

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н.
СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ТИТОВА ОЛЬГА ВЯЧЕСЛАВОВНА

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ГОРБАТЫХ КИТОВ
(*MEGAPTERA NOVAEANGLIAE*) В НАГУЛЬНЫХ СКОПЛЕНИЯХ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

1.5.12 — зоология

Диссертация

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

д.б.н, академик РАН

Рожнов Вячеслав Владимирович

Москва – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	14
1.1 Особенности образа жизни и экологии горбатого кита.....	14
1.2 Структура популяции горбатых китов северной части Тихого океана..	26
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	37
2.1 Общая организация сбора данных	37
2.2 Судовые рейсы	41
2.3 Регулярные наблюдения.....	43
2.4 Методика фотоидентификации	46
2.5 Статистические методы.....	49
2.5.1 Кривые накопления идентифицированных животных	50
2.5.2 Индекс обмена особями между разными районами.....	51
2.5.3 Анализ пространственного распределения	52
2.5.4 Расчет численности скоплений.....	54
ГЛАВА 3. ВЫДЕЛЕНИЕ НАГУЛЬНЫХ РАЙОНОВ, ОПИСАНИЕ НАГУЛЬНЫХ СКОПЛЕНИЙ.....	62
3.1 Чукотское море.....	65
3.2 Восточная Чукотка.....	69
3.3 Анадырский залив.....	75
3.4 Корякское побережье.....	78
3.5 Карагинский залив	79
3.6 Командорские острова.....	82
3.7 Восточная Камчатка	93
3.8 Западная Камчатка.....	95
3.9 Курильские острова	96
ГЛАВА 4. СТЕПЕНЬ ИЗОЛИРОВАННОСТИ НАГУЛЬНЫХ СКОПЛЕНИЙ, ОБМЕН ОСОБИЯМИ МЕЖДУ РАЙОНАМИ ВНУТРИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	102
ГЛАВА 5. МИГРАЦИОННЫЕ СВЯЗИ С МЕСТАМИ РАЗМНОЖЕНИЯ	105
ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ СКОПЛЕНИЙ	115
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	124

ВЫВОДЫ.....	126
ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ	127
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	128

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования.

Все виды крупных китообразных в той или иной степени пострадали от хищнической эксплуатации во времена коммерческого китобойного промысла. За годы промысла популяции даже самых многочисленных видов китов были сильно истощены (Berzin, Vladimirov, 1981; Gambell, 1976; Johnson, Wolman, 1984). После введения моратория на коммерческий китобойный промысел, с 1985 г. численность многих видов начала восстанавливаться. Горбатый кит (*Megaptera novaeangliae*) стал одним из самых успешных в восстановлении после промысла. В последние десятилетия во множестве исследований сообщалось об увеличении численности горбатых китов в разных частях ареала (Moble et al., 2001; Urban et al., 1999; Calambokidis, Barlow, 2004). Горбач числится в Красном списке МСОП (IUCN Red List of Threatened Species) с 1965 г. и его статус последовательно менялся от находящегося под угрозой исчезновения (endangered), через уязвимый (vulnerable) до вида, вызывающего наименьшие опасения (least concern). Этот статус горбатый кит имеет с 2008 г. (Cooke, 2018). В Красной книге России горбачу присваивается 5 категория редкости – восстанавливаемые и восстанавливающиеся объекты животного мира. Среди категорий угрозы исчезновения ему принадлежит категория НО - вызывающий наименьшие опасения (аналогично статусу “least concern” по МСОП). Приоритет природоохранных мер III, предполагающий проведение только общих мер, предусмотренных нормативными правовыми актами. Однако еще недавно, в издании 2001 г. виду, по крайней мере в его дальневосточной части ареала, присваивалась 1 категория редкости – вид, находящийся под угрозой исчезновения (Филатова, 2021).

Современные природоохранные подходы все в большей мере переключаются с видового уровня сохранения биоразнообразия на уровень

более мелких внутривидовых подразделений (Ames et al., 2020; Hoyt, 2011), так как охранять широкоареальные или далеко мигрирующие виды на протяжении всего ареала физически трудно или невозможно. Таким образом, охранный статус горбатого кита в настоящее время рассматривается на уровне популяций и отдельных субпопуляционных сегментов. Горбатый кит считается единым видом (Rice, 1998), однако внутри этого вида выделяется три достаточно дифференцированных популяции, степень генетической и пространственной изоляции которых находится на уровне подвидов. Внутри каждой популяции выделяется ряд отдельных популяционных сегментов — DPS (Distinct Population Segments), объединенных районами размножения и генетически (Bettridge et al., 2015). Численность, распространенность и уровень угроз со стороны человека для этих DPS неодинаковы. Среди DPS, выделенных для северной части Тихого океана, существуют благополучные — Гавайский и Мексиканский DPS и другие, устойчивость которых неоднозначна — Окинаво-Филиппинский и Центральноамериканский DPS. Эти выводы были сделаны в основном на результатах крупного международного проекта по изучению популяционной структуры горбатых китов северной части Тихого океана (Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of humpback whales in the North Pacific — SPLASH), реализованном в 2004-2008 гг. В рамках этой работы были рассмотрены и данные из российских районов нагула горбачей, однако выборки из них оказались минимальными и недостаточными для проведения некоторых исследований (Calambokidis et al., 2008).

Степень разработанности темы исследования. Исследования горбатых китов в СССР активно проводились во время китобойного промысла. Такие работы включали картирование основных мест добычи китов, морфологические измерения и исследование тканей (Томилин, 1937). После закрытия промысла практически прекратились и исследования китообразных. В постпромысловый период горбачи лишь попутно

фигурировали в комплексных работах, посвященных другим морским млекопитающим (Мельников, 2014; Крюкова, Кочнев, 2014) и упоминались в отчетах обзорных рейсов (Гущеров, 2022). Такие работы – обзорные судовые рейсы или береговые наблюдения не дают возможности получить данные о внутривидовой принадлежности животных или дать репрезентативную оценку численности того или иного скопления.

Эта работа посвящена обобщению данных по встречаемости, индивидуальной идентификации и обмену особями между разными частями ареала горбатых китов, полученные в результате работы нескольких проектов, посвященных исследованию китообразных Дальнего Востока России с 2006 г. по настоящее время. Реализация проекта SPLASH во многом инициировала исследования горбачей в российских водах. После завершения работ по SPLASH, данные о встречах и идентификации горбачей собирались в ходе работы Дальневосточного проекта по косатке (Far East Russia Orca Project - FEROP) и проекта по изучению критических местообитаний китообразных (Russian Cetacean Habitat Project – RCHP) на Командорских и Курильских островах, у побережий Камчатки и Чукотки. За 15 лет работы была собрана большая коллекция фотографий естественных маркеров на теле животных, позволяющих индивидуально опознавать и отслеживать отдельных китов из года в год. Были обследованы новые районы присутствия горбачей, а также проведены сравнения с каталогами, собранными коллегами в других районах для выяснения миграционных связей нагульных скоплений Дальнего Востока с местами размножения.

Цель работы: выявить нагульные скопления горбатых китов в водах Дальнего Востока, определить их взаимосвязи, миграционные связи с районами размножения и численность.

Задачи:

1. Определить и описать места летнего нагула горбатых китов в водах Дальнего Востока России.

2. Выяснить степень привязанности китов к конкретным районам нагула и отследить обмен животными между разными районами.

3. Проследить миграционные связи горбачей каждого из нагульных скоплений с известными районам размножения северной части Тихого океана.

4. Провести оценку численности скоплений методом повторных встреч.

Научная новизна. В результате работы увеличен набор известных районов нагула горбачей в пределах Дальнего Востока России, описаны особенности распределения животных внутри районов. Анализ миграционных связей китов из новых, ранее не описанных нагульных скоплений с местами размножения показал комплексность состава животных, сложность и пересеченность их миграционных маршрутов, а также наличие постоянных транстихоокеанских перемещений животных. Впервые проведена оценка численности китов, использовавших ресурсы дальневосточных морей в период исследования.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическая значимость работы состоит в восполнении недостающей части картины общей структуры распределения горбатых китов в северной части Тихого океана. Отдаленные и малонаселенные регионы Дальнего Востока России долго оставались практически не изученными в отношении присутствия и субпопуляционной принадлежности горбачей, приходящих туда для нагула. Работа также позволяет отследить динамику распределения китов в нагульных скоплениях в многолетней перспективе, что важно для понимания возможностей вида к преодолению кризисов, связанных с глобальными климатическими перестройками в арктических и субарктических морях.

Знание о существовании и динамике отдельных скоплений в особо охраняемых акваториях позволяет планировать и корректировать охранные

мероприятия. Широкий территориальный охват работы позволяет выявить и другие критически важные районы для существования в том числе малочисленных сегментов популяции, предлагать и планировать разработку новых охраняемых акваторий.

Положения, выносимые на защиту.

1. В пределах Дальнего Востока России существует по крайней мере семь постоянных районов нагула горбатых китов, где формируются устойчивые нагульные скопления, состав которых в разной степени стабилен, а обмен особями между районами ограничен.

2. В большинстве районов нагула обнаружен смешанный состав горбатых китов из четырех отдельных популяционных сегментов (DPS) известных для северной части Тихого океана.

3. Присутствие китов в районах нагула подвержено резким колебаниям из года в год.

4. Общая численность горбатых китов в нагульных скоплениях Дальнего Востока России в период исследования (2004-2021гг) составила 3000-3500 особей.

Апробация результатов исследования. Результаты работы были представлены на 9 международных и 1 всероссийской конференциях. Один раз результаты были представлены на конференции Европейского общества по китообразным (European Cetacean Society) – в 2012 г. в Португалии (Setubal, Portugal, 2012). Трижды на конференциях Общества изучения морских млекопитающих (Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals) в Новой Зеландии (Dunedin, New Zealand, 2013), США (San Francisco, USA, 2015) и Канаде (Halifax, Canada, 2017). В 2019 г. на объединенной мировой конференции по морским млекопитающим (World Marine Mammals Conference) в Барселоне. Помимо этого, результаты были представлены на четырех конференциях с международным участием в

России (Marine Mammals of the Holarctic) в Санкт-Петербурге, Астрахани, Архангельске и онлайн. Также в 2022 г. было представлено стендовое сообщение на XI Съезде Териологического общества при РАН, ИПЭЭ РАН, Москва. В 2014 г. был составлен и опубликован фотокаталог Горбатые киты дальневосточных морей России (Burdin et al., 2014).

Публикации. По результатам исследования опубликовано 16 научных работ, в том числе 5 статей в рецензируемых журналах и 11 тезисов конференций.

Статьи в рецензируемых изданиях:

Titova, O.V. Photo-identification matches of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) from feeding areas in Russian Far East seas and breeding grounds in the North Pacific / **O.V. Titova**, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, E.N. Ovsyanikova, N. Kobayashi, H. Okabe, J.M. Acebes, A.M. Burdin, E Hoyt. // Marine Mammal Science. — 2018. — 1:100-112.

Richard, G. Cultural transmission of fine-scale fidelity to feeding sites may shape humpback whale genetic diversity in Russian Pacific waters / G. Richard, **O.V. Titova**, I.D. Fedutin, D. Steel, I. G. Meschersky, M. Hautin, A.M. Burdin, E. Hoyt, O.A. Filatova, J-L. Jung // Journal of Heredity. —2018. — Vol 109, Issue 7, 31 October 2018, Pages 724–734.

Hill, M.A. Found: a missing breeding ground for endangered western North Pacific humpback whales in the Mariana Archipelago / M.C. Hill, A.L. Bradford, D. Steel, C.S. Baker, A.D. Ligon, A.C. Ü, J.M.V. Acebes, O.A. Filatova, S. Hakala, N. Kobayashi, Y. Morimoto, H. Okabe, R. Okamoto, J. Rivers, T. Sato, **O.V. Titova**, R.K. Uyeyama, E.M. Oleson // Endangered Species Research. —2020. — 91-103. 10.3354/esr01010.

Titova, O.V. The Characteristics of the Feeding Aggregation Formed by Humpback Whales *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), in Senyavin

Strait, off the Eastern Chukotka Coast, According to Photo-Identification Data / O. V. Titova, I. D. Fedutin, O. A. Filatova, M. A. Antipin, A. M. Burdin & E. Hoyt // *Russian Journal of Marine Biology*. —2020. — Vol. 46, pp330–337.

Filatova, O.A. Important areas for cetaceans in Russian Far East waters / O.A. Filatova, E. Hoyt, A.M. Burdin, V.N. Burkanov, I.D. Fedutin, E.N. Ovsyanikova, O.V. Shpak, T.S. Shulezhko, **O.V. Titova** // February 2022 *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*. —2022. — Volume32, Issue4 pp 687-701.

Тезисы докладов конференций:

Titova, O. Exploring site fidelity of humpback whales in the waters of the Commander Islands / Olga Titova, Alexander Burdin, Erich Hoyt // 27th Annual Conference of the European Cetacean Society, Setubal, Portugal. —2012.

Titova, O. Site fidelity of feeding Humpback whales in the waters of the Commander Islands / O. Titova, A. Burdin, E. Hoyt // The 20th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Dunedin, New Zealand. — 2013.

Titova, O.V. Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) feeding aggregation off Commander Islands / O.V. Titova, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, A.M. Burdin, E. Hoyt // Marine Mammals of Holarctic International Conference, St. Petersburg, Russia. — 2014.

Titova, O. V. North Pacific Humpback Whales: Matches between Russian Far and breeding grounds / O.V. Titova, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, E.N. Ovsyanikova, A.M. Burdin, E. Hoyt // The 21th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, San Francisco, USA. — 2015.

Titova, O.V. Humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) interchange between Karaginsky Gulf and Commander Islands feeding grounds, Kamchatka / O.V. Titova, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, A.M. Burdin, E. Hoyt // Marine Mammals of the Holarctic International Conference, Astrakhan, Russia. — 2016.

Titova, O.V. Demographic population parameters and primary abundance estimation of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) feeding aggregation

off the Commander Islands, Russia / O.V. Titova, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, A.M. Burdin, E. Hoyt // The 22th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Halifax, Canada, 2017.

Titova, O.V. Preliminary abundance estimation of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in two local feeding aggregations of Chukotka in August 2017 / O.V. Titova, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, L.S. Krinova, A.M. Burdin, E. Hoyt // Marine Mammals of the Holarctic International Conference, Archangelsk, Russia. — 2018.

Titova, O.V. Movements of humpback whales between feeding aggregations of the Russian Far East seas and their migration links with breeding grounds / O.V. Titova, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, L.S. Krinova, A.M. Burdin, E. Hoyt // Marine Mammals of the Holarctic International Conference, Archangelsk, Russia. — 2018.

Titova, O.V. Differences in humpback whale food preferences during two summer seasons in Senyavin Strait, Chukotka: behavioral evidence / O.V. Titova, I.D. Fedutin, O.A. Filatova, M.A. Antipin, A.V. Tiunov, A.M. Burdin, E. Hoyt // World Marine Mammals Conference, Barselona. — 2019.

Titova, O.V. Multiyear trend in humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) encounter rate off the Bering Island, Commander Islands, Russia / O.V. Titova, O.A. Filatova, I.D. Fedutin, A.M. Burdin, E. Hoyt // Marine Mammals of Holarctic International Conference, online. — 2021.

Титова, О.В. Многолетние изменения встречаемости горбатых китов в акватории острова Беринга и их кормовой базы по результатам изотопного анализа / О.В. Титова, О.А. Филатова, И.Д. Федутин, А.В. Тиунов, С.М. Цуриков, А.М. Бурдин, Э. Хойт // Конференция с международным участием “Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии” (XI Съезд Териологического общества при РАН). ИПЭЭ РАН, Москва. — 2022.

Личный вклад автора. Автор участвовал в полевых работах с 2012 г. За это время автор принял участие в 11 экспедициях с наземным базированием

на Камчатке, Чукотке и Командорских островах, а также в четырех судовых рейсах на Курильские острова, северную Камчатку и Чукотку. Полностью организовывал и проводил работу на северном побережье Чукотки в 2021 г, организовывал сбор материала в ходе туристического рейса Анадырь – о. Врангеля – Петропавловск-Камчатский в 2019 году. Занимался фотографированием животных в море, пополнял и вёл фотокаталог горбачей Дальнего Востока (Burdin et al., 2014), проводил сравнения с каталогами фотографий естественных маркеров горбатых китов, собранными в результате работы SPLASH в местах размножения популяции северной части Тихого океана.

Благодарности. Автор выражает благодарность в первую очередь руководителям Дальневосточного проекта по косатке (FEROP) - доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику кафедры зоологии позвоночных МГУ им. Ломоносова, Ольге Филатовой и инженеру 1й категории кафедры зоологии позвоночных МГУ им. Ломоносова Ивану Федутину за обучение навыкам экспедиционной работы, советы в процессе освоения методик обработки и публикации данных, вдохновение, критику и вычитку текста работы. Также автор благодарен доктору биологических наук Александру Михайловичу Бурдину за поддержку на начальных этапах работы. Большое спасибо всем участникам проекта, в разное время работавшим в полях и помогавшим в сборе материала: Евгении Лазаревой, Татьяне Ивкович, Александру Волкову, Гаэтану Ришару, Лидии Криновой, Павлу Чукмасову, Галине Жихоревой, Игорю Бобырю, Татьяне Придорожной, Мохаммеду Исмаилу, а также всем волонтерам и студентам. Спасибо тем, без кого многие логистические задачи в экспедициях оказались бы невыполнимыми – Ольге Белонович, Сергею Фомину, Сергею Смирнову, Дмитрию и Марине Шитовым, Эдуарду Балдину, Евгению Сивсиву, Ростиславу Ацитахину, а также сотрудникам ФГБУ заповедник “Командорский” им. С.В. Мараква и национального парка “Берингия”.

Автор глубоко признателен писателю и научному сотруднику общества Охраны китов и дельфинов (Whale and Dolphin Conservation —WDC) Эриху Хойту за огромную моральную поддержку, вдохновение и правки английских текстов. Также автор благодарен научному руководителю Вячеславу Владимировичу Рожнову и всему ИПЭЭ РАН за создание атмосферы поддержки и причастности к научному сообществу.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Особенности образа жизни и экологии горбатого кита

Среди всех видов усатых китов (Mysticeti) горбатый кит (*Megaptera novaeangliae*) считается одним из наиболее узнаваемых и хорошо изученных. Горбач принадлежит к самой прогрессивной группе усатых китов – семейству полосатики (*Balaenoptera*). Это единственный представитель рода, относящийся к отдельному подсемейству *Megapterinae*. Длина его тела достигает 16 метров, масса до 40 тонн, самки в среднем на 1 – 1,5 метра длиннее самцов (Ohsumi, 1966).

От других полосатиков горбач отличается внешне и по образу жизни. Типичные полосатики, такие как синий кит (*Balaenoptera musculus*), финвал (*B. physalus*) или малый полосатик (*B. acutorostrata*) имеют гладкую голову с заостренным рострумом, удлиненное тело с серповидным спинным плавником, небольшими крыловидными грудными плавниками и узким хвостовым плавником. Тело же горбача более бочкообразное, голова широкая, покрыта шишковидными образованиями. Грудные плавники очень длинные со сложным профилем, достигающие в длину около трети длины тела, спинной плавник массивный и расположен на горбовидном возвышении. Лопasti хвостового плавника с широкой средней частью, глубокой центральной вырезкой, зазубренной кромкой и оттянутыми назад углами. Также горбач заметно выделяется среди прочих представителей семейства яркой контрастной окраской с высокой степенью индивидуальной изменчивости. Тогда как типичные полосатики имеют классический противотеневой тип окраски обитателей пелагиали, корпус горбачей более темный, с резко очерченными контрастными белыми пятнами,

расположенными на горле, животе, грудных плавниках, хвостовом стебле и нижней поверхности хвостовых лопастей. Площадь, занятая белыми отметинами, может варьировать от отдельных крапин до полного покрытия боков, плавников и нижней поверхности тела. Наличие крупных контрастных отметин у китообразных обычно связывается с высокой степенью внутривидовых взаимодействия между особями и с наличием сложных пищедобывательных тактик. Зонарная контрастная окраска позволяет животным визуально отслеживать присутствие и ориентацию тела друг друга под водой, что позволяет координировать совместные действия при добывании пищи или социальных взаимодействиях (Caro et al., 2011). В окраске финвала и северного малого полосатика также присутствуют контрастные белые отметины. У финвалов белое пятно всегда захватывает нижнюю челюсть, причем только правую ее ветвь, а у малых полосатиков белые пятна присутствуют на грудных плавниках. Однако в качестве функций белых отметин для этих, по-видимому, не высоко социальных видов, предполагается лишь их связь с приемами концентрирования и захвата добычи (Tershy and Wiley, 1992; Arnold et al., 2005).

Окраска горбача имеет высокую индивидуальную и географическую вариацию (Рис. 1).

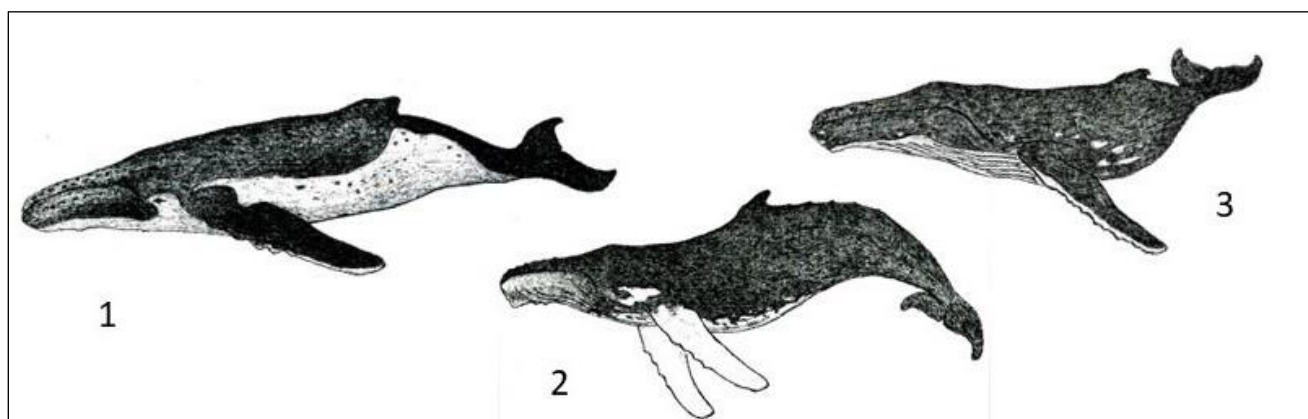


Рисунок 1. Географическая вариация окраски горбатого кита. 1 – антарктический тип, 2 – атлантический, 3 – северотихоокеанский тип. Рисунок автора по Clapham, 2018.

В южном полушарии, у берегов Австралии и островов Океании чаще встречаются киты с большим количеством светлых зон в окраске. Белый цвет охватывает всю нижнюю часть корпуса, далеко заходя на бока и хвостовой стебель. Для китов Атлантики более характерен черный корпус с белыми грудными плавниками, а в северной части Тихого океана высока частота встречаемости полностью темных животных лишь с незначительными белыми отметинами (Pike, 1953; Omura, 1953; Matthews, 1973). Аналогичные частоты встречаемости наблюдаются и в окраске вентральной поверхности хвостовых лопастей, имеющих важное значение для индивидуального распознавания горбатых китов (Katona et al., 1979).

Все усатые киты приспособлены для отфильтровывания из толщи воды более или менее мелких пищевых объектов, в разной степени способных к активному перемещению. Представители разных семейств специализированы на добывании пищи разных размерных классов. С типом кормовых объектов связаны и основные стратегии её добывания. Благодаря такой специализации разные виды часто сосуществуют в одних и тех же местообитаниях, занимая в них разные экологические ниши (Smith et al., 1986; Tynan et al., 2005; Herr et al., 2016). Семейство гладкие киты (*Balaena*) используют тактику пассивного отфильтровывания планктона взвешенного в толще воды (“skim feeding”). Эта самая простая стратегия, при которой кит с приоткрытой пастью медленно и равномерно движется сквозь скопление пищи. Строение его челюстей – огромных, выгнутых в вертикальной плоскости, с длинными тонкими пластинами китового уса обеспечивает отфильтровывание пищевых частиц размерами от 3,5 мм пассивно из набегающего потока воды (Bouetel, 2005). Гладкие киты специализируются на самом мелком размерном классе планктонных организмов – веслоногих ракообразных, наряду с которыми в желудках гладких китов встречаются также разные виды криля и, в небольших количествах, рыба и бентические организмы – ракообразные и иглокожие (Lowry, Frost, 1984). Для семейства серые киты (*Eschrichtiidae*) характерна уникальная тактика придонного

кормления (Bouetel, 2005). Кормящийся кит плывет вдоль дна на правом боку и правой стороной челюстей захватывает верхний слой грунта вместе с целым набором видов придонной фауны - более 12 таксономических групп с преобладанием фоновых видов бокоплавов и полихет (Budnikova, Blokhin, 2012).

Полосатики используют самую продвинутую и энергозатратную тактику активного захвата скоплений пищи (“lunge feeding”). Она позволяет китам добывать разнообразную добычу, в том числе более крупную и активно плавающую, однако требует высоких энергетических затрат и более сложной организации процесса (Bouetel, 2005; Cade et al., 2016). Захват пищи происходит с резким ускорением при приближении к скоплению добычи. Во время рывка полосатики резко открывают рот и, благодаря растягивающимся складкам на горле, захватывают воду с пищей, достигающую 160% массы тела кита (Goldbogen et al., 2012). Вода после захвата проходит между пластинами китового уса наружу из пасти, а пища задерживается щетинками на пластинах уса и заглатывается. Диапазон видов добычи полосатиков очень широк и включает объекты среднемелкого размерного класса - криль размером 1 – 5 см, мелкую стайную рыбу – анчоус, песчанка, мойва, размерами 20-30 см, рыб среднего размера – сельдь, макрель, сайда размерами 30 – 50 см, а также молодь рыб более крупных видов. Изредка в рацион также входят кальмары (Kawamura, 1980). При этом стратегия добывания пищи у горбача смещена на максимально более широкий охват видов добычи в ущерб скорости и эффективности захвата конкретного скопления (Cade et al., 2016).

Морфология и пропорции тела всех морских позвоночных находятся в тесной связи с их пищедобывательным поведением, местообитаниями, а также с видом и характеристиками их добычи (Webb, 1984). Для различных представителей усатых китов было проведено морфометрическое исследование, где анализировался целый ряд промеров тела и плавников (Woodward, 2006). Анализ позволил идентифицировать горбача как кита,

специализированного к быстрому и высокоманевренному передвижению, тогда как синий кит, и схожие с ним по морфологии типичные полосатики, оказались более приспособленными к быстрому прямолинейному перемещению, дающему им преимущества не столько в эффективности захвата конкретного скопления добычи, сколько при перемещении от одного скопления к другому (Hazen et al., 2015). Это оказывает влияние и на разницу в пространственном распределении разных видов. Типичные полосатики держатся разреженно и вдалеке от берегов, имея возможность охватывать в поиске пищи более обширные пространства без усиления конкуренции друг с другом. Горбачи же наоборот, концентрируются во время нагула в более прибрежных районах уравнивая внутривидовую конкуренцию со взаимной выгодой от коллективных способов охоты (Whitehead, 2011).

Отдельное внимание в литературе уделяется специфическому строению длинных грудных плавников горбача. Бугры на передней кромке плавников, разделяя водный поток на отдельные токи, удлиняют период обтекания поверхности лопасти без срыва и тем самым увеличивают подъёмную силу при больших углах атаки, позволяя киту эффективно накреняться и совершать резкие повороты по малому радиусу (Fish, 1995; Fish, 2020). Такая высокая маневренность позволила горбачам выработать множество приемов кормового поведения (Hain et al., 1981).

Практически все виды морских животных, решая проблему охоты на мелкую многочисленную добычу, в той или иной степени извлекают выгоду от присутствия поблизости конспецификов или представителей других видов, кормящихся в тех же скоплениях пищи (Veit, Harrison, 2017). В результате такого присутствия у хищников развиваются разнообразные тактики совместной охоты. Это может быть простое движение фронтом сквозь скопление пищи - добыча в таком случае, пытаясь избежать попадания в пасть одному хищнику, с большей вероятностью попадает к соседнему. В более сложных случаях это могут быть тактики слаженного окружения отдельных скоплений добычи группами социально

ассоциированных животных с использованием пузырьков воздуха и звуковых сигналов, как например происходит у косаток и других дельфинов (Simila, Ugarte, 2011; Samarra, 2015). Для усатых китов также характерно использование некоторых приемов совместной кормежки. Однако лишь горбачи способны применять их самые сложные формы.

В поведенческом репертуаре горбачей встречается множество приемов одиночной охоты, когда кит захватывает пищу глубоко под водой, использует в качестве естественного барьера поверхность воды, предваряет захват добычи ударами хвоста, чтобы дезориентировать ее; вращается вокруг своей оси или делает резкие развороты вокруг скоплений. А также маневрирует, сгоняя скопления добычи к выпущенным через дыхало облакам пузырьков воздуха различной формы и структуры (Jurasz, Jurasz, 1979; Hain et al., 1982; Acevedo et al., 2011). Практически все перечисленные способы добывания пищи киты могут осуществлять в паре или небольшими группами. Но самой известной и сложной тактикой является коллективная охота с пузырьковой сетью. В ходе такой охоты группа китов до 20 особей окружает крупное скопление добычи, обычно сельди, анчоуса или молоди лосося. Двигаясь вокруг скопления, киты выдыхают воздух через дыхало, чем создают цилиндрическую непроницаемую для рыбы визуальную и акустическую преграду (Sharpe, Dill 1997; Leighton et al., 2004). Действия китов в процессе такой кормежки скоординированы. Киты используют протяжный высокочастотный звук (“feeding call”), служащий сигналом к одновременному захвату пищи всеми участниками внутри пузырьковой сети по направлению к поверхности, а также дополнительно пугающий рыбу заставляя ее сбиваться в плотный шар (Sharpe, 1984). Такое поведение не является врожденным и осваивается каждым китом в результате длительного обучения. Сложная техника охоты с пузырьковой сетью известна с 1929 г., однако существуют техники, описанные совсем недавно. Такими техниками являются техника так называемого “trap feeding”, которая является приспособлением к питанию рассеянными скоплениями добычи с

минимальными затратами энергии. Киты держатся неподвижно у поверхности воды с открытым ртом, используя естественное стремление рыбы прятаться от возможной опасности в укрытии и дополнительно используют концы грудных плавников для направления рыбы в пасть (McMillan et al., 2018). Появление в некоторых популяциях новых пицедобывательных техник говорит о том, что горбатые киты могут изобретать такие техники и распространять их путем научения. Распространение новаторской техники путем научения было доказано на примере распространения техники оглушения рыбы ударами хвоста перед захватом (“lobtail feeding”) с единственного эпизода в 1980 г. до массового применения в 1989 г. в заливе Мэн. В работе было показано, что распространение техники происходило через социально ассоциированных животных (Allen et al., 2013).

Сложные формы социального поведения присутствуют у горбатых китов не только во время нагула, но и в сезон размножения в процессе конкурентных взаимодействий самцов при преследовании фертильной самки, а также в виде сложного акустического поведения. Вокализации во время сезона размножения встречаются у всех усатых китов. Они построены в виде стереотипно повторяющихся последовательностей звуков – фраз и обозначаются в литературе как песни (Payne, McVay, 1971). Сложность и громкость этих песен сильно различается у разных видов. У синих китов, финвалов и малых полосатиков песни состоят всего из нескольких типов звуков, от трех до пяти, и их структура, хотя и различается в зависимости от региона, постоянна во времени (Delarue et al., 2009; Nikolich, Towers, 2018). Песни же горбатых китов гораздо сложнее и разнообразнее. Их структура насчитывает множество типов звуков, диапазон которых гораздо шире, чем у других видов полосатиков, основная частота в отдельных песнях достигает 24 kHz. Отдельные элементы комбинируются во фразы. Фразы в свою очередь составляют темы, последовательность которых неизменна, а длительность всей песни может достигать 30 минут (Payne, McVay, 1971).

По громкости песни горбачей уступают звукам синих китов и финвалов. Дальность эффективной коммуникации горбатых китов оценивается в 9–32 км (Whitehead, 2009), тогда как дальность распространения сигналов финвалов оценивается в 83 - 970 км (Payne, Webb, 1971). Эти различия объясняются тем, что вокализации синих китов, финвалов и других видов полосатиков, не образующих выраженных скоплений во время сезона размножения, служат для обнаружения партнера на большой дистанции, но содержат информации не более, чем о видовой принадлежности звучащего кита (Payne, Webb, 1971; Boisseau et al., 2008). Функции же вокализаций горбачей более многообразны и менее изучены. Они являются частью сложного репродуктивного поведения, способного сформироваться лишь в более или менее плотных скоплениях животных и предполагает не только возможность обнаружить партнера, но и несколько способов как физической, так и акустической конкуренции самцов за возможность спаривания. Точное назначение песен самцов горбачей до сих пор не известно. Ясно лишь то, что они связаны с размножением, едины для всех самцов в популяции и постепенно изменяются со временем через введение отдельными китами небольших инноваций. Соседние популяции способны перенимать изменения в песнях и горизонтально передавать их в другие популяции. Так, среди горбачей Океании, за 11 лет наблюдений был обнаружен постепенный дрейф типов песен в едином направлении с запада на восток (Garland et al., 2011). Такая постепенная миграция поведенческих паттернов из популяции в популяцию встречается и у других, обычно высоко социальных видов. Она связана с понятием культурной эволюции и указывает на высокий уровень социальности горбатых китов.

Высокий уровень социальных взаимодействий возможен только в скоплениях животных. Однако такие скопления непременно сопровождаются конкуренцией за пищевые ресурсы. Скопления горбатых китов в районах нагула оправданы взаимной выгодой при совместном добывании пищи. Скопления в местах размножения – относительной

легкостью поиска партнеров для размножения. Однако нахождение в тесных скоплениях в период размножения лишают китов возможности обеспечивать себя пищей в течение нескольких месяцев. У крупных хорошо термоизолированных животных, таких как крупные киты, существует физиологическая способность накапливать жировые запасы с тем, чтобы некоторое время выживать за их счет не питаясь. Однако эта способность развита у разных видов неодинаково, и среди усатых китов существует две стратегии ее применения, сказывающиеся на организации годового цикла и использовании ареала.

В годовом цикле всех видов усатых китов более или менее отчетливо выделяются нагульный сезон и период размножения, в течение которого питание ограничено, и киты существуют за счет накопленных жировых запасов. При этом нагульный период географически оказывается сильно привязанным к районам высокой продуктивности экосистем, так как во время нагула кит должен обеспечить не только текущие потребности своего организма, но и накопить ресурсы для расходования позже. Самые продуктивные районы мирового океана находятся в высоких широтах северного и южного полушарий (Boyd et al., 2014), где климат в течение года меняется на суровый и не подходящий для рождения детенышей с ещё не сформированным подкожным жировым слоем. Поэтому в жизненном цикле усатых китов районы нагула и места размножения оказываются разнесены в разные широты и связаны миграционными путями.

У разных видов усатых китов сезонность в использовании ареала и миграционное поведение выражены неодинаково. Спутниковое мечение синих китов показало, что во время миграции к местам размножения у них выделяются относительно прямолинейные перемещения на большой скорости и периоды остановок с короткими перемещениями на ограниченном пространстве, где киты, возможно, кормятся. Это показано как для китов Атлантики, так и для китов северной Пацифики (Lesage et al., 2017; Bailey et al., 2009). Финвалы, информации о которых в целом меньше,

образуют отдельные группировки, одни из которых мигрируют в низкие широты, совершая остановки для кормления, другие же остаются на зиму в высоких широтах, где, судя по акустическим наблюдениям, продолжают питаться и размножаются (Mizrosh, 2009; Simon et al., 2010, Lydersen et al., 2020). Более мелкие представители – малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*) и полосатик Брайда (*B. brydei*) перемещаются между районами нагула и зимнего пребывания, но внутри узкого географического диапазона, первые в умеренных широтах, а вторые в водах тропиков и субтропиков. Среди них также встречаются резидентные популяции (Shirihai, 2006; Towers et al., 2014). Таким образом, типичные полосатики ведут образ жизни близкий скорее к кочевому. Рассредоточенное существование позволяет им снижать конкуренцию за пищу, которую киты хоть и в меньшей степени чем летом, но продолжают потреблять (Silva et al., 2019). В такой жизненной стратегии важными лимитирующими факторами является возможность обнаружить партнера для спаривания, которого типичные полосатики находят акустически, обмениваясь сигналами на больших расстояниях (Payne, Webb, 1971). В случае же резидентных популяций самкам приходится рожать детенышей в суровых климатических условиях высоких широт.

Горбачи, вместе с серыми и отчасти гладкими китами, используют противоположную стратегию. Они мигрируют с большей регулярностью по более определенным маршрутам, образуя выраженные скопления как в местах зимнего пребывания, так и летнего нагула, стабильные из года в год (Calambokidis et al., 1997; Stevick et al., 2003; Mackintosh, 1942). Места размножения горбачей бедны в ресурсном отношении и в зимний период киты питаются очень ограниченно или не питаются вовсе. Беременность у горбатых китов длится почти год – 11-12 месяцев, таким образом, как и у многих других облигатно мигрирующих животных, например, ластоногих или копытных, роды, спаривание и выкармливание новорожденного детеныша по времени сближены и происходят в течение всего нескольких

месяцев. Все эти процессы исключительно энергозатратны для организма и ставят горбачей, особенно самок, в очень жесткие условия, требующие высокой энергоэффективности во время нагула. С другой стороны, так как в местах размножения отсутствует ресурс, который мог бы вызвать внутривидовую конкуренцию, горбачи не имеют преград к формированию скоплений. В течение зимнего сезона киты мало перемещаются, обеспечивая тем самым детенышам возможность проводить первые месяцы жизни в покое и безопасности (Corkeron et al., 1999). В скоплениях животных обоего пола значительно упрощается задача поиска партнера для спаривания, а возникающая на этой почве конкуренция способствует возникновению сложных паттернов брачного поведения и отбора на качество партнера. Преимущества такой стратегии уравниваются и своими сложностями. Миграции у видов, отказывающихся от зимнего питания очень длинны, а поведение в районах нагула в значительной степени обусловлено ресурсными потребностями. То есть, для горбатых китов критически важно не только эффективно обнаруживать пищу, но еще и выбирать наиболее плотные её скопления так, чтобы минимизировать затраты энергии, возникающие во время поиска, окружения и захвата (Akiyama et al., 2019). Эффективность обнаружения продуктивных районов нагула обеспечивается получением опыта миграционного пути детенышем в первый год его жизни, когда он преодолевает весь путь, следуя за матерью, а также последующей привязанностью к одним и тем же районам нагула в течении жизни. В то же время, потенциально широкая кормовая база горбатых китов позволяет им оперативно переключаться с одного пищевого ресурса на другой в зависимости от того, какой в тот или иной сезон наиболее многочислен. Существуют примеры освоения китами таких новообразованных ресурсов, как молодь лососей, выпускаемая с разводных хозяйств (Chenoweth et al., 2017). Более глобально переключения с одних видов добычи на другие отслеживается на больших промежутках времени и с учетом циклических колебаний климатических показателей. Так за 20 лет в системе

Калифорнийского течения было выявлено закономерное переключение горбатых китов с питания крилем в более холодные годы на питание мелкой рыбой в более теплые, когда фиксировалось уменьшение активности апвеллингов и увеличение численности сардин и анчоусов (Fleming et al., 2015). Подобные данные позволяют использовать горбатого кита как вид-индикатор для протекающих экосистемных перестроек. Возможность использования высших хищников для отслеживания изменений в экосистемах была предложена как для наземных, так и для океанических экосистем (Soulé, Simberloff, 1986; Hooker, Gerber, 2004). Горбач как групповой, прибрежный, хорошо заметный и экологически пластичный вид достаточно перспективен для подобного мониторинга. Особенное значение он приобретает на охраняемых территориях, где прямые наблюдения за экосистемой, например научные траления, ограничены или невозможны. Для эффективности использования горбача в качестве вида-индикатора необходимо хорошо представлять себе возможности его реагирования на изменение экосистем, взаимосвязи разных частей ареала и собрать максимальную информацию о характере использования местообитаний. Помимо этого, такая информация необходима для выяснения благополучия самого вида, а также для планирования мероприятий по его охране.

Таким образом, горбатый кит выделяется среди других видов крупных усатых китов своей высокой социальностью, широкой экологической пластичностью, длинными миграциями и исключительно сложной пространственной организацией местообитаний. Благодаря экологической пластичности и эффективной стратегии поиска партнера для размножения, горбатые киты успешно увеличивают численность во многих районах, в том числе там, где они ранее были практически уничтожены во время коммерческого китобойного промысла (Stevick et al., 2003; Barlow et al., 2011). Однако горбачи, как обитатели Арктики и субарктики, где происходит в последние годы множество экосистемных сдвигов, связанных с

глобальными изменениями климата (Wood et al., 2015), остаются в той или иной степени уязвимы.

1.2 Структура популяции горбатых китов северной части Тихого океана

Исторически, исходя из вариабельности окраски, размеров и общих паттернов встречаемости в мировом океане, было описано несколько подвидов горбатых китов. Томилини в 1946 г. описал в южном полушарии подвид *Megaptera n. lalandi*, Ивашин в 1958 г. назвал горбачей, встречающихся в Австралии и Новой Зеландии *Megaptera n. novazelandiae*. Однако позже различия между этими подвидами не были признаны значимыми и вид *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) стало принято считать монотипическим (Rice, 1998). Другое широко употреблявшееся его наименование *Megaptera nodosa* (Lahille, 1905) со временем также было выведено из употребления. В последние годы снова ведутся дискуссии о выделении в пределах вида нескольких подвидов на основании генетических, поведенческих и морфологических различий (Bettridge et al., 2015).

Горбатые киты встречаются во всех океанах мира, однако их перемещения в пределах этого общего ареала ограничены естественными преградами. Горбачей северной части Атлантического и северной части Тихого океанов разделяют физические границы – материки Евразия и Северная Америка. Китов Южного океана отделяет от них граница хоть и более условная, однако не менее непреодолимая – это линия экватора. Пересечение экватора для горбачей затруднено из-за выраженной сезонности их жизненного цикла. Жестко привязанные к высоким широтам северного и южного полушарий в продуктивный летний сезон, киты

перемещаются на зиму в тропики и субтропики, где проходят не менее активную фазу жизни, связанную с поиском партнера, рождением и выкармливанием детеныша и используют энергию накопленных ранее жировых запасов. По окончании зимнего репродуктивного сезона, истощенные киты не имеют возможности двигаться никуда кроме хорошо известных им районов нагула, тех, откуда они пришли. Для китов северного полушария это субарктические воды. Их сезон размножения заканчивается в апреле, когда весна приходит в северное полушарие, и киты уходят на север, где после весеннего “цветения” фитопланктона растет продуктивность. Киты же южного полушария перемещаются в противофазе. Весной завершается продуктивный период вод Антарктики – австралийское лето. В это время киты покидают высокие широты с тем, чтобы провести период с мая по сентябрь, на которые приходится зима южного полушария, в тропических и субтропических водах. После этого, в октябре, в свою очередь испытывая высокую потребность в пополнении жировых запасов, киты Южного океана уходят для нагула в освобождающуюся ото льда Антарктику. В особенно яркой форме такая виртуальная климатическая граница наблюдается в водах центральной Америки, где зимуют и киты северного полушария, и киты южного. Этот район, побережья Панамы и Коста Рики, киты посещают попеременно. Северной зимой сюда приходят киты из Канады и Британской Колумбии, а австралийской зимой – киты с западной части Антарктического полуострова (Calambokidis et al., 2008; Acevedo et al., 2011).

Исходя из сезонности и пространственного распределения в мировом океане, горбачи разделяются на три изолированные популяции. Киты северной Атлантики нагуливаются в Норвегии, Исландии, Баренцевом море и Канадской Арктике и уходят на зимовки в Карибское море и к островам Кабо-Верде (Katona, Beard, 1990; Clapham, 1993). Горбачи северной части Тихого океана нагуливаются вдоль побережий северо-запада США, на Алеутских островах и российском Дальнем Востоке, а зимуют у побережий

Мексики, на Гавайях и у островов Японии и Филиппин (Calambokidis et al., 2008; Barlow et al., 2011). Киты Южного океана кормятся в субантарктике и зимуют более чем в 12 разных районах у побережий Австралии, Океании, Бразилии и западной Африки (Stevick et al., 2006a; Zerbini et al., 2006; Engel, Martin, 2009). Также дополнительно выделяется ещё одна, уникальная не мигрирующая популяция горбачей в Аравийском море Индийского океана. Эта небольшая популяция на протяжении всего года держится у побережий Омана, Пакистана и Индии до Шри-Ланки (Minton, 2004; Braulik et al., 2010). Благодаря тропическому муссонному климату Аравийского моря, дважды в год там происходит резкая смена климатических условий, ветров и течений с западных на восточные, что вызывает возникновение апвеллингов, а с ними и высокую первичную продукцию экосистемы. Это позволяет сформироваться ресурсам, необходимым китам. Исходя из наблюдений за индивидуально идентифицированными особями показано, что обмена животными в Аравийском море с китами как южного полушария, так и северного, практически не происходит (Minton et al., 2010).

Высокая степень географической изоляции соответствует генетическим различиям между популяциями. В работе 2002 г. (Baker, Medrano-Gonzalez, 2002) было проанализировано разнообразие гаплотипов митохондриальной ДНК из образцов кожи горбатых китов всего мира. В этой работе было выделено три основные значимо различающиеся клады. Однако границы их распространения не соответствовали разным океанам напрямую. В северной Пацифике были обнаружены клады AE и CD, в северной Атлантике клады CD и II, а в Южном океане все три клады вместе. Таким образом предполагается, что заселение горбачами северного полушария происходило из южного, а уровень изоляции между современными популяциями достаточен, чтобы поднимать вопрос о выделении в пределах вида трех подвидов. При этом уровень изоляции популяции Аравийского моря не предполагает для нее статуса подвида, а позволяет включать его в один подвид с китами Южного океана (Bettridge et al., 2015).

Каждая популяция внутри своей части ареала также неоднородна. Горбатые киты имеют тенденцию посещать из года в год одни и те же районы нагула и места размножения, поэтому внутри популяции также происходит репродуктивная изоляция. В соответствии с американским законом об исчезающих видах (Endangered Species Act - ESA) охрана редких видов должна быть основана на сохранении его генетического разнообразия и эволюционного потенциала. Для широкоареальных видов со сложной системой генетического обмена между группировками такие единицы для сохранения называют отдельными сегментами популяции - DPS (Distinct Population Segments). Внутрипопуляционная структуризация горбатых китов основывается на различии таких DPS для каждой части ареала в соответствии с теми или иными местами размножения.

Генетическое разнообразие между известными местами размножения горбачей в северной части Тихого океана неоднородно. В работе Бейкера с соавт. (Baker et al., 2013) было проанализировано генетическое разнообразие горбачей северной Пацифики по митохондриальной ДНК и 10 микросателлитным локусам. В выборке присутствовали киты из восьми известных на тот момент мест размножения – с Филиппинских островов, японских островов Окинава и Огасавара, Гавайских островов, трех Мексиканских районов – материкового побережья Мексики, Калифорнийского залива и архипелага Ревильяхихедо, а также из района Центральной Америки. Различия между китами с Филиппинских островов и Окинавы и не были обнаружены. Киты с острова Огасавара при этом значимо отличались от них. Также минимальными были различия между тремя районами Мексики. А вот отличия Гавайских и Центральноамериканских китов были значимы, также как и всех Мексиканских китов от китов с Окинавы и Филиппин. Таким образом, восемь мест размножения было предложено объединить в пять DPS. Также в работе было выявлено, что различия по митохондриальной ДНК значительно выше, чем по ядерной, как между местами размножения, так и

между районами нагула. Это говорит о том, что изоляция между DPS поддерживается за счет более высокой привязанности самок к одним и тем же районам. Также, именно самки обеспечивают привязанность потомства к районам нагула и миграционному маршруту путешествуя по ним совместно с детенышем в первый год его жизни. Обмен же генами между DPS осуществляется в основном за счет самцов, которые менее самок привязаны к местам размножения и время от времени меняют их.

До сих пор самой масштабной работой по изучению непосредственно миграционных связей горбатых китов из разных мест размножения с разными районами нагула в северной части Тихого океана остается международный проект SPLASH (Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpback whales in the North Pacific), который был организован некоммерческим коллективом Каскадия Ресерч (Cascadia Research, Washington, USA) в 2004-2006 годах (Calambokidis et al., 2008). Этот проект объединил усилия более 50 рабочих групп, занимавшихся сбором материала в местах встречаемости и постоянного наблюдения горбачей. Основными методами работы по проекту было фотографирование естественных маркеров на теле животных, составление региональных каталогов за разные годы и последующее сравнение этих каталогов для выявления совпадений. На полученных фотографиях также описывали характерные повреждения тела китов орудиями лова и судами для оценки угроз со стороны человека, которые киты могут испытывать в разных частях ареала. Помимо этого, была собрана обширная коллекция проб кожи для генетических исследований и анализа загрязнений. Большая часть материала собиралась в экспедициях наземного базирования с небольших надувных лодок. Китов также фотографировали с борта лодок, участвующих в туристических круизах. Помимо этого, в рамках проекта SPLASH были организованы и профинансированы шесть длительных судовых рейсов в ранее не исследованные районы. В том числе два рейса по российскому Дальнему Востоку в 2004 и 2005 гг. В ходе этих рейсов были обнаружены

скопления горбачей на Командорских островах, в Карагинском заливе Камчатки и в Анадырском заливе на Чукотке. Это были первые целенаправленные работы по изучению горбатых китов в России со времен окончания китобойного промысла. Помимо SPLASH, горбатые киты входили в проект по изучению встречаемости и относительной численности китообразных на Чукотке, организованной В. В. Мельниковым с 1993 по 2011 гг. (Мельников, 2014). Однако этот проект предполагал только береговые наблюдения, не включал идентификацию животных, отборы проб и определение абсолютной численности скоплений.

В результате работы проекта SPLASH были показаны не только общие паттерны миграционных связей мест размножения с нагульными районами северной Пацифики, но и выявлена необыкновенная сложность этих связей (Рис. 2).

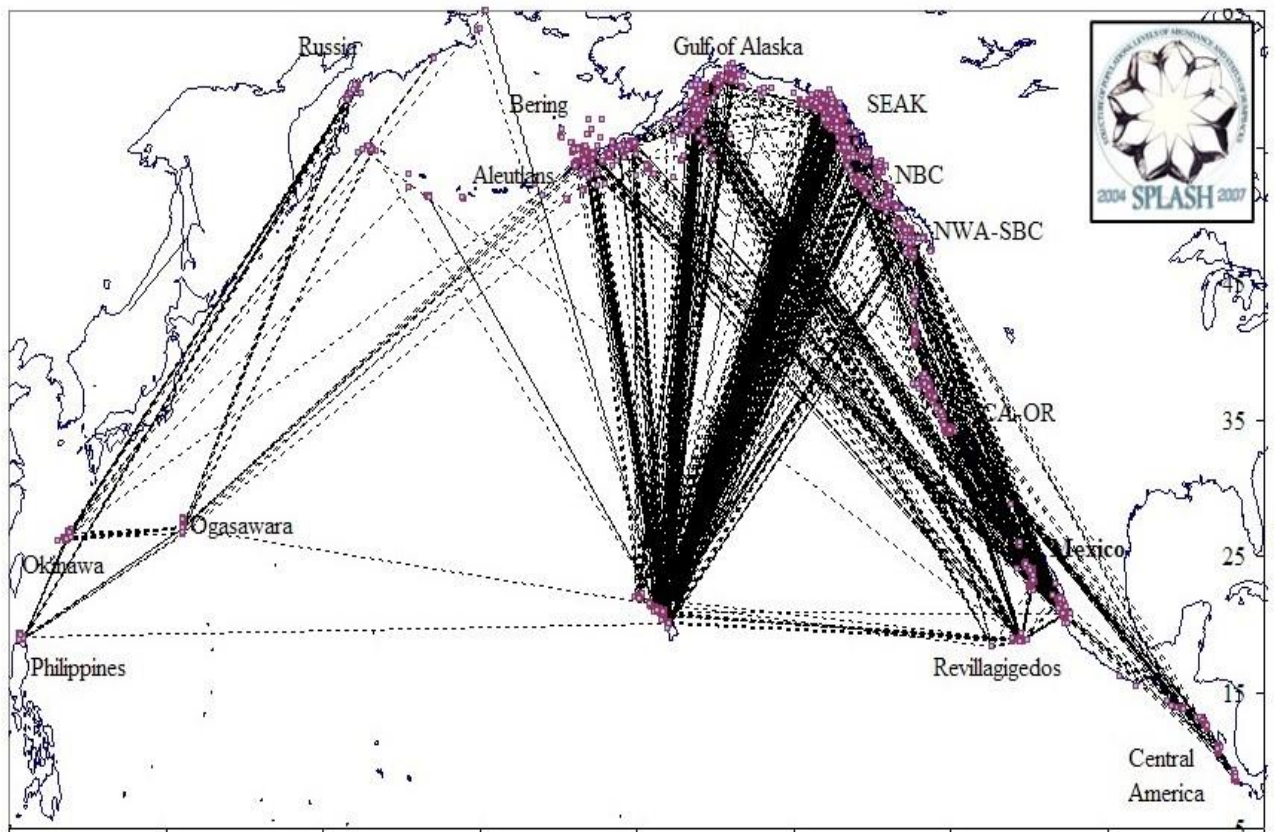


Рисунок 2. Схема связей между разными районами встреч горбатых китов северной части Тихого океана. Приводится по Calambokidis et al., 2008. Сокращения на схеме:

SEAK – Юго-Восточная Аляска; NBC – Север Британской Колумбии; NWA-SBC – Север Вашингтона-Южная Британская Колумбия; CAL-OR – Калифорния-Орегон.

Большая часть китов, обитающих в северной части Тихого океана, размножается возле Гавайских островов. Основными районами нагула для гавайских китов служат побережья и заливы Аляски, Британской Колумбии и восточные Алеутские острова. Киты Мексиканского DPS в основном мигрируют вдоль западного побережья США и нагуливаются в районах севера Калифорнии, Орегона, Вашингтона и в значительной степени на Аляске и Алеутах, где смешиваются с китами, приходящими с Гавайев. Киты из Центральноамериканского и Мексиканского DPS в основном рассредоточиваются во время нагула вдоль побережий Калифорнии и Орегона. Однако некоторые доходят дальше на север в Британскую Колумбию и на Аляску. Причем киты из более западных мест размножения – Калифорнийского залива и островов Ревильяхихедо имеют тенденцию посещать и более западные из районов нагула. Киты Окинаво-Филиппинского DPS мигрируют преимущественно вдоль западного побережья Тихого океана. Для них основными районами нагула считаются районы Камчатки и Командорские острова. Однако часть и этой группировки уходит в более отдаленные районы нагула на восток, отмечается на Алеутских островах и у берегов Аляски, где встречается с китами всех остальных DPS.

Ситуация с перемещениями горбачей в западной части северной Пацифики остается наиболее неясной. Это связано в первую очередь с недостаточностью данных из Японии и России. На момент выполнения работ по проекту SPLASH было известно всего 77 китов с Филиппин и 489 из обоих районов Японии, тогда как каталог гавайских китов составлял 2317 особей, а в Мексике было идентифицировано 1556. Каталог китов из России был наименьшим среди всех районов нагула. Ко времени окончания работ по проекту SPLASH, в 2008 г, в нем насчитывалось 102 кита, тогда как в

остальных районах в среднем около 500 (от 77 до 2317) особей. Позднее количество китов было увеличено за счет начала работы на Командорских островах до 222 особей и представлено на симпозиуме по результатам и обновлениям по проекту SPLASH 2009 г. (Burdin, 2009).

Другая сложность в оценке особенностей миграций в западной части популяции заключалась в значимом уровне генетических различий, обнаруженных между китами, встречавшимися на Окинаве и Филиппинах и китами, размножающимися на удаленном на 1500 км на восток японском архипелаге Огасавара. Из-за этих различий Огасавара рассматривалась не как самостоятельный район размножения горбачей, а как транзитный на пути из другого района размножения, точное местонахождение которого не известно. В поддержку идеи существования еще одного не локализованного района размножения говорил тот факт, что по сравнению с прочими районами нагула, киты с Камчатки и Командорских островов не были достаточно представлены в каком бы то ни было из известных мест размножения. Таким образом, было предложено существование так называемого Второго западно-тихоокеанского DPS с неизвестными местами размножения. В последствии, в качестве вероятного места размножения для этого DPS были предложены Марианские острова, так как обнаружили совпадения между каталогом, собранным там в 2015-2018 гг. (41 особь) и каталогом Командорских островов, который на момент сравнения (2018 г) насчитывал уже 1398 индивидуально идентифицированных особей. Кроме того, в каталоге Марианских островов были обнаружены совпадения с каталогами Окинавы, Огасавары и Филиппин, а генетически киты оказались ближе всего к горбачам идентифицированным на Огасаваре и Командорах (Hill et al., 2020).

О недостатке данных из России неоднократно упоминалось в работе по проекту SPLASH. Среди относительного небольшого числа совпадений – 29 из 102 особей, идентифицированных в ходе работы проекта, большинство совпадений обнаружено с каталогами Окинавы – 14 особей, Филиппинских

островов – 6 китов и Огасавары – 5. Однако единичные киты и из восточных DPS также присутствовали. Один кит с Командорских островов и три из Анадырского залива были обнаружены среди гавайских китов и еще один кит с Командор – в каталоге острова Ревильяхихедо в Мексике. Однако не было понятно насколько регулярными являются миграционные пути, пересекающие океан с востока на запад, и насколько велико значение ресурсов Камчатки и Чукотки в поддержании горбачей восточных DPS. Также не было собрано достаточных данных, чтобы выяснить, как киты перемещаются в пределах Дальнего Востока.

Недостаток данных из России обозначился и при попытках расчета численности популяций и отдельных скоплений. Из-за небольшого числа зарегистрированных животных, их слабой представленности в местах размножения, а также различий в миграционных связях, киты из вод Дальнего Востока России не рассматривались как единая выборка. Они были включены в выборку всех районов нагула для китов из азиатской части популяции, оценка по которой составила около 1200 особей. Другие способы построения модели давали оценку 100-700 особей, но только для китов Камчатки, тогда как киты Командорских островов и Чукотки были объединены с животными, приходящими для нагула на Алеутские острова и в Берингово море. Отдельно численность разных скоплений внутри Дальнего Востока также не оценивалась. Общий же размер популяции северной части Тихого океана для 2004-2006 гг. составил от 18,347 до 21,452 особей (Calambokidis et al., 2008).

Внутривидовое структурирование горбатых китов связано со множеством сложностей. Во-первых, у горбача обширный ареал, в пределах которого киты далеко мигрируют, и миграционные пути разных группировок сильно пересекаются. Во-вторых, между отдельными группировками нет настоящих границ для обмена генами, любая изоляция между ними всегда относительна. В то же время, отдельные части популяций могут в большей степени находиться под влиянием негативных факторов,

чем другие, и с трудом компенсировать это влияние за счет особей из других группировок. Таким образом, у горбачей наряду с успешными в демографическом отношении китами, размножающимися на Гавайских островах, существуют группировки с низкой или снижающейся численностью, например DPS Центральной Америки или Аравийского моря (Bettridge et al., 2015).

При переходе от крупных внутривидовых подразделений к мелким, уровень изоляции между ними снижается. В настоящее время единый вид – горбач распространён в водах всего мирового океана. Внутри вида выделяется несколько популяций, объединяющих китов Атлантики, северной Пацифики и Южного океана. Генетической изоляции и пространственной разобщенности этих популяций достаточно для их выделения в отдельные подвиды, однако фактически этого выделения пока не произошло. В пределах каждой популяции выделяется ряд относительно изолированных группировок – DPS, объединенных привязанностью к тем или иным местам размножения и некоторым уровнем генетической изоляции. В состав DPS в свою очередь входит множество отдельных скоплений в районах нагула и в местах размножения. При этом сложность мелкого внутривидового деления горбатых китов связана с тем, что киты одного DPS расходятся из мест размножения в несколько, часто значительно удаленных друг от друга нагульных районов, где они взаимодействуют с китами других DPS и в свою очередь, киты из одного района нагула уходят в разные места размножения. При этом, в основном придерживаясь из года в год одних и тех же маршрутов, киты все-таки иногда меняют места назначения, тем самым обеспечивая обмен генами между разными DPS.

Так как горбачи однажды оказались на грани исчезновения из-за пресса коммерческого китобойного промысла, выделение различных внутривидовых единиц подчинено не столько целям управления и эксплуатации популяций, сколько целям их сохранения и мониторинга. В

настоящее время оценку угроз и динамики популяций морских млекопитающих на международном уровне производят три организации: Международная китобойная комиссия (International Whaling Commission – IWC), национальное управление океанических и атмосферных исследований США (National Oceanic and Atmospheric Administration - NOAA) и Международный союз охраны природы и природных ресурсов (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - IUCN). Эти организации по-разному оценивают риски для выживания редких видов и присваивают охранные статусы видам или более мелким внутривидовым группировкам. При этом разные организации также иногда по-разному выделяют единицы для оценки рисков. Так, способ выделения единиц для охраны, сформулированный в законе об исчезающих видах США (Endangered Species Act - ESA) предполагает сохранение генетического разнообразия и эволюционного потенциала видов и концентрируется на репродуктивно изолированных единицах. Этим требованиям отвечает концепция DPS. В то же время, закон о защите морских млекопитающих (Marine Mammal Protection Act - ММРА) требует выделения единиц для охраны на основании не столько генетической общности, сколько на сходстве экологического и демографического контекста. В результате такого подхода в составе популяций выделяются еще более мелкие группы, называемые демографически независимыми популяциями (Demographically Independent Populations – DIP). Для горбатых китов выделение DPS в качестве отдельных единиц для оценки рисков уже является устоявшимся, тогда как возможность выделения DIP еще находится на стадии обсуждения (Martien et al., 2019).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Общая организация сбора данных

Материал, обобщаемый в данной работе, собирался в течение многих лет в разных районах Дальнего Востока России в рамках нескольких исследовательских проектов с разными целями и задачами. В 2004-2005 гг. первые судовые рейсы были организованы как часть международного проекта по изучению популяционной структуры, численности и миграций горбатых китов северной части Тихого океана SPLASH. Эти рейсы охватили прибрежные районы восточной Камчатки, Командорские острова, Корякское побережье, Анадырский залив и продолжились далее на север до Берингова пролива. В результате было идентифицировано 112 горбатых китов (Calambokidis et al., 2008). После этого материал собирался в совместных экспедициях Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН и биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова в ходе работы Дальневосточного проекта по косатке (Far East Russia Orca Project - FEROP). В 2008-2009 гг. фото горбачей собирались в Карагинском заливе. Начиная с 2007 г. и по настоящее время в рамках совместной программы исследований с ФГБУ Заповедник “Командорский” им. С. В. Мараква – на острове Беринга, Командорские острова. В 2014-2017 гг. были организованы работы по изучению и выявлению критических местообитаний китообразных на Дальнем Востоке (Russian Critical Habitat Project – RCHP). Эти работы охватили районы восточной и западной Камчатки, Курильские острова, Карагинский залив и восточную Чукотку. В 2014-2017 гг. также были организованы рейсы по изучению краснокнижных видов китообразных на северную Камчатку, в Карагинский залив и северные Курилы при поддержке Русского географического общества.

Помимо данных, собранных в ходе судовых рейсов и регулярных наблюдений с наземным базированием мы обрабатывали фотоматериалы, присланные нам случайными наблюдателями. Это были отдельные небольшие выборки фотографий горбачей, полученные нами от коллег, работающих в море с другими объектами исследований, друзей, а также от гидов и пассажиров туристических круизных судов. Несмотря на то, что выборки фотографий от случайных наблюдателей часто были небольшими, а сами фотографии подчас невысокого качества, они помогли значительно расширить как пространственный, так и временной охват материала, анализируемого в этой работе. Все фотографии мы по возможности точно датировали, максимально точно выясняли район съемки и регистрировали также, как и основную массу материала. В общей сложности мы получили фотографии 244 китов от случайных наблюдателей. Продолжительность всех этапов работы, длительность рейсов и количество идентифицированных горбачей приведены в таблице 1.

Таблица 1. Обзор материала, собранного за весь период работы по исследованию распределения горбатых китов на Дальнем Востоке России.

годы	вид работ	проект	районы	период наблюдений	количество идентифицированных горбачей*
2004	судовой рейс	SPLASH	Петропавловск-Камчатский - Анадырский залив	18 июля - 17 августа	40
2005	судовой рейс	SPLASH	восточная Камчатка, Командорские острова, Анадырский залив	17 июля - 14 августа	72
2008	регулярные наблюдения	FEROP	Карагинский залив	23 августа - 5 сентября	11
2009	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	6 августа - 15 сентября	61
2009	регулярные наблюдения	FEROP	Карагинский залив	4 июня - 8 июля	13
2010	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	21 июня - 3 октября	587

2011	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	23 мая - 21 сентября	301
2012	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	13 июня - 2 сентября	337
2013	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	21 мая - 9 сентября	361
2014	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	27 мая - 8 августа	139
2014	судовой рейс	RCHP, PГО	западная и восточная Камчатка, северные Курилы	21 августа - 3 сентября	5
2015	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	7 июня - 29 июля	198
2015	судовой рейс	RCHP, PГО	восточная Камчатка, Карагинский залив, Командорские острова (о. Беринга)	6 августа - 4 сентября	65
2016	судовой рейс	RCHP	Охотское море, Гижигинская губа	20 июня - 14 июля	0
2016	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	31 мая - 17 июля	78
2016	судовой рейс	RCHP	Курильские острова	3 августа - 30 августа	8
2017	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	24 мая - 13 июля	44
2017	судовой рейс	PГО	восточная Камчатка, бухта Ольги	24 июля - 31 июля	2
2017	судовой рейс	RCHP	восточная Чукотка	2 августа - 12 августа	1
2017	регулярные наблюдения	FEROP	восточная Чукотка (пролив Сенявина)	16 августа - 6 сентября	83
2017	регулярные наблюдения	PГО	Анадырский залив (залив Креста)	17 августа - 29 августа	83
2018	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	7 июня - 14 июля	45
2018	регулярные наблюдения	FEROP	восточная Чукотка (пролив Сенявина)	3 августа - 8 сентября	98
2019	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	30 мая - 16 июля	10
2019	регулярные наблюдения	FEROP	восточная Чукотка (пролив Сенявина)	10 августа - 6 сентября	20
2020	регулярные наблюдения	FEROP	восточная Чукотка (пролив Сенявина)	19 августа - 11 сентября	27
2021	регулярные наблюдения	FEROP	Командорские острова (о. Беринга)	1 июля - 20 июля	133
2021	регулярные наблюдения	FEROP	восточная Чукотка (пролив Сенявина)	17 августа - 11 сентября	43

2021	регулярные наблюдения	FEROP	Чукотское море	19 августа - 7 октября	27
1997-2020	материал от случайных наблюдателей	—	—	—	244

Схема пространственного распределения разных способов сбора данных и годы проведения работы показаны на рисунке 3.

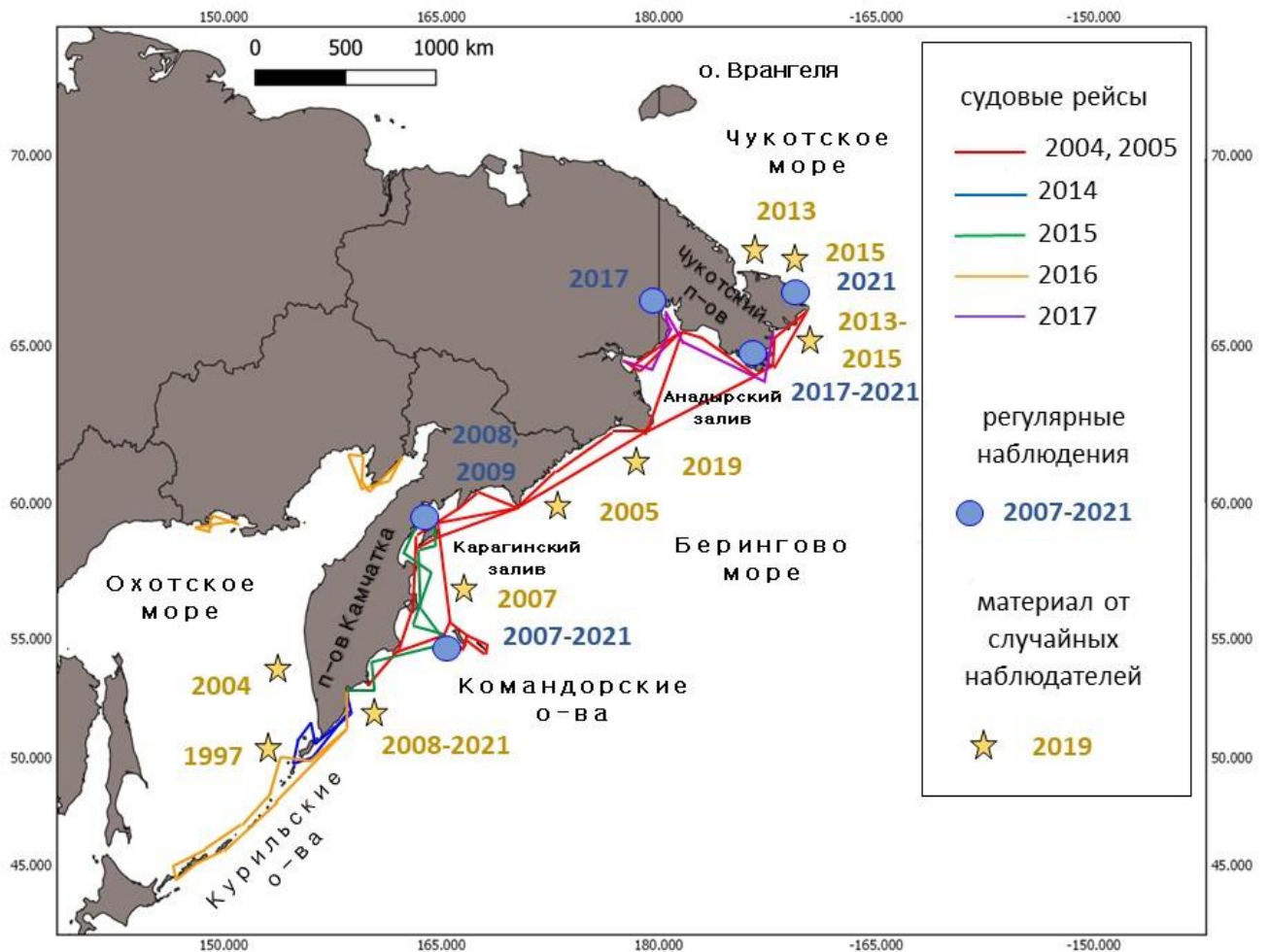


Рисунок 3. Схема распределения источников материала и годы сбора данных.

2.2 Судовые рейсы

В рейсах в разные годы были задействованы суда разного типа, от крупных рыболовецких сейнеров до небольших моторных катеров или парусных яхт. Маршрут судна прокладывался линейно в прибрежной зоне с удалением от берега 8-20 км, с учетом местных особенностей, погоды и ветров. На ночь для увеличения эффективности обследования акватории, судно, по возможности, вставало на якорь. Однако по погодным условиям иногда приходилось вносить изменения в маршрут и совершать ночные переходы. Протяженность рейсов составляла от 874 до 5500 км (Табл. 2).

Год	проект	судно	тип судна	длина судна, м	маршрут	средняя скорость (узлы)	количество дней	протяженность (км)
2004	SPLASH	Козельский	Сейнер-траулер рефрижераторный	53	северная Камчатка, Карагинский залив, Командорские острова	10	10	?
2005	SPLASH	Козельский	Сейнер-траулер рефрижераторный	53	восточная Камчатка, Карагинский залив, Корякское побережье, Анадырский залив, Командорские острова	10	29	?
2014	RCHP, FEROP, PГО	Эмма	парусная яхта	10	восточная, западная Камчатка, северные Курилы	4	14	1315
2015	RCHP, FEROP, PГО	Лещ	приемно-транспортный рефрижератор	31	Командорские острова, Карагинский залив, восточная Камчатка	8	9	1785
2015	RCHP, FEROP, PГО	Эмма	парусная яхта	10	Карагинский залив, восточная Камчатка, Командорские острова	4	23	1945
2016	RCHP, FEROP, PГО	Эмма	парусная яхта	10	восточная Камчатка, Курильские острова	4	18	3162
2016	PГО	Ашура	катер	28	Кроноцкий залив, восточная Камчатка, северные Курилы	11	13	1837

2016	РСНР	КЖ	катер-шаркет	14	Тауйская губа, полуостров Тайгонос, Гижигинская губа	5	18	1583
2017	РСНР, FEROP	Эмма	парусная яхта	10	Анадырский залив, пролив Сенявина, Мечигменский залив	4	10	1235
2017	РГО	Ашура	катер	28	Кроноцкий залив	11	7	874

Таблица 2. Общая информация по судовым рейсам, в ходе которых проводились наблюдения горбатых китов на Дальнем Востоке России.

Всё светлое время суток на палубе находились не менее двух наблюдателей, которые обзревали акваторию невооруженным глазом, а также с помощью биноклей “Bushnell” 7×50 и “Fujinon” 7×50 со встроенным компасом и дальномерной сеткой. В зависимости от высоты наблюдательного пункта на разных судах, дальность видимости составляла 4 – 9 км. Длительность наблюдательной вахты составляла 2 часа. Наблюдения велись все светлое время суток и прекращались при силе ветра более 5 баллов по шкале Бофорта и снижении видимости до 500 м и менее.

При обнаружении китообразных наблюдатели фиксировали их видовую принадлежность, координаты судна, удаление на глаз или с помощью дальномерной сетки бинокля, а также направление на животных в градусах относительно курса по правому или левому борту. Дополнительно наблюдатели фиксировали условия видимости, силу и направление ветра, наличие осадков, характер освещенности акватории. При наличии хорошей погоды к обнаруженным животным выходила надувная лодка, с которой мы проводили фотографирование, отбор проб кожи или запись звуков, а также отмечали наличие кормового поведения и тип активности животных. Координаты и полный трек судна фиксировался в течение всего времени наблюдений, а также всё время работы лодки в непосредственной близости от китов. В последствии отношение числа встреч горбачей ко времени наблюдательного усилия в сочетании с поведенческими наблюдениями и

повторными встречами животных использовалось для выявления нагульных скоплений.

Цели судовых рейсов были комплексными и включали в первую очередь разведку новых районов на предмет их важности для китообразных на Дальнем Востоке. Во время рейсов мы делали остановки в некоторых районах для фотоидентификации и отбора проб и старались охватить возможно большее пространство в ущерб прокладке необходимой для маршрутного учета сети линейных трансект. Наблюдая во время движения по маршруту, мы получали оценку встречаемости разных видов на единицу маршрута, но использовать эти результаты можно только как относительные показатели встречаемости разных видов или одного вида в разных частях маршрута (Filatova et al., 2022).

2.3 Регулярные наблюдения

Основной объем материала мы получали с помощью регулярных наблюдений. Такие наблюдения проходили с небольших лодок, которые многократно обследовали акваторию в окрестностях стационара. Длительность экспедиций составляла от 10 дней до 5 месяцев.

Регулярные наблюдения на острове Беринга, Командорские острова, проводились на протяжении 14 полевых сезонов в рамках совместной программы исследований с ФГБУ Заповедник “Командорский”. Программа мониторинга включала в себя работу с несколькими видами китообразных. Главными объектами исследований были косатки (*Orcinus orca*), горбатые киты и северные плавуны (*Berardius bairdii*). Базовый лагерь экспедиции располагался в бухте Полуденная, на западном побережье острова, в 32 км от единственного населенного пункта на острове - села Никольское. Размер группы наблюдателей в разные годы составлял от 3 до 10 человек.

Работа в море проходила в координации с наземным наблюдателем, который более эффективно обнаруживал животных и направлял перемещения лодки. Связь с наблюдателем осуществлялась по радиостанции. Область беспрепятственного обзора акватории с точки наблюдений составляла 120°, а удаление видимого горизонта – 19 км. Для работы в море на острове Беринга с 2007 по 2010 г. использовалась надувная лодка Zodiac Futura Mark III длиной 4,5 метров. С 2010 г. используется стеклопластиковый катер Yamaha FR-25 длиной 7,6 метров.

В 2008 и 2009 гг. часть летнего сезона экспедиция базировалась на острове Карагинском и обследовала аналогичным образом акваторию Карагинского залива и пролива Литке. Здесь наземный наблюдатель отсутствовал, а для работы в море использовалась лодка Zodiac Futura Mark III длиной 4,5 метров, с подвесным мотором.

С 2017 г. регулярные наблюдения были начаты в проливе Сенявина на восточном побережье Чукотки. Работа в этом районе проводилась в сотрудничестве с ФБГУ “Национальный парк “Берингия”. Основными объектами наблюдения были горбачи, косатки и серые киты (*Eschrichtius robustus*). Наземные наблюдения за акваторией в этом районе не проводились так как киты в разные сезоны находились в разных частях пролива в том числе на большом расстоянии от базового лагеря. Работа в море проводилась с лодки Zodiac Futura Mark III. В 2017 г, параллельно с работой в проливе Сенявина, были организованы наблюдения в заливе Креста в Анадырском заливе. Здесь для подхода к животным использовалась арендованная в поселке Эгвекинот металлическая моторная лодка (Krinova et al., 2017).

Выходы в море во всех районах осуществлялись при силе ветра менее 4-5 баллов по шкале Бофорта, отсутствии осадков и хороших условиях видимости. Для фотографирования горбачей мы осторожно приближались к одиночным животным или их группам на расстояние 50-30 м. При работе в больших кормящихся скоплениях китов дальность съемки составляла до 100

– 800 м. По возможности у каждого встреченного кита мы фотографировали вентральную сторону хвостового плавника, которая обычно хорошо видна над поверхностью воды при занырявании животного, а также левую и правую сторону спины и спинного плавника. Для каждого занырявания мы снимали серию фотографий, так, чтобы фотографии хвоста и спины одного животного было легко сопоставить, а также чтобы запечатлеть царапины и повреждения на возможно большей поверхности тела животных (Рис. 4).

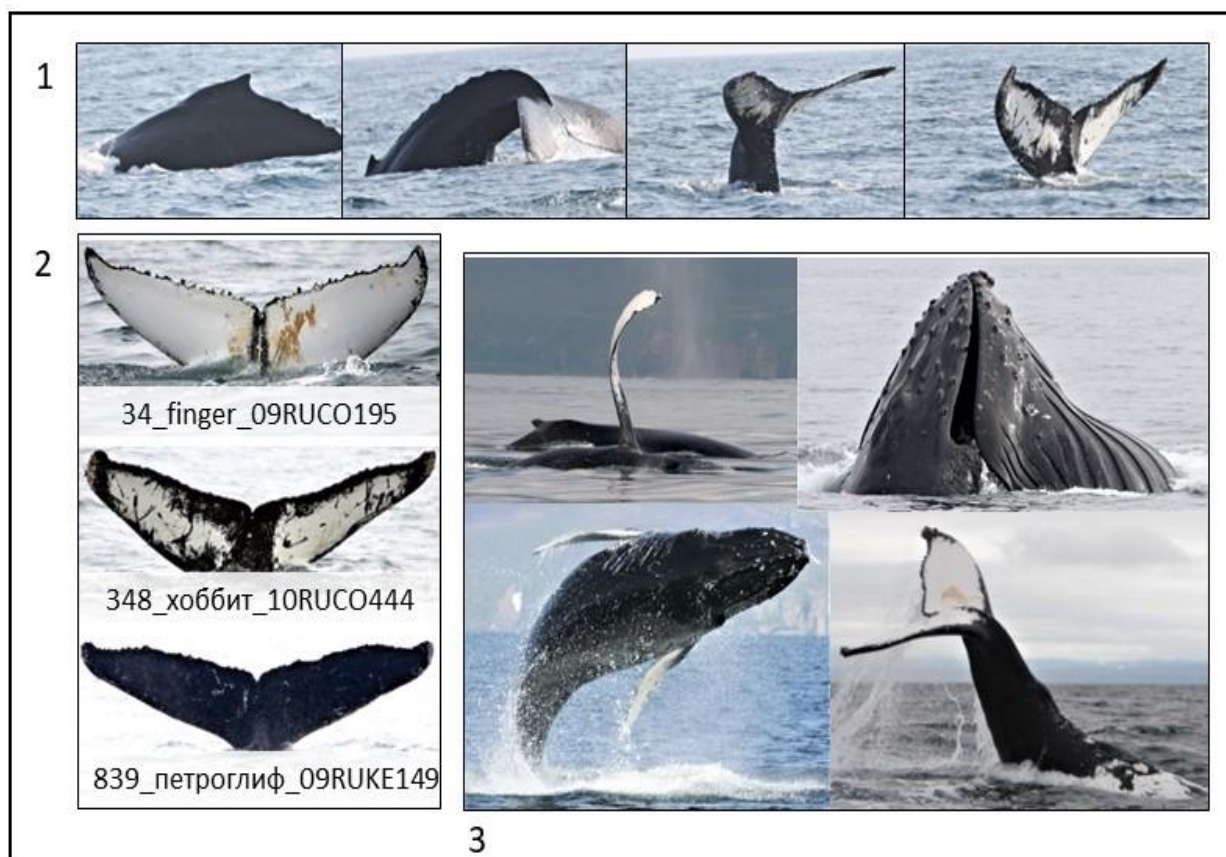


Рисунок 4. Примеры фотографий, сделанных при работе в море. 1 – серия фотографий одного животного, 2 – примеры фото из каталога с присвоенными кодами, 3 – фото поверхностной активности.

Для фотографирования использовались фотоаппараты Canon EOS-7D и Canon EOS-5D Mark III с телеобъективами 100-400 мм и 70-200 мм с двукратным экстендером. Для каждой группы китов мы отмечали количество животных, время начала работы с группой, тип активности

группы (перемещение, отдых, поверхностное кормление, кормление с пузырьковой сетью, социальные взаимодействия, комфортное поведение – вращение у поверхности или удары передними плавниками по воде, прыжки или повторяющиеся удары хвостом по воде. Мы отмечали присутствие в группах молодых животных, которых определяли по относительным размерам по сравнению с соседними китами и особенностям окраски (Blackmer et al., 2006). Мы предполагали, что киты, которых постоянно сопровождают молодые особи – это самки, их матери. Трек лодки фиксировался все время работы в море с помощью GPS. Всё время работы лодки в море за исключением остановок и времени, затраченного на работу с другими видами китообразных, принималось как усилие по поиску и идентификации горбачей и использовалось для расчета изменений встречаемости китов в разные годы для одних и тех же районов.

2.4 Методика фотоидентификации

Мы использовали стандартную методику индивидуального распознавания горбчатых китов по вентральной поверхности хвостовых лопастей (Katona et al., 1979). Фотографии спины и спинного плавника использовались главным образом для идентификации китов внутри сезона в тех случаях, когда сфотографировать хвост не удавалось. В итоговый фотокаталог фотографии спины не вносились. Все фотографии хвостовых лопастей китов в каждой группе сравнивались с фотографиями китов других групп внутри сезона. Затем фото лучшего качества для каждого кита сравнивалось с последней на конкретный момент версией каталога, и животные не встречавшиеся ранее добавлялись в каталог. Данные по встрече, такие как время, дата, район, тип активности животных заносились

в базу данных Microsoft Access 2010. Каждой фотографии в каталоге присваивалось составное имя файла, состоящее из порядкового номера кита по базе данных, имени для легкости запоминания отдельных животных и каталожного кода, который включает год и название района первой встречи (Рис. 4-2). Повторные встречи одних и тех же китов в разных районах определялись с помощью запросов к базе данных. Информация о миграционных связях с районами размножения получалась путем сравнения общего каталога горбачей Дальнего Востока с каталогами, собранными в районах размножения зарубежными коллегами, предоставившими разрешение на использование их данных.

Все сравнения каталогов производились вручную. Для ускорения работы и минимизации количества попарных сравнений фотографий, каталог был ранжирован на группы на основании степени пигментации хвостовых лопастей. Всего было выделено восемь таких групп (сильно травмированные хвосты составляли отдельную группу). Внутри каждой группы по характеру расположения белых пятен и выраженности пиков на кромке плавника для полностью черных хвостов, было выделено от трех до семи подгрупп (Рис. 5).



Рисунок 5. Пример типологизации каталога с представителями некоторых групп и подгрупп.

В случаях, когда рисунок на хвосте не мог быть однозначно отнесен к той или иной группе или подгруппе, сравнение проводилось со всеми возможными вариантами. Информация о найденных совпадениях в разных каталогах заносилась в основную базу данных.

Основным каталогом для сравнения с китами, отснятыми в местах размножения, был каталог проекта SPLASH. Этот каталог размещен на вебсайте Cascadia Research Collective (<https://cascadiaresearch.org/>). Авторизованный доступ для работы с каталогом был предоставлен руководителем SPLASH Джоном Каламбокидисом.

В 2016 г. группой морских биологов из США была создана автоматическая система распознавания и сравнения фотографий хвостовых лопастей горбатых китов, данные для которой агрегируются на портале Happywhale (<https://happywhale.com>). Система построена на нейросети Densely Connected Convolutional Network (DenseNet), она выявляет опорные точки на изображении хвостовых лопастей и сравнивает их с уже известным эталонным набором изображений (Cheeseman et al., 2021). В 2021 г. работая над описанием нагульного района в Чукотском море мы получили ограниченный доступ к базе данных Happywhale. Разрешения для использования данных были получены непосредственно у правообладателей в соответствии с меморандумом о сотрудничестве проекта Happywhale.

Дополнительно было проведено отдельное сравнение с каталогом Марианских островов в 2018 г., в рамках совместной работы по выяснению статуса скопления китов, обнаруженного в этом ранее не обследованном регионе (Hill et al., 2020).

2.5 Статистические методы

Исследования китообразных это в некоторой мере специфическая область, так как объекты ее изучения большую часть своей жизни скрыты от глаз наблюдателя, что не позволяет надежно оценить визуально ни количество животных, ни их взаиморасположение и поведение. У китообразных не существует того, что можно назвать территорией в обычном понимании, поэтому для китов сложно выделить модельные участки ареала, результаты наблюдений на которых могут быть экстраполированы на большие районы. Киты практически не оставляют следов в среде своего обитания. Информация о жизни китообразных получается в той или иной степени опосредованно через математическую

обработку визуальных наблюдений в море или квази-эксперименты, поставленные на накопленных данных о встречах однажды идентифицированных особей.

2.5.1 Кривые накопления идентифицированных животных

Индивидуальная идентификация отдельных особей это всегда протяженный во времени процесс, который состоит из серии эпизодов сбора первичных данных. При этом наравне с новыми встречами, со временем начинает накапливаться количество повторных встреч. По тому, насколько быстро растет доля встреч уже знакомых по предыдущим эпизодам сбора данных животных можно предположить, насколько велика та популяция, исследование которой ведется на данной территории. Кривая накопления идентифицированных животных — это модификация кривой видового накопления, используемая в фаунистических исследованиях для определения максимального количества видов, которые могут быть описаны для определенной местности. Такие кривые представляют собой функции накопительного числа новых идентифицированных особей от тем или иным образом выраженного усилия по поиску и идентификации изучаемых животных. Кривая всегда будет возрастающей с разным ускорением при равномерном приращении исследовательского усилия. В нашем случае, в тех районах, где наблюдения в регулярном режиме происходили в течение нескольких лет, мы строили кривые накопления идентификации китов для данного района, используя в качестве единицы усилия каждую новую регистрацию кита. В таком случае по оси x откладывается накопление регистраций китов в хронологическом порядке, а по оси y — приращение новых идентификаций в каталоге, то есть, регистрации новых, не встреченных ранее китов. Таким образом, если новые киты регистрируются

с одинаковой интенсивностью на протяжении всего периода исследований, кривая отказывается более или менее прямой и направленной вправо и вверх. И это означает, что либо изучаемая популяция настолько велика, что за весь период исследований не удалось идентифицировать сколько-то значимой ее части, либо то, что популяция открыта и представляет собой животных, присутствующих в районе наблюдений только временно, и редко возвращающихся в нее повторно. Размер популяции в таком случае предположить с помощью кривой накопления невозможно. Если же количество знакомых китов со временем возрастает и начинает преобладать над количеством новых идентификаций, скорость приращения кривой уменьшается, и со временем кривая выходит на плато на уровне, близком к общей численности популяции (Williams et al., 1993; Gowans et al., 2000; Baker et al., 2006).

2.5.2 Индекс обмена особями между разными районами

Для оценки взаимосвязи и обмена животными между двумя районами используется число животных, совпадающих в выборках из обоих районов. Однако, чтобы попарно сравнивать степень обмена между множеством районов с неодинаковыми размерами выборок, одного количества особей, зарегистрированных в каждой паре недостаточно. Одно и то же количество китов будет представлять разную степень обмена для района с большим числом известных особей и с таким, в котором идентифицировано всего несколько животных или численность скопления невелика. Также и для каждого района из пары совпадающие киты будут составлять разные доли. По этой причине, для оценки обмена китами между двумя районами используется взвешенный показатель – индекс обмена “I” (match index). Этот

индекс представляет собой отношение числа совпадений к общему размеру выборок из обоих районов и рассчитывается по формуле:

$$I = \left(\frac{m_{12}}{(n_1 \times n_2)} \right) \times 1000$$

где: I = индекс обмена

m_{12} = количество совпадений между районами

n_1 = количество китов, отмеченных в первом районе

n_2 = количество китов, отмеченных во втором районе

Высокие значения этого индекса соответствуют большей вероятности обмена животными между районами. Однако, высокие значения могут быть связаны и с малой выборкой в том или ином районе (Calambokidis et al., 1997).

2.5.3 Анализ пространственного распределения

Точки встреч каждой группы горбачей мы наносили на карту района, затем получали информацию о распределении групп по глубинам, а также о взаимораспределении самих точек.

Данные о глубинах в местах встреч китов мы получали из глобальной модели рельефа морского дна General Bathymetric Chart of the Oceans – GEBCO, данные из которой доступны для загрузки в формате geotiff для указанной области (<https://download.gebco.net/>). Исходное разрешение сетки GEBCO 15 угловых секунд, что давало размер пикселя в разных районах от 250 до 400 м. Значения глубины для каждой точки встреч группы китов мы получали с помощью инструмента “point sampling tool” в

геоинформационной системе QGIS с помощью программы QGIS Desktop 3.4.13.

Модель GEBCO дает хорошие результаты для дна открытого моря, но часто дает нерелевантную съемку в прибрежных областях и в мелких заливах со сложным рельефом, таких как пролив Сенявина – основное место встреч китов в районе восточной Чукотки. Для таких районов мы получали данные о глубинах, создавая отдельные цифровые модели рельефа (ЦМР). Исходные данные о глубине мы получали с топографических карт масштаба 1:100000 через оцифровывание горизонталей и точечных измерений глубины, предварительно привязанных в системе координат WGS84. По атрибутам полученных после оцифровывания линейных и точечных объектов мы вычисляли интерполированные значения глубин методом ординарного кригинга в программе SAGA GIS 2.3.2. Разрешение полученного таким способом растра соответствовало разрешению растра GEBCO.

Помимо этого, мы определяли характер распределения точек встреч для области максимального распространения этих точек в том или ином районе методом ближайшего соседа для описания распределения объектов на плоскости (Clark, Evans, 1954). Индекс средней дистанции между ближайшими точками (Average Nearest Neighbor Distance - ANND) описывает насколько расстояния между точками распределения отличаются от случайного. Если ANND больше 1, распределение считается равномерным, если меньше – кластеризованным, при значении равном 1 распределение случайное. Мы рассчитывали ANND для набора точек встреч для каждого года в каждом из тех районов, где данные собирались путем регулярных наблюдений. Только в таких условиях возможно накопить достаточно точек встреч для анализа. Анализ распределения для данных маршрутных учетов мы не делали, так как результаты были бы искажены движением судна. Областью распределения точек был выбран минимальный полигон, включающий все точки встреч. Расчет делался с помощью инструмента анализа векторных данных в QGIS.

Дополнительно, для многолетних наблюдений в районе Командорских островов мы отслеживали изменения в распределении китов в течение периода наблюдений. То есть, мы выясняли, происходило ли за время наблюдений смещение центров концентрации китов в пространстве год от года. Для этого внутри площади распределения точек встреч мы выделяли центр плотности распределения используя алгоритм ядерной оценки плотности. Результатом работы алгоритма является растровое изображение области распределения точек, где для каждого пикселя рассчитывается значение плотности точек. Задавая дискретную градуировку плотности с числом групп 3, мы получали области с низким, средним и высоким значениями плотности относительно того количества точек, которое имелось в каждом районе. Далее для полигона, включающего все области с высокой плотностью мы строили центроид и анализировали насколько расположение таких центроидов менялось от года к году.

2.5.4 Расчет численности скоплений

Основными способами учета численности морских млекопитающих являются маршрутные - судовые или авиационные учеты, а также метод учета повторных встреч идентифицированных особей. И тот и другой метод связаны со множеством технических и интерпретационных сложностей. В нашей работе присутствуют судовые рейсы, однако, их планирование и проведение не в полной мере соответствуют задачам расчёта численности животных. Критическим для судового учета является правильное прокладывание трансект, так, чтобы плотность трансектной сети регулярно и равномерно покрывала район исследования. В связи с высокой стоимостью аренды судна мы не ставили такой метод учета в приоритет и даже в тех

районах, где данные собраны только в ходе судовых рейсов, мы не имеем трансектной сети, приемлемой для маршрутного учета. Скорее, структура усилия судовых рейсов сравнима с регулярными наблюдениями малой плотности и с перемещающегося в пространстве базового лагеря.

Основным методом расчета непосредственно численности скоплений в нашей работе является метод учета повторных встреч индивидуально идентифицированных особей (capture-recapture). Этот метод был разработан для расчета численности популяций в экологии для тех случаев, когда прямой подсчет особей невозможен. Изначально метод (mark-recapture) предполагал серии последовательных приемов отбора особей из популяции, постановке на них меток и возвращения обратно в популяцию, давая им возможность максимально свободно перемешиваться с пометченными особями. Во время последующих приемов отбора животных доля помеченных особей будет высокой если популяция небольшая, а в случае больших популяций низкой и изменяться в ходе последующих отловов. В приложении к китообразным, отловов в прямом смысле слова не производится и метки на животных не ставятся. Вместо отловов производят сессии фотоидентификации и фиксируют присутствие китов, индивидуально идентифицированных по естественным маркерам. Вне зависимости от способа, в каждом исследовании необходимо определить общий период сбора данных (study period), для которого будет рассчитываться численность и продолжительность каждой сессии регистрации присутствия животных (sample occasion). Сессии должны проводиться по возможности через равные промежутки времени, более длинные, чем сами сессии. В результате собираются истории встреч каждого из идентифицированных животных, присутствовавших в изучаемой акватории на протяжении всего периода сбора данных (Hammond, 1986). Для получения репрезентативных результатов в процессе сбора данных должно выполняться три важных требования:

1 – вероятность идентификации должна быть одинаковой для всех животных

2 – вероятность повторной встречи должна быть одинаковой для всех животных

3 – возможность животных покидать район наблюдений или приходить в него извне, а также факторы рождаемости и смертности в промежутках между сессиями регистрации должна учитываться.

Первое требование относится к характеру использования естественных маркеров, их уникальности, различимости и возможности однозначно распознавать их при встрече. Горбатые киты один из самых удобных объектов для фотоидентификации среди всех китообразных. Например, при оценке численностей многих видов дельфинов расчет возможно делать лишь для части популяции, так как есть животные, не имеющие различимых отметин – царапин или шрамов, по которым их идентифицируют (Urian et al., 2015). Паттерны окраски на нижней поверхности хвостовых лопастей у горбачей уникальны для каждого кита, имеются у всех, практически неизменны в течение жизни и хорошо видны в море, так как киты при занырянии высоко поднимают хвост над водой. Повторные встречи взрослых особей даже через большие промежутки времени показывают, что характер окраски и приметные повреждения на хвосте позволяют безошибочно идентифицировать кита. Однако, в процессе формирования окраски у молодых животных – детенышей первого года жизни – рисунок может меняться (Blackmer et al., 2006). Вероятность правильно распознать молодого кита может быть ниже (Рис. 6).

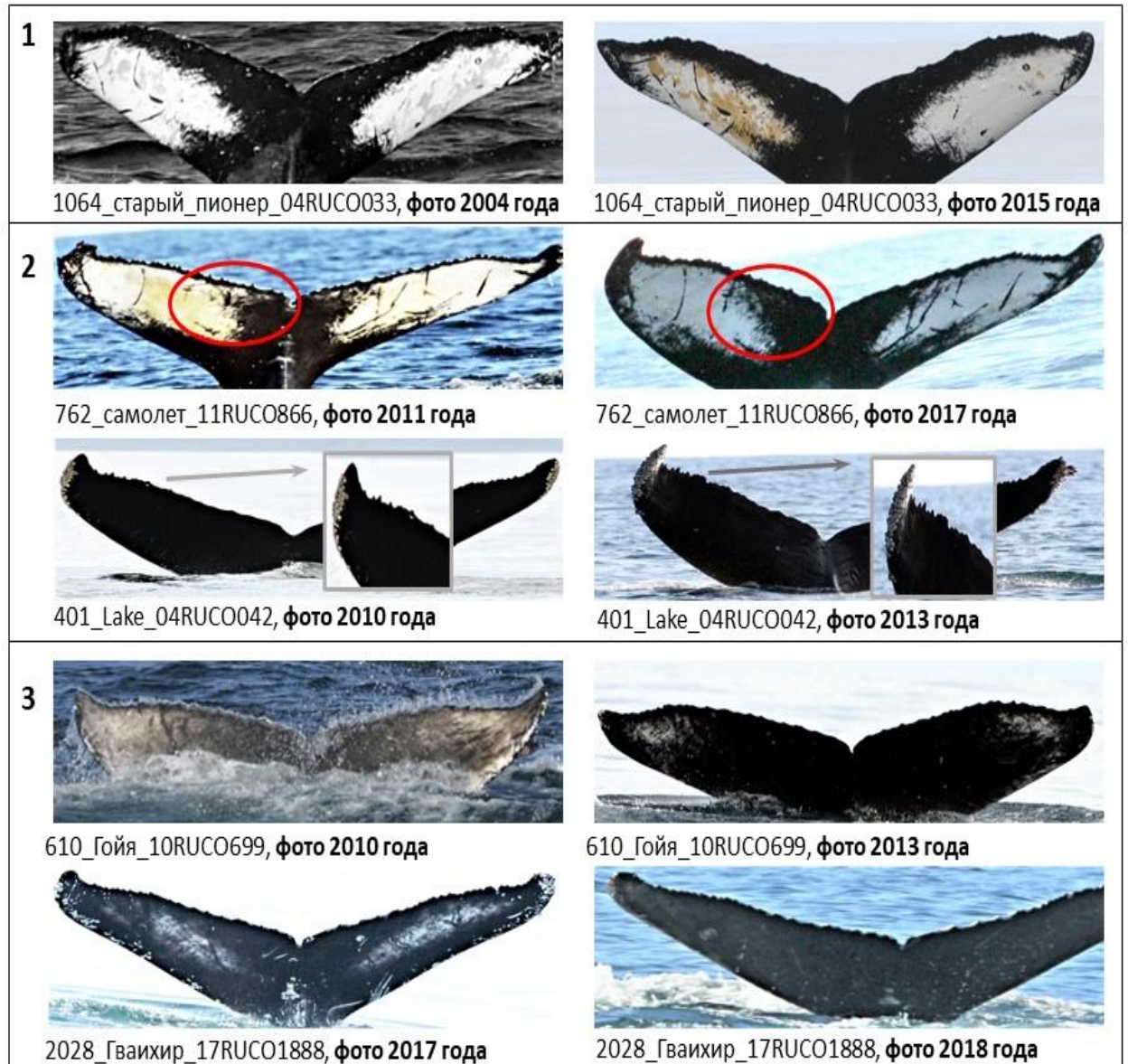


Рисунок 6. Примеры изменения окраски на хвостовых лопастях горбачей со временем. 1 – стабильная окраска взрослого кита на протяжении 11 лет; 2 – незначительные изменения, не препятствующие идентификации; 3 – заметные изменения окраски у молодых животных, оба фото слева принадлежат детенышам, пришедшим в сопровождении самок.

Второе требование относится к району наблюдений и характеру организации работы. Требование к равной вероятности встречи у горбачей чаще бывает нарушено в местах размножения, так как там распределение животных может быть в значительной мере связано с полом. Самки с новорожденными детенышами стараются избегать самцов, а самцы группируются в больших количествах возле одной репродуктивной самки. К

тому же, самцы в целом с большей вероятностью возвращаются зимой в места размножения, тогда как холостующие самки могут зимовать и в высоких широтах (Brown et al., 1995). В районах же нагула такая проблема отсутствует, однако тот факт, что детеныши текущего года рождения еще не утрачивают связь с самками, не делает вероятность их встречи независимой.

По этой и вышеописанной проблеме с нестабильностью отличительных маркеров у молодых животных мы исключили из выборок для расчета численности всех известных детенышей в возрасте сопровождения матерью. Из выборок для каждого года детеныши были исключены полностью, а из выборок за весь период наблюдений исключались только встречи в первый год, когда детеныш приходил в сопровождении самки. При встречах в следующие годы киты, бывшие детенышами ранее, регистрировались наравне с остальными взрослыми китами.

Третье требование должно быть выполнено с помощью правильного выбора модели для расчета численности и подбора параметров вероятности для факторов выживания и повторных встреч китов от одной сессии регистрации до другой. Идеальным для моделирования численности методом повторных встреч является ситуация, когда животные не покидают район исследования, по крайней мере во время периода сбора данных. Такие скопления или популяции называются закрытыми, и они довольно редко встречаются в природе. Численность закрытых популяций рассчитывается по простому уравнению Линкольна-Петерсена, основанному на утверждении, что особи, встреченные повторно, составляют такую же долю от выборки второй сессии регистрации, как и особи, встреченные впервые в первой сессии регистрации, от всей популяции (Petersen, 1896). В том же случае, если в период сбора данных происходят перемещения животных из области, для которой делается расчет, в другие районы или приход животных извне, а также имеет место смертность и рождение новых особей, простые уравнения неприменимы. В таких ситуациях популяция называется открытой и используются более сложные модели. Наиболее часто

применяемой в таких случаях является модель Кормака-Джолли-Сибера (Cormack-Jolly-Seber - CJS) для открытых популяций. Эта модель позволяет рассчитать численность для множества сессий регистрации (обычно за исключением первой и последней сессии в ряду), учитывая вероятность регистрации животных во время каждой сессии, а также вероятность выживаемости (безвозвратного ухода из района наблюдений) животных между сессиями (Jolly, 1965). Кроме того, некоторые способы расчета позволяют оценить и общее количество животных, которые присутствовали в районе наблюдений за весь период сбора данных.

Мы, безусловно, не можем утверждать, что киты остаются в районе наблюдений в течение сезона и все возвращаются в тот же район после зимовки. Мы не имеем возможности как-то это измерить. Поэтому мы не можем применять модель Линкольна-Петерсена и работаем только с моделями CJS.

Для получения численности китов для каждого сезона в многолетнем ряду наблюдений можно использовать два подхода: 1 – взять в качестве периода исследований весь многолетний ряд, а в качестве сессий регистрации внутри него каждый отдельный сезон; 2 – выбрать в качестве периода исследований каждый сезон наблюдений, а в качестве сессий регистрации внутри него – отдельные дни. С точки зрения методики, моделирование численности в первом случае является более правильным, так как выборки каждой сессии получаются более независимыми, и более чем полугодовые промежутки между сессиями регистрации равные и длинные. Моделирование численности для каждого года с сессией равной одному дню наблюдений отвечает требованиям хуже, так как на сбор данных в значительной мере влияет погода и другие внешние условия, из-за которых выходы в море для фотографирования китов то происходят ежедневно, то разделяются нерабочими неделями. В то же время, для моделирования значений в промежуточных точках из ряда сессий регистрации используются расчетные значения вероятностей выживания китов между сессиями

регистрации и вероятностей встречи этого кита для каждой сессии. Это может давать нерелевантный ответ в зависимости от качества модели. Для того, чтобы избежать недостатков обоих способов структурирования данных, мы используем при расчетах численностей китов оба эти способа. При этом, так как и в том и в другом случае промежутки между сессиями сбора данных остаются намного короче средней продолжительности жизни нашего объекта изучения, под вероятностью выживаемости китов мы понимаем скорее вероятность их возвращения в район из других районов после отсутствия в течение нескольких сессий сбора данных.

На протяжении развития метода было реализовано несколько программных решений для построения моделей расчета численности. Основным и самым развитым с начала широкого применения метода является программа MARK (White, Burnham, 1999), написанная на языке Fortran и включающая множество способов структурирования данных, учета дополнительных ковариат и построения множества вариаций моделей. Впоследствии, с развитием среды программирования R (R Core Team, 2021), многие подходы были реализованы как отдельные наборы функций или пакеты для R, адаптированные для каждой конкретной задачи. Основным пакетом, позволяющим использовать практически полный функционал MARK и использующий для построения модели ядро программы MARK является пакет “RMark” (Laake, 2013). Алгоритм расчета в пакете “RMark” предполагает построение нескольких моделей с разными вариантами расчета параметров вероятности встречи p и вероятности выживаемости ϕ . Вариантами для этих параметров была возможность параметра изменяться во времени ($p.time$ или $\phi.time$) или установка их неизменными ($p.ct$ или $\phi.ct$). Лучшая модель выбирается на основании значения AIC. Погрешность выражается с помощью доверительного интервала (ДИ), который мы рассчитывали методом бутстрепа на основании 100 итераций. Помимо этого, получило развитие моделирование численности и динамики популяций с помощью генерализованных линейных моделей. Такое моделирование

реализовано в пакете “rcapture” для R (Baillargeon, Rivest, 2007). Погрешность в этом случае выражается через расчет стандартной ошибки (SE). Для проверки наших построений и оценки ошибок мы использовали оба этих пакета.

ГЛАВА 3. ВЫДЕЛЕНИЕ НАГУЛЬНЫХ РАЙОНОВ, ОПИСАНИЕ НАГУЛЬНЫХ СКОПЛЕНИЙ

В сложной пространственной структуре ареала горбатых китов выделяется общая тенденция образовывать крупные репродуктивные скопления в тропических и субтропических водах, из которых после окончания сезона размножения животные расходятся во множество мелких, часто хорошо разграниченных нагульных районов вдоль побережий в высоких широтах. В каждом из таких нагульных районов наблюдается высокий уровень повторных встреч одних и тех же особей внутри района и ограниченный обмен животными между ними. Расстояния между такими районами могут быть от 200 до 600 км в северной Атлантике (Stevick et al., 2006 б) и от 700 до 1500 км в северной Пацифике (Calambokidis et al., 2008). Часто такие районы приурочены к заливам или внутренним акваториям архипелагов, но встречаются ситуации, когда соседние скопления не имеют четко выраженной географической границы и определяются исключительно различиями в составе посещающих эти районы китов (Calambokidis et al., 1996). Выделяются такие нагульные районы исходя из структуры имеющихся данных - результатов маршрутных учетов, наличие большого количества повторных встреч внутри районов и низкого между районами, а также, учитывая наличие доступных для китов пищевых ресурсов.

Опираясь на опыт предыдущих исследований и структуру наших данных, мы наметили девять предполагаемых районов в пределах Дальнего Востока России (Рис. 7).

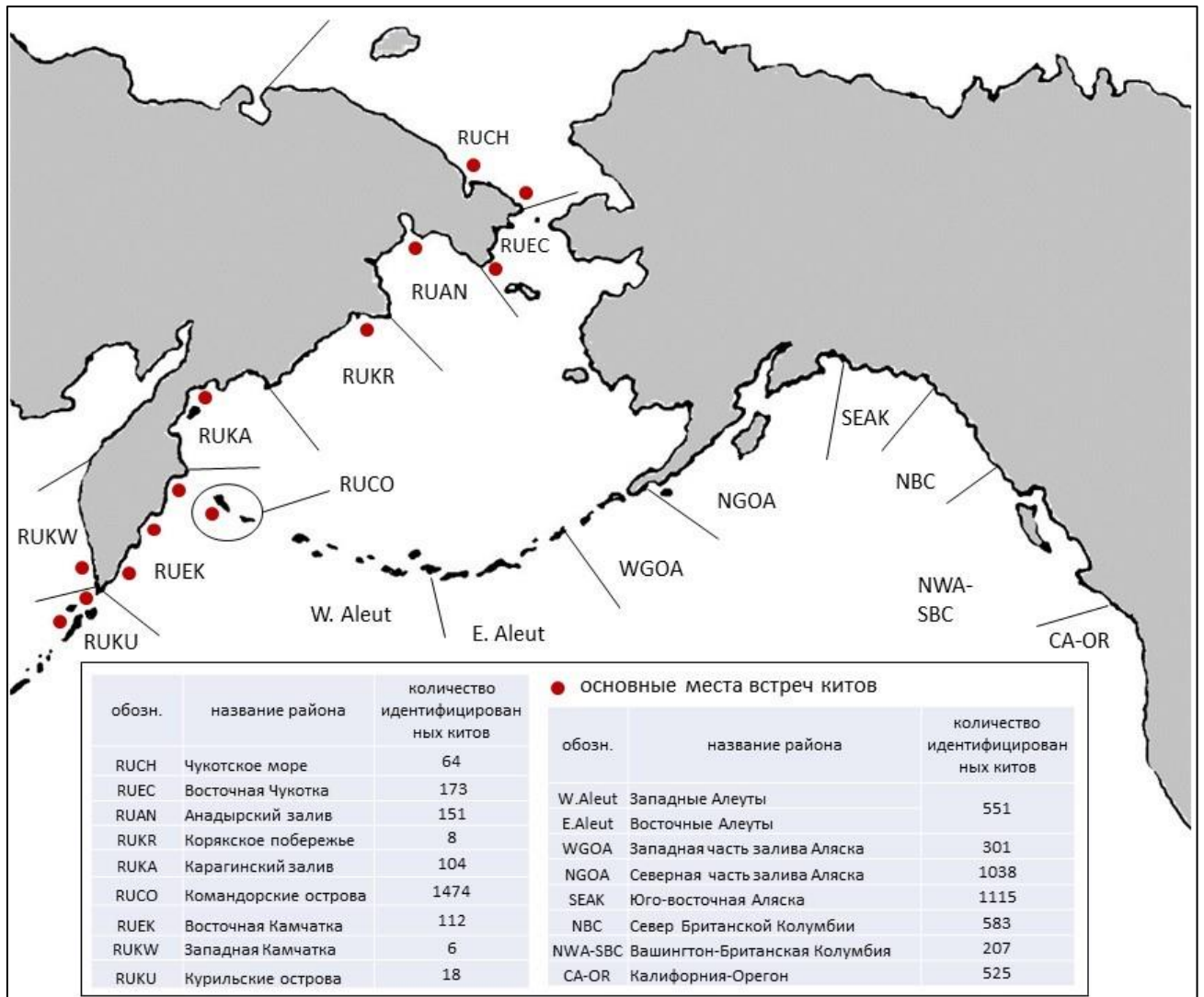


Рисунок 7. Выделение нагульных районов на Дальнем Востоке России. Районы восточной части Северной Пацифики приведены по Calambokidis et al., 2008. В таблице указано количество китов, идентифицированных в пределах каждого района.

Границы между намеченными районами в значительной степени условны, а локализация самих нагульных скоплений в пределах района остаётся невыясненной. Поскольку наш материал в разных районах собирался разными способами, мы выбрали несколько более или менее универсальных критериев для обоснования выделения конкретных нагульных районов. Такими критериями мы считаем наличие повторных встреч одних и тех же особей в одном районе в разные годы, продолжительность присутствия китов в акватории и наличие кормового поведения (Табл. 2).

Первые три нагульных района на Дальнем Востоке – Анадырский залив, Карагинский залив и Командорские острова – были выделены ещё в ходе рейсов SPLASH. Данные, полученные в ходе проекта SPLASH, в этой работе не анализируются, однако фотографии, полученные во время рейсов 2004-2005 гг. составили основу каталога горбачей Дальнего Востока России и включены сюда для оценки общего имеющегося материала, на основании которого мы выделяем районы нагула.

Таблица 2. Обзор периодов, режима сбора данных и встречаемости горбатых китов в предполагаемых районах нагула горбатых китов на Дальнем Востоке России.

Районы			период работы		способ сбора данных			количество идентифицированных горбачей	число китов, встретившихся более чем в 1 год	доля китов, встречающихся более 1 года, %	повторных встреч в год	кормовое поведение	итог
обозначение	название района	описание районов	лет сбора данных	годы	судовые рейсы	регулярные наблюдения	случайные наблюдатели						
RUCH	Чукотское море	Прибрежная зона у пос.: Ванкарем, Нешкан, Инчоун, Уэлен; Колючинская губа, Берингов пролив	5	2013, 2015, 2016, 2019, 2021	нет	да	да	64	1	1,6	0,2	да	нагульный
RUEC	Восточная Чукотка	Пролив Сенявина, бухта Ткачен	6	2016-2021	да	да	да	172	64	36,9	10,6	да	нагульный
RUAN	Анадырский залив	Залив Креста и другие районы Анадырского залива	4	2015, 2016, 2017, 2019	да	да	да	151	15	9,9	3,75	да	нагульный
RUKR	Корякское побережье	Побережье от мыса Олюторский до мыса Наварин	2	2005, 2019	да	нет	да	8	0	0	-	не известно	не опр.
RUKA	Карагинский залив	Карагинский залив, Олюторский залив	5	2004, 2005, 2008, 2009, 2015	да	да	да	104	33	31,7	6,6	да	нагульный
RUCO	Командорские острова	Юго-западное побережье острова Беринга	18	2002, 2004 - 2019, 2021	да	да	да	1465	486	32,9	27	да	нагульный

RUKE	Восточная Камчатка	Камчатский залив, Кроноцкий залив, мыс Козлова, Авачинский залив	14	2005, 2008, 2009, 2010, 2012-2021	да	нет	да	115	7	6,3	0,5	да	недостаточно данных
RUKW	Западная Камчатка	Залив Камбальный, другие районы Западной Камчатки	3	2004, 2005, 2014	да	нет	да	6	0	0	0	не известно	не опр.
RUKU	Курильские острова	Остров Шумшу, остров Парамушир	3	2014, 2015, 2016	да	нет	нет	18	3	16,7	1	не известно	не опр.

Из приведенной таблицы видно, что лишь наличие регулярных наблюдений позволяет собрать достаточно данных о присутствии в районе устойчивого в течение многих лет нагульного скопления горбачей. Несмотря на то, что кормящиеся киты были отмечены в Чукотском море и у Восточной Камчатки в течение нескольких лет, неясно, держатся ли они там весь нагульный сезон или перемещаются в другие районы. Для тех районов, где данные собирались разово или были получены лишь от случайных наблюдателей, сложно вообще сделать какое бы то ни было заключение.

3.1 Чукотское море

Первый материал с северного побережья Чукотки был получен от наблюдателей с круизных судов в 2013 г. Позже, в 2015-2019 гг., фото китов от случайных наблюдателей продолжали поступать, и были обнаружены первые повторные встречи. Кит 1523_лофофор_13RUCH1450 впервые был отмечен 01.09.2013 г. возле поселка Уэлен, а позже, 14.08.2015 дальше на запад вдоль побережья, в районе поселка Нешкан. Данные по большей части

не сопровождалось ни конкретными координатами встреч китов, ни информацией о составе групп, объектах питания или присутствию детенышей. Однако стало ясно, что скопления горбатых китов на севере Чукотки существуют, и они более-менее постоянны. В 2021 г. была организована экспедиция в район поселка Инчоун для целенаправленного изучения горбачей в режиме регулярных наблюдений. Однако в регулярном режиме отработать в скоплениях не было возможности, удалось лишь несколько раз приблизиться к кормящимся китам и собрать некоторое количество фотоматериала, из которого было выделено всего 27 индивидуально различимых особей, включая одну пару мать-детеныш. Самые ранние даты регистрации китов были получены в 2015 г. из окрестностей Колючинской губы 29 июля, основные даты встреч приходились на август-сентябрь. Наблюдения 2021 г. в районе поселка Инчоун продолжалась с 19 августа до 7 октября и подход китов был зарегистрирован не ранее 16 сентября. То есть, нагульный сезон горбачей на северном побережье Чукотки может быть значительно сдвинут на конец лета и осень. Однако по сообщениям местных жителей, горбачи присутствуют в окрестностях Инчоуна также и в первой половине лета, практически сразу после разрушения льдов, но недолгое время, после чего уходят и к осени приходят повторно. Таким образом, можно предполагать, что горбачи в течение лета совершают перемещения по Чукотскому морю из одного района в другой. Поддержкой такого предположения может служить и повторная встреча кита 1523_лофофор_13RUCH1450 в двух районах вдоль северного побережья в разные годы. Такой режим посещения горбачами нагульных районов является в целом нетипичным для Северной Пацифики. Нагульные скопления севера Чукотки, несомненно, нуждаются в дальнейшем изучении.

Локализация скоплений китов в ходе наблюдений 2021 г. была сделана как по береговым наблюдениям, так и по результатам работы в море (Рис. 8).

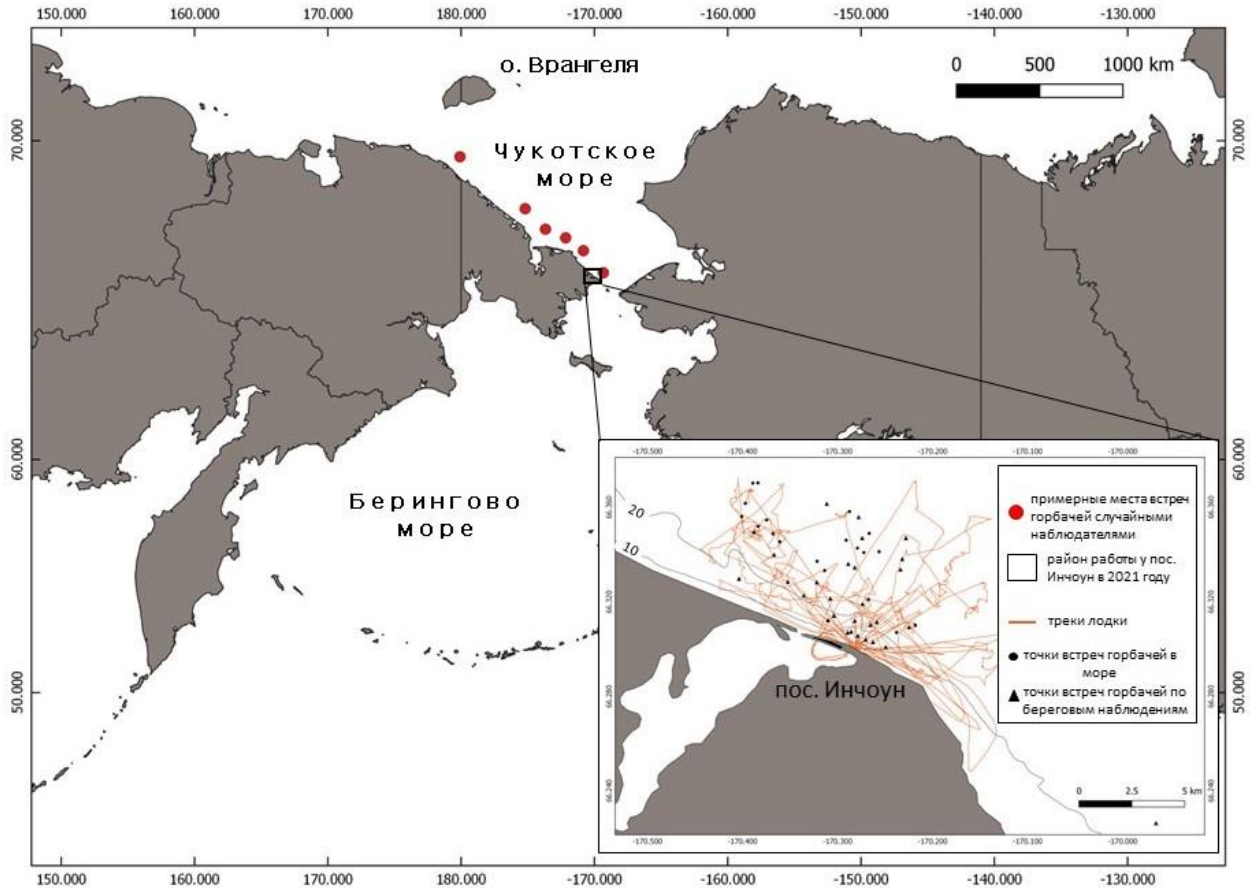


Рисунок 8. Районы работы на северном побережье Чукотки и точки встреч горбачей.

Для береговых наблюдений были выбраны две точки в окрестностях поселка – точка 1 с координатами N66° 17.921' W170° 16.914' на высоте 3 метра над уровнем моря и точка 2 в районе вершины мыса Равуквун с координатами N66° 17.632' W170° 15.067', на высоте 70 м над уровнем моря. Морские выходы были организованы в сотрудничестве с местными зверобойными бригадами и были полностью привязаны к их операциям. Выход в море происходил около 4-5 часов утра и завершался в 16-17 часов с небольшими колебаниями в зависимости от погоды. При встречах всех видов морских млекопитающих местоположение лодки фиксировалось с помощью GPS, направление на животных определялось в градусах относительно курса лодки, удаление оценивалось глазомерно. В случае приближения лодки к скоплениям кормящихся горбачей или одиночным китам проводилось их

фотографирование. Расстояние съемки составляло от 80 до 800 м. К сожалению, нередко приблизиться на расстояние, необходимое для того, чтобы получить фотографии наилучшего качества, не представлялось возможным также, как и продолжительно следовать за животными.

Прибрежная зона Чукотского моря представляет собой широкий очень пологий шельф с глубинами едва достигающими 50 м. Глубины в точках встреч горбатых китов в районе Инчоуна в среднем составляли 26,4 м (SD = 8,8) и не превышали 40 м. Об объектах питания китов в этом районе мы не имеем прямых данных и можем только предполагать, чем могут питаться киты в районе Инчоуна по некоторым косвенным признакам. По сообщениям местных жителей, время прихода горбачей совпадает с проявлением в лагуне Инчоун тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*). Сельдь является обычной добычей горбатых китов на Аляске (Straley et al., 2018). Мы наблюдали плотные скопления китов питающихся в сопровождении рыбоядных птиц, таких как моевки (*Rissa tridactyla*), кайры (*Uria sp.*) и буревестники (*Puffinus tenuirostris*). В литературе описаны случаи группировки рыбоядных птиц с кормящимися рыбой китами (Sigler et al., 2012; Evans, 2017), так что мы можем предположить, что киты в период наблюдений питались рыбой, возможно, тихоокеанской сельдью. Активное питание сельдью отмечено, например, у горбачей залива Аляска (Straley et al., 2018). В районе побережья Чукотского моря не проводилось повторных наблюдений за одними и теми же нагульными скоплениями китов в течение нескольких дней подряд или в течение нескольких лет и какие-либо выводы о стабильности скоплений и их демографических характеристиках здесь сделать на данный момент невозможно.

3.2 Восточная Чукотка

Основным районом встреч горбатых китов на восточном побережье Чукотки является пролив Сенявина, Провиденский район.

Работа в проливе Сенявина началась в 2017 г. и продолжалась регулярно каждый год до 2021 г. В 2016 г. несколько фотографий были получены также от случайных наблюдателей. Во все годы работа начиналась в середине августа, когда киты уже присутствовали в проливе. К окончанию сезона наблюдений в начале сентября наблюдался постепенный уход китов из района наблюдений (Табл. 3).

Таблица 3. Итоги идентификации горбатых китов в проливе Сенявина.

Год	период работ	рабочих дней	количество китов	количество китов, встреченных повторно	количество идентификаций за час усилия	количество пар мать-детеныш (доля от зарегистрированных взрослых, %)	самцов/самок**
2016*	3 августа, 13 августа, 17 августа	-	8	-	-	-	0/2
2017	16 августа - 6 сентября	19	83	2 (2,4%)	0,8	2 (2,5%)	19/15
2018	03 августа - 8 сентября	15	98	47 (48%)	1,3	6 (6,4%)	10/12
2019	09 августа - 7 сентября	13	17	12 (70,6%)	0,3	0	4/1
2020	18 августа - 11 сентября	8	27	19 (70,3%)	0,8	2 (7,4%)	3/2
2021	17 августа - 11 сентября	4	43	25 (58%)	1,8	3 (7,5%)	4/2

* - данные получены только от случайных наблюдателей

** - пол известен только по результатам генетического анализа для китов, от которых получены образцы кожи. Всего 37 особей: 19 самок, 18 самцов

Пролив Сенявина пролегает между материком и двумя близко расположенными островами Аракамчечен и Иттыгран (Рис. 9). Акватория этого пролива представляет собой комплекс относительно глубоководных фьордов ледникового происхождения. Глубины в заливе Пенкигней, в северной части района достигают 100 м, а в заливе Румилет на юге – 80 м, при том, что глубины Берингова моря за пределами пролива Сенявина не превышают 50 м. Из-за специфической розы ветров, высоких скал по периметру и частых проявлений остаточного вулканизма – выходов на поверхность термальных вод, формируется особый более мягкий микроклимат по сравнению с таковым в окружающем ландшафте (Купецкий, 1996).

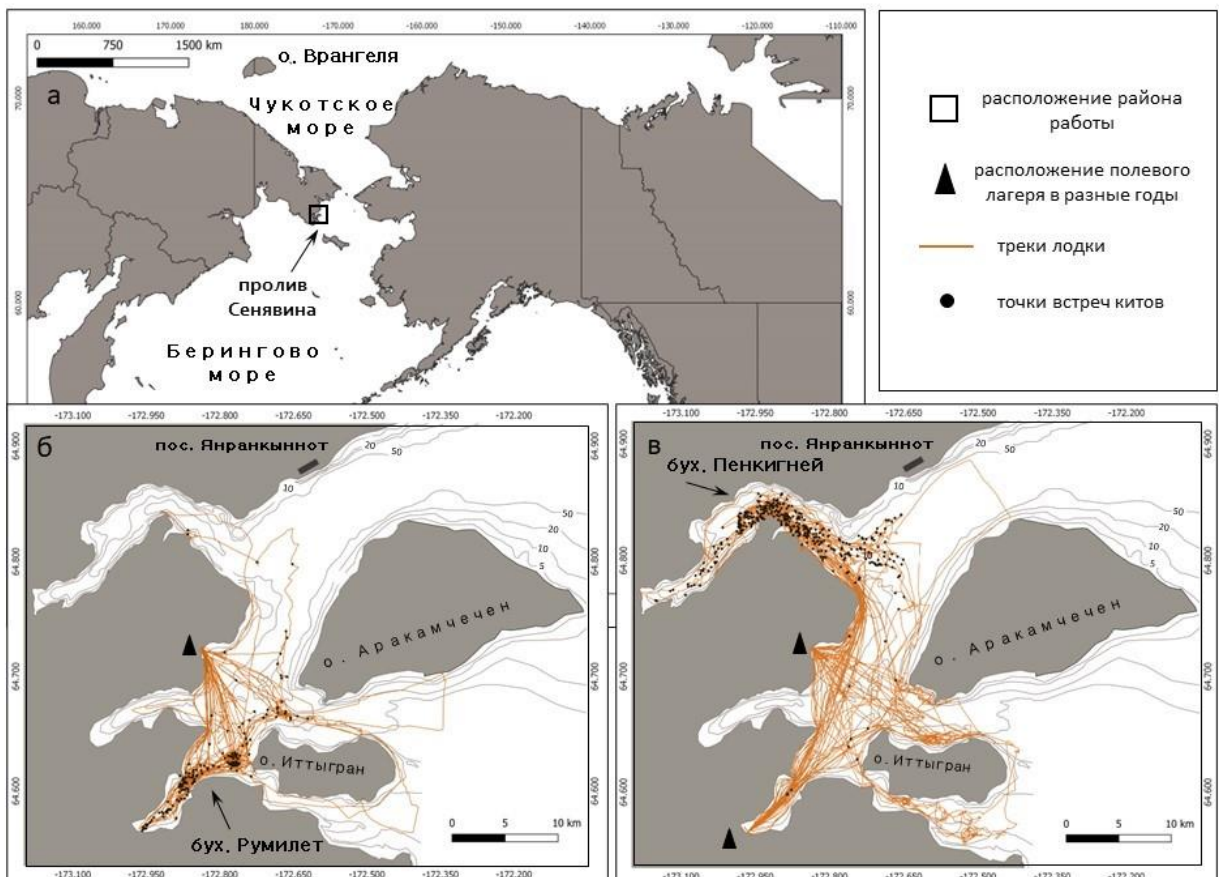


Рисунок 9. Район работы на Восточной Чукотке и точки встреч горбачей в разные годы. а – расположение пролива Сенявина, б – точки встреч китов в 2017 г, в – точки встреч китов в 2018-2021 гг.

В 2017 и 2018 гг. киты постоянно присутствовали в районе наблюдений в больших количествах, однако в 2017 г. они кормились исключительно внутри и ближайших окрестностях бухты Румилет, на участках с глубинами 20 – 88 м (среднее 31 м, SD = 18,7), а в 2018 и в последующие годы они отмечены главным образом в более глубоководной бухте Пенкигней на участках с глубинами 30 – 94 м (среднее 48 м, SD = 18).

Характер активности китов также различался. Эти различия мы связываем с тем, что киты возможно кормились в разные годы разной пищей. В 2017 г. мы наблюдали активную кормежку китов в дневное время и в сопровождении рыбоядных птиц – моевок и кайр. Кормежка китов в дневное время может быть связана с питанием активной также в дневное время песчанкой (*Ammodytes hexapterus*), или поднятием в толщу воды сайки (*Boreogadus saida*) (Фадеев, 2005). В процессе фотографирования китов иногда также удавалось зафиксировать факт того, что птицы подбирают с поверхности воды рыбу, которую нам удалось идентифицировать как сайку (Рис. 10).



Рисунок 10. Птицы кормящиеся совместно с китами в бухте Румилет в августе 2017

В 2018 г. и позже киты преимущественно отдыхали в светлое время суток и начинали кормиться к вечеру. Это может быть связано с вечерней вертикальной миграцией планктонных ракообразных (Волков, Волвенко, 2016). Только в отдельных случаях китов, кормящихся вне самой бухты Пенкигней, сопровождали моевки, а кайры не участвовали в кормежках вовсе.

Предположения о питании разными видами пищи в разные годы подтверждается и результатами анализа стабильных изотопов азота в пробах кожи китов, встреченных в 2017 и 2018 гг. Уровень N^{15} оказался достоверно ниже в 2018 г, что указывает на питание китов на более низком трофическом уровне и может соответствовать питанию рачками (наши данные).

Всего за 6 лет наблюдений в районе Восточной Чукотки было идентифицировано 172 кита. Работа в проливе Сенявина в 2017 и 2018 гг. была направлена преимущественно на идентификацию горбачей и именно в эти годы была сформирована основная часть каталога пролива Сенявина. В 2019 г. встречаемость китов в проливе резко снизилась, а в последующие годы значительная часть поисковых усилий была направлена на программу по изучению серых китов, что отразилось на темпе идентификации горбачей. Однако, если оценить встречаемость китов в расчете на час поискового усилия, то встречаемость после 2019 г. снова значительно возрастает (Табл. 3).

Среди китов, кормящихся в проливе Сенявина, регулярно отмечались самки с детёнышами. Их доля ото всех животных составляла от 2% до 7 % в разные годы. Ни для одной самки за период работы не было отмечено рождение второго детеныша. Среди детенышей повторно на следующий год после первой встречи был идентифицирован только один. Следует отметить, что наблюдения приходятся на время начала самостоятельной жизни

детенышей, и они могли уже не сопровождать самку постоянно или присоединяться к другим особям, что могло привести к их недоучету.

Начиная со второго года регулярных наблюдений скопление в проливе Сенявина отличается достаточно высоким уровнем повторных встреч ранее идентифицированных особей. Каждый год доля знакомых китов ото всех встреченных составляла половину и более. Скопления кормящихся китов в 2017 и 2018 гг. были достаточно плотные и многочисленные, в день мы регистрировали до 50 групп китов, одиночек, пар и изредка — троек и более крупных групп. Эти скопления характеризовались большим количеством повторных встреч одних и тех же особей как в течение одного сезона, так и в разные сезоны. Кривая накопления идентификаций показывает снижение скорости регистрации новых животных к концу каждого сезона, однако общий прирост на протяжении всего периода исследований идет активно, даже в 2019 г., когда китов было зарегистрировано очень мало (Рис. 11). Динамика накопления новых животных в каталоге лишь немного снижается, но не выходит на плато, то есть, значимой части китов, использующих этот район для нагула, пока идентифицировать не удалось.



Рисунок 11. Кривая накопления идентификаций горбачей в районе восточной Чукотки.

Более половины встреченных в проливе Сенявина китов были отмечены только в один из пяти лет наблюдений. В то же время некоторое количество китов присутствовало в акватории на протяжении всего периода наблюдений. Однако отделить тех китов, которые присутствуют в акватории постоянно, от китов, проходящих через район транзитом, статистически не получилось. Связи между количеством встреч в год и числом лет встреч не было обнаружено ($\text{spearman } \rho = 0,1; p = 0,16$). Также недостоверными оказались и попарные сравнения между китами с разным количеством лет встреч (Рис. 12).

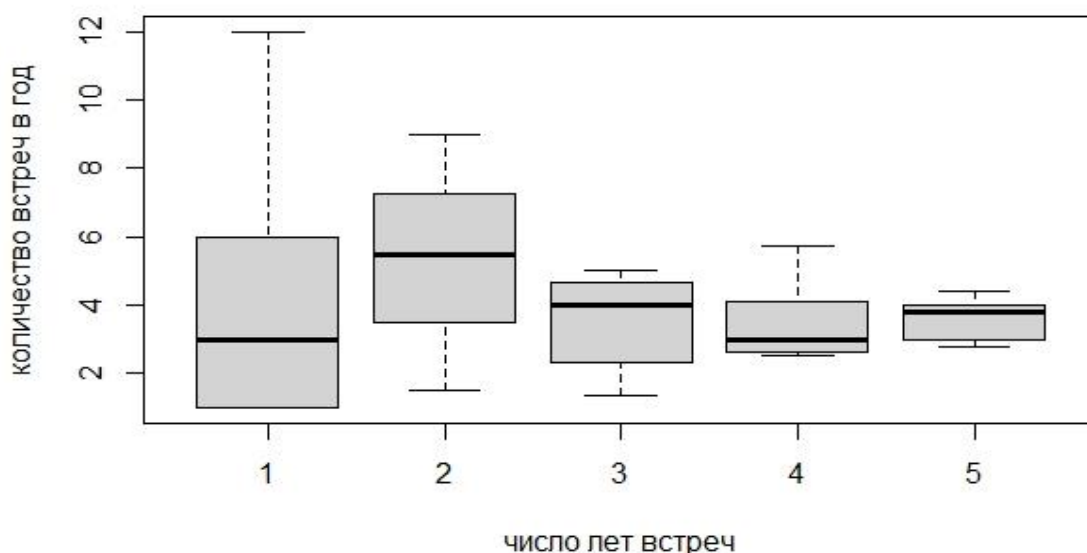


Рисунок 12. Продолжительность присутствия китов в акватории пролива Сенявина для китов, встреченных разное число лет.

Встречаемость китов в разные годы была неодинакова. В 2017 и 2018 годах количество зарегистрированных китов почти достигало ста, а в 2019 резко упало и составило всего 17 особей. Количество времени, затраченное на поиск и идентификацию горбачей после 2018 г, также снизилось, но и после пересчета встречаемости на час усилия по их поиску, резкое снижение

встречаемости в 2019 г. сохранилось (Рис. 13). После 2019 г. встречаемость снова начала увеличиваться.

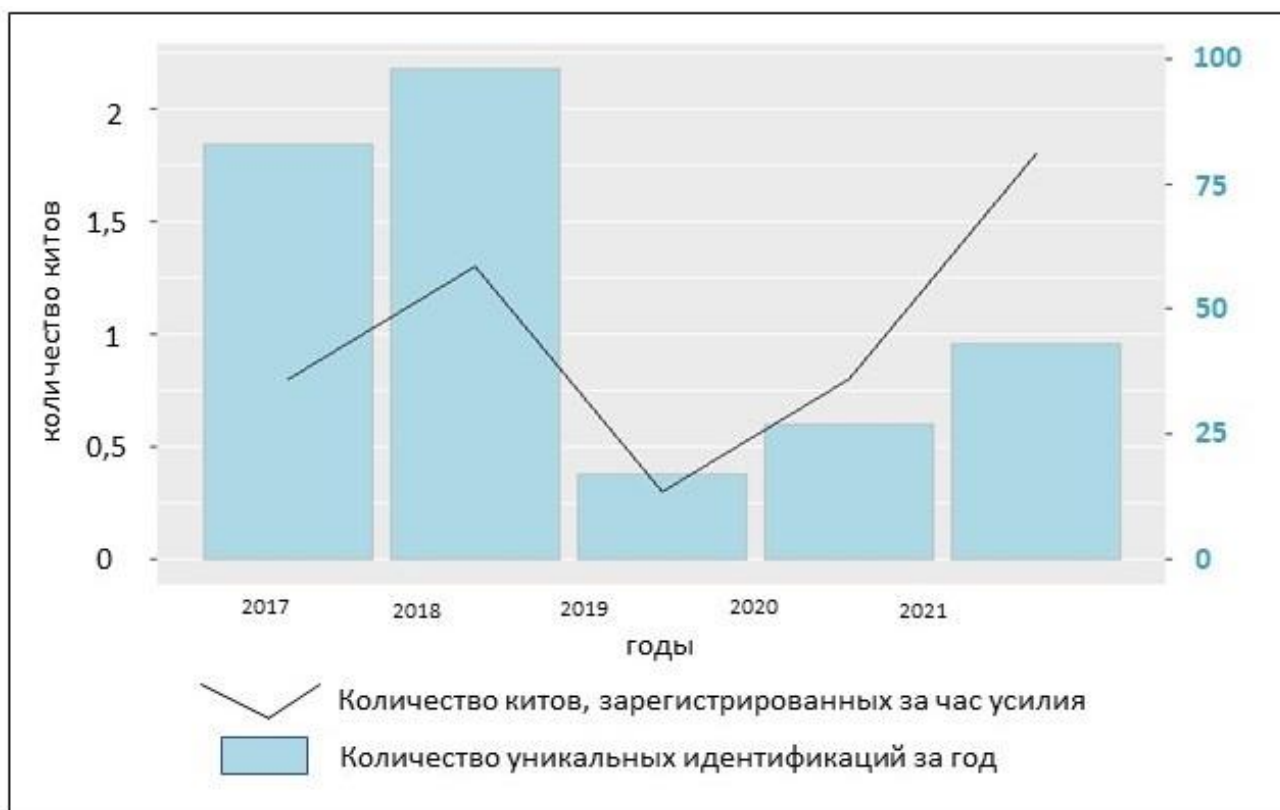


Рисунок 13. Динамика встречаемости горбатых китов в районе восточной Чукотки за период регулярных наблюдений.

3.3 Анадырский залив

Анадырский залив рассматривался в качестве одного из значимых нагульных районов горбачей в Российских водах еще в ходе рейсов по изучению популяционной структуры горбачей северной Пацифики SPLASH 2005 г. С тех пор работа в северной части залива в режиме регулярных наблюдений проводилась только однажды – в августе 2017 г. Помимо этого, в разные годы

мы получили небольшие наборы фотографий от наблюдателей с туристических круизов (Табл. 4).

Таблица 4. Итоги идентификации горбатых китов в Анадырском заливе.

Год	период работ	рабочих дней	количество китов	количество китов, встреченных повторно	количество идентификаций за час усилия
2005	июнь	-	27	0	-
2015	август, сентябрь, октябрь	-	7	0	-
2016	июнь	-	29	3	-
2017	август	10	83	4	2,2
2019	сентябрь	-	20	8	-

Анадырский залив — это крупнейший залив Берингова моря. Ширина залива у входа составляет 400 км. Длина – около 280 км. Дно относительно ровное, максимальная глубина составляет 104 м. В северной части залива, в районе основных наблюдений за горбачами, находится залив Креста, глубина в котором не превышает 70 м. Залив Креста вдается в материк на 102 км, максимальная ширина его составляет 42 км (Рис. 14).

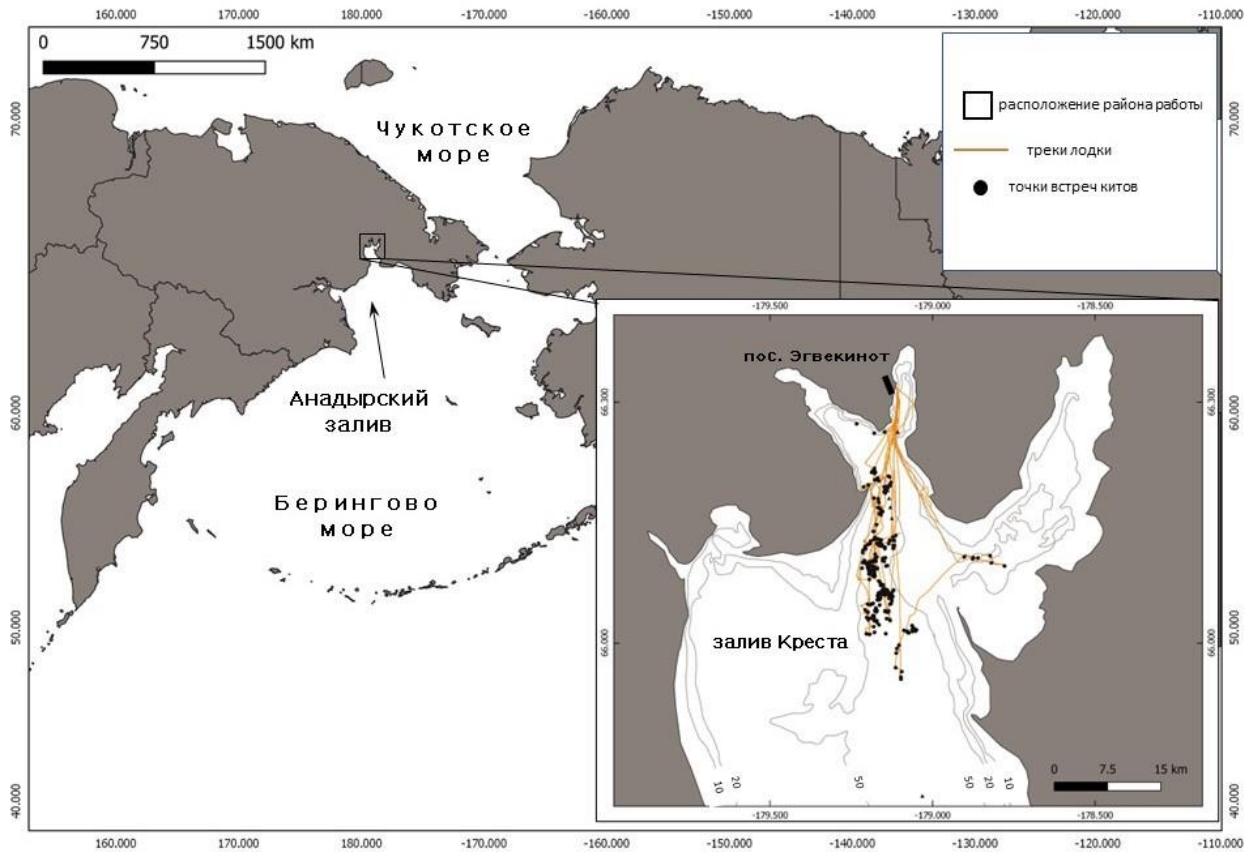


Рисунок 14. Район работы в Анадырском заливе и точки встреч горбачей по результатам наблюдений 2017 г.

Основная концентрация точек встреч китов во время регулярных наблюдений 2017 г. пришлась на центральную часть залива Креста. Средние глубины в местах встреч 44,5 м ($SD = 14,3$). Однако данные эти получены в течение всего лишь одного сезона и не дают представления о характере размещения китов в более крупном временном масштабе.

Всего за весь период наблюдений в Анадырском заливе был идентифицирован 151 кит, из них 84 в заливе Креста в 2017 г. Из-за неравномерного усилия в разные годы правильно оценить долю повторных встреч и сравнить ее с прочими районами не представляется возможным. Самки с детенышами за всё время наблюдений не были зарегистрированы ни разу.

3.4 Корякское побережье

Первые регистрации горбатых китов в районе Корякского побережья были получены в 2005 г. в ходе рейсов SPLASH. Всего было отмечено пять встреч четырех разных китов. Кормовое поведение не было зафиксировано. Позже фотографии ещё четырех китов из этого района, из окрестностей м. Наварин, мы получили от наблюдателя за косатками на ярусном промысле палтуса (Рис. 15). Ни детенышей, ни повторных встреч идентифицированных китов для этого района не известно.

Рельеф дна в районе Корякского побережья представляет собой довольно ровный шельф шириной 50-100 км и глубиной 150-200 м, который спускается отлогим на севере и резким на юге свалом до глубин 1000-2000 м.

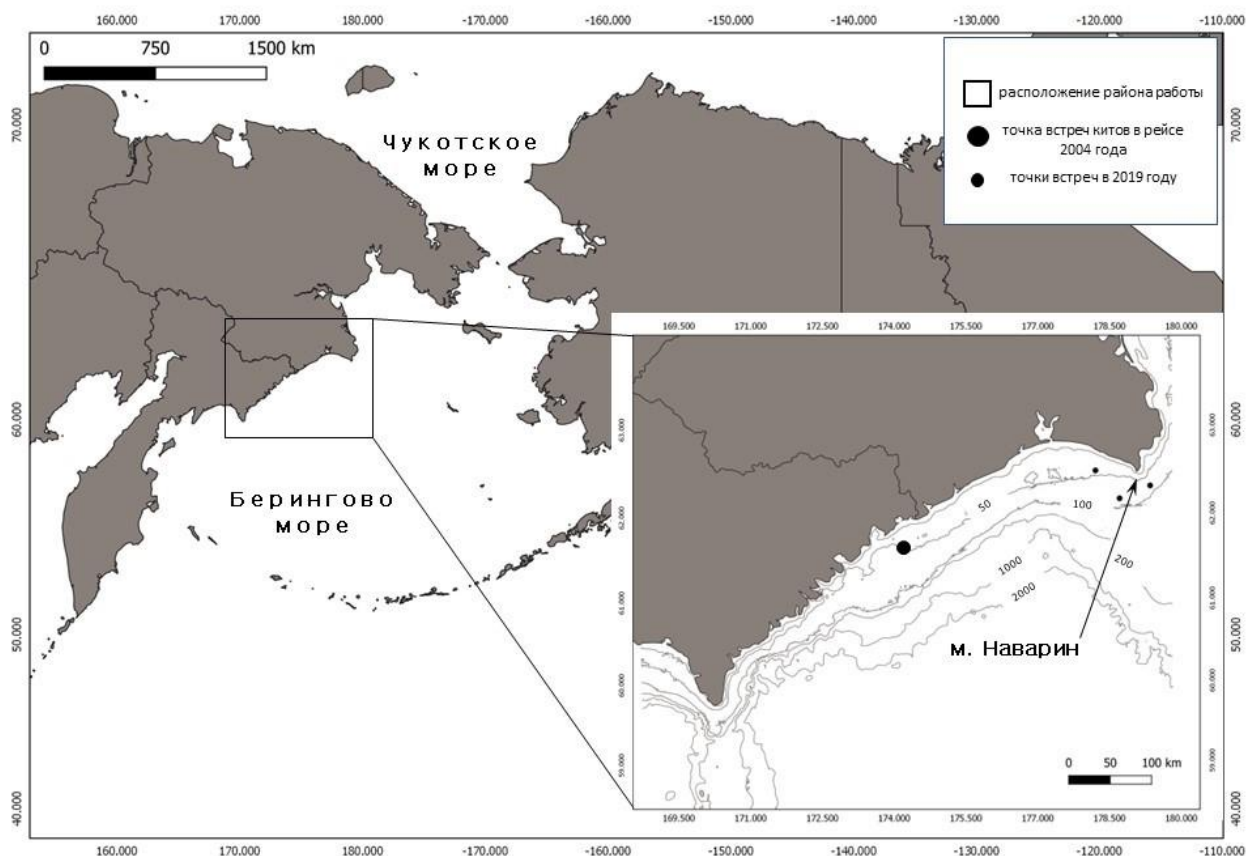


Рисунок 15. Точки встреч горбатых китов у Корякского побережья по результатам наблюдений 2004 и 2019 гг.

3.5 Карагинский залив

Карагинский залив также впервые был обследован во время рейсов SPLASH в 2004 и 2005 гг. После этого, в 2008 и 2009 гг. в Карагинском проводились наблюдения в регулярном режиме. В 2015 г. в район Карагинского залива был организован еще один рейс в рамках проекта по исследованию критических местообитаний китообразных (RCHP).

Карагинский залив расположен в северной части Камчатки, он вдается в полуостров на 117 км (Рис. 16). В заливе расположен остров Карагинский.

Берега, окружающие Карагинский, высокие и обрывистые, средние глубины составляют 60-80 м. Дно ровное, без резких перепадов. Киты главным образом встречались во внутренних частях залива в районе пролива Литке, в точках с глубинами 40 – 100 м (среднее 54 м, SD = 36).

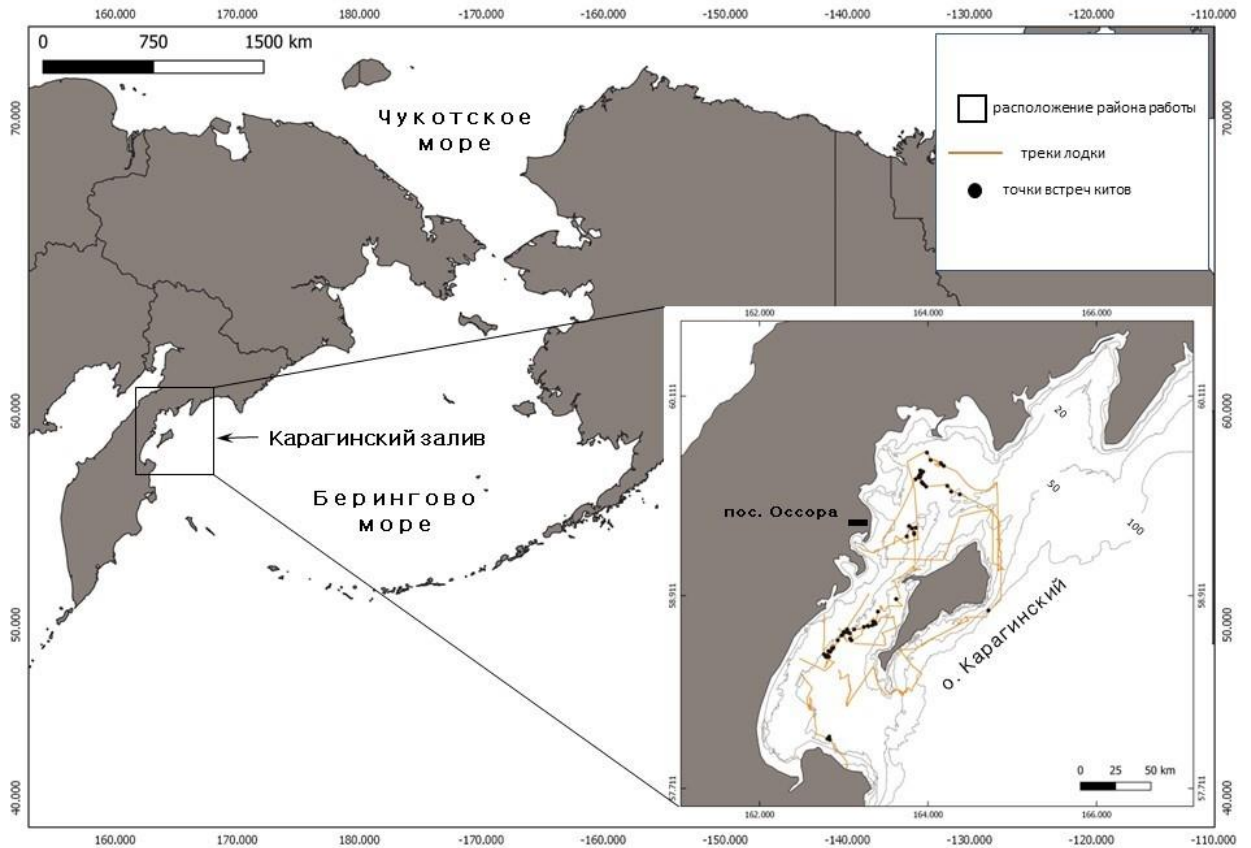


Рисунок 16. Район работы в Карагинском заливе и точки встреч горбачей по результатам рейса 2015 г.

Во время работы с китами нередко наблюдались крупные скопления песчанки, и была отмечена кормежка горбачей в этих скоплениях. Такие поведенческие наблюдения, в сочетании с анализом стабильных изотопов азота в пробах кожи горбачей позволяет предполагать, что песчанка, и возможно, другие виды мелкой стайной рыбы являются основными объектами питания горбачей в Карагинском (Filatova et al., 2013).

Во время регулярных наблюдений 2008 г. киты встречались главным образом поодиночке и лишь однажды было зафиксировано скопление из 8-10 животных. В 2009 г. скопления китов встречались уже регулярно. Несмотря на небольшое число идентифицированных китов в некоторые годы, число повторных встреч было относительно высоким. Однако из-за неодинаковой методики наблюдений в разные годы невозможно сравнивать результаты разных лет между собой (Табл. 5).

Таблица 5. Итоги идентификации горбатых китов в районе Карагинского залива.

год	период работ	рабочих дней	количество китов	количество китов, встреченных повторно	количество идентификаций за час усилия	количество пар мать-детеныш (доля от зарегистрированных взрослых, %)
2002*	-	-	2	0	-	-
2004	июль-август	3	31	1 (3,2%)	-	4 (12,9%)
2005	июль-август	4	34	10 (29,4%)	-	-
2007*	-	-	2	0	-	-
2008	август - сентябрь	11	10	4 (40%)	0,6	-
2009	июнь-июль	16	13	6 (46%)	0,4	1 (7,7%)
2015	август	8	55	20 (36,4%)	-	1 (1,8%)

* - данные получены только от случайных наблюдателей

За все время работы была зарегистрирована всего одна самка с детенышем - 1431_заструги_09РУКА159, однако она была встречена дважды – в 2009 г. и во время рейса 2015 г, где вновь была сфотографирована, и снова в сопровождении детеныша. Кривая накопления регистраций китов в Карагинском заливе не показывает признаков выполаживания, однако здесь это и не ожидаемо, так как регистрации приведены за протяженный и разорванный временной промежуток с неравномерным усилием (Рис. 17).

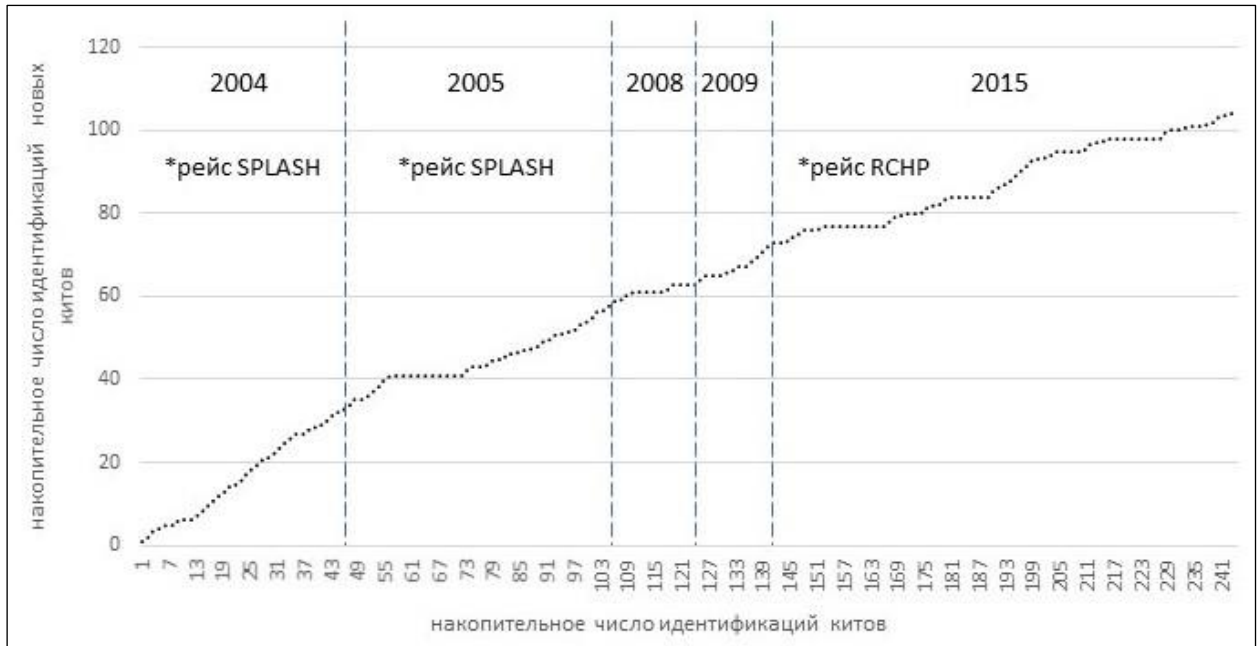


Рисунок 17. Кривая накопления идентификаций горбачей в районе Карагинского залива.

3.6 Командорские острова

Командорские острова стали основным районом сбора данных. Регулярные наблюдения на Командорах были начаты в 2007 г., регулярная работа по идентификации горбачей в море в 2008. Ранее район Командорских островов посещался только однажды – в 2004 г. в ходе судовых рейсов по проекту SPLASH. За исключением сезона 2020 г., работа на Командорах проводилась ежегодно в режиме регулярных наблюдений. Сезон наблюдений в 2010-2013 гг. длился с мая – начала июня до конца августа – сентября. Начиная с 2014 г. работа на Командорах проходила только в первую половину лета из-за развития новых направлений исследований в других районах Дальнего Востока (Табл. 6).

Таблица 6. Итоги идентификации горбатых китов в районе Командорских островов.

год	период работ	рабочих дней	количество китов	количество китов, встреченных повторно	количество идентификаций за час усилия	количество пар мать-детеныш (доля от зарегистрированных взрослых, %)	самцов/самок**
2003*	-	-	1		-	0	-
2004	-	-	19	1 (5,3%)	-	3 (15,8%)	-
2005	-	-	9	1 (11,1%)	-	0	-
2006	-	-	4	1 (25%)	-	0	-
2007	-	-	3	0	-	0	-
2008	19 мая - 4 июня	6	12	0	-	1 (8,3%)	1/1
2009	10 августа -13 сентября	19	82	3 (3,6%)	-	4 (4,9%)	3/6
2010	21 июня - 3 октября	53	586	47 (8%)	2,1	10 (1,7%)	14/25
2011	23 мая - 21 сентября	53	300	114 (38%)	1,5	17 (5,9%)	12/23
2012	13 июня - 3 сентября	38	336	153 (45%)	2,4	12 (3,6%)	11/18
2013	25 мая - 12 сентября	51	361	176 (48%)	2	16 (4,6%)	23/27
2014	27 мая – 8 августа	33	137	93 (68%)	1,7	0	7/7
2015	7 июня - 29 июля	21	198	129 (65%)	2	3 (1,5%)	12/11
2016	28 мая - 22 июля	21	78	48 (61%)	1,2	2 (2,6%)	7/10
2017	19 мая - 14 июля	27	44	19 (43%)	0,7	0	3/1
2018	3 июня - 14 июля	23	45	32 (71%)	0,8	2 (4,6%)	2/2
2019	27 мая - 19 июля	26	13	5 (38%)	0,2	0	1/0
2021	26 июня - 20 июля	17	134	66 (49%)	2,6	4 (3,1%)	3/10

* - данные получены только от случайных наблюдателей

** - пол известен только по результатам генетического анализа для китов, от которых получены образцы кожи.

Работа на Командорских островах выполнялась в рамках совместной программы с ФГБУ “Заповедник “Командорский”. Это программа комплексного мониторинга целого ряда китообразных, и, помимо наблюдений горбачей, она включает в себя наблюдения за косатками, северными плавунами и другими видами. Нередко время работы в море было посвящено другим задачам, и горбатые киты не попадали в фокус внимания. При расчете усилия, затраченного непосредственно на поиск и идентификацию горбачей, время работы с другими видами было исключено из общей продолжительности работы в море для каждого дня и каждого года.

Геологически Командорские острова представляют собой западную часть Алеутской гряды. Они располагаются в 180 км к востоку от побережья Камчатки. От Алеутских островов Командоры отделены проливом в 336 км. Севернее Алеутской гряды находится Алеутская котловина Берингова моря с глубинами до 4 км. К югу резким свалом глубин начинается Алеутский желоб Тихого океана с максимальными глубинами свыше 7,5 км. В состав Командорского архипелага входит два относительно крупных острова вулканического происхождения – острова Беринга и Медный, длиной 90 и 59 км соответственно. Базовый лагерь экспедиции располагался на юго-западном берегу острова Беринга в бухте Полуденная. В этом месте свал узкого берегового шельфа расположен на расстоянии 2-3 км от берега, а глубина резко падает со ста метров до шести тысяч. Близость свала глубин к берегу делает бухту очень удобной для наблюдения китообразных, большинство видов которых перемещается главным образом вдоль резких перепадов подводного ландшафта (Рис. 18).

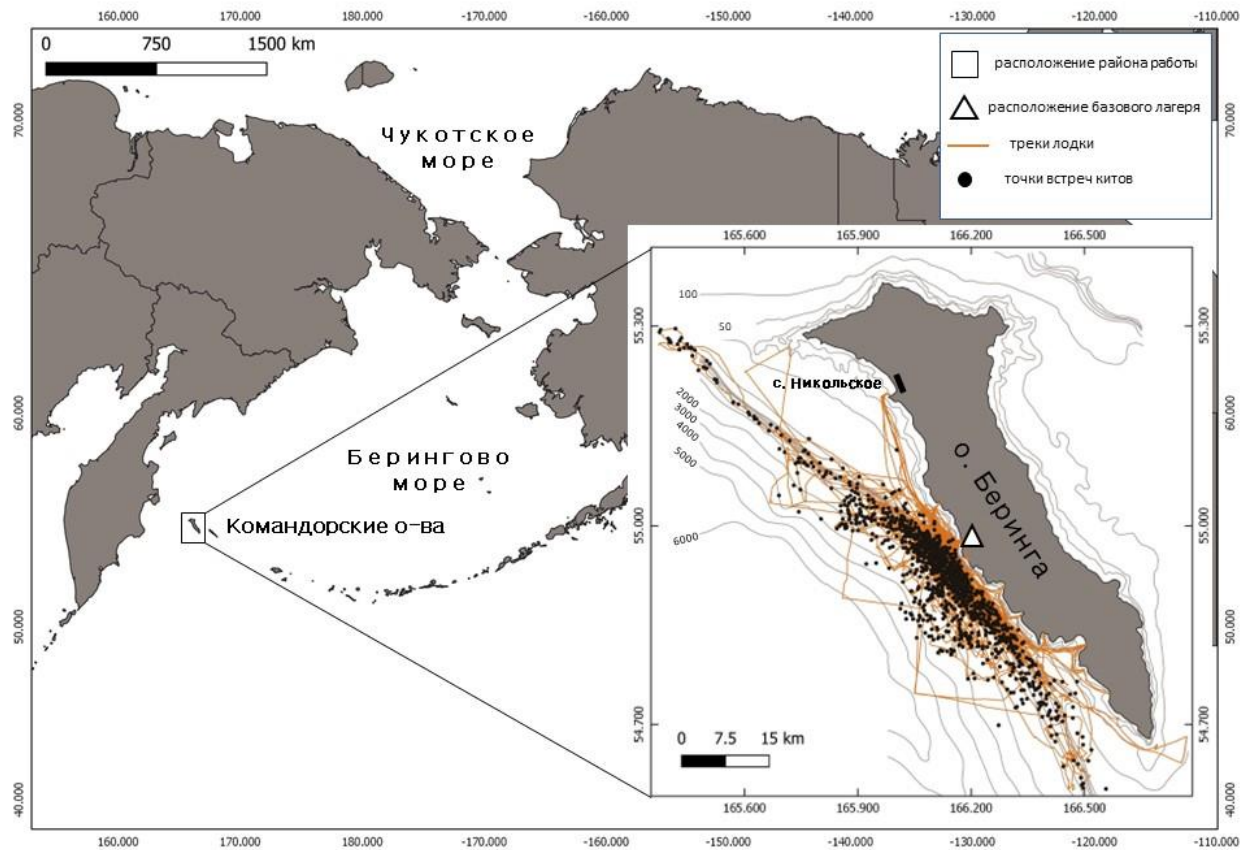


Рисунок 18. Район работы в районе Командорских островов и основное место концентрации точек встреч китов в период 2010-2021 гг.

В 2007 – 2009 гг. горбачи встречались единично или отдельными группами. В 2010 г. они пришли в район наблюдений в неожиданно большом количестве. В конце июня – начале июля 2010 г. регистрировалось до 60 групп китов в день, в которых в общей сложности было до 130 разных особей. Всего в тот год было зарегистрировано рекордное число – 586 индивидуально различимых животных. В том же году неоднократно отмечались крупные, довольно разреженные скопления кормящихся китов. Киты кормились на глубине нескольких метров под поверхностью воды в сопровождении больших стай тонкоклювых буревестников. В процессе кормежки мы не отмечали подбирания птицами рыбы, птицы ныряли рядом с местом, где впоследствии выныривал кит и кормились под водой.

Неоднократно наблюдалось формирование китами пузырьковых сетей. Обычно пузырьковые сети создавали одиночные киты, и лишь изредка они наблюдались в парах и тройках животных. Анализ стабильных изотопов, проводившийся в пробах кожи китов в 2013 г., позволяет предполагать, что основным кормовым объектом горбачей у острова Беринга являются различные виды криля (Filatova et al., 2013).

Абсолютное большинство точек встреч китов за всё время наблюдений у острова Беринга располагалось в районе свала глубин или глубоководных каньонов, над глубинами 50 – 4000 м (среднее 895 м, SD = 806). В течение всего периода наблюдений мы не наблюдали значимых смещений распределения китов как в пространстве, так и по глубинам (Рис. 19). Мы не отмечали смещения центров максимальной плотности точек встреч китов в зависимости от года наблюдений ни по широте ($p = 0.558$), ни по долготе ($p = 0.414$). Линейный тренд, построенный для распределения китов по глубинам, также не показывает достоверных различий с течением лет ($p = 0,039$).

Начиная с 2012 г. примерно половина встреченных китов оказывалась знакомыми по предыдущим годам работы, их доля колебалась от 45 до 70 % без выраженного тренда в сторону увеличения знакомых китов (Табл. 6). Кривая накопления идентификаций новых встреченных китов, построенная для всего периода наблюдений, не показывает признаков выполаживания (Рис. 20), то есть на данный момент, не смотря на значительное число индивидуально идентифицированных особей, мы не приблизились к идентификации сколько-нибудь значимой доли всех животных, посещающих район острова Беринга.

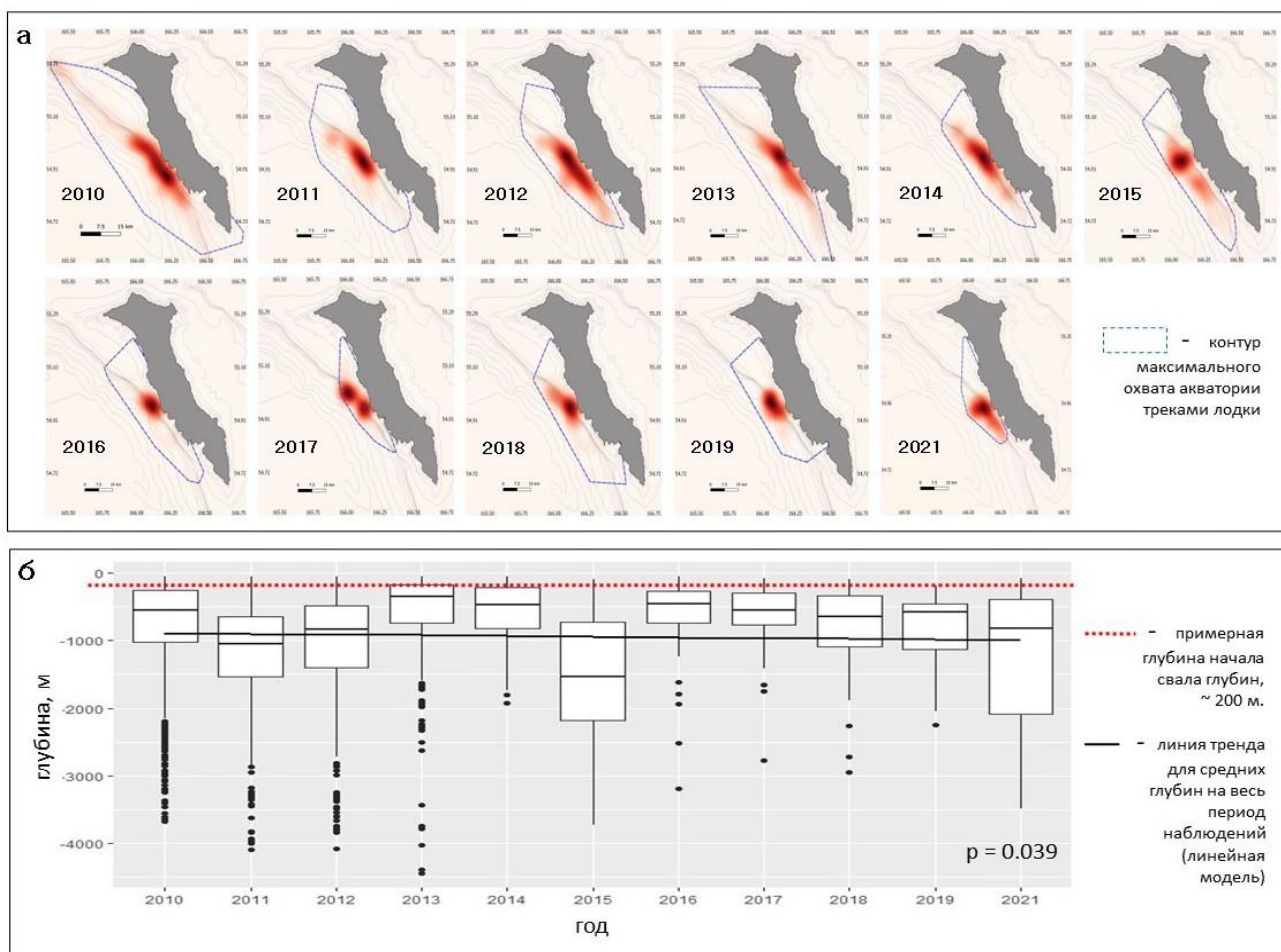


Рисунок 19. Пространственное распределение встреч горбатых китов. а – теплокарты распределения плотности точек встреч китов относительно распределения поискового усилия для каждого г. б – усредненные значения глубин в точках встречи китов, уровень значимости для линейного тренда указан на графике.

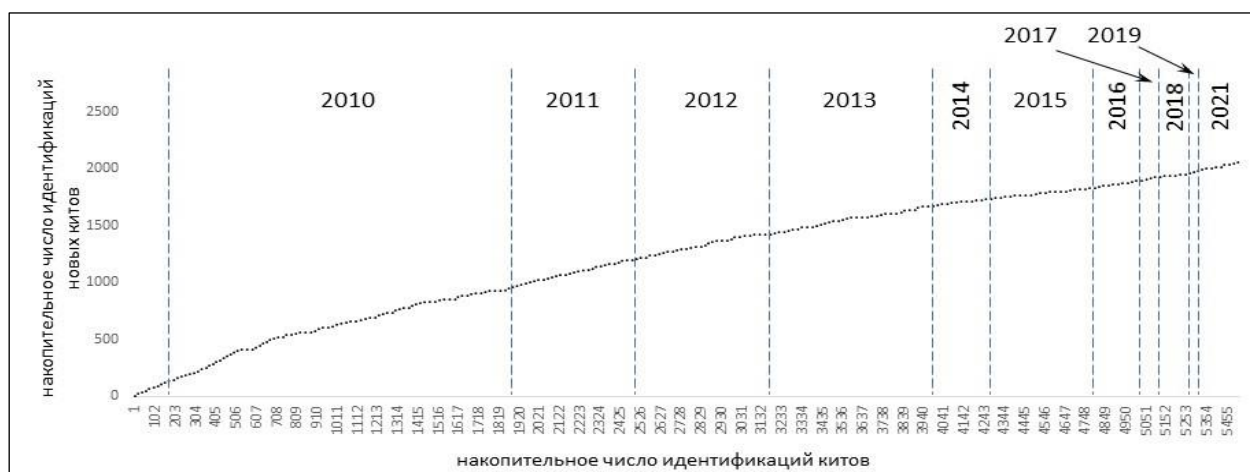


Рисунок 20. Кривая накопления идентификаций горбатых китов у острова Беринга.

Другим объяснением такой формы кривой накопления может быть то, что животные посещают изучаемый район не регулярно, а лишь проходят его транзитом.

В целом, для района характерна высокая доля китов, встреченных только однажды (Рис. 21). Однако наряду с теми, кто был отмечен только в один год, существуют горбачи, которые встречались регулярно на протяжении всего времени исследований или по крайней мере значительного числа лет.

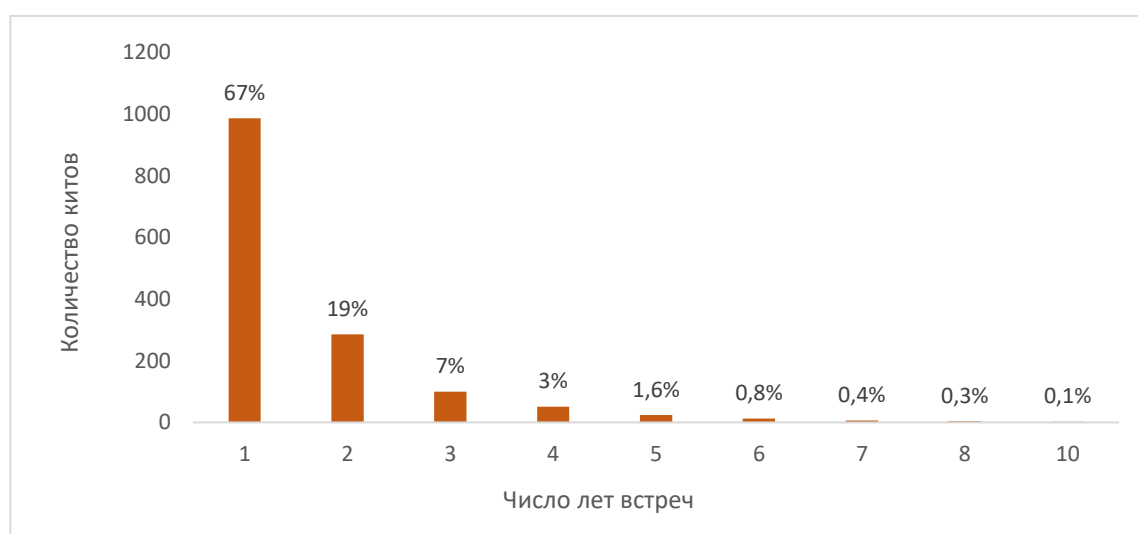


Рисунок 21. Количество китов, встреченных в течение разного числа лет в районе острова Беринга.

Наличие небольшого количества горбачей, посещающих район регулярно и значительного числа встреченных лишь однажды, может значить, что скопление представляет собой немногочисленное “ядро” постоянных посетителей и значительное количество животных, проходящих район транзитом. Чтобы это проверить, мы сравнили количество лет встреч для каждого кита с числом дней внутри сезона, когда данный кит наблюдался. Эти два параметра оказались сильно скоррелированными, (spearman rho = 0,36; $p < .001$) то есть, те киты, которые встречались 2 и более

лет, находились в акватории и более продолжительное время внутри сезона (Рис. 22).

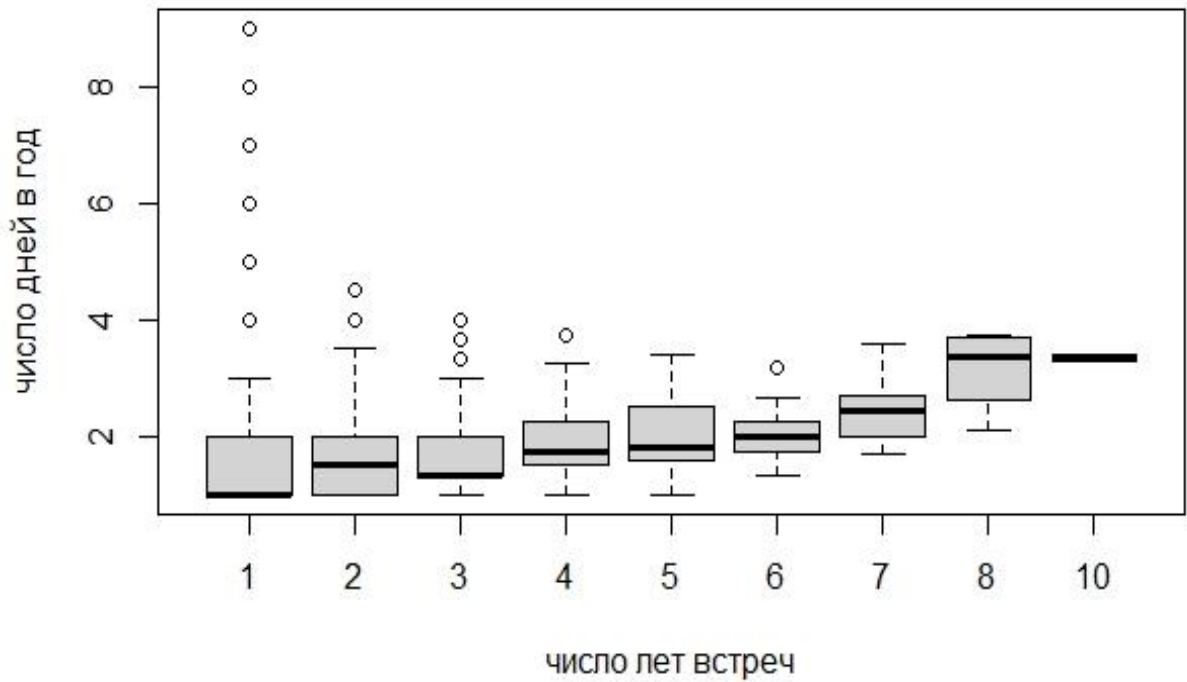


Рисунок 22. Частота встречаемости китов в акватории острова Беринга для особей, наблюдавшихся разное число лет.

На всем протяжении регулярных наблюдений мы отмечали относительно небольшое число самок с детенышами. Доля таких пар составляла не более 6-8% ото всех зарегистрированных китов. Среди горбачей, встречающихся регулярно, оказалось некоторое количество самок, приходивших в сопровождении детенышей несколько раз. Накопив наблюдения за такими самками, мы выяснили средний интервал, с которым самки горбачей, нагуливающиеся в районе Командорских островов, рожают детенышей (Табл. 7).

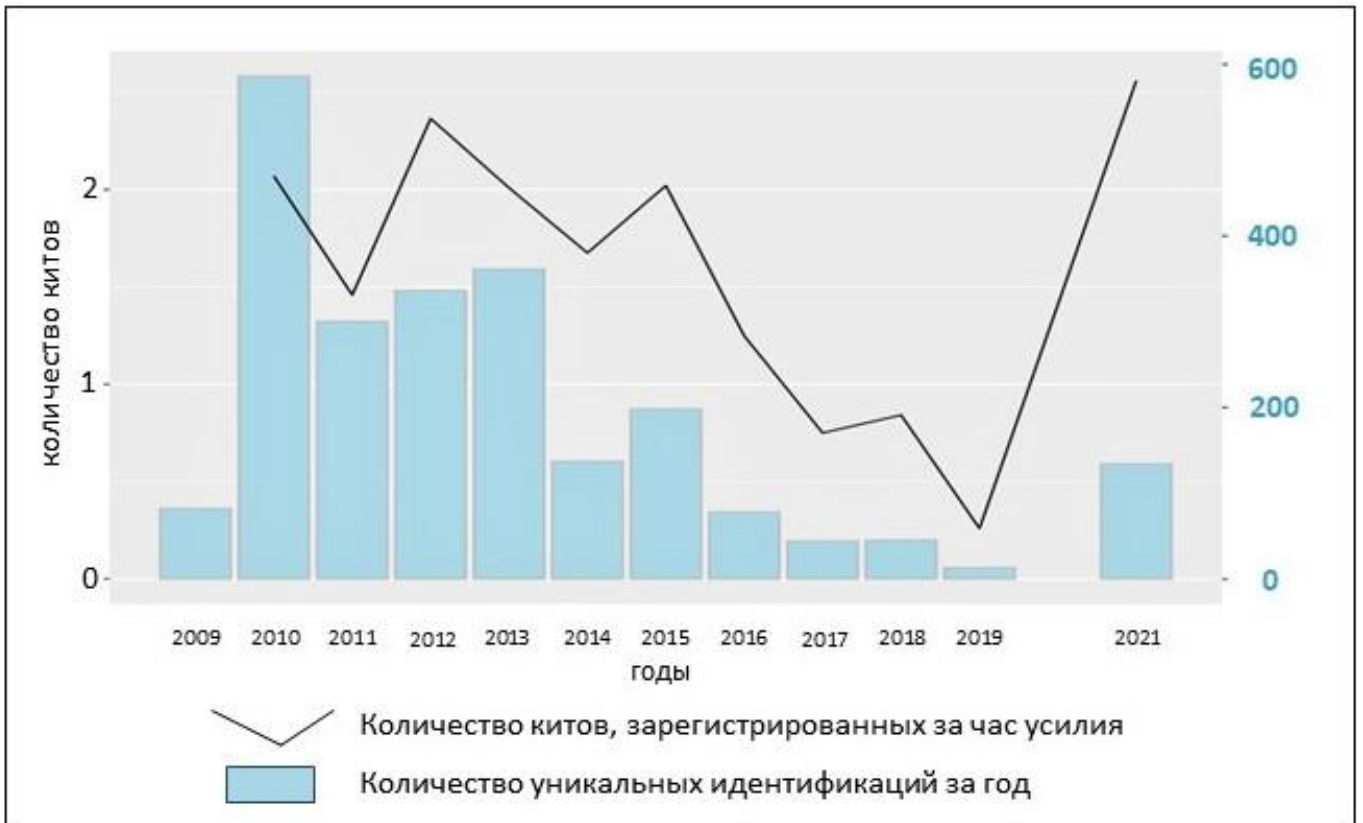


Рисунок 23. Встречаемость китов у острова Беринга в разные годы.

После пика в 2012 г, встречаемость китов постепенно снижается и достигает минимального значения в 2019 г, когда за 26 дней работы в море было зарегистрировано всего 10 особей (позже ещё три кита были сфотографированы случайными наблюдателями). Аналогичная динамика наблюдалась в бухте Глейшер на юго-востоке Аляски (Neilson et al., 2022). Там после максимума в 2013 г. встречаемость начинает снижаться и достигает минимума в 2018, после чего начинает снова повышаться. Этот спад связывается с влиянием на пищевую базу китов со стороны аномально теплой водной массы, накопившейся в районе северо-восточной части Берингова моря и необычайно сильного явления Эль-Ниньо, развившегося в 2014-2015 гг. (Bond et al., 2015; L'Heureux et al., 2017).

3.7 Восточная Камчатка

В районе Восточной Камчатки целенаправленного сбора данных по горбатым китам не проводилось. В летние месяцы с 1999 г. в Авачинском заливе в постоянном режиме работает экспедиция Дальневосточного проекта по косатке (FEROP). Участники экспедиции регистрируют встречи горбачей и фотографируют их для идентификации параллельно со своей основной работой по идентификации и наблюдениям за косатками. Первые встречи горбачей в этом районе были зарегистрированы в 2006 г. и в последующем в каталог добавлялось по несколько животных в год (Табл. 8). Помимо Авачинского залива, к району Восточной Камчатки мы отнесли 39 встреч 36-ти китов из Камчатского и Кроноцкого заливов, полученных от случайных наблюдателей, а также шесть китов, встреченных вдоль побережья Камчатки во время рейсов к Курильским островам.

Таблица 8. Итоги идентификации горбачей в районе восточной Камчатки.

год	количество китов	количество китов, встреченных повторно	количество пар мать-детеныш
2005	1	0	
2008	1	0	
2009	15	0	
2010	6	0	
2012	5	0	
2013	7	1	1
2014	6	0	
2015	17	2	
2016	16	1	1
2017	2	1	
2018	20	1	1
2019	6	0	
2020	8	0	
2021	11	1	

Шельф в районе Восточной Камчатки плавно спадает до глубины 2000-3000 м на расстоянии 100-120 км от берега, далее, на расстоянии 200 км проходит глубоководный желоб глубиной до 7000 м. К сожалению, у нас имеется лишь несколько точных координат встреч китов из района Восточной Камчатки (Рис. 24).

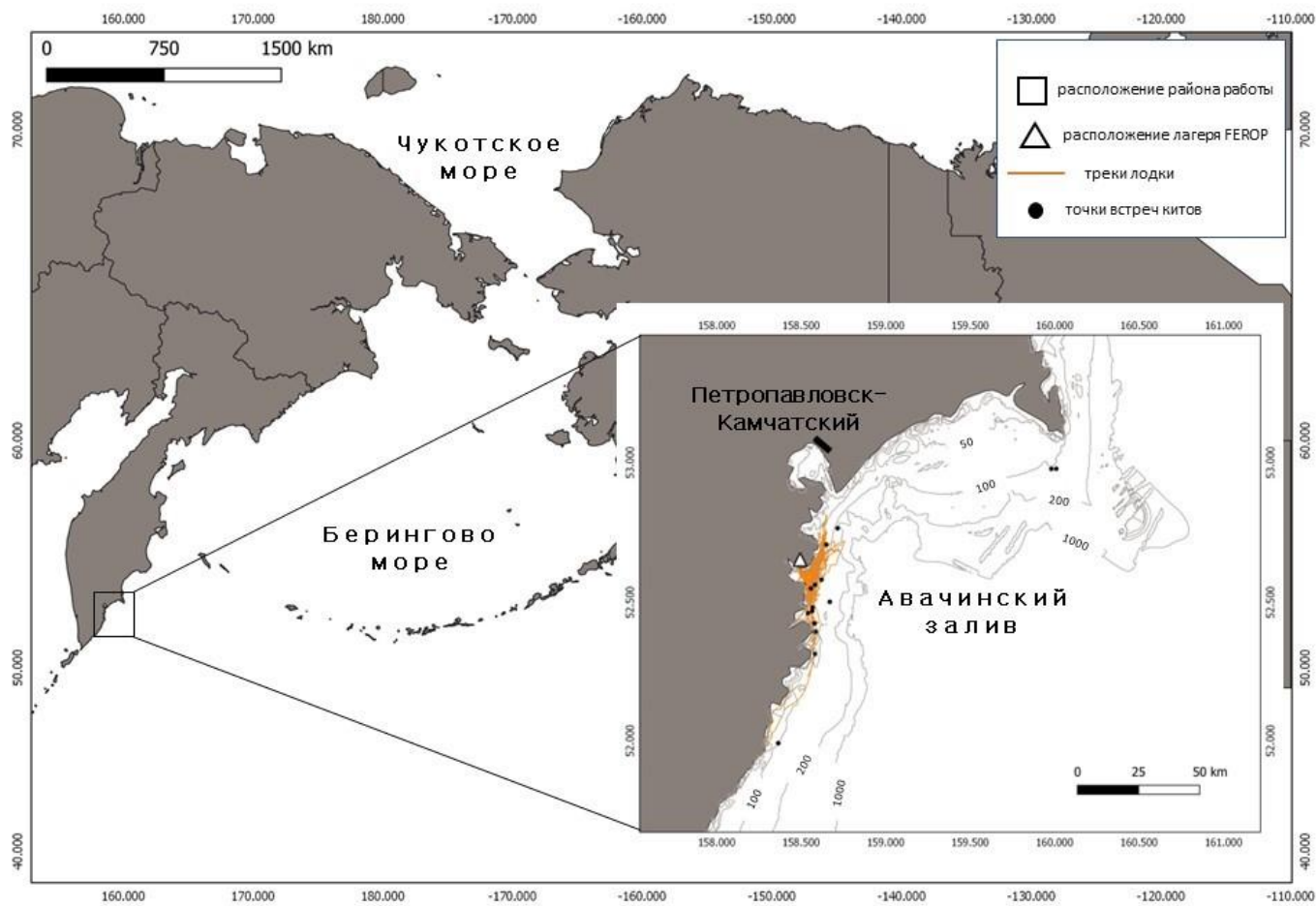


Рисунок 24. Район работы в районе Восточной Камчатки.

Все имеющиеся точки встреч китов расположены над глубинами от 30 до 180 м (среднее 101; SD = 36).

В 2016 г. были отмечены эпизоды поверхностной групповой кормежки китов, однако установить, какими объектами киты кормились не было возможности (Рис. 25).



Рисунок 25. Поверхностная кормежка горбачей в Авачинском заливе. Фото Т. Ивкович.

3.8 Западная Камчатка

Мы располагаем лишь незначительным материалом из района Западной Камчатки. Фотографии четырех китов были получены от случайных наблюдателей в 2004 и 2005 гг. Координаты точек встреч не известны. Ещё два кита были сфотографированы в ходе рейса по изучению критических местообитаний китообразных (RCHP) в 2014 г. в районе поселка Камбальный в южной части западного побережья Камчатки (Рис. 26).

Помимо этого, в 2016 г. был проведен рейс вдоль северного побережья Охотского моря в районе Магадана и Гижигинской губы, но горбачи в этом рейсе не были встречены. К сожалению, из-за такой малой выборки мы не можем сделать какого бы то ни было заключения о наличии нагульных скоплений горбачей в районе Западной Камчатки.

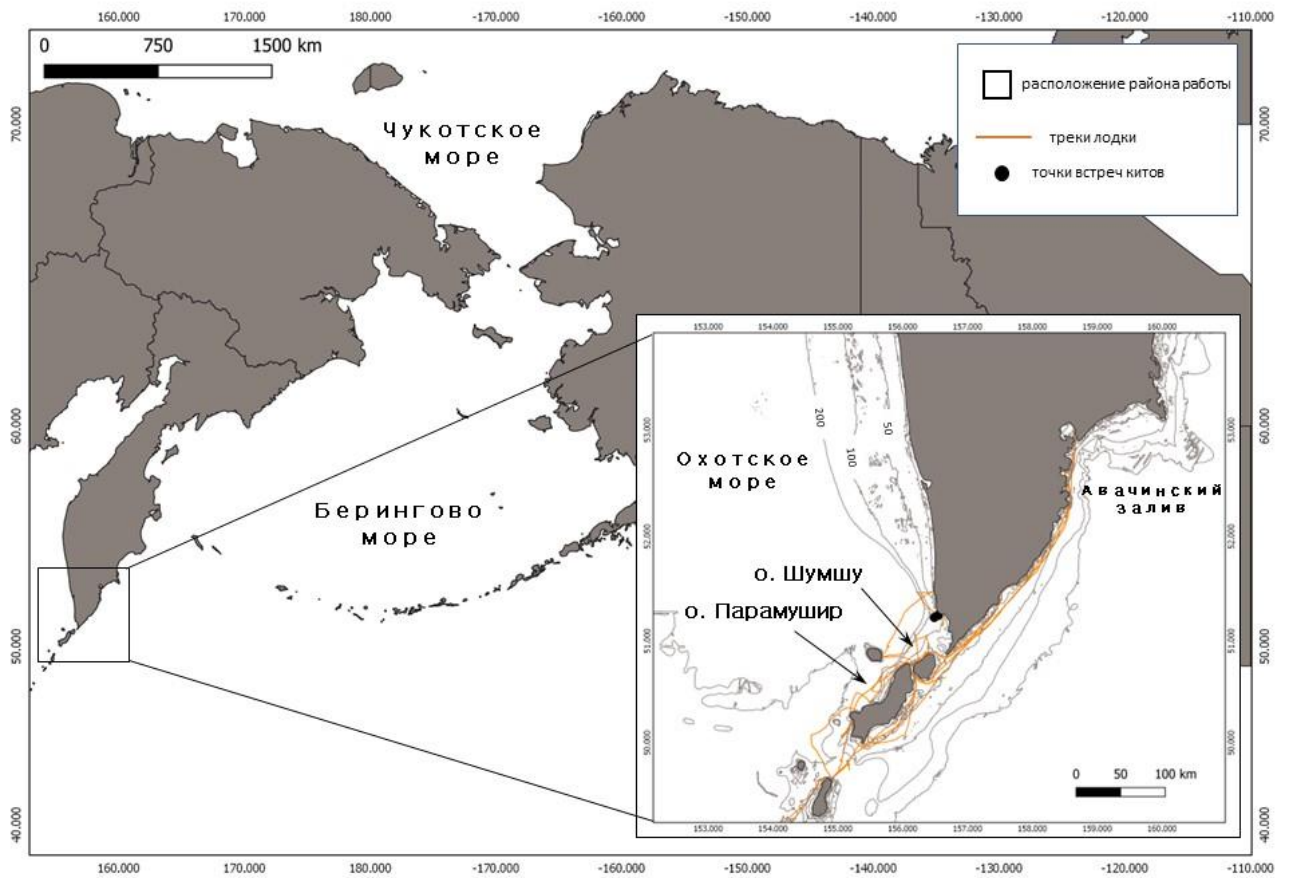


Рисунок 26. Встречи горбачей на западном побережье Камчатки.

3.9 Курильские острова

Курильские острова были обследованы только с помощью судовых рейсов, регулярные наблюдения там не проводились. Впервые рейс на Северные Курилы был проведен в 2014 г. в рамках исследования критических местообитаний китообразных РСНП. В ходе этого рейса была обследована акватория острова Парамушир, острова Атласова и посещен остров Онекотан. На этом маршруте был встречен только один горбач у южной оконечности Парамушира. В 2015 и 2016 гг. в районе самого северного острова Шумшу были обнаружены небольшие скопления горбачей и зарегистрировано 15 животных, причем три кита оказались встречены в оба года. В том же 2016 г. был организован рейс вдоль всей Курильской гряды. Одна пара горбачей в ходе этого рейса была встречена также на юге острова Итуруп (Рис. 27). Таким образом, на Курильских островах не удалось обнаружить крупных нагульных скоплений горбачей. Хотя небольшие скопления, по-видимому, существуют в северной части гряды. Случаев поверхностной кормежки китов зафиксировано не было, однако наблюдались характерные для кормежки синхронные заныривания тройки китов в сопровождении тонкоклювых буревестников. Это, судя по всему, свидетельствует о том, что в регионе может существовать потенциал для формирования нагульных скоплений.

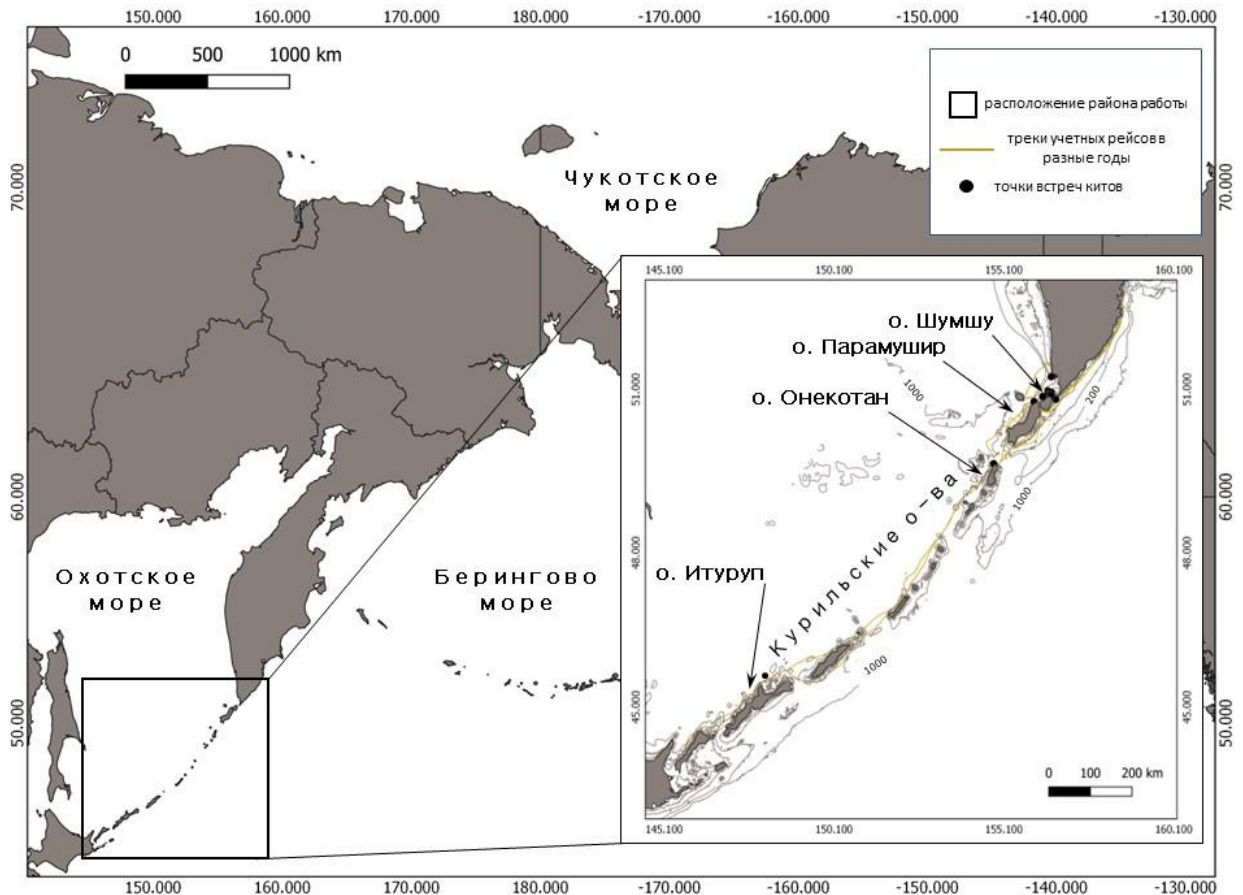


Рисунок 27. Встречи горбачей на Курильских островах.

Среди всех исследованных районов нам известны повторные встречи одних и тех же китов во всех, кроме тех, где имеются лишь отдельные регистрации животных, а именно в районах Корякского побережья и Западной Камчатки. Таким образом, мы можем предполагать существование более-менее постоянных нагульных скоплений горбачей во всех остальных районах. Из них мы можем утверждать, что в районах Курильских островов и Восточной Камчатки нагульные скопления существуют, но из-за неполноты данных невозможно оценить стабильность скоплений и их численность. Также сложно сделать вывод о постоянстве состава животных и численности скопления в районе Чукотского моря, поскольку там лишь в течение одного сезона работа велась в режиме регулярных наблюдений, и подходов к животным было ограниченное количество. В Карагинском заливе усилие по идентификации китов было крайне неравномерным – годы

регулярных наблюдений чередовались с судовыми рейсами и годами отсутствия любых работ. Несмотря на это, доля китов, встреченных более одного года, оказалась довольно высокой - 31,7%, сравнимой с таковой для основных районов сбора данных в режиме регулярных наблюдений – Восточной Чукотки и Командорских островов. Для сравнения, в Анадырском заливе, где также имели место и рейсы и регулярные наблюдения, доля китов, встреченных более одного года составила всего около 10%.

Основными районами регулярного многолетнего мониторинга встречаемости и состава группировок горбачей стали районы Восточной Чукотки и Командорских островов. В районе Восточной Чукотки, в проливе Сенявина относительно небольшое скопление, мы регистрировали 53 кита в год, из которых в среднем 61% китов в сезоне уже были встречены ранее. В районе Командорских островов мы регистрировали гораздо больше животных – 179 в год, но знакомых среди них было меньше – в среднем 44%. При этом в составе скопления выделяется некоторое количество китов, задерживающихся в районе надолго, возможно, на весь нагульный сезон. Большинство же китов встречаются разово и, по всей видимости, проходят через район наблюдения на Командорских островах транзитом.

Пространственное распределение во всех районах было неравномерным, с одним или несколькими центрами кластеризации (Табл. 9).

Таблица 9. Пространственное распределение точек встреч горбатых китов в разные годы в тех районах, где данные собирались в режиме регулярных наблюдений.

район	год	ANNI	распределение	количество кластеров	количество точек	площадь распространения точек, км ²
Чукотское море	2021	0.7093	групповое	1	23	59
Восточная Чукотка	2017	0.3602	групповое	1	167	296
	2018	0.3806	групповое	2	288	452
	2019	0.6270	групповое	2	33	120
	2020	0.48195	групповое	5	50	92
	2021	0.4644	групповое	1	51	61
Анадырский залив	2017	0.2993	групповое	2	270	404

Командорские острова	2010	0.199	групповое	4	938	1218
	2011	0.4238	групповое	5	331	790
	2012	0.400	групповое	7	416	525
	2013	0.370	групповое	2	388	854
	2014	0.4051	групповое	6	185	308
	2015	0.4492	групповое	4	205	550
	2016	0.4422	групповое	3	95	226
	2017	0.5948	групповое	2	55	160
	2018	0.4526	групповое	1	79	317
	2019	1.061	случайное	-	18	55
	2020	0.5690	групповое	4	143	214

Лишь однажды распределение встреч китов оказалось некластеризованным — в районе Командорских островов в 2019 г, но это был год самой низкой встречаемости, поэтому, вероятно, встреч было недостаточно для проявления обычного для китов типа распределения.

Интересно, что снижение встречаемости, которое мы наблюдали в районах Командорских островов и Восточной Чукотки происходило параллельно: встречаемость снижалась после 2013 г, достигла минимума в 2019 г. и стала повышаться позднее. При этом, в том случае если встречаемость снижалась вследствие изменения местных условий и дефицита ресурсов в одном месте, ожидаемо было бы увидеть рост встречаемости в другом. Помимо наших наблюдений, практически точно в эти же годы горбачи покинули и один из своих постоянных районов нагула на Аляске. В национальном парке Глейшер Бэй (Glacier Bay National Park & Reserve) наблюдения за нагульным скоплением горбачей ведутся регулярно с 1985 г. Снижение встречаемости здесь зафиксировано после 2013 г. После достижения минимума в 2018 г. киты также стали возвращаться, однако сократилось количество наблюдаемых детенышей, и появились киты в заметно истощенном состоянии (Neilson et al., 2022). Это снижение встречаемости связывают с развитием в 2014-2015 гг. явления, известного как “The Blob”. Тогда массы аномально теплой воды изменили течения и

остановили часть прибрежных апвеллингов, от которых в значительной степени зависит продуктивность вод этого региона (Peterson et al., 2016). Подобное же снижение встречаемости наблюдалось еще в одном месте – в районе размножения горбачей на Гавайских островах (Cartwright et al., 2019). Снижение встречаемости там происходило также в 2013-2018 гг. Помимо снижения общей встречаемости, достоверно снижалась и встречаемость пар мать-детеныш. Известно, что районы Гавайских островов связаны путями миграции и с районом Аляски, и с районами Дальнего Востока России. Таким образом, мы наблюдаем глобальное изменение присутствия горбатых китов как в районах нагула, так и в местах размножения в ответ на аномальные климатические перемены.

ГЛАВА 4. СТЕПЕНЬ ИЗОЛИРОВАННОСТИ НАГУЛЬНЫХ СКОПЛЕНИЙ, ОБМЕН ОСОБЬЯМИ МЕЖДУ РАЙОНАМИ ВНУТРИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Горбатые киты во всех частях своего ареала обычно проявляют значительную привязанность к местам нагула и каждый год возвращаются в одни и те же районы. Это формирует в той или иной мере дискретное распределение китов вдоль побережий в высоких широтах. Внутри районов нагула одни и те же киты часто встречаются из года в год, при этом в соседних районах они отмечаются редко. Таким образом между районами формируются границы. Границы могут совпадать с хорошо выраженными географическими направляющими – границами заливов, мысами или островными грядами (Waite et al., 1999, Stevick et al., 2006 б). В других случаях границы между нагульными районами могут быть неочевидными и определяться исключительно характером перемещения животных. Так в нагульных районах западного побережья США киты, приходящие кормиться в районы Калифорнии, Орегона и Вашингтона практически не продвигаются дальше на север и не смешиваются со скоплениями Британской Колумбии и Аляски (Calambokidis et al., 1997). При этом во все эти нагульные районы киты приходят из одного и того же места размножения у берегов Мексики.

Такая стратегия позволяет горбачам быстро находить районы высокой продуктивности и не терять время и ресурсы на их поиск. Однако на больших промежутках времени распределение китов может меняться. В условиях изменений климатических норм последних десятилетий в Арктике в одних продуктивных районах продуктивность может снижаться, а другие, ранее недоступные районы высокой Арктики, становятся доступны (Wood et al., 2015). Таким образом, важно понимать как киты могут перемещаться по разным районам нагула и ресурсы каких районов использовать.

В результате выявления повторных встреч в разных нагульных районах Дальнего Востока мы нашли как правило единичные случаи обмена животными между разными районами (Рис. 28). При общем небольшом количестве обмена животными, обмен был зафиксирован практически между всеми районами, за исключением Западной Камчатки, где было зарегистрировано минимальное количество китов и повторные наблюдения не проводились.

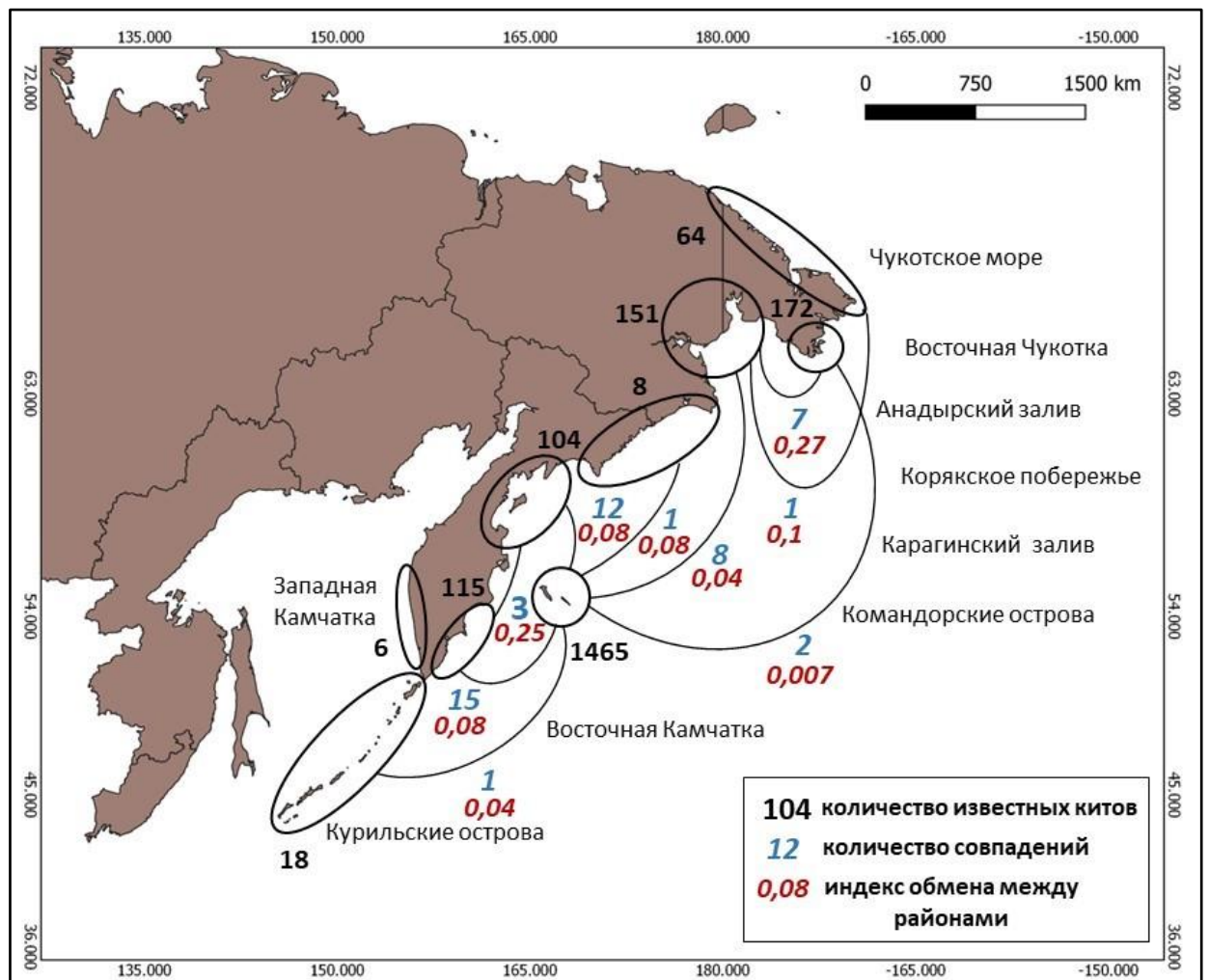


Рисунок 28. Схема связей, обнаруженных между разными нагульными районами на Дальнем Востоке.

Наиболее многочисленными оказались связи между Командорскими островами и двумя прилежащими районами – Восточной Камчаткой и Карагинским заливом - 15 и 12 особей соответственно. Однако при пересчете

на размер выборок, из-за того, что выборка Командорских островов значительно превышает все остальные, индексы обмена мы получили небольшие. Наибольший индекс обмена наблюдается между Восточной Чукоткой и Анадырским заливом ($I = 0,27$), хотя этот показатель отражает всего 7 животных из 323 встретившихся в обоих районах. Также чуть более высокий индекс обмена, чем в большинстве районов, обнаруживается между Восточной Камчаткой и Карагинским заливом ($I = 0,25$), он представляет трех китов среди 119 особей, зарегистрированных в обоих районах.

Китов, отмеченных в более чем двух районах, обнаружено не было. Поскольку логистика экспедиций в некоторые годы подразумевала посещение более одного нагульного района горбачей, было зафиксировано несколько случаев перемещения китов между районами за одно лето. Так, кит 61_шишка_09RUCO220 был встречен 31 мая 2009 г. у мыса Козлова на восточной Камчатке и 3 августа того же года у острова Беринга. Два кита, 190_фокстрот_10RUCO282 и 1353_транзитный транспорт_04RUKA031, были встречены дважды в 2015 г, оба первый раз в июне-июле на Командорах и затем в августе в районе Карагинского залива. Это может указывать на то, что один из потоков перемещения китов с мест размножения в начале сезона и обратно в конце, проходит вдоль побережья Камчатки к Командорским островам. Ещё один кит 1875_шурпа_17RUEC1736 – был отмечен дважды в 2019 г: первый раз 10 августа в районе Восточной Чукотки и позже, через 27 дней, 6 сентября на 430 км южнее, в Анадырском заливе. Это, а также более высокий индекс обмена между Восточной Чукоткой и Анадырским заливом ($I = 0,27$) свидетельствует о том, что вдоль побережья Чукотки также проходит в той или иной мере активный поток перемещения китов. В целом, обмен животными между разными районами в пределах Камчатки и в пределах Чукотки выше, чем между Камчаткой и Чукоткой.

ГЛАВА 5. МИГРАЦИОННЫЕ СВЯЗИ С МЕСТАМИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Во время изучения миграционных связей горбатых китов в рамках проекта SPLASH основные паттерны миграций, связывающие китов из вод Дальнего Востока России с местами размножения, уже были намечены (Calambokidis et al., 2008). Среди трех районов нагула, обсуждавшихся в SPLASH, район Карагинского залива отличался более высоким уровнем совпадений с каталогами из мест размножения по сравнению с районами Анадырского залива и Командорских островов. В Карагинском заливе были обнаружены киты только из Окинаво-Филиппинского DPS и с острова Огасавара, в то время как в остальных двух районах был обнаружен смешанный состав китов из разных DPS. При этом, на Командорских островах доли китов из разных DPS были равны, а в Анадырском заливе преобладали киты с Гавайских островов.

На момент текущего сравнения количество горбачей, идентифицированных в пределах Дальнего Востока, увеличилось со 102 особей, зарегистрированных в ходе работы SPLASH, до 2062. В рамках данной работы представлены результаты повторного сравнения каталога китов Дальнего Востока с каталогами, собранным коллегами по проекту SPLASH. Дополнительно выборка из Чукотского моря была обработана с помощью нейросети глубокого обучения в рамках проекта Narpuwhale (Cheeseman et al., 2021). Также отдельно вручную было проведено сравнение каталогов из всех исследованных районов нагула с каталогом, собранным на Марианских островах (Hill et al., 2020).

Всего мы обнаружили 194 совпадения, среди которых оказались представители всех известных для северной Пацифики DPS, кроме Центральноамериканского также, как и в результате работы SPLASH. Среди китов, для которых были обнаружены совпадения с каталогами из мест

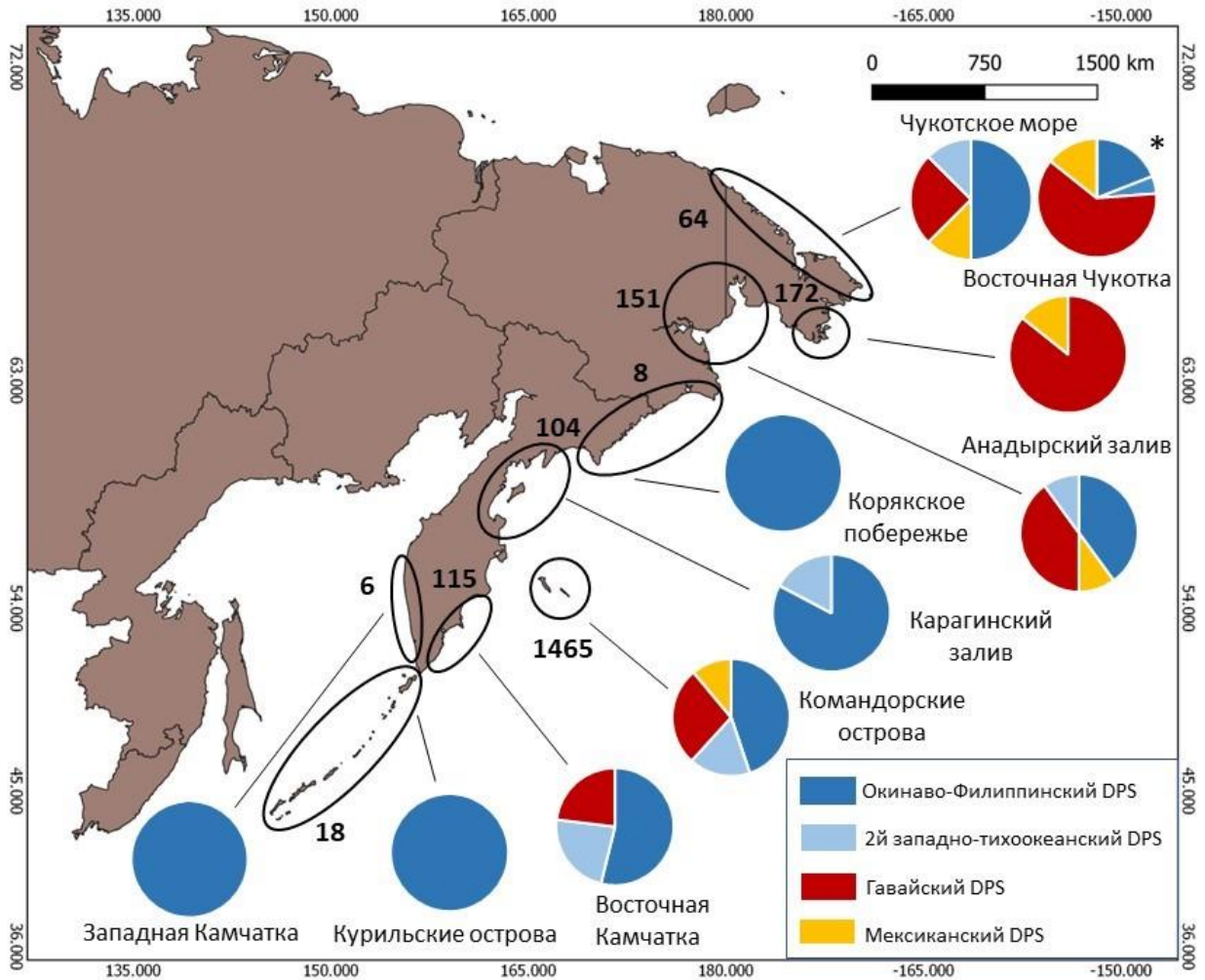
размножения ни одного кита не было отмечено в местах размножения, принадлежащих к более чем одному DPS.

Каталог SPLASH, равно как и база встреч Happywhale, позволяет получать более детальную локализацию для китов, чем просто принадлежность к DPS. Среди горбачей Дальнего Востока, обнаруженных в каталогах с мест размножения, киты часто регистрировались в более чем одной точке внутри того или иного района размножения, характерного для конкретного DPS. То есть киты Окинаво-Филиппинского DPS регистрировались как у о. Окинава, так и на Филиппинах. Киты Гавайского DPS были отмечены в южной части Гавайского архипелага – на Большом острове, в центральной части – у островов Мауи и Молокаи, а также у островов Кауаи и Оаху на севере. Киты Мексиканского DPS встречались у побережья континента, у Калифорнийского полуострова (Баха Калифорния) и в районе отдаленных на 600 км к западу островов Ревильяхихедо. Структурированность и обособленность Второго западно-тихоокеанского DPS в полной мере неясна. На основании генетических отличий горбачей, отмеченных на Огасаваре, от китов Окинавы и Филиппин, а также их сходства с китами Марианских островов (Hill et al., 2020), мы считали животных, отмечавшихся на Огасаваре и в районе Марианских островов, принадлежащими ко Второму тихоокеанскому DPS. Результаты сравнения каталогов для каждого из исследованных районов нагула Дальнего Востока представлены в таблице 10.

Таблица 10. Количество совпадений индивидуально идентифицированных горбачьих китов в разных районах нагула и местах размножения всех DPS известных для северной части Тихого океана. Регистрации в местах размножения приведены без учета повторных встреч в разных районах.

	китов в каталоге	совпадений с местами размножения	Доля совпадений (%)	Окинаво-филиппинский DPS			Второй западно-тихоокеанский DPS			Огасавара	Марианские о-ва	Гавайский DPS	Большой остров	Мауи- Молокаи	Оаху-Кауаи	Мексиканский DPS	Мексиканское побережье		Баха Калифорния	о-ва Ревильяхихедо	Центральноамериканский DPS
				Окинава	Филлиппинские о-ва																
китов в каталоге				803			296			41	2008				1418			105			
Чукотское море	64	8	12,5	4	3	1	1	1			2		2		1				1		
Восточная Чукотка	173	7	4								6	1	5		1				1		
Анадырский залив	151	9	6	2	1	1	1	1			5	2	3	1	1				1		
Корякский берег	8	2	25	2	2																
Карагинский залив	104	28	26,9	24	21	10	5	5													
Командорские острова	1474	128	8,7	57	43	15	23	20	5	37	6	27	3	15	5	3	7				
Восточная Камчатка	112	11	9,8	7	5	2	2	1	2	3		3									
Западная Камчатка	6	2	33,3	2		2															
Курильские острова	18	2	11	2	1	1															

В большинстве исследованных районов нагула, за исключением тех, где было собрано минимальное количество данных, был обнаружен смешанный состав китов из разных DPS. При этом, в смешанном составе всех районов, кроме Восточной Чукотки и Анадырского залива, преобладают горбачи из Азии, а именно из Окинаво-Филиппинского DPS (Рис. 29).



* - дополнительное сравнение для района Чукотского моря, сделанное с помощью нейросети проекта Harrywhale

Рисунок 29. Соотношение представителей разных DPS в нагульных районах горбачей Дальнего Востока. Цифрами указано количество китов идентифицированных в каждом из районов. Диаграммы показывают доли китов, совпавших с каталогами из каждого DPS от всех китов, для которых DPS был определен.

Район Карагинского залива, в котором, как предполагалось по результатам SPLASH, нагуливаются горбачи исключительно из Азиатского сектора Северной Пацифики, до сих пор отличается присутствием только китов из Азии. Из 28 особей, обнаруженных в каталогах с мест размножения, 25 принадлежали к Окинаво-Филиппинскому DPS. Пять китов, совпавших с каталогом из Огасавары принадлежали ко Второму западно-тихоокеанскому

DPS. Также в Карагинском заливе сохраняется и относительно более высокая доля животных, для которых вообще обнаружены совпадения с местами размножения.

Что касается тех районов, где были обнаружены совпадения только с каталогами Окинаво-Филиппинского DPS, а именно, районов Корякского побережья, Западной Камчатки и Курильских островов, результаты для них не являются надёжными из-за малого количества идентифицированных там животных и из-за того, что все связи с местами размножения представлены лишь единичными совпадениями между каталогами.

В районе Восточной Камчатки помимо 9 азиатских китов было отмечено три кита из Гавайского DPS. Среди китов Восточной Камчатки, отмечавшихся на Окинаве, два кита – 839_петроглиф_ 09RUKK149 и 68_флажок_04RUCO038 имеют продолжительную историю встреч на Командорах – 4 и 9 лет соответственно. Это может говорить о том, что киты из Азии проходят вдоль побережья Камчатки к Командорам, не задерживаясь там на весь летний сезон. Однако присутствие в этом районе горбачей, приходящих с Гавайских островов, говорит о том, что миграционные пути гавайских китов пересекаются с путями китов из Азии и также затрагивают побережье Камчатки. Или же киты Гавайского DPS нагуливающиеся на Командорах также доходят и до берегов континента. Из трех гавайских китов отмеченных в районе Восточной Камчатки, для одного – 313_брюшко_10RUCO411 — известны встречи на Командорах, что может выступать подтверждением первой гипотезы.

На Командорских островах и в районе Анадырского залива представлены киты из всех DPS, характерных для Дальнего Востока, но на Командорах преобладают киты из Азии, тогда как в Анадырском заливе наблюдается перевес в сторону Гавайского DPS. В отличие от района Анадырского залива, где регулярные наблюдения проводились в ходе рейсов SPLASH в 2005 г. и позднее только в течение одного сезона 2017 г, на Командорах накоплено более 10 лет наблюдений, и можно отследить

регулярность посещения этого района китами из значительно удаленных DPS восточной части Тихого океана. И киты Мексиканского DPS и киты Гавайского DPS встречались у острова Беринга в течение более одного года (Рис. 30), а среди китов, отмеченных максимальное число лет, есть представители всех DPS. Мексиканская самка 694_Trinity_11RUCO802 встречалась у острова Беринга в течение шести лет с 2009 по 2021 гг., самец 218_вылет_10RUCO310 — в течение семи лет, а самка 494_Vancouver_10RUCO585, отмечавшаяся в течение двух лет, однажды пришла в сопровождении детеныша. Среди китов Гавайского DPS также присутствуют особи, посещающие район Командорских островов регулярно, максимально в течение семи лет. Из 37 гавайских китов, отмеченных на Командорах, три самки хоть однажды приходили с детенышами. Наличие продолжительной истории встреч китов Гавайского и Мексиканского DPS, а также тот факт, что среди китов из этих отдаленных мест размножения имеются самки с детенышами свидетельствует о том, что горбачи из Мексиканского и Гавайского DPS не являются случайными визитерами на Командорах, а регулярно посещают этот район и активно используют его ресурсы. Они приводят на Командоры детенышей, что обеспечивает фиксацию этих трансокеанских миграционных путей в поколениях.

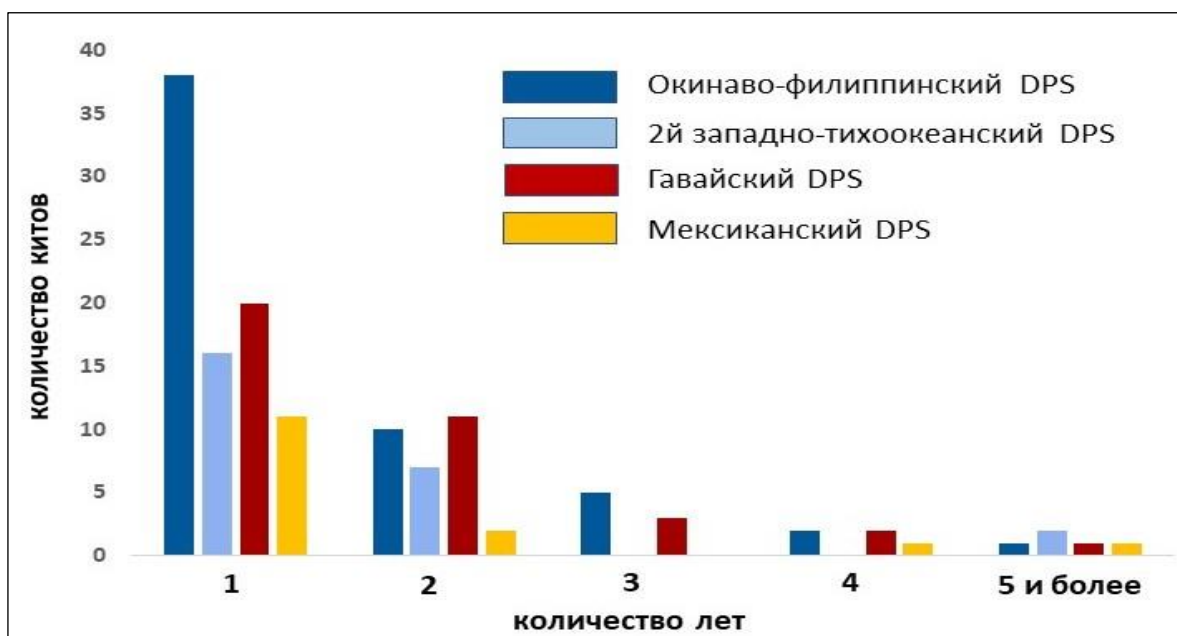


Рисунок 30. Число китов из известных DPS на острове Беринга, отмеченных разное количество лет.

Регулярность транс-тихоокеанских перемещений горбачей, кормящихся в российских водах, дополнительно была подтверждена нашей совместной работой по отслеживанию различий в характере посещения Мексики китами из разных нагульных районов. В этой работе обнаружено уже 117 совпадений между Дальним Востоком и мексиканскими районами за период с 1998 по 2021 гг. Среди этих китов 35% отмечалось в Мексике более одного года, максимально 10 лет, однако в российских водах эти киты были встречены преимущественно в течение одного года (86%), в большинстве случаев в районе Командорских островов.

Было выяснено также, что горбачи, путешествующие между Мексикой и российским Дальним Востоком имеют значимо более низкий уровень встречаемости в других местах размножения и менее привязаны к районам размножения в Мексике, чем киты, нагуливающиеся в прочих местах. То есть далеко мигрирующим китам, по-видимому, свойственно чаще менять места размножения и реже попадать в каталоги. Этот вывод вполне соотносится с нашим предположением о значительной доле китов на Командорах, которые проходят через этот район транзитом, и только небольшая часть скопления нагуливается на Командорах постоянно. Автор работы Николя Рэнсом (Nico Ransome) предполагает, что более пластичная и непостоянная стратегия перемещений могла возникнуть во время активного китобойного промысла как способ увеличить вероятность встречи партнера для размножения, когда численность скоплений в местах размножения становится слишком низкой. В соответствии с законом США об исчезающих видах (ESA) и Мексиканский DPS, и скопление у Марианских островов считаются малочисленными и нуждающимися в охране. Похожая ситуация наблюдается в репродуктивном скоплении у

островов Зеленого мыса в Атлантике, где киты ежегодно мигрируют к берегам Норвегии и Исландии, а численность считается одной из самых низких для региона (Wenzel et al., 2020). Другим объяснением может быть то, что киты на пути из Мексики к Командорским островам встречаются и, возможно, частично перемешиваются с китами, мигрирующими между Гавайями и Аляской.

Помимо этого, в работе было обнаружено перемещение одного кита (291_Фродо_10RUCO678) между сразу тремя разными районами. Дважды – в 2010 и 2013 гг. этот кит, предположительно самец, кормился в районе Командорских островов, а затем два последовательных зимних сезона провел на Марианских островах и у побережья Мексики – 2017 и 2018 гг., соответственно. Перемещения этого кита иллюстрируют возможный способ обмена генами между двумя разными DPS и объясняют пути возникновения генетического сходства, описанного для китов Мексики и Марианских островов (Hill et al., 2020).

В трех нагульных районах Чукотки присутствие китов из Гавайского DPS гораздо более заметно. В районе Анадырского залива, где присутствуют представители всех DPS, характерных для Дальнего Востока, горбачи Гавайского DPS составляют 55% от всех китов, для которых были обнаружены связи с местами размножения, хотя это всего лишь пять особей из девяти. В выборке из Чукотского моря к Гавайскому DPS принадлежат два кита из шести, для которых совпадения с местами размножения были обнаружены. При этом размер выборки из Чукотского моря небольшой, всего 64 особи. В составе же группировки из пролива Сенявина, Восточная Чукотка, киты Гавайского DPS представляют абсолютное большинство. Из семи китов, для которых известны совпадения, шесть принадлежат Гавайскому DPS и только один – Мексиканскому. Преобладание китов Гавайского DPS на Чукотке прослеживалось еще по результатам SPLASH. Здесь же, на большем количестве идентифицированных особей, оно проявляется ещё отчетливее. Это не удивительно, так как географически

нагульные районы Чукотки находятся вблизи основных районов нагула китов гавайского DPS – Аляски и Алеутских островов.

Полное отсутствие китов из азиатских мест размножения в районе Восточной Чукотки может объясняться недостаточностью собранных данных, хотя там было отработано пять сезонов и выявлено относительно стабильное по составу скопление. Вероятно, имеет значение тот факт, что у китов Гавайского DPS может иметься опыт использования ресурсов относительно закрытых фиордовых систем, подобных системе пролива Сенявина, и более распространенных в восточной части Берингова моря. Китами, имеющим опыт питания локальными скоплениями криля внутри фьордов, возможно было бы легче обнаружить такой ресурс на Чукотке в случае, если освоение этих районов происходило с востока на запад. Тактика освоения горбачами новых нагульных районов показана на результатах спутникового мечения, проводившегося в районе Алеутских островов в 2007-2011 гг. Один из восьми помеченных китов совершил длительный переход от острова Уналашка к берегам Чукотки, в то время как большинство китов проводили весь нагульный сезон, не удаляясь значительно от места мечения (Kennedy et al., 2014).

Если обратить внимание на дополнительное сравнение района Чукотского моря с каталогами, собранными в рамках проекта Hapwhale, доля китов гавайского DPS становится ещё более высокой (см. рис. 29, прим.*). Здесь нужно учитывать, что общий уровень обнаруженных совпадений с местами размножения в этом сравнении выше, чем в сравнении с каталогом SPLASH из-за того, что это дополнительное сравнение происходило с меньшим временным разрывом между регистрациями китов в районах нагула и на местах размножения. Также и способ сравнения с помощью нейросети гораздо результативнее, чем сравнение каталогов вручную (Cheeseman et al., 2021). В свете этого, необычным скорее выглядит присутствие в выборке Чукотского моря некоторого количества китов из Азии.

По современным представлениям, в арктических морях в настоящее время идет активная экспансия видов, обычных для умеренных широт (Wood et al., 2015). Это связано с изменением климата, уменьшением времени сплочения морских льдов, а в случае с горбачами, ещё и с восстановлением популяций после пресса коммерческого промысла. В работе по береговым наблюдениям за китообразными на Чукотке В. Мельникова (Мельников, 2014) отмечается резкое увеличение присутствия горбачей на Чукотке после 2010 г. То же сообщается и местным населением (И.А. Загребин, личное сообщение). Информация о встречах горбачей на данный момент приходит даже из таких удаленных на запад от Берингова пролива районов, как окрестности поселка Рыркайпий в западной части Чукотского моря (Варвара Семенова, личное сообщение). Возможно поэтому, киты из относительно малочисленных DPS, таких как Окинаво-Филиппинский и Второй западно-тихоокеанский, имеют возможность к освоению Чукотского моря наравне с представителями более многочисленных Гавайского и Мексиканского DPS.

Сравнение каталогов из районов нагула горбатых китов Дальнего Востока с каталогами из мест размножения показывает, насколько сложным является распределение китов разных субпопуляционных единиц в разных частях ареала и насколько пересеченными оказываются их миграционные пути.

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ СКОПЛЕНИЙ

Расчет численности скоплений животных методом повторных встреч предполагает довольно строгие критерии для сбора материала. Материал для расчета численности должен представлять собой набор сессий регистрации китов в одном и том же районе одним и тем же способом через равные промежутки времени, более длинные, чем сами сессии. В первую очередь, этим критериям отвечают многолетние, больше трех лет, выборки, собранные в режиме регулярных наблюдений. Среди всех районов так собирались данные в районе Командорских островов и в районе Восточной Чукотки. Для этих районов мы делали расчет для каждого сезона наблюдений двумя способами: 1 - для всего многолетнего периода, принимая в качестве сессий регистрации китов отдельные сезоны наблюдений; 2 – для каждого летнего сезона, принимая в качестве сессий регистрации отдельные дни. Помимо этих районов, регулярные наблюдения проводились в заливе Креста в северной части Анадырского залива и в Карагинском заливе. Однако в заливе Креста работа велась только в течение одного сезона, в 2017 г, а в Карагинском заливе усилие было неоднородным. У нас имеются выборки фотографий китов из Карагинского залива всего за пять лет, но эти годы несмежные и методика работы различалась. В 2004 и 2005 гг. это были судовые рейсы, далее, в 2008 и 2009 гг., данные собирали в режиме регулярных наблюдений. Затем лишь в 2015 г. в Карагинском снова был проведен судовой рейс. Выборка из залива Креста позволяет сделать расчет для единственного сезона, используя в качестве сессий регистрации отдельные дни наблюдений. Район Карагинского залива мы включили в расчет для всего пятилетнего периода с отдельными годами в качестве сессий регистрации. Точность результатов в таком случае будет ожидаемо ниже из-за несмежности лет наблюдений и разного способа организации

работы. Чтобы уравнивать вероятности регистраций для всех китов, из каждого набора данных исключены фото детенышей первого года.

Помимо двух альтернативных способов структурирования данных, мы проводили моделирование с помощью двух альтернативных подходов. Во-первых, это расчет с помощью пакета “rcapture” для программной среды R. Мы использовали функцию “openr”, которая наряду с расчетом для каждой, кроме первой и последней, сессии регистрации позволяет получить оценку общей численности животных, посещавших район в течение всего периода наблюдений. С помощью этого пакета мы делали расчет для обоих способов структурирования данных. Во-вторых, мы использовали пакет “RMark”, который использует для построения моделей ядро программы MARK. С помощью RMark мы рассчитывали численность для многолетних наборов данных, получая оценку только для отдельных сессий регистрации – сезонов, кроме первого в ряду. И в том, и в другом случае применялись модели CJS. Результаты моделирования приведены в таблице 11.

Таблица 11. Результаты моделирования численности горбатых китов в некоторых нагульных скоплениях Дальнего Востока.

район	год	количество китов в выборке	rcapture				Rmark			
			численность, сессии регистрации - сезоны	SE	численность, сессии регистрации - дни	SE	лучшая модель	численность, сессии регистрации - сезоны	нижняя граница ДИ	Верхняя граница ДИ
Командорские острова	2009	82	-		108,9	14,3		-	-	-
	2010	574	1591,3	104,9	685,6	24,1		1681	1558	1786,6
	2011	284	1148,1	99	477,8	64,9		1144	1046,9	1273,7
	2012	323	1236,4	107,4	481,5	46,1		1236,3	1124,6	1329,7
	2013	344	951,4	75,3	541	36,1		951,5	865,2	1043,3
	2014	136	631,3	58,1	297,7	82,3		631,3	545,2	746,5
	2015	194	712,3	57,9	387	71,8		712,3	640,7	803,9
	2016	76	506,6	79,2	156,4	81,9		512,8	388,9	637,5
	2017	43	605,8	89,1	65,2	13,6		803	523,3	1036,1
	2018	43	605,8	89,1	75,5	26,2		503,6	371,7	644,8
	2019	10	1136,7	478,1	13,5	8,4		1148	669,7	1944,5
	2021	129	-	-	371,4	86,8		374,8	235,1	319,3
	все годы	1389	2679,8	387,5	-	-	p.time, φ.time	-	-	-
	2017	83	-	-	82,6	1,5		-	-	-

Восточная Чукотка	2018	93	115,6	12,4	96,6	2,7		115,8	105,4	132,7
	2019	17	47,7	9,5	17,1	0,4		47,6	28,7	67,3
	2020	27	39,8	4,5	30,6	5,7		39,8	26,8	50,9
	2021	39	-	-	44,3	6,5		53,7	39,9	64,6
	все годы	167	177,3	6,4	-	-	p.time, φ.time	-	-	-
Анадырский залив (залив Креста)	2017	83	-	-	94,9	5,1	-	-	-	-
Карагинский залив	2004	28	-	-	-	-				
	2005	34	95,2	20,3	-	-		95,2	75,9	123,5
	2008	10	104	31,3	-	-		104	64,7	132,9
	2009	13	185,2	74,3	-	-		185,2	131,4	257,9
	2015	55	-	-	-	-		145,6	155,8	204,2
	все годы	101	184,1	52,5	-	-	p.ct, φ.time	-	-	-

Оценки с помощью “rcapture” для всех районов показали более высокие значения при выделении сезонов в качестве сессий регистрации и расчете для всего периода наблюдений, чем при расчете для каждого сезона независимо и выборе в качестве сессий отдельных дней.

Обе оценки для Восточной Чукотки составили около ста особей для 2017 и 2018 гг. и далее снижались. Оценка численности по модели для всего периода наблюдений, где сессиями регистрации были выбраны целые сезоны, показала значение 39,8 особей в 2020 г. Модель, построенная для каждого сезона независимо, в которой сессиями регистрации были выбраны отдельные дни, дает оценки очень близкие к общим количествам идентифицированных китов. По этой модели оценка минимальна для 2019 г. и далее численность возрастает до 30,6 особей, что близко к оценке по модели для всего периода (Рис. 31).

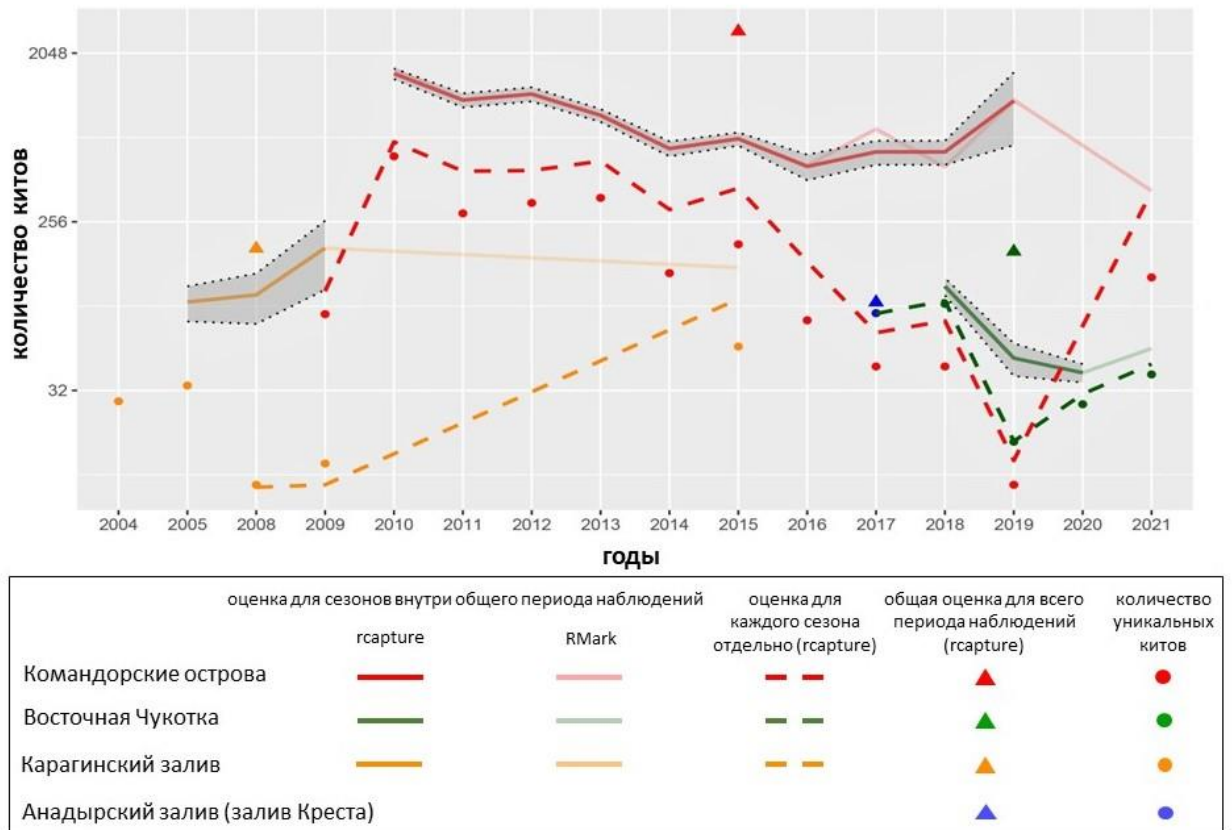


Рисунок 31. Численности нагульных скоплений горбачей в разных районах, рассчитанные разными способами. Более светлыми тонами показаны результаты расчета RMark.

Расчеты для Командорских островов также показывают согласованные результаты между общим количеством идентифицированных китов и оценками численности независимо для каждого отдельного сезона с днями в качестве сессий регистрации. Здесь после максимального значения в 685 животных в 2010 г. численность снижается до минимума в 13 особей в 2019 г, когда было зарегистрировано минимальное количество китов – всего 10 особей. Затем, также в согласии с динамикой числа идентифицированных китов за сезон, оценка численности возрастает до 370 китов в 2021 г. Модель же для всего периода наблюдений, где сессиями регистрации были выбраны отдельные сезоны, показывает в целом согласованную с остальными построениями динамику снижения численности с 1591 кита в 2010 г. до 506 в 2016 г. В последующие сезоны оценка численности по этой модели

показывает, по-видимому, сильно завышенные результаты, игнорирует минимум в 2019 г. и достигает почти первоначальных показателей в 1136 китов к 2021 г. Здесь следует пояснить, что в сезоне 2020 г. наблюдения на Командорах не проводились и это могло сказаться на оценке. Помимо этого, значения численности в промежуточных точках построения по модели для всего периода наблюдений зависят от параметров вероятностей рассчитанных для каждой пары смежных точек. На значениях в сезонах 2017-2019 гг. могло сказаться неожиданно возросшее число животных, зарегистрированных в 2021 г, после необычайно низкого в 2019. Если построить те же модели по тем же данным, исключив сезон 2021 г, результаты оказываются гораздо ближе к независимым оценкам для каждого сезона (Рис. 32).

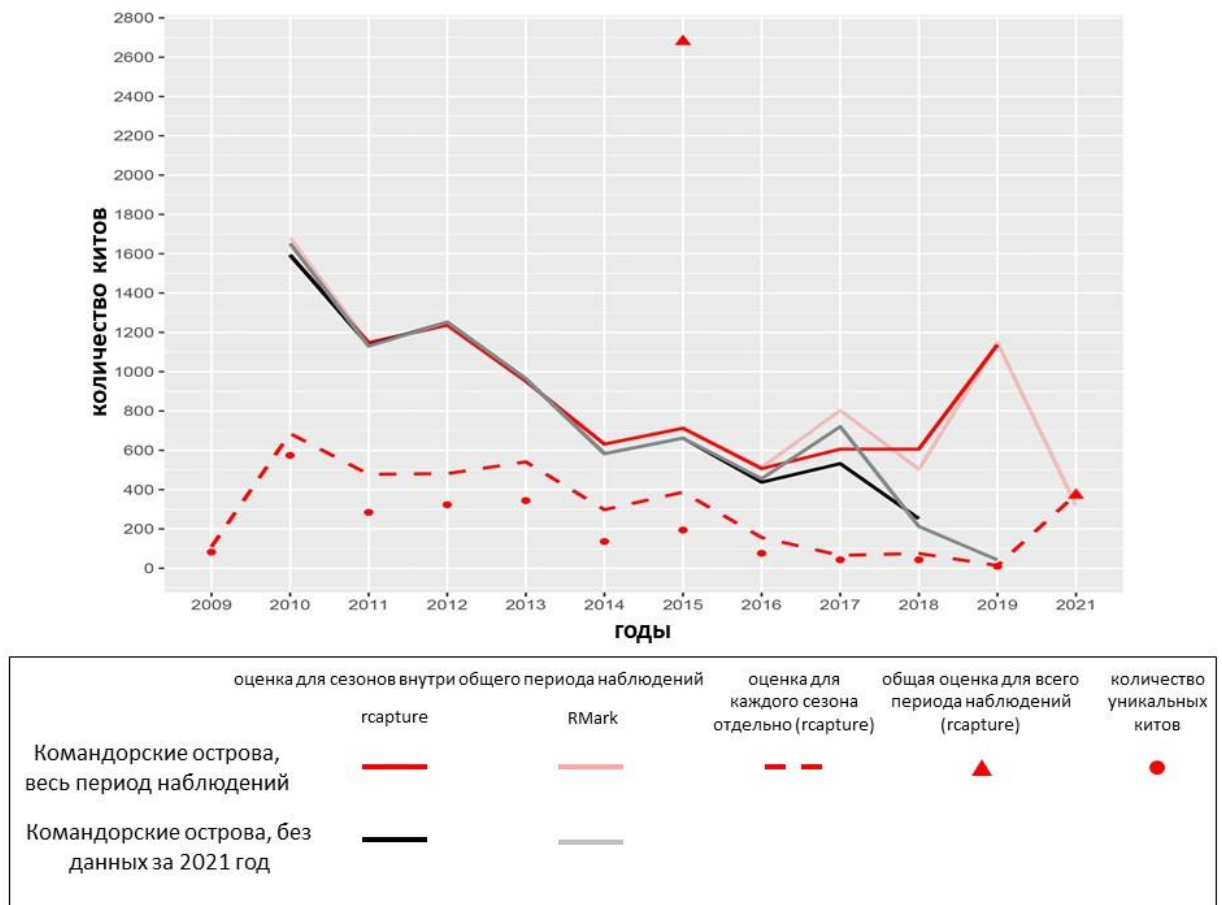


Рисунок 32. Результаты моделирования численности скоплений горбатых китов на Командорских островах с исключением данных 2021 г.

Модель, построенная с помощью пакета “rcapture”, дает возможность получить оценки численностей для ряда сессий регистрации за исключением первой и последней сессии в ряду, так как для этих точек невозможно получить значения вероятности встречи китов, зависящее от показателя предыдущей точки, и вероятности выживания, зависящее от показателя последующей. Поэтому для района Карагинского залива нам доступны только три оценки, хотя и к ним следует относиться с большой осторожностью, так как, строго говоря, данные не полностью соответствуют требованиям для применения этого метода. В среднем оценка численности для Карагинского залива составила около 120 особей.

Расчет численности с помощью пакета “RMark” по всему периоду наблюдений для некоторых сезонов дает очень близкие результаты, практически полностью совпадающие с аналогичной оценкой с помощью пакета “rcapture”. Для Восточной Чукотки и Карагинского залива эти оценки совпали полностью. В районе Командорских островов значения очень близки для сезонов 2010 и 2011 гг., совпадают для сезонов 2012-2015 гг., дальше же наблюдаются расхождения. В 2017 г. оценка “RMark” оказывается более высокой, в 2018 более низкой, а в 2019 г. значения снова очень близки, но гораздо выше независимой оценки для каждого сезона и общего количества китов, зарегистрированных в 2019 г. При этом, если построить ту же модель без данных 2021 г., её результаты снова оказываются лучше согласованными и с независимыми оценками для каждого сезона, и с числом животных, идентифицированных в каждом сезоне (Рис. 32).

Помимо оценки численности для отдельных сезонов, модели “rcapture” дают оценку общего количества животных для всего периода наблюдений. Она закономерно превышает и оценки для отдельных сезонов и количество китов в каталоге каждого района. Общая оценка показывает количество особей, которые в целом когда-либо присутствовали в том или ином районе во время периода наблюдений, и включает как всех известных для района китов, так и оценочное количество китов, которые должны присутствовать,

но ни разу не были встречены и идентифицированы. Для Восточной Чукотки такая общая оценка составила 177 особей, для Карагинского залива 184 кита и для Командорских островов 2679 китов. Суммировав все оценки для районов, в которых мы рассчитывали численность, в том числе 94 кита в 2017 г. в заливе Креста, мы получили общее количество 3134 особей. С учетом того, что из остальных районов известно не менее 211 китов, мы можем предположить, что во всех районах Дальнего Востока в период наблюдений присутствовало от 3000 до 3500 горбатых китов.

Наша общая оценка более чем вдвое превышает оценку численности, сделанную во время работы проекта SPLASH. Тогда численность всех китов российского Дальнего Востока, составила 1200 особей в составе единой выборки для всех районов нагула Окинаво-Филиппинского DPS и 100-700 особей только для районов Камчатки (Calambokidis et al., 2008). С учетом средних ежегодных темпов прироста численности 5,9%, рассчитанные в SPLASH, наша оценка не могла бы отражать прирост популяции за счет одного только фактора рождаемости. По-видимому, имело место также перемещение китов из других районов или проявление скрытой части популяции. На протяжении 12 лет наблюдений мы отмечали резкие колебания как численности, так и встречаемости горбачей. Киты резко появлялись на Командорских островах в 2010 г, когда мы отметили 586 особей в каталоге, 2,1 кита за час усилия и 685 – 1591 особь оценочной численности после низких показателей 2009 г. Также в 2021 г. (134 особи в каталоге, 2,6 за час усилия и 371 особь по оценке численности) киты вернулись после минимальных значений количества регистраций, встречаемости и численности в 2019 г. (10 китов в каталоге, 0,2 за час усилия и 13 особей по оценке численности). Существующие данные по горбачам, помеченным спутниковыми передатчиками, позволяют предположить, что по крайней мере некоторым животным свойственно проводить нагульный сезон в районах подводных горных хребтов, удаленных от берегов, а значит и от глаз прибрежных наблюдателей (Garrigue et al., 2015; Derville et al., 2020;

Kennedy et al., 2013). Об этом же может говорить и одновременное исчезновение горбатых китов сразу в нескольких районах наблюдений, характерных для Гавайского DPS, а именно, снижение встречаемости одновременно на Командорах, в бухте Глейшер на Аляске и на Гавайских островах в 2013 - 2018 гг. в связи с колебаниями климата (Neilson et al., 2022; Cartwright et al., 2019). Примечательно также, что снижение численности, регистраций и встречаемости, которое мы наблюдали, происходило синхронно в районе Командорских островов и Восточной Чукотки. Минимальных значений все отслеживаемые показатели достигали в 2019 г.

Следует понимать, что к результатам оценки численности, как и к любым результатам моделирования, следует относиться с осторожностью. Полученные результаты должны внимательно проверяться на правдоподобность исходя из качества модели, погрешностей и адекватности исходных данных. Мы получили во многом близкие, в некоторых точках даже совпадающие, результаты с помощью двух разных способов построения модели, однако были и расхождения.

Мы получили значительные расхождения в оценках для двух альтернативных способов комбинации данных. Оценка для всего периода наблюдений, где сессиями регистрации были выбраны отдельные сезоны, показала более высокие численности, чем независимая оценка для каждого сезона. Это связано с тем, что в пределах одного сезона с большей вероятностью могут быть встречены те животные, которые держатся в узкой области наших наблюдений, тогда как за период нескольких сезонов возрастает вероятность встречи тех китов, которые перемещаются в районе нагула шире, например, вдоль всех островов Командорского архипелага и далее на Алеуты. Результаты спутникового мечения также демонстрируют, что перемещения китов во время нагульного сезона могут составлять 200 км и более (Kennedy et al., 2014). При оценке для всего периода наблюдений результаты в промежуточных сессиях сбора данных зависят от количества китов, зарегистрированных в предыдущий и последующий сезон, тогда как

независимые оценки для каждого сезона не подвержены влиянию фактора перемещения животных из изучаемого района в последующие годы.

Сложность применения метода повторных встреч связана со строгими требованиями к исходному набору данных (Urian et al., 2015). Сбор материала в природной среде часто находится под влиянием таких факторов как невозможность выдержать равный временной интервал между сессиями регистрации, невозможность равномерно распределить усилие по сбору данных в районе наблюдений и невозможность предсказать многие паттерны перемещения животных. Одним из способов избегания подобных проблем является глобальная агрегация данных множества наблюдателей и сбор длительных временных рядов. Так, например, аккумуляция всех данных, полученных наблюдателями проекта SPLASH, расширила район наблюдений до всей северной части Тихого океана. Это позволило, наряду со сложными географически стратифицированными моделями, требующими гораздо большего количества параметров вероятности обмена особями между разными районами встреч, применять простое уравнение Линкольна-Петерсена. Это уравнение предполагает работу со всей северотихоокеанской популяцией как с закрытой, зная, что киты точно не могут покинуть свой ограниченный континентами и экватором ареал (Calambokidis et al., 2008, Barlow et al., 2011). В настоящее время сходный, но еще более обширный набор данных, агрегируется проектом Happywhale. В него входят фотографии китов со всего мира, сделанные множеством исследовательских групп, а также наблюдения тысяч других участников – туристических компаний, проектов экологического просвещения и отдельных наблюдателей (Cheeseman et al., 2021). Наш каталог также включен в это исследование, так что в ближайшее время мы можем ожидать обновления и верификации оценок, полученных в этой работе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашей работе мы обобщили результаты более чем 15 лет наблюдений за горбатыми китами в пределах Дальнего Востока России. Мы обрабатывали как результаты целенаправленных исследований распределения горбачей, так и результаты комплексных работ по нескольким видам морских млекопитающих, а также материалы, полученные от случайных наблюдателей. Мы собрали данные из девяти различных районов встреч горбачей на Дальнем Востоке и обосновали существование стабильных нагульных скоплений в семи из них.

Мы сравнили выборки китов, идентифицированных в каждом из районов встреч, и обнаружили лишь незначительный обмен животными между разными районами. Несмотря на это, полной изоляции между районами не существует. Также можно предположить, что киты посещают одни районы по пути следования на другие. Относительно более интенсивным был обмен между соседними районами, а также между районами в пределах Камчатки и Чукотки.

Сравнение полученного в результате работы каталога горбачей Дальнего Востока с каталогами из мест размножения, известных для северной части Тихого океана, выявило присутствие в дальневосточных морях китов из всех возможных районов, кроме районов Центральной Америки. В большинстве районов нагула Дальнего Востока наблюдается смешанный состав китов из разных DPS с преобладанием китов из азиатского сектора в камчатских районах и китов Гавайского DPS в районах Чукотки. Исключением является район Карагинского залива, где были обнаружены только киты из Азии. Помимо этого, мы отметили регулярные миграционные связи изучаемых районов нагула с такими удаленными местами размножения, как места размножения Мексиканского DPS.

Мы провели оценку численности китов в тех нагульных скоплениях, где способ сбора данных соответствовал требованиям для применения метода повторных встреч. Мы оценили общую численность скопления у острова Беринга в районе Командорских островов в 2679 (SE = 387) особей, в проливе Сенявина в районе Восточной Чукотки в 177 (SE = 6) особей, в заливе Креста Анадырского залива 95 (SE = 5) китов, но по расчету только для одного сезона регулярных наблюдений. В Карагинском заливе численность скопления составила 184 (SE = 52) кита, однако из-за неоднородности наблюдений эта оценка весьма неточна. Общее же количество китов во всех районах на протяжении всего периода наблюдений мы оценили приблизительно в 3000-3500 взрослых особей. При этом при сравнении расчетов, сделанных для ряда лет мы наблюдали резкое снижение численности, встречаемости и количества идентифицированных китов с 2013 г. до 2019 г. и увеличение этих показателей в дальнейшем, причем такая динамика наблюдалась параллельно на Командорских островах и в районе Восточной Чукотки.

ВЫВОДЫ

1. В семи районах нагула горбатых китов на Дальнем Востоке России, из девяти намеченных, подтверждено существование устойчивых нагульных группировок.

2. Обмен особями обнаружен между всеми исследованными районами нагула, но этот обмен не массовый и в большей мере существует между соседними районами. Связей между районами в пределах Чукотки и в пределах Камчатки больше, нежели между Чукоткой и Камчаткой.

3. Во всех нагульных районах обнаружен смешанный состав китов из разных мест размножения. В районах Камчатки преобладают киты из азиатских популяционных сегментов, в районах Чукотки преобладают киты, размножающиеся в районе Гавайских островов. Связи между нагульными районами Дальнего Востока и отдаленными местами размножения в восточной части Северной Пацифики – Мексиканского сегмента популяции регулярны и сохраняются в поколениях китов.

4. Численность горбачей в прибрежных районах нагула за весь период наблюдений оценивается от 94 до 177 особей, а в районе Командорских островов, где, по-видимому, значительна доля транзитных животных – до 2680 особей. Общая численность горбатых китов, посещавших все исследованные районы за весь период наблюдений, составляет 3000-3500 особей.

ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

DPS (Distinct Population Segments) – отдельные сегменты популяции, выделенные на основе генетического сходства и географического распределения

DIP (Demographically Independent Populations) – отдельные части популяции выявленные на основании сходства экологического и демографического контекста

ЦМР – цифровая модель рельефа

ANND (Average Nearest Neighbor Distance) — индекс средней дистанции между ближайшими точками

I (Interchange Index) – индекс обмена особями между разными районами

CJS (Cormack-Jolly-Seber) – модели Кормак-Джолли-Себера для оценки численности и демографических параметров открытых популяций методом повторных встреч индивидуально идентифицированных животных (mark-recapture)

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волков А.Ф. Сетной зоопланктон западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1986–2013 / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко И.В. // Владивосток: ТИНРО-центр. —2016. —1153 с.
2. Гущеров, П.С. Встречаемость, поведение и фотоидентификация китообразных в водах охотского моря в 2015-2021 гг. / П.С. Гущеров, И.А. Набережных, П.А. Тюпелев, М.Д Кенин, Т. Миясита. — 2022 // Конференция с международным участием «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (XI Съезд Териологического общества при РАН). ИПЭЭ РАН, Москва.
3. Крюкова, Н.В. Морские млекопитающие в районе мыса Ванкарем (Чукотское море) в августе–ноябре 2010–2011 гг. / Н.В. Крюкова, А.А. Кочнев // Зоологический журнал. —2014. — 93(2): 274.
4. Купецкий, В.Н. Ландшафты морей / В.Н. Купецкий // Природа и ресурсы Чукотки. – 1996. – Вып. 5. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 1996. С. 41–47.
5. Мельников, В.В. Китообразные (Cetacea) тихоокеанского сектора Арктики: история промысла, современное распределение, миграции, численность / В.В. Мельников. — 2014 // Владивосток: Дальнаука, 396 с.
6. Томилин, А.Г. Киты Дальнего Востока // Уч. зап. МГУ. 1937. Т. 18. С. 119–167.
7. Фадеев, Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана / Н.С. Фадеев // Владивосток: ТИНРО-центр. —2005. — 366 с.

8. Филатова, О.А. Горбач / Гл. ред. Д.С. Павлов // Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-ое издание. — 2021. — М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». С. 1068-1069.
9. Acevedo, J. Surface feeding behaviors in the Magellan Strait humpback whales / J. Acevedo, J. Plana, A. Lobo, L. Pastene // *Revista de Biología Marina Y Oceanografía*. —2011. — 46. 483-490. 10.4067/S0718-19572011000300018.
10. Akiyama, Y. Leave or stay? Video-logger revealed foraging efficiency of humpback whales under temporal change in prey density / Y. Akiyama, T. Akamatsu, M.H. Rasmussen, M.R. Iversen, T. Iwata, Y. Goto, A. Kagari, K. Sato // *PLoS ONE*. —2019. — 14(2): e0211138. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211138>.
11. Allen, J. Network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobtail feeding in humpback whales / J. Allen, M. Weinrich, W. Hoppitt, and L. Rendell // *Science*. —2013. — 340(6131), 485–488.
12. Ames, E.M. Striving for population-level conservation: integrating physiology across the biological hierarchy / E.M. Ames, M.R. Gade, C.L. Nieman, J.R. Wright, C.M. Tonra, C.M. Marroquin, A.M. Tutterow, S.M. Gray // *Conservation Physiology*. —2020. — 8, 1, coaa019, <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa019>.
13. Arnold, P. Colour patterns of the dwarf minke whale *Balaenoptera acutorostrata sensulato*: Description, cladistic analysis and taxonomic implications / Arnold, P., Birtles, A., Dunstan, A., Lukoschek, V., Matthews, M // *Memoirs of the Queensland Museum*. — 2005. — 51.
14. Bailey, H. Behavioral estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks / H. Bailey, B. Mate, D. Palacios, L. Irvine, S. Bograd, D. Costa // *Endangered Species Research*. —2009. — 10. 93-106. 239c.

15. Baillargeon, S. Rcapture: Loglinear Models for Capture-Recapture in R / S. Baillargeon, L-P. Rivest // *Journal of Statistical Software*. —2007. — 19(5), 1–31. <https://doi.org/10.18637/jss.v019.i05>.
16. Baker, C.S. Reproductive Histories of Female Humpback Whales *Megaptera Novaeangliae* in the North Pacific / C.S. Baker, A. Perry, L.M. Herman // *Marine Ecology Progress Series*. —1987. — 41, no. 2: 103–14. <http://www.jstor.org/stable/24827441>.
17. Baker, C.S. Worldwide distribution and diversity of humpback whale mitochondrial DNA lineages / C.S. Baker, L. Medrano-Gonzalez // C. J. Pfeiffer, editor. *Molecular and Cell Biology of Marine Mammals*. Krieger Publishing Co., Malabar, Florida. —2002. — P. 84-99.
18. Baker, C. S. Strong maternal fidelity and natal philopatry shape genetic structure in North Pacific humpback whales / C.S. Baker, D. Steel, J. Calambokidis, E. Falcone, U. Gonzalez-Peral, J. Barlow, A.M. Burdin, P.J. Clapham, J.K.B. Ford, C.M. Gabriele, D. Matilla, L. Rojasbracho, J.M. Straley, B.L. Taylor, J. Urban, P. Wade, D. Weller, B. Witteveen, and M. Yamaguchi // *Marine Ecology Progress Series*. —2013. —494:291-306.
19. Baker, J.D. Use of discovery curves to assess abundance of Hawaiian monk seals / J.D. Baker, A.L. Harting, T.C. Johanos // *Mar. Mamm Sci*. —2006. — 22: 847–861.
20. Barlow, J. Humpback whale abundance in the North Pacific estimated by photographic capture-recapture with bias correction from simulation studies / J. Barlow, J. Calambokidis, E.A. Falcone, C.S. Baker, A.M. Burdin, P.J. Clapham, J.K.B. Ford, C.M. Gabriele, R. LeDuc, D.K. Mattila, T.J. Quinn, L. Rojas-Bracho, J.M. Straley, B.L. Taylor, J. Urban, P. Wade, D. Weller, B. Witteveen, M. Yamaguchi // *Marine Mammal Science*. —2011. — 27(4):793-818.

21. Berzin, A.A. Changes in the abundance of whalebone whales in the Pacific and the Antarctic since the cessation of their exploitation / A.A. Berzin, V.L. Vladimirov // Rep. Int. Whal. Comm. —1981. —V. 31. P. 495–499.
22. Bettridge, S.O.M. NOAA Technical Memorandum NMFS Status review of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) under the Endangered Species Act / S.O.M. Bettridge, C. Baker, J. Barlow, P.J. Clapham, M. Ford, D. Gouveia, D.K. Mattila, R. Pace, P. Rosel, G.K. Silber, P.R. Wade // Southwest Fisheries Science Center (U.S.), NOAA technical memorandum NMFS; NOAA-TM-NMFS-SWFSC. — 2015. — 540p.
23. Blackmer, A. Temporal variability in features used to photo-identify humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) / A.L. Blackmer, S.K. Anderson, M.T. Weinrich // Marine Mammal Science. —2006. —16:2, pp 338-354. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2000.tb00929.x>.
24. Boisseau, O. Blue (*Balaenoptera musculus*) and fin (*B. physalus*) whale vocalizations measured from northern latitudes of the Atlantic Ocean / O. Boisseau, D. Gillespie, R. Leaper, A. Moscrop // Journal of Cetacean Research and Management. —2008. —10. 23-30.
25. Bond, NA. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific / N.A. Bond, M.F. Cronin, H. Freeland, N. Mantua // Geophys. Res. Lett. —2015. — 42, 3414–3420. doi:10.1002/2015GL063306
26. Bouetel, V. Phylogenetic implications of skull structure and feeding behavior in balaenopterids (Cetacea, Mysticeti)/ V. Bouetel // Journal of Mammalogy - J MAMMAL. — 2005. — 86. 139-146. 10.1644/1545-1542(2005)086<0139:PIOSSA>2.0.CO;2.
27. Boyd, P.W. Cross-chapter box on net primary production in the ocean / P.W. Boyd, S. Sundby, H.-O. Pörtner, In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental

Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)] // Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. — 2014. — pp. 133-136

28. Braulik, G.T. Marine Mammal Records from Iran / G.T. Braulik, S. Ranjbar, F. Owfi, T. Aminrad, S. M. H. Dakhtek, E. Kamrani, F. Mohsenizadeh // Journal of Cetacean Research and Management. —2010. — 11(1):49-64.

29. Brown, M. Evidence for a Sex-Segregated Migration in the Humpback Whale (*Megaptera novaeangliae*) / M. Brown, P. Corkeron, P. Hale, K. Schultz, M. Bryden // Proceedings. Biological sciences // The Royal Society. —1995. — 259. 229-34. 10.1098/rspb.1995.0034.

30. Budnikova, L.L. Food contents of the eastern gray whale *Eschrichtius robustus* Lilljeborg, 1861 in the Mechigmsky bay of the Bering Sea / L.L. Budnikova, S.A. Blokhin // Russ J Mar Biol. - 38, 149–155 (2012). <https://doi.org/10.1134/S1063074012020022>

31. Burdin, A.M. Humpback whales in summering areas in the Russian Far East / A.M. Burdin // Symposium on the results of the SPLASH humpback whale study final report and recommendations. John Calambokidis. Cascadia Research Collective. 11 October 2009 Quebec City, Canada. 36-37 pp.

32. Burdin, A. M. Humpback whales of Russian Far East seas. Photo-ID catalog 2004–2014 / A.M. Burdin, O.V. Titova, E. Hoyt // Russian Geographical Society, Moscow, Russia. — 2014. —149 pp. Available at https://www.researchgate.net/publication/272493253_Humpback_Whales_of_Russian_Far_East_Seas_Photo-ID_Catalog_2004-2014.

33. Cade, D.E. Kinematic Diversity in Rorqual Whale Feeding Mechanisms / D.E. Cade, A.S. Friedlaender, J. Calambokidis, J. A. Goldbogen //

Current Biology. —2016. Volume 26, Issue 2 26, 2617-2624DOI: (10.1016/j.cub.2016.07.037).

34. Calambokidis, J. Interchange and isolation of humpback whales off California and other North Pacific feeding grounds / J. Calambokidis, G.H. Steiger, J.R. Evenson, K.R. Flynn, K.C. Balcomb, D.E. Claridge, P. Bloedel, J.M. Straley, C.S. Baker, O. von Ziegesar, M.E. Dahlheim, J.M. Waite, J.D. Darling, G. Ellis, and G.A. Green // Marine Mammal Science. —1996. — 12:215-226.

35. Calambokidis, J. Abundance and population structure of humpback whales in the North Pacific basin / J. Calambokidis, G.H. Steiger, J.M. Straley, T. Quinn, L.M. Herman, S. Cerchio, D. R. Salden, M. Yamaguchi, F. Sato, J.R. Urban, J. Jacobsen, O. VonZeigesar, K.C. Balcomb, C.M. Gabriele, M.E. Dahlheim, N. Higashi, S. Uchida, J.K.B. Ford, Y. Miyamura, P. LadrondeGuevara, S.A. Mizroch, L. Schlenderand, K. Rasmussen // Final Contract Report 50ABNF500113 to Southwest Fisheries Science Center. —1997. — P. O. Box 271, La Jolla, CA 92038. 72 pp.

36. Calambokidis, J. Abundance of blue and humpback whales in the eastern North Pacific estimated by capture-recapture and line-transect methods / J. Calambokidis, J. Barlow // Marine Mammal Science. —2004. — 21:63–85.

37. Calambokidis, J. SPLASH: Structure of populations, levels of abundance and status of humpback whales in the North Pacific / J. Calambokidis, E.A. Falcone, T.J. Quinn, A.M. Burdin, P.J. Clapham, J.K.B. Ford, C.M. Gabriele, R. LeDuc, D. Mattila, L. Rojas-Bracho, J.M. Straley, B.L. Taylor, J. Urbán, D. Weller, B.H. Witteveen, M. Yamaguchi, A. Bendlin, D. Camacho, K. Flynn, A. Havron, J. Huggins, N. Maloney // Final report for Contract AB133F-03-RP-00078 to U.S. —2008. Department of Commerce Western Administrative Center Seattle, WA. Available at http://www.cascadiaresearch.org/files/Projects/Archived_projects/SPLASH/SPLASH-contract-Report-May08.pdf.

38. Caro, T. The functional significance of coloration in cetaceans / T. Caro, K. Beeman, T. Stankowich, H. Whitehead // *Evol. Ecol.* —2011. — 25, 1231. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9479-5>.
39. Cartwright, R. Fluctuating reproductive rates in Hawaii's humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, reflect recent climate anomalies in the North Pacific / R. Cartwright, A. Venema, V. Hernandez, C. Wyels, J. Cesere, D. Cesere // *R. Soc. open sci.* —2019. — 6: 181463. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.181463>.
40. Cheeseman, T. Advanced Image Recognition: A Fully Automated, High-Accuracy Photo-Identification Matching System for Humpback Whales / T. Cheeseman, K. Southerland, J. Park, M. Olio, K. Flynn, J. Calambokidis, L. Jones, C. Garrigue, A. Frisch Jordán, A. Howard, W. Reade, J. Neilson, C. Gabriele, and P. Clapham // *Mammalian Biology.* — 2021. — pp 1-15. doi: 10.1007/S42991-021-00180-9.
41. Chenoweth, E. M. Humpback whales feed on hatchery-released juvenile salmon / E.M. Chenoweth, J.M. Straley, M.V. McPhee, S. Atkinson, S. Reifenstahl // *R. Soc. open sci.* — 2017. —4170180170180. <http://doi.org/10.1098/rsos.170180>.
42. Clapham, P.J. Social organization of humpback whales on a North Atlantic feeding Ground / P.J. Clapham // *Symposium of the Zoological Society of London.* —1993. —66:131-145.
43. Clapham, P.J. Humpback whale / P.J. Clapham // *Encyclopedia of Marine Mammals*, edited by B. Wursig, J.G.M. Thewissen, K.M. Kovacs // Academic Press is an imprint of Elsevier. —2018. — pp 489-492.
44. Cooke, J.G. 2018. *Megaptera novaeangliae*. / J.G. Cooke // *The IUCN Red List of Threatened Species/* — 2018. e.T13006A50362794. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T13006A50362794.en>.
45. Corkeron, P.J. Why do baleen whales migrate? / P.J. Corkeron, R.C. Connor // *Mar. Mamm. Sci.* —1999. — 15(4), 1228–1245.

46. Delarue, J. Geographic variation in Northwest Atlantic fin whale (*Balaenoptera physalus*) song: Implications for stock structure assessment / J. Delarue, S.K. Todd, S.M. Van Parijs, L. Di Iorio // *J. Acoust. Soc. Am.* — 2009. — 125, 1774–1782.

47. Derville, S. Horizontal and vertical movements of humpback whales inform the use of critical pelagic habitats in the western South Pacific / S. Derville, L.G Torres, A.N. Zerbini, M. Oremus, C. Garrigue // *Sci Rep* 10, 4871. —2020. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61771-z>.

48. Engel, M.H. Feeding grounds of the western South Atlantic humpback whale population / M.H. Engel, A. R. Martin // *Marine Mammal Science.* —2009. —25(4):964-969.

49. Evans, P.G.H. Associations between seabirds and cetaceans: A review / P.G.H. Evans // *Mammal Review* 12:187–206. *Front. Ecol. Evol.* — 2017. | <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00121>.

50. Filatova, O.A. The diets of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the shelf and oceanic feeding grounds in the western North Pacific inferred from stable isotope analysis / O. Filatova, B. Witteveen, A. Goncharov, A. Tiunov, M. Goncharova, A. Burdin, E. Hoyt // *Marine Mammal Science.* —2013. —29. 10.1111/j.1748-7692.2012.00617. x.

51. Filatova, O.A. Important areas for cetaceans in Russian Far East waters / O.A. Filatova, E. Hoyt, A.M. Burdin, V.N. Burkanov, I.D. Fedutin, E.N. Ovsyanikova, O.V. Shpak, T.S. Shulezhko, O.V. Titova // *February 2022 Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems.* —2022. — Volume32, Issue4 pp 687-701.

52. Fish, F.E. Hydrodynamic design of the humpback flipper / F. Fish, J. Battle // *Journal of morphology.* —1995. — 225. 51-60. 10.1002/jmor.1052250105.

53. Fish, F.E. Biomimetics and the Application of the Leading-Edge Tubercles of the Humpback Whale Flipper. In: New D., Ng B. (eds) *Flow Control Through Bio-inspired Leading-Edge Tubercles* /F.E. Fish // Springer, Cham. —2020. https://doi.org/10.1007/978-3-030-23792-9_1.
54. Fleming, A. Humpback whale diets respond to variance in ocean climate and ecosystem conditions in the California Current / A. Fleming, C. Clark, J. Calambokidis, J. Barlow // *Global change biology*. —2015. —22. 10.1111/gcb.13171.
55. Gambell, R. World whale stocks / R. Gambell // *Mammal Review*. —1976. — 6 : 41-53.
56. Garland, E. Dynamic Horizontal Cultural Transmission of Humpback Whale Song at the Ocean Basin Scale / E. Garland, A. Goldizen, M. Rekdahl, R. Constantine, C. Garrigue, N. Hauser, M. Poole, J. Robbins, M. Noad // *Current biology*. —2011. — CB. 21. 687-91. 10.1016/j.cub.2011.03.019.
57. Garrigue, C. Satellite tracking reveals novel migratory patterns and the importance of seamounts for endangered South Pacific humpback whales / C. Garrigue, P.J. Clapham, Y. Geyer, A.S. Kennedy, A.N. Zerbini // *R. Soc. open sci.* —2015. —2150489150489 <http://doi.org/10.1098/rsos.150489>.
58. Goldbogen, J.A. Scaling of lunge-feeding performance in rorqual whales: masspecific energy expenditure increases with body size and progressively limits diving capacity / J.A. Goldbogen, J. Calambokidis, D.A. Croll, M.F. McKenna, E. Oleson, J. Potvin, N.D. Pyenson, G. Schorr, R.E. Shadwick, B.R. Tershy // *Funct. Ecol.* —2012. — 26, 216–226.
59. Goldbogen, J. A. Prey density and distribution drive the three-dimensional foraging strategies of the largest filter feeder / J.A. Goldbogen, E.L. Hazen, A.S. Friedlaender, J. Calambokidis, S.L. Deruiter, A.K. Stimpert, B.L. Southall // *Functional Ecology*. — 2015. — 29, 951–961. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12395>.

60. Gowans, S. Population size and residency patterns of northern bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*) using the Gully, Nova Scotia / S. Gowans, H. Whitehead, J.K. Arch, S.K. Hooker // *J. Cetacean Res. Manage.* —2000. — 2(3):201–210.

61. Hain, J. Feeding behavior of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the western North Atlantic / J. Hain, G. Carter, S. Kraus, C. Mayo, H. Winni // *Fishery Bulletin.* —1981. — p 80.

62. Hammond, P.S. Estimating the size of naturally marked whale populations using capture-recapture techniques / P.S. Hammond // *Report of the International Whaling Commission.* —1986. (Special Issue 8):253–282

63. Hazen, E.L. Blue whales (*Balaenoptera musculus*) optimize foraging efficiency by balancing oxygen use and energy gain as a function of prey density / E.L. Hazen, A.S. Friedlaender, J.A. Goldbogen // *Science Advances.* — 2015. — Vol. 1, no. 9, e1500469. DOI: 10.1126/sciadv.1500469.

64. Hill, M.C. Found: a missing breeding ground for endangered western North Pacific humpback whales in the Mariana Archipelago / M.C. Hill, A.L. Bradford, D. Steel, C.S. Baker, A.D. Ligon, A.C. Ü, J. M. V. Acebes, O. A. Filatova, S. Hakala, N. Kobayashi, Y. Morimoto, H. Okabe, R. Okamoto, J. Rivers, T. Sato, O.V. Titova, R.K. Uyeyama, E.M. Oleson // *Endangered Species Research, Endangered Species Research.* —2020. — 91-103. 10.3354/esr01010.

65. Herr, H. Horizontal niche partitioning of humpback and fin whales around the West Antarctic Peninsula: evidence from a concurrent whale and krill survey / H. Herr, S. Viquerat, V. Siegel, K-H. Kock, B. Dorschel, W.G.C. Huneke, A. Bracher, M. Schröder, J. Gutt // *Polar Biol.* —2016. — 39, 799–818. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1927-9>.

66. Hooker, S. Marine Reserves as a Tool for Ecosystem-Based Management: The Potential Importance of Megafauna / S. Hooker, L. Gerber //

Bioscience. —2004. — 54. 10.1641/0006-3568(2004)054[0027: MRAATF]2.0.CO;2.

67. Hoyt, E. Marine protected areas for whales, dolphins and porpoises: A world handbook for cetacean habitat conservation and planning / Hoyt, E. (2011). //London:Earthscan/Routledge and Taylor & Francis. —2011.

68. Johnson, J. H. The Humpback Whale, *Megaptera novaeangliae* / J. H. Johnson, A.A. Wolman // Marine Fisheries Review. —1984. —46(4):30-37.

69. Jolly, G.M. Explicit Estimates from Capture-Recapture Data with Both Death and Immigration-Stochastic Model /G.M. Jolly // Biometrika. —1965. — 52, no. 1/2 : 225–47. <https://doi.org/10.2307/2333826>.

70. Jurasz, C.M. Feeding modes of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in Southeast Alaska / C.M. Jurasz, V.P. Jurasz // Sci Rep Whales Res Inst 1979; 31: 69–83.

71. Katona, S.K. Identification of humpback whales by fluke photographs / Katona S., B. Baxter, O. Brazier, S. Kraus, J. Perkins, H.Whitehead // Behavior of marine animals Current perspectives in research [H. E. Winn and B. L. Olla, eds.]. —1979. — Volume 3. Cetaceans. Plenum Press, New York, NY. Pp 33–44.

72. Katona, S. K. Population size, migrations and feeding aggregations of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the western North Atlantic Ocean / S.K. Katona, J.A. Beard // Individual recognition of cetaceans: use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters. [P. S. Hammond, M. S. A., and G. P. Donovan, editors]. International Whaling Commission, Cambridge, England. —1990. —Pages 295-305.

73. Kawamura, A. A review of food of balaenopterid whales / A. Kawamura // Scientific Reports of the Whales Research Institute. —1980. — 32:155-197.

74. Kennedy, A. Local and migratory movements of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) satellite-tracked in the North Atlantic Ocean / A.

Kennedy, A. Zerbini, O. Vasquez, N. Gandilhon, P. Clapham, O. Adam // Canadian Journal of Zoology. —2013. published online. 10.1139/cjz-2013-0161.

75. Kennedy, A. Individual variation in movements of satellite tracked humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Eastern Aleutian Islands and Bering Sea / A. Kennedy, A. Zerbini, B. Rone, P. Clapham // Endangered Species Research. —2014. — 23. 187-195. 10.3354/esr00570.

76. Krinova, L. Feeding aggregation of humpback whales in Kresta Bay (Anadyr Gulf, Chukotka) in summer 2017 / L. Krinova, A. Burdin, O. Titova // Conference: European Cetacean Society. The 32nd Conference At: La Spezia, Italy. —2018. DOI: 10.13140/RG.2.2.16202.47040.

77. Laake, J.L. RMark: An R Interface for analysis of capture-recapture data with MARK / Laake, J. L. // AFSC Processed Rep. — 2013. — 01, 25 p. Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., 7600 Sand Point Way NE, Seattle WA 98115.

78. Leighton, T. Trapped within a 'wall of sound'. A possible mechanism for the bubble nets of humpback whales / T. Leighton, S. Richards, P. White, // Acoustics Bulletin. —2004. — 29. 24-25-27.

79. Lesage, V. Foraging areas, migratory movements and winter destinations of blue whales from the western North Atlantic / V. Lesage, K. Gavrilchuk, R.D. Andrews, R. Sears // Endangered Species Research. —2017. — 34. 10.3354/esr00838.

80. L'Heureux M.L. Observing and predicting the 2015/16 El Niño / M.L. L'Heureux, K. Takahashi, A.B. Watkins, A.G. Barnston, E.J. Becker, T. E. Di Liberto, F. Gamble, J. Gottschalck, M.S. Halpert, B.Huang, K.Mosquera-Vásquez, A.T. Wittenberg // Bull. Am. Meteorol. Soc. —2017. — 98, 1363–1382. doi:10.1175/ BAMS-D-16-0009.1.

81. Lowry, L.F. Foods and feeding of bowhead whales in western and northern Alaska / L.F. Lowry, K. Frost // *Scientific Reports of the Whales Research Institute*/ —1984. — 35:1–16.
82. Mackintosh, N.A. The southern stocks of whalebone whales / N.A. Mackintosh // *Discovery Rep.* —1942. —22: 197–300.
83. Martien, K.K. The DIP Delineation Handbook: A Guide to Using Multiple Lines of Evidence to Delineate Demographically Independent Populations of Marine Mammals / K.K. Martien, A.R. Lang, B.L. Taylor, P.E. Rosel, S.E. Simmons, E.M. Oleson, P.L. Boveng, M.B. Hanson // U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum. —2019. — NMFS-SWFSC-622.
84. Matthews, L.H. The humpback whale, *Megaptera nodosa* / L.H. Matthews // *Discovery Reports.* —1973. — 17:7-92.
85. Minton, G. Ecology and Conservation of Cetaceans in Oman with particular reference to humpback whales, *Megaptera novaeangliae* / Minton, G. // D.Phil. University of London, Millport. —2004.
86. Minton, G. Seasonal Distribution, abundance, habitat use and population identity of humpback whales in Oman / G. Minton, T. Collins, K. Findlay, P. Ersts, H. Rosenbaum, P. Berggren, R. Baldwin // *Journal of Cetacean Research and Management (Special Issue).* —2010.
87. Mizroch, S.A. Distribution and movements of fin whales in the North Pacific Ocean /S.A. Mizroch, D.W. Rice, D. Zwiefelhofer, J. Waite, W.L. Perryman // *Mammal Review.* —2009. — 39:193–227.
88. McMillan, C. The innovation and diffusion of “trap-feeding,” a novel humpback whale foraging strategy / C. McMillan, J. Towers, J. Hildering // *Marine Mammal Science.* — 2018. — 35. 10.1111/mms.12557.
89. Mobley, J. R. Abundance of humpback whales in Hawaiian waters: Results of 1993–2000 aerial surveys / J.R. Mobley, S. Spitz, R. Grotefendt //

Report for the Hawaiian Islands Humpback Whale National Marine Sanctuary. —2001. —16 pp.

90. Neilson, J.L. Glacier Bay & Icy Strait Humpback Whale Population Monitoring: 2021 Update / J.L. Neilson, C.M. Gabriele, A.R. Bendlin // National Park Service Resource Brief, Gustavus, Alaska. —2022.

91. Nikolich, K. Vocalizations of common minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in an eastern North Pacific feeding ground / K. Nikolich, J. Towers // *Bioacoustics*. —2018. — 29. 1-12. 10.1080/09524622.2018.1555716.

92. Ohsumi, S. Allomorphis between body length at sexual maturity and body length at birth in the Cetacea / S. Ohsumi // *Journal of the Mammal Society of Japan*. —1966. — 3:3-7.

93. Omura, H. Biological study on humpback whales in the Antarctic whaling Areas IV and V / H. Omura // *Scientific Reports of the Whales Research Institute*. —1953. — 8:81-102.

94. Payne, R. Songs of Humpback Whales / R. Payne, S. McVay // *Science* (New York, N.Y.). —1971. —173. 585-97. 10.1126/science.173.3997.585.

95. Payne, R. Orientation by means of long-range acoustic signaling in baleen whales / R. Payne, D. Webb // *Annals of the New York Academy of Sciences*. —1971. —188(1 Orientation), 110–141. doi:10.1111/j.1749-6632.1971.tb13093. x.

96. Petersen, C.G.J. The yearly immigration of young plaice into Limfjord from the German sea etc / C.G.J. Petersen // *Rept.Danish Biol.Stn.* – 1896. – V.6. – P.1-48.

97. Peterson, W. The Blob is gone but has morphed into a strongly positive PDO/SST pattern / W. Peterson, N. Bond, M. Robert // *PICES Press*. —2016. — 24, 46–50. See <https://meetings.pices.int/publications/pices-press/volume24/issue2/PPJuly2016.pdf>.

98. Pike, G.C. Colour pattern of the humpback whales from the coast of British Columbia / Pike G.C // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. —1953. —171:1-54.
99. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team (2021) // R Foundation for Statistical Computing. —2021. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
100. Rice, D.W. Marine mammals of the world: systematics and distribution / Rice D.W., editor // Society for Marine Mammalogy, Lawrence, KS. —1998.
101. Samarra, F.I.P. Variations in killer whale food-associated calls produced during different prey behavioural contexts / F.I.P. Samarra // Behavioural Processes, Volume 116, 2015, Pages 33-42, ISSN 0376-6357, <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.04.013>.
102. Sharpe, F.A. Social foraging of the southeast Alaskan humpback whale, *Megaptera novaengliae* / F. A. Sharpe // Ph.D. dissertation. —1984. University of Washington, Seattle, WA.
103. Sharpe, F.A. The behavior of pacific herring schools in response to artificial humpback whale bubbles / F.A. Sharpe, L.M. Dill // Can. J. Zool. —1997. —75(5),725–730.
104. Shirihai, H. 2006. Whales, Dolphins, and Other Marine Mammals of the World / H. Shirihai // Princeton, NJ. —2006. Princeton University Press.
105. Sigler, M.F. Marine predators and persistent prey in the southeast Bering Sea / M.F. Sigler, K.J. Kuletz, P.H. Ressler, N.A. Friday, C.D. Wilson, A.N. Zerbini // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. —2012. Volumes 65–70, Pp 292-303, ISSN 0967-0645, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.02.017>.
106. Silva, M.A. Stable isotopes reveal winter feeding in different habitats in blue, fin and sei whales migrating through the Azores / M.A. Silva, A. Borrell,

R. Prieto, P. Gauffier, M. Bérubé, P.J. Palsbøl, A. Colaço // *R. Soc. open sci.* —2019. — 6: 181800. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.181800>.

107. Similä, T. Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway / T. Similä, F. Ugarte // *Canadian Journal of Zoology*. —2011. — 71. 1494-1499. 10.1139/z93-210.

108. Simon, M. Singing behavior of fin whales in the Davis Strait with implications for mating, migration and foraging / M. Simon, K.M. Stafford, K. Beedholm K, C.M. Lee, P.T. Madsen // *J Acoust Soc Am.* —2010. —128(5):3200-10. doi: 10.1121/1.3495946. PMID: 21110615.

109. Smith, R.C. Distributions of cetaceans and sea surface chlorophyll concentrations in the California Current /R.C. Smith, P. Dustan, D. Au, K.S. Baker, E.A. Dunlap // *Marine Biology*. —1986. — 91, 385–402.

110. Soulé, M.E. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? / M.E. Soulé, D. Simberloff // *Biological Conservation*. —1986. — 35: 19–40.

111. Stevick, P.T. North Atlantic humpback whale abundance and rate of increase four decades after protection from whaling / P. Stevick, J. Allen, P.J. Clapham, N. Friday, S. Katona, F. Larsen, J. Lien, D. Mattila, P. Palsbøll, J. Sigurjónsson, T. Smith, N. Øien // *Marine Ecology-progress Series*. —2003. — 258. 263-273. 10.3354/meps258263.

112. Stevick, P.T. A note on the movement of a humpback whale from Abrolhos Bank, Brazil, to South Georgia / P. Stevick, L. Pacheco de Godoy, M. McOsker, M.H. Engel, J. Allen // *Journal of Cetacean Research and Management*. —2006a. —8(3):297-300.

113. Stevick, P.T. Population spatial structuring on the feeding grounds in North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) / P.T. Stevick, J. Allen, P.J. Clapham, S.K. Katona, F. Larsen, J. Lien, D.K. Mattila, P.J. Palsbøll,

R. Sears, J. Sigurjonsson, T.D. Smith, G. Vikingsson, N. Øien, P. S. Hammond // *J Zool.* — 2006b. — 270: 244–255.

114. Straley, J.M. Seasonal presence and potential influence of humpback whales on wintering Pacific herring populations in the Gulf of Alaska / J.M. Straley, J.R. Moran, K.M. Boswell, J.J. Vollenweider, R.A. Heintz, T.J. Quinn II, B.H. Witteveen, S.D. Rice // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography.* —2018. —147, Pp173-186, ISSN 0967-0645, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.08.008>

115. Tershy, B.R. Asymmetrical pigmentation in the fin whale: a test of two feeding related hypotheses / B.R. Tershy, D.N. Wiley // *Marine Mammal Science.* —1992. — 8: 315-318. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1992.tb00416.x>

116. Tynan, C.T. Cetacean distributions relative to ocean processes in the northern California Current System / Tynan C.T., Ainley D.G., Barthe J.A., Cowles T.J., Pierce S.D., Spear L.B // *Deep-Sea Research II* 52. —2005. — 145–167.

117. Towers, J. Seasonal movements and ecological markers as evidence for migration of common minke whales photo-identified in the eastern North Pacific / J. Towers, C. Mcmillan, M. Malleson, J. Hildering, J. Ford, G. Ellis // *Journal of Cetacean Research and Management.* —2014. — 13. 221-229.

118. Urban, R. Population size of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in waters off the Pacific coast of Mexico / R. Urban, F. Alvarez, M. Salinas, J. Jacobson, K.C. Balcomb III, A. Jaramillo, P.L. de Guevara, A. Aguayo // *Fishery Bulletin.* —1999, — 97:1017–1024.

119. Urian, K. Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture models with cetaceans / K. Urian, A. Gorgone, A. Read, B. Balmer, R. Wells, P. Berggren, J. Durban, T. Eguchi, W. Rayment, P. Hammond // *Marine Mammal Science.* —2014. — 31. 10.1111/mms.12141.

120. Veit, R.R. Positive Interactions among Foraging Seabirds, Marine Mammals and Fishes and Implications for Their Conservation / R.R. Veit, N.M. Harrison // *Front. Ecol. Evol.* —2017. — 5:121. doi: 10.3389/fevo.2017.00121.

121. Waite, J. Evidence of a Feeding Aggregation of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) Around Kodiak Island, Alaska / J. Waite, M. Dahlheim, R. Hobbs, S. Mizroch // *Publications, Agencies and Staff of the U.S. Department of Commerce.* —1999. —174. <https://digitalcommons.unl.edu/usdeptcommercepub/174>

122. Webb, P.W. Body form, locomotion, and foraging in aquatic vertebrates / P.W. Webb // *Am Zool.* —1984. — 24:107–120.

123. Wenzel, F.W. Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Cape Verde islands: Migratory patterns, resightings, and abundance / F.W. Wenzel, F.Broms, P. López-Suárez, K. Lopes, N. Veiga. K. Yeoman, M.S.D. Rodrigues, J. Allen, T.W. Fernald, P.T. Stevick, L. Jones, L. Bouveret, C. Ryan. S. Berrow, P. Corkeron P // *Aquat Mamm.* – 2020. – 46:21–31.

124. White, G. Program MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals / G. White, K. Burnham // *Bird Study.* —1999. — 46 Supplement. 120-138. 10.1080/00063659909477239.

125. Whitehead, H. Estimating Abundance from One-Dimensional Passive Acoustic Surveys / H. Whitehead // *The Journal of Wildlife Management.* —2009. —73(6), 1000-1009. Retrieved March 12, 2021, from <http://www.jstor.org/stable/20616749>

126. Whitehead, H. Structure and stability of humpback whale groups off Newfoundland (*Megaptera novaeangliae*) / H. Whitehead // *Canadian Journal of Zoology.* —2011. — 61. 1391-1397. 10.1139/z83-186.

127. Williams, J. The abundance and distribution of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Doubtful Sound, New Zealand / J. Williams, S. Dawson E.

Slooten // Canadian Journal of Zoology. — 1993. — 71. 2080-2088. 10.1139/z93-293.

128. Wood, K. A decade of environmental change in the Pacific Arctic region / K. Wood, N. Bond, S. Danielson, J. Overland, S. Salo, P. Stabeno, J. Whitefield // Progress in Oceanography. —2015. —136. 10.1016/j.pocean.2015.05.005.

129. Woodward, B. Morphological Specializations of baleen whales associated with hydrodynamic performance and ecological niche / B. Woodward, J. Winn, F. Fish // Journal of morphology. —2006. — 267. 1284-94. 10.1002/jmor.10474.

130. Zerbini, A. Satellite-monitored movements of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the southwest Atlantic Ocean / A.N. Zerbini, A. Andriolo, M.P. Heide-Jorgensen, J.L. Pizzorno, Y.G. Maia, G. R. VanBlaricom, D.P. Demaster, P.C. Simoes-Lopes, S. Moreira, C. Behtlem // Marine Ecology Progress Series. —2006. — 313:295-304.