

УДК 599.537; 574.38; 575.858

Плотоядные или рыбоядные: критические заметки к проблеме исследований популяционной структуры косаток*A. И. Болтнев*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва
E-mail: aboltnev@vniro.ru

Дан критический анализ публикаций исследователей по выделению симпатрических «резидентных рыбоядных» и «транзитных плотоядных» популяций у косаток *Orcinus orca*. Проанализированы методы исследований косаток, включая визуальные наблюдения, фотоидентификацию, фенетический, генетический и изотопный анализ и др. Показано, что границы определённости результатов зависят от применяемых методов исследования. Показано также, что вывод о симпатрических «резидентных рыбоядных» и «транзитных плотоядных» популяциях у косаток лежит за пределами границ определённости использованных методов исследования. Высказано предположение, что экотипы питания косаток являются сезонной характеристикой их поведения. Высокая скорость передвижения косаток (до 100 км в сутки и более) требует ревизии правомерности использования терминов «резидентные» и «транзитные» для характеристики поведения косаток, поскольку отказ от этих терминов поставит под сомнение правомерность выделения рыбоядных и плотоядных экотипов питания косаток. Популяционная структура косаток остается по-прежнему невыясненной. Необходимо продолжать изучение особенностей биологии, распределения и поведения косаток с привлечением методов спутникового прослеживания их миграций, а также продолжать сбор проб тканей косаток для генетических исследований с целью увеличения репрезентативности данных.

Ключевые слова: экотипы, популяции, плотоядные транзитные и рыбоядные резидентные косатки *Orcinus orca*, методы исследований и границы определенности.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время исследователи выделяют у косаток *Orcinus orca* (L., 1758) несколько экотипов, различающихся особенностями их питания. Методологической основой для таких выводов послужили этологические наблюдения за косатками, идентифицированными на основе сравнения их фотографий [Bigg et al., 1983]. С помощью этого метода были выделены экотипы «резидентных рыбоядных» и «транзитных плотоядных» косаток [Bigg et al., 1990].

Позднее к ним добавили экотип оффшорных косаток с неопределенным типом питания [Ford et al., 2000]. При этом исследователи указывают на устойчивость этих экотипов во времени и даже заявляют о длительной репродуктивной их изоляции, позволяющей им говорить о существовании устойчивых популяций, разделяющихся по типу питания.

Так, Форд с соавторами [Ford et al., 1998; Baird, Whitehead, 2000] отметил, что выделение экотипов было проведено в основном на

основании поведения косаток при различных способах охоты и при минимальных сведениях о составе пищи тех или иных экотипов, и предпринял целенаправленную попытку изучения состава пищи косаток обоих экотипов. В результате он пришел к выводу о существовании двух симпатических популяций косаток в прибрежных водах Британской Колумбии.

В северо-восточной Атлантике также выделены два экотипа косаток — питающиеся рыбой (сельдью и скумбрией) и тюленями [Foote et al., 2013], в антарктических водах [Durban, Pitman, 2012] выделили четыре экотипа (A, B, C, D), питающиеся, соответственно, малыми полосатиками (тип A), тюленями (тип B — крупные косатки «пакового льда») и пингвинами (тип B — мелкие косатки пролива Жерлаш), рыбой (тип C, самые мелкие косатки) и патагонским клыкачом (тип D, держатся в открытом море).

О двух экотипах «резидентных рыбоядных» и «транзитных плотоядных» косаток в водах Дальнего Востока сообщают также российские исследователи [Burdin et al., 2004], и также, вслед за канадскими специалистами, признают их двумя репродуктивно обособленными симпатическими популяциями [Филатова и др., 2014].

Однако у многих исследователей такое утверждение вызывает закономерное возражение, поскольку противоречит одному из основных эволюционных механизмов, обеспечивающих адаптацию морских млекопитающих к меняющимся условиям среды — пластичности в питании. Широкий спектр питания даёт возможность переходить от одного вида жертв к другому в зависимости от региона обитания, обилия жертв, их многолетней динамики и других условий среды. Это хорошо показано для северного морского котика, углубленное изучение которого проводилось согласно научным программам четырёхсторонней конвенции по сохранению котиков северной части Тихого океана [Панина, 1970, 1971, 1978; Wada, 1971; Махныр и др., 1984; Kajimura, 1984; Perez, Bigg, 1986; Antonelis et al., 1997; Кузин, 1998; Болтнев, 2011], но характерно также и для других видов морских млекопитающих [Rand, 1959; Spalding, 1964; Gentry, Johnson, 1981; Kajimura, Loughlin,

1988; Antonelis et al., 1990; Alverson, 1991; Boyd et al., 1994; Блохин и др., 2011]. Деградация кормовой базы приводит к проблемам в популяциях морских млекопитающих — наблюдаются снижение уровня воспроизводства, истощение животных и повышенная их смертность [Spalding, 1964; Gentry, Johnson, 1981; Perez, Bigg, 1981; Gentry et al., 1986; Kajimura, Loughlin, 1988; Trilmich, Ono, 1991; Alverson, 1991; Boyd et al., 1994; Perez, 1995]. При возникновении пищевой специализации значительно сужается степень адаптации животного к среде, в случае деградации кормовой базы последствия для таких видов могут быть катастрофическими.

Безусловно, это логическое утверждение не является доказательством того, что специализации в питании в том или ином виде не может существовать. Однако необходимость следования установленным на настоящий момент фундаментальным биологическим закономерностям выдвигает повышенные требования для доказательства утверждений, противоречащих этим закономерностям.

Косатки являются одними из самых эволюционно приспособленных хищников морей и океанов (морфологически, физиологически, экологически), они — вершина пищевой цепи в морских экосистемах. В океане у косаток отсутствуют враги, способные ограничить их в питании тем или иным способом. Если принять, что специализация в питании косаток существует (плотоядные или рыбоядные), то причины её не вполне понятны и не поддаются логическому объяснению. В данной работе мы попытались проанализировать методы исследования экологии косаток в попытке разобраться в правомерности выделения экотипов питания и поведения косаток, а также критически оценить уровень (статус) различий в экотипах питания косаток, если они действительно достоверно существуют.

Методы исследований и границы определённости результатов

Одной из важных характеристик метода исследований являются границы определённости результатов, которые нужно учитывать, чтобы не допустить ошибочных интерпретаций собственных результатов. Рассмотрим с этой точ-

ки зрения границы определённости различных методов исследований.

Во-первых, *метод визуальных наблюдений*. При визуальных наблюдениях фактом становится лишь зафиксированное наблюдателем явление, в то время как другое событие, имеющееся в реальности, но не зафиксированное наблюдателем, фактом в его исследованиях не является. Так, Форд с соавторами [Ford et al., 1998] установили, что некоторые косатки концентрируются в прибрежных бухтах и заливах вблизи устьев рек, наблюдаются здесь с мая по октябрь и питаются рыбой (в основном идущими на нерест лососёвыми). Однако вывод авторов исследования о том, что это «популяция резидентных рыбоядных косаток», лежит явно за пределами границ определённости методов исследования. Авторы исследования не видели, чтобы «резиденты» (о неудачности этого термина — ниже) поедали тюленей и дельфинов. Однако это не является доказательством, что косатки данной группы («резиденты») ими не питаются вообще (тем более, что исследователями были зафиксированы атаки на морских млекопитающих, однако они были нерезультативными). В первую очередь потому, что нет ответа на вопросы: где эти косатки распределяются в зимний период и чем питаются в это время.

Метод фотоидентификации также имеет свой уровень неопределенности, который зависит от попавших в объектив фотоаппарата деталей, — в случае ярко выраженных травм (что бывает нечасто) идентификация животного может быть достоверной, практически на уровне 100%. В случае же использования для фотоидентификации естественной окраски животного, например, формы одного из цветовых пятен, уровень достоверности идентификации будет ниже — это зависит от снимаемых частей тела животного, угла съёмки, освещённости, качества фотоснимка и т.п. К сожалению, исследователи часто забывают сообщать в публикациях об уровне достоверности результатов фотоидентификации, который может быть определён статистически по результатам анализа фотоснимка несколькими независимыми наблюдателями.

С фотоидентификацией неразрывно связан метод фенетического анализа, материалом

для которого чаще всего служат те же самые фотографии животных. В качестве маркера для этого метода используются параметры окраски у косаток — форма и цвет пятен. Эванс и Яблоков [1978] по результатам анализа данных китобойного промысла выделяют от 3 до 11 вариантов по каждому из 14 элементов окраски косаток. Надо понимать, что форма пятен не является дискретным признаком, определить на сколько градусов (миллиметров) отличается или совпадает направление завитка у данного пятна на двух разных фотографиях косатки, сделанных под разными углами съёмки и в разных условиях, достаточно сложно. Поэтому каждый исследователь может предложить либо свою систему градации типов пятен у косатки по их форме и окраске, либо относить конкретное животное к разным типам окраски. При этом ошибка отнесения того или иного животного к конкретному варианту окраски увеличивает частоту одного фена, одновременно уменьшая частоту другого фена, т.е. статистическая погрешность удваивается. Надо подчеркнуть, что представление в публикации фенотипических признаков с показателями вариации или статистической ошибкой оценки заставит исследователя с осторожностью относиться к выводам, сделанным на основе их частотного распределения у разных групп животных, и чётко представлять границы определённости этих выводов. Однако исследователи часто дают частоты фенотипических признаков без указания показателей их вариации, в лучшем случае ограничиваясь указанием на достоверность статистических различий фенотипических признаков, если таковая наблюдается.

Так, Байрд и Стэси [Baird, Stacey, 1988] выделили у северо-американской тихоокеанской косатки ($n = 372$) пять типов окраски пятна за спинным плавником и показали, что у рыбоядных косаток тихоокеанского побережья Канады и Аляски встречались седловидные пятна всех пяти типов, но преобладали пятна типа «с» (67%), в то время как у плотоядной косатки в большинстве случаев встречалось пятно типа «с» (91%) и изредка пятно типа «е». При этом авторы подчёркивают, что достоверные различия по частотам распределения фенотипических признаков были обнару-

жены не только между резидентными и транзитными косатками, но и практически между всеми группами резидентов, включая достоверные различия между некоторыми «кланами» «северных» резидентов.

В данном случае авторами получены результаты с высокой степенью неопределённости, использование статистических методов сравнения результатов лишь затушевывает эту неопределенность и играет с исследователями злую шутку, создавая видимость репрезентативности выборки и достоверности результатов. Из всего комплекса достоверных различий в частотах фенотипических признаков косаток можно выбрать любой, что авторы и делают, подчеркивая различия между транзитными и резидентными и опуская различия между кланами одной группы косаток. Там же, в табл. 2 данной работы [Baird, Stacey, 1988] даны сведения о частотах распределения фенотипических признаков по окраске седловидного пятна в каждом стаде (фактически это группа особей с близкородственными связями — семья) с численностью, редко превышающей 20–30 косаток. Можно видеть, что среди кланов «резидентных» косаток по частотам распределения практически каждое стадо отличается от другого такого же стада, а некоторые стада «резидентных» косаток имеют такое же распределение фенотипических признаков, как и стада «транзитных» косаток. Разумеется, не все различия будут статистически достоверными, поскольку объём выборки недостатчен — обычно численность отдельного стада косаток редко бывает выше 10–15 особей. Поэтому репрезентативные данные для каждого отдельного стада получить практически невозможно — выборка для статистических сравнений будет слишком мала. А любая агрегация выборочных данных может привести к искаженным выводам.

Изотопный анализ. Рассмотрим метод изотопного анализа, постулирующий более высокий трофический уровень у животных, имеющих повышенное содержание изотопа азота ^{15}N . Какова степень определённости/неопределенности результатов, полученных с его помощью? Во-первых, о самом методе изотопного анализа. Метод изотопного анализа разработан для исследования палеонтоло-

гических находок с целью разделения травоядных и плотоядных животных [Schoeninger, 1985; DeNiro, 1987; Schwarcz, Schoeninger, 1991; Schoeninger, Moore, 1992]. В литературе до настоящего времени нет достаточно серьёзно проработанных методических исследований, которые позволили бы обосновать возможность применения этого метода для выявления более тонких различий, таких как «рыбоядность» и «плотоядность» [Koch et al., 1994; Koch, 1998; Kelly, 2000].

Для того, чтобы использовать этот метод для экологических исследований, таких как оценка «рыбоядности» и «плотоядности» косаток, необходимо сначала ответить на ряд существенных вопросов:

- 1) Какова возрастная, сезонная и пространственная изменчивость этого параметра у животных одного трофического уровня?

- 2) Изменяется ли содержание азота ^{15}N в тканях лабораторных животных при кормлении их разной пищей (рыбой и мясом)?

Анализ имеющейся методической литературы показал, что ответить на все эти вопросы мы, к сожалению, пока не можем. Лишь в последнее время появляются исследования содержания изотопа азота ^{15}N в вибрисах ластоногих, которые свидетельствуют об изменчивости этого параметра в зависимости от возраста животного, района его питания и других параметров среды. Содержание азота ^{15}N в вибрисах сивуча было максимальным (24‰) в период молочного питания, резко снижалось, примерно до 13‰, при переходе на самостоятельное питание и вновь повышалось в возрасте 3–5 лет до 17–22‰ [Rea, 2016]. С возрастом животного содержание изотопа азота ^{15}N менялось в каждом последующем участке вибрис, что с учётом высокой миграционной активности сивуча свидетельствует о географическом влиянии на этот параметр.

На основании изложенного можно заключить, что метод изотопного анализа использовать для решения конкретных экологических вопросов пока преждевременно, уровень неопределенности результатов исследования при его применении не снижается, а сами результаты исследований нельзя признать репрезентативными. Этот наш вывод подтверждается тем, что содержание азота ^{15}N и у резидентной

рыбоядной косатки южного побережья Северной Америки (16,1–17,3%), и у охотоморской плотоядной косатки (16,8 + 0,8%) было практически одинаковым [Krahn et al., 2007; Филатова и др., 2014].

Генетический анализ. Может ли помочь генетический анализ для снижения уровня неопределенности в исследовании популяционной структуры вида? Точность (чувствительность) метода высока — генетический анализ позволяет определить принадлежность данной пробы к конкретному животному, установить отцовство или материнство. Это используется, например, для мечения на рыболовных заводах для оценки выживаемости и возврата рыб. Проводится апробация метода для оценки численности тихоокеанского моржа [Lemons et al., 2016].

Высокая точность метода генетического анализа создает иллюзию, что отсутствует необходимость использования общих знаний об особенностях биологии и распределения особей в ареале вида для интерпретации результатов этого анализа. Исследователи почему-то решили, что достаточно просто сравнить результаты генетического анализа проб тканей нескольких животных, чтобы отнести одних из них к одной популяции, других — к другой. При этом совершенно не учитывается именно высокая чувствительность генетического метода, которая в принципе позволяет найти достоверные отличия при сравнении любых двух выборок из популяции, если не по одним, так по другим локусам ДНК.

Особенностью косаток является тот факт, что они держится семейными группами, редко объединяются в «стада» из нескольких семей и «кланы» (несколько стад). Генетический анализ в какой-то степени можно сравнить с методом дактилоскопии в криминалистике — легко можно опознать отдельную особь, чуть труднее «семейные» связи, но при переходе к популяционным сравнениям возникнут значительные сложности, поскольку каждая малая группа косаток на основе генетических данных может быть интерпретирована как «отдельная популяция». В этом случае для решения проблемы выяснения популяционной структуры вида потребуется значительное увеличение выборки для генетического анализа.

А получение огромного массива генетических данных потребует сознательного решения исследователя, где и по каким причинам провести границы той или иной популяции. И это решение должно быть основано на уже имеющихся биологических данных.

О необходимости учитывать все имеющиеся биологические данные при отборе проб для проведения генетических исследований с целью выяснения популяционной структуры вида указывает Л. А. Животовский [2016]. Он подчеркивает, что изначально необходимо на основе известных данных по биологии и особенностям распределения объекта выделить эко-географические единицы внутри вида, чтобы достичь репрезентативности выборки, затем по результатам этой работы проводить сравнения данных генетического анализа проб. В противном случае генетический анализ популяционной структуры вида может привести к ошибочным выводам.

Анализ существующих публикаций по результатам генетических исследований косаток показывает имеющиеся неопределенности в выводах о их популяционной структуре. О низкой изменчивости косаток свидетельствуют результаты анализа митохондриальной ДНК [Hoelzel et al., 2002]. Фут с соавторами [Foote et al., 2013] относят к одному генетическому кластеру норвежских «сельдеядных» косаток и грекландских «плотоядных», а попытка проследить степень родства по генетическим данным «разносит» плотоядных косаток на разные ветви «эволюционного дерева». Результаты этого анализа [Foote et al., 2013] подводят нас к выводу о том, что не экотипы питания являются главным фактором генетических различий, найденных у разных группировок косаток. Для интерпретации этих различий нужна, видимо, другая гипотеза.

Таким образом, генетический анализ проб пока не добавляет ясности и не снижает неопределенности в исследованиях популяционной структуры косаток.

Спутниковое мечение. При решении конкретных задач полученные с помощь мечения сведения имеют низкий уровень неопределенности и дают возможность более глубокого понимания биологии косаток. Оказалось, что меченные косатки имеют очень высокую

суючную скорость передвижения (до 250 км в сутки) и могут проявлять разные типы поведения в зависимости от района нагула. В каких-то районах они могут находиться в течение одной-двух недель, проявляя «резидентный» тип поведения, затем могут совершать длительные переходы как «транзитные» или «оффшорные» косатки, затем от нескольких недель до месяца вновь оставаться в каком-то районе [Matthews et al., 2011; Boltnev et al., 2016]. Таким образом, с помощью этого метода удалось показать, что термины «резидентная», «транзитная» и «оффшорная» не являются популяционными характеристиками, а всего лишь описывают стадии миграционного поведения косаток. А поскольку термины «резидентная» и «рыбоядная», «транзитная» и «плотоядная» попарно связаны друг с другом, то возникает закономерное предположение, что «плотоядность» и «рыбоядность» является лишь сезонной характеристикой поведения косаток.

Анализ содержимого желудков косаток. Этот метод позволяет получить вроде бы полностью достоверную картину. Однако при этом методе неучтёнными могут быть объекты, полностью растворяющиеся в пищеварительном тракте косаток, такие как медузы, водоросли, если они являются объектами питания. В научной литературе имеется целый ряд сообщений о содержимом желудков косаток, добывших во время китобойного промысла. Использование этих данных позволяет скорректировать визуальные наблюдения за питанием косаток.

Исследователи отмечают, что чаще всего желудки косаток, добывшие во время китобойного промысла, содержали остатки морских млекопитающих и рыб одновременно [Зенкович, 1938, 1947; Томилин, 1957; Земский, 1962; Земский, Будыленко, 1970]. Остатки рыб и морских млекопитающих одновременно находят и в настоящее время в желудках выброшенных на берег косаток [Best et al., 2010]. Сотрудник МагаданНИРО А.И. Грачев в 2011 г. в Тауйской губе наблюдал группу косаток из 5 особей, которая одновременное корнилась рыбой и ларгой [личное сообщение].

Обсуждение

По результатам рассмотрения современных методов исследования косаток постараемся

критически оценить выводы о популяционном статусе косаток, выделенных по экотипам питания.

Сначала рассмотрим работу А.М. Бурдина с соавторами [2004] сообщившего о «резидентных рыбоядных» косатках Авачинского залива на Камчатке. Наблюдения проводились в течение 5 летних сезонов 1999–2003 гг., косатки идентифицировались по фотографиям. Всего идентифицирована 121 косатка. В качестве доказательства своих выводов о «рыбоядных резидентных» косатках Авачинского залива авторы приводят следующие аргументы:

- «...отдельные особи и группы косаток многократно встречаются в районе Авачинского залива как в течение одного сезона, так и из года в год»;
- «Косатки наблюдались кормящимися рыбой...»;
- «Мы ни разу не видели косаток, атакующих ларгу, белокрылых морских свиней, китов Минке и кашалотов, обитающих в этом районе»;
- «В Авачинском заливе нами были записаны диалекты косаток, сходные по структуре и сложности с диалектами «резидентных» косаток из восточной части Тихого океана...».

Начнем с последних аргументов. Мы не будем касаться акустических эхограмм косаток — они также индивидуальны у животных как и рисунок папиллярных линий у человека, анализировать и группировать их с целью выделения отдельных группировок также трудно со всеми вытекающими последствиями.

Что же касается атак косаток на обитающих в этом районе других морских млекопитающих, то в этом районе их численность весьма низка, поэтому зафиксировать атаки косаток на них в этом районе весьма проблематично. Кроме того, сам метод визуальных наблюдений, как мы указывали выше, подразумевает доказательным лишь факт наблюдаемого явления, но не факт отрицания незафиксированного явления. То есть, если авторы не наблюдали питание косаток морскими млекопитающими, то это не является доказательством, что они не питаются морскими млекопитающими в Авачинском заливе — даже в летний период, когда наблюдения проводились, не говоря уже об остальных трёх сезонах года.

Теперь о питании рыбой косаток. Было бы странно, если бы в период лососёвой пущины касатки избегали питаться одним из своих излюбленных объектов — лососями. Камчатка — богатейший рыбный край, здесь добывается треть российского улова рыбы [Антонов, 2011]. Добыча лососей во время их рунного хода в реки будет явно менее энергетически затратной для косаток, чем преследование морских млекопитающих с неизвестным результатом.

И наконец, о «резидентности» косаток Авачинского залива. Как показало спутниковое мечение, косатки — очень подвижные животные. Скорость их перемещения около 160 километров в сутки, а на длительных переходах к местам зимовки может достигать 250 км/сут [Matthews et al., 2011]. Наши работы в Охотском море [Болтнев и др., 2017] показали, что косатки, помеченные в заливе Екатерины на юге Охотского моря после завершения рунного хода лососей на нерест быстро уходили в другие районы за многие сотни километров вплоть до Пенжинской губы на севере Охотского моря. Могут возразить, что это охотские «плотоядные» косатки имеют такую подвижность. Однако косатки южной резидентной «рыбоядной» популяции Северной Америки также совершают периодические почти тысячекилометровые перемещения вдоль побережья от Ванкувера до Калифорнии [NOAA].

В этих условиях просто ссылки на многократные встречи косаток в Авачинском заливе явно недостаточно для признания их «резидентами» в этом районе. С такой же вероятностью эти косатки могли бы быть признаны «резидентами» Первого Курильского пролива или Усть-Камчатского залива, или даже о. Карагинского, если бы пункт наблюдения исследователи организовали в одном из этих районов. В свете этих данных термин «резидентные» вряд ли следует считать удачным для характеристики поведения косаток.

Таким образом, факторы неопределенности в работе Бурдина с соавторами [2004] слишком велики — авторы вели наблюдения за косатками лишь в те периоды, когда они точно питаются рыбой (рунний ход лососей), в тех местах, где численность морских млекопитающих низка, а численность рыбных запасов вы-

сока (Авачинский залив), при этом применяли методы, уровень неопределенности у которых высок (фотоидентификация, акустические исследования).

Надо отметить, что исследователи сами понимают необходимость подтверждения своих выводов и предпринимают в этом направления определенные усилия. Так, в работе О. А. Филатовой с соавторами [2014] уже предпринята попытка привлечения других методов исследования для подтверждения существования различий между косатками по экотипам питания, а именно — генетический анализ, изотопный анализ и анализ фенетических признаков. Однако в работе, на наш взгляд, нарушена логика исследований. Вместо того, чтобы на основе результатов предварительных наблюдений выделить определенные группы косаток, затем взять пробы из этих групп и сравнить методом генетического анализа, делается всё наоборот. Сначала случайным образом собираются пробы, делается их генетический анализ, по его результатам выделяются два кластера, которые после статистических сравнений признаются репродуктивно изолированными. В результате 4 косатки из Авачинского залива, которые по заявлению авторов питались только рыбой [Филатова и др., 2014], становятся репродуктивно изолированными от других 37 косаток Авачинского залива, которые также питаются только рыбой. Аналогично и по косаткам Командорских о-вов, две из которых становятся репродуктивно изолированными от 9 других. То, что подобный подход может привести к искаженным выводам, уже отмечалось в научной литературе [Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016]. Кроме того, мы уже отмечали, что при высокой чувствительности генетического метода достоверные различия можно найти между любыми двумя группами животных, особенно на малых выборках. При объёме выборки в 67 проб делать вывод о репродуктивной изоляции двух кластеров, на которые распадаются пробы на основе генетического анализа, по крайней мере, преждевременно. Выводы необходимо подтвердить другими данными.

Какие же материалы авторы приводят в подтверждение результатов генетического анализа? Во-первых, достоверные различия

между двумя кластерами в содержании изотопа азота ^{15}N . Однако, как мы указывали выше, эти различия могут быть следствием неучтённых факторов — возрастных или пространственных изменений содержания изотопа азота ^{15}N в тканях косаток [Rea, 2016], но никак не следствием питания рыбой или морскими млекопитающими, поскольку содержание изотопа азота ^{15}N в тканях южной резидентной группы рыбоядных косаток Северной Америки [Krahn et al., 2007] было такое же, как и у косаток второго кластера (плотоядных) в данных исследованиях.

Ну и наконец, анализ фенотипических признаков. Авторы придерживались схемы фенотипических признаков, выделенных для северо-восточной Пацифики [Baird, Stacey, 1988]. У 48 косаток первого кластера они нашли все пять типов седловидного пятна, из которых у 38% ($n = 18$) были пятна типа «с». У косаток второго кластера пятна типа «с» были у 100% ($n = 19$) особей. Таким образом, авторы делают вывод о репродуктивной изоляции двух групп косаток, в одной из которых преобладают фены типа «с», а в другой представлены только фены типа «с». На наш взгляд, по результатам фенетического анализа можно сделать заключение, что данные фенотипические признаки либо не «работают», либо требуется значительно больший объём выборки.

Выборка же в данной работе для фенетического анализа явно недостаточна, особенно, если

учитывать социальную организацию косаток, образующих небольшие близкородственные группы, состоящие чаще всего из одной семьи.

Таким образом, вывод авторов исследования о том, что в морях Дальнего Востока обитают косатки двух разных репродуктивно изолированных кластеров, в силу малого объёма выборки можно считать лишь предварительным, на основе которого необходимо спланировать дальнейшие исследования. В то же время переход к утверждению о том, что эти кластеры различаются по экотипам питания (рыбоядные и плотоядные) лежит явно за пределами границ определённости, заданных применяемыми методами исследования.

В принципе аналогичные замечания можно предъявить ко всем исследованиям косатки, в том числе и зарубежным, в которых авторы пытаются поднять статус описанных экотипов питания до популяционного уровня, хотя материалы исследований, представленные в публикациях, при незаинтересованном их анализе часто противоречат самой возможности рассматривать экотипы питания иначе, чем сезонной или пространственной характеристикой поведения косаток.

Так, Форд с соавторами [Ford et al., 1998] приводят сезонную динамику появления резидентов и транзитных косаток у берегов Британской Колумбии (рис. 1).

На рисунке видно, что резиденты появляются именно в весенне-осенний период, когда

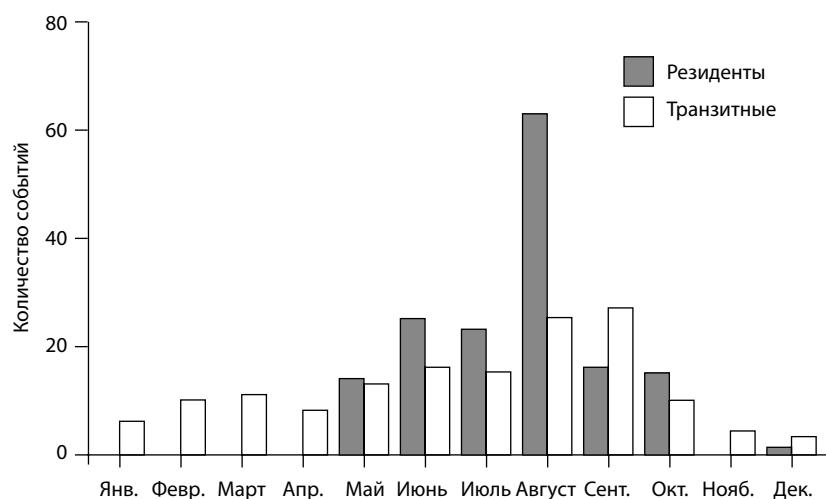


Рис. 1. Встречи «резидентных» и «транзитных» косаток в течение года в прибрежных водах Британской Колумбии, Канада [Ford et al., 1998]

на нерест идут лососи, являющиеся излюбленной пищей косаток. Всего авторы приводят сведения о 161 случае наблюдений за питанием косаток, из которых 135 случаев питания рыбой, в том числе 132 случая поедания лососей. Зафиксировано также 9 неудачных атак на морских млекопитающих и 15 неудачных атак на рыбу (14 — на лососей и 1 — на сельдь).

Почему косатки «резиденты» предпочитают лососей? Может их легче добывать? Действительно, ход лососей на нерест приурочен к устьям нерестовых рек. Очевидно, что охотиться на лососей в момент входа их в устье рек или концентрации перед входом в реки на нерест для косаток наименее затратно энергетически. Очевидно также, что пока все виды лососей друг за другом идут на нерест в крупные нерестовые реки Северной Пацифики, косатки будут концентрироваться в бухтах, в которые эти нерестовые реки впадают. Однако с концом нерестового хода лососей резиденты покидают излюбленные районы концентраций и уходят в другие районы, пока не установленные исследователями. Неизвестно также, чем питаются косатки «резиденты» в этих районах в зимний период. Да и как косаток «резидентов» называть, если они уходят на зимовку в другие районы?

Опять же, как быть с достоверными фактами одновременного питания косаток морскими млекопитающими и рыбой [Зенкович, 1938, 1947; Томилин, 1957; Земский, 1962; Земский, Будыленко, 1970; Best et al., 2010; Грачев, 2011-личное сообщение]?

Исследователи термин «резидентные» не-разрывно связывают с термином «рыбоядные» косатки, а термин «транзитные» с термином «плотоядные» косатки. Как мы уже отмечали, по данным спутникового прослеживания перемещения косаток термины «резидентные» и «транзитные» вряд ли являются адекватными для описания миграционного поведения косаток в силу их высокой суточной скорости перемещения. Однако без этих базовых характеристик статус экотипов питания косаток (рыбоядные и плотоядные) вряд ли может быть поднят до уровня репродуктивно изолированных популяций, как пытаются это делать некоторые исследователи [Филатова и др., 2014; Риш, 2017].

В заключение отметим, что результаты генетических исследований косаток из разных регионов [Hoelzel et al., 2002; Foote et al., 2013] пока не дают однозначной картины их популяционной структуры. Что же касается самого факта выделения двух генетических кластеров у дальневосточных косаток [Филатова и др., 2014], то причины этого явления могут быть объяснены исходя из другой гипотезы: о существовании, например, двух популяций косаток Северной Пацифики — западной и восточной. Однако доказательство этой гипотезы можно будет получить лишь при продолжении и расширении генетических исследований косаток и более детального изучения основных черт их биологии и распространения с привлечением методов спутникового мечения косаток.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: Изд-во ВНИРО. 244 с.
- Болтнев А.И. 2011. Северный морской котик командорских островов. М.: Изд-во ВНИРО. 264 с.
- Болтнев А.И., Жариков К.А., Сомов А.Г., Сальман А.Л. 2017. Спутниковое слежение за косатками в Охотском море в летне-осенний период 2015 г. // Труды ВНИРО. Т. 168. С. 62–74.
- Блохин С.А., Болтнев А.И., Мясников В.Г., Середа В.А. 2011. Серый кит: изучение, охрана и использование. М. 116 с.
- Животовский Л.А. 2016. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций// Биология моря. Т. 42. № 5. С. 323–333.
- Земский В.А. 1962. Киты Антарктики. Калининградское книжное изд-во. 168 с.
- Земский В.А., Будыленко Г.А. 1970. О косатках Северного и Южного полушарий // Тр. АтлантНИРО. Т. 29. Киты южного полушария. С. 216–224.
- Зенкович Б.А. 1938. О косатке или ките-убийце (*Grampus orca* Lin.) // Природа. № 4. С. 109–112.
- Зенкович Б.А. 1947. Киты и китобойный промысел, часть II. Отчёт. Архив ВНИРО. 644 с.
- Кузин А.Е. 1998. Питание // Северный морской котик: систематика, морфология, экология, поведение / Под ред. В.Е. Соколова, Т.Ю. Лисицына, А.А. Аристова. М. С. 499–554.
- Махнырь А.И., Кузин А.Е., Перлов А.С. 1984. Сезонная изменчивость биомассы корма ушастых тюленей в северо-западной части Тихого океана

- // Морские млекопитающие Дальнего Востока. Владивосток. С. 3–13. Панина Г.К. 1966. Питание морских котиков в западной части Тихого океана // Известия ТИНРО. Т. 58. С. 23–40.
- Панина Г.К. 1970. О питании морских котиков в районе Командорских островов // Известия ТИНРО. Т. 70. С. 38–43.
- Панина Г.К. 1971. Питание и кормовая база котиков в Японском море // Труды ВНИРО. Т. 82.— Известия ТИНРО. Т. 80. С. 65–76.
- Панина Г.К. 1978. О межгодовой изменчивости питания морских котиков // Морские млекопитающие: Тез. докл. Всес. совещ., 7-е. М. С. 254–255.
- Риши Р. 2017. Рождение новых видов: культурные различия между популяциями раскалывают мировое сообщество косаток на несколько отдельных видов // В мире науки. № 1/2. С. 54–62.
- Томилин А.Г. 1957. Китообразные, род косатки // Эвери СССР и прилежащих стран. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР. С. 643–665.
- Филатова О.А., Борисова Е.А., Шпак О.В., Мещерский И.Г., Тиунов А.В., Гончаров А.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М. 2014. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоологический журнал. Т. 93. Вып. 11. С. 1345–1353.
- Эванс Б., Яблоков А.В. 1978. Особенности внутривидовой изменчивости окраски косаток // Новое в изучении китообразных и ластоногих. М.: Наука. С. 102–115.
- Alverson D.L. 1991. A Review of Commercial Fisheries and the Steller Sea Lion (*Eumetopias jubatus*): The Conflict Arena // Aquatic Sciences, 6 (3, 4): 204–256.
- Antonelis G.A., Stewart B.S., Ferryman W.F. 1990. Foraging characteristics of female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and California sea lions (*Zalophus californianus*) // Can. J. Zool. 68:150–158.
- Antonelis G. A., Sinclair E. H., Ream R. R., Robson B. W. 1997. Inter-island variation in the diet of female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) in the Bering Sea // J. Zool.(Lond.), 242: 435–451.
- Baird R. W., Stacey P. J. 1988. Foraging and feeding behavior of transient killer whales // Whalewatcher, 22(1):11–15.
- Baird R. W., Whitehead H. 2000. Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns // Can. J. Zool. 78: 2096–2105.
- Best P.B., Meijer M.A., Lockyer C. 2010. Killer whales in South African waters — a review of their biology // African J. of Marine Science 2010, 32(2): 171–186.
- Bigg, M.A., MacAskie, I., Ellis, G.M. 1983. Photo-Identification of Individual Killer Whales. Whale Watcher: 3–5 // J. of Amer. Cetacean Soc. P. 254–268.
- Bigg M.A., Olesiuk P.F., Ellis C.M., Ford J.K.B., Balcomb K.C. 1990. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Rep. Intern. Whaling Comm. Special Issue 12. P. 383–405.
- Boltnev A., Zharkov K., Somov A. 2016. Satellite tracking of killer whale's migrations in the Sea of Okhotsk in 2015 // Electronic doc. for the Scient. Comm. of the Intern. Whaling Comm. SC66b/ForInfo47.
- Boyd I.L., Arnould J.P.Y., Barton T., Croxall J.P. 1994. Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance // J. of Anim. Ecology. V. 63 (3). P. 703–713.
- Burdin A. M., Hoyt E., Sato H., Tarasyan K. K., Filatova O. V. 2004. Resident and transient-type killer whales, *Orcinus orca*, in southeast Kamchatka // Marine mammals of the Holarctic. Coll. scient. papers of Third Intern. Conf. Koktebel, Crimea, Ukraine. October 11–17, 2004. P. 105–109.
- DeNiro, M.J. 1987. Stable isotopes and archaeology // American Scientist, 75. P. 182–191.
- Durban J. W., Pitman R. L. 2012. Antarctic killer whales make rapid, round-trip movements to subtropical waters: evidence for physiological maintenance migrations? // Biology Letters. V. 8 (2). P. 274–277.
- Foote A.D., Newton J., Ávila-Arcos M.C., Kampmann M.-L., Samaniego J.A., Post K., Rosing-Asvid A., Sinding M.-H.S., Gilbert M.T.P. 2013. Tracking niche variation over millennial timescales in sympatric killer whale lineages // Proc. of the Royal Society: Biological sciences. Oct 7; 280(1768): 20131481.
- Ford J. K. B., Ellis G. M., Lennard B. L. G., Morton A. B., Palm R. S., Balcomb K. C. 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters // Can. J. Zool. V. 76. P. 1456–1471.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Balcomb K.C. 2000. Killer Whales: The Natural History and Genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington. 2nd edition. Univ. of British Columbia Press, Vancouver, BC, and Univ. of Washington Press, Seattle. 104 pp.
- Gentry R. L., Johnson J. H. 1981. Predation by sea lions on northern fur seal neonates // Mammalia 45(4):423–430.
- Gentry R. L., Kooyman G. L., Goebel M. E. 1986. Feeding and Diving Behavior of Northern Fur Seals // Fur Seals: Maternal Strategies on Land and at Sea. Gentry, R.L. and G. L. Kooyman (editors). Princeton Univ. Press. P. 61–78.

- Hoelzel A.R., Natoli A., Dahlheim M.E., Olavarria C., Baird R.W., Black N.A.* 2002. Low worldwide genetic diversity in the killer whale (*Orcinus orca*): implications for demographic history // Proc. R. Soc., Lond. Vol. 269. P. 1467–1473.
- Kajimura H.* 1984. Opportunistic Feeding of the Northern Fin-Seal, *Callorhinus ursinus* // Eastern North Pacific Ocean and Eastern Bering Sea. NOAA Tech. Rep. nmfs SSRF-779. Alaska Fisheries Research Center, Seattle. 49 p.
- Kajimura H., Loughlin T.R.* 1988. Marine mammals in the oceanic food web of the eastern subarctic Pacific // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. 26(1). P. 187–223.
- Kelly J.F.* 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology // Can. J. Zool. 78. P. 1–27.
- Koch P.L.* 1998. Isotopic reconstruction of past continental environments // Annual Rev. of Earth and Planetary Sciences, 26. P. 573–613.
- Koch P.L., Fogel M.L. Tuross N.* 1994. Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes // Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Lajtha, K. & Michener, R.H. (eds.). Blackwell Scientific Publications, Boston, pp. 63–92.
- Krahn M.M., Hanson M.B., Baird R.W., Boyer R.H., Burrows D.G., Emmons C.K., Ford J.K.B., Jones L.L., Noren D.P., Ross P.S., Schorr G.S., Collier T.K.* 2007. Persistent organic pollutants and stable isotopes in biopsy samples (2004/2006) from Southern Resident killer whales // Mar. Poll. Bull. V. 54, Is. 12. P. 1903–1911.
- Lemons P.R., Beatty W.S., Sethi S.A., Olsen J.B., Everett J., Burkhanov V.N., Zagrebelyni S.V., Chakilev M.V., Wenburg J.K.* 2016. A genetics based capture-mark-recapture approach for estimation of abundance and demographic rates of pacific walruses (*Odobenus rosmarus divergens*) // Marine mammals of the Holarctic. Abst. of IX intern. conf. Astrakhan, 31.10–5.11. 2016. P. 56.
- Matthews C.J.D., Luque S.P., Petersen S.D., Andrews R.D., Ferguson S.H.* 2011. Satellite tracking of a killer whale (*Orcinus orca*) in the eastern Canadian Arctic documents ice avoidance and rapid, long-distance movement into the North Atlantic // Polar Biol. 34:1091–1096.
- NOAA.* Accessible via: https://www.nwfsc.noaa.gov/research/divisions/cb/ecosystem/marinemammal/satellite_tagging/blog.cfm
- Perez M., Bigg M.A.* 1981. An assessment of the feeding habits of the northern fur seal in the eastern North Pacific Ocean and eastern Bering Sea. Seattle, 170 p.
- Perez M.A.* 1995. Northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, prey association and diel feeding behavior determined from stomach contents evidence. NMML, AFSC, NMFS, NOAA, Report. 70 p.
- Perez M.A., Bigg M.A.* 1986. Diet of northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, off Western North America // Fish. Bull. 84(4): 957–971.
- Rand R. W.* 1959. The Cape fur seal (*Arctocephalus pusillus*). Distribution, abundance and feeding habits off the south western coast of the Cape Province // Invest. Rep. div. Un. S. Afr. 34:1–75.
- Rea L.* 2016. Using physiological measures to understand the condition of pinniped individuals and populations an example using Steller sea lions // Marine mammals of the Holarctic. Abstr. of IX Int. Conf. Astrakhan, 31.10–5.11. 2016, P. 73.
- Schoeninger M.J.* 1985. Trophic level effects on 15N/14N and 13C/12C ratios in bone collagen and strontium levels in bone mineral // J. of Human Evolution, 14, 515–525.
- Schoeninger M.J., Moore K.* 1992. Bone stable isotope studies in archaeology // J. of World Prehistory, 6, 247–296.
- Schwarcz H.P., Schoeninger M.J.* 1991. Stable isotope analyses in human nutritional ecology // Yearbook of Physical Anthropology, 34, 283–321.
- Spalding D.* 1964. Comparative feeding habits of the fur seal, sea lion and harbor seal on the British Columbia coast // Bull. Fish. Res. Board Can. 1964. No. 146. P. 1–32.
- Trilmich F., Ono, K.A.* 1991. Pinnipeds and El Nino: Responses to Environmental Stress // Series Ecological Studies. 88. Berlin: Springer-Verlag. 369 p.
- Wada K.* 1971. Food and feeding habits of northern fur seals along the coast of Sanriku // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 64:1–37.
- Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D., Safronov S.N., Shitova M.V., Zolotukhin S.F., Makeev S.S., Weiss S., Rand P.S., Semenchenko A.Yu.* 2015. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // Conserv. Genet. Vol. 16. P. 431–441.

REFERENCES

- Antonov N.P.* 2011. Promyslovye ryby Kamchatskogo kraya: biologiya, zapasy, promysel [Commercially harvested species of fish of the Kamchatka region: biology, stocks and fisheries]. M.: Izd-vo VNIRO. 244 s.
- Boltnev A.I.* 2011. Severnyj morskoy kotik komandorskikh ostrovov [The Northern Fur Seal of the Commander Islands]. M.: Izd-vo VNIRO. 264 s.
- Boltnev A.I., Zharikov K.A., Somov A.G., Sal'man A.L.* 2017. Sputnikovoe slezhenie za kosatkami

- v Okhotskom more v letne-osennij period 2015 g. [Satellite tracking of killer whales in the Okhotsk Sea in summer-autumn 2015] // Trudy VNIRO. T. 168. S. 62–74.
- Blohin S.A., Boltnev A.I., Myasnikov V.G., Sereda V.A.* 2011. Seryj kit: izuchenie, ohrana i ispol'zovanie [Gray whale: study, protection and use]. M. 116 s.
- ZHivotovskij L.A.* 2016. Populyacionnaya struktura vida: ehko-geograficheskie edinicy i geneticheskaya differenciaciya populyacij [Population structure of the species: eco-geographical units and genetic differentiation of populations] // Biologiya morya. T. 42. № 5. S. 323–333.
- Zemskij V.A.* 1962. Kity Antarktiki [Whales of the Antarctic]. Kaliningradskoe knizhnoe izd-vo. 168 s.
- Zemskij V.A., Budylenko G.A.* 1970. O kosatkah Severnogo i Yuzhnogo polusharij [About Killer Whales of the Northern and Southern Hemispheres] // Tr. AtlantNIRO. t. 29. Kity yuzhnogo polushariya. S. 216–224.
- Zenkovich B.A.* 1938. O kosatke ili kite-ubijce (Grampus orca Lin.) [About the killer whale or killer whale (Grampus orca Lin.)] // Priroda. № 4. S. 109–112.
- Zenkovich B.A.* 1947. Kity i kitobojnyj promysel [Whales and Whaling], chast' II. Otchet. Arhiv VNIRO. 644 s.
- Kuzin A.E.* 1998. Pitanie [Nutrition] // Severnyj morskoy kotik: sistematika, morfologiya, ehkologiya, povedenie. P/red. V.E. Sokolov, T.YU. Lisicina, A.A. Aristova. M. S. 499–554.
- Mahnyr' A.I., Kuzin A.E., Perlov A.S.* 1984. Sezonnaya izmenchivost' biomassy korma ushastyh tyulenej v severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana [Seasonal variability of nutrition biomass of eared seals in the northwestern part of the Pacific Ocean] // Morskie mlekopitayushchie Dal'nego Vostoka. Vladivostok. S. 3–13.
- Panina G.K.* 1966. Pitanie morskikh kotikov v zapadnoj chasti Tihogo okeana [Nutrition of fur seals in the western part of the Pacific Ocean] // Izvestiya TINRO. T. 58. S. 23–40.
- Panina G.K.* 1970. O pitaniu morskikh kotikov v rajone Komandorskikh ostrovov [About nutrition of fur seals in the Commander Islands area] // Izvestiya TINRO. T. 70. S. 38–43.
- Panina G.K.* 1971. Pitanie i kormovaya baza kotikov v Yaponskom more [The nutrition and the fodder base of fur seals in the Japan Sea] // Trudy VNIRO. T. 82.— Izvestiya TINRO. T. 80. S. 65–76.
- Panina G.K.* 1978. O mezhgodovoy izmenchivosti pitaniya morskikh kotikov [About interannual variability of fur seals nutrition] // Morskie mlekopitayushchie: Tez. dokl. Vses. soveshch., 7-e. M., S. 254–255.
- Rish R.* 2017. Rozhdenie novyh vidov: kul'turnye razlichiyia mezhdru populyaciym raskalyvayut mirovoe soobshchestvo kosatok na neskol'ko otdel'nyh vidov [The birth of new species: cultural differences between populations split the world community of killer whales into several separate species] // V mire nauki. № 1/2. S. 54–62.
- Tomilin A.G.* 1957. Kitoobraznye, Rod kosatki [Cetaceans, Genus of killer whale]// Zveri SSSR i prilezhashchih stran. T. 9. M.: Izd-vo AN SSSR. S. 643–665.
- Filatova O.A., Borisova E.A., Shpak O.V., Meshcherskij I.G., Tiunov A.V., Goncharov A.A., Fedutin I.D., Burdin A.M.* 2014. Reproduktivno izolirovannye ehkotipy kosatok Orcinus orca v moryah Dal'nego Vostoka Rossii [Reproductively isolated ecotypes of killer whales *Orcinus orca* in seas of the Russian far east]// Zoologicheskij zhurnal. T. 93. Vyp. 11. S. 1345–1353.
- Ehvans V., Yablokov A.V.* 1978. Osobennosti vnutrividovoy izmenchivosti okraski kosatok [Features of Intraspecies Variability of Killer Whales painting] // Novoe v izuchenii kitoobraznyh i lastonogih. M.: Nauka. S. 102–115.

Поступила в редакцию 30.05.2017 г.

Принята к печати 12.07.2017 г.

Mammals-eating or fish-eating: critical notes to the problem of studies of the population structure of killer whales

A.I. Boltnev

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow

A critical analysis of research publications on the identification of sympatric «resident fish-eating» and «transit mammals-eating» populations in killer whales *Orcinus orca* is given. The methods of killer whale studies, including visual observations, photoidentification, phenetic, genetic and isotopic analysis, etc. have been analyzed. It is shown that boundaries of the certainty of the results depend on the methods of investigation used. It is also shown that the conclusion about sympatric populations of the «resident fish-eating» and «transit mammal-eating» killer whales lies beyond the boundaries of the certainty of the applied research methods. It is suggested that ecotypes of killer whale feeding are a seasonal characteristic of their behavior. The high speed of movement of killer whales (up to 100 km per day or more) requires revision of the legitimacy of using the terms «resident» and «transit» to characterize the behavior of killer whales, since rejection of these terms will call into question the legitimacy of fish-eating and mammal-eating ecotypes of killer whales. Population structure of killer whales remains as yet unclear. It is necessary to continue to study the features of the biology, distribution and behavior of killer whales using methods of satellite tracking of their migrations, and to continue collecting samples of orcas tissue for genetic studies in order to increase the representativeness of the data.

Key words: ecotypes, populations, mammals-eating transit and fish-eating resident killer whales *Orcinus orca*, research methods and boundaries of certainty.