

На правах рукописи

БУРДИН АЛЕКСАНДР МИХАЙЛОВИЧ

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ
НАГУЛЬНЫХ СКОПЛЕНИЙ У СЕРОГО *Eschrichtius robustus*
И ГОРБАТОГО *Megaptera novaeangliae* КИТОВ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Петропавловск-Камчатский
2013

Работа выполнена в Камчатском филиале федерального государственного бюджетного учреждения науки «Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения Российской академии наук»

Официальные оппоненты:

Лобков Евгений Георгиевич,
доктор биологических наук, профессор
Камчатского государственного технического университета

Михалев Юрий Алексеевич,
доктор биологических наук, профессор
кафедры биологии, экологии и основ здоровья,
Южно-Украинский государственный педагогический университет

Крученкова Елена Павловна,
доктор биологических наук, зав. лабораторией
поведения позвоночных животных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Ведущая организация:

ФГБУН «Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН»

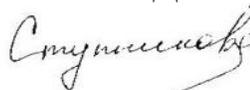
Защита диссертации состоится 18 октября 2013 г., в 14 ч., на заседании диссертационного совета Д 307.008.01 при Камчатском государственном техническом университете по адресу: 683003, Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, д. 35.

Факс: (4152) 42-05-01 эл. почта: kamchatgtu@kamchatgtu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Камчатского государственного технического университета по адресу: 683003, Петропавловск-Камчатский, ул. Ленинградская, д. 41а, с авторефератом – на официальных сайтах Министерства образования и науки РФ (vak2.ed.gov.ru) и КамчатГТУ (www.kamchatgtu.ru).

Автореферат разослан «___» _____ 2013 г.

Ученый секретарь диссертационного совета Д 307.008.01
кандидат биологических наук



Н.А. Ступникова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

В связи с восстановлением подорванного китобойным промыслом популяций усатых китов (Берзин, Владимиров, 1988; Яблоков, 2000; Weller et al., 2003; Bradford et al., 2008; Calambokidis et al., 2001; Barlow et al., 2011) выяснение их популяционных структур и механизмов формирования нагульных скоплений стало одной из наиболее актуальных задач морской биологии. Крупные китообразные – ключевые средообразующие виды в морских экосистемах, но до сих пор они остаются одной из наименее изученных групп млекопитающих.

Все основные представления современной популяционной экологии основаны на изучении наземных животных, которые экологически радикально отличаются от морских, обитающих в относительно однородной водной среде и способных к быстрому направленному перемещению на огромные расстояния. Важнейшие особенности экологии китообразных, такие как специфика использования пространства, механизмы образования и поддержания устойчивых скоплений на местах нагула и в удаленных на тысячи километров районах размножения, оказались наименее изученными аспектами их биологии.

Новые методы молекулярно-генетических исследований, спутникового слежения и персональной идентификации животных открыли пути для принципиально новой организации исследования биологии крупных китообразных. Большой интерес, как объекты исследований, представляют имеющие разные пищеводобывающие стратегии серые и горбатые киты, виды, которые к тому же демонстрируют различные темпы восстановления численности и популяционной структуры.

С конца XIX в. серые и горбатые киты Северной Пацифики подвергались интенсивному промыслу, и во второй половине XX в. их численность сократилась настолько, что некоторые популяции оказались на грани исчезновения. После объявления в 1982 г. моратория на коммерческий китобойный промысел численность всех видов крупных китов стала быстро расти. Предпринятые меры охраны сопровождались и ростом исследовательских работ, в основном за рубежом, но в российских водах исследования китообразных были практически прекращены. В связи с этим данные по динамике численности, пространственному распределению серых и горбатых китов, путях их миграции и половозрастному составу популяций, не говоря уж о внутрипопуляционных механизмах формирования скоплений, фрагментарны, и западные (азиатские) популяции оказались вообще вне поля зрения исследователей. Актуальность проведения этих исследований очевидна и определяется не только чисто научными интересами, но и важной экологической ролью крупных китов в меняющихся морских экосистемах.

Цель и задачи исследований. Выяснить основные внутрипопуляционные механизмы формирования нагульных скоплений и факторы, влияющие на вы-

бор районов нагула и направления миграций у двух видов усатых китов – серого *Eschrichtius robustus* и горбача *Megaptera novaeangliae*.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить современный и исторический ареал, характер распределения и изменение численности серого и горбатого китов в дальневосточных морях России.

2. Выяснить видовые особенности использования пространства, привязанности к нагульным районам и перемещений двух исследуемых видов усатых китов в пределах нагульного ареала.

3. На основании сопоставления имеющихся фотокаталогов серых и горбатых китов из районов нагула и мест размножения, анализа генетических проб, собранных во всем Северо-Тихоокеанском регионе, определить происхождение китов, приходящих для нагула в дальневосточные моря России.

4. Определить факторы, влияющие на распределение и миграции серых и горбатых китов.

5. Исследовать социальную структуру нагульных скоплений серых китов и выяснить роль родственных связей в их формировании и устойчивости.

Научная новизна. Впервые в российских морях проведены многолетние (1997–2012 гг.) исследования и организован мониторинг нагульной группировки серого кита у северо-восточного побережья о. Сахалин, идентифицируемой как угрожаемая западная популяция серых китов. Эти исследования позволили персонифицировать всех приходящих в район работ серых китов и получить данные о генетическом составе и родственных связях более 60% китов этой популяции, установить половозрастной состав, репродуктивный потенциал самок, выяснить постоянство состава обитающей здесь группировки. Доказана репродуктивная изоляция группировки серых китов, нагуливающих у северо-восточного Сахалина, и рассмотрены механизмы поддержания ее генетического состава.

Созданы фотокаталоги серых китов, нагуливающих у северо-восточного Сахалина, и горбатых китов, приходящих в районы Командорских островов, восточной Камчатки и Анадырского залива. Сравнение этих каталогов с каталогами из других районов Северной Пацифики позволило определить не только происхождение отдельных особей, но и проследить за их перемещением во времени и пространстве.

Проведен сравнительный анализ митохондриальной и ядерной ДНК популяций серого и горбатого китов в океаническом масштабе. Этот анализ выявил уровни генетической изменчивости и уточнил особенности популяционной структуры обоих видов в Северной Пацифике. Выявлены связи между местами размножения в тропических водах и районами нагула в высоких широтах, в том числе и в российских водах. Показана ведущая роль самок в формировании нагульных скоплений и их устойчивости.

Исследованы социальные контакты серых китов и впервые получены данные о социальной структуре агрегаций этих усатых китов на местах нагула, описан характер их взаимодействия, впервые показана возможность возникновения устойчивых социальных агрегаций серых китов, не основанных на родственных связях.

Теоретическое и практическое значение. Всестороннее исследование генетического разнообразия нагульных скоплений по митохондриальной и ядерной ДНК и сравнение фотокаталогов горбатых и серых китов в пределах всего ареала в Северной Пацифике позволило дать количественную оценку факторам, влияющим на структуру популяций этих китообразных. Данные по составу и структуре внутривидовых группировок серого и горбатого китов на местах нагула создают необходимую основу для продолжения изучения видоспецифических особенностей использования пространства и механизмов формирования популяционной структуры усатых китов. Учитывая сложность изучения популяционной и социальной структуры китообразных, проведенные исследования позволили дополнить теоретические основы познания социальной организации млекопитающих.

Расширение пространственно-временной шкалы для изучения социальных взаимодействий усатых китов позволяет понять принципы формирования нагульных скоплений усатых китов и агрегированности особей. Показано, что усатые киты, считающиеся одиночными животными, могут образовывать устойчивые группировки, объединяющие животных на протяжении всего периода исследований (более 15 лет), как на местах нагула, так и во время миграций.

Доказано, что степень полиморфизма и распределение частот гаплотипов мтДНК в различных агрегациях серых и горбатых китов отражают стабильность материнской привязанности в течение многих поколений и, в конечном счете, – в масштабе эволюции вида.

Результаты исследования используются для мониторинга популяций и улучшения мер охраны серого и горбатого китов, особенно в местах интенсивной разработки углеводородов на шельфе дальневосточных морей.

Выявленные закономерности формирования ареала, нагульных скоплений китообразных, популяционной структуры крупных видов китов, степени привязанности различных популяций серых и горбатых китов к определенным местам нагула в дальневосточных морях России открывают новый подход к организации охраны китообразных и развитию сети морских охраняемых акваторий (МОА) на Дальнем Востоке России.

Степень обоснованности и достоверности полученных научных результатов. Научные результаты основаны на данных, полученных в результате мониторинга западной популяции серых китов в течение 17 полевых сезонов, 4 судовых рейсов по изучению китообразных в дальневосточных морях России и 5 полевых сезонов стационарных работ на Командорских островах и восточной Камчатке.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на 27 международных и 2 всероссийских конференциях и совещаниях, в том числе: VI и VII съездах Всероссийского Териологического общества (Москва, 1999, 2003 гг.); российско-американском совещании «Проблемы охраны и изучения западной популяции серого кита» (г. Сиэтл, США, 1997 г.); специальной сессии Международной китобойной комиссии (IWC), посвященной проблемам западной популяции серого кита (г. Ульсан, Корея, 2002 г.); Международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Листвянка, 2002 г.; Коктебель, 2004 г.; Санкт-Петербург, 2006 г.; Одесса, 2008 г.; Калининград, 2010 г.; Суздаль, 2012 г.); заседаниях российско-американской рабочей группы в рамках проекта 02-05/61 «Морские млекопитающие» Россия – США (Area V) (Санта Круз, Калифорния, США, 2001 г.; Сиэтл, США, 2003 г.; Санкт-Петербург, Россия, 2006 г.; Сиэтл, США, 2009 г.; Москва, Россия, 2010 г.); на международных двухгодичных конференциях по изучению морских млекопитающих: 13 конференции (о. Мауи, Гавайи, США, 1999 г.); 14 конференции (Ванкувер, Канада, 2001 г.); 15 конференции (Гринборо, США, 2003 г.); 16 конференции (Сан-Диего, США, 2005 г.); 17 конференции (Кейп Тайун, ЮАР, 2007 г.); 18 конференции (Квебек, Канада, 2009 г.); 19 конференции (Тампа, США, 2011 г.); симпозиуме, посвященном результатам работы международного проекта SPLASH по изучению горбатых китов в северной части Тихого океана (Квебек, Канада, 2009 г.); заседаниях научного комитета МКК (IWC) (Анкоридж, США, 2007 г.); научной панели по западной популяции серого кита МСОП (IUCN) (Южно-Сахалинск, Россия, 2004 г.; Сиэтл, США, 2006 г.; Женева, Швейцария, 2010 г.).

Личный вклад автора. В диссертации обобщены результаты исследований серых и горбатых китов, проведенных соискателем в Камчатском филиале Тихоокеанского института географии ДВО РАН в 1995–2012 гг. Автор является одним из инициаторов создания и руководителем проектов по изучению китообразных в российских дальневосточных морях: серого кита у северо-восточного побережья о. Сахалин, гренландского кита в районе Шантарских островов, Российского дальневосточного проекта по косатке, координатором российской части проекта по изучению горбатых китов в Северной Пацифике (SPLASH). С момента организации проектов до настоящего времени автор участвует в полевых работах по изучению китообразных. Все данные по фотоидентификации горбачей и пробы кожи для генетических исследований, полученные в российских водах и вошедшие в анализ SPLASH, собраны автором. Масштабность работ предполагает вовлечение в сбор и анализ материала по фотоидентификации и генетике серых и горбатых китов многих исследователей. Автор является соавтором 19 публикаций в ведущих англоязычных журналах, первым автором в 11 статьях, изданных в докладах Международной китобойной комиссии, и многих тезисах и докладах на международных конференциях.

Основные научные положения, выносимые на защиту:

1. В дальневосточных морях России нагуливаются серые и горбатые киты всех северотихоокеанских популяций. Локализация нагульных скоплений серых и горбатых китов определяется не только неоднородностью пространственного распределения кормовых ресурсов и видовыми особенностями питания, но и внутривидовыми факторами, такими как материнская привязанность к местам нагула.

2. Социальная структура популяций усатых китов имеет сложную видоспецифическую природу, которая обеспечивает длительное существование внутривидовых группировок и стабильность существования нагульных скоплений.

3. Выбор путей миграций, нагульных районов и формирование ареала усатых китов является результатом возникновения у самок устойчивых традиций и передачи их потомству путем научения. Длительная привязанность некоторых групп животных к местам нагула формирует определенную степень групповой изоляции и, как следствие, различия в частоте встречаемости маркеров мтДНК.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 114 научных работ, в том числе в рецензируемых журналах из списка ВАК – 18, в зарубежных изданиях – 53, тезисов – 42, книг (монографий) – 1.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Текст диссертации изложен на 248 страницах, в ней содержится 18 таблиц и 65 рисунков. Список цитируемой литературы включает 534 наименования, в том числе 83 на русском и 451 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Обосновывается постановка проблемы и выбор объектов изучения. Формулируются цель и задачи исследования.

Глава 1. МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Неинвазивные методы – основа методологии изучения китообразных в естественных условиях. В работе использовались такие неинвазивные методы, как фотоидентификация и прижизненное взятие проб кожи для генетических исследований. Развитие электроники, цифровой фотографии, совершенствование методов генетических исследований вывели цетологию на абсолютно новый уровень и, в конечном счете, обеспечили качественный скачок в изучении таких трудных для изучения видов, как китообразные.

1.2. Районы и периоды исследования. Регулярные исследования по изучению западной популяции серых китов на местах летнего нагула у северо-восточного побережья о. Сахалин были начаты в 1997 г. в устье лагуны Пиль-

тун (52°50'N, 143°20'E) и продолжают до настоящего времени. Морские исследования в прибрежном районе охватывают акваторию протяженностью около 70 км и шириной около 5 км. Во время рейсов по изучению китообразных 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. были собраны дополнительные данные о распределении серых китов, взята биопсия и сделаны фотографии. В 2010 г. предпринят рейс в Кроноцкий залив (п-ов Камчатка) для фотографирования и биопсии серых китов, встречаемых в этом районе.

Начало изучению горбатых китов в российских водах было положено в ходе рейсов, проведенных КФ ТИГ ДВО РАН в рамках международного проекта SPLASH (*Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpbacks*). В ходе рейсов была обследована акватория западной части Берингова моря от Петропавловска-Камчатского до Анадырского залива в 2004 г. и от Петропавловска-Камчатского до Уэлена (Чукотское море) в 2005 г. (рис. 1). Во время обоих рейсов обследованы Командорские острова.

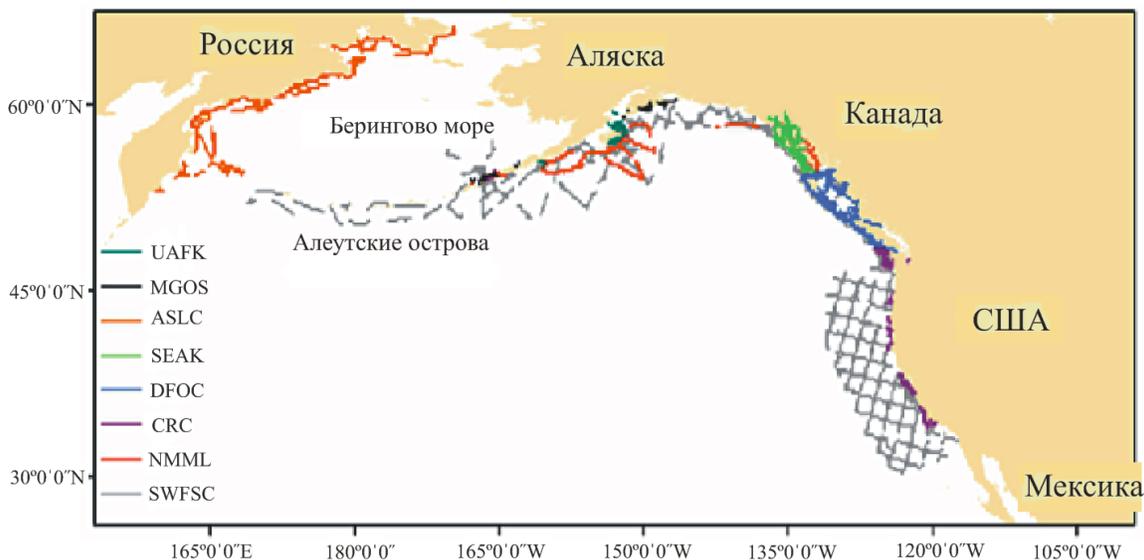


Рис. 1. Научно-исследовательские рейсы по изучению горбатых китов и других видов китообразных в рамках программы SPLASH (2004–2005 гг.). Оранжевым цветом показаны рейсы, проведенные КФ ТИГ ДВО РАН совместно с ASLC в российских территориальных водах

1.3. Материал и методика

1.3.1. Фотоидентификация серых китов и горбачей. Морские работы по фотоидентификации серых китов, нагуливающих в районе лагуны Пильтун, проводились в течение июня – сентября 1997–2012 гг. (Weller et al., 1999, 2000; Блохин и др., 2004; Burdin et al., 2002, 2009, 2010, 2011, 2012). На протяжении всего периода исследований использовалась единая методика сбора материала. За 17 полевых сезонов (1995–2012 гг.) было проведено 395 выходов в море и идентифицировано 210 серых китов, в том числе 101 детеныш. Российский ка-

талог горбатых китов в настоящее время содержит 1152 особи, большая часть идентификаций была сделана после 2008 г. на Командорских островах. Фотографии и пробы кожи горбачей собраны в рамках программы SPLASH в 2004–2005 гг. Для распознавания особей использовались естественные маркеры: особенности окраски, травмы и повреждения (Katona et al., 1979) (рис. 2, 3). Для оценки возможности и степени обмена между группировками серых китов, нагуливающих в Охотском море и восточной части Тихого океана, проводилось сравнение китов из сахалинского каталога КФ ТИГ (российско-американской исследовательской программы) с почти 1200 серыми китами из каталога Cascadia Research Collective (CRC) (Calambokidis et al., 2002, 2010) и мексиканского каталога, включающего 6546 серых китов из лагун San Ignacio – 5366 особей и Ojo de Liebre (Scammon's Lagoon) – 1180 особей (Urbán et al., 2012).

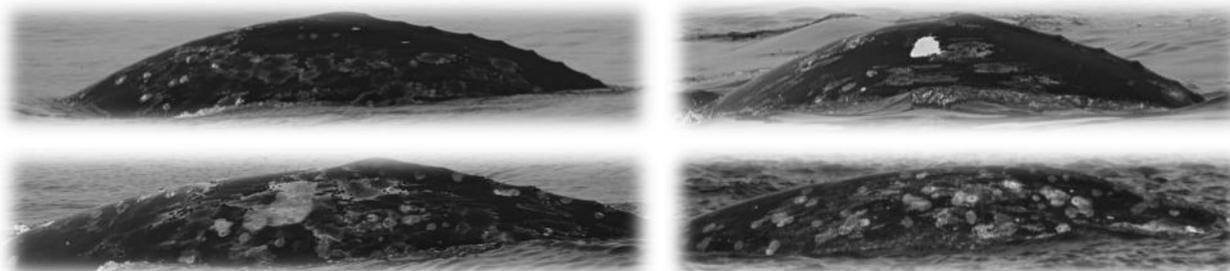


Рис. 2. Вариации окраски спины (левой стороны), используемые для идентификации серых китов



Рис. 3. Особенности повреждений и окраски вентральной стороны хвостового плавника горбачей, применяемых для идентификации особей

1.3.2. Сбор и архивирование генетических проб. Большая часть генетических проб была собрана с помощью плавающей стрелы, выпущенной из арбалета. В районе лагуны Пильтун собраны пробы кожи от 142 серых китов, что позволило также установить пол животных (83 самца и 59 самок). Пробы кожи горбатых китов в российских водах были собраны в 2004 и 2005 гг. Всего в анализ включено 2188 проб кожи горбачей, собранных в десяти местах нагула и восьми районах размножения в Северной Пацифике в 2004–2006 гг. (Calambokidis et al., 2008).

1.3.3. Статистический анализ. При статистической обработке генетических данных для расчета сети гаплотипов мтДНК, разнообразия гаплотипов и индексов региональной дифференциации (например, F_{ST}) использовались программы ARLEQUIN, AMOVA, CERVUS, GENALEX, GENEPOP или GenoDrive (Meirmans & Van Tienderen, 2004; Meirmans & Hedrick, 2011) и ряд других.

1.3.4. Для анализа ассоциированности серых китов и выявления возможных социальных связей в период нагула проведен анализ 5341 встречи серых китов в районе лагуны Пильтун у северо-восточного Сахалина в 1994, 1995, 1997–2011 гг. Встречей считалось непосредственное наблюдение особи в море, фотографирование и последующая идентификация. Протяженность одноразового лодочного учета вдоль береговой полосы составляла от 5 до 60 км, при том что практически все серые киты находились в пределах 5–5,5 км от берега. Обследуемая акватория составляла до 300 км², а возможность проведения работ определялась исключительно погодными условиями.

Глава 2. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СЕРОГО И ГОРБАТОГО КИТОВ В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ

2.1. Роль передаваемой по материнской линии привязанности к местам нагула и натальной филопатрии в формировании структуры популяций усатых китов

2.1.1. Общие замечания. Выделение популяций всегда до некоторой степени условно. Пространственный масштаб, принимаемый при изучении любой популяции, всегда связан с масштабом временным: чем более крупные (занимающие более обширную территорию) совокупности особей анализируются, тем более продолжительное время должно вестись за ними наблюдение (Гиляров, 1990). Однако появление современных методов, таких как персонификация особей с помощью фотоидентификации и генетических маркеров, генетический анализ скоплений китообразных как на местах нагула, так и в районах размножения, а в последнее время и спутникового мечения, значительно ускоряют процесс изучения популяционной структуры вида.

Для многих морских организмов характерны ежегодные миграции между местами размножения в тропических водах и районами летнего нагула в высокопродуктивных высоких широтах. Однако механизмы формирования миграционного поведения и выбор животными направления миграций и районов нагула остаются не до конца выясненными. Очевидно, что у некоторых видов мигрирующих китообразных (например, серых и горбатых китов) регулярные миграции между определенными сезонными местообитаниями возникают в результате постоянства материнских традиций, которым новорожденные животные обучаются в течение первого года жизни. В результате длительной привязанности некоторых групп животных к определенным местам возникла опреде-

ленная степень групповой изоляции и, как следствие, появились различия в частоте встречаемости маркеров мтДНК. На основе анализа повторных встреч индивидуально распознаваемых особей и частотного распределения животных с разными гаплотипами мтДНК удалось показать, что привязанность к целевым пунктам миграции передается по материнской линии. Именно это явление и называется привязанностью, контролируемой матерью (*maternally directed fidelity*).

В то время как возврат особей в определенные сезонные местообитания отражает тенденцию пожизненно сохранять верность выбранным местам, различия в частотах встречаемости гаплотипов мтДНК в скоплениях китов в разных сезонных местообитаниях показывают, что выбор объекта привязанности контролируется матерью и передается из поколения в поколение, то есть может быть значим в масштабе времени эволюции вида (Baker et al., in press).

Сбор репрезентативных проб у мигрирующих китов позволил адекватно оценить значение natalной привязанности в выборе мест размножения и роль матери в формировании выбора кормовых территорий. Многие морские животные ведут кочевой образ жизни, широко рассеиваясь и смешиваясь с особями из других natalных районов размножения (например, морские черепахи (Bowen, Karl, 2007) и лососи (Quinn, 2005)). Однако у крупных китов популяции структурируются за счет ежегодных, протяженных по расстоянию миграций как к местам нагула, так и к местам размножения.

2.1.2. Определяемый матерью выбор мест нагула у серых и горбатых китов. Наши исследования по фотоидентификации серых китов на о. Сахалин показали четкую сезонную привязанность и подтвердили ежегодный возврат одних и тех же особей в этот район. Оказалось, что репродуктивные самки используют сахалинский район нагула из года в год, они приходят сюда как в сопровождении детенышей, так и во время беременности и периода покоя, и, кроме того, большинство детенышей обоего пола, впервые пришедших сюда с матерью, обязательно рано или поздно возвращаются в этот район.

Это дает основания утверждать, что стабильность использования сахалинского нагульного района серыми китами в значительной степени – это следствие возврата репродуктивных самок и их потомства. Такая модель хорошо подтверждается результатами фотоидентификации, а анализ генетических данных делает ее еще более обоснованной.

Исследование океанского масштаба по дифференциации мтДНК горбатых китов в Северной Пацифике подтвердило большую роль матерей в выборе нагульных районов и наличие сильной тенденции к natalной филопатрии. Установлено, что по частоте встречаемости гаплотипов мтДНК районы размножения значительно различаются (рис. 4), несмотря на то что по частоте встречаемости микросателлитных аллелей различия незначительны. В этом горбатые киты схожи с южными гладкими китами и, как оказалось, с серыми китами (Patenaude et al., 2007; Lang et al., 2010; Carroll et al., 2011).

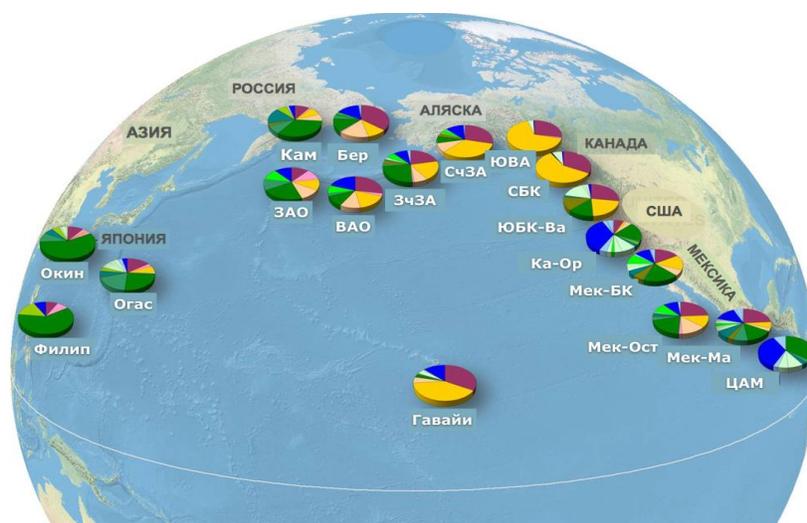


Рис. 4. Распределение частот гаплотипов мтДНК горбачей из 8 мест размножения и 10 нагульных районов в Северной Пацифике

Легенда: **Филип** – Филиппинские о-ва; **Окин** – о.Окинава; **Огас** – о.Огасавара; **Кам** – Восточная Камчатка; **Бер** – Берингово море; **ЗАО** – западные Алеутские о-ва; **ВАО** – Восточные Алеутские о-ва; **ЗчЗА** – западная часть зал. Аляска; **СчЗА** – северная часть зал. Аляска; **ЮВА** – юго-восточная Аляска; **СБК** – северная Британская Колумбия; **ЮБК-Ва** – южная Британская Колумбия – штат Вашингтон; **Ка-Ор** – Калифорния – Орегон; **Мек-БК** – Мексика Баха Калифорния; **Мек-Ост** – Мексика острова; **Мек-Ма** – Мексика материковая часть; **ЦАМ** – Центральная Америка

Значение матерей в выборе нагульных районов и натальной филопатрии у горбатых китов сохраняется, несмотря на очевидную возможность мигрировать между альтернативными районами размножения или кормовыми территориями. Хотя горбатые киты в течение жизни могут перемещаться из одних районов размножения или нагула в другие (Polmilla & Rosenbaum, 2005; Robbins et al., 2011; Stevick et al., 2011), эти перемещения могут быть временными или неуспешными для размножения.

В процессе изучения контролируемого матерью выбора районов нагула и натальной филопатрии у горбатых и, в значительной степени, у серых китов мы подтвердили, что модель миграционной привязанности у этих видов отличается от большинства представителей других систематических групп морской мегафауны. Для акул, морских черепах и анадромных рыб натальная филопатрия, или натальный хоминг, предположительно является результатом импринтинга характеристик (меток) окружающей среды или генетического кодирования навигационной карты (Pardini et al., 2001; Lohmann et al., 2008; Jorgensen et al., 2010). Однако для большинства китов тесная связь матери и детеныша в течение первого года его жизни и первая миграция являются необходимыми условиями для запоминания как районов размножения, так и оптимальных нагульных районов и усвоения материнского опыта (Baker et al., 1987).

Этот ранний опыт, передаваемый матерью, формирует основу для культурного наследования места назначения миграции, однако он может быть утрачен в результате промысла и истребления его носителей в определенном районе нагула (Clapham et al., 2008). Вполне вероятно, что оптимальные местообитания могут быть освоены вновь (Carroll et al., 2011), но для повторного освоения может потребоваться несколько поколений, каждое из которых внесет свой вклад в изменения в пространственном распределении популяций китов (Baker & Clapham, 2004; Clapham et al., 2008). Очевидно, именно такой процесс мы наблюдаем сейчас на Сахалине при восстановлении западной популяции серых китов и увеличении их численности в районе лагуны Пильтун.

2.2. Структура мигрирующих популяций усатых китов в Северной Пацифике

2.2.1. Серый кит. Современное распространение серого кита ограничено восточными и западными окраинами Северной Пацифики (Rice & Wolman, 1971), где признано существование двух популяций – восточной и западной. Большая часть животных восточной популяции кормится в водах Берингова и Чукотского морей, моря Бофорта в течение лета и начала осени, а потом мигрирует на юг в лагуны и прибрежные воды Баха Калифорния (Мексика), чтобы провести там зимние месяцы. Однако небольшое число животных – около 200 (Calambokidis et al., 2010) образуют так называемую Тихоокеанскую прибрежную нагульную группировку (PCFG) серых китов (Calambokidis et al., 2010), которая постоянно возвращается в район между северной Калифорнией и юго-восточной Аляской в течение летнего сезона (Darling, 1984; Calambokidis et al., 2002, 2010). Сравнение 142 проб кожи от сахалинских серых китов с пробами, собранными в Северо-восточной Пацифике, подтвердило выделение двух популяций как по мтДНК, так и частоте встречаемости микросателлитных аллелей (LeDuc et al., 2002; Lang et al., 2010). Различия между этими выборками по частотам встречаемости гаплотипов приведены на рис. 5. Полученные результаты в основном совпали с результатами предыдущих исследований (LeDuc

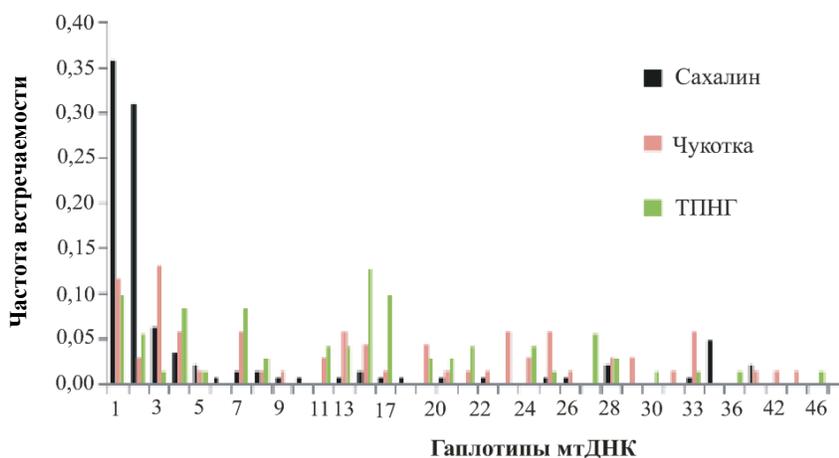


Рис. 5. Распределение частот гаплотипов мтДНК у серых китов из сахалинского нагульного скопления, чукотской, и тихоокеанской прибрежной нагульной группировки в Канаде (ТПНГ)

et al., 2002), однако были обнаружены значительные различия между серыми китами из восточной и западной частей Северной Пацифики как по митохондриальным (например, Сахалин – Чукотка: $F_{ST} = 0,082$; $p < 0,0001$; $\Phi_{ST} = 0,037$; $p < 0,001$), так и ядерным маркерам (например, Сахалин – Чукотка: $F_{ST} = 0,010$; $p = 0,001$; $F_{ST}' = 0,037$; $p = 0,001$).

Сравнительный генетический анализ серых китов из восточной части Тихого океана, использующих разные, порой удаленные районы нагула, не обнаружил достоверных различий по ядерной ДНК. Это указывает на то, что все нагульные группировки серых китов восточной Пацифики могут размножаться вместе и степень панмиксии в этой популяции высока. Однако при сравнении группировки, нагуливающейся у побережья Сахалина, и китов, нагуливающих в Северо-восточной Пацифике, были обнаружены значительные различия по ядерной ДНК (табл. 1).

Таблица 1

Генетическое разнообразие серого кита на местах нагула и путях миграций в Северной Пацифике

Регион	Район	Кол-во проб	Кол-во гаплотипов	Гаплотипическое разнообразие (h)	Нуклеотидное разнообразие (π)
Восточная Пацифика	Северо-восточная Аляска	103	32	0,95	1,41
	Чукотка	69	27	0,95	1,42
	о. Ванкувер	71	23	0,95	1,48
	Мигрирующие киты	122	34	0,96	1,62
Западная Пацифика	Юго-восточная Камчатка	10	5	0,80	1,92
	о. Сахалин	142	22	0,77	1,82

2.2.2. Горбатые киты. Популяционная структура горбатых китов Северной Пацифики является достаточно сложной, что подтверждается данными фотоидентификации горбачей в разных районах (Darling & Juras, 1983; Darling & McSweeney, 1985; Baker et al., 1986; Darling & Cerchio, 1993; Calambokidis et al., 1996; Darling et al., 1996; Urbán et al., 2000; Calambokidis et al., 2001; Acebes et al., 2007). Наши данные, собранные в ходе проекта SPLASH, показали различную степень смешивания горбачей между местами нагула и размножения (Calambokidis et al., 2008; Barlow et al., 2011). Например, у китов, приходящих для нагула в район юго-восточной Аляски, обнаружена устойчивая миграционная связь только с районами размножения на Гавайях, но часть китов с Гавайев мигрирует и в северную часть залива Аляска, и другие районы нагула. Горбачи, размножающиеся в Центральной Америке, демонстрируют сильную связь только с районами нагула в Калифорнии и Орегоне, но часть китов, нагуливающих здесь, мигрируют к прибрежной части Мексики (Calambokidis et al., 2001) и так далее.

Эти асимметричные модели взаимообмена между сезонными местообитаниями отражаются, до некоторой степени, в региональных различиях по частоте встречаемости гаплотипов мтДНК. Как и ожидалось из анализа данных по фотоидентификации, частоты гаплотипов горбачей юго-восточной Аляски значительно отличаются от встречаемых во всех районах размножения, включая Гавайи, и всех других нагульных районов, за исключением севера Британской Колумбии. Гавайи отличаются от всех других районов размножения и всех районов нагула, за исключением северной части залива Аляска и восточных Алеутских островов. Анализ проб из Центральной Америки не показал значительных отличий проб из Калифорнии и Орегона, хотя эти штаты значительно отличались от материковой части Мексики и всех других районов размножения и нагула. Как следствие, юго-восточная Аляска, похоже, является *исключительно нагульным скоплением*, и приходящие сюда киты смешиваются с другими в период размножения на Гавайях, а Центральная Америка является *исключительно размножающимся скоплением*, которое смешивается с другими на кормовых территориях Калифорнии и Орегона.

Можно сделать вывод, что у горбатых китов не существует простого разделения океанических популяций на субпопуляции, которые остаются изолированными в течение круглого года. Чтобы прояснить картину сложного смешения горбачей разного происхождения и использующих разные нагульные районы, необходим комплексный сбор и анализ данных о региональной частоте встречаемости гаплотипов, региональной численности и анализ взаимообмена особей между нагульными и репродуктивными скоплениями на основании фотоидентификации (Volker et al., 2007; Calambokidis и др., 2008).

Результаты генетического анализа хорошо согласуются с данными фотоидентификации, если предположить, что некоторые компоненты севернотихоокеанской популяции являются недостаточно представленными или отсутствуют в сборе данных SPLASH (Calambokidis и др., 2008). Это особенно очевидно для западной части Северной Пацифики, где мы обнаружили значительные различия в частоте встречаемости гаплотипов между Россией, Окинавой и Огасаварой, несмотря на доказательство сильных миграционных связей между этими регионами (Varlow et al., 2011). Это предполагает, что какой-то компонент из районов размножения в Азии не представлен в обследованных нагульных районах. Обнаружение 2 гаплотипов (каждый представлен 7 особями) только в азиатских районах размножения также подтверждает существование не представленного в исследовании нагульного района. Мы предполагаем, что им является западная часть Охотского моря.

Значительное различие между горбачами, размножающимися у острова Окинава и островов Огасавара, как по мтДНК, так и по микросателлитам, также было неожиданным, поскольку, по данным фотоидентификации, существуют доказательства взаимообмена особями между этими районами (Darling & Mori,

1993; Barlow et al., 2011). Подобно Центральной Америке и Мексике, в восточной Пацифике, в Азии, похоже, у горбатых китов сложная миграционная структура с определенной степенью как смешивания, так и изоляции различных островных группировок.

Глава 3. ЧИСЛЕННОСТЬ СЕРЫХ И ГОРБАТЫХ КИТОВ В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ

Демографическая, пространственная структура популяции и ее численность постоянно претерпевают изменения, которые имеют различную продолжительность. Поэтому для того чтобы оценить возможности восстановления подорванных промыслом северо-тихоокеанских популяций крупных китообразных и определить, каким образом рост их численности будет влиять на экосистемы, необходимы оценки численности китообразных, как современной, так и в период, предшествующий коммерческому промыслу. Прогнозирование реального роста популяций крупных китообразных в основных районах нагула позволит оценить возможный дополнительный эффект давления на экосистемы, особенно в связи с усилением антропогенной нагрузки на шельфе северных морей.

3.1. Численность нагульной группировки серых китов у северо-восточного побережья о. Сахалин

Предпромысловая численность серого кита в Тихом океане неизвестна. Уровень изменчивости ДНК серых китов по 10 локусам соответствует популяционным размерам 76000–118000 особей суммарно для восточной и западной популяции (в среднем 96000), что превышает средние современные учетные оценки популяции не менее чем в 3–5 раз (Alter et al., 2007).

Хотя обе популяции были сильно истощены коммерческим китобойным промыслом в XIX – начале XX вв., восточная популяция прошла успешное восстановление, и в 2006–2007 гг. ее численность оценивалась в 19000 особей (Laake et al., 2009). Западная популяция, предпромысловая численность которой вряд ли была значительной, составляла около 1600 особей (Yablokov and Bogoslovskaya, 1984). Основное влияние на снижение численности серых китов западной популяции оказал японский промысел (1890–1945 гг.) у берегов Кореи (Kasahara, 1950; Kato and Kasuya, 2002). Ежегодная добыча серых китов на местах размножения сильно варьировала, но в отдельные годы составляла более 400 особей (Brownell and Chun, 1977; Kato and Kasuya, 2002). Проводился промысел китов и в китайских территориальных водах (Kasahara, 1950; Mizue, 1951; Wang, 1978, 1984; Omura, 1988; Kato and Kasuya, 2002).

Таким образом, на основании анализа доступных литературных и архивных данных можно заключить, что в общей сложности было добыто около 2000 серых китов западной популяции. Такой промысловый пресс привел к тому, что к началу 1970-х гг. эта популяция считалась исчезнувшей (Bowen,

1974), но все-таки небольшой части этой популяции удалось уцелеть (Brownell and Chun, 1977; Берзин, 1982; Yablokov, Bogoslovskaya, 1984; Blokhin et al., 1985; Weller et al., 1999; 2002c). Предполагаемая численность западной популяции серых китов в середине 1990-х гг. составляла от 100 (Берзин, 1982; Блохин, 1996) до 250 особей (Владимиров, 1994), в начале 2000-х гг. она оценивалась в 100 особей (Wade et al., 2003). Такая низкая численность популяции и ее медленное восстановление, по всей видимости, являются результатом интенсивного китобойного промысла (Omura, 1984; Kato and Kasuya, 2002).

Изучение западной популяции продолжается с 1995 г., в основном в нагульном районе у северо-восточного побережья острова Сахалин (район лагуны Пильтун) (Weller et al., 1999; Bradford et al., 2008; Lang et al., 2010), а также в более южном нагульном районе (морском) и районе лагуны Чайво. В последнее время работы ведутся также у юго-восточного побережья Камчатки (Вертянкин и др., 2004; Тюрнева и др., 2010; Burdin et al., 2011).

За период работ с 1995 по 2012 гг. у северо-восточного побережья о. Сахалин было идентифицировано в общей сложности 217 серых китов, и их число продолжает увеличиваться, однако реальная численность этой группировки значительно ниже, поскольку около 12% животных были встречены здесь только один раз. Одна из последних оценок численности западной популяции, сделанная с использованием индивидуально-ориентированной структурированной по стадиям байесовской модели для 2012 г. (рис. 6), показала, что популяция продолжает увеличиваться и в 2012 г. ее численность составит 151 особь (90% CI: 132–166), включая 32 (90% CI: 18–36) размножающиеся самки (IUCN, 2012).

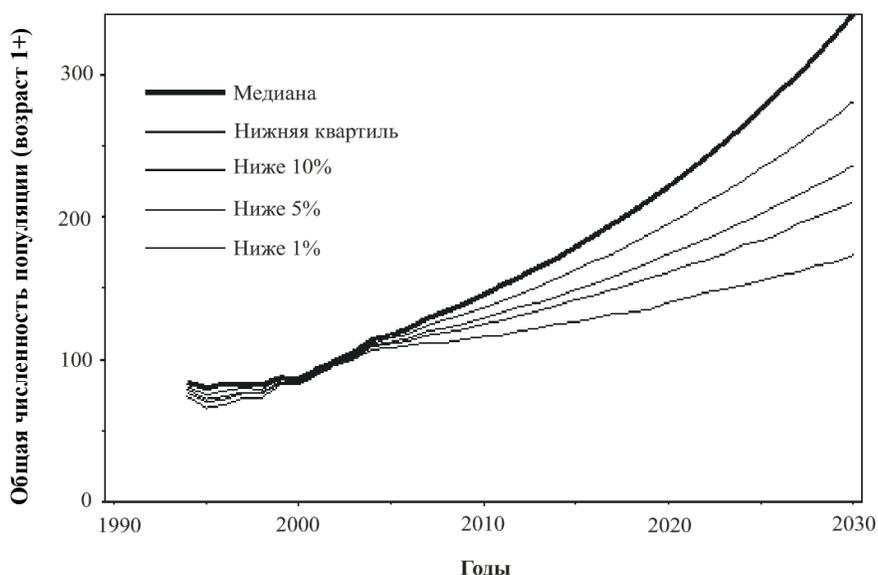


Рис. 6. Траектория изменения численности западной популяции серых китов в 1994–2030 гг. (для китов в возрасте 1+)

В этой модели для оценки численности западной популяции серых китов были использованы данные фотоидентификации, собранные в районе нагула у северо-восточного Сахалина с 1994 по 2011 гг. Средние показатели ключевых популяционных параметров (с 90% байесовским доверительным интервалом) для сахалинской группировки составили: коэффициент выживаемости взрослых китов – 0,986 (0,975–0,995); коэффициент выживаемости детенышей и животных в возрасте одного года – 0,72 (0,60–0,83); ежегодный прирост популяции в 1994–2005 гг. составил 3,0% (2,1–4,2%); соотношение полов – 43% самок (37–50).

Прогнозы этой модели более оптимистичны для популяции, чем модели, предложенной Ривсом с соавторами (Reeves et al., 2005). Изменение популяционных параметров в сторону более благоприятного прогноза произошло в связи с уменьшением интервала размножения самок, наблюдаемого в последнее время, с трехлетнего до двухлетнего.

Дальнейшие проекции популяционной модели до 2030 г. предполагают отсутствие дополнительной смертности или фактора беспокойства при размножении и предсказывают с высокой степенью достоверности (> 99%) увеличение численности популяции. Однако поскольку случайная гибель животных происходит довольно часто, например 3 кита (все самки) погибли в 2005 г. у побережья Японии во время весенней миграции, еще одна самка погибла у берегов Японии в 2007 г., то проекции модели, основанные на численности самок, включают также увеличение смертности выше уровня 2005 г. Эта модель прогнозирует высокую вероятность (~75%) снижения численности популяции и существенный риск (> 25%) ее исчезновения к 2030 г. Поэтому важно не допустить смертности, связанной с антропогенным фактором.

3.2. Численность горбатых китов в Северной Пацифике

Как и серый кит, горбачи совершают сезонные миграции из районов размножения в тропических водах на места нагула в высоких широтах (Mackintosh, 1946). Районы нагула горбатых китов в Северной Пацифике расположены в основном вдоль Тихоокеанского желоба от Калифорнии (США) до Камчатки и Чукотки (Россия), а районы размножения находятся в Мексике (материковая часть и острова), у Гавайских островов и в Западной Пацифике: в Японии и на Филиппинах (Calambokidis et al., 2001).

Численность горбачей в Северной Пацифике до 1905 г. оценивалась в 15000 особей (Rice, 1978). Коммерческий промысел этих китов в этом районе океана был запрещен в 1966 г., к этому времени численность сократилась до 1200–1400 особей (Gambell, 1976; Johnson and Wolman, 1984) и была ниже, чем где-либо в Мировом океане (Johnson and Wolman, 1984).

В районах нагула, где горбачи находятся большую часть времени, проводились учеты численности и моделирование демографических параметров нагуль-

ных скоплений горбатых китов. В 2005 г. Barlow и Forney (2007), используя метод линейных трансект, оценили численность популяции горбатых китов западного побережья США в 1145 особей. В районе южной Аляски с использованием метода mark-recapture в 1979–1983 гг. численность горбатых китов определена в 374 особи (95% CI = 327–421) (Baker et al., 1986), в 1986 г. – 547 кита (95% CI = 504–590) (Baker et al., 1992) и 961 кита (95% CI = 657–1,076) в 2000 г. (Straley et al., 2009). Zerbini et al. (2006), проводя трансектовые морские учеты у западной части полуострова Аляска и восточных Алеутских островов, оценил размер популяции горбатых китов в этом районе в 2644 особи (95% CI = 1899–3680), что позволило рассчитать темпы роста популяции – 6,6% в год (95% CI = 5,2–8,6%). В российских водах оценок численности горбачей не проводилось.

Таким образом, было показано, что после окончания китобойного промысла численность горбатых китов в Северной Пацифике значительно выросла, причем во всех районах. К сожалению, чтобы получить общую оценку численности горбачей в северной части Тихого океана, недостаточно просто объединить все региональные оценки численности этого вида.

В нашем исследовании для оценки численности горбатых китов в Северной Пацифике использовалась модель закрытой популяции Chapman-Petersen, которую применяли для оценки численности горбатых китов в Северной Атлантике (Stevick et al., 2003).

Наиболее точной оценкой численности горбачей в Северной Пацифике является скорректированная на смещение оценка данных из всех районов размножения и всех кормовых территорий. Полученная в результате нашего исследования оценка численности горбатых китов в Северной Пацифике (~21000) больше, чем любая из ранее сделанных, и превышает некоторые более ранние оценки численности в период, предшествующий китобойному промыслу. Однако, вероятно, реальный размер популяции даже больше.

В целом темпы роста популяций горбачей в Северной Пацифике довольно высоки. Предполагается, что популяции западного побережья США с 1988 по 1998 гг. увеличивались примерно на 8% в год (Calambokidis et al., 1999), темп роста гавайской популяции в 1979–1996 гг. был определен в 10% (Mizroch et al., 2004), а на местах нагула у Аляски и восточных Алеутских островов в 2001–2003 гг. составил 6% (95% CI = 5,2–8,6%) (Zerbini et al., 2006).

В российских водах численность горбачей пока не определена, но, с учетом того что здесь встречаются киты из всех северотихоокеанских популяций, она достаточно высока. По нашим оценкам, только в нагульном скоплении на Командорских островах собирается до 1500 горбатых китов.

Глава 4. СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ УСАТЫХ КИТОВ

Социальное поведение и социальная организация усатых китов – наименее исследованная область цетологии. Это неудивительно, поскольку изучение та-

ких крупных обитателей открытых океанских пространств трудно во всех отношениях: и в методическом, и в логистическом – дороговизне и сложности организации исследований.

Социальная структура включает в себя как прямые, так и опосредованные связи между особями, даже если между ними нет прямых контактов, нет коммуникации в строгом смысле слова, но есть связи, основанные на социальном поведении всех членов группы (Панов, 1983). В настоящем исследовании нас в первую очередь интересует в основном один аспект социального поведения усатых китов – механизмы формирования агрегаций животных на местах нагула.

Количество исследований социальной структуры сообществ усатых китов невелико, в основном объектом изучения становились горбатые киты, как легко идентифицируемые и образующие крупные скопления на местах нагула и размножения (Clapham, Mayo, 1987; Clapham, 1993, 1994). До сих пор большинство исследований носило описательный характер и были сосредоточены на размере и составе групп (Weinrich, 1991; Weinrich and Kuhlberg, 1991; Clapham, 1993; Sears et al., 1999; Bérubé et al., 2001), а в случае с горбатыми китами (*Megaptera novaeangliae*) – на анализе генетического родства внутри наблюдаемых групп (Valsecchi et al., 2002; Weinrich et al., 2006).

Таким образом, исследования социальной организации усатых китов затронули в основном горбачей, а информация о серых китах отсутствует. Поэтому основное внимание в нашей работе мы уделили именно серым китам.

4.1. Постоянство состава группировок серых китов на местах нагула

Это одна из важнейших популяционных характеристик, отражающая стабильность социальных связей внутри агрегаций китов и степень привязанности животных к определенным местам нагула. В районе лагуны Пильтун, уже в 1998 г., во второй сезон регулярных исследований, количество повторно идентифицированных серых китов составило 89,1%, было встречено только 5 новых взрослых китов. Начиная с 2000 г. не менее 90% серых китов, приходящих для нагула в район лагуны Пильтун, встречались здесь в предыдущие годы, в среднем около 6 новых китов ежегодно приходило в этот район. Средний процент встречи ранее идентифицированных китов за период регулярных работ с 1998 по 2012 гг. составил 94,7%. В отдельные годы с плохими погодными условиями и небольшим количеством рабочих дней (2008 г.) новых китов вообще встречено не было. В периоды максимальных усилий, при увеличении количества рабочих дней, количество идентифицированных серых китов возрастало до 96,5% в 2004 г. и 95,4% в 2005 г., но при этом в районе работ увеличения количества встреч новых китов не происходило (3 и 4 новых кита соответственно).

При общей численности кормовой агрегации серых китов у северо-восточного Сахалина в 217 животных (по каталогу КФ ТИГ ДВО РАН за 2012 г.) появление неидентифицированных ранее животных в возрасте 1+ за период с 1998 по 2012 гг. составляет в среднем 3,5 особи в год (1,6%).

4.2. Пространственно-временная шкала

При изучении поведенческих паттернов важнейшими характеристиками являются продолжительность контактов (временной фактор) и дистанция (пространственный фактор), на которой эти контакты осуществляются. Имея огромные размеры тела, киты способны перемещаться на значительные расстояния – до 200 км в течение одного дня во время миграций. Горбатые киты в период нагула способны в течение двух недель перемещаться на 1500 км, проходя более 100 км в день.

Таким образом, приступая к изучению или описанию социальной структуры усатых китов, необходимо учитывать способность животных к быстрому и дальнему мотивированному перемещению. Использование усатыми китами низкочастотных звуковых сигналов (20–200 Гц), которые являются одними из самых громких звуковых сигналов, продуцируемых животными, обеспечивает общение между особями на расстоянии десятков, а возможно, и сотен километров (Payne, McVay, 1971; Edds-Walton, 1997; Cummings et al., 1968). Такие уникальные возможности для коммуникации также меняют пространственно-временную шкалу социальных контактов.

Характер распределения животных и размеры индивидуальной дистанции, при которой скопление животных можно считать ассоциированным, различны даже у китообразных, не говоря уже о сравнении наземных животных и усатых китов. В некоторых исследованиях китообразных ассоциированными считаются животные, расстояние между которыми составляет два размера тела (Baker, 1985; Clapham, 1993; Weinrich, 1991; Weinrich and Kuhlberg, 1991, Weinrich et al., 2006), в других работах, например, по горбачам, это расстояние увеличивается до 100 м (Whitehead, 1983; Valsecchi et al., 2002).

Принимая такой критерий, мы, тем не менее, считаем, что при оценке структуры и вероятностных связей в агрегациях усатых китов необходимо применять как минимум две пространственных шкалы оценки связей. Одну – для оценки парных контактов и взаимодействия индивидуумов (например, матери и детеныша), другую – для оценки скоплений в целом и описания устойчивости социума усатых китов.

4.3. Ассоциированность серых китов на местах нагула в районе лагуны Пильтун

Длительный мониторинг нагульной группировки серых китов и возможность индивидуального распознавания животных, приходящих в район лагуны Пильтун, позволили провести анализ встреч китов в течение 17 полевых сезонов, оценить степень ассоциированности животных и возможность образовывать постоянные или временные агрегации в период летнего нагула.

Исходные данные для статистического анализа присутствия каждого из китов в районе работ представляют собой ряды дат, когда каждая особь была

встречена в исследуемой акватории. Основная цель статистического анализа встречаемости – выявить в наблюдаемой агрегации серых китов у северо-восточного Сахалина группы особей, которые на протяжении более или менее длительного времени согласованно появляются в том или ином районе, демонстрируя таким образом определенную степень ассоциированности.

Для выделения устойчивых групп китов использовались два метода статистической обработки, первый из которых не учитывает распределения исходных данных во времени, а второй, напротив, является методом обработки временных рядов. В каждом из этих методов для заданной пары особей определяется величина, характеризующая степень сходства рядов наблюдений указанных особей. Эта величина имеет тем большее значение, чем теснее рассматриваемые особи связаны друг с другом с точки зрения метода. Наличие такой характеристики позволяет использовать общие методы кластерного анализа для выявления групп особей со сходной историей наблюдений (Вэн Райзин, 1980; Айвазян, и др., 1989; Загоруйко, 1999).

Общее число серых китов, идентифицированных за анализируемый период, которые были встречены в районе лагуны Пильтун и вошли в сахалинский каталог (1994–2011 гг.), составляет 206 особей, но для того чтобы повысить валидность результатов статистического анализа, из общего числа особей выбраны только те, которые были отмечены в районе работ за весь период наблюдений не менее 30 раз. Таким образом, в анализ ассоциированности серых китов в пильтунском районе нагула включены только 65 особей (31,6%).

Критерий одновременности наблюдений. Самым простым и интуитивно понятным критерием группирования является оценка отклонения числа одновременных наблюдений (одновременного присутствия) особей, принадлежащих к данной группе, от среднего значения по популяции в целом. Учитывая ограничения метода учета, особенности пространственного распределения серых китов на местах нагула и активное перемещение китов при добывании корма, под одновременным присутствием понимается наблюдение двух особей в районе работ в течение одного дня. Расстояние, на котором эти особи находились друг от друга, не учитывалось. Чтобы оценить вероятность контактов между серыми китами, мы расширили пространственную шкалу социального взаимодействия до нескольких километров, а временную как минимум до 12 часов – это временной интервал максимально возможной продолжительности работы в море на лодке, в течение которого потенциально могли быть встречены киты и можно зафиксировать взаимодействие между особями. Такой подход означает, что в этом пространственно-временном интервале животные могли неоднократно встречаться, двигаться вместе и т. д., а учитывая особенности низкочастотной вокализации, поддерживать постоянный акустический контакт. В настоящем анализе важен сам факт присутствия конкретного животного в конкретный день в конкретном районе и нахождение в тот же день в этом же рай-

оне другого животного, что рассматривалось как потенциальная возможность этих особей к социальному взаимодействию.

В качестве меры сходства факта присутствия двух особей рассматривается индекс ассоциативности $Conj$ – число одновременных наблюдений двух особей, отнесенное к суммарному числу наблюдений этих же особей:

$$Conj(a, b) = \frac{N_{ab}}{N_a + N_b - N_{ab}},$$

где N_a , N_b , N_{ab} – число наблюдений особи a , особи b и число их одновременных наблюдений соответственно. Эта величина монотонно растет от нуля для пары особей, никогда не наблюдававшихся одновременно, до единицы для постоянно сопутствующих друг другу особей.

Можно ожидать, что наличие некоторых устойчивых групп(ы) в социуме привело бы к тому, что для членов этих групп (группы) значения $Conj$ были бы существенно больше среднего и они образовали бы заметный максимум в «хвосте» распределения в области больших значений (рис. 7, а). Однако функция распределения одновременных встреч особей более или менее монотонно убывает, а число пар, имеющих большое количество одновременных встреч, закономерно убывает без явных особенностей. Это можно интерпретировать как то, что экстремально высокие значения $Conj$ являются случайными флуктуациями и, следовательно, вряд ли свидетельствуют о наличии устойчивых групп в данной агрегации животных.

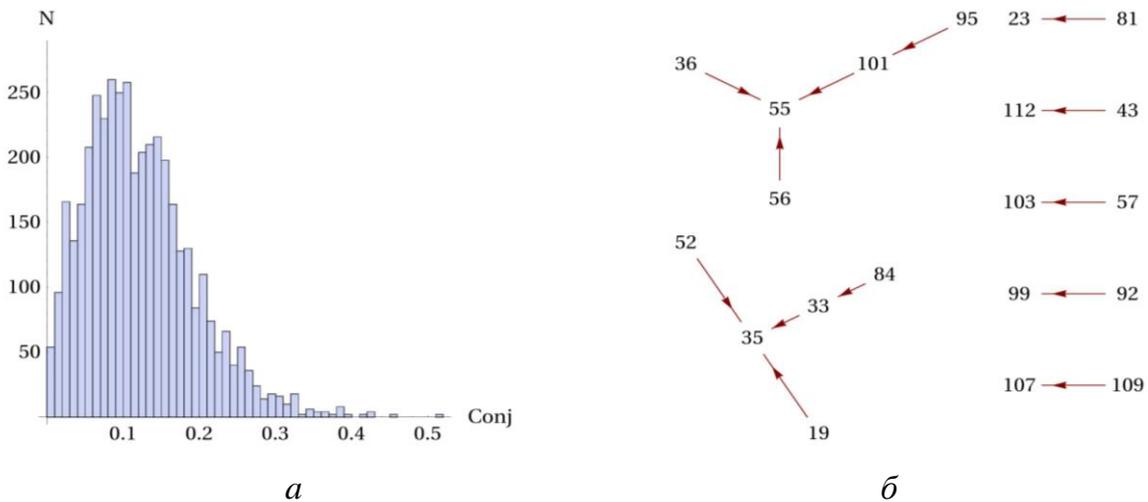


Рис. 7. Распределение числа одновременных (в течение одного дня) встреч между парами китов и результаты кластерного анализа по критерию $Conj$

Индекс ассоциативности $Conj$ был подвергнут кластерному анализу, который проводился с помощью алгоритма FOREL (Загоруйко, 1999), позволяющего выявить заранее неизвестное число областей максимального сходства для

заданной матрицы сходства. Кроме того, для каждого кластера проводилась иерархическая кластеризация с помощью алгоритма непараметрической кластеризации. Результаты кластерного анализа представлены в виде ориентированных графов (рис. 7, б). Связные графы соответствуют кластерам, а дуги в этих графах соединяют вершины, образуя деревья, которые отражают иерархию внутри кластера.

Вершине каждого дерева соответствует узел с самой большой плотностью (с ним сходно наибольшее число элементов кластера), каждое ребро соединяет ближайших соседей с максимальным сходством. Такое представление результатов кластерного анализа может позволить выявить потенциальных «лидеров» внутри групп животных, особей, представляющих своеобразные «ядра притяжения». С точки зрения методов кластеризации такие «лидеры» являются центроидами своих кластеров и представляют наиболее репрезентативные их элементы.

О наличии кластеризации и образовании «ядер притяжения» можно уверенно говорить в случае, когда среднее значение степени сходства между элементами внутри кластеров существенно больше сходства между центроидами. Отношение этих значений называется критерием Данна (Вэн Райзин, 1980). Для разбиения, показанного на рис. 7, б, критерий Данна равен 2,25, что говорит в пользу значимости полученного разбиения на группы.

Поставленная нами задача выяснения ассоциированности серых китов в местах нагула может иметь двоякое толкование: реально отражать ассоциации особей на базе личных связей возникших или возникающих в социуме, но вполне возможно, что выделение «лидеров» методом кластеризации по значению *Conj* может отражать не столько их роль в популяционной социальной иерархии или ассоциированность с другими членами социума, сколько высокую частоту появления этих «лидеров» в районе наблюдения. Иными словами, требовалось показать, что для определенных особей определенный район нагула является предпочтительным перед другими районами. В этом случае кластеризация, очевидно, в большей степени будет отражать не социальные, а скорее, пространственные или иные предпочтения (например, пищевую предпочтительность).

Если эта гипотеза верна, то должна наблюдаться прямая корреляция между величиной $\rho(a) = \sum_b Conj(a, b)$, отражающей степень «лидерства» особи *a* и числом наблюдений данной особи N_a . Как следствие, особи, входящие в выделенные нами кластеры, должны группироваться в области высоких значений N_a , причем максимальные значения как $\rho(a)$, так и N_a должны быть у центроидов кластеров. Значения $\rho(a)$ и N_a для всех особей рассматриваемой выборки показаны на рис. 8, причем синим цветом показаны элементы, входящие в кластеры, а красным – центроиды кластеров. В первую очередь, при анализе диа-

входят в число центроидов кластеров. Распределение между плотностью согласно критерию R и частотой встречаемости особи для исследуемой выборки также подтверждает «лидерство» этих китов (рис. 10). Как и в случае с критерием $Conj$, зависимость между этими величинами выражена неярко (в данном случае она не является статистически значимой), и центроиды кластеров распределены в широком диапазоне значений N . Впрочем, в этом случае налицо группировка центроидов в области высокого числа встреч. Это может быть следствием того, что для рядов наблюдений, имеющих большую частоту, больше вероятность найти ряды, коррелирующие с ними.

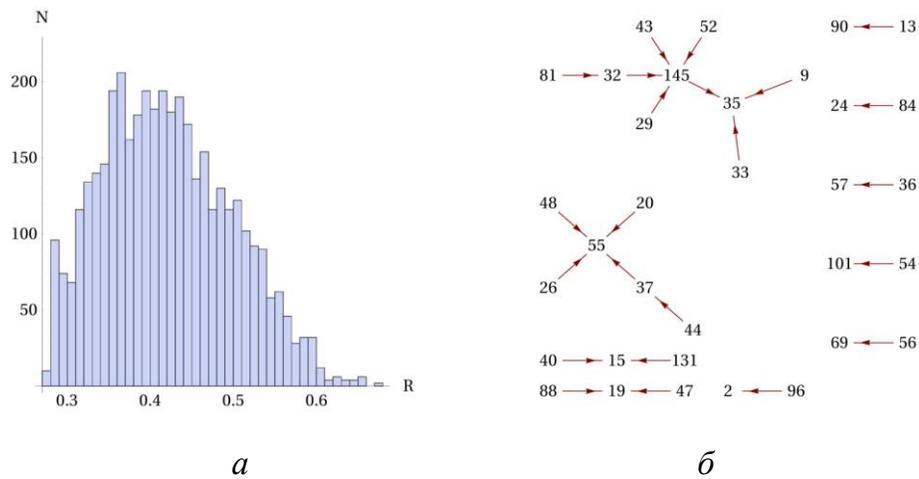


Рис. 9. Распределение значения взаимокорреляционной функции между парами китов и результаты кластерного анализа по критерию R

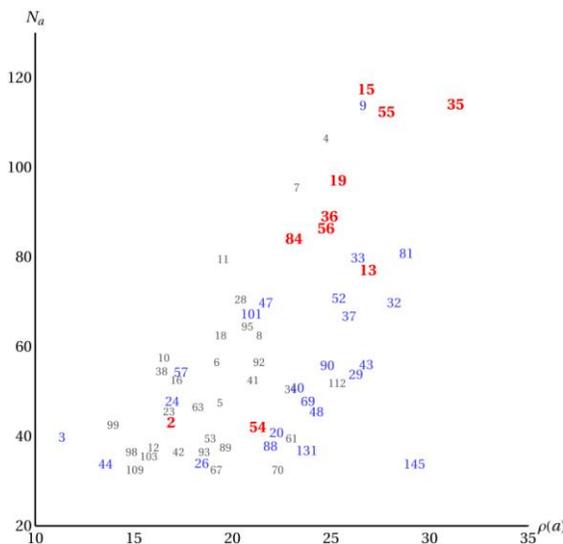


Рис. 10. Распределение плотности элементов выборки в соответствии с критерием R и числом наблюдений особи (синим цветом обозначены элементы, принадлежащие кластерам, показанным на рис. 10, красным – элементы, являющиеся центроидами этих кластеров)

Подводя итог результатам статистической обработки массива данных по встречам серых китов в районе лагуны Пильтун, можно сказать, что, основываясь только на статистике наблюдений, результаты анализа позволяют достаточно осторожно предположить наличие в этой агрегации социально интегрированных групп. По обоим рассмотренным критериям удалось провести уверенную кластеризацию элементов. Кроме того, результаты кластерного анализа согласуются в области повышенной плотности по обоим критериям, сюда входят следующие особи – 019, 033, 035, 036, 043, 052, 055, 056, 057, 081, 084 и 101. Их количество составляет чуть менее 20% от общего количества особей в исследованной выборке.

Для выяснения возможных механизмов образования подобных агрегаций серых китов были установлены родственные связи в социально интегрированных группах на основании генетического анализа.

Какие факторы определяют ассоциированность серых китов и насколько важны родственные отношения при формировании нагульных скоплений?

Важнейшим результатом статистического анализа встреч серых китов у побережья Сахалина явилось обнаружение достоверных связей и кластеризация групп китов, приходящих в район нагула. Поскольку мы придерживаемся традиционного понимания популяционной структуры, которая подразумевает разделение популяций на более мелкие единицы, определенным образом локализованные в пространстве относительно друг друга, кластерный анализ дал возможность выделить «структурные элементы» нагульной агрегации серых китов. Однако статистический анализ требует биологической интерпретации полученных данных.

Осуществить ее на «обезличенных» животных, происхождение, пол и родственные связи которых неизвестны, очень сложно, но, наблюдая персонифицированных животных и располагая информацией о естественной истории особей, можно исследовать их связи и роль в агрегациях.

Во-первых, высокая частота появления, регулярность и продолжительность нахождения серых китов в районе лагуны Пильтун говорит о важности этого района для нагула всех половозрастных групп: самок в различном физиологическом состоянии, молодняка и самцов.

Во-вторых, результат кластерного анализа на основании индекса ассоциативности *Conj* показал, что некоторые киты (019, 033, 035, 052, 084) достоверно ассоциированы на местах нагула, причем в этом кластере только 019 является самкой. Кластеризация на основании критерия корреляции временных рядов также неожиданно показала наличие интересных связей у ряда животных. Кластер, включающий китов 009, 029, 032, 033, 035, 052, 081, и 145 (см. рис. 9, б), объединяет, как и в первом случае, некоторых самцов (032, 033, 035, 052), которые достоверно были идентифицированы в восточной Пацифике (о. Ванкувер и Мексика). Таким образом, оба метода статического анализа подтверждают

устойчивые многолетние связи самцов как на местах нагула, так и в процессе зимних миграций, но не дают оснований для подтверждения тезиса об агрегациях самок.

Кроме того, было показано, что в числе лидеров – центроидов кластеров оказались самец 035 и самка 055, одни из наиболее часто встречаемых в районе нагула животных, причем каждый из них образует собственный кластер, внутри которого возникают достаточно устойчивые связи между животными. Анализ встреч этих особей за весь период наблюдений (1997–2011 гг.) показал, что в общей сложности самец 035 отмечался в районе работ в течение 120 дней (0–28 дней/год), а самка 055 в течение 99 дней (0–18 дней/год), но в течение одного дня наблюдений они встречались только 28 дней (0–8 дней/год), т. е. менее 30% времени. Причем самец, хотя и непродолжительное время, присутствовал в районе ежегодно, а самка не встречалась в пилтунском районе в 1997, 2007, 2008 и 2009 гг. Иными словами, как и показал статистический анализ, связь между этими двумя особями на местах нагула или очень слабая, или отсутствует. Однако вероятность обнаружения животных в районе исследований зависит от множества случайных факторов, в основном от состояния моря и усилий исследования, поэтому возможность пропуска животных очень велика.

4.4. Репродуктивная история отдельных серых китов

Выбор пары китов 035 и 055 неслучаен, поскольку они являются одними из ключевых особей, репродуктивная история которых известна, по крайней мере, в период наших наблюдений. Кроме того, самец 035 был встречен 2 мая 2004 г. у о. Ванкувер в Британской Колумбии (Канада), а присутствие самки в восточной Пацифике не отмечалась.

Тот факт, что киты 035 и 055 не являлись постоянно ассоциированными в районе нагула, тем не менее не повлиял на возможность их контактов, и генетический анализ показал, что именно эта пара произвела как минимум троих потомков (056, 098, 127) соответственно в 1998, 2001 и 2003 гг. (рис. 11). Кроме того, у самца 035 есть еще один потомок (107), отмеченный в районе лагуны Пилтун детенышем, но его матерью является самка 011.

Таким образом, несмотря на то что во время нагула животные редко отмечались вместе, по крайней мере, в тот его период, когда мы имели возможность вести наблюдения (конец июня – начало сентября), эта пара спаривалась в течение трех последовательных репродуктивных циклов самки (в течение 6 лет).

Важным элементом схемы репродуктивных связей сахалинской группировки является подтвержденный факт спаривания самца 035 и самки 011. Эта самка вместе со своим детенышем 151 (тоже самкой) – пока единственные идентифицированные киты из сахалинской группировки, встреченные у берегов Японии. Именно эта самка 151, рожденная в 2006 г., погибла в январе 2007 г. у восточного побережья о. Хонсю.

сти рекрутированного приплода), которые, в свою очередь, приносят потомство и постоянно возвращаются в район лагуны Пильтун. Самостоятельность этой группировки подтверждается также и ограниченным по сравнению с восточной популяцией числом встречающихся гаплотипов (LeDuc et al., 2003; Lang et al., 2010).

Несмотря на то что генетические исследования подтвердили самостоятельность обеих популяций (восточной и западной), низкий уровень различий по ядерным маркерам допускает, что некоторая степень смешивания между восточной и западной популяциями может существовать, и отцами некоторых животных могут быть самцы из восточной популяции. Таким образом, показано, что, несмотря на выделенные кластеры, агрегации серых китов в летние месяцы не являются близкородственными и имеют другую природу. Скорее всего, китов привлекает в этот район обильная кормовая база, способная поддержать большое количество животных и, конечно, эффект материнской привязанности к местам нагула.

Данные фотоидентификации и генетики подтвердили, что места зимовки сахалинской нагульной группировки могут находиться как в восточной части Тихого океана (встречи у о. Ванкувер и в мексиканских лагунах), так и в западной части, например у побережья Японии (о. Хонсю), где зимой были встречены самка 011 по кличке Бад и самка 151.

Установлено, что спаривание у серых китов, приходящих для размножения в мексиканские воды, происходит преимущественно на путях миграций (Rice and Wolman, 1971), поскольку самки находятся в состоянии эструса в течение 2–3 недель, обычно в конце ноября – начале декабря. Кроме того, у самцов поздней осенью и ранней зимой отмечен усиленный сперматогенез (Rice and Wolman, 1971).

Обнаруженные разнонаправленные миграции серых китов при подтвержденных родственных связях дают основание считать, что спаривание сахалинской группировки происходит в позднеосенний период у побережья Сахалина или на начальных стадиях миграции. Этот сценарий хорошо объясняет проблему репродуктивной изоляции данной группировки и сохранения генетического своеобразия западной популяции серых китов.

Глава 5. СПЕЦИФИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВА СЕРЫМ И ГОРБАТЫМ КИТАМИ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ

5.1. Общие замечания

Одна из основных задач, поставленных в настоящей работе, – показать различия в популяционной организации и использовании пространства серыми и горбатыми китами, поскольку пространственные отношения животных составляют фундамент популяционной структуры видов. Оба вида имеют харак-

терные для большинства усатых китов особенности: перекрывающиеся места нагула, ежегодные миграции, рождение детенышей в тропических водах, но имеют и заметные различия. Эти различия заключаются не только в разных кормодобывающих стратегиях (серый кит – бентофаг, горбач питается рыбой и планктоном), но и в принципиальном характере использования пространства и пространственной структуре видов.

Используя индивидуальное распознавание и спутниковый трекинг китов, изучив генетический состав скоплений, удалось установить точные сроки начала миграции у отдельных китов, направление, скорость перемещения и конечный пункт миграции. Это позволило по-новому взглянуть на механизмы формирования ареала и использования пространства у китообразных. Персонафикация, например, серых китов из сахалинского нагульного района позволила установить частоту появления и продолжительность нахождения китов в районе, репродуктивные характеристики самок, перемещение в пределах нагульного ареала и, в отдельных случаях, места размножения (Weller et al., 1999, 2003, 2011; Burdin et al., 2008, 2009, 2010, 2011, 2012; Urban et al., 2012).

В связи с различными толкованиями некоторых понятий при описании использования пространства усатыми китами даны определения используемых в нашей работе терминов:

- *видовой ареал* – вся область обитания, в пределах которой данный вид встречается;
- *районы размножения* – районы, где происходит рождение детенышей и спаривание;
- *места размножения* – локальные участки, где наблюдается наибольшая концентрация размножающихся животных;
- *транзитные районы* – районы, где вид встречается только во время весенних или осенних миграций или при кратковременных кормовых миграциях в нагульный период;
- *нагульный ареал* – область летнего распространения китообразных, в пределах которой существует вероятность встреч китов данного вида;
- *места нагула* – постоянные локализованные районы усиленного питания китообразных, находящиеся в пределах нагульного ареала.

5.2. Использование пространства мигрирующими видами усатых китов

Распределение животных в пределах ареала, характер использования пространства горбатыми и серыми китами имеет свои особенности. Представленные схемы (рис. 12 и 13) иллюстрируют только некоторые возможные сценарии использования пространства мигрирующими видами усатых китов, но хорошо демонстрируют сложную пространственную структуру видов и видовые различия в использовании пространства.

Несмотря на то что на схеме показаны гипотетические популяции, она отражает вполне реальную популяционную структуру серых и горбатых китов. Общеизвестно, что усатые киты совершают миграции между местами размножения и нагула, но только сейчас стало возможным установить, из каких репродуктивных районов в какие мигрируют киты.

На рис. 12 показана модель, типичная для горбатых китов. Ее принципиальное отличие от модели, изображенной на рис. 13, заключается в использовании мест нагула. Киты из различных группировок могут смешиваться на местах нагула. Более того, часть животных способна мигрировать на ненатальные места размножения. (Calambokidis et al., 2003). Наши исследования подтвердили это положение. Принципиальное отличие серых китов заключается в использовании популяциями разных мест нагула, но один из сценариев допускает использование совместных мест размножения (деторождения). Эта модель впервые описана в наших работах (Weller et al., 2011; Lang et al., 2011; Urban et al., 2012).

5.3. Ареал западной популяции серых китов в Северной Пацифике

В настоящей работе объектом изучения является западная популяция серых китов, как наиболее угрожаемая. Восточная популяция демонстрирует стабильную численность и опасений не вызывает.

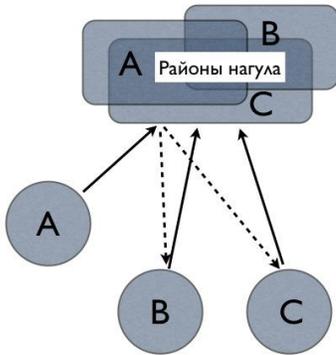


Рис. 12. Миграции трех гипотетических популяций китов (A, B, C) между отдельными районами размножения и смешанными местами нагула. Обратная миграция, на ненатальные места размножения, показана пунктиром (Hoelzel, 1998; с изменениями)

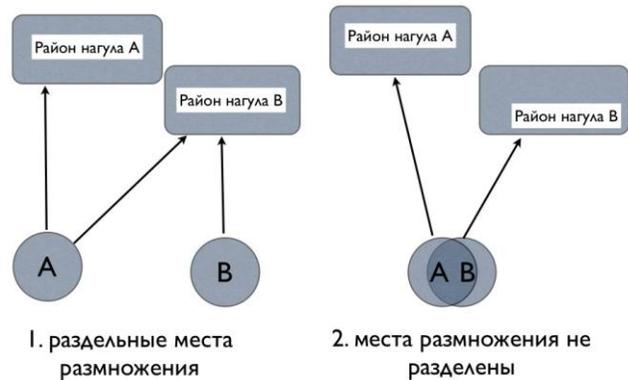


Рис. 13. Миграции двух гипотетических популяций китов. Сценарий 1: одна из двух популяций (A) может использовать два района нагула, вторая (B) – только один. Сценарий 2: обе популяции (A и B) используют общее место размножения, но различные районы нагула

Как современный, так и исторический ареал серых китов в Северной Пацифике в период нагула хорошо изучен (Томилин, 1957; The Gray Whale, 1984; Берзин, Блохин, 1986; Маминов, Блохин, 2004), но имеется недостаток информации о маршрутах миграций и местах зимовки у побережья Азии.

Нагульный ареал *восточной популяции* серых китов в российских морях охватывает в основном прибрежные воды Чукотки, частично – Корякского побережья, примерно до 60° с. ш., и в этой работе не рассматривается.

Внутри видового ареала серого кита в западной Пацифике мы выделяем три основных района: размножения, транзитный и нагульный.

Исторический *район размножения* западной популяции находился южнее 35° с. ш., в прибрежных районах юга Корейского полуострова, и в заливах южной части Японского архипелага. Современные места размножения этой популяции неизвестны, но, возможно, находятся южнее, у побережья Китая. *Транзитный* район, где серые киты не образуют нагульных скоплений и находятся относительно непродолжительное время на путях миграций, занимает практически все Японское море, южную часть Охотского моря, восточное побережье Камчатки и Командорские острова. С середины 1990-х гг. серые киты регулярно отмечаются у восточного побережья Камчатки (б. Вестник, б. Ольга в Кроноцком заливе, Авачинский залив), но их присутствие является кратковременным, численность животных здесь невелика. Поэтому мы также ограничили распространение западной популяции в транзитном районе 60° с. ш. *Нагульный ареал* сахалинской группировки серых китов западной популяции охватывает преимущественно Охотское море, но основным местом нагула является северо-западное побережье о. Сахалин. Именно здесь наблюдаются стабильные кормовые агрегации серых китов, преимущественно самок и новорожденных. По мере роста численности популяции киты стали чаще встречаться у берегов западной и восточной Камчатки, в заливах в районе Шантарских островов, у магаданского побережья, Командорских островов.

Продолжительность нахождения серых китов в каждом из описываемых районов (размножения, транзитных и нагула) различается. Наиболее длительный – период нагула, которые киты проводят между 51 и 60° с. ш., продолжается с конца апреля до декабря. Есть все основания считать, что в зимние и весенние месяцы часть серых китов западной популяции находится южнее 38° с. ш., в водах Японии и Китая. В транзитных районах серые киты находятся непродолжительное время. В этих районах преимущественно происходили встречи одиночных китов или пар. В феврале и марте встреч серых китов в транзитных и нагульных районах не отмечено. Кроме того, с августа по октябрь серых китов в районах размножения и в транзитных районах также не наблюдалось. Подобное распределение отражает миграционные перемещения серых китов вдоль побережья Азии с мест размножения (зимовки) в апреле – мае на места нагула в высокие широты и обратную миграцию, начинающуюся в ноябре.

5.4. Ареал горбатых китов в Северо-западной Пацифике

Изучение горбача на местах нагула в российских водах в рамках настоящего исследования проводилось только в западной части Берингова моря. Совре-

менный ареал горбатого кита в северной части Тихого океана вне дальневосточных морей России хорошо изучен (Calambokidis et al., 2008). Однако целостной картины в распределении этих китов в российских дальневосточных морях до настоящего времени не существует. Горбатые киты обитают во всех океанах и так же, как серые киты, совершают сезонные миграции с нагульных территорий в высоких широтах в районы размножения в тропических водах (Mackintosh, 1946). В Северной Пацифике горбатые киты кормятся в основном вдоль Тихоокеанского желоба, от Калифорнии до Камчатки и Чукотки (Calambokidis et al., 2001).

Как и у большинства усатых китов, размножение горбачей проходит в тропических водах, в основном у океанических островов: Гавайских (США), Огасавара (Бонин) и Окинава в Японии, у островов Филиппинского архипелага, а также у материкового побережья и островов Мексики и Центральной Америки (Calambokidis et al., 2008).

В дальневосточных морях России горбатые киты распространены неравномерно. Как и у серых китов, у побережья России мы выделяем нагульные и транзитные районы. В период низкой численности горбатые киты отсутствовали в Охотском море (Берзин, Владимиров, 1989), на Командорских островах и у побережья Камчатки. Наши исследования показали, что в настоящее время нагульными районами являются Командорские острова (вместе с западными островами Алеутской гряды), район Карагинского и Олюторского заливов, Анадырский залив, вероятно северная часть Берингова моря и Чукотское море. Еще одним районом нагула может быть восточная часть Охотского моря, который, возможно, является новым районом нагула азиатской популяции.

Использование нагульных районов горбачами имеет сезонный характер, возможно перемещение китов между ними, которое зависит от многих факторов. Например, в районе Командорских островов горбачи появляются в большом количестве в конце июня (наши данные), а максимальная численность этих китов у побережья Чукотки отмечается в сентябре – октябре (Мельников, 2012). К *транзитным* районам ареала горбатых китов в российских морях, очевидно, относятся юго-восточное побережье Камчатки и Корякское побережье.

5.5. Миграции серых и горбатых китов в Северной Пацифике и места нагула в дальневосточных морях России

5.5.1. Перемещения серых китов между западной и восточной частями Северной Пацифики. Несмотря на то что в последнее десятилетие поступает все больше информации, касающейся летних районов нагула серых китов у азиатского побережья, о современных маршрутах миграций и районах зимовки этих животных известно мало. Исторические данные позволяют предположить, что прибрежные воды восточной Камчатки, Корейский полуостров и Япония явля-

лись частью маршрута миграций серых китов и что районы в Южно-Китайском море могли использоваться ими как районы зимовки (Weller et al., 2002).

Миграции восточной популяции серых китов достаточно хорошо изучены. Размножаясь в мелководных лагунах у побережья Мексики, они мигрируют вдоль побережья Северной Америки в северную часть Берингова, Чукотского морей и море Бофорта, а после нагула возвращаются обратно. Относительно миграций западной популяции предлагались несколько сценариев, но все они сводились к перемещению китов в меридиональном направлении только у побережья Азии.

В результате сравнения трех каталогов (КФ ТИГ ДВО РАН, Cascadia Research Collective и мексиканского) было обнаружено много серых китов, встреченных в каждом из районов.

Так, в Британской Колумбии (Канада) выявлены киты, нагуливающиеся у Сахалина (табл. 2). Важно отметить, все шесть китов были встречены только в течение двух дней у о. Ванкувер. 2 мая 2004 г. киты находились в единой группе, а 25 апреля 2008 г. – в двух отдельных группах, но в непосредственной близости. Все встречи сахалинских серых китов имели место у западного побережья южной части острова Ванкувер, Британской Колумбии, Канады (около залива Беркли).

Три из шести китов впервые отмечались, будучи детенышами (с матерями), в сахалинском нагульном районе в 1997 г. (032), 2003 г. (119) и 2004 г. (135). Все шесть китов встречались у берегов Сахалина до их встреч в восточной Пацифике и пять (83%) – у берегов Сахалина. Позднее кит 032 (Флекс) наблюдался у Сахалина в 2007 г. в течение июля, августа и сентября, а у южного побережья острова Ванкувер – 25 апреля 2008 г. и затем снова у Сахалина 19 июля 2008 г. Перемещения Флекса произошли до того, как проследили его перемещение с помощью спутниковой метки в октябре 2010 г. с Сахалина к западному побережью США в феврале 2011 г. Таким образом, кит совершал путешествие между побережьями более одного раза.

Таблица 2

**Встречи серых китов в местах нагула у о. Сахалин (Россия)
и на путях миграций у о. Ванкувер (Канада)**

Номер кита	Пол	Годы встреч у о. Сахалин	Дата встреч у о. Ванкувер
002	♂	94-95, 97, 99-01, 04-09	02.05.2004
032	♂	97-98, 01-05, 07-10	25.04.2008
035	♂	95, 97, 98-07, 09-10	02.05.2004
078	н. д.	97, 99, 02-04, 06-10	02.05.2004
119	♀	03, 10	25.04.2008
135	♀	04	25.04.2008

Продолжая изучение возможности и масштабов миграций серых китов из западной Пацифики в восточную, сравнили каталоги КФ ТИГ ДВО РАН, ИБМ ДВО РАН с мексиканскими каталогами. Всего обнаружен 21 кит (семь самцов, семь самок и семь животных, пол которых не определен), встреченных в обоих районах (Urban et al., 2012, 2013). Четыре самки, встреченные с детенышами зимой в мексиканских водах, летом появились на Сахалине. Три из них были уже без детенышей. Возможно, что разделение пар мать – детеныш произошло раньше или новорожденные погибли на путях миграций.

Информация, полученная при сравнении каталогов, имеет значение для понимания структуры популяций и смешивания серых китов в Тихом океане (Lang et al., 2011). Встречи большого числа китов в обоих районах требуют дальнейшей интерпретации, учитывая, что каталог восточной популяции содержит лишь небольшую часть из приблизительно 19000 серых китов (Laake et al., 2009). Вполне вероятно, что обмен особями между востоком и западом происходит более интенсивно, чем было выявлено в ходе наших работ. То, что все встречи произошли в течение только двух дней, подтверждает, что большинство китов находились в одних и тех же группах и в локализованных районах и что киты из сахалинского нагульного района остаются до определенной степени связанными между собой, даже когда они находятся у побережья Северной Америки.

5.5.2. Миграции горбатых китов между районами размножения и нагула. Популяционная структура горбатых китов в северной части Тихого океана оказалась достаточно сложной. В течение весны, лета и осени горбатые киты концентрируются в районах нагула в Северной Пацифике, от центральной Калифорнии на востоке до полуострова Камчатка на западе. Здесь происходит смешивание особей из различных репродуктивных агрегаций. В течение зимних месяцев горбатые киты мигрируют для спаривания и рождения детенышей в тропические воды восточной, центральной и западной частей Северной Пацифики. Хотя коммерческий китобойный промысел серьезно подорвал численность горбатых китов и, возможно, изменил их исторический ареал, в настоящее время зимние концентрации обнаруживаются, главным образом, в пяти географически изолированных регионах: тихоокеанское побережье Мексики (Islas Revellodgedado), Гавайские острова, острова Огасавара (Бонин) на юго-востоке Японии и острова Рюкю (о. Окинава) на юго-западе Японии. Недавно небольшие зимующие скопления горбачей были обнаружены вдоль восточного побережья Центральной Америки (Steiger & Calambokidis 1991) и на западных Филиппинских островах (Acebes et al., 2007).

Встречи одних и тех же горбатых китов в районах нагула и размножения в значительной степени подтвердили модели миграций, предложенные ранее (Calambokidis et al., 2001). Однако в предыдущих исследованиях не было обна-

ружено связи между местами размножения у островов в западной Пацифике (Япония и Филиппины) и какими-либо районами нагула (Calambokidis et al., 2001). Наше исследование впервые показало, что киты, размножающиеся в западной Пацифике, мигрируют, главным образом, на Камчатку и, в меньшей степени, – к Алеутским островам и в Берингово море (Бурдин, Ямагучи, 2004; Calambokidis et al., 2008, Barlow et al., 2011) (рис. 14).

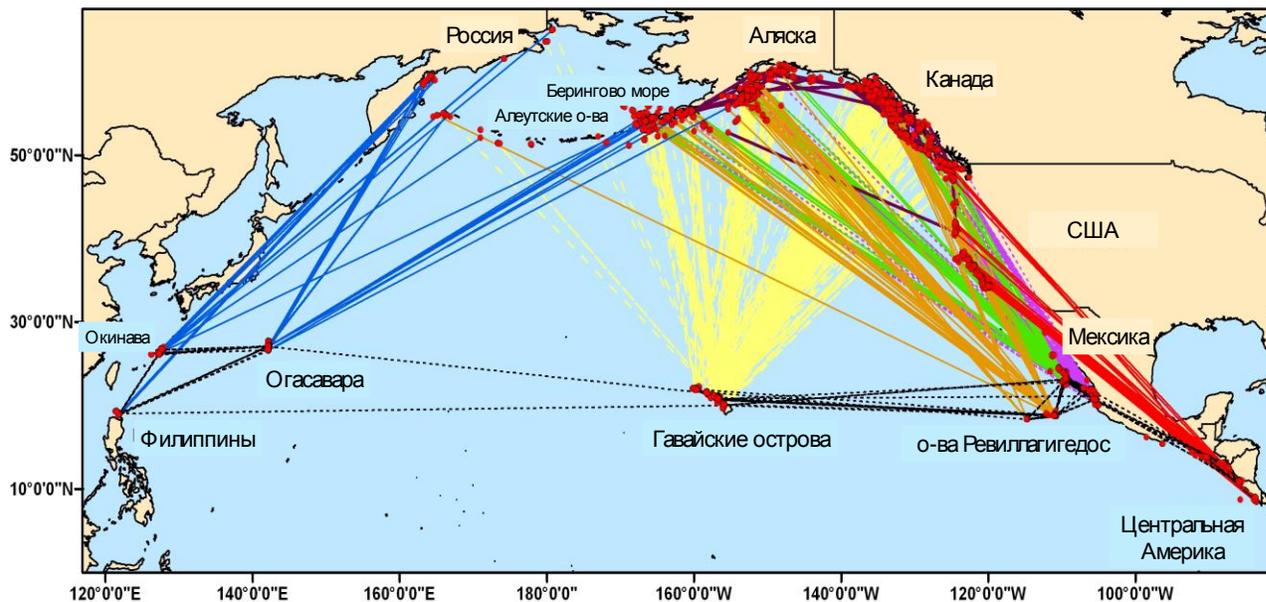


Рис. 14. Схема перемещений горбатых китов между районами зимовки и летнего нагула в Северной Пацифике по данным фотоидентификации (каждая линия показывает перемещение одной особи)

Наблюдения за перемещением отдельных особей по данным фотоидентификации и распределение гаплотипов мтДНК подтвердили наличие у горбачей привязанности к определенным местам нагула (maternal fidelity). Наиболее ярко это проявляется в водах Калифорнии и Аляски, но доказать существование натальной филопатрии, привязанности к районам размножения оказалось труднее. Известные перемещения горбачей на большие расстояния между районами размножения, например от Японии до Гавайев (Darling & Serchino, 1993), и несовпадающее распределение изменчивости митохондриальной и ядерной ДНК (Palumbi & Baker, 1994) заставляли осторожно подходить к описанию феномена натальной привязанности у этого вида китов. В ходе нашего исследования при сравнении огромного массива фотографий горбачей, сделанных в разных районах нагула и размножения, получены подтверждения перемещения китов между местами размножения как внутри каждого из районов, например между Окинавой, Огасаварой и Филиппинами, так и между Мексикой и Гавайями, Мексикой и Центральной Америкой.

ВЫВОДЫ

1. Численность всех популяций серого и горбатого китов в северной части Тихого океана растет, но восстановление западной популяции серого кита происходит медленнее, чем восточной и всех популяций горбатого кита. Это объясняется низкой численностью популяции к моменту начала процесса восстановления и тем, что рост западной популяции серого кита происходит только за счет внутренних резервов, без притока мигрантов из восточной популяции.

2. Западная популяция серых китов, приходящая для нагула в район лагуны Пилтун, представляет собой интегрированную продолжительное время закрытую агрегацию, основанную на родственных связях, в которой большинство китов являются в той или иной степени генетическими родственниками.

3. Несмотря на миграцию части серых китов из сахалинской нагульной агрегации на зимовку в восточную часть Тихого океана, результаты работ по фототификации у северо-восточного Сахалина и сравнение каталогов из мест нагула и размножения документально подтвердили ежегодный возврат животных в район нагула и выраженное, определяющее влияние матери в формировании привязанности к местам нагула.

4. В отличие от горбатых китов из различных репродуктивных группировок, которые смешиваются на местах летнего нагула, серые киты западной популяции устойчиво предпочитают отдельные от восточной популяции районы нагула.

5. Увеличение пространственно-временной шкалы для изучения ассоциированности серых китов на местах нагула создало новый подход к познанию социальности усатых китов. Удалось показать, что образование и устойчивость нагульных скоплений во многом определяется наличием существующих продолжительное время агрегаций животных, основанных на социальных связях.

6. Данные об ассоциированности серых китов на местах нагула и установленные родственные связи в сахалинской группировке показали, что размножение серых китов западной популяции происходит в позднеосенний период у побережья Сахалина, или на начальных этапах миграции. Это хорошо объясняет проблему репродуктивной изоляции и сохранения генетического своеобразия западной популяции серых китов.

7. У горбатых китов не существует простого разделения океанической популяции на субпопуляции, которые остаются изолированными в течение круглого года. Однако у них выявлены различия по частоте встречаемости гаплотипов мтДНК в разных районах нагула. Эти различия сохраняются длительное время, так как мать передает потомству свою привязанность к местам нагула.

8. Несмотря на доказательства взаимообмена особями между местами размножения горбачей у острова Окинава и островов Огасавара, между этими районами, а также местами нагула в России обнаружены значительные различия как по мтДНК, так и по микросателлитам. Это позволяет предположить, что ка-

кая-то часть горбачей из районов размножения у побережья Азии нагуливается в неизвестных районах, предположительно в Охотском море.

9. Изучение состава нагульных скоплений серых и горбатых китов путем сравнения фотокаталогов и анализа генетических проб показало, что основными механизмами формирования нагульных скоплений и пространственной структуры популяций этих видов в целом является контролируемая матерью выработка привязанности к местам нагула и ассоциированность животных основанная на родственных связях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарен судьбе, что она свела меня с Альфредом Антоновичем Берзиным, одним из лучших знатоков китообразных. Большое спасибо Сергею Алексеевичу Блохину – ведущему специалисту по серому киту за его теплое отношение и множество полезных советов. Огромная благодарность моим американским коллегам, с которыми мы осуществляли проект по изучению западной популяции серых китов: Роберту Л. Броунеллу мл., Дэвиду Уэллеру, Аманде Брэдфорд, которые делили с нами все тяготы полевой жизни на о. Сахалин, а Эйми Лэнг – за выполнение генетической части работы по серому киту. Я благодарен Джону Каламбокидису, организатору международного проекта по изучению горбатых китов – SPLASH, охватившего всю Северную Пацифику, и всем участникам этого проекта из США, Канады, Японии, Мексики, с Филиппин, с которыми мне посчастливилось работать. Особую благодарность выражаю О. А. Филатовой, И. Д. Федутину, Е. М. Лазаревой, А. Е. Волкову, М. И. Гончаровой, И. Н. Шевченко и всем студентам и аспирантам российских университетов, самоотверженно участвовавшим в полевых работ на о. Беринга и о. Карагинском в 2008–2012 гг., а также принимавшим участие в рейсах по изучению китообразных в дальневосточных морях России. Спасибо М. М. Сидоренко и многочисленным студентам, работавшим в суровых условия северо-восточного Сахалина в 1997–2012 гг. Спасибо всем коллегам, участвовавшим в обсуждении полученных результатов и стимулировавшим подготовку этой работы.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, определенных ВАК Минобразования и науки РФ

1. Burdin A.M. Humpback whale diet on the shelf and oceanic feeding grounds in the western North Pacific inferred from the stable isotope analysis / Filatova O.A., Witteveen B.H., Goncharov A.A., Tiunov A.V., Goncharova M.I., Burdin A.M., Hoyt E. // *Marine Mammal Science*. – 2012. – Article first published online: 1 November 2012 DOI:10.1111/j.1748-7692.2012.00617.

2. Burdin A.M. Movements of gray whales between the western and eastern North Pacific / Weller D. W., Klimek A., Bradford A. L., Calambokidis J., Lang, A.R., Gisborne B., Burdin A.M., Szaniszlo W. and Brownell R.L. Jr. // *Endangered Species Research*. – 2012. – No 18. – P. 193–199.

3. Burdin A. M. Leaner leviathans: body condition variation in a critically endangered whale population / Bradford A.L., Weller D.W., Punt A.E., Ivashchenko Y.V., Burdin A.M., VanBlaricom G. R., Brownell, R.L. Jr. // *Journal of Mammology*. – 2012. – V. 93. – No 1. – P. 251–266.

4. Burdin A.M. Humpback whale abundance in the North Pacific estimated by photographic capture-recapture with bias correction from simulation studies / Barlow J., Calambokidis J., Baker C.S., Burdin A.M., Clapham P.J., Ford J.K.B., Gabriele C.M., LeDuc R., Mattila D.K., Quinn II T.J., Rojas-Bracho L., Straley J. M., Taylor B.L., Urbán R.J., Wade P., Weller D., Witteveen B.H., Yamaguchi M. // *Marine Mammal Science*. – 2011. – No 27 (4). – P. 793–818.

5. Burdin A.M. Using barnacle and pigmentation characteristics to identify gray whale calves on their feeding grounds / Bradford A.L., Weller D.W., Burdin A.M., Brownell R.L. Jr. // *Marine Mammal Science*. – 2011. – 27(3). – P. 644–651.

6. Burdin A.M. Anthropogenic scarring of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) / Bradford A.L., Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Burdin A.M., Brownell R.L., Jr. // *Marine Mammal Science*. – 2009. – V. 25 (1). – P. 161–175.

7. Burdin A.M. Photographic match of a western gray whale between Sakhalin Island, Russia, and Honshu, Japan: First link between feeding ground and migratory corridor / Weller, D.W., Bradford, A.L., Kato, H., Bando, T., Ohtani, S., Burdin, A.M. and Brownell, R.L., Jr. // *Journal of Cetacean Research and Management*. – 2008. – No 10 (1). – P. 89–91.

8. Burdin A.M. Population abundance and growth rate of western gray whales *Eschrichtius robustus* / Bradford A.L., Weller D.W., Wade P.R., Burdin A.M., Brownell R.L., Jr. // *Endangered Species Research*. – 2008. – Vol. 6. – P. 1–14.

9. Burdin A. M. Killer whales and marine mammal trends in the North Pacific – a reexamination of evidence for sequential megafauna collaps and the prey-switching hypothesis / Wade P.R., Burkanov V.N., Dahlheim M.E., Friday N.A., Fritz L.W., Loughlin T.R., Mizroch S.A., Muto M.M., Rice D.W., Barrett-Lennard L.G., Black N.A., Burdin A.M., Calambokidis J., Cerchio S., Ford J.K., B. Jacobsen J.K., Matkin C.O., Matkin D.R., Mehta A.V., Small R.J., Straley J.M., McCluskey S.M., VanBlaricom G.R., Clapham P. J. // *Marine Mammal Science*. – 2007. – V. 23(4). – P. 766–802.

10. Burdin A.M. Survival estimates of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) incorporating individual heterogeneity and temporary emigration / Bradford A.L., Wade P.R., Weller D.W., Burdin A.M., Ivashchenko Y.V., Tsidulko G.A, VanBlaricom G.R. and Brownell R.L., Jr. // *Mar. Eco. Prog. Series*. – 2006. – No 315. – P. 293–207.

11. Burdin A. M. Survival estimates of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) incorporating individual heterogeneity and temporary emigration / Bradford A.L., Wade P.R., Weller D.W.,

Burdin A.M., Ivashchenko Y.V., Tsidulko G.A., VanBlaricom G.R. and Brownell R.L., Jr. // *Mar. Eco. Prog. Series.* – 2006. – No 315. – P. 293–207.

12. Burdin A.M. Genetic analyses (mtDNA and microsatellites) of Okhotsk and Bering/Chukchi / Beaufort Seas populations of bowhead whales / LeDuc R.G., Dizon A.E., Burdin A.M., Blokhin S.A., George J.C., Brownell R.L., Jr. // *Journal of Cetacean Research and Management.* – 2005. – V. 7. – No 2. – P. 107–11.

13. Burdin A.M. Genetic differences between western and eastern gray whales (*Eschrichtius robustus*) / LeDuc R.G., Weller D.W., Hyde J., Burdin A.M., Rosel P.E., Brownell R.L. Jr., Würsig B. and Dizon A.E. // *Journal of Cetacean Research & Management.* – 2002. – No 1. – P. 1–5.

14. Burdin A.M. The western gray whale: a review of past exploitation, current status and potential threats / Weller D.W., Burdin A.M., Würsig B., Taylor B.L. and Brownell R.L., Jr. // *Journal of Cetacean Research and Management.* – 2002. – No 4(1). – P. 7–12.

15. Burdin A. M. A note on the spatial distribution of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) off Sakhalin Island, Russia in 1998 / Weller D.W., Reeve S.H., Burdin A.M., Würsig B. and Brownell R.L., Jr. // *Journal of Cetacean Research and Management.* – 2002. – No 4(1). – P. 13–17.

16. Бурдин А.М. Распределение, численность и некоторые черты поведения серого кита *Eschrichtius robustus* корейского стада у северо-восточного побережья Сахалина / Блохин С.А., Бурдин А.М. // *Биология моря.* – 2001. – Т. 27. – № 1. – С. 15–20.

17. Burdin A.M. Western gray whales (*Eschrichtius robustus*) off Sakhalin Island, Russia: Spatial distribution as determined by aerial survey / Weller D.W., Reeve S.H., Burdin A.M., Würsig B. and Brownell R.L., Jr. // *J. Cetacean Res. Manage. (Gray Whale Spec. Issue).* – 2001.

18. Burdin A. M. Gray whales (*Eschrichtius robustus*) off Sakhalin Island, Russia: seasonal and annual patterns of occurrence / Weller D.W., Würsig B., Bradford A.L., Burdin A.M., Blokhin S.A., Minakuchi H. and Brownell R. L., Jr. // *Marine Mammal Science.* – 1999. – V. 15. – P. 1208–1227.

Монографии

1. Бурдин А.М. Морские млекопитающие России: справочник-определитель / Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э. // Киров : Кировская областная типография. – 2009. – 208 с.

Основные статьи, опубликованные в зарубежных изданиях

1. Urbán J. R., Weller D., Tyurneva O., Swartz S., Bradford A., Yakovlev Y., Sychenko O., Rosales H.N., Martínez S.A., Burdin A., Gómez-Gallardo U. Report on the photographic comparison of the western gray whale catalogues // *Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee.* – 2012. – SC/64/BRG13.

2. Burdin A.M., Sychenko O.A., Sidorenko M.M. Status of western gray whales off northeastern Sakhalin Island and eastern Kamchatka, Russia in 2011 // *Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee.* – 2012. – SC/64/BRG5.

3. Burdin A.M., Bradford A. L., Tsidulko G. A., Sidorenko M.M. Status of western gray whales off northeastern Sakhalin Island and eastern Kamchatka, Russia, in 2010 // *Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee.* – 2011. – SC/63/BRG8.

4. Weller D.W., Klimek A., Bradford A.L., Calambokidis J., Lang A.R., Gisborne B., Burdin A.M., Szaniszló W., Brownell R.L., Jr. Movements of western gray whales from the Okhotsk Sea to the eastern North Pacific // *Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee.* – 2011. – SC/63/BRG6.

5. Lang A.R., Weller D.W., LeDuc R., Burdin A.M., Pease V.L., Litovka D., Burkanov V., Brownell R.L., Jr. Genetic analysis of stock structure and movements of gray whales in the eastern and western North Pacific // *Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee.* – 2011. – SC/63/BRG10.

6. Burdin A.M., Tsidulko G.A., Sidorenko M.V., Dzhkiya E.L. Status of western gray whales off northeastern Sakhalin Island, Russia, in 2009 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2010. – SC/62/BRG8.
7. Lang A.R., Weller D.R., LeDuc R.G., Burdin A.M., Brownell R.L., Jr. Genetic differentiation between western and eastern gray whale populations using microsatellite markers // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2010. – SC/62/BRG.
8. Lang A.R., Weller D.R., LeDuc R.G., Burdin A.M., Brownell R.L., Jr. Delineating patterns of male reproductive success in the westwyrn gray whale population // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2010. – SC/62/BRG.
9. Burdin A.M., Tsidulko G.A., Sidorenko M.V., Bradford A.L., Weller D.W., Brownell R.L., Jr. Status of western gray whales off northeastern Sakhalin Island, Russia, in 2008 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2009. – SC/61/BRG8.
10. Weller D.W., Bradford A.L., Burdin A., Brownell R.L., Jr. The Incidence of Killer Whale Tooth Rakes on Western Gray Whales off Sakhalin Island, Russia // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2009. – SC/61/BRG9.
11. Weller D.W., Bradford A.L., Lang A.R., Burdin A.M., Brownell R.L., Jr. Birth-Intervals and Sex Composition of Western Gray Whales Summering off Sakhalin Island, Russia // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2009. – SC/61/BRG10.
12. Bradford A.L., Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Burdin A.B. and Brownell R.L., Jr. Seasonal and annual variation in body condition of western gray whales off northeastern Sakhalin Island, Russia // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2008. – SC/60/BRG16. – 11pp.
13. Cooke J.G., Weller D.W., Bradford A.L., Burdin A.M. and Brownell R. L., Jr. Population assessment of western gray whales in 2008 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2008. – Paper SC/60/BRG11. – 10 pp.
14. Weller D.W., Bradford A.L., Lang A.R., Kim H.W., Sidorenko M., Tsidulko G.A., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Status of western gray whales off northeastern Sakhalin Island, Russia, in 2007 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2008. – SC/60/BRG3. – 9 pp.
15. Robbins J., Barlow J., Burdin A.M., Calambokidis J., Clapham P.J., Ford J. K.B., Gabriele C. M., LeDuc R., Mattila D., Quinn T. J., Rojas-Bracho L., Straley J. M., Úrban J., Wade P., Weller D., Witteveen B.H., Wynne K. and Yamaguchi M. Preliminary minimum estimates of humpback whale entanglement frequency in the North Pacific Ocean based on scar evidence. Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2007. – SC/59/BC15.
16. Weller D.W., Bradford A.L., Lang A.R., Kim H.W., Krukova N., Tsidulko G.A., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Status of western gray whales of Sakhalin Island, Russia in 2006 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2007. – SC/59/BRG19. – 10 pp.
17. Bradford A.L., Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Seasonal and annual variation in body condition of western gray whales off northeast Sakhalin Island, Russia: a preliminary report // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2007. – SC/59/BRG22. – 18 pp.
18. Bradford A.L., Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Anthropogenic scarring of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2007. – SC/59/BRG37. – 15 pp.
19. Burdin A.M., Hoyt E., Filatova O.A., Ivkovich T., Tarasyan K., Sato H. Status of Killer Whales (*Orcinus orca*) in Eastern Kamchatka (Russian Far East) Based on Photo-Identification and Acoustic Studies // Preliminary Results. Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2007. – SC/59/SM4.

20. Cooke J.G., Weller D.W., Bradford A.L., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Population assessment of western gray whales in 2007 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2007. – SC/59/BRG41 – 10 pp.
21. Weller D.W., Rickards S.H., Bradford A.L., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. The influence of 1997 seismic surveys on the behavior of western gray whales off Sakhalin Island, Russia. // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2006. – SC/58/E4. – 12 pp.
22. Weller D.W., Tsidulko G.A., Ivashchenko Y.V., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. A re-evaluation of the influence of 2001 seismic surveys on western gray whales off Sakhalin Island, Russia. Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2006. – SC/58/E5. – 8 pp.
23. Weller D.W., Burdin A.M., Bradford A.L., Lang A.R., Tsidulko G.A., Kim H.W. and Brownell R.L., Jr. Status of western gray whales off Sakhalin Island Russia, in 2005 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2006. – SC/58/BRG3. – 10 pp.
24. Weller D.W., Bradford A.L., Tsidulko G.A., Ivashchenko Y.V., Lang A.R., Kim H.W., Rickards S.H., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Western gray whales off Sakhalin Island, Russia: A catalog of photo-identified individuals // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2006. – SC/58/BRG2. – 165 pp.
25. Bradford A.L., Weller D.W., Burdin A.M., Ivashchenko Y.V. and Brownell R.L., Jr. Anthropogenic scarring of western gray whales (*Eschrichtius robustus*): a preliminary report // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2006. – SC/58/BRG12. – 14 pp.
26. Cooke J.G., Weller D.W., Bradford A.L., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Population assessment of Western Gray Whales in 2006 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2006. – SC/58/BRG30. – 10 pp.
27. Weller D. W., Burdin A.M., Bradford A.L., Ivashchenko Y.I., Tsidulko G.A., Lang A.R. and Brownell R.L., Jr. Status of western gray whales off northeastern Sakhalin Island, Russia, in 2004 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2005. – SC/57/BRG1. – 10 pp.
28. Cooke J., Weller D.W., Bradford A.L., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Estimates and projections of the western gray whale population using an individually-based population model // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2005. – SC/57/BRG22. – 14 pp.
29. Lang A.R., Weller D.W., Leduc R.G., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Genetic assessment of the western gray whale population: current research and future directions // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – SC/57/BRG14. – 2005. – 14 pp.
30. Burdin A.M., Hoyt E., Sato H., Filatova O.A. and Tarasyan K.K. Resident and transient-type killer whales, *Orcinus orca*, in southeast Kamchatka, Russia // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2004. – SC/56/SM15.
31. Burdin A. M., Nikulin V.S., Jacobs-Spauding M. and Brownell R. L., Jr. Incidental entanglement of Okhotsk Sea Right Whales: A Future Conservation Issue? // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2004. – SC/56/BRG41.
32. Weller D. W., Burdin A.M., Bradford A.L., Ivashchenko Y.I., Tsidulko G.A., Lang A.R. and Brownell R.L., Jr. Status of western gray whales off northeastern Sakhalin Island, Russia, in 2003 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2004. – SC/56/BRG40. – 18 pp.
33. Lang A.R., Weller D.W., Leduc R.G., Burdin A.M., Hyde J. and Brownell R.L., Jr. Genetic differentiation between western and eastern gray whale populations using microsatellite markers // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2004. – SC/56/BRG38. – 15 pp.
34. Weller D.W., Burdin A.M., Ivashchenko Y.V., Tsidulko G.A., Brownell R.L., Jr. Summer sightings of western gray whales in the Okhotsk and western Bering Seas // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2003. – SC/55/BRG9.

35. Bradford A.L., Wade P.R., Burdin A.M., Ivashchenko Y.V., Tsidulko G.A., Brownell R.L., Jr. and Weller D.W. Survival estimates of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) incorporating individual heterogeneity and temporary emigration // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2003. – SC/55/BRG14.
36. Burdin A.M., Weller D.W., Tsidulko G.A. and Brownell R.L., Jr. Status of the western gray whale population off northeastern Sakhalin Island, Russia in 2002 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2003. – SC/55/BRG19.
37. Burdin A.M., Weller D.W., Tsidulko G.A. and Brownell R.L., Jr. Russia-U.S. research program on western gray whales off northeastern Sakhalin Island in 2003 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. 2003. – SC/55/BRG20.
38. Wade P.R., Burdin A.M., Bradford A.L., Brownell R.L., Jr. and Weller D.W. Abundance estimates of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) off northeastern Sakhalin Island, Russia // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2003. – SC/55/BRG18.
39. Weller D.W., Bradford A.L., Burdin A.M., Miyashita T., Kariya T., Trukhin A.M., MacLean S.A., Vladimirov V.A. and Doroshenko, N.V. Photographic recaptures of western gray whales in the Okhotsk Sea // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/54/BRG13.
40. Weller D.W., Burdin A.M., Bradford A.L. and Brownell R.L., Jr. Observations of skinny whales on the Piltun feeding ground 1999-2001 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/02/WGW5.
41. Burdin A.M., Tsidulko G.A., Ivashchenko Y.V., Bradford A.L. and Weller D.W. Photo-identification of western gray whales in coastal and offshore Sakhalin shelf waters // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/02/WGW4.
42. Weller D.W., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Status of the western gray whale population in 2002. // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/02/WGW9.
43. Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Tsidulko G.A., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Influence of seismic surveys on western gray whales off Sakhalin Island, Russia in 2001 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/54/BRG14.
44. Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Tsidulko G.A., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. Influence of the Odoptu seismic surveys on western gray whales while on their feeding ground in 2001 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/02/WGW20.
45. Bradford A.L., Burdin A.M., Wade P.R., Ivashchenko Y.V., Tsidulko G.A., VanBlaricom G.R. and Weller D.W. Survival estimates of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/54/BRG9.
46. Brownell R.L., Jr., Lang A.R., Burdin A.M. and Weller, D.W. Future long-term genetic research on the western gray whale // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/02/WGW12.
47. Burdin A.M., Tsidulko G.A., Ivashchenko Y.V., Bradford A.L. and Weller D.W. Photo-identification of western gray whales in coastal and offshore Sakhalin shelf waters // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/02/WGW4.
48. Burdin A.M., Weller D.W. and Brownell R.L., Jr. Russian-American research program on western gray whales: 2003-2007 // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2002. – SC/02/WGW18.
49. Southern S.O., Kellar N.M., Allen A.C., Weller D.W., Burdin A.M., Dizon A.E. and Brownell R.L., Jr. Molecular analysis of chronic physiological stress in emaciated gray whales: preliminary report // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2001. – SC/54/BRG19.
50. Weller D.W., Burdin A.M. and Brownell R.L., Jr. The western North Pacific gray whale: a review of past exploitation, current status, and potential threats // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 2001. – SC/54/BRG12.

51. LeDuc R.G., Rosenberg A., Dizon A.E., Burdin A.M., Blokhin S.A. and Brownell R.L., Jr. Preliminary genetic analyses (mtDNA and microsatellites) of two populations of bowhead whales // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 1998. – SC/50/AS11.

52. LeDuc R.G., Rosenberg A.E., Burdin A.M., Blokhin, S.A. and Brownell R.L. A preliminary genetic analysis (mtDNA and microsatellites) of two populations of bowhead whales // Rep. Int. Whal. Commn., Scientific Committee. – 1998. – SC/50/AS11.

53. Burdin A. M. Observations on Okhotsk-Korean gray whales on their feeding grounds off Sakhalin Island / Brownell R.L. Jr., Blokhin S.A., Burdin A.M., Berzin A.A., LeDuc R.G., Pitman R.L., Munakuchi H. // Rep. Int. Whal. Commn. – 1997. – No 47. – P. 161–162.

Тезисы докладов на совещаниях и конференциях: всего 42

Бурдин Александр Михайлович

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ
НАГУЛЬНЫХ СКОПЛЕНИЙ У СЕРОГО *Eschrichtius robustus*
И ГОРБАТОГО *Megaptera novaeangliae* КИТОВ**

*Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук*

Редактор И.В. Скрыпкина
Технический редактор О.А. Лыгина
Набор текста А.М. Бурдин
Верстка, оригинал-макет О.А. Лыгина

Подписано в печать 09.07.2013 г.
Формат 60*84/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman
Авт. л. 3,02. Уч.-изд. л. 3,36. Усл. печ. л. 2,79
Тираж 100 экз. Заказ № 115

Издательство
Камчатского государственного технического университета

Отпечатано участком оперативной полиграфии издательства КамчатГТУ
683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35