками их линьки по сравнению с неполовозрелыми. При этом самцы численно преобладают [Пихарев, 1941; Федосеев, 1973; Боброва, 1982; Разливалов, Бухтияров, 1982; Трухин, 1991].

Фактические данные полового состава побоек крылатки в Беринговом море в различные годы в большинстве случаев показывают сходную картину. Е. В. Разливалов и Ю. А. Бухтияров [1982] проанализировали состав побоек крылатки с 1961 по 1980 г. по отдельным районам Берингова моря (общее число просмотренных животных – 6374 особи). В восточной части Берингова моря в марте – апреле самцы составляли 43,4%, в мае в этом же районе – 53,7%. В Карагинском заливе, где промысел ведется преимущественно в апреле и частично в начале мая, самцы в побойках составляли 46,3%. В районе Корякского побережья и в Анадырском заливе в апреле – мае самцов в побойках было больше – 56–58%. Их доля в побойках не изменилась и в июне, когда промысел велся на остатках исчезающих льдов в Анадырском заливе.

Более детальный анализ полового состава в побойках крылатки в Беринговом море за 1986–1988 гг. приводит В. Н. Садовов [1990]. К сожалению, он не принимал во внимание сроки сбора материала, но дал детальный анализ соотношения животных по полу в различных возрастных группах. В 1986–1987 гг. доля самцов в возрастной группе 1–3 года составляла 45–48%, в возрастной группе 4–9-летних – 53–56%, а в возрастной группе «10 лет и более» – около 63%. Таким образом, хотя во всей пробе самцы составляли 53–54%, в младших возрастных группах несколько преобладали самки, а доля самцов увеличивалась с возрастом. Е. В. Разливалов и Ю. А. Бухтияров [1982] также отмечали преобладание самок в младших возрастных группах. С другой стороны, в 1988 г. самцы преобладали во всех возрастных группах с колебаниями от 62 до 86% (в среднем в пробе – 75%).

Среди новорожденных щенков берингоморской крылатки, по данным В. Н. Садовой [1990], в 1987 г. (просмотрено 360 экз.) самцов было 51,7%; в 1988 г. (проба 860 экз.) – 49,3%.

Половой состав залежек крылатки в Охотском море в период 1970–1977 гг. изучался по многочисленным материалам лаборатории Магаданского отделения ТИНРО и в совместных экспедициях с ВНИРО. Обобщение этих данных Г. Г. Бобровой [1982] показало, что в районе зал. Терпения, где сбор материала всегда проводился в апреле – частично в начале мая, половой состав в 1974–1977 гг. существенно не менялся и доля самцов в пробах колебалась от 43 до 54% (в среднем за все годы 48%). Это согласуется с данными за этот период в Беринговом море. В северо-западной части Охотского моря, где промысел крылатки велся преимущественно во второй половине мая – июне, доля самцов в пробах колебалась от 44 до 69% (в среднем около 62%). При детальном анализе побоек с распределением выборок по дням и координатам выяснилось, что самцы концентрировались в центральной части промыслового района (55°30'–55°40' с. ш. и 142°50'–142°30' в. д.), где составляли до 80% побойки. На периферии промыслового района наблюдалось увеличение доли самок, и соотношение полов здесь близко 1 : 1 [Боброва, 1982].

Анализ полового состава в побойках крылатки, выполненный А. М. Трухиным [1991] на весьма большом материале (просмотрено 2275 экз.), но, к сожалению, без разделения по срокам и районам в Охотском море, показал, что доля самцов за весь период промысла в 1990 г. составила 63,4%. Примечательно, что, как и в Беринговом море, среди сеголетов соотношение самцов и самок было 1 : 1, в группе неполовозрелых (1–2 лет) доля самцов колебалась в пределах 43–57%, а среди половозрелых животных самцов было 75–85%.

Было высказано несколько гипотез, объясняющих преобладание самцов в побойках. Возможно, более яркая, контрастная и фактически демаскирующая окраска самцов позволяет промысловикам легче находить именно самцов, особенно при туманах [Федосеев, Волохов, 1991]. Возможно, преобладание самцов вызвано дифференцированным по полу формированием залежек в линный период [Боброва, 1982]. Возможно, что самцы в большей степени, чем самки, тяготеют к залеганию на льдах [Трухин, 1991], что, в свою очередь, определяется некоторым различием сроков линьки самцов и самок.

К перечисленным предположениям можно добавить, что воспитание потомства вызывает у самок больше энергетических затрат, чем у самцов. В связи с этим самкам необходимо более интенсивное питание, которое неизбежно требует меньшей плотности залегания самок на льду. Возможно, более индивидуализированное и пространственно разобщенное поведение самок в репродуктивный период сохраняется и в линный период. Поэтому, в отличие от самцов, они не образуют плотных концентраций на ограниченной площади льдов.

Отличительной чертой поведения половозрелых самцов крылатки после окончания спаривания является то, что для линьки они выбирают более прочные белые крупнобитые льды, площадь которых обычно ограничена. Это и обуславливает повышенную плотность самцов на линных залежках. Самки же рассеяны по всему массиву льдов.

Возрастной состав побоек зависит не только от отмеченных сроков добычи и ледовой обстановки, но и от изменения направления промысла по экономическим причинам. Известно, что до 1969 г. основной продукцией зверобойного промысла был жир и промысловики старались добывать взрослых зверей. В последующие годы из-за большой заинтересованности в добыче меховой продукции зверобой старались больше брать молодых зверей, особенно сеголеток, доля которых могла достигать в различные годы до 70% в побойках крылатки [Разливалов, Бухтияров, 1982; Садовов, 1990; Трухин, 1991].

В связи с этим при составлении таблиц возрастного состава нам представлялось целесообразным не включать сеголеток. Это диктовалось тем, что, во-первых, пробы, полученные до 1969 г. и не содержащие сеголеток, нельзя сопоставлять с пробами, полученными в годы преимущественной добычи этой группы (щенков). Во-вторых, чрезмерное селективное изъятие сеголеток сильно влияет на соотношение других возрастных групп в каждой пробе.

Отметим, что селективность мехового направления промысла крылатки была особенно значительной только при благоприятных условиях промысла, когда зверобоям предоставлялась возможность выборочного отстрела. Такие благоприятные условия являются скорее исключением, чем правилом: ограниченные сроки добычи, разреженность скоплений и сложная ледовая обстановка вынуждают промысловиков добывать всех зверей на пути следования промыслового бота. В этих случаях состав побоек, за исключением сеголеток, зависит в основном от характера природной дифференциации животных.

Фактический анализ возрастного состава побоек по отдельным районам, представленный в табл. 26–28, составлялся с учетом выделенных выше популяций. К сожалению, в Беринговом море было сложно разделить состав проб по срокам промысла, так как авторы не указывали необходимых данных. Некоторые пояснения можно сделать, исходя лишь из общих тенденций промысла тюленей в Беринговом море. В частности, в апреле зверобойные суда начинали промысел в Карагинском заливе (где в основном старались выбрать лимит по карагинской ларге, представленной здесь самостоятельной популяцией, о чем подробно сказано ниже).

Таблица 26

Возрастная структура (%) побоек крылатки в Беринговом море [Шустов, 1969; Разливалов, Бухтияров, 1982;
Бухтияров, 1986; Садовов, 1990]

Год	n	Возраст, лет																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1961	245	7,3	15,0	13,8	16,0	9,0	5,2	5,8	5,0	6,0	1,2	6,1	2,6	1,6	1,1	2,0	1,4	-	0,6	0,3	-	-	-	-	-	-
1962	550	10,2	10,2	12,8	8,0	6,8	6,0	5,0	5,4	6,2	1,8	3,2	4,5	3,0	4,0	2,0	2,0	3,3	1,0	1,0	1,0	1,0	-	-	0,8	-
1963	840	21,0	19,5	11,7	7,3	3,0	4,2	4,2	2,3	4,0	3,0	2,8	2,0	2,0	2,8	2,5	2,0	2,0	1,5	0,8	0,4	0,4	0,4	-	-	0,4
1965	1124	12,0	11,5	13,0	8,5	7,5	6,7	5,7	5,7	4,8	4,0	4,0	3,2	2,5	2,5	2,5	0,6	0,6	1,1	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	-
1966	825	9,5	11,5	9,5	7,5	8,0	6,7	6,0	5,8	5,4	5,0	3,7	3,0	4,0	3,0	2,2	2,2	2,2	1,2	1,2	0,6	0,6	0,6	0,6	-	-
1969	696	4,0	8,5	8,5	11,0	8,8	7,8	4,5	4,8	4,3	5,3	4,9	5,0	5,0	3,8	4,0	3,5	1,7	1,8	1,0	-	0,8	0,4	0,4	0,4	0,4
1980	2469	12,7	10,1	12,8	11,8	9,8	6,8	6,7	4,7	5,6	4,0	4,6	1,9	1,2	1,9	1,8	1,0	1,0	0,5	1,4	0,2	0,2	0,1	-	0,1	0,1
1985	2556	26,1	10,8	7,5	8,9	5,4	3,4	5,7	6,7	5,4	4,0	3,1	3,2	2,3	2,1	1,9	1,3	0,7	0,6	0,4	0,3	-	-	0,2	-	-
1986	459	16,1	14,6	6,3	6,4	8,3	6,7	4,0	4,7	4,7	6,2	2,8	4,3	2,6	3,2	3,5	0,6	0,6	1,5	-	0,6	-	0,2	0,1	-	-
1987	648	20,0	13,4	10,6	5,2	8,5	6,6	5,6	3,1	4,3	4,4	4,4	3,3	3,3	2,2	2,5	1,5	0,6	0,3	0,1	-	-	0,1	-	-	-
1988	389	14,4	18,4	6,8	8,0	5,0	4,0	4,0	4,4	4,8	5,0	5,5	7,2	2,4	3,4	2,7	1,4	2,0	-	0,3	-	-	0,3	-	-	-
В среднем		14,0	13,0	10,5	9,0	7,3	5,8	5,2	4,8	5,2	4,0	4,1	3,6	2,7	2,7	2,5	1,6	1,3	0,9	0,5	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2	0,1

Таблица 27

Возрастной состав (%) побоек крылатки в северо-западной части Охотского моря [Федосеев, 1973;
Разливалов, Федосеев, 1982; Трухин, 1991; Федосеев, Волохов, 1991; Федосеев и др., 1992]

Период	n	Возраст, лет																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Июнь 1962 г.	292	3,5	4,7	6,7	8,8	8,5	8,0	6,5	6,0	6,6	4,0	4,8	5,7	3,3	4,0	4,0	3,3	2,5	1,3	1,0	-	1,2	-	-	-	-
Май 1970 г.	213	14,5	12,7	8,8	6,4	5,9	3,9	5,9	5,9	5,4	4,4	3,9	2,9	2,9	2,4	3,9	1,0	3,0	1,0	2,0	1,0	1,0	-	-	-	-
Апрель – май 1971 г.	194	17,6	17,6	15,0	8,8	7,2	5,2	5,7	3,1	3,6	2,0	2,6	1,5	1,0	0,5	2,0	2,0	2,6	0,5	0,5	-	0,5	0,5	-	-	-
Июнь 1977 г.	675	6,2	6,4	6,2	9,5	6,3	7,3	5,8	7,5	5,0	5,3	5,5	3,5	3,5	4,6	3,5	5,1	4,2	1,7	1,5	1,0	0,5	-	-	-	-
Май 1979 г.	421	14,0	7,6	11,4	13,1	8,8	6,2	5,2	5,2	5,9	5,0	3,1	4,3	3,6	1,9	1,7	0,2	1,4	0,7	0,5	0,2	-	-	-	-	-
Май – июнь 1980 г.	247	6,2	11,8	15,9	19,4	10,5	4,9	5,3	4,0	3,6	1,6	2,0	0,4	2,4	4,0	2,4	2,0	1,2	0,8	0,4	0,4	0,4	0,4	-	-	-
Апрель – май 1982 г.	1021	21,5	22,5	21,0	12,0	6,5	4,0	3,6	1,5	1,5	1,4	1,2	1,2	0,6	0,4	0,3	0,3	0,2	-	0,2	-	-	-	-	-	-
Июнь 1982 г.	417	2,0	5,6	10,6	11,4	10,2	6,7	7,9	6,5	4,6	4,3	3,1	3,8	5,3	5,5	3,4	3,6	2,4	1,4	1,0	-	0,4	0,3	-	-	-
Июнь 1990 г.	553	7,6	6,2	8,5	9,1	9,1	6,0	6,2	4,6	5,2	4,6	3,8	4,2	3,4	4,6	3,6	4,2	3,3	3,2	1,1	0,6	0,8	-	-	-	-
Май 1991 г.	890	28,8	17,4	15,2	7,6	6,5	3,8	3,1	3,0	2,9	1,7	1,7	2,0	1,3	0,9	0,9	1,6	0,4	0,6	0,4	0,2	-	-	-	-	-
В среднем	-	12,7	11,8	11,9	10,6	7,9	5,6	5,5	4,7	4,4	3,5	3,0	3,0	2,7	2,9	2,6	2,3	2,1	1,1	0,9	0,3	0,4	0,1	-	-	-

Таблица 28

Возрастной состав (%) побоек крылатки восточносахалинской популяции [Разливалов, 1980; Разливалов, Бухтияров, 1982; Трухин, 1991]

Период	n	Возраст, лет																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Апрель – май 1974–1975 гг.	214	40,0	21,6	12,6	9,0	6,5	1,9	1,4	0,9	0,5	0,5	1,4	1,9	0,5	1,9	–	1,4	0,5	0,5	–	–	–	–	–	–	–
Апрель 1977 г.	407	38,2	33,6	10,8	5,4	2,2	1,5	1,2	2,0	1,2	–	0,3	0,3	–	0,8	0,9	0,3	0,5	0,5	–	0,3	–	–	–	–	–
Май 1980 г.	198	24,2	26,8	11,2	11,7	5,0	3,5	5,5	0,5	2,6	1,0	1,5	0,5	0,5	–	3,5	0,5	–	–	1,0	0,5	–	–	–	–	–
Май 1990 г.	795	20,2	14,8	10,2	9,8	7,0	6,0	6,2	4,8	3,6	3,0	2,4	3,4	2,8	1,5	1,3	1,3	0,5	0,6	0,2	0,2	0,1	0,1	–	–	–

В некоторые годы по организационным причинам суда приходили в Карагинский залив лишь в середине мая. В связи с этим в основной район промысла крылатки – Анадырский залив – зверобои добирались поздно, в конце мая – июне. В такие годы, как и следовало ожидать, в побойках крылатки Анадырского залива доля неполовозрелых всегда была ниже, чем в годы, когда промысел здесь велся начиная с апреля или с начала мая. В отдельные годы определенное влияние на состав побоек оказывала длительная сплоченность льдов в районе промысла, и добыча вынужденно велась только вдоль кромки льдов, где всегда больше неполовозрелых животных.

В Охотском море возрастной состав определялся по двум популяциям: восточносахалинской (от зал. Терпения до зал. Пильгун-Оха) и северо-западной (льды к северу от Сахалина до зал. Шелихова). Последний район делится на два подрайона: первый – массив льдов между о. Ионы и северной оконечностью Сахалина, где промысел крылатки по ледовым условиям возможен только в июне; второй – массив льдов вдоль побережья от зал. Бабушкина до Охотска и южнее, где крылатка придерживается зоны льдов, прилегающей к морской кромке льдов. Здесь добыча крылатки чаще ведется в самом начале промысла, с апреля до середины мая (см. табл. 27, 28).

Предварительный анализ структуры побоек убедил нас в том, что состав проб в основном зависит от сроков, а не от района добычи. Например, в 1962 г. в июньской добыче крылатки, проводившейся в районе Тауйской губы, в побойках преобладали звери старших возрастных групп и соотношение самцов и самок было идентично таковому из Ионского массива льдов. Влияние сроков добычи на состав побоек наглядно прослеживается в таблицах по всем годам наблюдений.

Таким образом, анализ возрастного состава побоек (см. табл. 26–28) позволяет заключить, что селективность промысла крылатки, как и других тюленей, проявляется в соотношении половозрелых и неполовозрелых животных. Наряду с этим существуют условия, когда в побойках соотношение возрастных групп близко к природной структуре популяции.

Данные возрастного состава побоек необходимы для расчетов таких важных показателей, как величина пополнения воспроизводящей части популяции и убыли или выживаемости животных с возрастом. В тех случаях, когда нельзя производить расчеты по всему возрастному ряду, вполне допустимо, например, определять выживаемость половозрелых животных с 4–5-летнего возраста, так как в этой части популяции дифференциации животных по возрастам не наблюдается. В каждом конкретном случае при использовании для популяционного анализа возрастного состава побоек крылатки, во избежание ошибочных заключений, необходимо учитывать возможное влияние селективной добычи животных по возрастным группам [Федосеев, 1973].

III.2.5. Демографические параметры популяций

Динамика населения в популяциях животных зависит в основном от соотношения выживаемости и пополнения за счет как новорожденных (т. е. плодовитости самок), так и впервые созревающих и вступающих в строй производителей – «рекрутов».

Первые попытки оценки этих показателей для крылатки сделал А. П. Шустов [1969]. По мере накопления опыта и совершенствования методов сбора и обработки данных был внесен ряд корректив в первые расчеты коэффициентов смертности/выживаемости и пополнения (ранее не учитывалась селективность промысла).

В результате углубленного анализа данных с добавлением новых материалов было показано, что смертность животных 3–10 лет, определенная А. П. Шустовым в среднем в размере 16,5%, завышена, а доля плодоносящих самок (18%) занижена. По данным Э. А. Тихомирова [1969], величина приплода в берингоморской популяции крылатки составила в 1964 г. 27,1% от общей численности животных. Наши данные повторного анализа показали, что смертность в возрасте 4–15 лет не превышает 8–10%, а ежегодное пополнение популяции за счет приплода может достигать 30% [Федосеев, 1973]. По материалам последующих лет величина приплода была определена в 32% [Бухтияров, 1982].

В последние годы сделана более полная оценка демографических параметров в популяциях крылатки [Федосеев, Волохов, 1991]. Основные результаты этих исследований излагаются ниже.

Методика составления демографических таблиц крылатки заимствована из работ Г. Коли [1979] и Э. Пианка [1981] и включает несколько основных параметров.

Выживаемость (символ l_x) для каждого возраста определяется отношением числа особей данного возраста к первоначальной численности когорты (приплод данного года рождения). Она представляет собой, таким образом, долю животных, доживающих до данного возраста, или вероятность для новорожденного дожить до возраста X .

Плодовитость (символ m_x) определяется по уменьшенному вдвое числу плодоносящих самок в каждой возрастной группе и представляет собой долю новорожденных от численности животных в возрасте X . Суммарное значение плодovitости служит показателем *валовой рождаемости* в популяции. Смысл этого показателя заключается в определении общего числа потомков, произведенных в среднем одной самкой на протяжении жизни.

Продуктивность (символ R_0) – произведение величин выживаемости и плодovitости для каждого возраста, представляющее собой реализованную плодovitость в возрасте X . Суммарное значение продуктивности принято называть *чистой скоростью размножения, или скоростью замещения популяции* [Коли, 1979]. Демографический смысл этого параметра заключается в определении среднего числа потомков, произведенных особью в среднем за всю жизнь. Иными словами, R_0 показывает, как идет процесс замещения в популяции. Чтобы численность населения не уменьшалась, каждая особь должна взамен себя оставить, как минимум, одного потомка. Поэтому если $R_0 = 1$, популяция стабильна; она растет при $R_0 > 1$ и сокращается, если $R_0 < 1$.

Взвешенная продуктивность (символ T) определяется ролью каждого возраста в соответствии с его реализованной продуктивностью. Суммарное значение этого показателя при делении его на R_0 представляет *среднее время генерации*. Смысл этого параметра заключается в определении среднего возраста размножающихся животных в данной популяции.

Перечисленные выше демографические параметры позволяют рассчитать общее состояние популяции. Таковым служит *демографический потенциал*, который, по определению Г. Коли [1979], является показателем, наиболее полно характеризующим состояние популяции в данный момент. Он определяется как уровень благосостояния популяции, отражаемый в плодovitости и выживаемости, описывающий усредненную реакцию всех членов популяции на совокупное действие всех окружающих факторов среды. Демографический потенциал оценивается *экспоненциальной скоростью роста популяции* (символ r).

В литературе имеются описания нескольких способов вычисления r [Даждо, 1975; Коли, 1979; Пианка, 1981]. Различия между ними заключаются в точности расчетов, зависящей от способов сбора первичного материала. При использо-

вании данных, полученных на промысле, а потому характеризующих популяцию опосредованно, наиболее приемлем способ, предложенный Э. Пианка [1981]. В этом случае r определяется по формуле

$$r = \frac{l_n R_0}{T}, \quad \text{где} \quad R_0 = \sum l_x m_x; \quad T = \sum \frac{x l_x m_x}{R_0}.$$

Кроме отражения демографического потенциала, такой показатель, как экспоненциальная скорость роста популяции, позволяет вычислить прирост или уменьшение численности популяции за единицу времени. По математической сути r является показателем степени, в которую следует возвести постоянную e , чтобы получить скорость роста численности популяции между двумя последовательными моментами времени:

$$e^{rt} = \frac{N_t}{N_0},$$

где e – основание натурального логарифма, величина постоянная, равная 2,71828;

t – временной промежуток;

N_0, N_t – соответственно начальная и конечная численность популяции.

При положительном значении r определяет скорость роста численности, при отрицательном – скорость сокращения (убывания) численности популяции.

Экспоненциальная скорость роста может быть использована для определения другой, весьма удобной меры скорости роста численности популяции – периода ее удвоения. Показатель этот вычисляется из r и равен $0,6931/r$ [Коли, 1979].

В основу определения демографических параметров в популяциях крылатки, согласно изложенной методике, положены материалы по возрастному-половому составу побоек крылатки из северной части Охотского моря (5153 экз.) за 1982–1985 гг. и 1987 г. и 1411 экз. самок для оценки их участия в размножении. В Беринговом море материал по возрастному-половому составу (2523 экз.) и участию в размножении самок (653 экз.) собран в 1985 г. и обработан Ю. А. Бухтияровым (рис. 35).

Соотношение самцов и самок в пробах составляло в Охотском море 57,9 : 42,1%, в Беринговом море – 56,1 : 43,9%. При построении возрастных рядов данные по самцам и самкам были объединены (за вычетом сеголеток) и аппроксимированы методом наименьших квадратов по формуле расчета кривой $y = a x^b e^{cx}$ [Плохинский, 1980]. Коэффициент корреляции аппроксимированного ряда при этом оказался равен $0,94 \pm 0,02$ для Охотского моря и $0,91 \pm 0,02$ – для Берингова моря. Величину приплода определяли по числу плодоносящих самок в каждой популяции. Для этого использовали данные об участии в размножении самок, аппроксимированные описанным ранее способом, и уже по выровненным рядам определяли процентное соотношение плодоносящих. Принимая соотношение самцов и самок в популяции близким к 1 : 1, величину приплода определяли, исходя из уменьшенной вдвое численности рожавших самок.

Различие в состоянии популяций крылатки из Охотского и Берингова морей проявилось уже при анализе первичных данных. Рассчитанная по выровненному ряду общая плодовитость самок (число рожавших) оказалась равной 54,2% в Охотском море и 62,2% – в Беринговом море (табл. 29). Следовательно, приплод в перерасчете на всю популяцию составляет 27,1% для охотоморской и

31,1% – для берингоморской популяций. Это согласуется с выводом Э. А. Тихомирова [1969] о более высоком уровне рождаемости у крылатки Берингова моря.

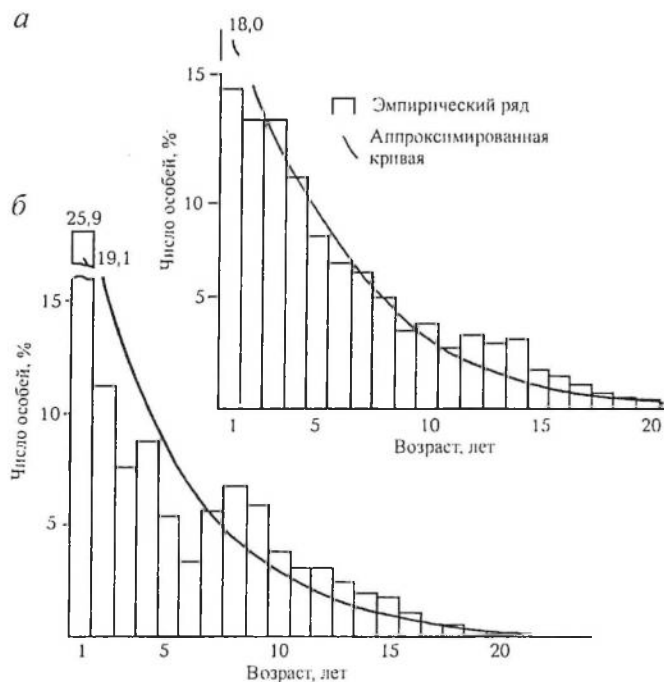


Рис. 35. Возрастной состав крылатки (без сеголеток): а – Охотского моря (n = 5153); самцы – 58%, самки – 42%; б – Берингова моря (n = 2523); самцы – 56%, самки – 44% [Федосеев, Волохов, 1991]

Переходя к анализу демографических параметров (табл. 30), видим, что суммарное значение плодовитости, или валовая рождаемость, также выше в берингоморской популяции – 9,06 против 8,59 в охотоморской. Однако уровень выживаемости на большей части возрастного ряда выше у крылатки Охотского моря. Разница велика для особей в возрасте от 1 года до 7 лет, далее она несколько уменьшается, а с 16-летнего возраста этот показатель становится одинаковым в обеих популяциях.

На рис. 36 изображены кривые выживания в популяциях крылатки, построенные на основе уровней выживаемости в пересчете на 1000 особей. Видимо, повышенная плодовитость берингоморской крылатки является компенсаторной реакцией популяции на более жесткие условия среды, приводящие к снижению выживаемости.

Совместное проявление выживаемости и плодовитости позволяет оценить популяции по уровню продуктивности, т. е. рассмотреть, насколько эффективно каждая из них реализует свою плодовитость при действующих факторах смертности.

Значение данного параметра для животных в возрасте 1–6 лет (исключая четырехлеток, у которых уровень продуктивности оказался одинаковым) заметно больше в охотоморской популяции, с 7 до 10 лет он одинаков, а далее идет чередование равенств и незначительных различий. Итоговые значения про-

дуктивности (чистая скорость размножения R_0) равны 1,362 для крылатки Охотского моря и 1,136 – для Берингова моря. В обоих случаях $R_0 > 1$, что свидетельствует о росте численности обеих популяций, но процесс этот идет более интенсивно в Охотском море.

Таблица 29

Участие в размножении самок крылатки (%)

Возраст, лет	n	Неполовозрелые, голов	Впервые овулировавшие, голов	Рожавшие и вновь овулировавшие, голов	Нерожавшие в этом году, но овулировавшие, голов
Охотское море					
1	$\frac{265}{343}$	$\frac{237(89.4)}{307}$	$\frac{28(10.6)}{36}$	–	–
2	$\frac{225}{257}$	$\frac{54(24.0)}{62}$	$\frac{148(65.8)}{169}$	$\frac{23(10.2)}{26}$	–
3	$\frac{197}{195}$	$\frac{5(2.6)}{5}$	$\frac{43(21.8)}{42}$	$\frac{149(75.6)}{148}$	–
4	$\frac{150}{163}$	–	$\frac{12(8.07)}{13}$	$\frac{138(92.0)}{150}$	–
5	$\frac{119}{133}$	–	–	$\frac{119(100.0)}{133}$	–
6 и старше	$\frac{455}{324}$	–	–	$\frac{438(96.3)}{312}$	$\frac{17(3.7)}{12(1.0)}$
Итого	$\frac{1411}{1415}$	$\frac{296(21.0)}{374(26.4)}$	$\frac{231(16.4)}{260(18.4)}$	$\frac{867(61.4)}{769(54.2)}$	$\frac{17(3.7)}{12(1.0)}$
Берингово море					
1	$\frac{46}{114}$	$\frac{41(89.1)}{102}$	$\frac{5(10.9)}{12}$	–	–
2	$\frac{83}{95}$	$\frac{10(12.0)}{12}$	$\frac{72(86.7)}{82}$	$\frac{1(1.3)}{1}$	–
3	$\frac{79}{84}$	$\frac{1(1.3)}{1}$	$\frac{29(36.7)}{31}$	$\frac{49(62.0)}{52}$	–
4	$\frac{88}{75}$	–	$\frac{2(2.3)}{2}$	$\frac{86(97.7)}{73}$	–
5	$\frac{53}{67}$	–	$\frac{2(3.8)}{3}$	$\frac{51(96.2)}{64}$	–
6 и старше	$\frac{304}{230}$	–	–	$\frac{296(97.4)}{224}$	$\frac{8(2.6)}{6}$
Итого	$\frac{653}{665}$	$\frac{52(8.0)}{115(17.3)}$	$\frac{110(16.8)}{130(19.5)}$	$\frac{483(74.0)}{414(62.2)}$	$\frac{8(1.2)}{6(1.0)}$

Примечание. Над чертой даны фактические данные о численности тюленей, под чертой – аппроксимированные.

Таблица 30

Демографические параметры популяций крылатки

Возраст, лет (X)	Число особей, доживших до данного возраста		Выживаемость l_x		Плодовитость m_x		Продуктивность $l_x m_x$		Взвешенная продуктивность, $X l_x m_x$	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
0	1609	843	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
1	1069	518	0,66	0,61	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2	862	421	0,54	0,50	0,05	0,005	0,03	0,002	0,06	0,04
3	711	342	0,44	0,41	0,38	0,31	0,20	0,13	0,60	0,39
4	614	277	0,38	0,33	0,46	0,49	0,20	0,20	0,80	0,80
5	518	224	0,32	0,30	0,50	0,48	0,20	0,14	1,00	0,70
6	431	182	0,27	0,22	0,50	0,49	0,14	0,11	0,84	0,66
7	354	148	0,22	0,20	0,48	0,48	0,10	0,10	0,70	0,70
8	288	120	0,18	0,14	0,49	0,50	0,10	0,10	0,80	0,80
9	233	97	0,14	0,12	0,49	0,48	0,10	0,10	0,90	0,90
10	188	78	0,12	0,10	0,48	0,48	0,06	0,05	0,60	0,50
11	150	64	0,10	0,10	0,48	0,50	0,05	0,05	0,55	0,55
12	120	52	0,10	0,10	0,48	0,45	0,05	0,04	0,60	0,48
13	95	42	0,10	0,05	0,48	0,50	0,05	0,02	0,65	0,26
14	76	34	0,05	0,04	0,48	0,50	0,02	0,02	0,28	0,28
15	60	27	0,04	0,03	0,42	0,50	0,02	0,02	0,30	0,30
16	47	22	0,03	0,03	0,46	0,50	0,01	0,02	0,16	0,32
17	37	18	0,02	0,02	0,43	0,50	0,01	0,01	0,17	0,17
18	29	15	0,02	0,02	0,42	0,50	0,01	0,01	0,18	0,18
19	23	12	0,01	0,01	0,38	0,40	0,004	0,004	0,076	0,076
20	18	10	0,01	0,01	0,38	0,50	0,004	0,005	0,08	0,10
21	14	8	0,01	0,01	0,35	0,50	0,004	0,005	0,084	0,105
В сумме					8,59	9,06	1,362	1,136	6,9	7,3

 R_0 T

Примечание. 1 – Охотское море, 2 – Берингово море.

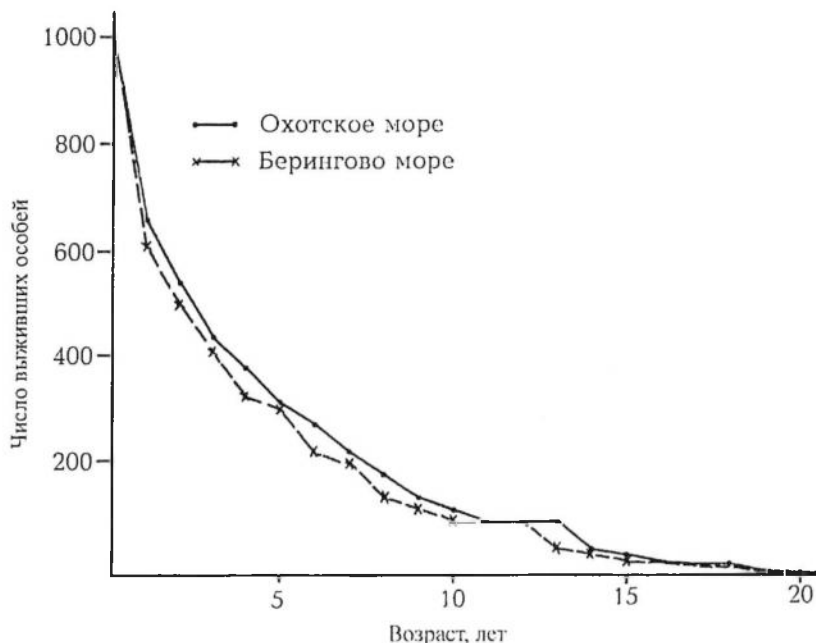


Рис. 36. Кривые выживания в популяциях крылатки [Федосеев, Волохов, 1991]

В шестом разделе демографической таблицы приведены результаты взвешивания каждого возраста в соответствии с его реализованной плодовитостью. Суммарные их значения, деленные на R_0 , служат показателями среднего времени генерации T . Для охотоморской популяции оно равно 6,9 года, для берингоморской — 7,3 года. Это означает, что средний возраст размножающихся животных в Охотском море меньше, чем в Беринговом.

Рассчитанный по приводимым выше величинам демографический потенциал охотоморской популяции равен 0,04, берингоморской — 0,02. Это означает, что в настоящее время экспоненциальная скорость роста численности крылатки в Охотском море в два раза выше, чем в Беринговом. Период удвоения численности при таких значениях r будет равен для охотоморской популяции 17 годам, для берингоморской — 35.

Имеется возможность сравнить периоды удвоения, полученные расчетным путем и на основании эмпирических данных аэроучета. Во время восстановления численности животных, значительно сокращенной бесконтрольным промыслом, популяция Охотского моря удвоилась за 17 лет со 160 тыс. в 1969 г. [Федосеев, 1971] до 390 тыс. в 1986 г. [Федосеев, 1984; Федосеев и др., 1986]. Удвоение численности популяции крылатки Берингова моря произошло за 19 лет с 59 тыс. в 1968 г. [Федосеев, 1984] до 117 тыс. в 1987 г. [Федосеев и др., 1988]. Из приведенных данных следует, что скорость роста у обеих популяций в этот период была очень близка.

Очевидно, к моменту снятия мощного промыслового пресса с введением в 1969 г. лимитированной добычи обе популяции находились примерно в одинаковом состоянии. Можно предположить, что сильное сокращение численности в значительной степени вывело популяции из-под влияния факторов среды, связанных с плотностью населения, и уравнило их демографические потенциалы, приведя к уровню видового.

В настоящее время, когда численность популяций восстановилась, стали очевидными различия в их состоянии. Демографический потенциал отразил эти различия. Возможности роста численности у охотоморской крылатки сохранились на прежнем уровне, а у берингоморской значительно снизились. Найти какое-либо строго аргументированное объяснение этому не представляется возможным из-за недостатка информации о многих сторонах экологогенетических характеристик каждой из этих популяций. Однако для организации рационального промысла важен уже сам факт существования значительной разницы в потенциальных возможностях популяций.

Полученные данные позволяют предположить, что в ближайшие годы берингоморская популяция крылатки еще сильнее замедлит скорость роста. Вероятно, верхний предел ее численности, обусловленный экологическими факторами, близок к 150 тыс.

Таким образом, проведенный анализ демографических параметров двух популяций крылатки выявил значительные различия в их состоянии. При всех известных погрешностях подобного рода расчетов они, тем не менее, позволяют предметно оценить возможности эксплуатируемой популяции восстанавливать свою численность.

При существующих промысловых нагрузках (около 4% общей численности) обе популяции продолжают расти. Однако рост численности крылатки в Беринговом море сильно снизился по сравнению с периодом 1968–1987 гг., а в Охотском море остался на прежнем уровне.

Демографический потенциал популяций на момент его определения позволяет охотоморской крылатке увеличивать численность на 16 тыс. особей в год, а берингоморской – на 2,5 тыс.

Численность крылатки в Беринговом море, по-видимому, приближается к своему естественному пределу.

III.3. Ларга (*Phoca largha*)

Таксономический статус ларги (пестрой нерпы) до недавнего времени трактовался по-разному. Долгое время этого тюленя считали тихоокеанским подвидом «обыкновенного тюленя» [Чапский, 1963]. Однако после ревизии таксономической структуры тюленей рода *Phoca sensu stricto* было предложено разделить вид «обыкновенный тюлень» на два: 1) обыкновенный тюлень *Phoca vitulina* и 2) ларга – *Ph. largha* [Чапский, 1966; и др.].

Таким образом, ледовая форма – ларга – была отделена от тихоокеанских островных пагофобных тюленей. Широкое сравнение основных форм тюленей, обитающих в северной части Тихого океана от Японии до Калифорнии и Мексики, с ларгой, выполненное автором с Дж. Бернсом и Ф. Фэем [Burns et al., 1984], подтвердило целесообразность выделения ларги в самостоятельный вид.

III.3.1. Морфологические особенности популяций

Широкое распространение ларги от берегов Китая до Чукотки и Аляски [Гептнер и др., 1976] предполагает наличие серии популяций, характеристика которых в обобщенном виде пока не представлена, несмотря на то что морфологические и экологические исследования по этому тюленю проводились почти во всех зонах ареала данного вида [Дорофеев, 1941; Наумов, 1941; Пихарев, 1941;

Тихомиров, 1961, 1966; Чапский, 1967; Косыгин, Тихомиров, 1969; Гольцев, Федосеев, 1970; Гольцев, 1971; Косыгин, Гольцев, 1971; Гольцев и др., 1978; Федосеев и др., 1979; Разливалов, Бухтияров, 1982; Соболевский, 1988; и др.].

III.3.1.1. Окраска

Вариабельность окраски ларги привлекала внимание многих исследователей [Фрейман, 1936; Чапский, 1967; Косыгин, Тихомиров, 1969]. Г. М. Косыгин и Э. А. Тихомиров [1970], изучая пятнистость шкур ларги, выделили четыре типа их окраски (табл. 31). Анализ данных табл. 31, сделанный Е. И. Соболевским [1988], показал высокую статистическую достоверность частот разных типов из различных регионов. К сожалению, авторы не указали, в какое время и на каких залежках (щенных, линных) получены материалы по каждому району.

Таблица 31

Частота встречаемости типов окраски меха у ларги различных районов обитания (по данным Г. М. Косыгина [Косыгин, Гольцев, 1971; Соболевский, 1988])

Район	Окраска							
	типичная		очень крупная пятнистость		мелкая пятнистость		светлая пятнистость	
	п	%	п	%	п	%	п	%
Карагинский залив	300	94,7	0	0	16	5,3	0	0
Анадырский залив	152	88,9	6	3,5	6	3,5	7	4,1
Татарский пролив	38	60,0	6	9,4	19	30,0	1	0,6

Отсутствие данных по изменчивости соотношения частот типов окраски ларги по отдельным районам в разные годы не дает уверенности, что соотношение типов окраски может быть надежным популяционным признаком. Не исключено, что, как и в случае с крылаткой (см. раздел III.2.1.), частота типов окраски у ларги может меняться из года в год в одном и том же районе. Неясным остается термин «типичная окраска», так как нет подробного описания, поэтому не исключен элемент субъективной оценки данного варианта окраски ларги.

Наибольший интерес, по нашему мнению, представляет изменчивость окраски эмбрионального волоса новорожденных щенков ларги. Общеизвестен факт, что щенки ларги, обитающей на заснеженных льдах Охотского и Берингова морей, как и щенки ряда других тюленей, рождаются с густым мехом, который в первые дни имеет желтовато-зеленоватый оттенок, а затем становится белым, иногда с легким кремовым оттенком. В то же время новорожденные щенки ларги, обитающие на слабо заснеженных или бесснежных льдах зал. Петра Великого, имеют дымчато-пепельную окраску эмбрионального волоса [Косыгин, Тихомиров, 1970]. Изредка с такой окраской рождаются щенки у ларги в Татарском проливе [Косыгин, Гольцев, 1971]. Интересно, что пепельную окраску эмбрионального волоса нам приходилось наблюдать у щенков островной формы обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina richardii*) в музейных коллекциях Калифорнийского университета (Сан-Франциско – Беркли); это явление отмечено и в литературе [Bishop, 1967; Bigg, 1969; и др.].

Сходный характер окраски эмбрионального волоса у щенков островных форм обыкновенного тюленя и в южных популяциях ларги дает основание делать вывод об эволюционной молодости этих видов, не случайно считавшихся до недавнего времени одним видом [Scheffer, 1958; Чапский, 1963].

III.3.1.2. Меристические признаки

Изменчивость числа колец в трахее, глазных и губных вибрисс была предложена для популяционно-морфологических исследований А. В. Яблоковым [1966] и изучалась в дальнейшем рядом исследователей [Соколов и др., 1968; Косыгин, Тихомиров, 1970; Косыгин, Гольцев, 1971]. Обобщая материалы по количеству колец в трахее ларги из различных популяций, Е. И. Соболевский [1988] показал, что так или иначе все популяции различаются по данному признаку. Формальные статистические различия не вызывают сомнений, но продолженное нами изучение литературных и научно-архивных материалов показало, что высокие различия по числу колец в трахее ларги отмечаются в одном и том же районе за разные годы (табл. 32).

Таблица 32

Число колец трахей ларги из разных районов

Район	Самцы		Самки		Источник
	п	M ± m	п	M ± m	
Японское море					
Зал. Петра Великого	10	65,9 ± 0,82	16	64,1 ± 0,64	Косыгин, Тихомиров, 1970
Татарский пролив	13	67,5 ± 1,17	16	63,7 ± 1,01	Косыгин, Гольцев, 1971
Охотское море					
Зал. Терпения	62	69,1 ± 0,4	65	68,4 ± 0,4	Косыгин, Гольцев, 1971; Косыгин, 1975 с доп. неопубл. данных автора и указ. исследователей
Зал. Шелихова	46	70,0 ± 0,6	29	69,0 ± 0,9	
Курильские острова	*	69,5 ± 0,7	*	71,2 ± 0,8	
Берингово море					
Анадырский залив	8	68,5 ± 1,0	7	72,7 ± 1,4	Гольцев и др., 1978
	34	67,5 ± 0,45	31	70,3 ± 0,74	Косыгин, 1975
	134	67,9 ± 0,35	123	61,7 ± 0,34	Косыгин и др., 1984
Карагинский залив	56	70,6 ± 0,5	53	70,8 ± 0,5	Гольцев и др., 1978
	56	68,0 ± 0,4	49	66,7 ± 0,6	Косыгин, 1975
	117	67,3 ± 0,34	145	67,0 ± 1,24	Косыгин и др., 1984

* Общее число 38 экз. без указания пола.

К сожалению, Е. И. Соболевский [1988] не приводит фактических данных по числу колец в трахее, поэтому трудно судить, какие данные были положены в основу анализа. Тем не менее, если Е. И. Соболевский не нашел никаких различий по числу колец в трахее между ларгой Карагинского и Анадырского заливов [Соболевский, 1988. Табл. 36, с. 83], то сравнение данных за разные годы [Косыгин, 1975; Гольцев и др., 1978; Косыгин и др., 1984] показало достоверное различие по этому признаку.

Противоречивость представленных данных не является ошибкой исследователей, а указывает на то, что переменные признаки нельзя анализировать без учета изменений экологической структуры популяций, которая зависит от ледовой обстановки. К сожалению, исследователи-морфологи не уделяли внимания при анализе морфологических материалов конкретным экологическим ситуациям, при которых был собран материал. В связи с изложенным представленными данными по количеству колец в трахее ларги из различных районов (см. табл. 32) трудно интерпретировать для разграничения популяций.

Анализ числа вибрисс ларги в районах Берингова моря позволил В. Н. Гольцеву и др. [1978] установить статистическое различие между самками тюленя из Анадырского и Карагинского заливов. Однако многолетние данные по этому признаку (табл. 33), как и в случае с некоторыми другими признаками, свидетельствуют о том, что статистические различия можно получать в одном и том же районе в разные годы.

Таблица 33

Число губных и глазных вибрисс ларги (с одной стороны)

Район	Самцы		Самки		Источник	
	n	M ± m	n	M ± m		
Губные вибриссы						
Японское море	11	44,8 ± 1,6	16	42,5 ± 1,2	Косыгин, Тихомиров, 1970	
зал. Петра Великого Татарский пролив	26	43,2 ± 0,4	38	42,7 ± 0,4	Косыгин, Гольцев, 1971	
Охотское море	12	43,5 ± 0,2	20	42,9 ± 0,4	Косыгин, Гольцев, 1971; Косыгин, 1975 с доп. неопубл. данных автора и указ. исследователей	
зал. Терпения зал. Шелихова	18	43,7 ± 0,7	15	43,4 ± 0,5		
Берингово море	35	44,6 ± 0,3	26	44,2 ± 0,4	Гольцев и др., 1978 Чапский, 1967	
	Анадырский залив	36	42,7 ± 0,6	39	42,1 ± 0,4	Косыгин, 1975
	Карагинский залив	39	44,2 ± 0,4	39	42,8 ± 0,3	Гольцев и др., 1978
		58	42,6 ± 0,3	53	43,0 ± 0,2	Косыгин, 1975
Глазные вибриссы						
Японское море	26	4,9 ± 0,1	38	5,0 ± 0,1	Косыгин, Гольцев, 1971	
Татарский пролив						
Охотское море	12	4,7 ± 0,4	20	4,6 ± 0,1	Косыгин, 1975; с доп. неопубл. данных Косыгина, Гольцева, Федосеева за 1970–1971 гг.	
зал. Терпения	18	4,8 ± 0,1	15	4,8 ± 0,1		
зал. Шелихова Курильские острова		4,9 ± 0,1		4,9 ± 0,1		
Берингово море	35	4,8 ± 0,1	26	4,8 ± 0,1	Гольцев и др., 1978	
Анадырский залив Карагинский залив	39	4,7 ± 0,1	37	4,6 ± 0,1	Гольцев и др., 1978	

Специфика полового диморфизма ларги по этим меристическим признакам также непостоянна по отдельным годам. Поэтому использовать число вибрисс для популяционных различий без учета изменений экологической структуры популяции некорректно.

III.3.1.3. Краниологические признаки

Анализ пластических (размерных) и качественных (альтернативных) признаков черепов ларги изучался рядом исследователей для разграничения популяций и определения таксономического статуса [Чапский, 1967; Косыгин, Тихомиров, 1969, 1970; Косыгин, Гольцев, 1971; Гольцев и др., 1978; Федосеев и др., 1979]. На основе этих работ выделены три популяции в Беринговом море (карагинская, анадырская, восточная), две популяции в Охотском море (северная, восточносахалинская в зал. Терпения) и две популяции в Японском море (зал. Петра Великого и Татарского пролива). Кроме того, выделялась популяция ларги на Курильских островах [Косыгин, 1975], хотя морфологических и экологических данных для характеристики этой популяции очень мало.

Объединенные материалы по промерам черепов по всем названным популяциям представлены в табл. 34.

Данные табл. 34 показывают, что все северные популяции (берингово-морские и североохотские), в отличие от южных (включая зал. Терпения и популяции Японского моря), имеют более крупные размеры черепа. Внешне черепа северных ларг более массивны и имеют мощно развитые гребни для крепления мускулатуры. Возможно, эти различия функционально взаимосвязаны с особенностями питания. В частности, в северных районах обитает больше крупных представителей лососей (кета, кижуч, чавыча, нерка), которыми питается ларга (подробнее см. гл. IV).

Анализ промеров черепов показывает, что во всех популяциях размеры черепа больше у самцов, чем у самок, и для каждой популяции отмечена специфика этого полового диморфизма, что само по себе является, как отмечалось ранее [Федосеев, Яблоков, 1965; Яблоков, 1966; и др.], популяционной особенностью каждого вида тюленей. Обращает на себя внимание, что различие в признаках черепа между популяциями в большей степени выражено по самцам, чем по самкам. Эта закономерность отмечена и при анализе черепных признаков кольчатой нерпы (см. выше III.1.3). В принципе, все популяции ларги достоверно различаются по тем или иным признакам черепа, хотя степень различий неодинакова (табл. 35).

Принцип большего сходства популяций одного моря, отмеченный Е. И. Соболевским [1988], в случае сравнения размеров костей черепа ларги не имеет четкой тенденции. В этом плане особенно показательны сравнения карагинской популяции из Берингова моря и шелиховской из Охотского моря. Между ними практически нет различий по промерам черепа, за исключением одного (ширина слуховой капсулы у самок, $t = 3,1$). Большое сходство в черепных признаках столь удаленных географически популяций интересно тем, что эти популяции находятся на одной широте и разделены узким перешейком суши северной оконечности Камчатского полуострова. С учетом геологической молодости образования Камчатки в целом и разделения зал. Шелихова от Карагинского залива в частности не исключено, что сравнительно недавно существовала единая шелиховско-карагинская предковая популяция ларги. Возможная историческая общность происхождения и сходство экологических условий обитания обусловили большое единообразие шелиховской и карагинской популяций ларги. На фоне этого сходства ларги из разных морей контрастно выглядят различия по большому числу пластических (11 признаков по самцам, 3 – по самкам) признаков между ларгой зал. Шелихова и зал. Терпения [Федосеев и др., 1979], обитающих в одном море. Этот пример еще раз показывает, что в основе изменения морфологических признаков определяющее значение имеют экологические факторы, а не пространственная удаленность популяций.

Промеры (мм) черепов ларги из различных районов [Косыгин, Гольцев, 1971; Гольцев и др., 1978; Федосеев и др., 1979]

При- знак	Берингово море				Охотское море				Японское море			
	Анадырский залив		Карагинский залив		зал. Терпения		зал. Шелихова		Тагарский пролив		зал. Петра Великого	
	Самцы n = 26, M ± m	Самки n = 15, M ± m	Самцы n = 33, M ± m	Самки n = 32, M ± m	Самцы n = 20, M ± m	Самки n = 38, M ± m	Самцы n = 24, M ± m	Самки n = 10, M ± m	Самцы n = 8, M ± m	Самки n = 17, M ± m	Самцы n = 3	Самки n = 8
1	220,8 ± 1,6	208,9 ± 2,5	222,0 ± 1,4	209,9 ± 1,3	214,3 ± 1,8	208,4 ± 1,2	224,4 ± 1,5	216,5 ± 2,4	215,5 ± 1,8	211,8 ± 1,5	215,9	209,4 ± 3,9
2	207,7 ± 1,7	196,0 ± 2,2	210,0 ± 1,4	198,4 ± 1,3	201,9 ± 1,8	196,6 ± 1,1	212,7 ± 1,4	205,3 ± 2,4	—	199,4 ± 1,5	—	—
3	174,3 ± 1,2	166,4 ± 1,8	179,3 ± 1,2	170,6 ± 1,2	174,5 ± 1,5	170,3 ± 1,0	182,7 ± 1,5	174,6 ± 2,1	—	173,3 ± 1,3	—	—
4	98,9 ± 1,2	92,4 ± 1,6	99,6 ± 0,9	91,7 ± 0,8	94,1 ± 1,1	91,0 ± 0,8	99,8 ± 1,2	94,9 ± 1,8	—	92,6 ± 1,7	—	—
5	46,6 ± 0,6	44,6 ± 0,6	44,3 ± 0,5	42,6 ± 0,3	48,4 ± 0,7	50,0 ± 0,5	44,8 ± 0,5	42,7 ± 1,0	—	48,2 ± 0,6	—	—
6	47,5 ± 0,5	45,7 ± 0,5	47,2 ± 0,3	45,4 ± 0,3	46,0 ± 0,4	45,5 ± 0,3	46,9 ± 0,4	46,5 ± 0,5	46,1 ± 0,3	45,9 ± 0,5	46,0	45,9 ± 0,4
7	40,9 ± 0,7	36,6 ± 0,7	40,9 ± 0,5	36,9 ± 0,4	38,3 ± 0,7	37,0 ± 0,4	42,3 ± 0,7	37,8 ± 0,8	39,4 ± 0,6	37,1 ± 0,5	42,7	40,4 ± 1,5
8	123,0 ± 0,9	117 ± 1,1	123,0 ± 0,5	119,6 ± 0,7	122,7 ± 0,7	119,3 ± 0,6	124,5 ± 0,7	121,1 ± 2,2	123,7 ± 1,7	120,0 ± 0,8	126,8	122,3 ± 0,7
9	126,2 ± 1,5	119 ± 1,9	122,6 ± 1,2	122,6 ± 1,2	123,6 ± 1,3	121,3 ± 1,3	131,1 ± 1,5	125,5 ± 2,7	126,1 ± 1,6	120,7 ± 1,0	134,5	130,0 ± 2,7
10	94,7 ± 0,6	92,9 ± 0,6	94,8 ± 0,5	94,0 ± 0,5	95,1 ± 1,0	93,8 ± 0,5	96,7 ± 0,5	95,6 ± 1,0	—	95,8 ± 1,3	—	—
11	29,4 ± 0,3	27,8 ± 0,4	30,1 ± 0,5	28,0 ± 0,3	29,7 ± 0,4	29,0 ± 0,3	31,5 ± 0,3	29,0 ± 1,1	—	28,7 ± 0,4	—	—
12	52,5 ± 0,9	48,4 ± 0,9	53,8 ± 0,8	49,6 ± 0,7	51,4 ± 1,1	49,3 ± 0,6	54,0 ± 0,8	51,3 ± 1,1	56,6 ± 1,2	51,0 ± 0,9	55,0	52,5 ± 0,6
13	12,6 ± 0,3	12,0 ± 0,3	12,8 ± 0,2	12,0 ± 0,2	17,0 ± 0,4	17,1 ± 0,2	—	—	14,1 ± 0,6	13,2 ± 0,3	15,6	14,3 ± 0,3
14	14,4 ± 0,4	12,9 ± 0,4	14,5 ± 0,3	12,9 ± 0,3	14,3 ± 0,4	13,4 ± 0,2	15,4 ± 0,4	14,3 ± 0,5	—	14,0 ± 0,5	—	—
15	60,2 ± 0,5	59,6 ± 0,5	61,0 ± 0,4	59,4 ± 0,3	61,3 ± 0,4	59,2 ± 0,4	61,3 ± 0,4	60,7 ± 0,6	—	59,6 ± 0,7	—	—
16	69,6 ± 0,6	66,6 ± 0,6	70,6 ± 0,4	67,5 ± 0,4	69,1 ± 0,4	67,6 ± 0,4	69,5 ± 0,6	68,0 ± 0,7	—	69,1 ± 0,6	—	—
17	22,8 ± 0,5	20,8 ± 0,7	22,9 ± 0,4	20,7 ± 0,3	21,4 ± 0,6	20,6 ± 0,3	23,1 ± 0,5	21,8 ± 0,5	—	21,1 ± 0,4	—	—
18	39,2 ± 0,5	37,2 ± 0,5	41,4 ± 0,4	39,9 ± 0,3	39,9 ± 0,5	40,2 ± 0,3	41,6 ± 0,3	40,3 ± 0,3	—	39,1 ± 0,4	—	—
19	42,4 ± 0,4	40,7 ± 0,3	42,8 ± 0,3	41,5 ± 0,3	43,2 ± 0,4	42,0 ± 0,3	43,5 ± 0,3	43,3 ± 0,5	—	41,6 ± 0,3	—	—
20	144,9 ± 1,2	136,7 ± 0,2	145,2 ± 1,1	137,7 ± 1,0	139,7 ± 1,4	136,3 ± 0,9	147,6 ± 1,2	139,1 ± 2,6	—	137,5 ± 1,4	—	—
21	63,0 ± 1,2	58,8 ± 1,5	66,5 ± 0,7	61,7 ± 0,7	59,5 ± 1,1	61,0 ± 0,8	67,8 ± 1,1	62,8 ± 1,4	—	58,6 ± 1,1	—	—
22	60,7 ± 0,5	57,8 ± 0,7	61,4 ± 0,6	58,4 ± 0,4	58,6 ± 0,5	56,3 ± 0,4	60,5 ± 0,8	57,7 ± 0,5	—	57,4 ± 0,6	—	—
23	20,2 ± 0,4	18,4 ± 0,4	19,7 ± 0,3	18,4 ± 0,2	19,2 ± 0,4	18,6 ± 0,2	20,5 ± 0,3	18,9 ± 0,4	—	19,0 ± 0,4	—	—
24	13,0 ± 1,4	11,6 ± 1,2	11,6 ± 0,8	11,8 ± 0,8	13,1 ± 1,3	12,1 ± 1,3	13,5 ± 1,6	11,2 ± 0,9	—	10,4 ± 1,1	—	—

Примечание. Номера промеров соответствуют признакам: 1. Общая длина. 2. Длина основания. 3. Затылочно-носовая длина. 4. Длина неба. 5. Ширина неба. 6. Длина верхнего зубного ряда. 7. Ширина рыла. 8. Мастоидная ширина. 9. Скуловая ширина. 10. Мозговая ширина. 11. Ширина носового входа. 12. Длина носовых костей. 13. Ширина носовых костей. 14. Межглазничная ширина. 15. Кондильярная ширина. 16. Высота черепа. 17. Высота скуловой дуги. 18. Длина слуховой капсулы. 19. Ширина слуховой капсулы. 20. Длина нижней челюсти. 21. Высота нижней челюсти. 22. Длина нижнего зубного ряда. 23. Высота нижней челюсти за последними зубами. 24. Возраст.

Различия по промерам черепов между разными популяциями ларги
(по данным табл. 34)

Сравниваемые популяции	Общее число признаков	Число отличительных признаков (с вероятностью 0,01)	
		Самцы	Самки
1. Анадырская – Карагинская	23	5	3
2. Анадырская – зал. Терпения	23	10	2
3. Анадырская – зал. Шелихова	23	4	3
4. Анадырская – Татарского пролива	23	0 (из 7)	3
5. Анадырская – зал. Петра Великого	7	–	4
6. Карагинская – зал. Терпения	23	12	3
7. Карагинская – зал. Шелихова	23	0	1
8. Карагинская – Татарского пролива	23	0 (из 7)	2
9. Карагинская – зал. Петра Великого	7	–	2
10. Зал. Терпения – зал. Шелихова	23	11	3
11. Зал. Терпения – Татарского пролива	23	2 (из 7)	1
12. Зал. Терпения – зал. Петра Великого	7	–	3
13. Зал. Шелихова – Татарского пролива	23	2 (из 7)	1
14. Зал. Шелихова – зал. Петра Великого	7	–	0
15. Татарского пролива – зал. Петра Великого	7	–	1

В данном случае существенную роль играют различия ледовых условий, от которых зависят условия воспроизводства и развития щенков, а также специфика биоценозов, которая тоже во многом определяется ледовыми условиями.

В дополнение к представленным характеристикам черепов ларги отметим, что различия по качественным (альтернативным) признакам черепа обнаружены между популяциями этого тюленя в Охотском море из зал. Шелихова и Терпения, а в Беринговом море – между восточной (Бристольский и Аляскинский заливы) и западными (карагинской, анадырской) популяциями [Федосеев и др., 1979; Федосеев, 1984].

III.3.2. Рост, размеры и вес тела

Разрозненные данные по размерам тела и весу ларги из различных районов не позволили дать надлежащую статистическую обработку материалов. Поэтому данные, представленные в табл. 36, приведены без статистической ошибки к средним значениям длины тела ларги по возрастным группам.

Средняя длина тела (см) ларги по возрастным группам в различных районах
[Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1966; Косыгин, Тихомиров, 1970; Косыгин,
Гольцев, 1971; Гептнер и др., 1976; Гольцев и др., 1978]

Район	Возраст, лет									
	Сего- летки	1	2	3	4	5	6	7	8-10	11-35
Самцы										
Берингово море										
Анадырский залив	101,5	121,4	131,5	139,0	147,2	154,2	165,6	165,0	170,0	173,6
Карагинский залив	104,2	124,6	132,7	141,3	146,0	157,8	165,2	167,5	166,8	174,8
Охотское море										
Зал. Шелихова	107,8	121,7	135,0	143,5	154,2	160,7	164,8	168,0	173,6	175,2
Зал. Терпения	112,7	124,0	135,0	147,6	154,8	159,5	163,0	166,5	170,5	175,5
Японское море										
Татарский пролив	101,2	127,0	135,3	144,8	—	164,5	162,0	164,0	169,0	173,0
Зал. Петра Великого	95,8	—	—	—	—	—	—	—	—	170,3
Самки										
Берингово море										
Анадырский залив	100,2	120,3	130,0	136,5	143,0	153,0	158,5	159,0	162,0	167,0
Карагинский залив	104,2	121,6	131,6	138,8	143,2	156,7	159,2	158,5	158,5	165,7
Охотское море										
Зал. Шелихова	108,0	124,5	132,5	140,0	148,7	155,8	158,7	163,0	167,1	168,7
Зал. Терпения	110,8	121,7	134,0	141,5	148,0	158,5	158,5	161,8	165,0	168,0
Японское море										
Татарский пролив	102,7	123,8	133,0	141,0	149,0	156,0	162,0	161,7	165,8	173,4
Зал. Петра Великого	96,0	—	—	—	—	—	—	—	—	170,0

Наибольшие различия в длине тела наблюдаются в группе сеголеток. Вероятнее всего, эти различия во многом обусловлены разными сроками взятия материала, а не популяционными особенностями. Размеры тела в других возрастных группах отражают специфику темпа роста животных в отдельных

Таблица 37

Вес тела (кг) половозрелых особей ларги из разных районов

Район	Самцы		Самки	
	n	M ± m	n	M ± m
Анадырский залив	17	86,2 ± 1,7	13	66,3 ± 2,8
Карагинский залив	67	97,4 ± 2,1	59	82,9 ± 1,7
Зал. Шелихова	24	98,1 ± 3,7	9	79,0 ± 2,7
Зал. Терпения	14	101,6 ± 2,8	26	87,6 ± 2,8
Татарский пролив	17	100,1 ± 3,5	34	88,9 ± 2,6
Зал. Петра Великого	3	113,3	10	114,0 ± 6,1
Курильские острова	13	90,3 ± 4,0	7	75,2 ± 4,8

популяциях. Тем не менее при достижении физической зрелости (11 лет и старше) существенных различий в длине тела животных в отдельных популяциях не наблюдается, хотя самки ларги из Татарского пролива несколько крупнее, чем в других районах. Во всех популяциях самцы крупнее самок.

По данным, представленным в табл. 37, половозрелые ларги южных популяций (япономорские – из зал. Петра Великого и Татарского пролива) имеют больший вес тела.

Не исключено, что в какой-то мере этот факт может быть обусловлен более ранним сбором материалов в южных популяциях: известно, что весной упитанность тюленей быстро снижается. Разновременный сбор материалов не позволяет с уверенностью интерпретировать полученные различия в размерах тела и веса в качестве популяционных особенностей животных.

III.3.3. Воспроизводство

Половое созревание ларги в той или иной степени освещено в ряде работ [Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1966; Гольцев, Федосеев, 1970; Косыгин, Тихомиров, 1970; Косыгин, Гольцев, 1971] и в обобщенном виде представлено в сводке В. Г. Гептнера и соавторов [1976], а также нами [Федосеев, 1974, 1976]. Не вдаваясь в анализ фактического материала, отметим, что сроки созревания самок ларги растянуты с 3 до 6 лет, а самцы созревают в 5–6-летнем возрасте.

Многолетние данные по созреванию и участию в размножении самок ларги в различных популяциях представлены в табл. 38 и 39.

Анализ материалов табл. 38 и 39 показывает, что межгодовые колебания созревания и плодоношения самок могут существенно меняться и имеют более широкий диапазон, чем различия между отдельными популяциями. Так, в период 1967–1968 гг. более ранним созреванием и участием в размножении в Беринговом море отличались самки анадырской популяции по сравнению с карагинской (см. табл. 39). В 1980–1981 гг., напротив, самки карагинской ларги стали созревать и плодоносить раньше. Это было, по мнению Ю. А. Бухтиярова [Федосеев и др., 1989], обусловлено разной интенсивностью промысла этой популяции. Карагинская ларга была подвержена более сильному влиянию промысла, так как лимит добычи по Беринговому морю нередко использовался за счет карагинской ларги [Федосеев, Разливалов, 1982]. В условиях снижения численности и плотности карагинской популяции животные стали созревать раньше. В то же время данные А. М. Трусова за 1985 г. показывают, что картина стала диаметрально противоположной, т. е. в анадырской популяции животные стали вновь созревать раньше, чем в карагинской.

Интервал в четыре года слишком мал для изменения сроков созревания животных под влиянием фактора плотности в популяции.

Не исключено, что изменение показателей доли созревающих и плодоносящих самок ларги в представленных данных обусловлено тем, что выборка была получена на разных репродуктивных залежках в одной и той же популяции. Это вполне согласуется с тем, что пятнистый характер расположения репродуктивных залежек у ларги выражен в большей степени, чем у других видов [Федосеев, 1997]. Специфика отдельных репродуктивных группировок в популяциях ларги обусловлена их разобщенностью не только в сезон размножения, но и в период нагула, с хорошо выраженным у них территориальным консерватизмом – привязанностью к лежбищам и рекам, в которых этот тюлень питается лососями (чаще в эстуариях).

Таблица 38

Репродуктивное состояние самок ларги из Охотского моря и Татарского пролива [Гольцев, Федосеев, 1970; Федосеев и др., 1989; Гольцев, 1990]

Возраст, лет	Район	n		Неполовозрелых, %		Впервые овулировавших, %		Рожавших в данном году, %		Яловых и абортировавших, %	
		1967–1971	1984–1987	1967–1971	1984–1987	1967–1971	1984–1987	1967–1971	1984–1987	1967–1971	1984–1987
1	Северо-охотская	–	87	–	100	–	–	–	–	–	–
	Зал. Терпения	53	–	100	–	–	–	–	–	–	–
	Татарский пролив	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	Северо-охотская	12	29	92	100	8	–	–	–	–	–
	Зал. Терпения	57	–	100	–	–	–	–	–	–	–
	Татарский пролив	4	–	100	–	–	–	–	–	–	–
3	Северо-охотская	13	16	46	100	46	–	8	–	–	–
	Зал. Терпения	31	–	100	–	–	–	–	–	–	–
	Татарский пролив	4	–	100	–	–	–	–	–	–	–
4	Северо-охотская	10	23	10	70	40	30	50	–	–	–
	Зал. Терпения	23	–	48	–	52	–	–	–	–	–
	Татарский пролив	3	–	67	–	33	–	–	–	–	–
5	Северо-охотская	9	8	–	38	22	50	78	12	–	–
	Зал. Терпения	31	–	6	–	71	–	23	–	–	–
	Татарский пролив	6	–	17	–	50	–	33	–	–	–
6	Северо-охотская	6	6	–	17	–	67	100	16	–	–
	Зал. Терпения	23	–	–	–	30	–	70	–	–	–
	Татарский пролив	9	–	11	–	11	–	78	–	–	–
7	Северо-охотская	2	8	–	–	–	37	100	63	–	–
	Зал. Терпения	14	–	–	–	21	–	79	–	–	–
	Татарский пролив	2	–	–	–	–	–	100	–	–	–
8	Северо-охотская	2	4	–	–	–	25	100	75	–	–
	Зал. Терпения	14	–	–	–	–	–	100	–	–	–
	Татарский пролив	3	–	–	–	25	–	75	–	–	–
9–30	Северо-охотская	13	51	–	–	–	–	94	86	6	14
	Зал. Терпения	68	–	–	–	–	–	97	–	3	–
	Татарский пролив	26	–	–	–	6	–	94	–	–	–

Таблица 39

Репродуктивное состояние самок берингоморской ларги [Гольцев, Федосеев, 1970; Трухин, 1988;
Федосеев и др., 1989; Гольцев, 1990]

Возраст, лет	Популяция	n			Неполовозрелые, %			Впервые овулировавшие, %			Рожавшие в данном году, %			Яловые и абортировавшие, %		
		1967–1968 гг.	1980–1981 гг.	1985 г.	1967–1968 гг.	1980–1981 гг.	1985 г.	1967–1968 гг.	1980–1981 гг.	1985 г.	1967–1968 гг.	1980–1981 гг.	1985 г.	1967–1968 гг.	1980–1981 гг.	1985 г.
1	Анадырская	–	23	43	–	100	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Карагинская	–	43	108	–	100	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	Анадырская	22	16	38	96	100	100	4	–	–	–	–	–	–	–	–
	Карагинская	20	28	62	95	100	100	5	–	–	–	–	–	–	–	–
3	Анадырская	21	14	33	76	57	88	19	43	12	5	–	–	–	–	–
	Карагинская	17	22	21	88	65	90	6	35	10	6	–	–	–	–	–
4	Анадырская	22	12	57	27	–	16	55	100	65	18	–	19	–	–	–
	Карагинская	17	19	28	35	30	54	53	40	43	12	30	3	–	–	–
5	Анадырская	22	11	37	4	9	3	37	75	32	59	18	65	–	–	–
	Карагинская	18	17	21	–	6	29	56	47	62	44	47	9	–	–	–
6	Анадырская	24	10	16	–	–	–	4	40	19	96	60	81	–	–	–
	Карагинская	10	16	12	–	4	8	–	13	50	100	83	42	–	–	–
7	Анадырская	8	9	22	–	–	–	–	22	4	100	63	96	–	11	–
	Карагинская	6	14	5	–	–	–	–	7	–	100	93	100	–	–	–
8	Анадырская	4	8	17	–	–	–	–	–	–	100	100	110	–	–	–
	Карагинская	5	13	5	–	–	–	–	8	–	100	92	100	–	–	–
9–30	Анадырская	50	35	76	–	–	–	–	–	–	100	94	97	–	6	3
	Карагинская	45	119	20	–	–	–	–	–	–	100	99	95	–	1	5

В дополнение к хорошо выраженному дифференцированному распределению репродуктивных группировок ларга, в отличие от других видов, образует «семейные группы» (самец, самка и белек определенное время держатся вместе).

Материалы по созреванию и участию в размножении самок ларги в популяциях Охотского моря и Татарского пролива (северная часть Японского моря) также свидетельствуют о популяционных и межгодовых изменениях темпов воспроизводства (см. табл. 38): в период 1967–1971 гг. самки североохотской популяции ларги созревали и плодоносили значительно раньше, чем в зал. Терпения и Татарском проливе. Однако в период 1984–1987 гг. эти показатели у североохотской популяции существенно снизились и были даже ниже, чем в Татарском проливе и зал. Терпения. Причина изменений может быть двояственной. С одной стороны, возможно, что так отражается естественный ход внутривидовых процессов, связанных с плотностью популяции; с другой стороны, возможна разнокачественность выборок, полученных на разных репродуктивных залежках в одной и той же популяции.

Материалы по половому созреванию и участию в размножении самок необходимы для определения величины пополнения репродуктивной части популяции и приплода в целом. К сожалению, расчет этих показателей в популяциях ларги осложнялся тем, что из-за селективной добычи неполовозрелых (при меховом направлении промысла) их доля в пробах сильно завышена. Поэтому для оценки относительной величины пополнения можно использовать лишь данные 1967–1969 гг., когда промысел ларги, как и других тюленей, не имел мехового направления и был менее селективным, чем в последующие годы. Пригодны для определения указанных популяционных показателей также данные научно-исследовательских рейсов.

Большинство сделанных расчетов опубликованы и характеризуются следующими относительными величинами: пополнение репродуктивной части популяции за счет созревающих самок (впервые овулировавших) составляет 3,4–3,7%; доля плодоносящих (за вычетом яловых и абортировавших) – 24–28% [Гольцев, Федосеев, 1970; Федосеев, 1974, 1976].

По данным А. М. Трухина [1988], относительная доля впервые овулировавших самок в пробах по карагинской популяции – 11,7%, по анадырской – 16,8%. Доля плодоносящих самок соответственно 13,1 и 47,2%. В пересчете на популяцию эти показатели следует разделить на 2 с учетом соотношения самцов и самок 1 : 1.

Сильный контраст доли созревающих и особенно плодоносящих самок обусловлен тем, что выборки не отражают природного соотношения возрастных групп из-за селективности промысла: в Карагинском заливе преимущественно добывались неполовозрелые, а в Анадырском заливе – в основном половозрелые животные. Поэтому итоговые данные по соотношению неполовозрелых, созревающих и плодоносящих самок, приведенные в работе А. М. Трухина [1988], не отражают величину пополнения в популяциях, хотя процент созревающих и плодоносящих животных в отдельных возрастных группах дает представление о тенденции репродуктивных изменений в популяциях.

III.3.4. Возрастно-половой состав

Ларга, в отличие от других тюленей, имеет некоторые специфические черты поведения при формировании ледовых залежек, что отражается на составе побоек. В репродуктивный период ларга образует «семьи», состоящие из

самки, самца и новорожденного. В связи с этим соотношение самцов и самок в пробах ларги близко 1 : 1, хотя в период распада ценных залежек и в начале формирования линных количество самцов в побойках незначительно больше, чем самок [Разливалов, Бухтияров, 1982].

Анализ полового состава по возрастным группам показывает, что до 9–10-летнего возраста соотношение полов существенно не меняется, а в более старшем возрасте может наблюдаться диспропорция. Согласно данным А. М. Трухина [1988], в Карагинском заливе доля самок в группе 10 лет и старше составила около 67%, а в Анадырском заливе, напротив, в этой возрастной группе преобладали самцы (62,2%).

Анализ соотношения полов среди новорожденных ларг в Беринговом море, без подразделения по популяциям, составил: в 1987 г. (204 экз.) самцов – 48%; в 1988 г. (157 экз.) самцов – 59% [Садовов, 1990]. Отмеченные отклонения в соотношении самцов и самок в побойках ларги в разных регионах Берингова моря в основном обусловлены дифференцированным распределением после окончания спаривания до образования скоплений и неравномерным промысловым освоением разрозненных залежек в пространстве ледовых массивов. Подробный анализ этого явления дан далее при характеристике возрастного состава.

В Охотском море существенной диспропорции самцов и самок ларги в побойках в весенний период не обнаружено [Гольцев, Федосеев, 1970]. В то же время на береговых лежбищах в районе Шантарских островов преобладали самки. В сентябре их доля в побойках составляла 63%, а во второй половине октября – 55%. Вероятно, самки приходят на лежбища раньше самцов [Гольцев, Федосеев, 1970].

При анализе возрастного состава побоек ларги важно учитывать характер ведения промысла, который менялся в различные периоды. После введения лимитов на добычу тюленей в 1969 г. и смены направления промысла с жирового на меховой существенно поменялась тактика промыслового освоения разных видов. В Охотском море основу промысла составляет акиба, залегающая в глубине ледовых массивов. Она доступна для успешной охоты после разрушения полей льда не раньше середины мая. Поэтому после установления квот на добычу тюленей зверобой первоначально стали осваивать лимит по ларге на залежках в зоне кромки льдов, т. е. ее добыча проводилась преимущественно на ценных залежках в апреле и в период начала образования линных скоплений в первой половине мая.

В Беринговом море до 1969 г. добыча ларги в течение всего сезона велась только в Анадырском заливе и прилегающих районах северной части моря. Это позволяло равномерно осваивать все залежки тюленей данного района, включая ларгу. В последующие годы в первую половину промыслового сезона суда стали работать в Карагинском заливе (апрель, первая половина мая) и только с 15–20 мая – в Анадырском. С учетом отмеченных особенностей ведения промысла существенно изменился возрастной состав побоек, на что необходимо обращать внимание при анализе многолетних материалов.

В числе факторов, влияющих на возрастной состав побоек, необходимо учитывать природную дифференциацию залежек ларги, обусловленную спецификой биологических циклов в различных возрастно-половых группах.

Многолетний опыт изучения ледовых залежек ларги с судов и при аэровизуальных наблюдениях показывает, что половозрелые животные в сезон размножения занимают прикромочную зону льдов и держатся обособленно от неполовозрелых. В связи с этим репрезентативность выборок по возрастному и половому составу ларги во многом зависит от равномерного охвата промыслом всех возрастных групп, что в свою очередь зависит от характера сплоченности льдов.

В условиях высокой сплоченности льдов (8–10 баллов) промысел ларги ведется вдоль кромки льдов, где чаще бывает разрежение. При этом, когда основной целью зверобоев было получение жира тюленей, всегда больше добывалось взрослых животных, а с началом мехового направления промысла предпочтение отдавалось сеголеткам, которые порой составляли до 70–80% от общего числа добытых животных [Разливалов, Бухтияров, 1982; Трухин, 1988; Садовов, 1990].

Распад «семей» ларги и ценных залежек нередко совпадает с периодом интенсивного разрушения льдов, что обычно бывает в Беринговом и Охотском морях во второй половине мая. В это же время начинают формироваться линные залежки. Примечательно, что в начале формирования линных залежек доля неполовозрелых в побойках может достигать 70%. Это объясняется тем, что линька у неполовозрелых животных начинается раньше, чем у взрослых [Гольцев, Федосеев, 1970].

В конце мая и особенно в июне у ларги идет массовая линька и звери образуют скопления без какой-либо дифференцировки по возрасту и полу. Очевидно, в связи с этим в июньских побойках ларги звери нередко представлены всеми возрастными группами. Так, в 1967 г. при детальном изучении изменения состава залежек ларги в Анадырском заливе было показано, что если в период распада репродуктивных и начала формирования линных залежек соотношение неполовозрелых и взрослых составляло соответственно 75 и 25%, то на сформировавшихся линных залежках в табунах – соответственно 49 и 51% [Гольцев, Федосеев, 1970]. Возможно, стадные объединения ларги сохраняются до образования береговых лежбищ.

При обобщении многолетних данных по возрастному составу побоек ларги все используемые материалы переработаны, так как нами исключены сеголетки. Дело в том, что в период жирового направления промысла доля сеголеток в побойках была ничтожна, а с началом мехового направления изъятие сеголеток достигало, как неоднократно отмечалось, до 70% и более от общей добычи. Это, естественно, сильно искажает процентное соотношение возрастных групп при расчете от общей выборки.

Такой подход к составлению таблиц возрастного состава оправдан тем, что доля щенков данного года рождения всегда может быть вычислена по количеству плодоносящих самок в пробах, а возрастной ряд без явной диспропорции сеголеток больше соответствует природному и меньше дает искажений при расчетах относительных показателей пополнения и выживаемости животных в популяциях ларги. Исключение сеголеток из расчетов не означает, что погрешность проб по возрастному составу полностью нивелируется.

Селективное изъятие неполовозрелых животных до 2-летнего возраста, имеющих лучшие меховые качества по сравнению со взрослыми, также имеет место (при благоприятных ледовых условиях промысла), но в значительно меньшей степени, чем сеголеток. В связи с этим материалы по возрастному составу побоек, полученные до 1969 г., в большей степени отражают природный возрастной состав популяций ларги вследствие меньшей селективности промысла, когда не было потребности в преимущественном забое молодых животных.

Представленные в табл. 40 и 41 данные по возрастному составу побоек ларги по отдельным районам Берингова и Охотского морей наглядно демонстрируют специфическое воздействие промысла на структуру популяций.

В Беринговом море карагинская популяция ларги, как отмечалось ранее, испытала большой пресс промысла из-за того, что лимит по ларге всего Берингова моря в течение ряда лет выбирался за счет этой популяции.

Таблица 40

Возрастной состав (%) побоек ларги в Беринговом море [Федосеев, Гольцев, 1970; Разливалов, Бухтияров, 1982; Трухин, 1988; Садовов, 1990]

Период	n	Возраст, лет																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25-34
Жаганский залив																										
Май 1972–1973 гг.	234	24,8	14,5	4,7	4,3	4,7	6,8	6,8	2,6	2,6	3,8	3,4	3,4	2,2	3,4	3,4	1,3	0,8	2,2	2,2	1,3	0,4	0,4	–	–	–
Апрель – май 1980 г.	592	25,1	11,7	8,4	6,1	7,6	7,9	5,6	5,4	2,9	3,5	3,5	3,0	2,0	1,7	0,7	0,7	0,1	0,7	0,7	0,5	0,2	0,2	0,4	0,2	1,2
Апрель 1982 г.	110	17,2	11,0	3,7	7,2	5,4	4,5	11,0	10,0	6,4	5,4	5,4	5,4	0,9	2,7	–	0,9	0,9	0,9	–	0,9	–	–	–	–	–
1984 г.	174	29,5	6,7	5,4	7,6	8,7	6,3	5,5	5,5	5,2	2,2	5,2	3,4	2,2	2,2	1,2	0,5	0,5	–	1,2	0,5	–	–	–	–	0,5
Март апрель 1985 г.	559	38,5	21,8	8,2	8,8	7,0	2,9	1,8	1,4	1,2	1,4	1,4	0,7	1,4	0,3	0,7	0,7	0,3	–	–	0,3	0,3	–	–	–	0,3
Анадырский залив																										
Март – июнь 1967–1968 гг.	621	14,6	11,8	9,4	8,5	8,7	8,2	6,0	4,8	3,5	3,7	3,4	3,1	4,2	2,0	1,8	1,6	1,1	0,5	0,8	0,6	0,3	0,2	0,6	0,2	0,4
Апрель – июнь 1980 г.	450	14,9	12,0	10,9	12,4	9,8	8,7	5,2	6,4	3,2	3,6	2,2	2,4	2,0	0,7	0,9	1,1	0,9	0,9	0,2	0,2	0,4	0,2	0,2	0,2	0,4
1982 г.	140	15,0	17,1	11,4	8,6	5,7	5,0	10,0	7,1	2,2	5,0	2,9	2,9	2,2	0,7	0,7	1,4	–	0,7	1,4	–	–	–	–	–	–
1984 г.	179	23,0	10,5	8,4	10,4	5,0	8,0	4,3	4,3	7,3	4,0	4,0	3,0	0,6	1,0	2,0	1,0	2,0	–	–	–	0,6	–	–	–	0,6
Май – июнь 1985 г.	817	12,2	11,1	7,1	13,5	11,9	6,4	7,5	5,6	5,3	4,0	2,7	2,2	2,0	1,8	1,5	1,2	0,9	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	1,5
Без разделения по районам																										
Май – июнь 1986 г.	141	5,8	4,5	9,2	13,0	7,2	7,6	8,5	9,8	7,1	1,4	4,8	4,5	2,8	1,7	4,0	2,0	3,1	1,0	1,0	0,5	–	–	–	–	0,5
1987 г.	308	5,3	4,2	4,5	7,5	7,9	9,0	9,0	10,5	9,0	5,5	4,6	8,5	7,6	2,2	4,6	1,8	1,8	0,5	1,0	–	–	–	–	–	–

Таблица 41

Возрастной состав побоек ларги в Охотском море (%)

Период	n	Возраст, лет																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25-34
Североохотская																										
Август – октябрь 1967 г.	173	13,4	9,4	8,0	7,0	7,2	6,5	6,2	5,3	4,0	3,4	3,4	3,0	3,0	2,2	3,0	3,0	1,5	3,0	1,5	1,2	2,4	1,2	–	0,3	0,9
Апрель – июнь 1979–1980 гг.	571	19,6	11,9	10,0	8,9	7,4	5,4	3,3	3,2	3,7	4,9	2,6	4,2	3,0	2,6	0,7	2,1	1,2	0,7	1,0	0,7	0,7	0,7	0,4	0,4	0,7
Апрель – май 1982 г.	264	4,9	14,4	9,8	10,6	11,7	10,6	11,4	5,3	5,7	4,9	1,1	0,8	1,9	1,1	1,1	0,8	1,1	0,4	0,4	0,4	1,1	–	–	0,4	–
Апрель – май 1983 г.	183	25,0	11,5	13,1	7,1	12,0	6,0	4,9	4,4	2,2	6,0	1,0	0,6	2,7	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	–	0,5	–	–	–	–	–
Зал. Терпения																										
Апрель – май 1974–1975 гг.	216	16,7	12,1	8,8	7,4	7,4	7,4	5,6	5,6	5,1	5,6	3,2	3,2	2,3	1,8	1,4	2,3	–	–	1,8	–	1,4	–	–	–	0,9
Апрель – май 1977 г.	339	19,1	18,9	11,1	10,3	8,8	3,5	4,8	4,1	1,5	2,6	2,1	1,3	1,5	2,6	–	0,9	0,6	0,9	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,6

Поэтому неслучайно здесь происходило омоложение возрастного состава. Это хорошо заметно по животным старше 14–15 лет, доля которых неуклонно сокращалась, чего не наблюдается в анадырской популяции (см. табл. 40).

В Охотском море возрастной состав побоек весеннего промысла как в северной, так и в южной популяциях заметно отличается от возрастного состава побоек осеннего промысла на береговых лежбищах (см. табл. 41). Более омоложенный состав весенних побоек ларги объясняется селективностью промысла и, вероятно, не отражает природных процессов изменения возрастной структуры.

III.3.5. Демографические параметры популяций

Согласно первоначальным расчетам были определены основные показатели, характеризующие тенденции изменения численности в популяциях ларги. В частности, было определено, что величина приплода (число новорожденных), соответствующая количеству рожавших самок в данном году, в североохотской популяции составляет 24,1%, а в анадырской – 25,1%. Одновременно были сделаны расчеты смертности по возрастным группам, которые на первом году жизни в Охотском море составили 43%, а в Беринговом море – 42%. Средневзвешенный показатель смертности (без учета сеголеток) в охотоморской популяции составил 13,7%, а в берингоморской – 14,8%. С учетом этих величин смертности относительная величина приплода в начале биологического года оценивалась немногим более 10%. Однако, учитывая смертность щенков на первом году жизни, соотношение пополнения и убыли в популяциях ларги к концу биологического года уравнивается [Гольцев, Федосеев, 1970; Федосеев, 1976].

В табл. 42 представлены демографические параметры североохотской и анадырской популяций ларги, составленные на методической основе, изложенной ранее в разделе по крылатке (см. III.2.5).

В основу расчетов параметров табл. 42 положены данные за 1967–1968 гг., когда промысел ларги был менее селективным и материалы в большей степени отражали природную структуру и репродуктивные способности популяций. Данные по выживаемости в популяциях ларги заимствованы из цитированных ранее наших работ.

Согласно данным табл. 42, выживаемость и продуктивность в популяции ларги из Охотского моря была выше, чем в Беринговом море.

Выявленные тенденции разной продуктивности в анализируемых популяциях хорошо согласуются с разной интенсивностью их эксплуатации. В Беринговом море, как отмечалось, ларга наряду с крылаткой служит основным объектом зверобойного промысла, в то время как в Охотском море до начала развития мехового направления добычи ларга считалась второстепенным видом.

В условиях нерегулируемого промысла (до 1969 г.) ларга в Беринговом море испытывала больший пресс промысла, чем в Охотском море, что и отразилось на разной выживаемости животных, за счет которой в основном регулируется численность поголовья в популяциях [Лэк, 1957].

III.4. Лахтак (*Erignathus barbatus*)

Несмотря на давние признаки существования двух подвидов лахтака: атлантического, *E. b. barbatus*, и тихоокеанского, *E. b. nauticus* [Огнев, 1935;

Наумов, Смирнов, 1935; Scheffer, 1958; Чапский, 1963; и др.], последние исследования на более обширном материале не выявили каких-либо таксономических различий между этими подвидами [Косыгин, Потелов, 1971].

Таблица 42

Демографические параметры охотоморской (1) и берингоморской (2) популяций ларги

Возраст (X)	Выживаемость l_x		Плодовитость m_x		Продуктивность $l_x m_x$		Взвешенная продуктивность $X l_x m_x$	
	1	2	1	2	1	2	1	2
0	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
1	0,57	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,39	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3	0,32	0,33	0,04	0,06	0,01	0,02	0,03	0,06
4	0,28	0,30	0,25	0,09	0,07	0,03	0,28	0,12
5	0,26	0,27	0,39	0,30	0,1	0,08	0,5	0,4
6	0,24	0,24	0,50	0,50	0,12	0,12	0,72	0,72
7	0,22	0,22	0,5	0,5	0,11	0,11	0,77	0,77
8	0,20	0,20	0,5	0,5	0,1	0,1	0,8	0,8
9	0,19	0,19	0,5	0,5	0,095	0,095	0,85	0,85
10	0,18	0,17	0,5	0,5	0,09	0,085	0,9	0,85
11	0,17	0,16	0,49	0,5	0,085	0,08	0,94	0,88
12	0,15	0,15	0,5	0,5	0,074	0,075	0,89	0,90
13	0,14	0,13	0,49	0,5	0,07	0,065	0,91	0,84
14	0,13	0,12	0,48	0,5	0,064	0,06	0,9	0,84
15	0,12	0,10	0,49	0,49	0,058	0,05	0,87	0,75
16	0,11	0,09	0,43	0,48	0,054	0,044	0,86	0,7
17	0,10	0,08	0,46	0,48	0,046	0,038	0,78	0,65
18	0,09	0,07	0,47	0,49	0,042	0,034	0,76	0,61
19	0,08	0,05	0,49	0,5	0,039	0,025	0,74	0,48
20	0,07	0,04	0,47	0,46	0,033	0,018	0,66	0,36
21	0,06	0,03	0,48	0,47	0,029	0,014	0,61	0,29
22	0,05	0,01	0,47	0,47	0,023	0,005	0,51	0,11
23	0,04	0,003	0,47	0,48	0,019	0,001	0,44	0,02
24	0,03	0,00	0,47	0,00	0,014	0,00	0,34	0,00
25	0,02	0,00	0,46	0,00	0,009	0,00	0,22	0,00
26	0,01	0,00	0,46	0,00	0,005	0,00	0,13	0,00
27	0,01	0,00	0,47	0,00	0,001	0,00	0,03	0,00
					1,36	1,15	11,3	10,4
					R_0		T	

Основные популяционные исследования лахтака в северной части Тихого океана, проведенные сравнительно недавно [Косыгин, 1966, 1968, 1969, 1971, 1975; Крылов и др., 1964; Тихомиров, 1966; Косыгин, Потелов, 1971; Косыгин, Попов, 1972; Федосеев, 1966, 1973; Бухтияров, 1982, 1986; Разливалов, Боброва, 1986; Садовов, 1990; Трухин, 1991; Burns, 1967; Burns et al., 1984; и др.], существенно дополнили прежние данные [Фрейман, 1936; Лунь, 1936; Пихарев, 1941;

Наумов, 1941; Чапский, 1963; и др.] о биологии этого тюленя. Однако широкого обобщения проведенных исследований по лахтаку, выполненных на популяционной основе, до сего времени не было.

III.4.1. Морфологические особенности популяций

Существенных морфологических различий по большинству признаков между популяциями лахтака в Беринговом и Охотском морях не обнаружено [Косыгин, 1968, 1975]. Вместе с тем отмечены некоторые особенности по отдельным морфологическим характеристикам.

III.4.1.1. Окраска

Общий тон окраски лахтака описан К. К. Чапским в сводке по морским млекопитающим [Гептнер и др., 1976]. В качестве популяционных особенностей данного признака отмечается ярко-рыжая окраска головы и передних ластов, которая с большей частотой встречается в берингоморской популяции по сравнению с охотоморской и баренцевоморской [Косыгин, 1966, 1968, 1975; Косыгин, Потелов, 1971; и др.]. Конкретное соотношение частот данных особенностей окраски авторами не приводится.

III.4.1.2. Меристические признаки

В качестве меристических (счетных) признаков для выявления популяционных различий у лахтака использовалось число хвостовых позвонков, число колец трахеи и число губных вибрисс [Соколов и др., 1968; Косыгин, 1975]. Наиболее варибельными оказались два последних признака, выявившие некоторые популяционные особенности (табл. 43).

На основе представленных данных, а также особенностей гельминтофауны, были разграничены североохотская и сахалинская популяции лахтака [Косыгин, Попов, 1972; Косыгин, 1975].

Объединенные данные по Охотскому морю в сравнении с берингоморскими материалами показали достоверное различие между популяциями лахтака по числу губных вибрисс у самцов (см. табл. 43). Отметим, что Г. М. Косыгин и В. Н. Попов [1972] существенных различий по другим меристическим признакам лахтака этих районов не нашли.

III.4.1.3. Краниологические признаки

Анализ краниологических признаков лахтака в Беринговом море [Косыгин, 1969], а также в Охотском море [Бухтияров, 1982] выявил некоторые специфические особенности популяций. В частности, по мнению Г. М. Косыгина [1975], в Беринговом море в строении черепа лахтака характерно преобладание носовых костей с непараллельными стенками (70%), высокая частота признака «угловая вырезка нёбного среза» (48%) и «затылочное отверстие в форме

равностороннего треугольника» (51%). Г. М. Косыгин полагает, что в Беринговом море следует различать две микропопуляции лахтака: северную и южную (Карагинский залив), между которыми имеются различия не только морфологические, но и по гельминтофауне, обнаруженные В. Н. Поповым [Косыгин, 1975].

Таблица 43

Меристические признаки в популяциях лахтака
[Соколов и др., 1968; Косыгин, Попов, 1972;
Косыгин, 1975]

Район	Самцы		Самки	
	n	M ± m	n	M ± m
Число колец в трахее				
Северная часть Охотского моря	19	76,6 ± 0,9	24	73,2 ± 1,3
Южная часть Охотского моря	12	71,5 ± 0,8	17	69,9 ± 0,9
Берингово море	46	73,7 ± 0,6	36	74,2 ± 0,6
Число губных вибрисс (с одной стороны)				
Охотское море	12	117,4 ± 3,1	12	128,9 ± 3,9
Берингово море	27	130,0 ± 0,3	28	125,6 ± 1,9
Число хвостовых позвонков				
Охотское море	16	11,8 ± 0,2	28	12,3 ± 0,2
Берингово море	4	11,2 ± 0,6	5	12,0 ± 0,4

В Охотском море различия между популяциями лахтака Восточного Сахалина и на севере моря проявляются в специфике полового диморфизма некоторых пластических краниологических признаков, а также по достоверным различиям высоты нижней челюсти у самцов и продольному диаметру альвеолы верхнего клыка и длине носовых костей у самок [Бухтияров, 1982].

Сравнение промеров черепов лахтака из Охотского и Берингова морей, выполненное Г. М. Косыгиным и В. А. Потеловым (табл. 44), выявило различия, причем по самкам заметно больше (7 признаков), чем по самцам (4 признака).

III.4.2. Длина, вес тела и темп роста

Характеристика размеров тела лахтака приводится многими исследователями, но не все указывают места сбора материала. Поэтому для популяционных сравнений нами использованы только те материалы, которые содержали точную привязку к регионам.

Первые массовые промеры длины тела лахтака выполнены в Сахалинском заливе и у Шантарских островов в Охотском море Г. А. Пихаревым [1941] и М. М. Слепцовым [1943]. Судя по размерным классам, составленным с ин-

Таблица 44

Промеры (мм) черепов лахтака берингоморской и охотоморской популяций
[Косыгин, Потелов, 1971]

Признак	Берингово море		Охотское море		t
	n	M ± m	n	M ± m	
1. Наибольшая длина черепа	12	225,2 ± 1,24	20	225,0 ± 1,04	+0,12
	32	223,2 ± 0,97	23	218,9 ± 1,44	+2,49
2. Длина лицевой части	12	120,6 ± 0,92	21	122,2 ± 1,24	-1,04
	32	120,9 ± 0,73	23	121,7 ± 1,55	-0,47
3. Длина мозговой части	12	104,6 ± 0,55	20	103,9 ± 1,29	+0,50
	32	102,0 ± 0,59	23	97,2 ± 1,55	+2,89
4. Наибольшая ширина черепа (в слуховых капсулах)	12	137,1 ± 0,82	21	135,7 ± 0,89	+1,16
	32	135,3 ± 0,64	23	131,6 ± 0,94	+3,24
5. Ширина черепа в скулах	12	127,5 ± 0,87	20	129,1 ± 0,80	-1,36
	32	127,7 ± 0,49	23	126,8 ± 1,21	+0,69
6. Длина верхнего зубного ряда	12	51,9 ± 0,66	16	52,7 ± 0,59	-0,91
	32	51,8 ± 0,51	16	51,9 ± 0,66	-0,12
7. Продольный диаметр альвеолы верхнего клыка	12	8,1 ± 0,18	16	8,3 ± 0,29	-0,59
	32	8,0 ± 0,14	15	7,7 ± 0,15	+1,50
8. Роstralная ширина на уровне клыка	12	44,5 ± 0,51	18	46,3 ± 0,53	-2,47
	32	44,5 ± 0,36	20	45,2 ± 0,74	-0,85
9. Длина просвета глазницы	12	46,4 ± 0,28	16	46,3 ± 0,81	+0,12
	32	46,2 ± 0,44	16	45,8 ± 0,80	+0,44
10. Наименьшая ширина у заднего края костного неба	12	46,6 ± 0,62	18	48,5 ± 0,47	-2,47
	32	45,9 ± 0,49	20	46,9 ± 0,37	-1,64
11. Длина костного слухового пузыря	12	41,5 ± 0,51	16	41,7 ± 2,20	-0,09
	32	41,8 ± 0,30	17	40,0 ± 0,56	+2,86
12. Ширина костного слухового пузыря	12	43,0 ± 0,38	16	43,0 ± 0,44	0,00
	32	42,0 ± 0,32	18	41,2 ± 1,27	-0,61
13. Общая длина носовых костей	12	50,2 ± 1,23	20	52,9 ± 1,48	-0,68
	32	52,0 ± 0,54	20	50,2 ± 1,86	+0,93
14. Длина вершины носовых костей	12	18,4 ± 0,71	18	18,3 ± 0,73	+0,10
	32	18,6 ± 0,46	23	16,7 ± 0,50	+2,79
15. Ширина носовых костей	12	16,5 ± 0,36	21	16,1 ± 0,71	+0,51
	32	15,7 ± 0,23	20	15,5 ± 0,43	+0,42
16. Наибольшая ширина носовых костей	15	24,3 ± 0,46	15	25,1 ± 1,23	-0,61
	37	22,9 ± 0,27	20	23,3 ± 0,68	-0,54
17. Длина нижней челюсти	12	148,5 ± 0,91	16	150,5 ± 1,39	-1,20
	32	150,1 ± 0,71	16	147,1 ± 1,32	+2,00
18. Высота нижней челюсти за зубным рядом	12	21,5 ± 0,35	16	22,4 ± 0,44	-1,61
	32	22,2 ± 0,21	16	22,2 ± 0,59	0,00
19. Наибольшая ширина неба у моляра	15	60,0 ± 0,77	14	64,1 ± 0,65	-4,06
	37	60,3 ± 0,30	13	63,5 ± 0,95	-3,23
20. Высота альвеолярного края	15	14,5 ± 0,31	14	12,4 ± 0,41	+4,12
	37	14,4 ± 0,34	13	13,1 ± 0,52	+2,10
21. Высота лицевой части	12	72,9 ± 0,79	19	73,5 ± 1,09	-0,44
	32	74,8 ± 0,58	18	70,4 ± 0,93	+4,04
22. Высота носового входа	15	54,7 ± 1,15	14	54,7 ± 0,82	0,00
	35	52,9 ± 0,48	14	54,6 ± 1,03	-1,33
23. Ширина носового входа	12	36,9 ± 0,92	16	35,8 ± 0,44	+1,08
	32	35,7 ± 0,37	15	35,1 ± 0,46	+1,02

Примечание. Над чертой – самцы, под чертой – самки.

тервалом в 10 см, тогда в побойках преобладали взрослые звери с длиной тела 200–240 см (85%). Доля зверей с длиной тела 250–270 см не превышала 0,3% от общего числа измеренных животных.

Более детальные анализы длины тела лахтаксов с определением возраста в Охотском море были выполнены позднее [Федосеев, 1973; Бухтияров, 1982].

В Беринговом море аналогичные исследования выполнены Г. М. Косыгиным [1966] и Дж. Бернсом [Burns, 1967].

Обобщенные материалы (табл. 45) показывают, что длина тела и особенности темпа роста хорошо характеризуют специфику развития животных в отдельных популяциях. Закономерно, что самки растут быстрее самцов и задержка их роста, связанная с половым созреванием, имеет меньшую паузу, чем у самцов. Такая особенность роста согласуется с различием сроков созревания разнополовых животных.

Таблица 45

Изменение длины тела лахтака с возрастом в различных популяциях Охотского моря [Федосеев, 1973; Бухтияров, 1982; с дополнениями из полевых журналов экспедиций МоТИНРО и ВНИРО]

Возраст, лет	Северная часть моря		Южная часть моря	
	Самцы, М ± m	Самки, М ± m	Самцы, М ± m	Самки, М ± m
Сеголетки	158 ± 2,6	153 ± 2,3	160 ± 2,3	160 ± 2,5
1	170,2 ± 1,9	168 ± 1,7	176 ± 2,1	170 ± 1,9
2	185 ± 1,3	180 ± 1,4	189 ± 1,5	182 ± 1,3
3	190 ± 1,6	195 ± 1,8	192 ± 1,6	197 ± 1,6
4	192 ± 2,5	203 ± 2,6	204 ± 2,4	203 ± 2,3
5	200 ± 2,6	206 ± 2,7	212 ± 2,3	211 ± 2,6
6	216 ± 3,0	207 ± 2,7	214 ± 2,8	217 ± 3,0
7	224 ± 3,1	214 ± 3,0	215 ± 2,6	219 ± 2,7
8	229 ± 2,8	221 ± 2,4	216 ± 2,9	221 ± 3,0
9	230 ± 2,0	230 ± 2,0	216 ± 1,7	223 ± 2,2
10 и старше	229 ± 1,3	233 ± 1,2	216 ± 1,3	223 ± 1,4

В южной части Охотского моря материалы получены из районов Восточного Сахалина, Сахалинского залива и Шантарских островов. В этой популяции в первые годы жизни самцы крупнее самок. Затем у самок наблюдается ускоренный рост и они достигают больших размеров во всех возрастных группах. Различия в размерах животных из северной и южной охотоморских популяций лахтака до наступления полового созревания не столь существенны, как у половозрелых животных. Животные, обитающие в северных районах Охотского моря, крупнее, чем на юге.

Изменение длины тела с возрастом в берингоморской популяции лахтака изучалось Дж. Бернсом [Burns, 1967, 1970]. Однако различия в методах промеров животных не позволяют использовать эти данные для сравнений. Данные российских исследователей [Косыгин, 1966, 1975; и др.] свидетельствуют о том, что длина тела половозрелых животных в Беринговом море составляет: самцов – 236 ± 2,1 см, самок – 240 ± 1,0 см, т. е. животные заметно крупнее охотоморских.

Данные по изменению веса тела лахтака с возрастом, полученные в северной части Охотского моря (табл. 46), показывают, что самки здесь имеют больший вес во всех возрастных группах.

Материалы по возрастным изменениям веса тела лахтака других популяций недостаточны. Поэтому популяционные сравнения по этому признаку проводятся только по половозрелым животным.

Средний вес взрослых лахтаков в Охотском море – 220 кг, в Беринговом море – 260 кг [Федосеев, 1973]. По данным Г. М. Косыгина [1975], средний вес

половозрелых самцов беринговоморского лахтак составляет $248,7 \pm 10,0$ кг, самок – $278,2 \pm 9,0$ кг. Таким образом, по весовым показателям беринговоморский лахтак, как и по длине тела, крупнее своих сородичей из Охотского моря.

Таблица 46

**Изменение веса тела лахтак с возрастом в североохотской популяции
[Федосеев, 1973; с дополнениями из полевых журналов МоТИНРО]**

Возраст, лет	Самцы		Самки	
	n	M ± m	n	M ± m
Сеголетки	10	71 ± 3,6	14	78 ± 3,4
1–2	8	114 ± 8,8	5	114 ± 13,0
3–6	8	166 ± 9,1	9	171 ± 10,6
7–10	15	187 ± 10,9	8	214 ± 8,5
11–23	10	209 ± 7,1	4	225 ± 20,5

III.4.3. Половое созревание и воспроизводство

М. М. Слепцов [1943] установил, что самки охотоморского лахтак созревают в 3-летнем возрасте. По данным Э. А. Тихомирова [1966], по объединенным материалам из Охотского и Берингова морей, в 3-летнем возрасте половой зрелости достигают только 8% самок, в 4-летнем – 21%, в 5-летнем – 83%, в более старшем возрасте все самки половозрелы. Самцы, как указывает Э. А. Тихомиров, становятся половозрелыми в 5–6-летнем возрасте. Наши данные [Федосеев, 1973] по Охотскому морю показали, что созревание самцов лахтак в северной популяции растянуто с 4 до 8 лет.

Материалы по созреванию и участию в размножении самок в Охотском (табл. 47) и Беринговом (табл. 48) морях позволяют проанализировать популяционные и многолетние изменения этих процессов.

Таблица 47

**Репродуктивное состояние самок лахтак в Беринговом море
[Бухтияров, 1986, 1990; Садовов, 1986, 1990]**

Возраст, лет	n		Неполовозрелые		Впервые овулировавшие		Рожавшие в данном году		Яловые и абортировавшие	
	1980–1981 гг.	1985–1987 гг.	1980–1981 гг.	1985–1987 гг.	1980–1981 гг.	1985–1987 гг.	1980–1981 гг.	1985–1987 гг.	1980–1981 гг.	1985–1987 гг.
1	44	10	100	100	–	–	–	–	–	–
2	33	7	100	85,7	–	14,3	–	–	–	–
3	28	1	93,7	–	6,3	100	–	–	–	–
4	25	11	65,4	45,4	34,6	54,6	–	–	–	–
5	23	4	38,1	–	42,8	100	19,1	–	–	–
6	21	4	16,7	25,0	25,0	50,0	58,3	25,0	–	–
7	19	17	–	–	26,6	11,8	66,7	88,2	6,7	–
8	18	14	–	–	5,3	–	94,7	92,9	–	7,1
9–22	107	147	–	–	–	–	93,5	98,0	6,5	2,0

Таблица 48

**Репродуктивное состояние самок лachтака в популяциях Охотского моря
[Федосеев, 1973; Разливалов, Боброва, 1986; Трухин, 1991]**

Возраст, лет	n			Неполовозрелые, %			Впервые овулировавшие, %			Рожавшие в этом году, %			Яловые и абортировавшие, %		
	Север.	Южная		Север.	Южная		Север.	Южная		Север.	Южная		Север.	Южная	
	1961– 1970 гг.	1976– 1982 гг.	1990 г.	1961– 1970 гг.	1976– 1982 гг.	1990 г.	1961– 1970 гг.	1976– 1982 гг.	1990 г.	1961– 1970 гг.	1976– 1982 гг.	1990 г.	1961– 1970 гг.	1976– 1982 гг.	1990 г.
1	26	34	22	100	100	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	15	52	27	100	100	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	11	34	23	100	100	87	–	–	13	–	–	–	–	–	–
4	15	21	18	60	85	55,6	33	14,3	44,4	7	–	–	–	–	–
5	7	10	11	28,5	40	27,3	28,5	50	54,5	43	10	18,2	–	–	–
6	9	26	6	22	3,8	–	44	19,2	33,3	34	77	33,4	–	–	33,3
7	5	27	17	–	–	–	40	11,1	–	60	74,1	76,5	–	14,8	23,5
8	11	36	15	9	–	–	18	5,5	–	73	77,8	80,0	–	16,7	20,0
9	10	33	23	–	–	–	30	–	–	70	69,7	100	–	30,3	–
10 и старше	19	51	133	–	–	–	–	–	–	84	74,5	95,5	16	25,5	4,5
Итого	128	324	295	51,6	44,4	27,8	14,1	5,5	6,4	32,0	40,1	60,7	2,3	10,0	5,1

В беринговоморской популяции лахтака самки начинают созревать в отдельные годы в 2-летнем возрасте. Однако продуктивная зрелость (щенка) не отмечалась ранее 5-летнего возраста. В Охотском море самые ранние случаи созревания самок отмечены в 3 года (южная популяция). Наиболее растянутые сроки созревания самок отмечены в североохотской популяции. В Охотском море доля абортировавших и яловых самок заметно выше, чем в Беринговом море.

Отметим, что данные, представленные в табл. 47 и 48, отражают созревание и плодоношение самок только в возрастных группах, а итоговые данные по соотношению неполовозрелых, впервые овулирующих и рожавших самок нельзя надежно сопоставить из-за недостаточной репрезентативности выборок.

III.4.4. Возрастно-половой состав

Изучение полового состава побоек лахтака в репродуктивный и линный периоды на льдах Берингова моря на протяжении ряда лет показало преобладание самок [Косыгин, 1966; Разливалов, Бухтияров, 1982; Федосеев, 1984]. При этом доля самок в побойках по годам колеблется от 55 до 67%. Анализ полового состава побоек при береговом промысле лахтака на Аляске также показывает некоторое преобладание самок – около 55% [Burns et al., 1984]. Интересно отметить, что среди сеголетов в побойках берегового промысла самцы, напротив, несколько преобладают (55%).

Анализ полового состава побоек лахтака в Охотском море показывает примерно равное соотношение самцов и самок с небольшими отклонениями в ту или другую сторону на протяжении всей истории промысла [Пихарев, 1941; Слепцов, 1943; Федосеев, 1973; Разливалов, Федосеев, 1982; и др.].

Особый интерес представляют материалы по половому составу популяций лахтака, полученные на осеннем промысле в Сахалинском заливе в зоне береговых лежбищ. Данные табл. 49 показывают, что, несмотря на некоторые отклонения полового состава в побойках по отдельным годам, среднесноголетнее соотношение самцов и самок близко 1 : 1. В то же время среди эмбрионов наблюдалось преобладание самок (за исключением 1981 г.): в среднем доля самок среди эмбрионов составила 64,1%. Дать обоснованную интерпретацию этому интересному факту сложно без генетического анализа первичного соотношения полов. Можно лишь предположить, что повышенная доля самок среди плодов указывает на депрессивное состояние популяции после нерегулируемого длительного промысла в 1956–1969 гг. В то же время не исключено, что это связано с разной смертностью самцов и самок в популяции.

Изучение возрастного состава популяций лахтака сопряжено с трудностью точного определения возраста животных. Зубы лахтака, по которым обычно определяется возраст тюленей, рано стираются или выпадают. Поэтому для определения возраста используют когти [Плеханов, 1933], которые также стираются или обламываются с 7-летнего возраста. По этой причине в большинстве работ в возрастном составе доля животных с 7 до 10 лет должна быть завышена, а более старших возрастов – занижена. Попытки определения возраста лахтака по когтям задних ластов также страдают неточностями. Исключение составляют данные американских исследователей, определявших возраст по наслоениям цемента на корне верхних клыков [Burns et al., 1984]. Представленные данные возрастного состава побоек (табл. 50) показывают,

что в судовом промысле 1985–1987 гг. больше добывалось половозрелых животных. При береговом промысле на Аляске в 1975–1978 гг. равномерно использовались все возрастные группы, за исключением сеголетов, которые исключены из пробы из-за селективной добычи (более 30% от общей добычи). Предпочтительная добыча сеголетов лахтаки эскимосами обусловлена лучшими вкусовыми качествами мяса у этой группы животных. Угрук (щенки лахтаки) – традиционная национальная пища эскимосов, а мясо от других возрастных групп лахтаки чаще используют на корм собакам. Равномерное опромышление всех возрастных групп при береговом промысле обусловлено продолжительными сроками охоты во все периоды биологических циклов, включая сезон размножения, линьки и нагула. Судовой промысел базируется большей частью на линных скоплениях лахтаки в июне, когда в залежках преобладают взрослые звери.

Таблица 49

Половой состав (%) лахтаки на береговых лежбищах Сахалинского залива [Разливалов, Боброва, 1986; с дополнением из полевых журналов МоТИНРО]

Год	В побойках			Среди эмбрионов		
	п	Самцы	Самки	п	Самцы	Самки
1976	136	50,7	49,3	19	36,8	63,2
1977	69	47,8	52,2	5	0,0	100,0
1978	248	56,9	43,1	57	38,4	61,4
1979	259	59,1	40,9	22	45,5	54,5
1981	214	48,6	51,4	37	59,5	40,5
1982	109	39,5	39,5	20	35,0	65,0
Итого	1035	50,5	49,5	160	35,9	64,1

Данные возрастного состава побоек лахтаки в Охотском море (табл. 51) по различным популяциям и сезонам года показывают неоднозначную картину. В северной части Охотского моря в пробах до 1980 г. возрастные группы лахтаки представлены, по-видимому, пропорционально их численности в популяции (за исключением возможных искажений за счет неточного определения возраста после 7–8 лет). В последующие годы сроки промысла смещались на конец мая – июнь, и доля неполовозрелых животных должна быть несколько занижена.

В южной популяции, в районе зал. Терпения, добыча лахтаки всегда велась в первой половине промыслового сезона (апрель, первая половина мая), и здесь возрастной состав побоек близок к природному (хотя доля неполовозрелых может быть несколько завышена).

В Сахалинском заливе весенний промысел лахтаки ведется в основном в июне, когда на залежках преобладают взрослые звери. Осенний промысел в этом районе на береговых лежбищах дает более сложную картину возрастного состава. Дело в том, что на береговых лежбищах животные залегают дифференцированно по возрастным группам. Так, по данным Е. В. Разливалова [1982 г.], на банке «Борона» животные до 5-летнего возраста составляли 70–75%, а на банке «Сахалинская», напротив, звери старше этого возраста составляли до 80% в побойках. Поэтому возрастной состав побоек лахтаки на береговых лежбищах Сахалинского залива во многом зависит от равномерности освоения промыслом разных лежбищ.

Несмотря на отмеченные недостатки определения возрастного состава побоек лахтаки, эти материалы в сочетании с материалами по репродуктивному

Таблица 50

Возрастной состав (%) побоек берингоморского лхтакта [Бухтияров, 1986; Садовов, 1990; Burns, Frost, 1979]

Годы	n	Возраст, лет																										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1975–1978	827	13,9	9,1	6,5	6,9	5,7	4,8	3,6	3,4	4,0	4,8	7,0	7,2	5,8	4,0	3,4	1,8	1,5	0,2	1,2	1,9	1,5	0,6	0,6	0,2	0,2	0,2	–
1985	301	4,2	5,3	8,6	6,7	4,0	4,9	6,4	5,8	5,2	5,5	9,6	8,0	8,4	6,2	3,0	2,2	4,2	1,0	0,4	–	0,2	–	–	–	–	–	–
1986	130	8,2	8,5	6,6	4,3	2,0	2,0	8,5	7,5	7,6	5,6	6,3	5,7	1,5	5,0	4,7	4,5	2,0	4,2	3,0	2,0	0,3	–	–	–	–	–	–
1987	108	1,0	1,8	–	2,0	3,0	1,0	9,5	8,5	8,8	6,5	6,5	8,5	8,5	6,5	6,5	5,5	4,0	3,0	3,0	1,0	2,0	–	2,0	–	–	–	0,9

Таблица 51

Возрастной состав (%) побоек лахтака в Охотском море [Федосеев, 1973; Разливалов, 1980; Разливалов, Федосеев, 1982; Федосеев и др., 1985; Разливалов, Боброва, 1986; Трухин, 1991]

Годы	n	Возраст, лет																	
		Сего- летки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17-21
Северная часть (весна)																			
1961- 1964	541	11,8	12,8	10,5	9,2	6,5	6,1	5,5	6,8	7,2	8,5	5,0	3,7	3,9	1,9	–	0,4	0,2	–
1967- 1970	204	22,5	10,7	10,3	6,8	6,4	4,4	4,9	5,4	5,9	6,9	5,4	4,9	0,5	2,0	1,0	1,0	1,0	–
1979- 1980	289	14,5	8,0	5,9	4,8	5,9	5,2	9,3	13,1	14,9	8,3	5,2	2,4	0,7	1,1	0,7	–	–	–
1982	340	4,2	8,6	7,6	7,6	6,8	8,5	7,6	5,6	9,7	9,7	8,8	5,6	5,0	2,6	1,2	0,6	0,3	–
1984	336	2,7	8,3	7,7	7,4	7,1	9,2	6,3	6,5	7,4	5,7	10,4	5,7	4,2	3,3	3,6	1,5	0,9	2,1
1990	80	5,2	12,5	3,9	6,2	5,2	3,9	2,5	8,5	5,2	7,6	11,0	7,6	7,6	7,6	2,5	1,0	1,0	1,0
Сахалинский залив (весна)																			
1982	334	1,0	1,8	4,2	4,5	5,0	6,0	8,4	14,1	15,9	13,8	10,4	6,0	5,4	1,4	0,6	1,2	–	–
1984	340	7,6	5,7	4,8	5,7	4,2	4,5	5,3	7,3	10,2	11,0	8,7	6,1	7,5	5,0	4,0	2,1	–	–
1990	311	4,7	4,0	6,1	5,8	4,8	4,3	3,0	7,5	6,5	9,2	12,7	11,6	7,5	4,7	1,0	0,5	–	–
Сахалинский залив (осень)																			
1976	136	3,5	13,8	12,5	15,0	11,0	8,0	5,7	8,0	8,5	9,0	3,5	1,5	–	–	–	–	–	–
1977	69	12,0	17,0	20,0	9,0	4,0	–	1,0	1,0	10,0	12,0	8,0	5,0	1,0	–	–	–	–	–
1978	248	6,5	5,0	13,5	6,5	7,0	6,5	7,5	5,0	11,0	10,0	7,5	6,5	5,0	2,0	0,5	–	–	–
1979	259	13,7	13,5	20,0	8,4	5,0	3,0	4,0	7,5	7,0	8,4	6,0	1,0	1,5	0,5	0,5	–	–	–
1981	214	8,0	17,0	17,5	13,0	4,0	3,8	5,7	10,0	14,0	3,0	3,0	0,5	0,5	–	–	–	–	–
1982	109	8,5	8,0	11,0	8,0	8,5	3,0	3,0	5,0	11,0	17,0	7,0	8,5	1,0	0,5	0,2	–	–	–
Зал. Терпения (весна)																			
1977	176	23,8	13,6	9,0	7,3	2,8	3,9	8,5	5,6	9,0	5,6	4,5	2,2	1,7	1,1	–	–	–	0,6
1990	279	7,6	10,0	8,5	6,0	8,5	5,2	4,0	1,8	4,0	7,4	10,3	11,3	7,4	5,2	2,0	1,0	1,0	0,6

состоянию самок позволяют с известной долей осторожности определить демографические параметры в отдельных популяциях или оценить тенденции изменений численности.

III.4.5. Демографические параметры популяций

На примере североохотской популяции лахтака было показано, что величина приплода, определенная по числу плодоносящих самок, составляет 19% от численности всей популяции, а доля «рекрутов» (пополнение репродуктивной части популяции) – около 8% (4% по самкам). Прирост популяции с учетом средневзвешенной смертности не превышает 5% в начале биологического года. К концу года, с учетом смертности на первом году жизни, популяция приходит в равновесное состояние, т. е. пополнение и убыль почти одинаковы [Федосеев, 1973, 1976].

Представленная ранее методика определения демографических параметров (см. III. 2. 8) позволяет по-новому оценить демографические параметры в популяциях лахтака. Для этого нами использованы материалы по выживаемости и плодоношению лахтака в Беринговом море из работы Дж. Бернса и др. [Burns et al., 1984], а по Охотскому морю (южная популяция) – А. М. Трухина [1991] за 1990 г.

Данные табл. 52 показывают, что как в Беринговом, так и в Охотском морях популяции лахтака в исследуемый период имели продуктивность выше единицы, что свидетельствует о росте численности животных [Коли, 1979; Пианка, 1981]. При этом продуктивность берингоморской популяции выше, чем в охотоморской.

Принимая во внимание, что лахтак – бентосоядный вид, можно априори допустить, что в Беринговом море потенциальные возможности роста численности этого вида больше, чем в Охотском, так как общая продуктивность бентоса в первом районе выше, чем во втором [Нейман, 1969; Моисеев, 1969]. Кроме того, берингоморский лахтак в нагульный период использует богатое бентосом мелководье Чукотского моря, в то время как охотоморский лахтак не совершает длительных нагульных миграций.

Несомненно, разный уровень продуктивности популяций лахтака может быть обусловлен естественным ходом природных колебаний численности и интенсивностью промысла. Отметим, что пресс промысла на берингоморскую популяцию в последние 10–15 лет заметно сильнее, чем в Охотском море. Это согласуется с различием выживаемости, которая в Беринговом море ниже. Здесь продуктивность популяции поддерживается за счет плодовитости, особенно в раннем возрасте.

Различия в демографических параметрах берингоморского и охотоморского лахтака отражают экологическую специфику существования этих популяций.

Демографические параметры популяций лхтакса

Возраст, лет	Выживаемость l_x		Плодовитость m_x		Продуктивность $l_x m_x$		Взвешенная продуктивность, $X l_x m_x$	
	1	2	1	2	1	2	1	2
0	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
1	0,42	0,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,32	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3	0,28	0,48	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
4	0,25	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
5	0,22	0,39	0,09	0,09	0,02	0,04	0,1	0,2
6	0,20	0,35	0,25	0,17	0,05	0,06	0,3	0,36
7	0,19	0,32	0,40	0,38	0,08	0,12	0,56	0,84
8	0,17	0,30	0,41	0,40	0,07	0,12	0,56	0,96
9	0,16	0,27	0,50	0,50	0,08	0,14	0,72	1,26
10	0,14	0,24	0,45	0,47	0,06	0,11	0,60	1,1
11	0,13	0,22	0,42	0,48	0,05	0,11	0,55	1,21
12	0,12	0,19	0,50	0,49	0,06	0,09	0,72	1,08
13	0,11	0,15	0,40	0,48	0,04	0,07	0,52	0,91
14	0,10	0,12	0,25	0,44	0,03	0,05	0,42	0,70
15	0,10	0,10	0,37	0,50	0,04	0,05	0,60	0,75
16	0,09	0,08	0,34	0,50	0,03	0,04	0,48	0,64
17	0,08	0,06	0,50	0,50	0,04	0,03	0,68	0,51
18	0,08	0,04	0,50	0,50	0,04	0,02	0,72	0,36
19	0,07	0,02	0,50	0,46	0,04	0,01	0,76	0,19
20	0,06	0,00	0,50	0,00	0,03	0,00	0,60	0,00
21	0,06		0,50		0,03		0,63	
22	0,05		0,50		0,03		0,66	
23	0,05		0,34		0,02		0,46	
24	0,04		0,34		0,01		0,24	
25	0,04		0,34		0,01		0,25	
26	0,03		0,34		0,01		0,26	
27	0,00		0,00		0,00		0,00	

1,14 1,06 10,01 10,44

 R_0 T

Примечание. 1 – Берингово море; 2 – Охотское море.

Глава IV. ПИТАНИЕ ТЮЛЕНЕЙ И ИХ РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ

Чтобы понять место тюленей в экосистеме Северной Пацифики, необходимо выяснить количественные и качественные особенности их питания. Однако изучение питания всех видов тюленей затруднено тем, что сбор материала производится в период добычи тюленей на шенных и линных залежках, когда интенсивность питания снижается. Быстрое переваривание пищи, характерное для тюленей, также затрудняет сбор материала. Поэтому на сотню осмотренных тюленей приходится единицы особей с пищей в желудке.

Сложность сбора материала долгое время сдерживала появление работ, посвященных питанию тюленей. Не случайно в период первых интенсивных исследований с 1929 по 1941 г. по данной теме вышло всего 3 статьи [Арсеньев, 1941; Пихарев, 1941, 1946]. Широкие исследования ледовых форм тюленей, начатые в период 1960–1970 гг. специализированной лабораторией Магаданского отделения ТИНРО и отдельными сотрудниками ТИНРО (Владивосток), позволили существенно пополнить знания о питании тюленей [Федосеев, 1965; Шустов, 1965; Косыгин, 1971; Гольцев, 1971; и др.]. В последующие годы сбор материалов продолжался сотрудниками Магаданского отделения ТИНРО и обрабатывался Ю. А. Бухтияровым. Часть из этих материалов опубликована [Федосеев, Бухтияров, 1972; Бухтияров, 1978, 1984, 1986в, г, д].

В Беринговом море существенный вклад в изучение питания тюленей внесен американскими исследователями [Johnson et al., 1966; Burns, 1967; Burns et al., 1984; Frost, Lawry, 1980; Lawry et al., 1979, 1980]. Более полный обзор литературы по питанию ледовых форм тюленей северной части Тихого океана представлен при анализе питания отдельных видов.

IV.1. Питание кольчатой нерпы

Первые научные данные по питанию кольчатой нерпы представляли перечисления встреченных в ее желудках пищевых компонентов. Так, П. Г. Никулин [1937] отмечает, что пища кольчатой нерпы состоит из мелкой рыбы (наваги, корюшки) и ракообразных. С. П. Наумов [1941], говоря о питании акибы, отмечает, что в июне 1929 г. в желудках находил главным образом креветок рода *Sclerocrangon*, иногда гаммарид и остатки наваги. В июле у западных берегов Сахалина кольчатая нерпа, по мнению С. П. Наумова, преследует корюшку и частично питается ракообразными, а во второй половине лета и осенью (до октября) поедает бычков, сельдь, навагу и ракообразных. На питание акибы рыбой указывает также С. Ю. Фрейман [1936], отмечая, что подходы этого тюленя к берегам Гижигинской губы связаны с наличием наваги.

В июне 1939 г. в северо-западной части Охотского моря Г. А. Пихарев [1946] вскрыл 377 желудков акибы, но пищу обнаружил только в 16. Незначительное количество желудков с пищей Г. А. Пихарев объясняет быстрым перевариванием пищи. Характеризуя состав компонентов питания, он указывает, что в 10 желудках пища была представлена ракообразными, среди которых преобладали: *Thysanoessa raschii*, *Themisto compresso f. bispinosa*, *Mysidacea*, *Gammarus schmidti*, *Anonyx nugax*. В 5 желудках была обнаружена только рыба (минтай, корюшка и сельдь). В 1 желудке пища была смешанной.

Более обстоятельные данные, полученные в последние годы, обобщенно представлены в табл. 53 и 54, которые характеризуют встречаемость и весовое соотношение компонентов питания в (%) в отдельных популяциях акибы.

Компоненты питания кольчатой нерпы [Пихарев, 1941; Федосеев, 1965, 1967;
Федосеев, Бухтияров, 1972; Николаев, Скалкин, 1975;
Бухтияров, 1978; 1984; 1986; 1990]

Вид	Охот- ское море	Берин- гово море	Вид	Охот- ское море	Берин- гово море
<i>Thysanoessa raschii</i>	+	+	<i>Lebbeus heterochaeta</i>	+	-
<i>Thysanoessa longipes</i>	+	-	<i>Lebbeus groenlandica</i>	+	-
<i>Thysanoessa</i> sp.	+	-	<i>Spirontocaris murdochi</i>	+	-
<i>Thysanoessa inermis</i>	-	+	<i>Spirontocaris spina</i>	+	-
<i>Mysis oculata</i>	-	+	<i>Spirontocaris phippisii</i>	+	-
Amphipoda	+	+	<i>Spirontocaris</i> sp.	+	+
<i>Themisto libellula</i>	+	+	<i>Heptacarpus grebnitzkii</i>	+	-
<i>Themisto compressa</i>	+	-	<i>Chionoecetes opilio</i>	+	-
<i>Ampelisca eschrichti</i>	+	-	<i>Hyas coarctatus</i>	+	-
<i>Anonyx nugax</i>	+	-	Bivalvia	+	-
<i>Gammarus schmidti</i>	+	-	<i>Limacina helicina</i>	+	-
Isopoda	+	-	<i>Yoldia hyperborea</i>	+	-
<i>Mysidacea entomon</i>	+	-	Gastropoda	+	-
<i>Idotea ochotensis</i>	+	-	<i>Margarites helicina</i>	+	-
Decapoda	+	+	<i>Natica clausa</i>	+	-
<i>Pandalus hypsinotus</i>	+	-	<i>Turritellidas</i>	+	-
<i>Pandalus goniiurus</i>	+	+	<i>Octopus</i> sp.	+	-
<i>Pandalus</i> sp.	+	+	Рыбы	+	+
<i>Pandalopsis lamelligera</i>	+	-	<i>Theragra halcogramma</i>	+	-
<i>Pandalus montagui</i>	+	-	<i>Eleginus gracilis</i>	+	+
<i>Pandalus prensor</i>	+	-	<i>Chupea harengus</i>		
<i>Sclerocrangon</i> sp.	+	-	<i>pallasi</i>	+	-
<i>Nectocrangon ovifer</i>	+	-	<i>Ammodytes hexapterus</i>	+	+
Hyppolitidae	+	-	<i>Mallotus villosus</i>	+	-
<i>Eualus fabricii</i>	+	-	Pleuronectidae	+	-
<i>Eualus gaimardi</i>	+	+	Cottidae	+	-
<i>Eualus</i> sp.	+	-	<i>Osmerus</i> sp.	+	-
<i>Lebbeus polaris</i>	+	-	<i>Hypomesus olidus</i>	+	-
<i>Lebbeus unalaskensis</i>	+	-	<i>Boreogadus saida</i>	-	+

Примечание. Здесь и далее: «+» – присутствует, «-» – отсутствует.

Таблица 54

Весовое соотношение (%) основных компонентов питания
кольчатой нерпы в Охотском море [Федосеев, 1965; Федосеев,
Бухтияров, 1972; Николаев, Скалкин, 1975;
Бухтияров, 1984; 1990]

Компонент	Зал. Шелихова	Северо-запад	Восточный Сахалин
Эвфаузииды	16	80	57
Креветки	72	4	3
Рыбы	12	16	40
Вес пробы, г	36	395	203

В целом представленные данные свидетельствуют о большом разнообразии компонентов питания, их специфике по отдельным районам и заметной смене по сезонам года. Несмотря на это, основу питания составляли эвфаузииды, что подтверждается многолетними данными [Федосеев, 1965; Федосеев, Бухтияров, 1972; Бухтияров, 1984; и др.].

Есть некоторые популяционные особенности питания кольчатой нерпы: на северо-западе весовое соотношение эвфаузиид достигает 80%, тогда как у Восточного Сахалина, включая зал. Терпения, 57%, а в зал. Шелихова лишь 16%.

Существенную роль в питании кольчатой нерпы в зал. Шелихова играли креветки, а у Восточного Сахалина – рыбы. В феврале – апреле вес пищевого комка кольчатой нерпы колебался от 60 до 950 г, в среднем – 370 г (для 98 просмотренных желудков); в мае – июне от 40 до 560 г, в среднем 210 г (просмотрено 47 экз.); а в ноябре – декабре (просмотрено 14 экз.) – от 150 до 600 г (в среднем 350 г) [Федосеев, 1965]. Если принять во внимание, что тюлени активнее питаются ранним утром и поздно вечером [Шустов, 1969; и др.], то приведенные данные по наполнению желудков следует удвоить при пересчете на суточный рацион.

По-видимому, максимальные значения весовых характеристик наполнения желудков кольчатой нерпы в большей степени отражают суточное количество потребляемой пищи, чем их средние значения.

Насыщение акибы пищей, по-видимому, происходит очень быстро, так как степень перевариваемости заглоченных объектов часто одинакова. Нередко пища представлена только эвфаузидами (см. табл. 54), креветками, песчанкой или сельдью. Создается впечатление, что звери могут наполнить желудок буквально за несколько минут.

Сезонные изменения питания кольчатой нерпы в Охотском море изучено недостаточно, так как большая часть материала приходится на весенний ледовый период жизни. Тем не менее накопленные, хотя и не столь значительные, материалы по осеннему и раннезимнему периоду в Тауйской губе дают представление о питании кольчатой нерпы за это время.

В результате просмотра 14 желудков в ноябре – декабре нами было установлено, что основу питания составляли рыбы (навага, корюшка, сельдь, бычки) и креветки, частота встречаемости которых составляла 56–57%. Из других представителей ракообразных в небольшом количестве отмечались амфиподы и только в двух случаях эвфаузииды [Федосеев, 1965, 1967]. Данные Ю. А. Бухтиярова [1984], в сущности, подтвердили отмеченный состав компонентов питания акибы поздней осенью и в начале зимы в районе Тауйской губы. Однако позднее Ю. А. Бухтиярову удалось получить материалы из этого же района, когда из вскрытых 55 желудков животных 84% спектра питания занимали эвфаузииды.

Различия осенне-зимнего питания кольчатой нерпы в Тауйской губе, по-видимому, обусловлены естественными изменениями численности компонентов биоценоза по отдельным годам.

Фактических данных по летнему питанию кольчатой нерпы в Охотском море нет. Можно лишь отметить визуальные наблюдения за кормящимися зверями, которых приходилось наблюдать различным исследователям. Например, С. Ю. Фрейман [1936] встречал большие скопления акибы на плаву от м. Отличительный до Алдомы в августе 1929 г. По его мнению, звери питались мойвой. В этом же районе аналогичное явление отмечалось нами в сентябре 1967 г.

П. Г. Никулин [1937] наблюдал скопления акибы на плаву в районе о-вов Рейнеке и Меньшикова. При аэровизуальных наблюдениях за подходами к берегам нерестовой мойвы нам приходилось отмечать скопления по

5–7 кормящихся кольчатых нерп вдоль всего северо-западного побережья Охотского моря. С самолета хорошо было видно, как звери образовывали кольцо, постепенно как бы сжимая стаю рыб. Затем один из них врывается в центр кольца и хватал рыбу. Такие группы кормящихся нерп наблюдались от Алдомы до Охотска и далее до Еринейской губы.

В 1965 г. в июне акиба в массе питалась нерестовой сельдью. Волосяной покров у всех встреченных зверей в районе о. Большой Шантар и м. Борисова был облеплен икрой этой рыбы.

Таким образом, представленные материалы по питанию кольчатой нерпы в Охотском море свидетельствуют о том, что кроме рыбной пищи животные в большом количестве употребляли эвфаузиид. Это вполне согласуется с данными гидробиологических исследований по распределению и высокому удельному весу в биомассе планктона этой группы ракообразных в Охотском море [Журавлев, 1984; Чучукало и др., 1996]. Отметим, что гидробиологические исследования в основном базируются на материалах, полученных вне ледового периода. Поэтому обилие в ледовый период жизни эвфаузиид, составляющих значительную долю в питании кольчатой нерпы, а также имеющих существенное значение в питании других тюленей, нуждается в обсуждении (см. подробнее гл. V).

Материалы по питанию кольчатой нерпы в Беринговом море большей частью относятся к Берингову проливу и прилегающим к нему водам вдоль побережья Чукотки и Аляски [Федосеев, 1965; Frost, Lowry, 1980; и др.].

Из 151 желудка нерп из прол. Сенявина (о. Аракамчечен), просмотренных нами в период с 7 мая по 22 июня 1964 г., в 51 (33%) содержалась пища. Из ракообразных преобладали креветки (*Pandalus goniurus*, *Pandalus borealis*, *Eualus middendorfi*, *Spirontocaris* sp.), которые отмечены в 50% желудков, и амфиподы (*Themisto libellula*, *Gammarus* sp.), встреченные в 60% желудков. Эвфаузииды (*Thysanoessa inermis*) – в 20%. Наиболее часто в желудках нерп этого района встречалась сайка (75%).

Из 60 просмотренных желудков кольчатой нерпы в Чукотском море недалеко от Берингова пролива (м. Инчоун) пища обнаружена только в 21 (35%). Во всех желудках встречались гаммарусы и креветки. Из рыб отмечена навага (43%) и в двух желудках – камбала [Федосеев, 1967].

В зал. Нортон (Аляска) в пище кольчатой нерпы по весу преобладала навага (почти 99%), а в районе о. Св. Лаврентия встречались креветки (до 63%), мизиды (20%) и гиперииды (11%). В Беринговом проливе, около о. Диомид, основу питания акибы составляли креветки (44%), сайка (38%) и гаммарусы (15%) [Lowry et al., 1979; Lowry, Frost, 1981; и др.]. По данным этих же авторов, сезонная смена питания кольчатой нерпы в районе зал. Нортон отмечалась преобладанием сайки с января по апрель (81%) и наваги с мая по июль (99%). В ноябре – декабре навага в пище составляла 56%, а сайка – 28%. Во все периоды отмечались креветки (3–10%). В составе пищевого комка сеголеток и других неполовозрелых нерп преобладали ракообразные, а у взрослых – рыба [Lowry, Frost, 1981].

По данным Ю. А. Бухтиярова [1983, 1984], изучавшего питание кольчатой нерпы в Карагинском и Анадырском заливах, отмечено, что в первом районе преобладали песчанка (43%) и эвфаузииды (28%). В Анадырском заливе по частоте встречаемости также преобладала песчанка (60%), наряду с которой встречались сайка и навага. Из ракообразных в этом районе нерпа поедала *Th. raschii* (32%) и *Mysis oculata* (18%).

Весовое соотношение компонентов питания (по объединенным материалам) кольчатой нерпы в этих районах составляло, %: песчанка – 54; навага, сайка – около 3; креветки – 13,5; эвфаузииды – 13,1; мизиды – 12 [Бухтияров, 1983].

Принципиальных различий в питании кольчатой нерпы в рассмотренных районах Берингова моря и прилегающих акваториях Чукотского моря нет. Различия в частоте встречаемости и весовом соотношении компонентов питания могли быть обусловлены как величиной выборки, так и сроками сбора материалов, т. е. межгодовыми особенностями изменения состава биоценозов. Известно, что представленным в питании нерпы видам рыб свойственны резкие колебания численности [Никольский, 1974].

Таким образом, анализ материалов по питанию кольчатой нерпы показал хорошо выраженную специфику трофических взаимосвязей в отдельных популяциях, которая обусловлена разным составом биоценозов. В районах обширных пространств шельфа, где кольчатая нерпа размножается в зонах дрейфующих полей льда, основу питания составляет шельфовая эвфаузида *Thysanoessa raschii*, экология которой в длительный период ледового покрытия остается неясной. В припайных льдах бухт и заливов Берингова моря существенную роль в питании кольчатой нерпы играют сайка и навага. Креветки имеют важное значение в питании нерпы во всех районах, но состав поедаемых видов существенно различается.

В целом кольчатая нерпа как вид успешно использует в пищу как планктонные, так и некто-бентические формы ракообразных и рыб. Это дает основание считать, что пища не является главным лимитирующим фактором численности этого вида, так как широкий спектр питания позволяет в отдельные сезоны года легко переходить с одного вида пищи на другой.

IV.1.1. Сезонное изменение упитанности

Уже давно (см. обзор [McLaren, 1958]) учеными было предложено определять упитанность тюленей через индекс: отношение максимального обхвата тела к его зоологической длине, помноженной на 100. Я. Мак-Ларен [1958], применив данный индекс для кольчатой нерпы Канадского Севера, установил, что упитанность у нее снижается с марта по август, вновь восстанавливается к ноябрю и на протяжении всех зимних месяцев остается постоянной.

По нашим данным, у охотоморской кольчатой нерпы индекс упитанности в марте составляет 85–100 (в среднем 95); в апреле в среднем 90,5; в мае 69–95 (в среднем 78,5); в июне 65–89 (в среднем 70). В ноябре – декабре (и до марта) индекс упитанности кольчатой нерпы составлял 95. Толщина жирового слоя в области мечевидного отростка грудной кости в зимние месяцы составляла в среднем 5 см, а в июне – только 2,5 см. К этому времени заметно снижается и общий вес животных (табл. 55).

Таблица 55

Сезонное изменение среднего веса тела (кг) охотоморской кольчатой нерпы [Федосеев, 1967]

Период	Возраст, лет													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15–27
Март – апрель	14	19	24	27,5	31	33	36	38	40	40	42	42,5	43	45
Май – июнь	11	13	19	22	25	26	27	29	30	31	32	32	33	34

В марте, как видно из данных, приведенных в табл. 55, вес половозрелых нерп достигает 40–45 кг, а в мае – июне в среднем не превышает 30–34 кг.

У берингоморской кольчатой нерпы индекс упитанности в мае составляет 75–98 (в среднем 90), т. е. такой же, как у охотоморской нерпы в апреле. В июне индекс упитанности берингоморской нерпы снижается до 85.

Согласно приведенным данным, изменение веса тела в северных широтах Берингова моря происходит позднее, что согласуется со сроками линьки, которая там смещается примерно на месяц.

IV.2. Питание крылатки

Фрагментарные заметки по питанию крылатки имеются в работах ряда исследователей [Фрейман, 1936; Никулин, 1937; Наумов, 1941; Пихарев, 1941; и др.]. Специальные работы, посвященные питанию крылатки [Арсеньев, 1941; Шустов, 1965; Федосеев, Бухтияров, 1972; Бухтияров, 1978, 1984, 1986; Lowry et al., 1979; Frost, Lowry, 1980; и др.], позволяют отметить некоторые популяционные особенности питания в весенний период.

Качественный состав пищи крылатки в Охотском море показан в табл. 56.

Таблица 56

Весовое соотношение (%) основных объектов питания крылатки в Охотском море [Арсеньев, 1941; Федосеев, 1975; Бухтияров, 1978, 1986, 1990]

Вид	Северо-запад	Зал. Терпения	Охотское море в целом
Минтай	75	17	67
Навага	–	25	6,5
Прочие рыбы	4,4	17	9,0
Cephalopoda	18,6	12	15,0
Decapoda	1,0	28	2,0
Прочие	1,0	1,0	0,5

Основу питания крылатки здесь составляют минтай и головоногие моллюски (кальмар), а также десятиногие ракообразные.

На юге Охотского моря (в зал. Терпения) видовой состав компонентов питания крылатки более разнообразный по сравнению с северной частью моря. Различия в питании крылатки в этих районах прослеживаются главным образом по весовому соотношению основных объектов питания.

Представленные в табл. 56 данные показывают, что рыба составляет основу рациона питания этого вида. При этом на севере Охотского моря преобладает минтай, а на юге – навага и десятиногие раки (креветки). В отдельные годы существенную роль в питании крылатки играют головоногие (кальмары, осьминоги), что было отмечено В. А. Арсеньевым [1941] в северо-западной части Охотского моря.

Оценивая количество потребляемой пищи, этот автор отмечает, что крылатка может проглотить 3–4 особи минтая и более 20 головоногих моллюсков. Анализ дневного рациона более подробно представлен ниже.

Материалы по питанию крылатки в Беринговом море, полученные на основе исследований А. П. Шустова [1965, 1967] и Ю. А. Бухтиярова [1978, 1986],

а также американских исследователей [Lowry et al., 1979; Frost, Lowry, 1980], как и в Охотском море, отражают питание этого тюленя в весенний период (табл. 57).

Таблица 57

Состав компонентов питания крылатки [Шустов, 1965, 1967; Бухтияров, 1978, 1986; Lowry et al, 1979; Frost, Lowry, 1980]

Объект питания	Берингово море	Охотское море	Объект питания	Берингово море	Охотское море
<i>Stylomysis grandis</i>	+	–	<i>Gonatus</i> sp.	–	+
<i>Themisto</i> sp.	+	–	Рыбы (вид неизвестен)	+	+
Amphipoda	+	–	<i>Theragra halcogramma</i>	+	+
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	+	<i>Boreogadus saida</i>	+	–
Decapoda	+	+	<i>Eleginus gracilis</i>	+	+
<i>Pandalus hypsinotus</i>	+	–	<i>Clupea harengus</i>	+	–
<i>Pandalus goniurus</i>	+	+	<i>Mallotus villosus</i>	+	+
<i>Pandalus borealis</i>	+	–	<i>Ammodytes hexapterus</i>	+	+
<i>Pandalopsis</i> sp.	+	–	<i>Osmerus eperlanus</i>	+	+
<i>Eualus gaimardi</i>	+	–	Pleuronectidae	+	+
<i>Spirontocaris murdochi</i>	+	–	<i>Lumpenus medius</i>	+	–
<i>Lebbeus</i> sp.	+	–	<i>Lumpenus</i> sp.	+	–
<i>Chionoecetes opilio</i>	+	–	Cottidae	+	–
<i>Crangon dalli</i>	–	+	Agonidae	+	–
<i>Hyas coarctatus</i>	–	+	Cyclopteridae	+	–
Bivalvia	+	–	<i>Salvelinus</i> sp.	+	–
Gastropoda	+	–	<i>Lycodes</i> sp.	+	–
<i>Buccinum</i> sp.	+	–	<i>Liparis</i> sp.	+	–
Cephalopoda	+	–	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	–	+
<i>Octopus</i> sp.	+	+			

Согласно данным табл. 57, общее число потребляемых объектов питания составляет 35 видов. Однако по разным районам и годам доля отдельных видов меняется. Так, по данным А. П. Шустова [1965, 1967], наиболее часто в желудках крылатки отмечались ракообразные: креветки, равноногие раки, бокоплавы и мизиды. На втором месте по частоте встречаемости – различные рыбы, и на третьем – головоногие моллюски. Примечательно, что минтай, составляющий основу питания крылатки в Охотском море, в Беринговом море отмечался А. П. Шустовым крайне редко. В то же время, по материалам американских исследователей, в восточной части моря минтай составлял 50% рациона крылатки [Frost, Lowry, 1980].

Исследования, проведенные Ю. А. Бухтияровым [1983], показали, что в Карагинском заливе в пище крылатки из рыб преобладал минтай, а в Анадырском заливе – осьминоги.

Отмеченные различия в питании крылатки по отдельным районам Берингова моря отчасти могут быть обусловлены тем, что меняется ледовая обстановка по отдельным годам. В связи с этим крылатка может находиться в разных биоценологических условиях, т. е. сочетания «лед – пища» могут существенно меняться. В пище взрослых тюленей преобладали минтай и головоногие моллюски.

Это важно учитывать, поскольку, как отмечалось ранее, в Беринговом море залежки данного тюленя приурочены к зоне прикромочных льдов, где гидрологическая ситуация по годам резко меняется.

Всеми упомянутыми выше исследователями отмечалась возрастная изменчивость питания крылатки. Щенки при переходе на самостоятельное питание используют эвфаузиид или декапод, а данных о питании крылатки вне ледового периода жизни нет. Можно лишь отметить, что в Беринговом море американские наблюдатели из Северо-Западного рыболовного центра (Сизтл) отметили попадание 18 крылаток в тралы при лове минтая (личное сообщение г-на Переса). То же самое отмечал в Охотском море В. И. Волохов (личное сообщение).

Показатели по изменению упитанности крылатки (по промерам толщины жирового слоя в области мечевидного отростка) снижаются с 5,5 см в марте до 2,5 см в июне [Шустов, 1967].

IV.3. Питание ларги

У жителей прибрежных районов северной части Тихого океана, особенно у рыбаков, укоренилось понятие о ларге как о хищнике, уничтожающем лососей и других рыб. Такое мнение в определенной мере поддерживалось рядом исследователей [Лунь, 1936; Фрейман, 1936; Наумов, 1941; Тихомиров, 1961; и др.]. Безусловно, ларга питается лососями, заходя в ряде случаев далеко в реки, тем не менее фактических данных о количестве поедаемых ею рыб лососевых пород мало. Исключение составляют лишь косвенные данные, касающиеся определения процента рыб, травмированных ларгой [Чугунков и др., 1984], и проведенные специальные работы по летнему питанию этого тюленя [Бухтияров, 1984; Махнырь, Перлов, 1988; Базаркин, Бурканов, 1990; Бурканов и др., 1991]. Наиболее полно изучено питание ларги, как и других тюленей, в период весеннего промысла на ценных и линных залежках [Панина, 1966; Гольцев, 1971; Федосеев, Бухтияров, 1972; Бухтияров, 1978, 1984, 1986, 1990]. Обобщенные данные по этим и другим работам по питанию ларги представлены в табл. 58.

Из общего количества просмотренных всеми исследователями желудков ларги в Беринговом море пища была обнаружена в 251 желудке, в Охотском – в 359, а в Японском – в 40.

Несмотря на различия исследованного материала, состав компонентов питания ларги во всех районах обнаруживает сходство. Оно проявляется в использовании таких массовых видов рыб, как минтай, навага и лососи, а из ракообразных – представителей десятиногих раков (видовой состав последних заметно отличался по районам).

Анализ литературного материала по отдельным районам Дальнего Востока дает более детальную картину питания ларги. Например, в Японском море (в зал. Петра Великого) основу питания составляли некрупные рыбы, в основном навага [Косыгин, Тихомиров, 1970; Гольцев, 1971].

В Татарском проливе в пище ларги преобладали минтай (85%) и головоногие моллюски (37%). Ракообразные были встречены в 3–7% исследованных желудков. В южной части Охотского моря, в зал. Терпения, по данным Инукая [1942], основу питания ларги составляли сельдь (более 70%) и ракообразные (36%). По данным А. М. Николаева и В. А. Скалкина [1975], здесь отмечались преимущественно представители ракообразных и головоногих. Рыбы были встречены всего в 14% желудков. Питание преимущественно головоногими моллюсками курильской ларги отмечалось Г. К. Паниной [1966].

Таблица 58

Компоненты питания ларги

Объект питания	Берингово море	Охотское море	Японское море
Spongia	–	+	–
<i>Thysanoessa raschii</i>	–	+	–
<i>Thysanoessa longipes</i>	–	+	–
<i>Thysanoessa</i> sp.	+	+	–
Isopoda			+
<i>Rocinela belliceps</i>	–	–	+
Idoteidae	–	–	+
Decapoda	+	+	+
<i>Pandalus goniurus</i>	–	+	–
<i>Pandalopsis multidentatus</i>	–	–	+
<i>Pandalus borealis</i>	–	–	+
<i>Pandalus</i> sp.	+	–	+
<i>Pandalopsis lamelligera</i>	+	–	–
<i>Sclerocrangon boreas</i>	+	–	–
<i>Sclerocrangon intermedia</i>	+	–	–
<i>Sclerocrangon salebrosa</i>	+	–	–
<i>Sclerocrangon</i> sp.	+	+	–
<i>Nectocrangon lar lar</i>	+	–	–
<i>Nectocrangon crassa</i>	+	–	–
<i>Crangon</i> sp.	+	–	–
Hippolytidae	+	+	–
<i>Lebbeus groenlandica</i>	+	+	–
<i>Hyas coarctatus</i>	+	+	–
<i>Pagurus</i> sp.	+	+	–
Bivalvia	+	+	–
<i>Natica clausa</i>	–	+	–
<i>Octopus</i> sp.	–	+	+
<i>Gonatus</i> sp.	–	+	+
Рыбы	+	+	–
<i>Eleginus gracilis</i>	+	+	+
<i>Theragra chalcogramma</i>	+	+	+
<i>Mallotus villosus</i>	+	+	–
<i>Ammodytes hexapterus</i>	+	+	+
<i>Clupea harengus</i>	+	+	–
Cottidae	–	+	–
<i>Boreogadus saida</i>	+	–	–
<i>Pleurogrammus monoptyerygius</i>	+	–	–
<i>Sebastolobus</i> sp.	–	+	–
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	+	–	–
<i>Liopsetta</i> sp.	+	–	+
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	+	+	–
<i>O. kisutsch</i>	–	+	–
<i>O. nerka</i>	+	+	–

По данным Ю. А. Бухтиярова [1990], спектр питания ларги в зал. Терпения включает 24 вида. В отличие от других районов Охотского моря, из рыб основу питания здесь составляли песчанка и навага, как по частоте встречаемости, так и по весу (48%). В целом соотношение основных компонентов питания ларги в южной части моря составило, %: рыбы – 81, креветки – 11, головоногие моллюски – около 7.

Наши материалы по питанию ларги, полученные в двух научно-исследовательских рейсах в 1970–1971 гг. и в последующем на промысловых судах в северной части Охотского моря (Ю. А. Бухтияров), показали, что пища ларги в весенний период состояла из 27 видов ракообразных, моллюсков и рыб. Основу питания составлял минтай (67% желудков, до 3,5–4 кг в одном желудке). Среди других рыб здесь встречались навага, песчанка, сельдь (20–25%). Ракообразных в желудках взрослых ларг встречалось не более 5–7%, а головоногих – 8–9%. Щенки ларги, перешедшие на самостоятельное питание, поедали эвфаузиид [Федосеев, Бухтияров, 1972; Попов, Бухтияров, 1975; Бухтияров, 1978; и др.].

Обобщение данных разных авторов по питанию ларги в отдельные сезоны года и по разным районам Охотского моря показывает, что в весенний период в северной части моря основу питания составляет минтай, а на юге и у Восточного Сахалина увеличивается доля таких рыб, как песчанка, мойва и навага (табл. 59).

Таблица 59

Весовое соотношение (%) основных компонентов питания ларги
 [Федосеев, Бухтияров, 1972; Николаев, Скалкин, 1975;
 Бухтияров, 1978, 1983; Lowry et al., 1979; Lowry, Frost, 1981]

Объект питания	Охотское море		Берингово море
	северная часть	Восточный Сахалин, зал. Терпения	
<i>Theragra chalcogramma</i>	61	27	24
<i>Mallotus villosus</i>	–	15	5
<i>Ammodytes hexapterus</i>	–	23	11
<i>Eleginus gracilis</i>	7	11	–
<i>Boreogadus saida</i>	–	–	23
Прочие рыбы	14	9	14
Cephalopoda	10	3	7
Decapoda	8	12	16

Несколько неожиданными были результаты исследования питания ларги в летнее время, полученные Ю. А. Бухтияровым [1984]. Обследовав содержимое 37 желудков из Тауйской губы, он не обнаружил горбуши, хотя в это время был рунный ход этой рыбы. В течение лета и осени в пище ларги преобладала навага и мойва, а в октябре несколько возросла доля ракообразных (до 13,3%). Иная картина наблюдалась на западном побережье Камчатки (р. Большая). Здесь в летне-осенний период 1988–1990 гг. в желудках половозрелых ларг в 67–83% обнаружена горбуша, а после окончания ее хода – кижуч (70–99%). В 1989 г., когда был слабый ход горбуши и кижуча, по биомассе преобладала мальма (*Salvelinus malma*) [Бурканов, 1990; Бурканов и др., 1991]. Возможно, что эти расхождения в данных по питанию ларги в одном и том же районе и сезоне обусловлены методами сбора материала, поскольку Ю. А. Бухтияров осматривал только желудки животных, а В. Н. Бурканов – весь кишечник.

Отметим, что, по данным В. Н. Бурканова [1990], сеголетки ларги питались молодой наваги, песчанкой и волосозубом.

В прибрежных водах Сахалина во время хода горбуши ларга потребляла, по расчетам А. И. Махнырь и А. С. Перлова [1988], до 9,1 тыс. ц (3% от общего количества нерестующих особей) горбуши в нечетные годы.

Исследования питания ларги в Беринговом море И. И. Барабаш-Никифорова [1936] показали, что в районе Командорских островов этот тюлень зимой и весной поедает головоногих моллюсков, крабов и других гидробионтов (*Echiuroidea*, *Priapulida*, *Sipunculoidea*). С. В. Мараков [1967] дополнил этот перечень лососевыми (*Salmonidae*), терпуговыми (*Hexagrammidae*) и пинагоровыми (*Cyclopteridae*) рыбами.

Ранние работы американских исследователей (см. обзор [Виноградов, 1949]) показали, что на западном побережье Америки (47° с. ш.) ларга питается (проанализировано 100 желудков) мелкими камбалами, минтаем, треской, бычками и в небольшом количестве моллюсками и ракообразными. Не исключено, что указанные данные относятся к островной форме этого вида – *Richardii* [Чапский, 1967].

Исследования В. Н. Гольцева [1971] по берингоморской ларге в Карагинском и Анадырском заливах дают достаточно полную картину по весеннему периоду. По его данным, основу питания щенков, переходящих на самостоятельное питание после молочного кормления самкой, составляют три вида мелких равноногих раков, а в возрасте 7–8 недель в их рационе появляются десятиногие раки, навага и камбалы. В пище созревающих и половозрелых животных преобладали рыбы (навага, сайка, песчанка), на втором месте – осьминоги. Десятиногие раки составляли от 22 до 31%. Максимальный вес в одном желудке тех или иных объектов питания составлял, г: осьминоги – 286; углохвостый чилим (*Pandalus goniurus*) – 410; сайка – 308; морские лисички (*Agonidae*), люмпенусы (*Lumpenidae*), песчанка – по 100–120 [Гольцев, 1971].

Ю. А. Бухтияров, изучавший питание ларги в Беринговом море, обнаружил среди ее объектов питания 29 видов. У сеголеток ларги, в дополнение к отмеченным выше видам рачков, добавились мелкие креветки *Hippolytidae* и молодь креветок семейств *Pandalidae* и *Scudonidae*. В рационе взрослых особей существенную роль играли крабы и креветки, а из рыб – сельдь и песчанка [Бухтияров, 1978].

В восточной части Берингова моря в районах, тяготеющих к зал. Нортон и Берингову проливу, в рационе ларги преобладали сайка и мойва, а в юго-восточной части – мойва, сельдь и минтай [Lowry et al., 1979; Lowry, Frost 1981].

Более поздние исследования Ю. А. Бухтиярова показали различия в питании ларги Карагинского и Анадырского заливов. В первом районе из рыб преобладали минтай и песчанка, а во втором – сайка, камбалы и бычки. При этом общий состав компонентов питания был сходный и включал 32 вида [Бухтияров, 1986].

Таким образом, представленная картина питания этого тюленя по отдельным регионам дает основание заключить, что основу питания ларги в зимний и весенний периоды составляли массовые виды рыб: минтай, сайка, навага, мойва, песчанка. Летом в рационе этого тюленя значительную роль играли лососи. Немаловажное значение в питании ларги после рыб имели десятиногие раки, а также головоногие моллюски. Для неполовозрелых животных, переходящих на внешнее питание после молочного кормления, основную долю составляли: в Охотском море – эвфаузииды, а в Беринговом – мелкие креветки и равноногие ракообразные.

IV.4. Питание лахтака

Пищу лахтак добывает со дна и в придонных слоях воды, поэтому основные компоненты питания этого тюленя относятся к бентическим или некто-бентическим организмам.

Уже первые работы по изучению питания лахтака дают довольно подробную характеристику состава компонентов питания по весеннему периоду [Никулин, 1937; Наумов, 1941; Пихарев, 1941]. По данным этих авторов, основу питания лахтака в западной части Охотского моря составляли крабы, кольчатые черви (*Echiuroidea*), креветки, брюхоногие и двустворчатые моллюски. При этом С. П. Наумов отмечает смену питания лахтака по месяцам: в июне в Сахалинском заливе преобладали креветки *Sclerocrangon* sp. и крабы *Chionoecetes* sp., в июле – мизиды (*Neomysis mirabilis*). В октябре к перечисленным видам добавились двустворчатые моллюски, асцидии и раки-отшельники (*Paguridae* sp.).

В Татарском проливе, по данным Ю. А. Салмина (по [Гептнер и др., 1976]), в мае лахтаки питались в основном креветками *Sclerocrangon* sp. и бокоплавами (*Gammaridae*).

Более обстоятельные данные о питании лахтака приводит по району Шантарских островов и Сахалинскому заливу Г. А. Пихарев [1941], обнаруживший около 70 видов. Основными объектами питания (по частоте встречаемости) были, %: краб-паук – 75, *Echiuridae* – 39, головоногие моллюски – 29, разные группы креветок – 33, голотурии – 20, брюхоногие – 26 и двустворчатые моллюски – 20.

По данным А. М. Николаева и В. А. Скалкина [1975], основой пищи лахтака в зал. Терпения были краб-паук и краб-стригун, а Инукай Цумото [1942] отмечал наличие креветок и камчатского краба.

Последующие исследования питания лахтака в Охотском море позволили дополнить эти сведения по другим районам, включая Тауйскую губу и зал. Шелихова [Федосеев, Бухтияров, 1972; Бухтияров, 1983, 1984, 1986, 1990]. В Тауйском районе в пище лахтака преобладали креветки (83%), а двустворчатые моллюски встречались не более чем в 10% желудков. Встречаемость осьминогов и рыб не превышала 3%. В зал. Шелихова, кроме креветок, существенную роль в питании играл краб-паук. В целом в питании лахтака доля представителей десятиногих ракообразных составляла (по весу) не более 95%.

Последние исследования питания лахтака в водах Восточного Сахалина, включая зал. Терпения и районы Шантарских островов и Сахалинского залива, существенных изменений в уже описанную картину не внесли. Как и в прежние годы, у Шантарских островов в рационе лахтака преобладали крабы (80%), в Сахалинском заливе было больше брюхоногих и двустворчатых моллюсков, хотя доля креветок и крабов-пауков была существенной (более 30%). В более южных районах, в частности, в зал. Терпения наряду с десятиногими раками в питании лахтака заметную роль играли рыбы (навага, песчанка, воллосозуб), достигая по частоте встречаемости 40% и более. Как и в других районах, здесь присутствовали двустворчатые и брюхоногие моллюски (более 20%).

По данным Ю. А. Бухтиярова [1984], в Тауйской губе в июле – сентябре из 19 поедаемых лахтаком видов основу рациона как по частоте встречаемости, так и по массе составляли десятиногие ракообразные (*Telmessus cheiragonus*, *Crangon septemspinosa*), живущие на мелководьях, а также двустворчатые моллюски. В октябре – декабре лахтаки уходят с лежбищ и питаются в более мористой части Тауйской губы, где число кормовых объектов

увеличивается до 35. Основу питания в это время составляют краб-паук и креветки (*Nectocrangon lar lar*), которые летом встречаются редко. В целом в летне-осенний период в районе Тауйской губы соотношение основных компонентов питания лахтака (по весу) составляло, %: десятиногие ракообразные – 63, двустворчатые моллюски – 27, рыба – 8, морские черви (Annelides) – 2 [Бухтияров, 1984].

Питание беринговоморского лахтака подробно (просмотрено 565 желудков) изучено Г. М. Косыгиным [1966, 1971] в марте – июле 1963–1965 гг. в восточной части моря (вокруг о-вов Нунивак, Св. Матвея и Св. Лаврентия) и в Анадырском заливе. Он установил, что, несмотря на большое разнообразие компонентов питания (более 60 видов), основу пищи как по встречаемости, так и по биомассе составляют три вида: краб *Chionoecetes opilio*, креветка *Nectocrangon lar lar* и морской червь *Priapulius caudatus*. В ряде случаев Г. М. Косыгин отмечал в желудках лахтака мойву (до 400 экз. особой общим весом 2,8 кг в одном желудке) и пятнистых люмпенусов (до 132 экз. в желудке).

Исследования питания лахтака, проводившиеся эскимосами Аляски, показали, что основную пищу этого тюленя составляли крабы (*Chionoecetes opilio*, *Hyas coarctatus*), креветки (*Sclerocrangon*, *Crangon*, *Pandalus*, *Argis*), двустворчатый моллюск *Serripes groenlandicus*, а из рыб – сайка, навага, ликоды, бычки и камбалы [Kenyon, 1972; Burns, 1967; Burns et al., 1984; Lowry et al., 1979, 1980; Lowry, Frost, 1981].

Л. Лаури с соавторами [Lowry et al., 1980] отмечали, что весовая доля основных компонентов питания лахтака в весенне-летний период (май – сентябрь) составляла, %: двустворчатых моллюсков – 28; крабов – 23, креветок – 20 и рыбной пищи – 16. В осенне-зимний период (с октября по апрель) преобладали, %: креветки – 55 и крабы – 37, рыбы и двустворчатые моллюски составляли 1–5%. При этом в рационе молодых животных преобладали десятиногие ракообразные. Отмечено также, что самцы в большей степени, чем самки, потребляли двустворчатых моллюсков.

Ю. А. Бухтияров [1983, 1986] в весенний период обнаружил 15 видов компонентов питания лахтака в Карагинском заливе и 31 вид – в Анадырском заливе. В Карагинском заливе крабы (*Hyas coarctatus*) и креветки (*Sclerocrangon* sp.) по весу составляли около 52, рыбы (преимущественно песчанка) – около 40, а двустворчатые моллюски – до 9%. В Анадырском заливе в питании лахтака преобладали крабы (*Chionoecetes opilio*, *Hyas coarctatus*), а из креветок – углохвостый чилим (*Pandalus goniurus*). Доля (по весу) всех ракообразных составила здесь 85, моллюсков – до 12, рыб – до 3%.

Обобщая приведенные данные, можно отметить, что спектр питания лахтака включает более 130 видов (табл. 60). Это, несомненно, отражает приспособленность лахтака к питанию придонной и донной фауной в широком спектре глубин. В то же время ясно, что основу питания лахтака составляет ограниченный круг видов крабов, креветок, моллюсков и рыб. По всей вероятности, это обусловлено широким распространением этих видов и плотными их скоплениями.

IV. 5. Энергетические потребности, суточный рацион и годовое потребление пищи

Изучение суточного рациона и годового потребления пищи тюленями имеет важное практическое значение в оценке их роли в экосистеме северной части Тихого океана, особенно на шельфе морей, где эти животные проводят большую часть жизни.

Компоненты питания лахтака (по данным разных авторов)

Объект питания	Охотское море	Берингово море	Объект питания	Охотское море	Берингово море
<i>Polychaeta</i>	+	+	<i>Eualus gaimardi</i>		
<i>Echiurus echiurus</i>	+	+	<i>belcheri</i>	-	+
<i>Priapulid caudatus</i>	-	+	<i>Eualus macilentus</i>	-	+
<i>Eunoe</i> sp.	-	+	<i>Eualus</i> sp.	-	+
<i>Nephtys</i> sp.	-	+	<i>Lebbeus</i> sp.	+	+
<i>Nereis</i> sp.	-	+	<i>Lebbeus brevipes</i>	+	-
<i>Pectinaria hyperborea</i>	-	+	<i>Lebbeus fasciatus</i>	+	-
<i>Spongia</i>	+	+	<i>Spirontocaris arcuata</i>	+	+
<i>Hymeniacidon assimilis</i>	+	+	<i>Spirontocaris makarovi</i>	+	-
<i>Phakellia</i> sp.	+	-	<i>Spirontocaris murdochi</i>	+	-
<i>Balanus</i> sp.	+	-	<i>Spirontocaris prionota</i>	+	-
<i>Euphausiacea</i>	+	-	<i>Crangon septemspinosa</i>	+	-
<i>Mysidocera entomon</i>	+	-	<i>Crangon dalli</i>	+	-
<i>Amphipoda</i>	+	+	<i>Hyas coarctatus</i>	+	+
<i>Ampelisca eschrichtii</i>	+	-	<i>Chionoecetes opilio</i>	+	+
<i>Anonyx nugax</i>	-	+	<i>Chionoecetes</i> sp.	-	+
<i>Anonyx multiareolatus</i>	-	+	<i>Erimacrus isenbeckii</i>	-	+
<i>Nototropis</i> sp.	-	+	<i>Telmessus cheiragonus</i>	+	+
<i>Stegocephalus</i> sp.	-	+	<i>Paralithodes brevipes</i>	-	+
<i>Synidocera bicuspidata</i>	-	+	<i>Paralithodes</i> sp.	-	+
<i>Synidocera</i> sp.	-	+	<i>Pagurus splendescens</i>	+	+
<i>Saduria antomon</i>	-	+	<i>Pagurus rathbuni</i>	-	+
<i>Mysidacea</i>	-	+	<i>Pagurus undosum</i>	-	+
<i>Decapoda</i>	+	+	<i>Pagurus</i> sp.	+	+
<i>Pandalus goniurus</i>	+	+	<i>Bivalvia</i>	+	+
<i>Pandalus hypsinotus</i>	+	+	<i>Clinocardium ciliatum</i>	-	+
<i>Sclerocrangon boreas</i>	+	+	<i>Serripes groenlandica</i>	+	+
<i>Sclerocrangon intermedia</i>	+	+	<i>Serripes</i> sp.	-	+
<i>Sclerocrangon</i> sp.	+	+	<i>Spisula</i> sp.	-	+
<i>Sclerocrangon salebrosa</i>	+	-	<i>Yoldia hyperborea</i>	+	+
<i>Sclerocrangon communis</i>	+	-	<i>Yoldia</i> sp.	-	+
<i>Nectocrangon crassa</i>	+	+	<i>Mya truncata</i>	+	-
<i>Nectocrangon lar lar</i>	+	+			
<i>Crangon</i> sp.	+	+			
<i>Pandalopsis lamelligera</i>	+	+			
<i>Hippolytidae</i>	+	+			
<i>Spirontocaris</i> sp.	+	+			
<i>Lebbeus groenlandica</i>	-	+			

Объект питания	Охотское море	Берингово море	Объект питания	Охотское море	Берингово море
<i>Nuculena pernula</i>	–	+	<i>Hypomessus</i>		
<i>Cardium</i> sp.	+	–	<i>olidus</i>	+	+
<i>Nucula</i> sp.	–	+	<i>Coryphuenoides</i>		
Gastropoda	+	+	<i>cinerius</i>	–	+
<i>Buccinum</i> sp.	+	+	<i>Eumicrotremus</i>		
<i>Neptunea</i> sp.	+	+	<i>orbis</i>	–	+
<i>Natica</i> sp.	+	+	<i>Mallotus</i>		
<i>Polynices pallidus</i>	–	+	<i>villosus</i>	–	+
<i>Sertularia abietina</i>	+	–	<i>Pleuronectidae</i>		
<i>Heliclonia rossia</i>	+	–	gen. sp.	+	+
<i>Priapulius caudatus</i>	+	–	<i>Lepidopsetta</i>		
<i>Octopus</i> sp.	+	+	<i>bilineata</i>	+	+
<i>Ascidia</i> sp.	+	+	Cottidae	–	+
<i>Pogonophora</i>	–	+	<i>Leptoclinus</i>		
Pisces (undet.)	+	+	<i>maculatus</i>	–	+
<i>Ammodytes</i>			<i>Lycodes polaris</i>	–	+
<i>hexapterus</i>	+	+	Scorpaenidae	–	+
<i>Boreogadus saida</i>	–	+	<i>Stichaeus</i> sp.	–	+
<i>Eleginus gracilis</i>	+	+	<i>Arctocopus</i>		
<i>Theragra</i>			<i>japonicus</i>	+	–
<i>halcogramma</i>	+	+	<i>Agonus</i> sp.	+	–

Сложность изложения этого вопроса состоит в том, что питание тюленей изучалось преимущественно в весенний период и нет достаточных данных по годовому циклу питания.

В литературе, по разным оценкам, суточное потребление пищи различными видами ластоногих оценивается в широких пределах от 5 до 24% от веса тела [Scheffer, 1958; Чугунков, 1970; Пастухов, 1969; Панина, 1970; Наумов, Чекунова, 1980; Гришина и др., 1982; и др.].

Большая работа в изучении потребности в кормах у тюленей Охотского и Берингова морей выполнена Ю. А. Бухтияровым [1986а, в, д], а их роль как потребителей оценивалась Е. И. Соболевским [1983а, б, 1984]. Самые полные и более обоснованные расчеты, по нашему мнению, сделаны Ю. А. Бухтияровым.

На основе многолетних данных, накопленных лабораторией по изучению морских млекопитающих Магаданского отделения ТИНРО, представилась возможность по весовому соотношению основных компонентов питания и методике расчета энергетических затрат [Наумов, Чекунова, 1980] определить суточные рационы для отдельных видов (табл. 61).

Данные табл. 61 показывают существенные отличия рационов питания одного и того же вида в Охотском и Беринговом морях. Так, у кольчатой нерпы Охотского моря основная доля приходится на эвфаузиид (преимущественно *Thysanoessa raschii*), а в Беринговом море – на долю рыб. В последнем районе нам кажется спорной роль отдельных видов рыб, в частности сайки, доля которой занижена. Однако суть различий от этого, в принципе, не меняется.

Репродуктивные экотипы (см. гл. I) кольчатой нерпы дрейфующих льдов в Охотском море обеспечиваются планктонными рачками, а нерпы, размножающиеся на припайных льдах Берингова моря, – за счет рыб. Разный уровень

трофической связи хорошо согласуется с численностью тюленей: в Охотском море кольчатая нерпа – высокочисленный преобладающий вид, а в Беринговом море она малочисленна.

Таблица 61

Суточные рационы питания (кг) тюленей Охотского (1) и Берингова (2) морей в весенний период [Бухтияров, 1986]

Объект питания	Кольчатая нерпа		Ларга		Крылатка		Лахтак	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Mysidacea	–	0,63	–	–	–	–	–	–
Euphausiacea	2,94	0,47	–	–	–	–	–	–
Decapoda	0,12	0,57	0,42	0,9	1,06	–	10,9	12,7
Bivalvia	0,05	–	–	–	–	–	2,4	1,7
Gastropoda	0,05	–	–	–	–	–	0,95	–
Cephalopoda	–	–	0,34	0,77	0,43	5,70	0,1	–
Рыбы (вид не определен)	0,25	0,1	2,04	2,7	0,96	1,2	1,8	5,8
Минтай	–	–	4,2	2,17	7,4	1,1	–	–
Навага	–	0,18	0,7	–	0,88	0,36	–	–
Сайка	–	0,16	–	1,42	–	–	–	–
Сельдь	–	–	0,08	0,14	–	–	–	–
Камбалы	–	–	–	0,15	–	0,1	–	–
Песчанка	–	1,7	0,95	0,82	–	–	–	–
Мойва	–	–	0,57	–	–	–	–	–
Всего	3,41	3,81	9,3	9,07	10,73	8,46	16,15	20,2

Расчетные энергетические потребности тюленей показаны в табл. 62.

В суточном рационе ларги и крылатки существенные различия выражены в доле потребления минтая (его доля выше в несколько раз в Охотском море). Это хорошо согласуется с широким распределением и высокой численностью минтая в данном районе по сравнению с Беринговым морем [Шунтов и др., 1993]. При этом в Беринговом море основные концентрации минтая не совпадают с распределением крылатки и ларги во льдах: в Охотском море минтай постоянно встречается во льдах (о чем свидетельствуют данные о питании тюленей), в то время как в Беринговом море эта рыба обитает за границей ледовых массивов.

В суточном рационе лахтака существенных различий в Охотском и Беринговом морях не отмечено (основу питания составляют десятиногие ракообразные), хотя в последнем районе рыбы представлены в большем количестве.

По отношению к весу тела суточные рационы питания у различных видов составили, %: кольчатая нерпа – 12,5; ларга – 14,5; крылатка (охотоморская) – 16 и 12,6 (берингоморская); лахтак – 10,3 [Бухтияров, 1986]. Расчет суточных рационов может быть несколько завышен, поскольку производился с учетом энергетических потребностей и калорийности пищи (см. табл. 57), но без учета данных по суточной активности тюленей.

**Энергетические потребности (ккал/сут) тюленей Охотского
и Берингова морей [Бухтияров, 1986в]**

Вид	Общая для одной особи	На единицу веса, ккал/кг	На единицу площади, ккал/м ²
Охотское море			
Кольчатая нерпа	4866	178,2	5347,3
Ларга	9349	146,5	5843,1
Крылатка	10082	150,2	6721,3
Лахтак	20006	129,0	6919,3
Берингово море			
Кольчатая нерпа	5257	178,2	5714,1
Ларга	9341	146,6	5838,1
Крылатка	10082	150,2	6721,3
Лахтак	21416	109,3	6377,8

В конечном итоге, представленные данные по суточным рационам послужили основанием для определения годового потребления пищи ледовыми формами тюленей в исследуемых районах (табл. 63).

В сводных данных, приведенных в табл. 63, не учтены возрастные особенности питания. В частности, на первом году жизни все тюлени, за исключением лахтака, питаются эвфаузидами. Однако их потребление не отражено по ларге и крылатке, поскольку фактических проб было очень мало. Существенное влияние на сводные данные оказало также то, что компоненты питания определены преимущественно по весеннему периоду, а не по годичному циклу питания. Все это, безусловно, повлияло на качество расчетов (см. также табл. 59). Поэтому представленные материалы отражают лишь в первом приближении количественные трофические взаимосвязи отдельных видов и их региональные различия.

В экосистемах Охотского и Берингова морей тюлени венчают трофическую пирамиду и, в отличие от большинства китообразных, обитают здесь в течение всего года. Принимая это во внимание, представленные данные о годовом потреблении пищи тюленями важны для оценки общей продуктивности морских экосистем в зоне шельфа и должны учитываться при разработке стратегии управления и охраны биоресурсов. Это особенно важно учитывать при использовании промысловых видов рыб и других нерыбных объектов промысла. В качестве наглядного примера сопоставим данные по минтаю как одному из основных объектов рыболовства.

В Охотском море вылов минтая в 1980-е гг. в среднем ежегодно составлял 1,8 млн т [Шунтов и др., 1997]. Годовое потребление минтая всеми тюленями составило здесь около 1,4 млн т, т. е. почти равнялось вылову. Данный факт свидетельствует о необходимости комплексного подхода в регулировании использования биоресурсов моря. В связи с этим организация мониторинговых исследований состояния природных ресурсов морских биоценозов будет неэффективной без учета состояния популяций тюленей, которые являются не

**Годовое потребление (тысяч тонн) пищи ледовыми формами тюленей
Охотского (1) и Берингова (2) морей**

Объект питания	Кольчатая нерпа		Ларга		Крылатка		Лахтак		Все виды	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Mysidacea	–	39,1	–	–	–	–	–	–	–	39,1
Euphausiacea	783,3	29,3	–	–	–	–	–	–	783,3	29,3
Decapoda	31,4	35,4	30,6	45,9	154,8	–	800	1159	1016,8	1240,3
Bivalvia	13,1	–	–	–	–	–	175,2	155	188,3	155
Gastropoda	13,1	–	–	–	–	–	69,4	–	82,5	–
Cephalopoda	–	–	24,8	39,3	62,8	295,4	7,2	–	94,8	334,7
Рыбы (вид не определен)	66,4	6,1	149,0	138,0	140,0	61,3	131,4	530,0	486,8	735,4
Минтай	–	–	306,0	111,0	1080,0	56,1	–	–	1386,0	167,1
Навага	–	11,2	51,0	–	128,4	18,4	–	–	179,4	29,6
Сайка	–	9,9	–	72,5	–	–	–	–	–	82,4
Сельдь	–	–	5,8	7,1	–	–	–	–	5,8	7,1
Камбалы	–	–	–	7,7	–	5,0	–	–	–	12,7
Песчанка	–	105,4	69,4	42,0	–	–	–	–	69,4	147,4
Мойва	–	–	41,6	–	–	–	–	–	41,6	–
Итого	907,3	236,4	678,2	463,5	1566,0	436,2	1183,2	1844,0	4334,7	2980,1

только потребителями, но и важным составным компонентом в создании общей биологической продуктивности, что более подробно рассматривается в следующей главе.

Глава V. РОЛЬ ТЮЛЕНЕЙ В ФОРМИРОВАНИИ ПОДЛЕДНЫХ БИОЦЕНОЗОВ

Льды и живущие на них тюлени играют важную роль в формировании первичной продуктивности в длительный период покрытия субарктических морей ледовым покровом, который, как показано выше, в Охотском море составляет в среднем 80% площади моря, а в Беринговом – около 35–40%.

К сожалению, природа подледных биоценозов в Охотском и Беринговом морях почти не изучена. Нами предпринимается первая попытка подойти к этой сложной проблеме на основе имеющихся данных по питанию тюленей, а также некоторых литературных материалов о биологической жизни на льдах, полученных на дрейфующих полярных станциях.

Снежно-ледовый покров субарктических и арктических морей представляет сложный физико-химический и биологический комплекс. Vegetация снежной флоры (одноклеточные водоросли) начинается при $-10... -15^{\circ}\text{C}$. Эти водоросли, абсорбируя солнечную радиацию, трансформируют ее в тепло, что, помимо расходов на обмен, способствует образованию мокрого снега (снежиц). Ассимиляция органического вещества одноклеточными водорослями в конечном итоге вносит определенный вклад в первичную продукцию биоценозов морских льдов [Мельников, 1980].

Со стороны нижнего края льда развиваются диатомовые водоросли, которые в массе концентрируются на границе «вода – лед», придавая этому слою темно-коричневый цвет. Численность клеток в таких слоях намного больше, чем в воде [Буйницкий, 1973]. Отмечено, что концентрация биогенных элементов в пределах контактного слоя «вода – лед» существенно не лимитирует развитие этих криобионтов. Основным фактором, лимитирующим вегетацию в данном криобиотопе, является свет [Мельников, 1980]. Сквозь лед, в зависимости от его толщины, проходит разный процент солнечной радиации. В связи с этим отмечается мозаичность распределения диатомовых водорослей: наибольшее их количество приурочено к трещинам и разводьям, т. е. наиболее освещенным местам.

Первичная продукция, создаваемая всеми указанными водорослями, составляет первый трофический уровень экосистемы арктического дрейфующего льда, а потребители ледовой флоры – организмы криопелагической фауны (гаммариды, *Mysis polaris* и др.) составляют второй уровень. Третий трофический уровень занимают рыбы, птицы и ластоногие [Мельников, 1980]. Такова общая схема биоценозов, формирующихся в арктических морях на основе дрейфующих льдов как особой ландшафтной зоны.

Представленные в предыдущих главах материалы по экологии ледовых форм тюленей Охотского и Берингова морей позволяют оценить роль этих животных в биоценозах дрейфующих льдов не только как потребителей, но и как средообразователей, прямо и косвенно участвующих в создании первичной продукции. Прямое воздействие тюленей на экосистемы осуществляется за счет физиологических выделений (кал, моча) и разложения трупов павших тюленей. При высокой плотности скоплений тюленей на льдах в сезон размножения и линьки эффект внесения органических веществ таким образом может быть весьма существенным.

Косвенное воздействие тюленей на формирование первичной продуктивности проявляется благодаря тому, что они проделывают огромное множество отверстий во льду, диаметр которых может быть 0,8–1,5 м. Благодаря этим

отверстиям солнечный свет постоянно поступает в подледный фотический слой (до 25 м в глубину) моря. Это имеет большое значение в огромных по протяженности и толщине полях белого льда, где формируются ценные залежки кольчатой нерпы. Свет оказывается первостепенным фактором для фотосинтеза диатомовых водорослей, которые являются важнейшими продуцентами органического вещества и служат основным кормом для представителей зоопланктона, в частности эвфаузиид [Пономарева, 1963; и др.].

Важно подчеркнуть, что максимальное развитие ледового покрова в Охотском и Беринговом морях, как и в других субарктических морях, приходится на весеннее время. Согласно многолетним данным, максимум льдопокрытой площади в Охотском море приходится на 15–20 марта: в это время, по среднесезонным данным, 80% поверхности моря (т. е. около 1300 тыс. км²) покрыто льдами. Вместе с тем в это время преобладают антициклональный тип погоды и полное отсутствие туманов надо льдами, т. е. существуют условия для мощного потока весенней солнечной энергии, необходимой не только для фотосинтеза фитопланктона, но и гонадотропного воздействия на зоопланктон перед весенним нерестом. В условиях сплошного покрытия моря льдами все это становится возможным во многом благодаря тому, что тюлени активизируют свою жизнедеятельность и выходят на поверхность льдов перед сезоном размножения. В это время происходит вскрытие заснеженных отверстий (лазок) во льду, проделанных тюленями в течение зимы.

Образно говоря, благодаря тюленям льды превращаются в «решето», открывая мощный поток солнечного света в подледную толщу водной среды.

Известно, что в морской воде свет проникает на глубину до 20–25 м. Примем, что через отверстие, проделываемое тюленем, свет рассеивается до 20 м, в таком случае освещение поверхностного слоя в окружности (πR^2) составит 1257 м² (3,14159 × 400). В эпицентре репродуктивных залежек плотность тюленей составляет 10 ~ голов на 1 км² и более. Каждый тюлень для выхода на поверхность льда проделывает минимум три отверстия, поэтому освещаемая площадь составит 37 710 м², или 3,8% на 1 км². При максимуме таких отверстий – 15, которые может делать кольчатая нерпа, площадь с рассеянным светом возрастает округленно до 190 тыс. м², или около 20% на 1 км². Безусловно, эти расчеты из-за отсутствия экспериментальных фотометрических данных о рассеивании света в подледном пространстве в районах обитания тюленей несовершенны. Отсутствие данных о площадях, занимаемых тем или иным типом льда, не дают каких-либо оснований для расчетов по освещенности всей площади в подледном пространстве моря за счет отверстий, проделываемых тюленями. Тем не менее, приведенные выше расчеты показывают, что в полях белого льда, в котором почти нет естественных отверстий и наблюдается высокая концентрация кольчатой нерпы (см. рис. 3–4), проникновение света в подледное пространство может происходить в основном за счет отверстий, проделываемых этим тюленем. Аналогичную роль, хотя и в меньшей степени, выполняют в ледовых биоценозах и другие тюлени.

Конечно, большую роль для освещения подледного пространства должны играть естественные трещины льда и полыньи. Но они, в отличие от лазок тюленей, сильно зависят от изменения сплоченности льдов под действием ветров. Зоны стационарного разрежения льдов, как правило, возникают на границе шельфа, т. е. свала глубин, или непосредственно в зонах глубинного ложа. На самом же шельфе в пределах 200-метровой изобаты всегда преобладают обширные поля белого льда, и поэтому открытых участков водной поверхности здесь почти нет с февраля до мая. Только у берегов, вдоль припайного льда, в некоторых местах могут быть ветровые полыньи, которые постоянно меня-

ются по площади, то исчезая, то вновь образуясь как в течение одной зимы, так и по отдельным годам. Все это позволяет сделать вывод об огромном влиянии активности тюленей на развитие процессов подледного фотосинтеза, а тем самым – на фундаментальные энергетически-вещественные потоки во всей огромной экосистеме Охотского моря.

В свое время Нансен заметил, что в районе щенки гренландского тюленя в Северной Атлантике у Ян-Майна нижний край льдов густо покрыт диатомовыми водорослями. С тех пор в литературе укрепилось понятие «красный лед» [Нансен, 1939].

Наши наблюдения с ледокола «Москва» и зверобойных судов [Федосеев, 1965] в зонах повышенной плотности репродуктивных залежек тюленей в Охотском море хорошо подтверждают это давнее наблюдение Ф. Нансена: обрастание нижней поверхности льдов диатомовыми водорослями в районе залежек тюленей заметно более интенсивное. По всей видимости, это должно быть прежде всего связано именно с многочисленными отверстиями во льду, проделываемыми тюленями.

Развитие диатомовых у нижней поверхности льдов создает благоприятные условия для эвфаузиид и других рачков, питающихся этими водорослями. Обилие эвфаузиид (это подтверждается данными по питанию тюленей, в частности акибы) и других представителей макропланктона создает хорошую кормовую базу для рыб и тюленей, особенно новорожденных щенков, которые при переходе на самостоятельное питание потребляют в основном эвфаузиид ([Федосеев, 1965; Шустов, 1965; Гольцев, 1971; и др.], см. также гл. IV).

Таким образом, представленная схема формирования и функционирования сообщества морских организмов в ледовый период (лед – диатомовые – макропланктон – рыбы и тюлени) существует в определенной степени благодаря ледовым формам ластоногих как стабильных проводников солнечного света в подледное пространство воды. Именно деятельность тюленей создает условия для ранних преднерестовых и нерестовых скоплений эвфаузиид и, вероятно, других представителей микропланктона. Как известно [Пономарева, 1963], спаривание у эвфаузиид происходит в марте – апреле, а через месяц наступает икрометание. Для этого эвфаузииды поднимаются в поверхностные слои воды, образуя роевые скопления именно на освещенных участках, т. е. в первую очередь – в районах устойчивых световых потоков, связанных с лунками тюленей.

Различные организмы, образующие любой биоценоз и экосистему в целом, тесно взаимосвязаны между собой потоками вещества и энергии. Поэтому не будет противостественным предположение, что именно сроки нереста эвфаузиид и, по-видимому, копепод (когда образуются их массовые скопления) в процессе эволюции оказали влияние на сроки нереста рыб, в частности сельди. Биологический смысл этой связи мог бы состоять в том, что переход мальков сельди и других рыб на самостоятельное питание личинками (науплиусами) различных видов зоопланктона должен быть строго коррелирован со сроками нереста макропланктона. Существенную роль в установлении и развитии этих взаимосвязей могут играть тюлени как стабильные проводники солнечного света под поверхность льдов в верхние горизонты водной толщи. Этот поток света оказывает, как упоминалось выше, гонадотропное воздействие на макропланктон и, соответственно, сроки его нереста, а также на ранний фотосинтез диатомовых водорослей, создающих основу первичной продукции биоценозов в подледном пространстве охотоморского и берингоморского шельфов.

Отметим, что зоны повышенной плотности репродуктивных залежек тюленей, описанные в гл. I, хорошо согласуются с эпицентрами повышенной плотности распределения эвфаузиид по макропланктонным съемкам в июне – августе

[Шунтов и др., 1993]. Это дает основание полагать, что биоценозы, формируемые в подледный период в марте – апреле, благодаря освещенности поверхностного слоя воды как через трещины и разводья, так и через отверстия, продельваемые тюленями, устойчиво сохраняются. Этому способствуют общие океанологические основы формирования биологической продукции на шельфе Охотского и Берингова морей.

В заключение отметим, что роль ледовых форм ластоногих как своеобразных проводников солнечного света в подледное пространство позволяет по-новому определить их статус в экосистемах морей. Они не только являются консументами, венчающими всю пищевую пирамиду, но и выполняют важную (а возможно, в некоторых районах моря и определяющую) роль в создании первичной биологической продукции.

Это заключение, как представляется, не только имеет важное биологическое значение, но и определяет необходимость несколько иного подхода к охране ледовых форм ластоногих. До сего времени имеет место дискуссия о тюленях как о хищниках, наносящих вред промысловым рыбам. Нередко это служит мотивацией их крупномасштабного промысла со стороны рыбопромысловых организаций. В свете изложенного в этой главе можно заключить, что сокращение численности ледовых форм тюленей в Охотском море неизбежно должно привести – по цепям питания – к сокращению численности целого ряда важнейших промысловых рыб. Чтобы этого не произошло, должны быть пересмотрены основы существующего регулирования и, соответственно, правила промысла этих тюленей.

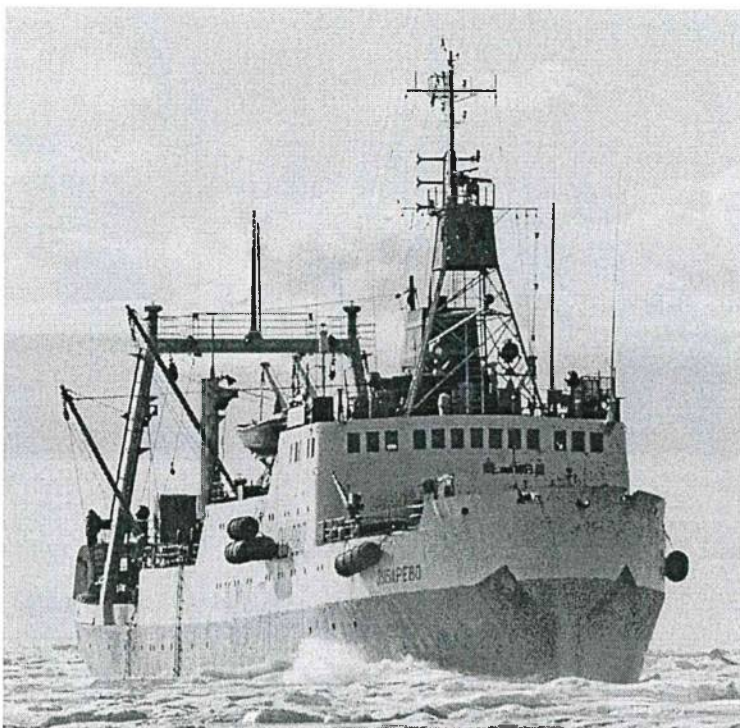


Рис. 37. Тип зверобойного судна (ЗРС), который использовали во время добычи тюленей с 1969 по 1992 г. (фото Г. А. Федосеева)

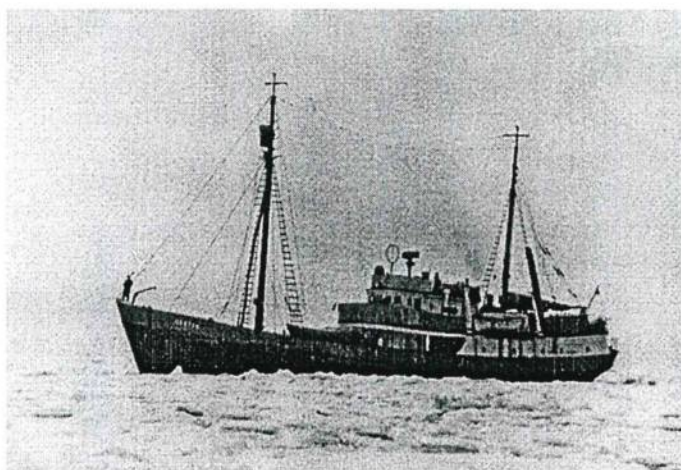


Рис. 38. Тип зверобойного судна (шхуна), который использовали во время промысла тюленей с 1955 по 1968 г. (фото А. П. Шустова)



**Рис. 39. Самец и самка кольчатой нерпы около снеговой пещеры
(фото А. М. Николаева)**

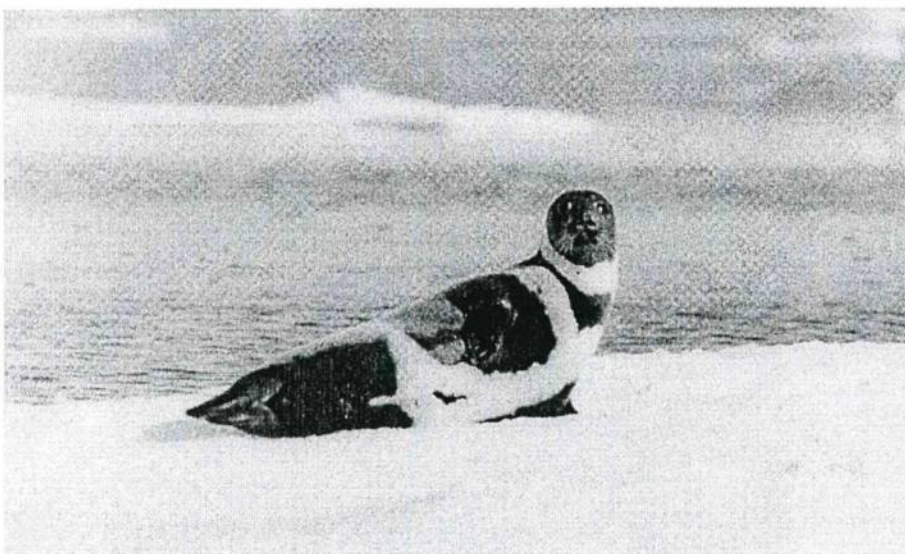


Рис. 40. Самец крылатки (фото В. И. Волохова)

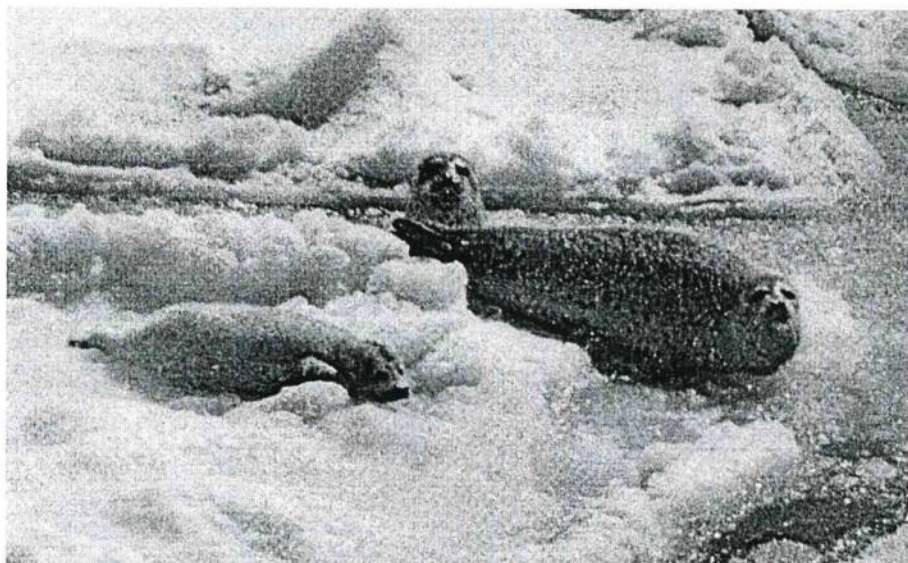


Рис. 41. «Семья» ларги (фото А. П. Шустова)

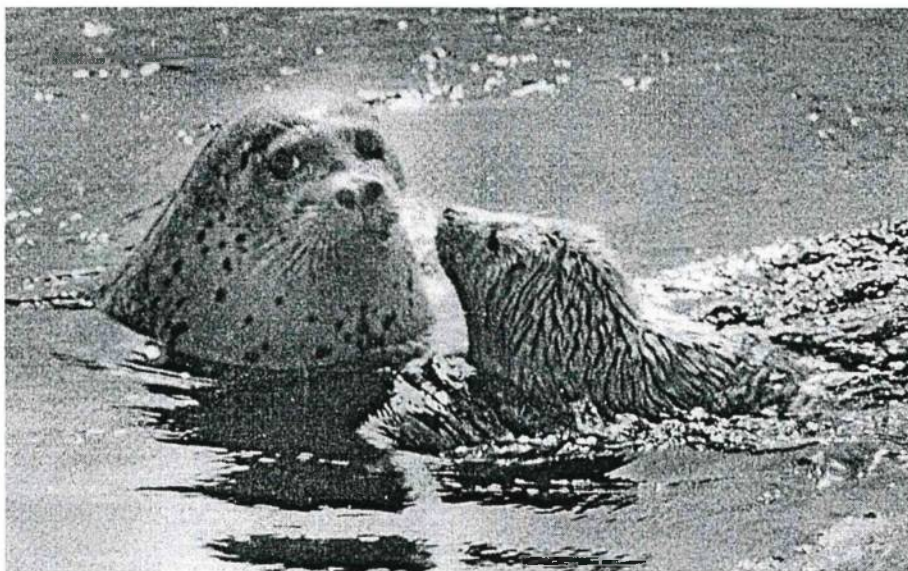


Рис. 42. Самка ларги с бельком в зоне битых льдов после шторма (фото Г. М. Косыгина)

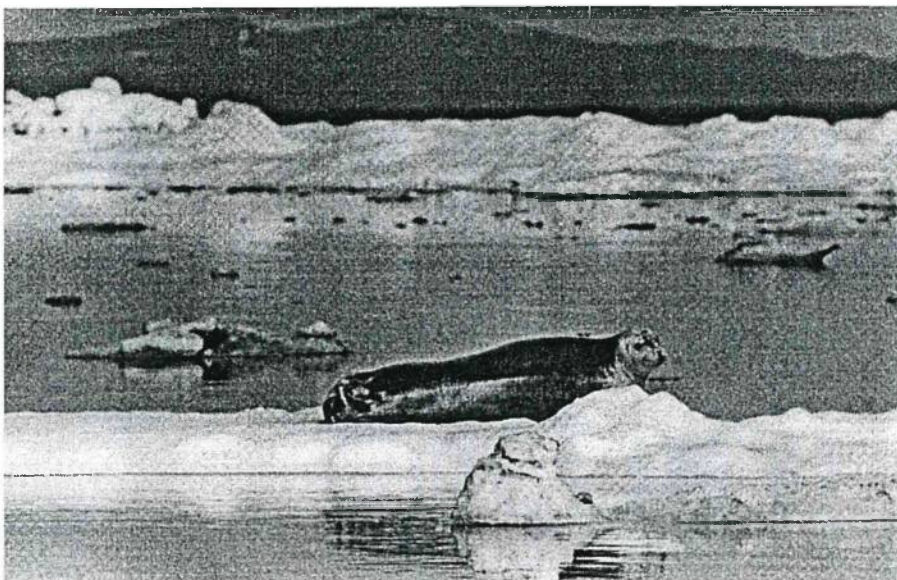


Рис. 43. Лахтак всегда залегаёт на тонких льдах с невысокой кромкой льдины (фото Г. А. Федосеева)



Рис. 44. Береговое лежбище ларги на камнях во время отлива (фото Г. А. Федосеева)

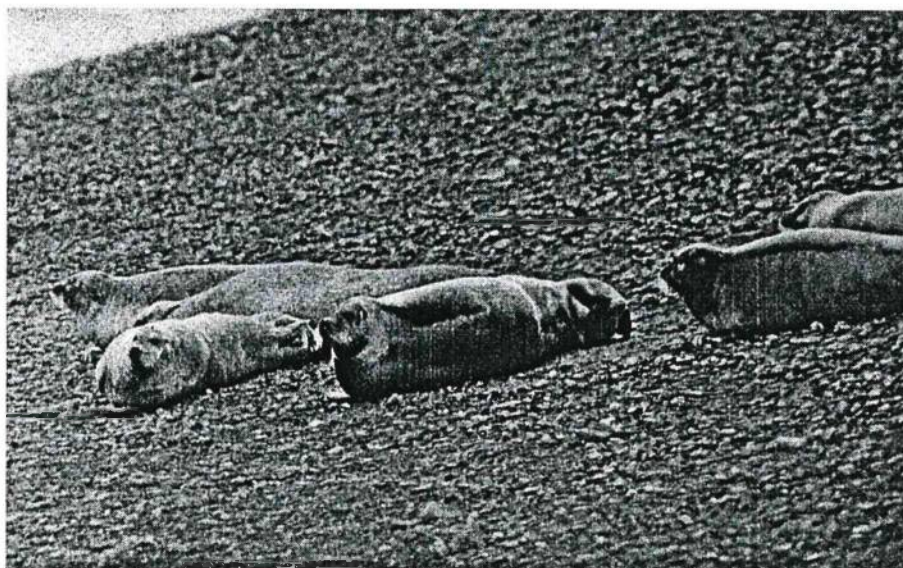


Рис. 45. В Охотском море лахтак образует береговые лежбища в летне-осенний период (фото Ю. А. Бухтиярова)

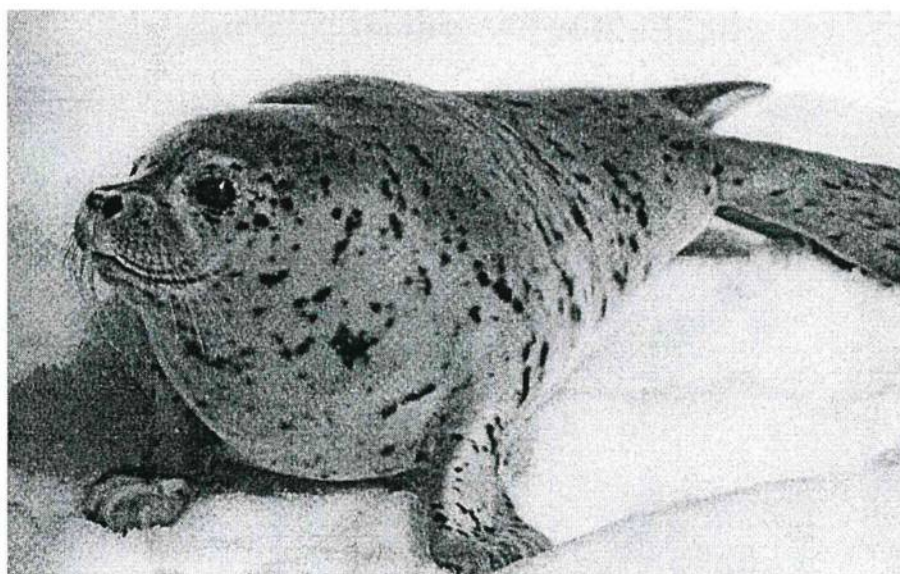


Рис. 46. Молодая ларга (фото Г. А. Федосеева)

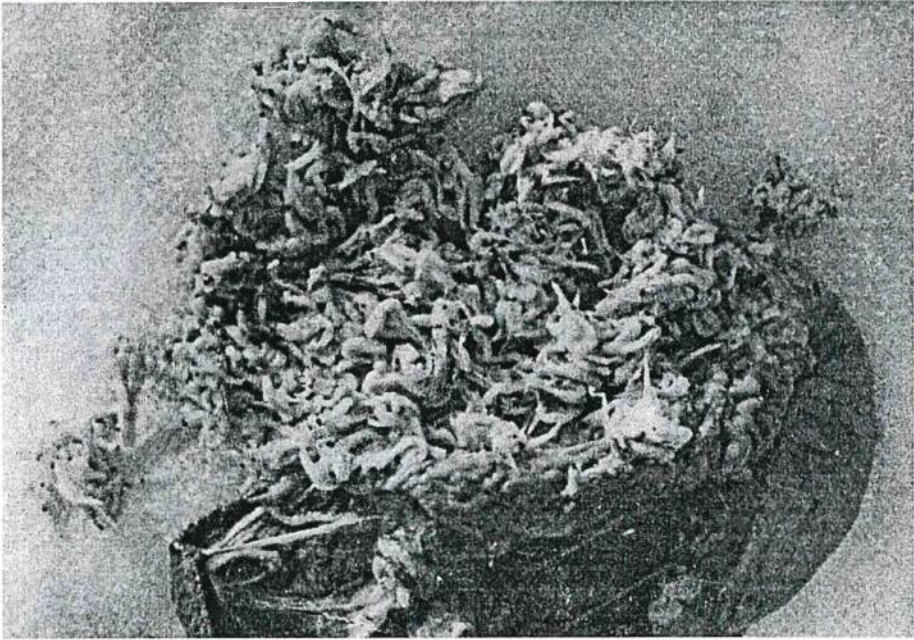


Рис. 47. Рачки-эвфаузииды – основная пища кольчатой нерпы и молодых сеголеток крылатки и ларги (фото Г. А. Федосеева)

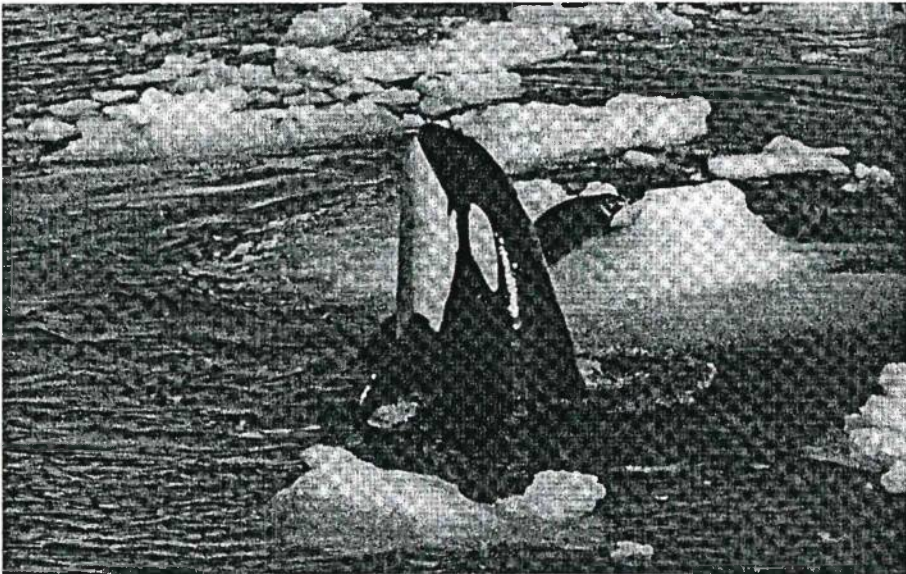


Рис. 48. В сезон размножения тюленей косатки часто охотятся за молодыми тюленями. На заднем плане щенок лахтака (фото В. Н. Попова)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение внутривидовой и популяционной структуры четырех видов ледовых форм тюленей (кольчатой нерпы, крылатки, ларги и лахтака) в северной части Тихого океана показало, что каждый вид представлен в природе множеством различных долговременных и краткосрочных сообществ, которые образуют сложную, специфическую пространственно-генетическую (биохорологическую) иерархию каждого вида.

Учитывая сложную сезонную динамику распределения тюленей, предлагается рассматривать популяционную структуру этих животных в сезон размножения, когда границы популяций наиболее стационарны. Такой подход мотивирован тем, что фундаментальная функция любой популяции как единицы эволюционного процесса заключается прежде всего в организации воспроизводства; сезон размножения при этом выступает в качестве ключевого периода существования популяций. Кроме того, большинство ледовых форм тюленей доступны для исследований преимущественно в тот период годового цикла жизни, когда животные обитают на льдах (сезон размножения и линьки).

Длительное пребывание тюленей в сезон размножения на льдах дает хорошую основу для изучения пространственной структуры их популяций путем картирования репродуктивных поселений (ледовых залежек) методом изолиний по материалам аэровизуальных наблюдений и учета поголовья. Сущность метода, как показано в гл. I, состоит в оконтуривании площадей с одинаковой плотностью залегания тюленей и вариационно-статистической обработке данных в целях оценки получаемых результатов по учету численности.

Представленный многолетний анализ аэровизуальных данных и наблюдений с судов показывает большую устойчивость репродуктивных поселений тюленей на льдах, несмотря на то, что особенности процессов образования и разрушения ледовых массивов по отдельным годам меняются.

Каждый вид в сезон размножения образует несколько крупных, непрерывных поселений (залежек), простирающихся на сотни километров. Плотность залегания животных падает по мере удаления от эпицентра. Топография залежек свидетельствует о смешанном (диффузно-островном по существующей терминологии) характере распределения животных внутри популяции.

Изучение поведения тюленей дает основание считать, что в межиндивидуальных связях в сезон размножения имеют место конкурентные взаимоотношения за обладание территорией с благоприятными условиями для жизни, воспитания и сохранения новорожденных. Несомненно, множество эпицентров с повышенной плотностью залегания тюленей в залежках обусловлено неравномерностью распределения мест с необходимыми условиями для жизни. В борьбе за обладание этими местами устанавливается определенная иерархия, которая начинается на уровне отдельных особей и кончается на уровне целых популяций.

Определяющее влияние на распределение тюленей в период размножения оказывают льды, пригодные для успешного воспитания и сохранения новорожденных до перехода последних к самостоятельному образу жизни. При этом важно присутствие доступных кормов. Наличие районов, сочетающих в себе оба фактора, существенно лимитирует численность ледовых форм тюленей и во многом определяет пространственную структуру их популяций.

Анализ многолетних наблюдений показал, что щенка и молочное кормление новорожденных у тюленей адаптированы к весеннему процессу разрушения льдов и в большинстве случаев, в зависимости от видовой и популяционной специфики, проходят в сжатые сроки до периода массового разрушения и таяния льдов. В связи с этим смещение сроков воспроизводства, на которые влияют сроки разрушения льдов, ведет к репродуктивной изоляции отдельных популяций.

Существует видовая, популяционная, индивидуальная специфика в выборе льдов для воспроизводства. На основе этого оказывается возможным выделять репродуктивные экотипы для каждого вида тюленей по условиям воспроизводства, формирующимся в тех или иных типах льда и зонах моря.

Несмотря на некоторую зональность распределения экотипов, они не существуют в виде самостоятельных эволюционно-генетических объединений популяционного ранга, а имеют разное соотношение в отдельных регионах. В этом, по-видимому, заключается первопричина широкого диапазона изменчивости и различия в морфологических характеристиках разных объединений в иерархии вида: от репродуктивных поселений – залежек (дем) до отдельных популяций и вида в целом.

Феномен репродуктивного экотипа состоит в том, что микроспецифические условия воспроизводства определяют разную возможность продолжительности выкармливания и сроков лактационного периода и, соответственно, скорости роста и развития новорожденных. Адаптивный смысл репродуктивного экотипа, с точки зрения длительного существования популяции на протяжении большого числа поколений, заключается в том, что в условиях краткосрочных (межгодовых) и долгосрочных (периодических – многолетних) изменений ледовых условий этим достигается сохранение относительно стабильного воспроизводства за счет сформированного диапазона репродуктивных экотипов, приспособленных к тем или иным меняющимся ледовым условиям. Распад репродуктивных и формирование линных залежек тюленей происходят на фоне быстрого сокращения площади льдов под влиянием их динамического и термического разрушения. В это время ослабевают конкурентные межвидовые и внутривидовые взаимоотношения. Поэтому залежки тюленей на льдах в такой период слабо дифференцированы по видам и представляют скопления животных из распавшихся первичных репродуктивных группировок (демов). При этом в I и второй II декадах мая как в Охотском, так и в Беринговом морях скопления тюленей состоят из близлежащих демов. Во второй половине линного периода (III декада мая – июнь) по мере сокращения льдов залежки тюленей могут включать животных не только из разных демов, но и из разных популяций. Линные залежки часто дифференцированы по возрастным и половым группам, что может быть связано, в первую очередь, с неравномерностью процесса линьки в этих группах животных.

Морфологический подход к изучению внутривидовой структуры ледовых форм тюленей, представленный в данной работе (гл. III), показал важность популяционно-морфологических исследований для выявления сходства и различий между отдельными популяциями, определения степени их самостоятельности и популяционной «границы».

Наряду с этим важно отметить определенные трудности в интерпретации получаемых результатов при анализе ряда морфологических характеристик. К сожалению, большинство исследователей не уделяли внимание проверке изменений и надежности морфологических критериев в одном и том же районе в разные годы, а также не учитывали сезонные изменения экологической структуры популяций. Нередко выводы о существовании морфологических различий между популяциями строились только на основе формальных статистических различий.

Представленный в данной работе анализ морфологических признаков в разные годы в одном и том же районе показал, что характеристики большинства краниологических-пластических признаков остаются стабильными, в то время как ряд альтернативных (качественных) признаков показывали отличие с высокой степенью достоверности. В качестве примеров могут служить данные о соотношении типов основной затылочной кости кольчатой нерпы в Ямской губе, об изменчивости окраски крылатки, числе колец в трахее ларги и лахтака и др. Эти данные свидетельствуют, что различные признаки могут отражать разный уровень внутривидовой и популяционной дифференциации, а также то, что залежки тюленей неоднородны по фенотипическому составу животных. Эти факты находят логическое объяснение в предположении, что репродуктивные залежки тюленей образуют особи, родившиеся в одном и том же районе и находящиеся в более тесном

родстве. При этом определенное влияние оказывает адаптация тюленей к разным типам льдов, которая представлена в табл. 1. Это положение подтверждает приведенный в гл. III пример соотношения типов основной затылочной кости у кольчатой нерпы в Ямской губе, когда в 1974 г. доминировал 2-й тип (у 83% самок и 71% самцов), а в 1975 г. – 1-й тип (у 73% самцов и самок). Смена типов данного признака при идентичности других признаков в одном и том же районе объясняется тем, что выборки были получены на генетически разных, хотя и близко расположенных друг от друга залежках (демах).

Изложенные особенности неоднозначности (для определения внутривидовых различий между группами особей) разных морфологических признаков подчеркивают, что формальные статистические различия в морфологических признаках, часто используемые для разграничения популяций, без учета их экологической составляющей и возможности ее быстрых сезонных изменений могут привести к описанию несуществующих «популяций». Данное обстоятельство не отвергает возможности анализа популяционной структуры по дискретным фенетическим признакам, а подчеркивает сложность получения репрезентативного материала по внутривидовым группировкам тюленей даже в репродуктивный период (например, из-за сложности передвижения промысловых судов в сплоченных льдах).

После распада репродуктивных залежек, как уже отмечалось, происходит постепенное смешение животных из разных репродуктивных группировок. К сожалению, не все исследователи учитывают это важное обстоятельство. Поэтому не случайно разными исследователями в одном и том же районе по выборкам за разные годы по дискретным (фенетическим) признакам обнаружены достоверные различия.

С учетом изложенного пластические признаки, характеризующие размеры тела и черепа, как более устойчивые, отражающие более высокий уровень внутривидовой структуры, по-видимому, дают более надежные критерии для разграничения крупных группировок типа популяций. В то же время они оказываются высокоэффективными для обнаружения мелких генетических групп внутри каждой популяции.

У изученных видов тюленей различия по средним абсолютным значениям пластических признаков невелики, а порой могут отсутствовать. Несмотря на это, почти во всех исследованных популяциях тюленей существует разная степень полового диморфизма по многим исследованным признакам. Это различие в степени полового диморфизма может также служить критерием разграничения популяций.

В основе изменчивости пластических признаков (промеров) тела и черепов существенную роль играет индивидуальный рост животных, который зависит не только от условий развития особей в тот или иной сезон, но также от направления естественного отбора. На примере кольчатой нерпы было показано, что в тех районах, где преобладает репродуктивный экотип припайных льдов, животные имеют более крупные размеры тела и черепов, а среди репродуктивных экотипов дрейфующих льдов чаще встречаются животные меньших размеров, но с более высоким темпом роста и ранним созреванием. В определенной мере это может быть связано с меньшими сроками лактации у нерп, размножающихся на дрейфующих льдах (по сравнению с нерпами припайных льдов, где условия более стабильные).

Влияние естественного отбора на более крупные и мелкие размеры у кольчатой нерпы по репродуктивным экотипам отмечается независимо от географического положения популяций. Такое конвергентное развитие размерных морфологических характеристик отмечено у разделенных большим расстоянием популяций нерп дрейфующих льдов из южной части Чукотского моря и Охотского моря (любая популяция), а также между нерпами припайных льдов из прол. Сенявина (о. Аракамчечен) и из района западной части моря Бофорта (м. Барроу). Показательно, что не отмечено каких-либо различий в размерах размножающихся на припайном льду нерп, обитающих в юго-восточной части Баренцева моря и прол. Сенявина [Федосеев, Назаренко, 1970]. В то же время отмечены большие различия между соседними популяциями, из которых одна (районы Инчоун,

Хоуп) размножается преимущественно на дрейфующих льдах южной части Чукотского моря, а две другие – на припайных льдах в районе о. Аракамчечен и м. Барроу.

Влияние условий обитания на характеристики пластических (размерных) признаков отмечено не только для кольчатой нерпы, но также для крылатки и ларги.

Приведенные в настоящей работе данные позволяют предположить, что уровень популяционной интеграции и дифференциации специфичен для каждого вида изученных ластоногих. Большие морфологические различия по пластическим признакам тела и черепа между разными популяциями ларги в Охотском море свидетельствуют о высокой степени дифференциации ее популяций. У охотской кольчатой нерпы различия в этих признаках между разными популяциями выражены менее четко, что позволяет предположить существование меньшей изоляции популяций данного вида.

Действие изолирующих механизмов на внутривидовом и межвидовом уровне во многом зависит от особенностей размножения и питания.

Ларга в сезон размножения образует устойчивые «семьи» (самец, самка, детеныш), шенится на крупнобитых льдах, тяготеющих к свалу глубин, где имеется рыба (основной корм данного вида). Часто такие районы ограничены по площади и разобщены, что способствует разрывам репродуктивного ареала внутри вида. В период нагула (летом) изоляция популяций ларги усиливается территориальным консерватизмом – привязанностью к лежбищам и рекам, в которых нерестятся лососи.

Кольчатая нерпа, в противоположность ларге, семейных групп не образует. Она способна размножаться почти на всех типах льдов и питается преимущественно планктоном, что существенно расширяет подходящее для ее жизни пространство. Благодаря отмеченным особенностям внутривидовые отношения у кольчатой нерпы, возможно, менее напряженные, чем у ларги, и действие изолирующих механизмов ослаблено. Это, в свою очередь, способствует развитию высокой панмиксии и эколого-генетической и морфо-физиологической интеграции на всех уровнях популяционной иерархии.

Таким образом, разные условия развития изолирующих механизмов определяют ту или иную степень дифференциации популяций, панмиксии и интеграции элементарных внутривидовых группировок – демов (размножающихся ледовых залежек).

Анализ роста, полового созревания, возрастно-полового состава и питания ледовых форм тюленей показал, что в каждом из видов всякая популяция имеет специфические морфо-экологические особенности, а также свой диапазон и ритм межгодовых изменений. Наряду с этим может наблюдаться сходство по отдельным параметрам между разными, порой сильно географическими разобщенными популяциями.

Большое влияние на специфику роста, развития и полового созревания животных оказывают условия размножения и воспитания новорожденных по репродуктивным экотипам. Это характерно для всех видов. Приведенные в работе данные показывают, что даже очень удаленные друг от друга (но обитающие в сходных условиях на шельфе Охотского и Берингова морей) популяции крылатки весьма сходны между собой. В то же время внутри Охотской популяции обнаруживаются существенные различия в росте животных, размножающихся на льдах, расположенных над большими глубинами (южная часть Охотского моря). В этих условиях добывание пищи иное, чем на шельфе, и преимущество получают более крупные особи (прослеживается по всем возрастным группам). С другой стороны, эти более крупные особи имеют более продолжительный период роста и позднее вступают в размножение по сравнению с животными, размножающимися в шельфовой зоне.

Темп роста и половое созревание тюленей как видовые свойства в значительной мере зависят от положения вида в пищевой цепи и степени пищевой специализации. Для тюленей, занимающих верхнее звено в цепи питания, характерны более высокий темп роста и раннее наступление половой зрелости. Данная зависимость позволяет построить экологический ряд, отражающий в порядке убывания скорости роста и созревания отдельных видов ледовых форм тюленей в зависимости от степени специализации в питании и уровня трофической связи. Группа верхней цепи питания – два рыбоядных вида

тюленей (крылатка и ларга); группа средней цепи питания – два вида, включающих в питание не только рыбу, но и значительную долю ракообразных и моллюсков (кольчатая нерпа и лахтак).

Условия воспроизводства и характер питания являются основными факторами, определяющими численность не только отдельных видов, но и популяций одного и того же вида. Например, кольчатая нерпа Охотского моря благодаря тому, что размножается на огромных просторах различных типов дрейфующего льда в сочетании с более низким уровнем трофической связи (преимущественное питание планктоном – эвфаузидами), широко распространена и имеет более высокую численность по сравнению с другими тюленями в этом регионе. В Беринговом море, напротив, кольчатая нерпа размножается в основном в припайных льдах бухт и заливов, что ограничивает репродуктивный потенциал, а преобладание в пище рыбы (сайки) также ограничивает ее численность. Поэтому не случайно в Беринговом море данный вид имеет невысокую численность по отношению к другим видам тюленей.

Ляхтак, подобно кольчатой нерпе, занимает более низкий уровень трофической связи, что способствует поддержанию достаточно высокой общей биомассы этого самого крупного тюленя. Однако определенный диапазон в выборе льдов для шенки ограничивает потенциальные возможности роста численности ляхтака.

Ларга как самый рыбадный тюлень, способный размножаться только в крупнобитых льдах, приуроченных к районам с отепляющим подтоком глубоководных океанических течений, имеет самую низкую численность по сравнению с другими тюленями. В связи с этим, вероятно, не случайно данный вид образует множество популяций с относительно невысокой численностью и благодаря этому широко распространен в Северной Пацифике от берегов Китая и Кореи до Аляски.

Крылатка, подобно ларге, имеет самый высокий трофический уровень. Однако этот тюлень осваивает более широкий ареал и диапазон экологических условий в репродуктивный период, включая районы с большими глубинами. Это обеспечивает большую видовую численность крылатки по сравнению с ларгой.

Отметим, что для всех видов тюленей, за исключением ляхтака, в поддержании уровня их численности важное значение имеют эвфаузииды, которыми питаются шенки при переходе на самостоятельное питание после лактационного периода.

Тип динамики численности не менее специфичен для вида, чем его морфофизиологические особенности – им определяется взаимодействие вида со средой. Несомненно, что изучение динамики численности требует детального знания возрастного-половой структуры популяций тюленей, в которой отражается взаимодействие трех основных процессов: пополнения, роста и убыли. Обобщение материалов по ледовым формам тюленей Северной Пацифики позволило впервые сделать расчет демографического потенциала для отдельных популяций каждого из обитающих здесь видов и выявить их общие черты.

На первом году жизни гибель особей у ледовых форм тюленей достигает 22–45%, на втором снижается до 15–22%, на третьем составляет 12–17%, на четвертом – 10–14%, на пятом – 8–12%. В возрастной группе 6–13 лет природная смертность составляет 6–10%. В более старших возрастных группах смертность постепенно увеличивается и сильно возрастает после 17–20 лет. Возраст отдельных особей ластоногих Северной Пацифики может достигать более 40 лет.

Величина приплода, оцениваемая по числу плодоносящих самок в данном году, колеблется в популяциях различных видов от 20 до 30%. Доля впервые овулирующих самок («рекрутов»), пополняющих репродуктивную часть популяции, составляет у разных видов близкую величину – 4–5% общей численности популяции.

Расчет продуктивности популяций на основе плодовитости и выживаемости для каждого возраста в суммарном выражении представляет итоговое значение этих процессов, которое принято обозначать R_0 . Чтобы численность популяции не уменьшалась, каж-

дая особь должна оставить как минимум одного потомка. Поэтому, если $R_0 = 1$, то популяция стабильна; она растет при $R_0 > 1$ и сокращается, если $R_0 < 1$. Представленные на основе этого расчеты для различных популяций отдельных видов ледовых форм тюленей показали невысокие темпы роста популяций даже при самых благоприятных условиях существования. Например, по расчетам, удвоение численности для растущей популяции крылатки Охотского моря при самых благоприятных условиях возможно лишь за 17 лет. Эти оценки не противоречат материалам многолетних аэроучетов этого вида.

В целом материалы по демографии изученных видов тюленей свидетельствуют о том, что эти животные не способны выдерживать промысловое изъятие, превышающее 4–5% от численности всего поголовья (если промысел затрагивает все возрастно-половые группы). Однако и такое изъятие при неблагоприятных условиях воспроизводства может сокращать численность тюленей.

Анализ популяционной изменчивости качественного состава и соотношения компонентов питания свидетельствует о широких пищевых взаимосвязях и огромной роли тюленей в круговороте веществ и энергии в экосистемах Охотского, Берингова морей и прилегающих к ним акваторий Северной Пацифики. В целом объекты питания изученных видов тюленей охватывают весь комплекс морской экосистемы, включая планктон, нектон и бентос. При этом межвидовые взаимоотношения, несомненно, влияют не только на специализацию в питании отдельных видов, но ведут и к некоторой специфике питания отдельных популяций.

Кольчатая нерпа в большей степени осваивает макропланктон. Лахтак специализирован на потреблении некто-бентических форм ракообразных и некоторых представителей бентоса. Крылатка и ларга питаются нектоном, включая массовые виды рыб и головоногих моллюсков. При этом в летне-осенний период ларга переходит на прибрежный комплекс рыб, а крылатка остается в пелагиали в течение всего года.

Суточные рационы питания тюленей, определенные с учетом энергетических потребностей и весовой доли отдельных компонентов (и их калорийности), составляют для разных популяций кольчатой нерпы 3,4–3,8 кг, ларги – 9,0–9,5 кг, крылатки – 8,5–10,7 кг, лахтака – 16,0–20,0 кг пищи. Годовое потребление пищи изученными тюленями оценивается в Охотском море около 4,3 млн т, в Беринговом море – около 3 млн т.

Современные представления о биологической продуктивности морей в большинстве случаев основаны на океанологических факторах: динамике разнородных водных масс на стыке теплых и холодных течений. В то же время мало данных о структуре сообществ морских организмов, их функциональной роли и взаимосвязях. Оказалось, что льды как особая ландшафтная зона и живущие на них тюлени играют огромную и недостаточно учитываемую до сих пор роль в формировании и продуцировании морских биоценозов и поддержании круговорота вещества и энергии в морской экосистеме.

Расчеты и наблюдения показывают, что ледовые формы тюленей благодаря созданию и поддержанию большого числа отверстий в ледяном покрове моря являются настоящими проводниками солнечного света в сумрачное подледное пространство. Тем самым они способствуют и, возможно, играют определяющую роль в активизации процесса фотосинтеза диатомовыми водорослями в зонах сплошного покрытия крупными полями белого льда. Поэтому тюленей следует рассматривать не только как консументов в морских экосистемах, но и как своеобразных продуцентов, особенно в длительный период покрытия морей льдами.

Многолетнее изучение пространственной структуры репродуктивных группировок в сочетании с морфологическими и экологическими исследованиями свидетельствует о существовании следующих основных системообразующих уровней внутривидовой иерархии ледовых форм тюленей.

Демы – элементарные пространственно-генетические объединения животных, образуемые слабообособленными залежками тюленей на льду в сезон размножения

в виде мозаичных пятен, которые, вероятно, формируются на основе общности происхождения и родства. Демы неустойчивы во времени и могут распадаться или объединяться в более крупные скопления животных в линный и нагульный периоды.

Популяция – сложный комплекс демонов, пространственно-генетическое объединение особей на протяжении многих поколений, отличающихся от других таких же объединений определенными морфо-физиологическими и экологическими особенностями. Популяция обладает возможностью самостоятельного эволюционного развития, т. е. выработки конкретных приспособлений к определенной среде обитания.

В целях систематизации сложной мозаики условий воспроизводства, обусловленной различными типами льдов и зон моря, целесообразно выделить репродуктивных экотипов, соотношение которых во многом определяет морфологические и экологические характеристики популяций.

Термин «дем» отражает в основном категорию пространственного объединения животных, а репродуктивный экотип – конкретные условия развития новорожденных.

Отмечено, что сходство популяций по репродуктивным экотипам обуславливает конвергентное развитие животных. Поэтому в ряде случаев популяции трудно различимы по морфологическим характеристикам независимо от географического положения и степени изоляции. Ярким примером служит сравнение популяций кольчатой нерпы, географически удаленных друг от друга, но размножающихся в сходных условиях, например, только на припайных льдах. Эти популяции не обнаруживают существенных различий, в то время как соседние с ними популяции, размножающиеся на дрейфующих льдах, различаются с высокой вероятностью по большому числу морфологических признаков и темпу роста.

На современном этапе исследований ледовых форм тюленей северной части Тихого океана обнаружено существование следующих популяций отдельных видов (в скобках – среднескопленная численность).

Кольчатая нерпа в Охотском море представлена восточносахалинской (130 тыс. голов), тауйско-шантарской, или северо-западной (485 тыс. голов), и шелиховской (110 тыс. голов) популяциями. В Беринговом море обитают: карагинская популяция (около 5 тыс. голов); анадырская, от м. Наварин до зал. Креста (120 тыс.); популяция Берингова пролива (35 тыс.), населяющая припайные льды бухт и заливов от м. Чаплино до м. Дежнева.

Крылатка представлена двумя популяциями в Охотском (восточносахалинская – 160 тыс. голов, северо-западная – 210 тыс.) и одной сложной популяцией с двумя репродуктивными центрами в Беринговом море (140 тыс. голов).

Ларга в силу широкого ареала (от Китая до Аляски) образует множество популяций, из которых в настоящее время выявлено две в Японском море (зал. Петра Великого – около 1 тыс. голов, Татарского пролива – около 8 тыс.); три – в Охотском море (зал. Терпения – 55 тыс.; северная – 215 тыс.; Курильских островов – 3,5 тыс.) и три в Беринговом море (карагинская – 50 тыс., анадырская – 90 тыс. и восточная – численность не установлена).

Лахтак образует две популяции в Охотском море (восточносахалинская – 60 тыс. голов; северная – от Охотска до зал. Шелихова – 140 тыс.) и одну популяцию в Беринговом море (250 тыс. голов) с хорошо выраженной миграцией животных в летнее время в Чукотское море.

Из кратких итогов видно, что, несмотря на огромный накопленный научный материал по популяционной биологии ледовых форм тюленей Северной Пацифики, остается немало неизученных вопросов и проблем. Кажется очень важным, чтобы большой накопленный опыт советского периода интенсивных исследований дальневосточных тюленей, попытка обобщения которого и была главной задачей настоящей сводки, не пропал и принес бы пользу дальнейшему изучению и организации рационального использования и охраны этих замечательных животных – важнейшего звена экосистем Северной Пацифики.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксютин З. М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. – М. : Пищ. пром-сть, 1968. – 288 с.
- Арсеньев В. А. Питание полосатого тюленя // Изв. ТИНРО. – 1941. – Т. 20. – С. 121–127.
- Базаркин В. Н., Бурканов В. Н. Оптимизация использования ресурсов тихоокеанских лососей в связи с воздействием ларги // Морские млекопитающие : тез. 10-го Всесоюз. совещ. – М., 1990. – С. 13–14.
- Барабаш-Никифоров И. И. Ластоногие Командорских островов // Тр. ВНИРО. – 1936. – Т. 3. – С. 223–237.
- Белкин А. Н. Новый вид тюленя с Курильских островов // ДАН СССР. – 1964. – Т. 158, № 5. – С. 1217–1220.
- Белкин А. Н., Косыгин Г. М., Панин К. И. Новые материалы по характеристике островного тюленя // Морские млекопитающие: сб. ст. – М. : Наука, 1969. – С. 157–178.
- Боброва Г. Г. Половой состав залежек крылатки в Охотском море // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: тез. докл. – Астрахань, 1982. – С. 35.
- Буйницкий В. Х. Микроскопические организмы и их влияние на строение и прочность морских антарктических льдов // Морские льды и айсберги Антарктики. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1973. – С. 73–85.
- Бурканов В. Н. Распределение и численность ларги у берегов Камчатки в августе 1985 года // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1984–1985 гг. – М. : ВНИРО, 1986. – С. 45–50.
- Бурканов В. Н. Материалы по питанию ларги в летне-осенний период у западного побережья полуострова Камчатка // Морские млекопитающие: сб. науч. тр. – М. : ВНИРО, 1990. – С. 49–56.
- Бурканов В. Н., Семенов А. Р., Машаин С. А., Китаев Е. В. Материалы по численности ледовых форм тюленей в Карагинском заливе Берингова моря в 1986–1987 гг. // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1986–1987 гг. – М. : ВНИРО, 1988. – С. 71–80.
- Бурканов В. Н., Шабанова Л. Г., Третьяков А. В. Результаты изучения летнего питания ларги (*Phoca largha*, Pall) на Западной Камчатке в 1989–1990 гг. // НИР по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1989–1990 гг. – М. : ВНИРО, 1991. – С. 68–76.
- Бухтияров Ю. А. Некоторые данные о питании крылатки и ларги в морях северной части Тихого океана // Морские млекопитающие: тез. докл. 7-го Всесоюз. совещ. – Симферополь ; М., 1978. – С. 52–54.
- Бухтияров Ю. А. К популяционной характеристике лахтака Охотского моря // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит.: тез. докл. – Астрахань, 1982а. – С. 55–56.
- Бухтияров Ю. А. Новые данные о размножении крылатки в Беринговом море // Там же. – 1982б. – С. 54–55.
- Бухтияров Ю. А. Питание настоящих тюленей Охотского и Берингова морей // Отчет / Мо ТИНРО. – 1983. – С. 12–92.
- Бухтияров Ю. А. Питание тюленей северной части Охотского моря в летне-осенний период // Морские млекопитающие Дальнего Востока. – Владивосток : ТИНРО, 1984. – С. 23–30.
- Бухтияров Ю. А. Материалы по биологии крылатки и лахтака Берингова моря // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1984–1985 гг. – М. : ВНИРО, 1986а. – С. 51–53.
- Бухтияров Ю. А. О размножении лахтака западной части Берингова моря // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит. – Архангельск, 1986б. – С. 70–71.
- Бухтияров Ю. А. Рационы питания настоящих тюленей в Охотском и Беринговом морях // Там же. – 1986в. – С. 67–68.
- Бухтияров Ю. А. Роль беспозвоночных в питании тюленей Охотского и Берингова морей // Там же. – 1986г. – С. 71–72.

- Бухтияров Ю. А.** Энергетические потребности настоящих тюленей Охотского и Берингова морей // Там же. – 1986д. – С. 68–69.
- Бухтияров Ю. А.** Возрастно-половой состав и размножение кольчатой нерпы Охотского моря // Морские млекопит. : тез. докл. 10-го Всесоюз. совещ. – М., 1990а. – С. 44–45.
- Бухтияров Ю. А.** Питание тюленей южной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1990б. – Т. 112. – С. 96–102.
- Бухтияров Ю. А.** Размножение лахтака в Беринговом море // Там же. – 1990в. – С. 92–95.
- Виноградов М. Л.** Морские млекопитающие Арктики. – М.; Л., 1949. – 287 с.
- Волохов В. И.** Анализ возрастно-половой структуры промысловых побоек ледовых форм тюленей Охотского моря в 1982 г. // Отчет / Мо ТИНРО. – 1982. – С. 1–27.
- Волохов В. И.** Значение Шантарского района в проблеме рационального использования запасов охотоморской кольчатой нерпы // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит. – Архангельск, 1986. – С. 98–99.
- Волохов В. И.** Возрастно-половая структура акибы северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1990. – Т. 112. – С. 47–50.
- Гептнер В. Г., Чапский К. К., Арсеньев В. А., Соколов В. Е.** Млекопитающие Советского Союза // Ластоногие и зубатые киты. – М. : Высш. шк., 1976. – Т. 2. – 718 с.
- Гольцев В. Н.** Питание ларги // Экология. – 1971. – № 2. – С. 62–70.
- Гольцев В. Н.** Сравнительная морфо-экологическая характеристика популяции ларги Охотского моря и Татарского пролива // Отчет / Мо ТИНРО. – 1978. – С. 1–41.
- Гольцев В. Н.** Половое созревание и воспроизводительная способность популяций ларги дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. – 1990. – Т. 112. – С. 108–113.
- Гольцев В. Н., Федосеев Г. А.** Динамика возрастного состава залежек и воспроизводительная способность популяций ларги // Изв. ТИНРО. – Магадан, 1970. – Т. 71. – С. 309–317.
- Гольцев В. Н., Юрахно М. В., Попов В. Н.** О локальности карагинской и анадырской популяций беринговоморской ларги // Зоол. журн. – 1978. – Т. 57. – Вып. 2. – С. 280–287.
- Гришина Г. А., Хураськин Л. С., Румянцев В. Д., Юсупов М. К.** Материалы по изучению питания каспийского тюленя в условиях эксперимента // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит. – Астрахань, 1982. – С. 94–95.
- Даждо Р.** Основы экологии. – М. : Прогресс, 1975. – 170 с.
- Дорофеев С. В.** Соотношение возрастных групп у тюленей как показатель состояния запасов // Сборник, посвященный научной деятельности Книповича Н. М. – М., 1939. – С. 19–28.
- Дорофеев С. В.** Воздушные разведки тюленей в Охотском море // Изв. ТИНРО. – Владивосток, 1941. – Т. 20. – С. 103–107.
- Евзеров А. В., Федосеев Г. А.** Опыт аэровизуального учета дальневосточных тюленей и оценка достоверности получаемых результатов // Тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих. – Махачкала, 1972. – С. 28–34.
- Ермаков О. Е., Панкратов А. П.** О промысловом изъятии охотоморской крылатки в 1980–1985 гг. // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит. – Архангельск, 1986. – С. 129–130.
- Животовский Л. А.** Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. Фенетика популяций. – М. : Наука, 1982. – С. 38–44.
- Журавлев В. Н.** Экология эвфаузиид Охотского моря. – М. : ВНИРО, 1984. – С. 1–73.
- Заварзин А. А.** Избранные труды. – М.; Л., 1953. – Т. 4. – 401 с.
- Инукай Цумото.** Тюлени в водах северной Японии // Растения и животные. – 1942. – Т. 10, № 11. – Яп. яз.
- Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е.** Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. – М. : Наука, 1967. – 167 с.
- Клейненберг С. Е.** Млекопитающие Черного и Азовского морей. – М. : Изд-во АН СССР, 1956. – 256 с.

- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. – М. : Мир, 1979. – 362 с.
- Косыгин Г. М. Некоторые материалы по питанию лахтака в Беринговом море в весенне-летний период // Изв. ТИНРО. – Владивосток, 1966а. – Т. 58. – С. 153–157.
- Косыгин Г. М. Размеры и вес лахтака Берингова моря // Изв. ТИНРО. – Владивосток, 1966б. – Т. 58. – С. 149–157.
- Косыгин Г. М. Распределение лахтака в Беринговом море в весенний период // Изв. ТИНРО. – Владивосток, 1966в. – Т. 58. – С. 125–128.
- Косыгин Г. М. Характеристика лахтака (*Erignathus barbatus nauticus* Pallas) Берингова моря (морфология, условия обитания, рациональное использование) / ДВГУ. – Владивосток, 1968. – 19 с.
- Косыгин Г. М. Краниологическая характеристика лахтака Берингова моря // Морские млекопитающие: сб. ст. – М. : Наука, 1969. – С. 56–65.
- Косыгин Г. М. Питание лахтака в Беринговом море в весенне-летний период // Изв. ТИНРО. – 1971. – Т. 75. – С. 144–151.
- Косыгин Г. М. Некоторые дополнительные данные к популяционной характеристике северотихоокеанских тюленей // Морские млекопитающие. Ч. 1. : тез. докл. 6-го Всесоюз. совещ. – Киев : Наук. думка, 1975. – С. 156–159.
- Косыгин Г. М. Сравнительное описание скелета ластоногих // Морские млекопит. : тез. докл. 7-го Всесоюз. совещ. – Симферополь ; М., 1978. – С. 169–170.
- Косыгин Г. М. Вопросы внутривидовой систематики тихоокеанских ластоногих // Изучение, охрана и рац. исполъз. морских млекопит. – Архангельск, 1986. – С. 210–211.
- Косыгин Г. М., Гольцев В. Н. Материалы по морфологии и экологии ларги Татарского пролива // Исслед. морских млекопит. – Калининград, 1971. – С. 238–252.
- Косыгин Г. М., Попов В. Н. О локальности стад лахтака // Тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих. Ч. 1. – Махачкала, 1972. – С. 38–40.
- Косыгин Г. М., Потелов В. А. Возрастная, половая и популяционная изменчивость краниологических признаков морского зайца // Морские млекопитающие (котики и тюлени). – М., 1971. – С. 266–288. – (Тр. ВНИРО. Т. 82; Изв. ТИНРО. Т. 80).
- Косыгин Г. М., Тихомиров Э. А. Ларга залива Петра Великого // Тез. докл. 4-го Всесоюз. совещ. по изуч. морских млекопит. (16–18 сент. 1969 г., Калининград). – М., 1969. – С. 123–128.
- Косыгин Г. М., Тихомиров Э. А. Ларга залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 70. – С. 114–137.
- Косыгин Г. М., Трухин А. М., Велижанин А. Г. Зимнее распределение тюленей в Охотском море // Морские млекопитающие Дальнего Востока. – Владивосток : ТИНРО, 1984. – С. 99–107.
- Косыгин Г. М., Трухин А. М., Бурканов В. Н., Махнырь А. И. Лежбища ларги на берегах Охотского моря // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1984–1985 гг. – М. : ВНИРО, 1986. – С. 60–70.
- Крылов В. И., Федосеев Г. А., Шустов А. П. Ластоногие Дальнего Востока. – М. : Пищепромиздат, 1964. – С. 1–76.
- Лагерев С. И. Результаты авиационного обследования береговых лежбищ тюленей Охотского моря в 1986 г. // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1986–1987 гг. – М. : Изд-во ВНИРО, 1988. – С. 80–89.
- Лунь С. С. Ластоногие западной Камчатки (Тигильский р-н) // Тр. ВНИРО. – 1936. – Т. 3. – С. 212–216.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. – М. : ИЛ, 1957. – 404 с.
- Мараков С. В. Материалы по экологии ларги Командорских островов // Тр. ПИНРО. – 1967. – Т. 21. – С. 57–63.
- Маркина Н. П., Чернявский В. И. Новые данные о количественном распределении планктона и бентоса в Охотском море // Изв. ТИНРО. – 1984. – Т. 109. – С. 109–119.
- Махнырь А. И., Перлов А. С. Оценка влияния ларги на численность производителей горбуши у побережья о. Сахалин // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1986–1987 гг. – М. : ВНИРО, 1988. – С. 90–96.

- Мельников И. А.** Экосистема арктического дрейфующего льда // Биология центрального Арктического бассейна : сборник. – М., 1980. – С. 61–97.
- Моисеев П. А.** Биологические ресурсы Мирового океана. – М. : Пищ. пром-сть, 1969. – 338 с.
- Назаренко Ю. И.** Материалы по размножению кольчатой нерпы Чешской губы // Морские млекопитающие. – М. : Наука, 1965. – С. 171–175.
- Нансен Ф.** Среди тюленей и белых медведей // Собр. соч. Т. 5. – Л. : Изд-во Главсевморпути, 1939.
- Натаров В. В.** О водных массах и течениях Берингова моря // Тр. ВНИРО. – 1963. – Т. 4. – С. 11–133.
- Наумов С. П.** Ластоногие Охотского моря // Уч. зап. Моск. пед. ин-та. – 1941. – Т. 24. – Вып. 2. – С. 19–74.
- Наумов Н. П., Никольский Г. В.** О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных // Зоол. журн. – 1962. – Т. 41. – Вып. 8. – С. 1132–1140.
- Наумов С. П., Смирнов Н. А.** Материалы по систематике и географическому распределению Phocidae северной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. – 1935. – Т. 3. – С. 161–187. – Рез. нем.
- Наумов А. Г., Чекунова В. И.** Энергетические потребности ластоногих // Океанология. – 1980. – Т. 20. – Вып. 3. – С. 534–536.
- Нейман А. А.** Количественное распределение бентоса в восточной части Берингова моря // Зоол. журн. – 1960. – Т. 39. – Вып. 9. – С. 1281–1292.
- Нейман А. А.** О распределении трофических группировок бентоса на шельфе в разных географических зонах // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 65.
- Николаев А. М., Скалкин В. А.** О питании настоящих тюленей у восточных берегов Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1975. – Т. 95. – С. 121–130.
- Никольский Г. В.** Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. – М. : Пищ. пром-сть, 1974. – 447 с.
- Никулин П. Г.** Наблюдения над ластоногими Охотского и Японского морей // Изв. ТИНРО. – 1937. – Т. 10. – С. 49–58.
- Огнев С. И.** Звери СССР и прилежащих стран. – 1935. – Т. 3. – 600 с.
- Остроумов А. Г.** Некоторые сведения о численности ластоногих – ларги и акибы в прибрежных водах Камчатки // Вопр. географии Камчатки. – 1967. – Вып. 5. – С. 25–31.
- Панина Г. К.** О питании сивуча и тюленей на Курильских островах // Изв. ТИНРО. – 1966. – Т. 58. – С. 23–40.
- Панина Г. К.** О питании морских котиков в районе Командорских островов // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 70. – С. 57–61.
- Пастухов В. Д.** Некоторые наблюдения над байкальской нерпой в условиях эксперимента // Тез. 4-го Всесоюз. совещ. по изуч. морских млекопитающих (16–18 сент. 1969 г., Калининград). – М., 1969. – С. 105–110.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. – М. : Мир, 1981. – 399 с.
- Пихарев Г. А.** Некоторые данные о питании лахтака // Изв. ТИНРО. – 1941а. – Т. 20. – С. 101–120.
- Пихарев Г. А.** Тюлени юго-западной части Охотского моря // Там же. – 1941б. – С. 61–97.
- Пихарев Г. А.** О питании акибы // Изв. ТИНРО. – 1946. – Т. 22. – С. 68–70.
- Плеханов П. А.** Определение возраста тюленей // Советский Север. – 1933. – Вып. 4, № 1.
- Плохинский Н. А.** Алгоритмы биометрии. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – 150 с.
- Пономарева Л. А.** Эвфаузииды северной половины Тихого океана, их распространение и экология массовых видов. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 139 с.
- Попов В. Н.** Гельминтологические данные о локальности популяций Охотской кольчатой нерпы // Морские млекопитающие: тез. 7-го Всесоюз. совещ. – Симферополь; М., 1978. – С. 268–269.
- Попов В. Н., Бухтияров Ю. А.** О возрастных изменениях питания и гельминтофауны ларги Охотского моря // Морские млекопитающие: тез. докл. 6-го Всесоюз. совещ. Ч. 2. – Киев : Наук. думка, 1975. – С. 62–64.

- Попов Л. А., Бухтияров Ю. А.** Некоторые материалы к биологии лахтака Берингова моря // Морские млекопитающие: тез. 7-го Всесоюз. совещ. – Симферополь; М., 1978. – С. 296–297.
- Разливалов Е. В.** Возрастно-половой состав побоек тюленей Охотского моря // Отчет / Мо ТИНРО. – 1980. – 256 с.
- Разливалов Е. В., Боброва Г. Г.** К вопросу о размножении лахтака Сахалинского залива // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит. – Архангельск, 1986. – С. 330–331.
- Разливалов Е. В., Бухтияров Ю. А.** Возрастно-половой состав побоек тюленей Берингова моря // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит: тез. докл. – Астрахань, 1982. – С. 306–307.
- Разливалов Е. В., Федосеев Г. А.** Динамика возрастного состава побоек тюленей в Охотском море // Там же. – С. 308–309.
- Садовов В. Н.** Материалы по биологии ластоногих Берингова моря (ЗРС «Заслоновов», 1984) // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1984–1985 гг. – М.: ВНИРО, 1986. – С. 73–81.
- Садовов В. Н.** Материалы по распределению и биологии ледовых форм тюленей Берингова моря в 1986–1988 гг. // Морские млекопитающие: сб. науч. тр. – М.: ВНИРО, 1990. – С. 29–48.
- Северцов С. А.** Динамика населения и приспособительная эволюция животных. – М.: Изд-во АН СССР, 1941. – 216 с.
- Слепцов М. М.** О биологии размножения ластоногих Дальнего Востока // Зоол. журн. – 1943. – Т. 12. – Вып. 2. – С. 109–128.
- Соболевский Е. И.** Значение морских млекопитающих в трофических цепях Берингова моря // Изв. ТИНРО. – 1983а. – Т. 107. – С. 120–132.
- Соболевский Е. И.** Морские млекопитающие Охотского моря, их распределение, численность и роль как потребителей других животных // Биол. моря. – 1983б. – № 5. – С. 13–20.
- Соболевский Е. И.** Распределение морских млекопитающих, их численность и роль как потребителей других животных в Японском море // Морские млекопит. Дальнего Востока. – Владивосток: ТИНРО, 1984. – С. 39–53.
- Соболевский Е. И.** Популяционная морфология ластоногих. – М.: Наука, 1988. – 215 с.
- Соколов А. С., Косыгин Г. М., Шустов А. П.** Строение легких и трахеи у беринговоморских ластоногих // Тр. ВНИРО. Т. 68; Изв. ТИНРО. Т. 62. – М.: Пищ. пром-сть, 1968. – С. 252–263.
- Тихомиров Э. А.** Распределение и миграции тюленей в водах Дальнего Востока // Тр. совещ. по биол. и промыслу морских млекопит. – М., 1961а. – С. 199–210. – (Тр. Ихтиол. комис. АН СССР; вып. 2).
- Тихомиров Э. А.** Расширять добычу ларги // Рыбная промышленность Дальнего Востока. – Владивосток. – 1961б. – № 2. – С. 10–12.
- Тихомиров Э. А.** Некоторые данные о распределении и биологии ларги в Охотском море в летне-осенний период и организация ее промысла // Изв. ТИНРО. – 1966а. – Т. 58. – С. 105–116.
- Тихомиров Э. А.** О размножении тюленей семейства Phocidae северной части Тихого океана // Зоол. журн. – 1966б. – Т. 45. – Вып. 2. – С. 275–281.
- Тихомиров Э. А.** Рост тела и развитие органов размножения северотихоокеанских настоящих тюленей // Тр. ВНИРО. Т. 68; Изв. ТИНРО. Т. 62. – 1968. – С. 216–243.
- Тихомиров Э. А.** О темпах воспроизводства северотихоокеанских тюленей // Морские млекопит.: сб. ст. – М.: Наука, 1969. – С. 208–213.
- Трухин А. М.** Материалы по биологии ларги Берингова моря // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1986–1987 гг. – М.: ВНИРО, 1988. – С. 38–43.
- Трухин А. М.** Материалы по биологии ледовых форм тюленей Охотского моря // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1989–1990 гг. – М.: ВНИРО, 1991. – С. 51–68.

- Трухин А. М.** Межгодовая динамика возрастной структуры кольчатой нерпы северо-западной популяции Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 121. – С. 127–129.
- Трухин А. М., Косыгин Г. М.** Материалы по распределению и численности ларги в заливе Петра Великого // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1986–1987 гг. – М.: ВНИРО, 1988. – С. 97–103.
- Федосеев Г. А.** Об эмбриональном, постэмбриональном росте и половом созревании Охотской кольчатой нерпы // Зоол. журн. – 1964. – Т. 43. – Вып. 8. – С. 1228–1235.
- Федосеев Г. А.** Возрастно-половой состав побоек охотской кольчатой нерпы как показатель возрастной структуры популяции // Морские млекопитающие. – М.: Наука, 1965а. – С. 105–112.
- Федосеев Г. А.** Питание кольчатой нерпы // Изв. ТИНРО. – 1965б. – Т. 59. – С. 216–223.
- Федосеев Г. А.** Половое созревание и темп размножения охотской кольчатой нерпы // Морские млекопитающие. – М.: Наука, 1965в. – С. 113–117.
- Федосеев Г. А.** Сравнительная характеристика популяций кольчатой нерпы в прибрежных водах Чукотского полуострова // Изв. ТИНРО. – 1965г. – Т. 59. – С. 194–212.
- Федосеев Г. А.** Экология размножения тюленей северной части Охотского моря // Там же. – 1965д. – С. 212–216.
- Федосеев Г. А.** О состоянии запасов и рациональном использовании тюленей Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1966. – Т. 58. – С. 129–135.
- Федосеев Г. А.** Сравнительная морфо-экологическая характеристика популяций кольчатой нерпы Охотского моря и прибрежных вод Чукотского полуострова: дис. ... канд. биол. наук. – Магадан, 1967. – 134 с.
- Федосеев Г. А.** Определение численности и обоснование нормы выбора кольчатой нерпы // Тр. ВНИРО. Т. 68; Изв. ТИНРО. Т. 62. – 1968. – С. 180–188.
- Федосеев Г. А.** Распределение и численность тюленей у Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 319–324.
- Федосеев Г. А.** Распределение и численность тюленей на детных и линных залежках в Охотском море // Исследов. морских млекопит. – Калининград, 1971. – С. 87–99.
- Федосеев Г. А.** Пространственная структура популяций и некоторые факторы численности охотоморских тюленей // Тез. 5-го Всесоюз. совещ. по морским млекопит. Ч. 1. – Махачкала, 1972. – С. 117–121.
- Федосеев Г. А.** Биологическая характеристика и обоснование норм добычи лахтака в Охотском море // Изв. ТИНРО. – 1973а. – Т. 86. – С. 148–157.
- Федосеев Г. А.** Морфо-экологическая характеристика популяций крылатки и обоснование охраны ее запасов // Изв. ТИНРО. – 1973б. – Т. 86. – С. 158–177.
- Федосеев Г. А.** Некоторые итоги и современные проблемы изучения ластоногих // Зоол. позвоночных. – М.: Изд-во ВИНТИ, 1974. – С. 87–137.
- Федосеев Г. А.** Краткие итоги основных исследований ледовых форм ластоногих в северной части Тихого океана в период 1971–1975 гг. // Сводный отчет по теме: «Состояние запасов, распределение и биология ластоногих и калана». – Магадан: Мо ТИНРО, 1975а. – С. 1–59.
- Федосеев Г. А.** Структура и динамика популяции ластоногих как основа регулирования их численности и промысла // Морские млекопит.: тез. докл. 6-го Всесоюз. совещ. – Киев: Наук. думка, 1975б. – С. 141–143.
- Федосеев Г. А.** Характеристика основных популяционных показателей динамики численности тюленей семейства Phocidae // Экология. – 1976. – № 5. – С. 62–70.
- Федосеев Г. А.** Внутривидовая и популяционная структура ледовых форм тюленей // Морские млекопит.: тез. 7-го Всесоюз. совещ. – Симферополь; М., 1978. – С. 337–339.
- Федосеев Г. А.** Материалы по аэровизуальному наблюдению за распределением и численностью ледовых форм тюленей, моржа и миграциями китов во льдах Берингова моря весной 1979 г. // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1978–1979 гг. – М.: ВНИРО, 1979. – С. 17–44.

- Федосеев Г. А.** Структура популяций и пространственно-временные группировки тюленей // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит.: тез. докл. – Астрахань, 1982. – С. 382–384.
- Федосеев Г. А.** Сезонные изменения пространственной структуры популяций ледовых форм тюленей // Биологические проблемы Севера: тез. 10-го Всесоюз. симп. Ч. 2. – Магадан, 1983. – С. 136–137.
- Федосеев Г. А.** Морфо-экологические различия в популяциях ларги и крылатки Берингова моря // Морские млекопит. Дальнего Востока. – Владивосток : ТИНРО, 1984а. – С. 108–120.
- Федосеев Г. А.** Популяционная структура, современное состояние и перспективы использования ледовых форм лаастоногих в северной части Тихого океана // Морские млекопит. – М.: Наука, 1984б. – С. 136–146.
- Федосеев Г. А.** О скоплении тюленей на образующихся льдах в декабре – январе в Охотском море // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1984–1985 гг. – М.: ВНИРО, 1986. – С. 81–88.
- Федосеев Г. А.** Влияние ледовых условий на формирование репродуктивных экотипов и пространственную структуру популяций ледовых форм лаастоногих северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. – 1997. – Т. 122. – С. 95–116.
- Федосеев Г. А., Бухтияров Ю. А.** Питание охотоморских тюленей // Тез. 5-го Всесоюз. совещания по морским млекопит. Ч. 1. – Махачкала, 1972. – С. 110–112.
- Федосеев Г. А., Волохов В. И.** Полиморфизм окраски в популяциях крылатки // Фенетика природных популяций: мат-лы 4-го Всесоюз. совещ. – М., 1990. – С. 289–290.
- Федосеев Г. А., Волохов В. И.** Сравнительный демографический анализ популяций крылатки // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана в 1989–1990 гг. – М.: ВНИРО, 1991. – С. 119–130.
- Федосеев Г. А., Ковалев А. Д.** Влияние ледовых условий на распределение и миграции охотоморских тюленей // Тез. 5-го Всесоюз. совещ. по морским млекопит. Ч. 1. – Махачкала, 1972. – С. 112–116.
- Федосеев Г. А., Минеев В. Н.** Сравнительная характеристика черепов кольчатой нерпы прибрежных вод Чукотки и Аляски // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит. – Архангельск, 1986. – С. 405–406.
- Федосеев Г. А., Назаренко Ю. И.** К вопросу о внутривидовой структуре кольчатой нерпы Арктики // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 70. – С. 143–150.
- Федосеев Г. А., Разливалов Е. В.** О равномерном распределении лимитов добычи тюленей по отдельным районам // Изучение, охрана и рац. использ. морских млекопит.: тез. докл. – Астрахань, 1982а. – С. 381–382.
- Федосеев Г. А., Разливалов Е. В.** Результаты аэровизуальных наблюдений за распределением и численностью охотоморских тюленей весной 1981 г. // Там же. – 1982б. – С. 380–381.
- Федосеев Г. А., Яблоков А. В.** Морфологическая характеристика охотской кольчатой нерпы // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44. – Вып. 5. – С. 759–765.
- Федосеев Г. А., Бухтияров Ю. А., Волохов В. И.** Материалы по структуре и воспроизводству популяций ледовых форм тюленей // Отчет / Мо ТИНРО. – 1985а. – С. 1–47.
- Федосеев Г. А., Бухтияров Ю. А., Волохов В. И., Разливалов Е. В.** Результаты исследований ледовых форм тюленей и моржа в северной части Тихого океана в 1981–1985 гг. // Сводный отчет / Мо ТИНРО. – 1985б. – С. 1–57.
- Федосеев Г. А., Бухтияров Ю. А., Волохов В. И., Разливалов Е. В., Лачугин А. С.** Аэроучет, анализ воспроизводства моржа и возрастно-полового состава охотоморских тюленей // Отчет / Мо ТИНРО. – 1992. – С. 1–65.
- Федосеев Г. А., Бухтияров Ю. А., Шамова Г. Г.** Сравнительный анализ краниологических признаков охотоморских тюленей в связи с изучением структуры их популяций // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58. – Вып. 4. – С. 570–581.

- Федосеев Г. А., Гольцев В. Н., Косыгин Г. М.** Аэровизуальный учет тюленей на ценных залежках в Охотском море // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 70. – С. 107–113.
- Федосеев Г. А., Разливалов Е. В., Боброва Г. Г.** Распределение и численность ледовых форм ластоногих на льдах Берингова моря в апреле и мае 1987 г. // Науч.-исслед. работы по морским млекопит. северной части Тихого океана. – М.: ВНИРО, 1988. – С. 44–70.
- Федосеев Г. А., Разливалов Е. В., Волохов В. И., Лачугин А. С., Бухтияров Ю. А., Кашина Р. С.** Результаты аэроучета и анализа состава побоек ледовых форм ластоногих // Отчет / Мо ТИНРО. – 1989. – С. 1–60.
- Фрейман С. Ю.** Распределение ластоногих в морях Дальнего Востока // Тр. ВНИРО. – 1936. – Т. 3. – С. 157–160.
- Чапский К. К.** Отряд ластоногих // Млекопитающие фауны СССР. Ч. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 147–176, 895–964.
- Чапский К. К.** Современные данные о таксономическом составе тюленей рода *Phoca* // Тез. докл 3-го Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопит (сентябрь 1966 г., Владивосток). – М.; Л., 1966. – С. 56–57.
- Чапский К. К.** Морфолого-таксономическая характеристика пагетодной формы ларги Берингова моря // Тр. ПИНРО. – 1967. – Вып. 21. – С. 147–175.
- Чугунков Д. И.** Наблюдения за пятнистым тюленем уткинского лежбища // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 70. – С. 154–168.
- Чугунков Д. И., Добрынина М. В., Андриенко П. В.** Травмирование ларгами лососей // Морские млекопит. Дальнего Востока. – Владивосток: ТИНРО, 1984. – С. 31–38.
- Чучукалов В. И., Кузнецова Н. А., Напазаков В. В.** Сезонное распределение эвфаузиид в Беринговом, Охотском морях и прилежащих водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 256–281.
- Шмакова Г. Г.** Сезонные и возрастно-половые изменения линьки охотоморских тюленей // Морские млекопит.: тез. докл. 7-го Всесоюз. совещ. – Симферополь; М., 1978. – С. 358–359.
- Шмакова Г. Г.** Морфо-экологическая характеристика крылатки из южной и северо-западной части Охотского моря // Отчет / Мо ТИНРО. – 1979. – С. 5.
- Шунтов В. П., Волков А. Ф., Темных О. С., Дулепова Е. П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО, 1993. – 423 с.
- Шунтов В. П., Радченко В. И., Дулепова Е. П., Темных О. С.** Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. – 1997. – Т. 122. – С. 3–15.
- Шустов А. П.** Некоторые черты биологии и темпы размножения крылатки Берингова моря // Изв. ТИНРО. – 1965а. – Т. 59. – С. 183–192.
- Шустов А. П.** О влиянии промысла на состояние берингоморской популяции крылатки // Изв. ТИНРО. – 1965б. – Т. 59. – С. 171–178.
- Шустов А. П.** Питание крылатки в Беринговом море // Там же. – 1965в. – С. 178–183.
- Шустов А. П.** Распределение крылатки в Беринговом море // Морские млекопитающие: сборник. – М.: Наука, 1965г. – С. 118–121.
- Шустов А. П.** Биология полосатого тюленя – крылатки (*Histrifoca fasciata* Zimm.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Магадан, 1967. – 16 с.
- Шустов А. П.** Опыт количественного аэровизуального учета тюленей в северо-западной части Берингова моря // Морские млекопит. – М.: Наука, 1969а. – С. 111–126.
- Шустов А. П.** Относительный показатель и возможные факторы смертности берингоморской крылатки // Там же. – 1969б. – С. 83–92.
- Шустов А. П.** Географическая изменчивость крылатки // Изв. ТИНРО. – 1970а. – Т. 70. – С. 138–148.
- Шустов А. П.** Суточная динамика залежек тюленей в Охотском море // Там же. – 1970б. – С. 284–288.

- Шустов А. П.** Анализ промыслового возврата беринговоморских крылаток, родившихся в первый год массового промысла // Морские млекопит. Ч. 2: тез. 6-го Всесоюз. совещ. – Киев: Наук. думка, 1975. – С. 180–182.
- Шустов А. П.** Вариации окраски беринговоморской крылатки // Морские млекопит. : тез. докл. 7-го Всесоюз. совещ. – Симферополь; М., 1978. – 360 с.
- Шустов А. П., Яблоков А. В.** Сравнительно-морфологическая характеристика гренландского и полосатого тюленя // Тр. ПИНРО. – 1967. – Т. 21. – С. 51–59.
- Яблоков А. В.** Изменчивость млекопитающих. – М.: Наука, 1966. – 363 с.
- Яблоков А. В.** Популяционная биология. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.
- Allen J. A.** List of Mammals collected on Alaska by the Andrew J. Stone-Expedition of 1901 // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. – 1902. – Vol. 16.
- Bigg M. A.** The harbor seal in British Columbia // Fish Res. Board Can. Bull. – 1969. – Vol. 172. – P. 1–33.
- Bishop R. H.** Reproduction, age determination, and behavior of the harbor seal // *Ph. vitulina*, in the Gulf of Alaska: M. S. Thesis. – Fairbanks: Univ. Alaska, 1967. – P. 121.
- Braham H. W., Burns J. J., Fedoseev G. A., Krogman B. D.** Habitat partitioning by ice-associated pinnipeds: Distribution and density of seals and Walruses in the Bering Sea, April, 1976 // Soviet-American Cooperative Research on Marine Mammals. Vol. 1. Pinnipeds / eds. F. H. Fay, G. A. Fedoseev. – NOAA (USA), 1984. – P. 25–48.
- Burns J. J.** The Pacific bearded seal // Alaska Dept. Fish and game. Juneau. – 1967. – P. 1–66.
- Burns J. J.** Remarks on the distribution and natural history of pagophilic pinnipeds in the Bering and Chukchi seas // J. Mammology. – 1970. – P. 445–454.
- Burns J. J.** Ice seals // Marine Mammals of Eastern North Pacific and Arctic waters / ed. by Delphine Halcy. – 1986. – P. 217–229.
- Burns J. J., Frost K. J.** The natural history and ecology of the bearded seal // Final rep., contract No. 02-5-022-53, Res. Unit 230, Environment Assessment of the Alaskan Continental Shelf Environmental Assessment Program. Boulder. – 1979. – P. 1–77.
- Burns J. J., Fay F. H., Fedoseev G. A.** Craniological analysis of harbor and spotted seals of the North Pacific Region // Soviet-American cooperative Res. in Marine Mammals. Vol. 1. Pinnipeds / eds. F. H. Fay, G. A. Fedoseev. – NOAA (USA), 1984. – P. 5–16.
- Fedoseev G. A.** Ecotypes of the ringed seal (*Phoca hispida* Shreber, 1777) and their reproductive capabilities // Biology of the seals Rapp. P.-V. Reuni. Cons. Int. Explor. Mer / eds. K. Ronald, A. W. Mansfield. – 1975. – Vol. 169. – P. 156–160.
- Fedoseev G. A.** Population Biology of Ice-Associated Forms of Seals and Their Role in the Northern Pacific Ecosystems. – М., 2000. – 271 p.
- Finley K. J., Miller G. W., Davis R. A., Koski W. R.** A distinctive large breeding population of the ringed seals (*Phoca hispida*) inhabiting the Baffin Bay pack ice // Arctic. – 1983. – Vol. 36. – P. 162–173.
- Frost K. J., Lowry L. F.** Feeding of ribbon seals (*Phoca fasciata*) in the Bering Sea in Spring // Can. J. Ecol. – 1980. – Vol. 58. – P. 1601–1607.
- Johnson M. L., Fiscus C. H., Ostenson B. T., Barbour M. L.** Marine mammals // Environment of the Cape Thompson Region, Alaska. (U. S). At. Energy Comm. Div. Tech. Inf. Ext., oak Ridge, TN. – 1966. – P. 887–924.
- Kenyon K. W.** Aerial surveys of marine mammals in the Bering sea, 6–16 April 1972 // Rep. Bureau of sport fisheries and wildlife marine mammals substation naval support activity. – Seattle; Wash. (U. S.), 1972. – P. 1–79.
- King J. E.** Seals of the world. – London, 1964. – 154 p.
- McLaren I. A.** The biology of the ringed seal (*Phoca hispida* Shreber) in the eastern Canadian arctic // Bull. Fish. Res. Board Can. – 1958. – Vol. 118. – P. 1–97.
- Lowry L. F., Frost K. J.** Feeding and trophic relationships of phocid seals and walruses in the Eastern Bering Sea // The Eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources. – NOAA, 1981. – Vol. 2. – P. 813–824.
- Lowry L. F., Frost K. J., Burns J. J.** Food of ringed seals and Bowhead whales near Point Barrow, Alaska // Can. Field-Nat. – 1978. – Vol. 92 (1). – P. 17–25.

- Lowry L. F., Frost K. J., Burns J. J.** Potential resource competition in the southeastern Bering Sea: Fisheries and phocid seals // Proc. 29 the Alaska Conf. – Fairbanks, 1979. – P. 287–296.
- Lowry L. F., Frost K. J., Burns J. J.** Feeding of bearded seal in the Bering and Chukchi seas and tropic interaction with pacific walruses // Arctic. – 1980. – Vol. 33. – P. 330–342.
- Naito P., Oshimo.** The variation in the development of pelage of the Ribbon seal with reverence to the systematic // Sci. Rept. Whales Res. Inst. – 1976. – No. 28. – P. 187–197.
- Nelson R. R., Burns J. J., Frost K. J.** The bearded seal (*Erignathus barbatus*) // Division of Game Alaska Department of Fish and Game. – 1982. – P. 1–13.
- Scheffer V. B.** Seals, sea lion and walruses // Review of the Pinnipedia. – California: Stanford Univ., 1958. – P. 1–179.
- Smith T. G.** The ringed seal, *Phoca hispida*, of the Canadian western Arctic // Can Bull. of Fisheries and Aquatic Sciences. – Ottawa. – 1987. – No. 216. – P. 1–81.
- True F. W.** Osteological characters of the genus *Histiophoca* // Am. Nat. – 1883. – 17. – P. 417–426.
- Winge H.** Pinnipedia // The interrelationships of the mammalian genera: transl. from Danish. – Copenhagen: C. A. Ritzel, 1941. – Vol. 2.
- Zimmerman E. A. W. von.** Geographische Geschichte des Menschen, und der allgemein verbreiteten vierfussigen Thiere... – Leipzig. – Vol. 3. – S. 1783.

Научное издание

ФЕДОСЕЕВ Геннадий Александрович

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ЛЕДОВЫХ ФОРМ ТЮЛЕНЕЙ
И ИХ РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

Технический редактор **П. В. Григорьев**

Корректор **Ю. В. Дитюкова**

Компьютерная правка, верстка, оригинал-макет **М. В. Сабировой**

Фото на обложке **В. Н. Бурканова**

Подписано в печать 10.01.2006 г. Формат 70×100/16. Бумага писчая «Люкс». Гарнитура «Таймс».
Усл. п. л. 14,6. Уч.-изд. л. 16,3. Тираж 100 экз. Заказ 31.

Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии.
685000, Магадан, ул. Портовая, 36/10

Отпечатано с оригинала-макета в МПО СВНЦ ДВО РАН. 685000, Магадан, ул. Портовая, 16.
Обложка отпечатана в ОАО «МАОБТИ». 685000, Магадан, пл. Горького, 9