

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М. В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Исмаил Мохамед Эльсайед Эльсайед Али

**Морфологические и поведенческие различия между
косатками (*Orcinus orca*) рыбоядного и плотоядного экотипов
Дальнего Востока России**

1.5.12 Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

д.б.н. Е.П. КРУЧЕНКОВА

Москва – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	16
1.1. Экотипы косаток	16
1.2. Изменчивость социальных связей и структуры косаток	23
1.3. Искусственный интеллект (машинное обучение).....	27
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	31
2.1. Различение экотипов по морфологическим признакам с использованием машинного обучения.....	31
2.1.1. Сбор данных	31
2.1.2. Идентификация экотипов	33
2.1.3. Обработка фотографий	34
2.1.4. Машинное обучение (ML)	37
2.2. Социальная структура: Различия в социальных связях между экотипами касаток	39
2.2.1. Место и сроки сбора материала	39
2.2.2. Методика сбора материала	41
2.2.3. Методика анализа данных	42
2.2.4. Выделение половозрастных категорий	42
2.2.5. Анализ ассоциаций между особями	44
2.2.6. Разделение популяции	46
2.2.7. Анализ сети	46
2.3. Различия в питании экотипов косаток	48
2.3.1. Регистрация фактов охоты	48
2.3.2. Генетический анализ	49

2.3.3. Определение вида рыбы по чешуе	49
ГЛАВА 3. РАЗЛИЧИЕ ЭКОТИПОВ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МАШИННОГО ОБУЧЕНИЯ	50
3.1. Результаты	50
3.1.1. Edge Impulse	50
3.1.2. Google Cloud AutoML	50
3.2. Обсуждение	57
ГЛАВА 4. РАЗЛИЧИЯ В СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ РЫБОЯДНЫМИ И ПЛОТОЯДНЫМИ ЭКОТИПАМИ КОСАТОК	61
4.1. Результаты	61
4.1.1. Рыбоядные косатки (R-типа)	61
4.1.1.1. Ассоциации между особями (R-типа)	61
4.1.1.2. Разделение популяции (R-типа)	64
4.1.1.3. Тесты на предпочтение-избегание ассоциаций (R-типа)	66
4.1.1.4. Анализ сети (R-типа)	67
4.1.2. Плотоядные косатки (T-типа)	70
4.1.2.1. Ассоциации между особями (T-типа)	70
4.1.2.2. Разделение популяции (T-типа)	72
4.1.2.3. Тесты на предпочтение-избегание ассоциаций (T-типа)	74
4.1.2.4. Анализ сети (T-типа)	75
4.1.3. Статистическое сравнение социальных параметров экотипов.....	77
4.2. Обсуждение	78
ГЛАВА 5. РАЗЛИЧИЯ В ПИТАНИИ МЕЖДУ РЫБОЯДНЫМИ И ПЛОТОЯДНЫМИ КОСАТКАМИ	81
5.1. Результаты	81
5.1.1. Чукотка	85
5.1.2. Камчатка	85
5.1.3. Командорские острова	88

5.1.4. Охотское море	90
5.2. Обсуждение	91
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	96
ВЫВОДЫ	99
БЛАГОДАРНОСТИ	100
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	102
ПРИЛОЖЕНИЕ	117

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы и степень ее разработанности

Хищники верхних трофических уровней играют важную роль в структуре экосистем. В морских экосистемах косатка *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758) считается вершиной пищевой пирамиды. Косатка как вид является хищником с широкой экологической нишей (Ford, 2009; Lefort et al., 2020) и разнообразным рационом, охватывающим добычу от мелких стайных рыб до китообразных, таких как синие киты (*Balaenoptera musculus*) (Ford et al., 1998; Krahn et al., 2008; Totterdell et al., 2022). Тем не менее, во многих районах формируются локальные экотипы, специализирующиеся на охоте на определенный тип добычи. Различные экотипы косаток, несмотря на то, что их относят к одному и тому же виду, демонстрируют генетические и экологические отличия и специализируются на определённом типе добычи (Ford et al., 1998; Ford et al., 2000; Pitman et al., 2011; Pitman & Ensor, 2003; Saulitis et al., 2000). В северо-западной части Тихого океана косатки разделяются на два экотипа: рыбоядные косатки или R-тип и плотоядные косатки, также называемые косатками Бигга, или Т-тип (Filatova et al., 2018; Filatova et al., 2019; Ismail et al., 2023). Эти экотипы часто встречаются в одних и тех же районах, однако они не вступают в социальные взаимодействия и репродуктивно изолированы (Filatova et al., 2015a; Foote et al., 2011; Morin et al., 2010). Эта изоляция связана с существенными различиями в их морфологии (Baird & Stacey, 1988; Kotik et al., 2023), экологии (Bigg, 1987), поведении (Morton, 1990), акустической коммуникации (Deecke et al., 2005; Filatova et al., 2015b; Foote & Nystuen, 2008), социальной структуре (Baird & Dill, 1996), рационе (Borisova et al., 2020; Herman et al., 2005; Filatova et al., 2023) и других аспектах. Несмотря на эти различия, российские рыбохозяйственные институты

не признают существование двух отдельных экотипов и необходимость их отдельной оценки. Например, Болтнев (2017) утверждает, что экотипы являются артефактом исследовательских методов или даже плодом воображения учёных, описавших это явление. По этой причине ВНИРО (Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии) по-прежнему оценивает численность обоих экотипов косаток как одной популяции. Отчасти это связано с тем, что морфологические различия между экотипами не очевидны для неспециалиста при наблюдении за китами в море. К сожалению, до настоящего времени не существует автоматизированных методов, способных легко идентифицировать эти два экотипа на фотографиях без трудоёмкого процесса оцифровки контуров плавников.

Косатки R-типа в основном питаются рыбами, такими как терпуг и лосось, в то время как косатки T-типа охотятся на морских млекопитающих, включая тюленей и китов. Примечательно, что атаки на морских млекопитающих со стороны рыбадных косаток R-типа не наблюдались, тогда как косатки T-типа наблюдались охотящимися на тюленей, морских свиней и даже каланов (Ford, 2009; Filatova et al., 2015a; Shpak, 2012; Fomin, 2023). Для российских вод было показано наличие специфичных аллелей в микросателлитных локусах, которые были характерны либо для косаток R-типа, либо для T-типа (Филатова и др., 2014), что является однозначным свидетельством отсутствия потока генов между этими двумя формами. Пищевая специализация этих форм в российских водах была описана на основе результатов анализа стабильных изотопов, показавшего, что трофический уровень косаток T-типа в среднем выше, чем трофический уровень косаток R-типа (Филатова и др., 2014; Borisova et al., 2020). В то же время,

систематического анализа видового состава жертв косаток в акватории Дальнего Востока России до сих пор не проводилось.

Кроме того, одним из важных различий между экотипами косаток является их социальная структура. Рыбоядные косатки образуют тесные семейные группы, в которых все члены связаны родством по материнской линии и проводят всю жизнь вместе. Самцы и самки после достижения половой зрелости остаются в материнской группе, поддерживая пожизненную связь с матерью. Семейные группы в составе сообщества регулярно взаимодействуют между собой (Bigg et al., 1990; Matkin et al., 1999; Ivkovich et al., 2010). В отличие от них, плотоядные косатки имеют более гибкую социальную структуру. Обычно они формируют меньшие по размеру и менее стабильные группы, чаще всего состоящие из матери и её детёнышей, и имеют слабые социальные связи по сравнению с крепкими семейными группами рыбоядных косаток (Baird & Whitehead, 2000). Сравнение социальных структур рыбоядных и плотоядных экотипов косаток в северо-западной части Тихого океана имеет ключевое значение для понимания их уникальных экологических ролей и поведения. Эти различия влияют на взаимодействие каждого экотипа с окружающей средой и добычей, что, в свою очередь, отражается на всей морской экосистеме (Baird & Whitehead, 2000; Matkin et al., 1999; Ivkovich et al., 2010).

Настоящее исследование направлено на восполнение этих пробелов. Сравнение социальных структур и использование современных методов, таких как искусственные нейронные сети для морфологической идентификации, помогут уточнить различия между дальневосточными экотипами косаток. Решение этой проблемы важно для

разработки эффективных стратегий управления и сохранения популяций косаток, что, в свою очередь, способствует устойчивости морских экосистем в целом.

Цель и задачи работы

Цель работы:

Оценить морфологические и поведенческие различия между рыбадным и плотоядным экотипами косатки Дальнего Востока России.

Задачи работы:

1. оценить возможность различения экотипов искусственными нейронными сетями по различиям в форме спинного плавника и седловидного пятна;
2. вычислить коэффициент социальной связи между диадами косаток в каждом сообществе, оценить количественные характеристики социальной структуры и сравнить их между экотипами;
3. построить социальную сеть для каждого из сообществ косаток и сравнить характеристики социальных сетей между экотипами;
4. описать видовой состав объектов питания каждого экотипа в дальневосточных морях.

Объект и предмет исследования

Объектом исследования являются косатки двух экотипов (рыбадные и плотоядные), обитающие в северо-западной части Тихого океана, включая дальневосточные моря России. Особое внимание уделено их морфологическим, социальным характеристикам и особенностям пищевой специализации.

Предметом исследования являются ключевые аспекты различий между двумя экотипами косаток (рыбоядные и плотоядные), включая их морфологические особенности (форма плавников и седловидного пятна, используемые для идентификации), социальную структуру (размер групп, индексы ассоциации, структура социальных сетей) и пищевую специализацию, отражающую адаптацию к различным экологическим условиям.

Научная новизна работы

Настоящая работа является детальным исследованием различий между двумя экотипами косаток в северо-западной части Тихого океана, подтверждающим их морфологические, социальные и пищевые различия. Впервые использованы методы машинного обучения, включая автоматическое машинное обучение (AutoML), для дифференциации экотипов косаток (R-тип и T-тип) на основе их морфологических признаков, таких как форма спинного плавника и седловидного пятна. Полученные результаты направлены на сокращение разрыва между наукой об охране природы и машинным обучением, а также будут способствовать использованию подобных подходов для изучения других видов. Кроме того, впервые была детально изучена социальная структура двух экотипов в российских водах, продемонстрированы основные характеристики их социальных сетей, а также выявлены различия в рационе питания.

Теоретическая и практическая значимость работы

Наше исследование подтверждает существование морфологических различий между этими экологическими типами косаток. Результаты работы углубляют понимание закономерностей формирования социальных структур морских млекопитающих в

северо-западной части Тихого океана, демонстрируя различия в социальной структуре и рационе двух экологических типов косаток (тип R и тип T).

Результаты исследования могут быть использованы для разработки эффективных стратегий управления и сохранения популяций косаток, а также помогут уточнить их охранный статус. Исследование предоставляет научные данные, которые могут быть полезны для государственных и экологических организаций при разработке программ мониторинга и регулирования использования морских ресурсов. Предложенные методы машинного обучения (включая AutoML) могут быть адаптированы для идентификации других видов морских млекопитающих, что значительно упростит мониторинг и оценку их численности. В целом, использование искусственного интеллекта для различения экологических типов косаток (тип R и тип T) является значительным шагом, который помогает неспециалистам, таким как рыбаки, туристы, экскурсоводы и гиды, легко отличать эти типы.

Методология и методы исследования

Сбор материала проводился в ходе полевых исследований в рамках нескольких научных проектов (Проект по изучению косаток на Дальнем Востоке России "FEROP", экспедиции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН), осуществлявшихся с 2000 по 2022 годы. Эти проекты включали наблюдения за китообразными с судов, проводимые вдоль побережья Восточной Камчатки, Курильских островов, острова Сахалин, Командорских островов, Чукотки и в Охотском море, а также наблюдения с наземным базированием в полевом лагере и с ежедневными выездами на маломерных судах в летние месяцы в Авачинском заливе, у Командорских островов и Чукотки, в Охотском море.

Модель машинного обучения была реализована с использованием двух платформ: Edge Impulse и Google Cloud AutoML. Данные, использованные для анализа социальной структуры, были обработаны с использованием программы Socprog, разработанной Уайтхедом (Whitehead) в 2009 году. Генетический анализ был выполнен в Кабинете методов молекулярной диагностики Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Генетический анализ и определение вида рыбы по чешуе проводилось участниками Проекта по изучению косаток на Дальнем Востоке России.

Положения, выносимые на защиту

1. Платформы машинного обучения демонстрируют высокую эффективность в дифференциации экотипов, с высокой точностью классифицируя косаток R- и T-типа.
2. Рыбоядные косатки образуют более крупные и сложные социальные группы, тогда как плотоядные косатки формируют меньшие и более компактные группы. Это свидетельствует о значительных различиях в социальной структуре, обусловленных их экологической специализацией и охотничьими стратегиями.
3. Между экотипами косаток в российских водах существуют выраженные различия в пищевых предпочтениях: косатки R-типа питаются различными видами рыбы, а косатки T-типа – преимущественно морскими млекопитающими, а также, возможно, кальмарами.

Личный вклад автора

Соискатель принимал личное непосредственное участие на всех этапах исследования. Полевые работы по сбору данных были выполнены в рамках нескольких научных проектов, проводившихся с 2000 по 2023 годы. Соискатель принимал участие в полевых работах, включая две экспедиции: одну на Командорские острова в 2021 году и другую — в Авачинский залив в 2023 году. Соискатель проводил индивидуальную идентификацию животных по фотографиям, обработку данных по социальным связям, анализ данных по встречаемости косаток на Командорских островах и в Авачинском заливе. Кроме того, самостоятельно были выполнены анализ с использованием методов машинного обучения, обобщение и интерпретация полученных результатов, а также подготовка публикаций, статей и докладов. Диссертация включает рисунки и фотографии, сделанные автором.

Апробация результатов диссертации

Отдельные результаты диссертационного исследования доложены на 3 научных конференциях в форме двух устных докладов (на английском) и одного стендового доклада (на русском языке) Кроме того, материалы диссертации были доложены на семинаре лаборатории поведения и заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова:

1. **Ismail M.E.**, Hoyt E., Filatova O.A. Using Elliptical Fourier analysis to determine the variation in the dorsal fin's morphology among the killer whale ecotypes in the Russian Far Eastern waters (Marine Mammals of the Holarctic: XI international conference, онлайн, 2021 г.) (устный доклад на английском языке).

2. **Исмаил М.Э.**, Федутин И.Д., Филатова О.А. Наблюдения рыбоядных и плотоядных косаток в акватории западного побережья острова Беринга в 2008–2021 гг («Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (XI Съезд Териологического общества при РАН) (г. Москва, Россия, ИПЭЭ РАН, 14–18 марта 2022 г.) (стендовый доклад)

3. **Ismail M.E.**, Hoyt E., Filatova O.A. Using Neural Network to determine the variation in the dorsal fin's morphology within killer whale ecotypes (34th Conference of the European Cetacean Society, О Гроув, Галисия, Испания, 16-20 апреля 2023) (устный доклад на английском языке).

Публикации

По теме диссертации было опубликовано 3 статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в базах данных Web of Science и Scopus (одна из статей была опубликована сначала на русском языке, а затем на английском в англоязычной версии того же журнала). Вклад соискателя во всех опубликованных работах является определяющим.

1. **Ismail M. E.**, Fedutin I. D., Ivkovich T. V., & Filatova O. A. Occurrence of killer whales *Orcinus orca* off the Commander Islands and Avacha Gulf from 2008–2021 and its relation to the sea otter *Enhydra lutris* population decline // Russian Journal of Theriology. – 2023. – V. 22. – No. 1. – P. 74–83. DOI: 10.15298/rusjtheriol.22.1.08. SJR: 0.169. 1.08/0.86 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

2. Филатова О. А., Федутин И. Д., Белонович О. А., Борисова Е. А., Волкова Е. В., Ивкович Т. В., **Исмаил М. Е.**, Мещерский И. Г., Титова О. В., Фомин С. В., Шпак О. В. Различия в питании репродуктивно изолированных экотипов

косаток (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) в морях дальнего востока России // Биология моря. – 2023. – Т. 49. – № 6. – С. 417–428. DOI: 10.1134/S1063074023060032. РИНЦ: 0,820. (Переводная версия версия: Filatova O. A., Fedutin I. D., Belonovich O. A., Borisova E. A., Volkova E. V., Ivkovich T. V., **Ismail M. E.**, Meschersky I. G., Titova O. V., Fomin S. V., & Shpak O. V. Differences in the Diet of Reproductively Isolated Ecotypes of Killer Whales (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) in the Seas of the Russian Far East // Russian Journal of Marine Biology. – 2023. – V. 49. – No. 6. – P. 477-487. DOI: 10.31857/S0134347523060037. SJR: 0.207). 1.27/0.578 усл. печ. л.: сбор данных.

3. **Ismail M. E.**, Fedutin I. D., Hoyt E., Ivkovich T. V., & Filatova O. A. Auto machine learning tools to distinguish between two killer whale ecotypes // Marine Mammal Science. – 2024. – e13175. DOI: 10.1111/mms.13175. SJR: 0.724. 1.27/ 1.1 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

Во всех вышеуказанных публикациях вклад автора диссертации является значительным. Автор диссертации самостоятельно выполнил основные этапы исследования, включая подготовку материала, анализ с использованием методов машинного обучения, применение статистического анализа, подготовку таблиц и рисунков, а также написание текстов статей. В рамках второй публикации автор принимал участие в сборе данных, тогда как генетический анализ и определение рыбьей чешуи были выполнены другими участниками исследования. Обсуждение результатов, правка рукописей и иллюстраций осуществлялись совместно с соавтором (во всех случаях – О. А. Филатова).

Структура и объём диссертации

Текст диссертации изложен на 139 страницах и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы, три главы (в каждой представлены результаты и их обсуждение), а также заключение, выводы, благодарности, список литературы и приложения. В тексте диссертации представлено 9 таблиц и 22 рисунков. Список литературы включает 146 источников, из которых 15 — на русском языке.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Косатка (*Orcinus orca*, Linnaeus 1758) – самый крупный представитель семейства дельфиновых (Delphinidae) подотряда зубатых китов (Odontoceti) (Соколов, 1979). Длина тела до 10 м, масса тела до 8 тонн. Самцы крупнее самок, кроме того, они имеют значительно более длинный спинной плавник, достигающий у некоторых представителей 1,7 м. Косатки распространены практически во всех морях и океанах, однако предпочитают воды умеренного пояса обоих полушарий (Leatherwood, Dahlheim, 1978). Косатки не имеют индивидуальной территории, защищаемой от вторжения чужаков, но держатся, как правило, в течение сезона в одном и том же районе. Единицей социальной структуры косаток является семейная группа (pod) - стабильная ассоциация животных разного возраста и пола. В семейную группу обычно входит от 5 до 20 косаток, хотя это количество может колебаться от 2 до 50 животных. Считается, что средняя продолжительность жизни этих животных составляет около 50 лет для самцов и около 70–80 лет для самок. Минимальное время, проходящее между рождением двух детенышей - 2 года, но большинство самок рождает еще реже - в среднем раз в 5 лет (Baird, 2000).

1.3.1.1. Экотипы косаток

На данный момент выделяют всего один вид рода *Orcinus* (Committee on Taxonomy, 2022), однако в течение нескольких десятков лет изучения этого вида-космополита были накоплены данные, позволившие выделить несколько экологически специализированных форм – экотипов. На данный момент описано около 10 экотипов косаток: 3 в Северной части Тихого океана (Ford, Ellis, 2014), 5 в водах Антарктики (Pitman, 2011) и по крайней мере 2 в Северной Атлантике (Foote et al., 2009). Экотипы

отличаются друг от друга объектами питания, морфологией, поведением и социальной структурой.

Некоторые авторы (например, Morin et al., 2010) предлагают выделять несколько видов и подвидов внутри рода *Orcinus*, поскольку генетические отличия между некоторыми экотипами косаток достаточно велики для такого разделения. Так, на основании анализа митохондриальной ДНК был сделан вывод о том, что плотоядный экотип, обитающий на севере Тихого океана, отделился от остальных матрилиний косаток около 350 тысяч лет назад (Morin et al., 2015). При этом плотоядные косатки не вступают в социальные взаимодействия и не скрещиваются с косатками рыбоядного экотипа, хотя их ареалы сильно перекрываются в нескольких районах севера Тихого океана (Ford, Ellis, 2014).

Впервые существование экологической специализации было показано у косаток, обитающих у берегов Британской Колумбии и штата Вашингтон. Сначала учёные описали две формы косаток: “резидентных” и “транзитных” (Bigg, 1982 по Ford, Ellis, 2014). Исследователи отмечали, что первые живут стабильными и достаточно большими (от 10 до 25 особей) группами, встречаются достаточно часто. “Транзитные” косатки, наблюдавшиеся либо поодиночке, либо в составе небольших (до 6 особей) групп, встречались редко и с группами “резидентов” не контактировали. Предполагали, что “транзитные” животные проходят через район исследований к другим местообитаниям, а “резиденты” держатся там постоянно, за что эти две формы и получили свои исторические названия (Ford et al., 2000). Позднее было выяснено, что “резидентные” (рыбоядные) и “транзитные” (плотоядные) экотипы имеют массу различий, основным из которых является рацион (Bigg et al., 1985 по Ford, Ellis, 2014).

В настоящее время в северо-восточной части Тихого океана выделяют три экотипа косаток (Ford et al., 1998): «рыбоядные» («резиденты»), которые специализируются на рыбе, обитают главным образом в прибрежных водах и обычно перемещаются в больших стабильных социальных группах, состоящих из животных, связанных материнскими линиями (Ivkovich et al., 2010); «плотоядные» («транзитные») или косатки Бигта, которые охотятся в основном на морских млекопитающих и обычно перемещаются в меньших, более подвижных социальных группах (Baird & Dill 1996; Ford et al., 1998), и так называемые «оффшорные», или мористые косатки, которые обычно держатся вдали от берегов и пока еще плохо изучены. Различия в питании определяют другие различия между рыбоядным и плотоядным экологическими типами. Группы «резидентных» косаток состоят, как правило, из пяти и более животных, «транзитных» - обычно менее пяти (Morton, 1990). Это связано с тем, что косяки рыбы удобнее загонять большой группой, в то время как морских млекопитающих косатки ловят по одному, а затем делят между членами группы, и наиболее эффективный размер группы при такой стратегии равен трем индивидуумам (Baird, Dill, 1996). Кроме того, акустическая активность транзитных косаток значительно ниже, чем у резидентных, в связи с тем, что морские млекопитающие слышат как крики, так и эхолокационные щелчки косаток и стремятся избежать встречи с хищниками. Поэтому транзитные косатки кричат только во время игры либо сразу после удачной охоты, в то время как резидентные издают крики при любых типах активности (Morton, 1990). Кроме того, при поиске добычи резидентные косатки активно эхолоцируют, в то время как транзитные преимущественно полагаются на пассивное прослушивание звуков моря (Barrett-Lennard et al., 1998). Рыбоядные «резиденты» и плотоядные «транзитники»

часто встречаются в одних и тех же регионах, но не вступают в социальные контакты и не скрещиваются (Hoelzel & Dover, 1991; Barrett-Lennard, 2000; Hoelzel et al., 2007; Morin et al., 2010; Parsons et al., 2013; Filatova et al., 2015a; Foote et al., 2016). Эти экотипы имеют значительные различия в морфологии (Baird & Stacey, 1988; Kotik et al., 2023), поведении (Morton, 1990), акустической коммуникации (Deecke et al., 2005), социальной структуре (Baird & Dill 1996) и других аспектах. Например, недавнее исследование с использованием дронов показало, что плотоядные косатки в среднем примерно на 7% длиннее, чем рыбадные косатки того же пола и возраста (Kotik et al., 2023). Были неоднократные предложения признать рыбадных и плотоядных косаток северной части Тихого океана разными подвидами или видами на основе их морфологических, поведенческих и генетических различий (Baird & Stacey, 1988; Reeves et al., 2004; Morin et al., 2010; Morin et al., 2024). В настоящее время Таксономический комитет Общества по изучению морских млекопитающих признает эти экотипы разными подвидами *O. orca ater* (рыбадные) и *O. orca rectipinnus* (плотоядные).

Последний экотип северной части Тихого океана, который был открыт позже двух первых, это «оффшорные» косатки, он менее изучен, однако известно, что эти животные перемещаются большими группами (50 и более особей) и в их рацион входят тихоокеанские полярные акулы (*Somniosus pacificus*) (Ford et al., 2011). По результатам анализа митохондриальной ДНК «оффшорные» косатки ближе к рыбадным (Morin et al., 2010), некоторыми особенностями поведения (перемещение большими группами и высокая акустическая активность) они также напоминают скорее рыбадных, чем плотоядных косаток (Ford et al., 2011).

В России косатки встречаются в Баренцевом и изредко в Белом морях и на восток до северо-западной и западной части Карского моря. В морях Лаптевых и Восточно-Сибирском не обнаружены. На востоке встречаются в Чукотском море и на юг от побережья Чукотского п-ова в Беринговом, Охотском и Японском морях и в акватории Курильских островов (Гептнер, 1976). Косатка - единственный в отряде китообразных настоящий хищник, охотящийся и на теплокровных животных. Из рыб поедает сельдь, треску, корюшку, мойву, макрель, палтуса, тунца, пеламиду, скатов, акул и др. Также питается головоногими моллюсками, иногда различными морскими птицами. Нападает на большинство усатых китов, дельфинов и ластоногих (Гептнер, 1976).

В российских водах косатки представлены двумя экотипами: «резидентами» (рыбоядные), которые обозначаются как R-тип, и «транзитниками» (плотоядные), которые обозначаются как T-тип (Filatova et al., 2019). Рацион косаток варьируется в зависимости от их местонахождения. R-тип в Авачинском заливе питается в основном терпугом (*Pleurogrammus monopterygius*) и различными видами лосося (Нагайлик, 2011), тогда как на Командорских островах они питаются треской (*Gadus macrocephalus*) (Marakov, 1967) и различными видами лосося, присутствующими в этом районе.

Не было зарегистрировано случаев нападения рыбоядных косаток на других морских млекопитающих несмотря на то, что они регулярно встречаются в одном и том же районе (Filatova et al., 2015a). С другой стороны, T-тип в прибрежных водах западной части Охотского моря охотится на лахтаков (*Erignathus barbatus*) и гренландских китов (*Balaena mysticetus*) по данным Шпак (Shpak, 2012). В Авачинском заливе было зарегистрировано нападение на малого полосатика (Филатова и др 2013). На

Командорских островах неоднократно наблюдались случаи охоты на тюленей вблизи лежбищ северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) (Мамаев и др 2006; Belonovich et al., 2012), а также случаи охоты на белокрылую морскую свинью в водах островов (Filatova et al., 2015a). Кроме того, в 2020 году на побережье северо-западной части острова Беринга на Командорских островах была обнаружена, туша косатки Т-типа, в желудке и пищеводе которой нашли семь каланов *Enhydra lutris* (Fomin, 2023).

Рыбоядные и плотоядные косатки остаются репродуктивно изолированными на протяжении тысячелетий несмотря на то, что они обитают и питаются в одних и тех же водах (Hoelzel et al., 1998). Например, Barrett-Lennard, (2000) идентифицировал различные гаплотипы митохондриальной ДНК (мтДНК) у косаток, соответствующие различным экотипам. В частности, он выделил гаплотипы, связанные с рыбоядным и плотоядным экотипами косаток в северо-восточной части Тихого океана. Его анализ продемонстрировал, что рыбоядные косатки имеют гаплотипы, которые генетически отличаются от гаплотипов плотоядных косаток, что свидетельствует об их долгосрочной репродуктивной изоляции. Как правило, при встречах групп этих экотипов не наблюдается никакой социальной активности; транзитные косатки, вероятно, избегают контактов с резидентами, изменяя направление своего движения (Hoyt, 1995). Агрессивные взаимодействия между ними также крайне редки. За 25 лет изучения канадской популяции косаток был задокументирован лишь один случай нападения резидентных косаток на транзитных, который, вероятно, был спровоцирован присутствием новорожденного детеныша в группе резидентов, из-за чего те могли посчитать присутствие транзитников угрозой (Ford & Ellis, 1999).

Существование разных экологических форм косаток в водах Антарктики предполагалось еще советскими учеными, работавшими на китобойных судах. Шевченко (1975) обнаружил, что в холодных водах (южнее 50 ю.ш., но севернее кромки льдов) Антарктики в желудках косаток чаще всего встречаются остатки малых полосатиков и ластоногих, значительно реже - фрагменты рыб и кальмаров. Берзин и Владимиров (1983) описали в Антарктике две формы косаток, которые различались размерами и внешним видом - авторы называли их «желтые» и «белые» косатки. Такие названия были даны косаткам из-за разной степени обрастания диатомовыми водорослями, придающей меньшим по размеру животным желтый оттенок. Районы обитания этих групп были близки, но смешанных стад ученые не наблюдали. «Желтые» особи предпочитали держаться у ледовой кромки стаями в 150–200 голов, в то время как «белые» держались чистой воды, и размеры их групп не превышали 15 голов. Анализ содержимого желудков показал, что в желудках «желтых» косаток 98.5% составляла рыба, а в желудках «белых» 89.7% остатков принадлежали морским млекопитающим. Кроме того, были найдены различия между «желтыми» и «белыми» косатками в площади лопастей плавников, пропорциях и конфигурации черепов. На основе этих значительных морфофункциональных и экологических отличий, при отсутствии видимых изолирующих барьеров, А.А. Берзин и В.Л. Владимиров сделали вывод, о существовании генетической изоляции и “высоком систематическом уровне различий”. Ими было предложено выделить новый вид косаток – *Orca glacialis*.

Михалев (2008) также выявил две различающиеся по размеру формы на основании данных по вскрытию самок косаток. Он обнаружил, что число следов желтых тел беременности у самок длиной 5.6–6.0 м. было больше, чем у самок

размерами на полтора метра крупнее. На основании этого он предположил, что в Антарктике встречается две формы косаток, различающиеся размерами, и описал сезонные районы встреч мелкой формы. Он предложил выделить эту более мелкую форму в отдельный вид *Orcinus nana*.

В настоящее время в водах Антарктики выделяют четыре различных типа косаток, каждая из которых имеет уникальные охотничьи и пищевые повадки и морфологические особенности. Первый тип, известный как косатки типа «А», охотится в основном на малых полосатиков (*Balaenoptera acutorostrata*) в свободных ото льда районах (Pitman et al., 2003). Два других экотипа, связанные со льдами, типы «В» и «С», значительно отличаются как от типа «А», так и от других типов косаток по окраске, будучи серыми с немного более тёмными спинными областями (Pitman et al., 2003). Косатки типа «В» охотятся на тюленей, которые отдыхают на плавающих льдинах, и легко распознаются по большим заглазничным пятнам. В отличие от них, косатки типа «С» питаются преимущественно рыбой, они меньше по размеру и имеют узкое, наклонное заглазничное пятно. Наконец, четвёртый субантарктический тип «D» является редким и малоизученным, но отличается характерным внешним видом, включая маленькое заглазничное пятно и небольшой спинной плавник (Pitman et al., 2003; Pitman et al., 2010).

Возвращаясь к открытиям советских китобоев, по-видимому Шевченко, работавший севернее кромки льдов, имел дело в основном с косатками формы А, с чем и связано преобладание останков малых полосатиков в желудках. *Orcinus glacialis* и *Orcinus nana*, по-видимому, соответствуют мелкой рыбацкой форме С. К сожалению, биологических образцов от добытых советскими китобоями косаток не сохранилось,

поэтому точно установить соответствие с современными формами не представляется возможным.

1.3.1.2.Изменчивость социальных связей и структуры косяков

Социальное поведение является одним из ключевых механизмов, обеспечивающих адаптацию животных к условиям окружающей среды. Важной задачей исследований в этой области является изучение факторов, которые связаны с вариативностью социального поведения и социальных систем на уровне видов и популяций. Понимание этих факторов помогает глубже исследовать ультимативные и проксимальные механизмы, которые формируют и поддерживают различные социальные стратегии и системы. Это знание важно как для понимания эволюции социальных систем и поведения животных (например, Чабовский, 2006), так и для сохранения биологического разнообразия (например, Sukumar, 1991).

Зубатые киты (Odontoceti) представляют собой интересный объект для изучения изменчивости социального поведения, поскольку они обладают высокими когнитивными способностями и сложными формами социального взаимодействия, сравнимыми с приматами (Marino, 2002). Социальная структура зубатых китов является сложной и изменчивой системой, поддерживаемой широким спектром взаимодействий между индивидами (например, Mann et al., 2000). Информация о социальных связях в сообществах этих животных предоставляет богатый материал для анализа вариативности социального поведения и изучения факторов, влияющих на эту изменчивость. Уже накоплено значительное количество данных о межвидовой и межпопуляционной вариативности социальных систем и поведения для некоторых видов зубатых китов. Благодаря высокой пластичности представители одного и того же вида могут осваивать

различные экологические ниши и занимать разные местообитания, что иногда приводит к репродуктивной изоляции без пространственных барьеров. Различия в использовании ресурсов приводят не только к разнообразию стратегий охоты и освоения территории, но и к значительной изменчивости социальных отношений на популяционном уровне (Gowans et al., 2008). Изучение и анализ этих межпопуляционных различий является одним из методов исследования адаптивной эволюции поведенческих черт, включая социальное поведение и структуру популяций.

Зубатые киты, обладая высокой пластичностью социального поведения, также представляют особый интерес для исследования факторов внутривидовой изменчивости. Социальные системы многих видов зубатых китов можно отнести к типу «открытое сообщество» (fission-fusion society), в которых состав групп постоянно меняется, но все животные, обитающие в определенной акватории, регулярно взаимодействуют друг с другом, образуя сложные социальные сети и поддерживая целостность сообщества. Однако для некоторых видов, таких как косатка, характерна более стабильная социальная структура и группы с постоянным составом. В то же время уровень стабильности социальной структуры и прочности социальных связей может различаться у разных экотипов.

В данном исследовании мы рассматриваем факторы, связанные с вариативностью социальных контактов внутри популяции рыбоядных косаток. Социальная организация этих косаток характеризуется тем, что особи не покидают свои родные группы, формируя сложную многоуровневую систему взаимодействий, основанную на родственных связях.

Рыбоядные косатки формируют семейные группы, в которых все члены связаны по материнской линии и проводят вместе всю свою жизнь. По достижении половой

зрелости самцы и самки остаются в своей материнской группе, продолжая поддерживать связь с матерью. Семейные группы регулярно взаимодействуют друг с другом в рамках сообщества (Bigg et al., 1990; Matkin et al., 1999; Ivkovich et al., 2010).

Первое исследование социальной структуры рыбоядных косаток, использующее методику индивидуальной идентификации, было опубликовано в 1990 году (Bigg et al., 1990). Майкл Бигг и его коллеги, наблюдая косаток у берегов Британской Колумбии, выделили несколько уровней социальной организации:

1. Матрилинии – это группы близкородственных особей, которые постоянно держатся вместе. Матрилиния включает самку и 1-3 поколения её потомства обоих полов.
2. Сабподы (subpods) – это родственные матрилинии, которые проводят вместе более 95% времени. Сабподы могут включать от 1 до 3 матрилиний.
3. Племена (pods) – это группы родственных сабподов, которые проводят вместе более 50% времени.

Последующие наблюдения показали, что связи между матрилиниями и сабподами изменчивы и не всегда соответствуют системе, предложенной Биггом. В отдельные годы родственные группы проводят вместе почти всё время, а в другие годы они могут совсем не взаимодействовать (Ford & Ellis, 2000). Таким образом, социальные связи определяются не только степенью родства, как предполагалось изначально. Одним из факторов, влияющих на вариативность социальных связей в сообществе рыбоядных косаток Британской Колумбии, оказалось обилие их основной добычи – чавычи (*Onchorynhus chavycha*). В годы с низким обилием добычи, матрилинии и сабподы реже взаимодействуют (Foster et al., 2012). Это влияние, вероятно, связано с тем, что косатки тратят больше времени на поиск пищи и меньше – на социальные контакты. Однако,

несмотря на эту изменчивость, родственные группы проводят вместе значительно больше времени, чем неродственные (Parsons et al., 2009). Таким образом, обилие добычи является одним из факторов, влияющих на межгодовую изменчивость социальных связей. Вопросы о степени этой изменчивости и о других факторах, влияющих на социальные связи внутри популяций рыбоядных косаток, остаются актуальными для дальнейших исследований.

1.3.1.3. Искусственный интеллект (машинное обучение)

Машинное обучение (ML), являющееся классом методов искусственного интеллекта, особенно сверточные нейронные сети (CNN), часто используется как предпочтительная модель для обработки изображений. Машинное обучение доказало свою успешность в различных задачах (Krizhevsky et al., 2017), таких как классификация изображений (He et al., 2016), сегментация изображений (Long et al., 2015) и распознавание объектов (Redmon et al., 2016). Глубокие нейронные сети используются как инструмент в технике фотоидентификации различных видов морских млекопитающих, включая гладких китов (*Eubalaena spp.*) (Bogucki et al., 2019), горбатых китов (*Megaptera novaeangliae*) (Cheeseman et al., 2023; Wang et al., 2020), дельфинов-белобочек (*Delphinus delphis*) (Bouma et al., 2018), синих китов (*Balaenoptera musculus*) (Ramos-Arredondo et al., 2020), косаток (*Orcinus orca*) (Bergler et al., 2021) и афалин (*Tursiops truncatus*) (Thompson et al., 2019). Однако наиболее распространённым применением является индивидуальное распознавание, а не идентификация экотипа. Отличительными признаками рыбоядных (R-тип) и плотоядных (T-тип) косаток являются форма спинного плавника и седловидного пятна: у плотоядных косаток

спинной плавник обычно немного шире и более треугольной формы, а седловидное пятно обычно обширное и цельное, тогда как у рыбоядных плавники имеют более серповидную форму, а форма седловидного пятна весьма переменчива (Ford et al., 2000). Emmons et al. (2019) провели оценку различий между экотипами северо-восточной части Тихого океана, используя эллиптический Фурье-анализ. Однако этот алгоритм требует трудоемкой предварительной обработки изображений, что делает данный метод непрактичным. С другой стороны, алгоритмы машинного обучения демонстрируют значительный потенциал для целей идентификации. Однако создание эффективной модели машинного обучения с использованием традиционных методов оказалось сложной задачей из-за сложности алгоритмов и архитектуры глубоких сверточных нейронных сетей (CNNs) (Rawat & Wang, 2017). Прогресс технологий автоматического машинного обучения (AutoML) уменьшил эту проблему. AutoML упрощает создание моделей и повышает точность (Borkowski et al., 2019).

Навыки точной идентификации играют ключевую роль во многих биологических и экологических исследованиях, таких как каталогизация биоразнообразия в конкретной области (Pimm et al., 2014), мониторинг популяций исчезающих видов и картирование распространения видов в связи с воздействием изменения климата (Joly et al., 2014). Эти навыки выходят за рамки простой идентификации видов; они также способствуют различению особей одного и того же вида, а также идентификации экотипов, что помогает собирать информацию о различных аспектах популяций животных (Emmons et al., 2019; Frisch & Hobbs, 2007; Möcklinghoff et al., 2018; Qi et al., 2020; Schofield et al., 2008; Williams & Thomson, 2015). Ручная идентификация требует значительных усилий. Этот процесс начинается с маркировки и

сортировки фотографий и заканчивается окончательной идентификацией, что может занять много времени. Такие усилия обычно осуществляются экспертами, знакомыми с уникальными морфологическими особенностями, чтобы обеспечить наиболее точные результаты.

Однако широкое использование искусственного интеллекта в различных областях привело к появлению множества работ, предлагающих методы автоматизированной идентификации видов и распознавания индивидуальных особенностей (Bergler et al., 2021; Chen et al., 2020; Clapham et al., 2020; Weinstein 2018). Программы машинного обучения (ML), особенно платформы авто машинного обучения, становятся всё более удобными для пользователя, что позволяет исследователям без опыта в области компьютерных наук применять новейшие алгоритмы к своим наборам данных и решаемым задачам (Wäldchen & Mäder, 2018).

Недавние исследования успешно использовали глубокие нейронные сети для анализа животных на изображениях, что значительно продвинуло приложения в области охраны природы, биологии дикой природы и зоологии. Например, сверточные нейронные сети (CNNs) были использованы для идентификации различных видов на изображениях, полученных с фотоловушек (Willi et al., 2019). Авторы усовершенствовали этот подход, объединив CNNs с моделью гражданской науки, в рамках которой волонтеры вручную аннотируют изображения онлайн, тем самым сокращая объем ручного труда и время, затрачиваемое экологами. Кроме того, Norouzzadeh et al., (2018) исследовали возможность использования CNNs для автоматической идентификации, подсчета и описания животных на таких изображениях.

Индивидуальная идентификация животных основывается на отличительных признаках, которые позволяют отличить одно животное от другого внутри одного вида. Например, такие животные, как зебры, тигры и жирафы, имеют уникальные рисунки на шкуре, такие как полосы или пятна, что является преимуществом для распознавания животных на изображениях (Burghardt & Campbell, 2007; Cheema & Anand, 2017; Kumar & Singh, 2016). Эти уникальные метки позволяют более точно и надежно идентифицировать отдельных животных с помощью технологий распознавания изображений.

Кроме того, глубокое обучение играет важную роль в развитии идентификации растений, особенно в рамках цифровизации исторических коллекций и гербариев. Глубокое обучение может значительно улучшить рабочие процессы этих проектов, в которых хранится более 350 миллионов образцов растений по всему миру в 3000 гербариев в 165 странах (Willis et al., 2017). Эти учреждения занимаются крупномасштабными проектами по оцифровке, чтобы сделать коллекции более доступными и сохранить деликатные образцы. Например, портал iDigBio в США уже оцифровал более 1,8 миллиона образцов сосудистых растений, произрастающих в определённых геолокациях (Willis et al., 2017). Интеграция сверточных нейронных сетей (CNNs) с этими оцифрованными коллекциями, как ожидается, раскроет огромный потенциал этих таксономических хранилищ, улучшая классификацию и доступность для исследователей и общественности (Schuettelpelz et al., 2017).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Различение экотипов по морфологическим признакам с использованием машинного обучения

2.1.1. Сбор данных

Сбор данных проходил в северо-западной части Тихого океана с использованием различных методов в рамках нескольких научных проектов, проводившихся с 2000 по 2022 годы (Рис. 1). С 2002 по 2005 годы исследования охватывали прибрежную акваторию Восточной Камчатки, Курильских островов, острова Сахалин, Командорских островов и Чукотки, а в период с 2014 по 2016 - прибрежную акваторию восточной Камчатки, Курильских островов, Командорских островов и Охотского моря. Для этих исследований были использованы маломерные суда и яхты в рамках Российского проекта по изучению местообитаний китообразных (RCHP). Кроме того, в анализ вошли данные экспедиций Проекта по изучению косаток Дальнего Востока России (FEROP) в трех местах: в Авачинском заливе, на Командорских островах и Чукотке. В это время лагерь базировался на суше, в море выходили каждый день, когда позволяли погодные условия. Для фото-идентификации использовались фотографии только левой стороны косаток, на которых были зафиксированы особенности спинного плавника и седловидного пятна. Для съемки использовались несколько цифровых камер Canon (Canon EOS 1D, Canon EOS 5D и Canon EOS 7D).



Рис. 1. Карта мест, где проводили сбор данных (фотографий). Зеленые круги - рыбоядный экотип косаток (R-тип), красные треугольники — плотоядный экотип (Т-тип).

2.1.2. Идентификация экотипов

Идентификация экотипов косаток в полевых условиях была основана на различиях в форме спинного плавника и седловидного пятна (Baird & Stacey, 1988; Emmons et al., 2019; Filatova et al., 2015a). Фотографировали группы, которые были хорошо известны по долгосрочному исследованию FEROP (Проект по изучению косаток на Дальнем Востоке России), в ходе которого экотипы были ранее определены на основании морфологии, поведения, наблюдений за охотой на определенные виды добычи и подтверждены генетическим анализом (Filatova et al., 2015a). Для неизвестных групп экотип определяли с использованием комбинации морфологических и поведенческих признаков. При просмотре фотографий, сделанных во время встречи, у некоторых косаток в группе обнаруживали четкие, специфичные для экотипа особенности, что позволяет легко выявить принадлежность к определённом экотипу; в таких случаях вся группа может быть отнесена к рыбадным или плотоядным косаткам из-за социальной и генетической изоляции косаток разных экотипов (Ford et al., 2000; Hoelzel et al., 2007; Miller et al., 2010). Таким образом, если рыбадная косатка была идентифицирована по наличию открытого седловидного пятна (Рис. 2г), все косатки в группе могут быть отнесены к R-типу (Baird & Stacey, 1988), в то время как закрытое, крупное седловидное пятно и резко треугольный спинной плавник указывают на принадлежность к плотоядным косаткам (Emmons et al., 2019) (Рис. 2). Для подтверждения принадлежности к определённом экотипу были собраны образцы биопсии, и проведен их генетический анализ (Parsons et al., 2013). Для более подробной информации об идентификации экотипов см. Filatova et al., (2019). В этом исследовании рыбадные косатки будут обозначаться как R-тип, а плотоядные косатки — как Т-тип.

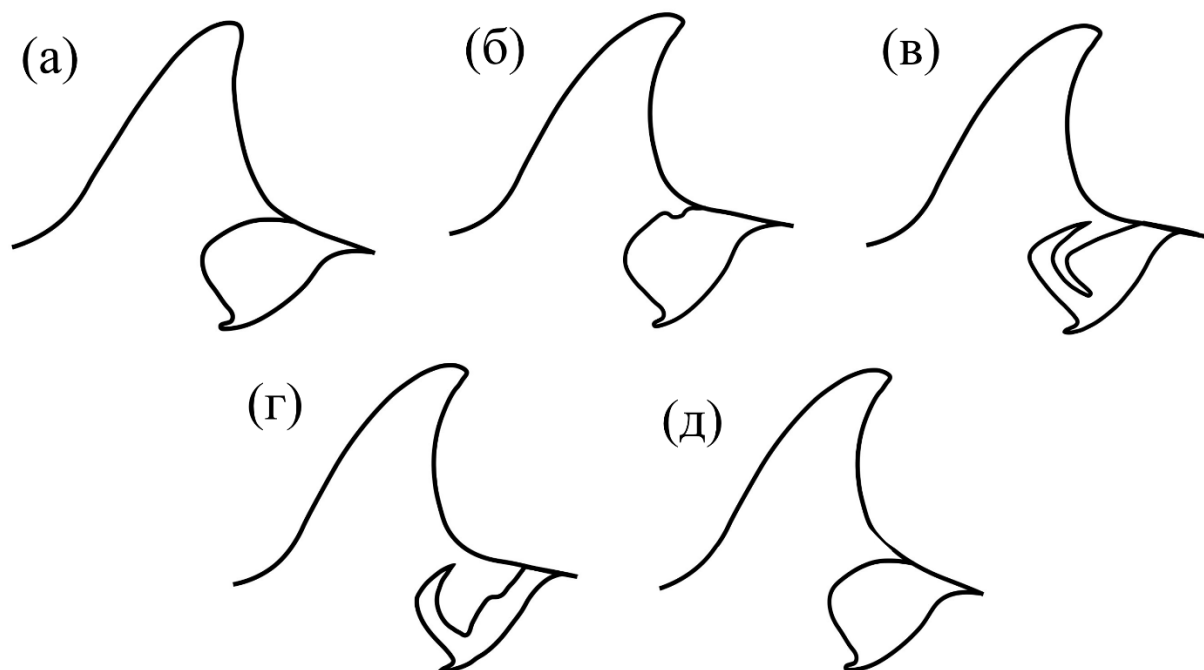


Рис. 2. Варианты форм седловых пятен и спинных плавников у (а) плотоядных косаток (Т-тип) и (а, б, в, г, д) рыбацких косаток (R-тип).

2.1.3. Обработка фотографий

Качество фотографий, использованных для обработки, оценивалось по следующим параметрам: четкость, угол съемки и расстояние до косатки. На фотографии должно было быть хорошее освещение, без теней. Животные должны быть сняты при хорошем фокусе камеры и расположены параллельно плоскости камеры. Любые фотографии, содержащие помехи, такие как блики, отвлекающий фон или брызги воды, которые могли скрыть интересующую часть тела животного, были исключены (Рис. 3). На всех фотографиях в кадр попадали как спинной плавник, так и седловидное пятно, хотя на многих из них была видна лишь часть седловидного пятна. Фотографии, на которых было более одного животного, а также фотографии одного и того же животного, сделанные с интервалом менее одной секунды, были исключены из анализа (Рис. 3). После отбора фотографии были обрезаны с целью центрирования объекта с

использованием ACDsee Photo Studio Ultimate и отредактированы в Photoshop CC для корректировки яркости и контрастности, после чего были преобразованы в черно-белый формат для минимизации отвлекающих факторов цвета. Анализ проводился с использованием исключительно фотографий самок и «других» (others). Самцы, детеныши и молодые особи были намеренно исключены. Под термином «другие» ("others") подразумеваются особи, у которых отсутствует характерное удлинение спинного плавника взрослых или подросших самцов. Мы не анализировали фотографии самцов, так как количество качественных снимков самцов Т-типа было слишком мало для включения в анализ. Всего для анализа было использовано 1084 фотографии (по 542 для каждого экотипа). На фотографиях рыбоядных косаток (R-тип) было представлено 250 особей, а на фотографиях плотоядных косаток (Т-тип) — 197 особей.

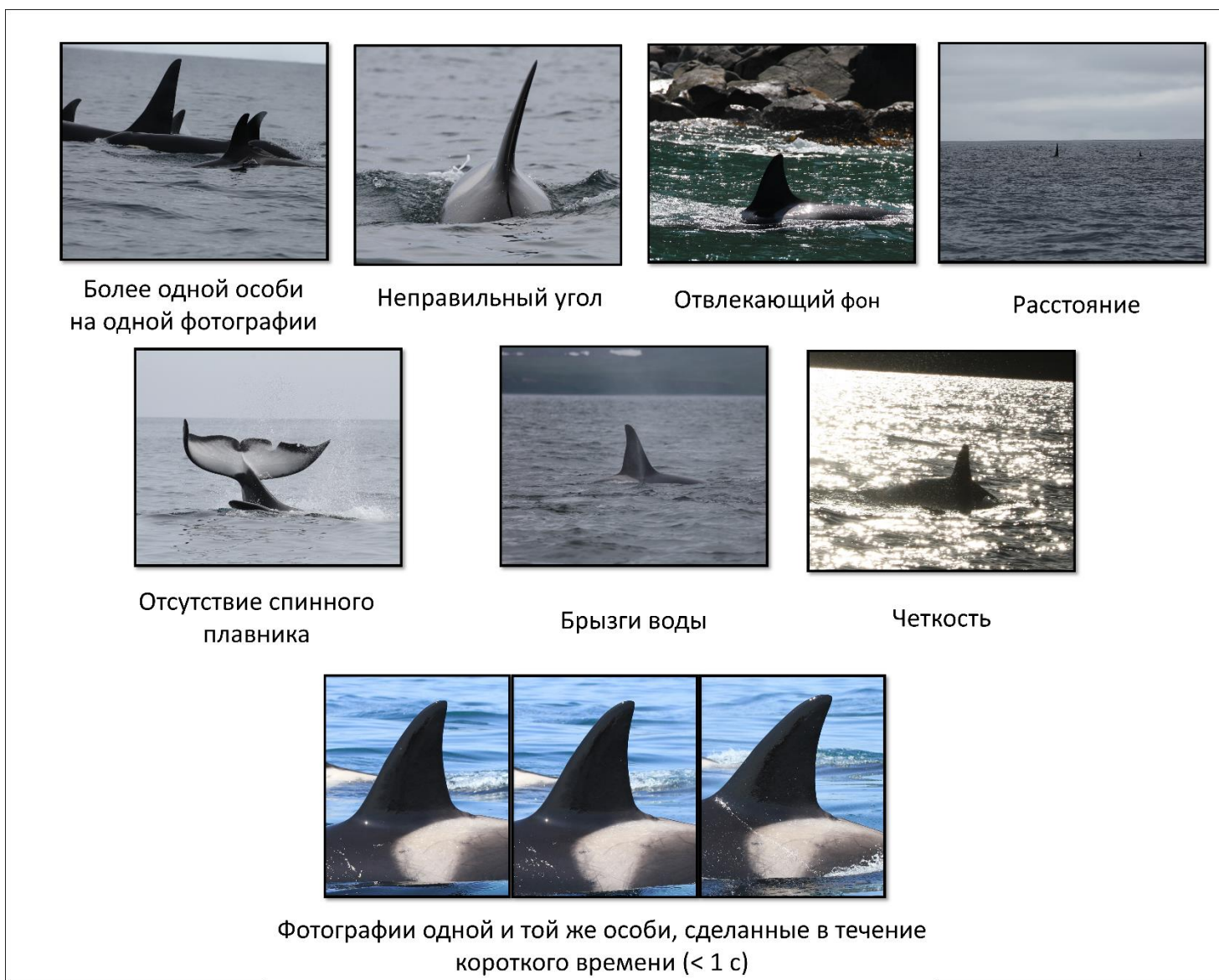


Рис. 3. Примеры фотографий, исключённых в процессе отбора.

2.1.4. Машинное обучение (ML)

После обрезки и редактирования выбранных фотографий модель была реализована с использованием двух платформ машинного обучения: Edge Impulse и Google Cloud AutoML. Edge Impulse — это бесплатная онлайн-платформа, предназначенная для упрощения процесса сбора данных и обучения моделей глубокого обучения. Модель обучалась с использованием обучения с учителем, которое является самым распространённым типом в машинном обучении и обычно применяется для таких задач, как классификация фотографий. Для контролируемого обучения используют размеченные наборы данных для обучения алгоритмов предсказанию результатов и распознаванию шаблонов (Nasteski, 2017). Процесс работы с платформой Edge Impulse включал несколько этапов:

1. Создание набора данных: обрезанные и отредактированные фотографии были загружены на платформу Edge Impulse с соответствующими метками групп (в нашем случае «R-тип» или «Т-тип»).
2. Разделение набора данных: фотографии были разделены таким образом, что 80% из них использовались на этапе обучения, а 20% были зарезервированы для тестирования, чтобы ни одна из фотографий, использованных в процессе обучения, не попала в тестовый набор.
3. Выбор модели: на платформе Edge Impulse предлагается несколько вариантов машинного обучения, подходящих для задачи классификации. Мы использовали рекомендованную для нашего случая модель: архитектура нейронной сети MobileNetV2 96x96 0.35 (финальный слой: 16 нейронов, 0.1 dropout).
4. Обучение модели: в процессе обучения модель учится связывать извлеченные из фотографий признаки с правильными метками («R-тип» или «Т-тип»). Мы

использовали рекомендованные настройки: количество циклов обучения — 80 циклов, скорость обучения — 0.0005. По завершении обучения платформа предоставляет результаты (точность, полнота, отзыв и другие метрики) для оценки производительности модели.

5. Оценка модели: после обучения модель оценивается с использованием оставшихся 20% фотографий, чтобы определить, способна ли она эффективно различать фотографии R-типа и T-типа.

Практически те же процедуры были проведены в Google Cloud AutoML Vertex AI с учётом некоторых особенностей, характерных для этой платформы. Google Cloud AutoML представляет собой сервис, который позволяет обучать и развёртывать модели машинного обучения. Мы приняли стандартные настройки разделения набора данных: 80% фотографий каждого экотипа использовались для обучения, 10% — для валидации, а остальные 10% — для тестирования модели. Была выбрана оптимизация модели с более высокой точностью, а лимит на обучение был установлен на уровне 8 часов.

Кроме того, чтобы убедиться, что результат работы нашей модели не является случайным, а её способность различать спинные плавники экотипов R-типа и T-типа действительно основана на морфологических различиях между ними, мы обучили другую модель, используя рандомизированные группы. Фотографии обоих экотипов были перемешаны, а затем случайным образом разделены на две группы (группа 1 и группа 2), каждая из которых содержала равное количество фотографий от обоих экотипов. Эти рандомизированные группы также были загружены на обе платформы с использованием модели. Использовались те же фотографии и те же настройки.

2.2. Социальная структура Различия в социальных связях между экотипами касаток

2.2.1. Место и сроки сбора материала

Материал был собран в рамках проекта по исследованию касаток на Дальнем Востоке России (Far East Russia Orca Project, FEROP). Работа проходила у юго-западного побережья острова Беринга на Командорских островах в летние месяцы (с мая по сентябрь). В этой работе использовались данные о касатках R-типа, собранные в период с 2013 по 2021 год. Кроме того, данные о касатках T-типа были собраны в Авачинском заливе на Камчатке в период с 2002 по 2022 год. Остров Беринга находится на территории охраняемых вод Командорского государственного природного биосферного заповедника. Командорские острова (54.93° N, 166.53° E) расположены на западной оконечности Алеутских островов, окружённые Беринговым морем и Тихим океаном. Исследование проводили на лодках, на которых выходили в море каждый день, когда позволяли погодные условия. Полевые лагеря, из которых осуществлялись выходы, находятся в бухте Полуденная на западном побережье острова Беринга (54.98° N, 166.18° E) и в бухте Вилучинская Авачинского залива (52.62° N, 158.496° E) (Рис. 4).

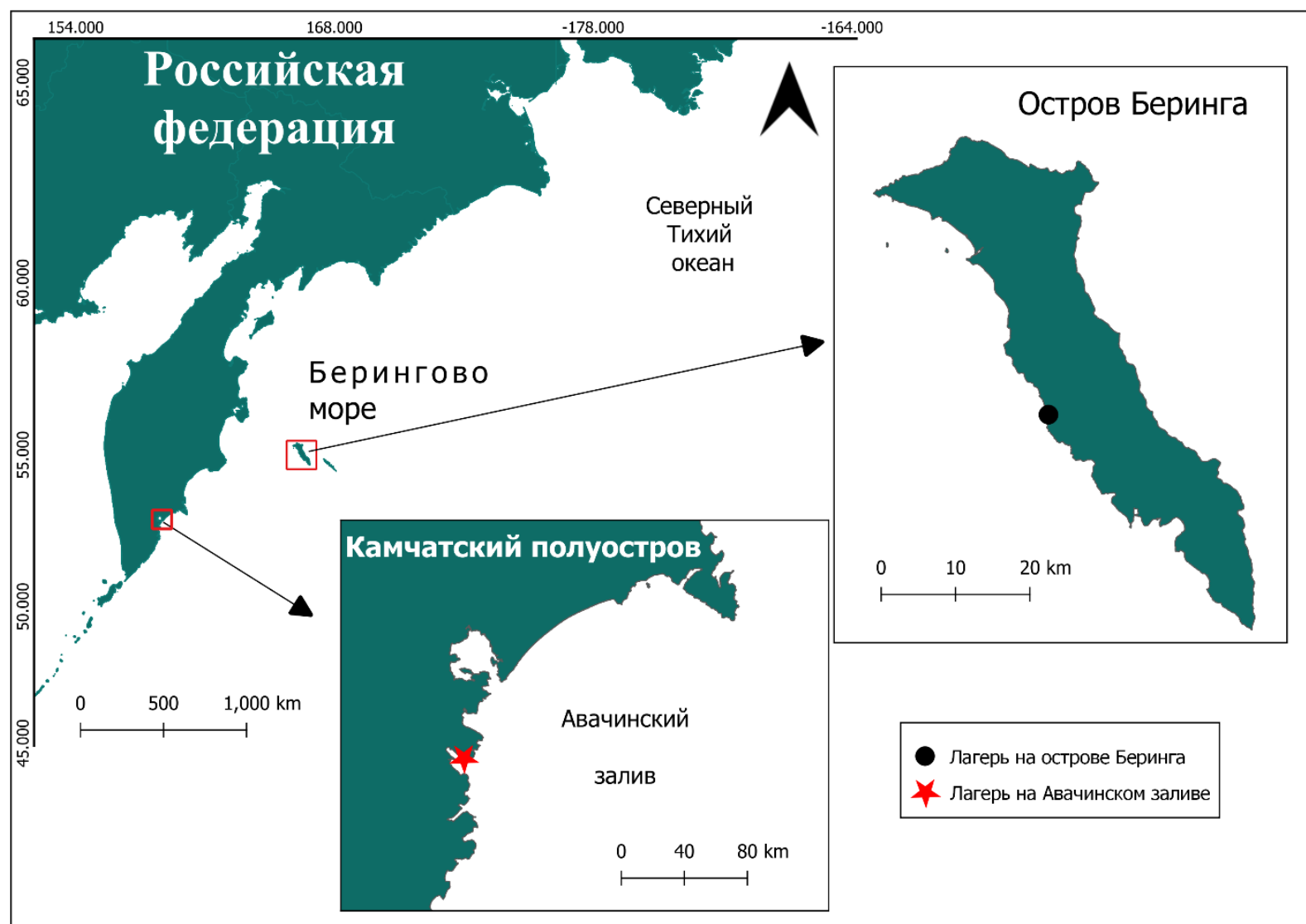


Рис. 4. Карта районов исследований: Авачинский залив и остров Беринга. Карта была построена с использованием QGIS 3.16.

2.2.2. Методика сбора материала

В Авачинском заливе работа в море проводилась с использованием надувных лодок длиной 4–5 метров с подвесными моторами. Зона исследования, доступная для лодки, простиралась вдоль берега от ворот Авачинской бухты на севере до Лиственничной бухты на юге, охватывая около 60 км. На Командорских островах в период с 2008 по 2010 годы использовали надувные лодки различной длины (4,5–5,2 метра), а затем использовалась катер длиной 7,6 метра. Фотосъёмка для последующей фотоидентификации косаток проводилась с использованием цифровой фотокамеры Canon EOS 1D с объективом Canon EF с фокусным расстоянием 100–400 мм.

Для описания моделей ассоциации косаток в полевых условиях мы выделяли группы. Группой считалась совокупность косаток, находящихся на расстоянии менее трёх корпусов друг от друга, перемещающихся в одном направлении и демонстрирующих схожую активность. Одиночные особи, которые держались на значительном расстоянии от других косаток, рассматривались как отдельные группы.

При обнаружении косаток мы подходили к группе так, чтобы оказаться с левого бока от животных, на расстояние 20–50 метров и следовали параллельным курсом, стремясь запечатлеть каждое животное в группе. Обычно фотосъёмка одной группы занимала от 10 до 20 минут, после чего мы переключались на следующую группу. Минимальная продолжительность работы с одной группой составляла менее одной минуты, а максимальная — один час. Таким образом, мы переходили от одной группы к другой, с целью зафиксировать все группы, находящиеся в исследуемой акватории. Во время работы с группой фиксировали количество особей и их половозрастной состав.

2.2.3. Методика анализа данных

Идентификация отдельных косаток проводилась на основе высококачественных фотографий левой стороны животного с использованием метода фотоидентификации (Bigg et al., 1990). В процессе фотоидентификации учитывались различные естественные особенности: форма седловидного пятна, контуры и размеры спинного плавника, выемки на плавнике, а также шрамы и царапины на теле. Для обработки фотографий использовали программы ACDSee Photo Studio Ultimate 2019 и Adobe Photoshop CC. Идентификацию некоторых детенышей в возрасте примерно до 3 лет (до момента четкого проявления седловидного пятна) проводили с учетом идентификации их матери и по форме заглазничного пятна. В большинстве случаев детенышей можно было идентифицировать исключительно по их естественным меткам. Каждое животное получило уникальный идентификационный номер.

2.2.4. Выделение половозрастных категорий

Для каждого года каждой особи присваивался определённый половозрастной статус на основе личных наблюдений и описаний, приведённых в литературе. При определении половозрастных категорий мы ориентировались на размеры животных относительно друг друга, а также на форму и размеры спинных плавников относительно размера тела (Bigg et al., 1990; Olesiuk, 1990; Christensen, 1984).

- 1) “Другие” ("others") – особи неопределённого возраста и пола – к данной категории относятся особи, соответствующие по размеру взрослым самкам. Сюда включаются половозрелые самки без детёнышей, молодые неполовозрелые самки, молодые неполовозрелые самцы, а также старые самки, утратившие репродуктивные функции.

- 2) Молодые самцы – молодые половозрелые самцы – косатки, которые превосходят по размеру взрослых самок, и выделяются более высокими и треугольными спинными плавниками. У молодых самцов спинной плавник по отношению к размеру тела больше, чем у взрослых самок.
- 3) Взрослые самцы – самцы, у которых рост спинного плавника завершился по достижении максимальных размеров. Отношение длины спинного плавника к ширине его основания (HWR) составляет 1,6–1,8.
- 4) Взрослые самки – самки с детёнышами – особи, соответствующие размерам взрослых самок, которых постоянно сопровождает детёныш (новорожденный или маленький подросток).
- 5) Новорожденные и подростки – новорожденные, детёныши, маленькие подростки – косатки наименьших размеров. Новорожденные характеризуются самыми малыми размерами тела и спинного плавника, а также окраской с выраженным жёлтым оттенком, который сохраняется до 1–1,5 лет, и отсутствием седловидного пятна. Детёныши в возрасте от 1–1,5 до 3 лет уже не имеют жёлтого оттенка, их размеры больше, чем у новорожденных, но меньше, чем у детёнышей старше 3 лет; в возрасте от 2 до 3 лет у детёнышей начинает проявляться седловидное пятно. Маленькие подростки в возрасте от 3 до 5 лет крупнее, чем детёныши до 3 лет, при этом седловидное пятно уже сформировано, его окраска немного светлее, чем у тела, но темнее, чем у взрослых животных. Спинные плавники маленьких подростков обычно более вытянуты, чем у новорождённых и детёнышей, а их размеры относительно размеров тела больше, чем у животных младшего возраста.

- 6) Большие подростки – по достижении 4–5 лет рост косаток замедляется, что затрудняет определение их возраста. К этой категории относятся косатки, размеры которых больше, чем у маленьких подростков, но меньше, чем у молодых половозрелых самок.

2.2.5. Анализ ассоциаций между особями

Оценка частоты взаимодействий между особями является одним из методов изучения структуры и интенсивности социальных связей (Whitehead, 2008). Под социальным контактом подразумевалось совместное присутствие особей в группе. Частоту контактов для каждой диады оценивали с использованием стандартного индекса связи Simple Ratio Index (SRI) (Ginsberg, Young 1992). Значения индекса SRI варьируют от 0 до 1. Рассмотрим, как рассчитывался индекс связи для оценки частоты контактов между особями “a” и “b” на уровне групп:

$$SRI = \frac{X}{X + Y_{ab} + Y_a + Y_b}$$

где X – число наблюдений, когда особь “a” и особь “b” были зарегистрированы в одной группе, Y_{ab} – число наблюдений, когда особь “a” и особь «b» были зарегистрированы в разных группах, Y_a - число дней, когда была зарегистрирована только особь “a”, Y_b – число дней, когда зарегистрирована только особь “b”.

Значения индекса SRI были рассчитаны с помощью программы SOCPROG 2.9 (Whitehead, 2009), которая широко используется в исследованиях социальной организации китообразных и других млекопитающих (Gowans et al., 2001; Eisfeld, 2003).

В результате анализа были созданы матрицы значений индексов связи SRI для каждой диады. Максимальное значение индекса связи SRI_{max} показывает, сколько времени особь “a” проводила с “предпочитаемой” для контакта особью “b” (Whitehead

2008). В данном исследовании особь “b” обозначалась как “лучший друг”. Таким образом, значения SRI_{max} отражали частоту контактов особи с её “лучшим другом”.

Само по себе значение индекса SRI несёт информацию о частоте контактов между особями, но не указывает на случайность связей. Даже если особи часто взаимодействуют и их индекс связи высок, это не обязательно свидетельствует о стабильности связи и предпочтении контактов друг с другом, например, в популяциях, где все особи случайно контактируют друг с другом. Чтобы оценить случайность контактов между косатками в данной выборке, был использован тест на предпочтение-избегание, основанный на процедурах бутстрепа (Whitehead, 2008). При этом генерируется определённое количество искусственных выборок на основе реальных данных. Состав групп изменяется случайным образом так, что количество особей в группе и число встреч с каждой остаются неизменными (трансформация Мэнли-Брэйдера) (Whitehead, 2008). Для всех выборок рассчитываются следующие параметры: среднее значение индекса SRI, стандартное отклонение, процент ненулевых значений индексов, среднее ненулевое значение индекса, стандартное отклонение ненулевых значений индекса. Затем оценивается достоверность различий этих параметров между реальной и искусственными выборками. Более высокие значения стандартного отклонения (SD) и коэффициента вариации (CV) в реальной выборке по сравнению с искусственными свидетельствуют о наличии стабильных долговременных связей. Для исследования было сгенерировано 10000 искусственных выборок с 1000 изменений в каждой.

В данном исследовании была использована методика анализа социальных связей, подробно описанная разработчиком программы Socprog (Whitehead, 2009).

2.2.6. Разделение популяции

Популяция была разделена на группы с использованием алгоритма Ньюмана (Newman, 2006), основанного на собственных векторах, для максимизации модулярности (Q) с целью выявления социальных кластеров в сети ассоциаций. Социальный кластер — это группа особей в популяции, которые более тесно связаны друг с другом по сравнению с остальными членами сообщества, что указывает на наличие сильных социальных связей внутри этой группы. Этот метод основан на расчёте связей, которые соединяют различные сообщества, их удалении и повторении процедуры, что приводит к последовательному разделению всей сети (Newman, 2004). Количество получаемых сообществ определяется на основе того деления, которое имеет лучший коэффициент модулярности, максимизируя значения ассоциаций внутри одного сообщества и минимизируя значения ассоциаций между членами разных сообществ (Newman, 2004). Коэффициент $\geq 0,3$ считается показателем эффективного разделения (Whitehead, 2008). Коэффициент модулярности рассчитывается как разница между долей связей внутри сообщества и ожидаемым значением, если бы сеть была случайной (Newman, 2004). Коэффициент вычисляется по формуле:

$$Q = \frac{\sum_{ab} \alpha_{ab} \delta(C_a, C_b)}{\sum_{ab} \alpha_{ab}} - \frac{\sum_{ab} \hat{\alpha}_{ab} \delta(C_a, C_b)}{\sum_{ab} \hat{\alpha}_{ab}},$$

где α_{ab} — индекс ассоциации между особями a и b , и $\hat{\alpha}_{ab}$ — ожидаемый индекс ассоциации между теми же двумя особями при случайной ассоциации. Кроме того, $\delta(C_a, C_b)$ равно 1, если a и b принадлежат одному кластеру, или 0, если они не принадлежат.

2.2.7. Анализ сети

График социальной сети рыбоядных и плотоядных косаток был построен с использованием алгоритма ForceAtlas2 (Jacomy et al., 2014) в программе Gephi (Bastian

et al., 2009). Статистический анализ сети выполнен с использованием программы SocProg, а использованные показатели (определены в Whitehead, 2008) включают:

- Сила социальных связей (количество связей) (Strength)- (количество связей) — это измеряет количество связей или ассоциаций, которые имеет каждая особь в социальной сети (Barrat et al. 2004).
- Мера влиятельности (Eigenvector centrality) — это мера не только того, насколько хорошо узел связан с другими узлами, но и насколько хорошо связаны его связи. Таким образом, для высокого значения eigenvector centrality узел должен иметь относительно сильные связи с другими узлами, которые, в свою очередь, имеют относительно сильные связи.
- Охват (Reach) — это мера косвенной связанности, которая для бинарной сети определяется как количество узлов, находящихся на расстоянии двух или менее шагов.
- Коэффициент кластеризации (Clustering Coefficient) — это мера того, насколько хорошо связи особи связаны друг с другом. В данном случае используется матричное определение коэффициента кластеризации для взвешенных сетей, предложенное Holme et al. (2007).
- Связность (Affinity): Связность особи — это мера силы её связей, взвешенная по индексу ассоциации между ними. Она отражает, как часто и насколько тесно некоторые особи взаимодействуют друг с другом со временем. Таким образом, особь с высокой связностью имеет относительно сильные ассоциации с особями, обладающими высокой силой связей.

2.3. Различия в питании экотипов косаток

Материалы, использованные в данной работе, были собраны в ходе экспедиций, проведенных в различных районах Дальнего Востока России. Экспедиции на Камчатке, Чукотке, в северной части Охотского моря и на западном побережье острова Беринга (Командорские острова) осуществлялись в рамках Дальневосточного проекта по косатке (FEROP), на Северном и Северо-западном лежбищах северных морских котиков на острове Беринга – в рамках экспедиции КамчатНИРО, а в западной части Охотского моря – в рамках экспедиции Института проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН. Места сбора данных показаны на Рис. 1. В большинстве случаев экспедиционные группы располагались в полевых лагерях на берегу, а выходы в море для наблюдений за китообразными производились на небольшой моторной лодке (4–7 м) в светлое время суток. Исключение составляют наблюдения за косатками, поедавшими останки малого полосатика в Карагинском заливе, а также за животными, атаковавшими ларг в Тауйской губе. Они были выполнены в рамках исследовательских рейсов (в Карагинском заливе – на 10-метровой яхте, в Тауйской губе – на 14-метровом катере). Однако во всех этих случаях непосредственная работа с косатками также осуществлялась с небольшой моторной лодки.

2.3.1. Регистрация фактов охоты

В данном исследовании под охотой косаток на определенный вид добычи подразумевалась исключительно успешная охота, при которой были визуально зафиксированы убийство жертвы и ее поедание, либо наблюдались остатки поедаемой добычи (например, куски мяса, жира, внутренности, чешуя), либо добыча была обнаружена в желудке косатки. В данном исследовании не учитывались случаи, когда косатки находились в непосредственной близости от морских млекопитающих или

скоплений рыбы и демонстрировали поведение, схожее с охотой, но убийство и поедание добычи достоверно зафиксированы не были.

2.3.2. Генетический анализ

Генетический анализ был выполнен членами команды Дальневосточного проекта по косатке "FEROP" в Кабинете методов молекулярной диагностики Института проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН.

2.3.3. Определение вида рыбы по чешуе

После успешной охоты косаток на рыбу исследовательская команда собирала фрагменты добычи, в том числе чешую, которая использовалась для идентификации вида. Определение вида рыбы по чешуе проводилось членами команды членами команды Дальневосточного проекта по косатке "FEROP"

ГЛАВА 3. РАЗЛИЧЕНИЕ ЭКОТИПОВ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МАШИННОГО ОБУЧЕНИЯ

3.1. Результаты

3.1.1. Платформа (Edge Impulse)

Модель на платформе Edge Impulse была обучена с использованием 80% (434) фотографий для каждого экотипа, оставшиеся 20% (108) были специально выделены для тестирования. После этапа обучения модель достигла точности в 90,8% (Табл. 1А и Рис. 5а). В ходе тестирования она успешно идентифицировала 91,7% фотографий косаток R-типа и точно распознала 94,4% фотографий косаток Т-типа. В целом, модель достигла точности в 93,06%. Кроме того, модель не смогла идентифицировать 5,6% фотографий R-типа и 2,8% фотографий Т-типа, которые были классифицированы как неопределенные. Это могло быть связано с различными факторами. Например, некоторые фотографии, содержащие признаки, не являющиеся явно характерными для какого-либо одного класса, вместо этого содержали атрибуты нескольких классов. Проблема могла возникнуть и просто из-за качества фотографий (Табл. 1А и Рис. 5Б). Рандомизированные группы показали, что модели было трудно различать две случайно составленные группы. В этом случае она достигла точности в 51,1% на этапе обучения и 7,48% при тестировании модели (Табл. 1Б и Рис. 6).

3.1.2. Платформа (Google Cloud AutoML Vertex AI)

На платформе Google Cloud 10% фотографий были использованы в качестве набора для валидации, чтобы уточнить и улучшить производительность обучения модели, обеспечивая её готовность к этапу тестирования. После завершения обучения модель использовала тестовый набор (10%) для предоставления окончательных метрик оценки. Модель достигла средней точности 98,17%, измеренной по площади под кривой

precision-recall (Area under Precision-Recall Curve, AuPRC) (Рис. 7А). Точность (Precision) представляет собой показатель правильности модели в идентификации конкретного класса (R-типа или Т-типа). Он гарантирует, что фотография, классифицированная как R-тип (или Т-тип), действительно является R-типом (или Т-типом). Полнота (Recall) измеряет способность модели захватывать все экземпляры данного класса, не пропуская их. Показатель AuPRC демонстрирует, насколько хорошо модель сбалансировала точность и полноту при различных порогах. Когда показатель AuPRC высок, это означает, что модель эффективно и точно классифицирует фотографии косаток на R-тип и Т-тип (Рис. 7А и 7Б). Матрица ошибок на Рис. 8 показывает, где происходят ошибки классификации и как часто модель предсказывает правильный класс. Более того, классификация рандомизированных групп на платформе Google Cloud AutoML показала, что модель не смогла различить две группы (Рис. 7В, 7Г и 8Б). Эти результаты подтверждают точность модели машинного обучения на платформе Google Cloud.

Таблица 1. Результаты обучения и тестирования модели Edge Impulse для групп экотипов (фотографии R-типа и T-тип) (а) и рандомизированных групп (б).

(a)			R-тип	T-тип	Неопределено	Точность
Группы экотипов	Обучение	R-тип	85.7%	14.3%		
		T-тип	4.5%	95.5%		90.8%
		F1 score	0.90	0.91		
	Тестирование модели	R-type	91.7%	2.8%	5.6%	
		T-type	2.8%	94.4%	2.8%	93.06%
		F1 score	0.94	0.96		

(a)			Группа 1	Группа 2	Неопределено	Точность
Рандомизированные группы	Обучение	Группа 1	51.9%	48.1%		
		Группа 2	49.5%	50.5%		51.10 %
		F1 score	0.5	0.53		
	Тестирование модели	Группа 1	8.3%	13.9%	77.8%	
		Группа 2	17.0%	6.6%	76.4%	7.48%
		F1 score	0.92	0.93		

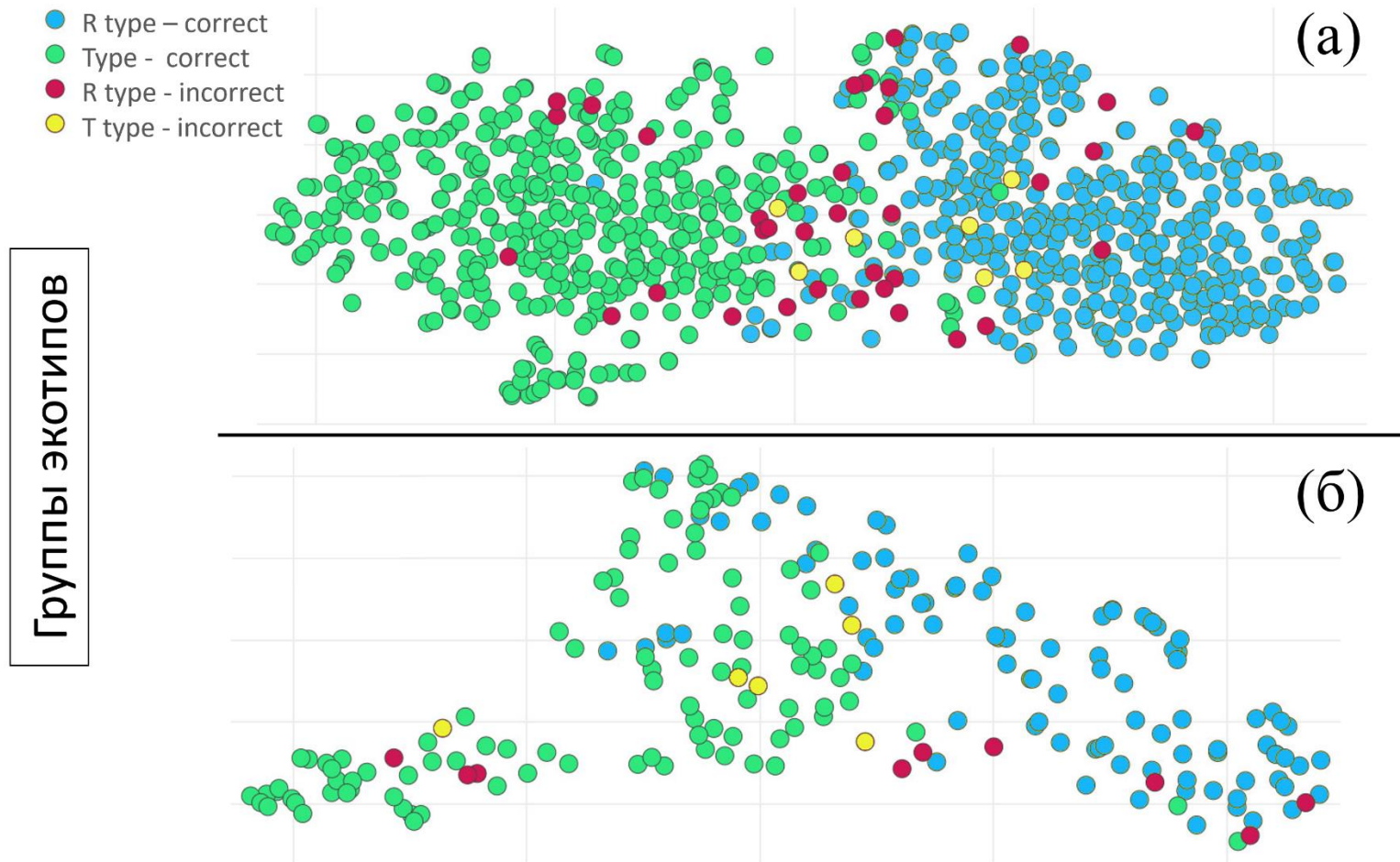


Рис. 5: Данные, использованные в модели для этапа обучения (а) и тестирования модели (б). Точки, выделенные синим и зеленым цветом, классифицированы правильно; точки, выделенные красным и желтым цветом, классифицированы неверно (диаграммы экспортированы с платформы Edge Impulse).

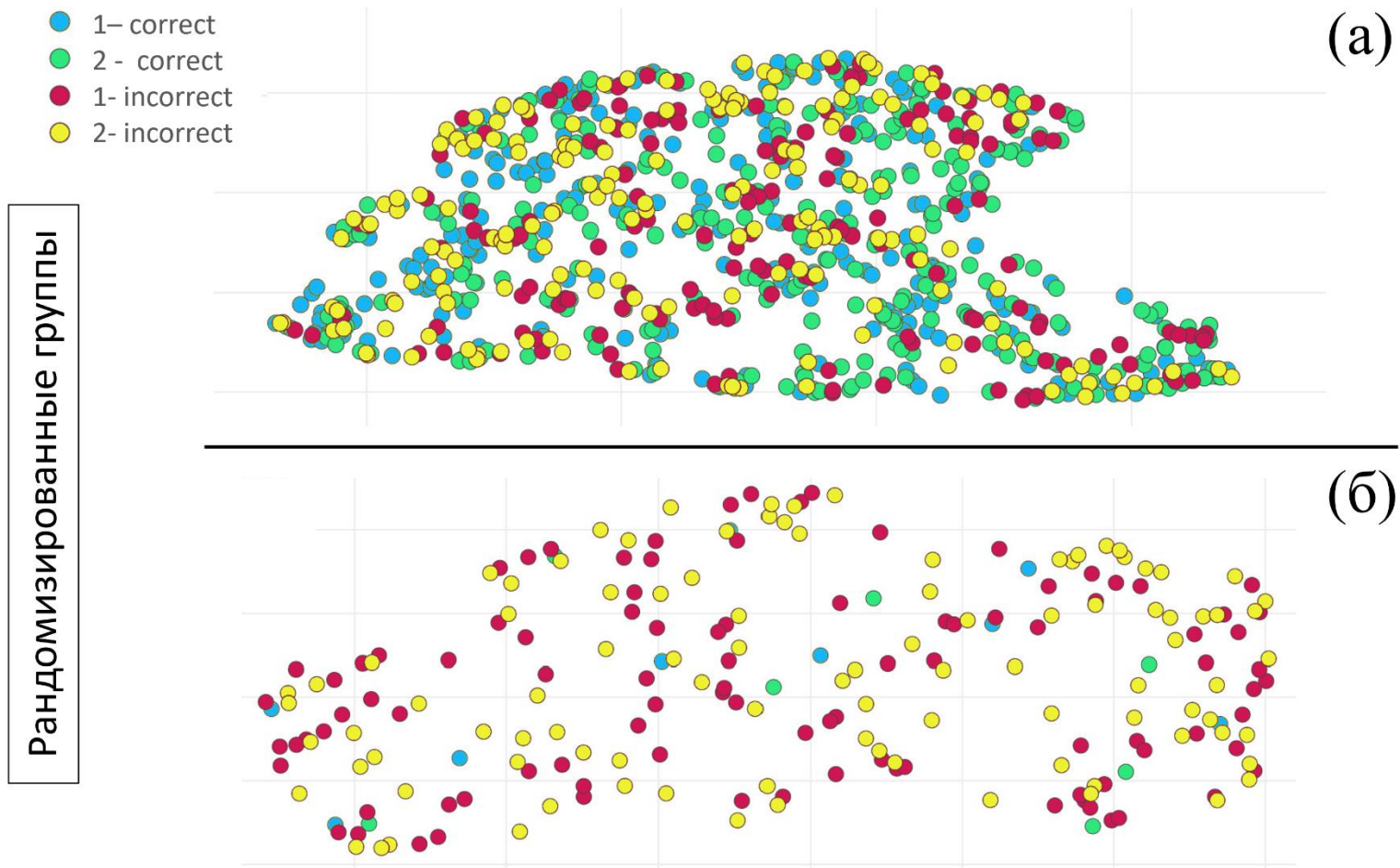


Рис. 6: Данные, использованные в модели для рандомизированных групп на этапе обучения (а) и тестирования модели (б).

Точки, выделенные синим и зеленым цветом, классифицированы правильно; точки, выделенные красным и желтым цветом, классифицированы неверно (диаграммы экспортированы с платформы Edge Impulse).

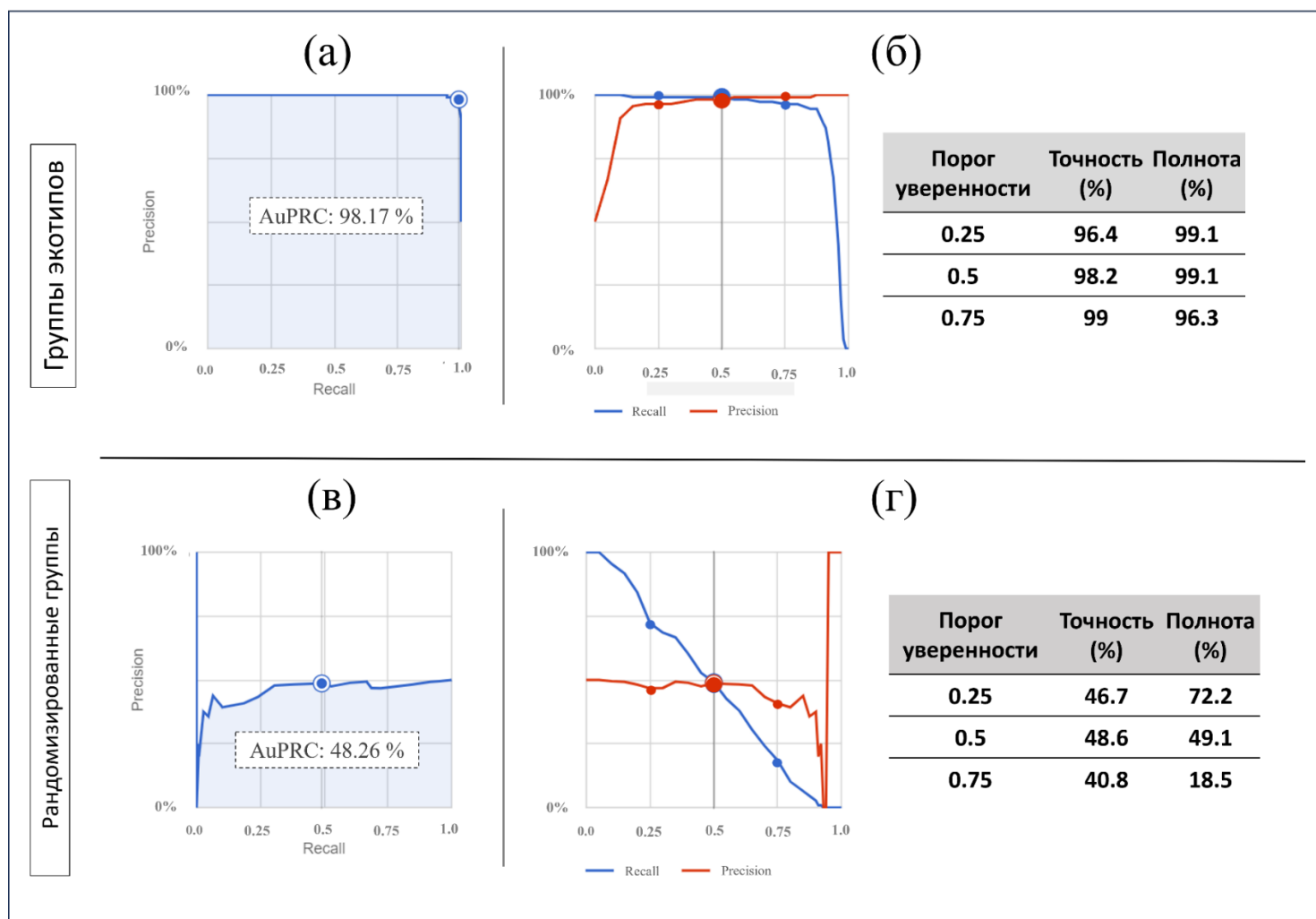


Рис. 7: Оценка модели AutoML для групп экотипов (фотографии R-типа и Т-типа) (а) и рандомизированных групп (в).
 Площадь под кривой Precision-Recall (AuPRC); Кривая Precision-Recall в зависимости от порога достоверности (б и г)
 (диаграммы и значения экспортированы с платформы Google Cloud AutoML).

(a)	
True label	Predicted label
	R type T type
R type	96% 4%
T type	0% 100%

(б)	
True label	Predicted label
	group1 group2
group1	20% 80%
group2	24% 76%

Рис. 8: Матрица ошибок на платформе Google Cloud AutoML отображает количество случаев, когда модель успешно классифицировала каждую метку (синим цветом), и те случаи, когда метки классифицировались неверно (серым цветом) на фотографиях R-типа и T-типа (а) и в рандомизированных группах (б) (диаграммы экспортированы с платформы Google Cloud AutoML).

3.2. Обсуждение

Точность моделей на обеих платформах, Edge Impulse и Google Cloud AutoML Vertex AI, оказалась высокой, что свидетельствует об их успешной работе. Несмотря на относительно небольшой набор данных (1084 фотографии: 542 для каждого экотипа), не включающий самцов, детенышей и молодых особей, обученные модели смогли распознать и выучить шаблоны и признаки, отличающие фотографии косаток R-типа от фотографий T-типа, что позволило их классифицировать.

Это исследование согласуется с выводами (Wäldchen & Mäder, 2018; Weinstein, 2018), что машинное обучение предоставляет мощную альтернативу для классификации изображений с целью различения экотипов, видов и даже подвидов. С другой стороны, исследование, использовавшее эллиптический анализ Фурье для различения экотипов косаток, достигло лишь 70% точности для контуров спинного плавника и 58% точности для контуров седловидного пятна (Emmons et al., 2019). Это демонстрирует сложности, с которыми сталкиваются подходы, задействующие искусственный интеллект, при достижении высокой точности в дифференциации морфологических признаков.

Различные модели машинного обучения смогли классифицировать виды комаров, несмотря на значительное межвидовое сходство и внутривидовое разнообразие (Park et al., 2020). Было отмечено, что модели глубокого обучения достигли высокой точности классификации, используя морфологические характеристики, аналогичные тем, которые применяют эксперты при классификации. Различные исследования использовали тот же подход для различения разнообразных типов организмов, включая птиц, насекомых, рыб, растений и беспозвоночных (Табл. 2). Кроме того, алгоритмы машинного обучения доказали свою эффективность в других исследовательских областях, где требуется классифицировать изображения, например, в медицине. Платформа Google Cloud

AutoML использовалась для различения двух подтипов рака легких (Zeng & Zhang, 2020) и для выявления инвазивной протоковой карциномы молочной железы (Borkowski et al., 2019).

Использование искусственного интеллекта (ИИ) для обнаружения этих различий служит объективной валидацией, помогая убедиться, что наблюдаемые исследователями различия не являются лишь предположениями или субъективными интерпретациями, и имеет потенциал для достижения аналогичной или даже более высокой точности. Обе платформы для классификации изображений (Edge Impulse и Google Cloud AutoML) сработали эффективно и адекватно представили результаты, с незначительными различиями, которые не повлияли на общий результат. Однако Google Cloud AutoML и другие аналогичные сервисы, такие как Amazon Web Services (AWS) и Microsoft Azure, бесплатны только в пределах определенных лимитов. Превышение этих лимитов ведёт к необходимости денежных затрат, тогда как платформа Edge Impulse полностью бесплатна и не имеет ограничений.

Многие авторы предлагали рассматривать косаток R-типа и T-типа как разные виды или подвиды (Baird & Stacey, 1988; Morin et al., 2010; Morin et al., 2024; Reeves et al., 2004). Эти два экотипа социально и генетически изолированы (Filatova et al., 2015a; Hoelzel et al., 2002; Hoelzel et al., 2007; Miller et al., 2010; Morin et al., 2024; Riesch et al., 2012). Настоящее исследование поддерживает дифференциацию этих экотипов, подтверждая стабильные морфологические различия между ними. Очевидно, что различие между рыбадными (R-тип) и плотоядными (T-тип) косатками следует учитывать при проведении исследований численности, оценке влияния человека или изучении других биологических аспектов. На Дальнем Востоке России

предпринимаются усилия для оценки различий между двумя экотипами косаток в целях их охраны (Filatova et al., 2015a). Охранные мероприятия могут быть более эффективными, если внутривидовые группы будут выделены в качестве отдельных подвидов или видов (Storin, 2006). В этом отношении управление всеми косатками в конкретном регионе как единой управленческой единицей неприемлемо, поскольку оно не учитывает отличительные экологические и биологические характеристики этих животных.

Текущее исследование ясно демонстрирует, что эти различия существуют и их наличие может быть подтверждено с использованием инструментов машинного обучения, что означает, что они реальны, объективны и надежны.

Таблица 2: Некоторые статьи, в которых использовался искусственный интеллект для различения организмов. Указана средняя точность модели, которая показала наилучшие результаты. Статьи упорядочены по дате публикации. Сокращение N/A означает, что данные о точности отсутствуют.

Литература	Таксоны	Средняя точность (%)	Модель искусственного интеллекта
Present study	killer whale ecotypes	90.19	Auto ML (Edge Impulse)
		98.17	Auto ML (Google Cloud ML)
Chen et al. (2014)	Млекопитающие тропических лесов	38.30	Сверточная нейронная сеть (CNN)
Hernández-Serna & Jiménez-Segura, (2014)	Рыбы	91.65	Искусственные нейронные сети (ANNs)
	Растения	92.87	
	Бабочки	93.25	
Marburg & Bigham, (2016)	Бентические беспозвоночные и рыбы	88.00	Сверточная нейронная сеть (CNN)
Qin et al., (2016)	Рыбы	98.60	Сверточная нейронная сеть (CNN)
Villon et al., (2016)	Рыбы коралловых рифов	65.40	Глубокая нейронная сеть (DNN)
Park et al., 2020	Комары-векторы	97.00	Сверточные нейронные сети (CNNs)
Jang & Lee, 2021	Попугаи (виды и подвиды)	96.60	Глубокая нейронная сеть (DNN)
De Nart et al., 2022	Подвиды медоносных пчел	N/A	Сверточные нейронные сети (CNNs)

ГЛАВА 4. РАЗЛИЧИЯ В СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ РЫБОЯДНЫМИ И ПЛОТОЯДНЫМИ ЭКОТИПАМИ КОСАТОК

4.1. Результаты

4.1.1. Рыбоядные косатки (R-типа)

4.1.1.1. Ассоциации между особями (R-типа)

Количество особей, идентифицированных ежегодно в период с 2013 по 2021 годы, значительно варьировалось (Рис. 9). Наибольшее количество было зарегистрировано в 2013 и 2015 годах, 348 и 361 особь соответственно. В 2014 и 2017 годах наблюдалось заметное снижение, с наименьшими показателями идентификации — 122 и 109 особей. Несмотря на эти колебания, усилия по идентификации оставались относительно стабильными в период с 2016 по 2021 годы. К концу 2021 года было идентифицировано в общей сложности 1278 особей, при этом 84,35% (1078 особей) были встречены только один или два раза в течение периода исследования (Рис. 9). На Рис. 10 показано накопительное количество уникальных рыбоядных косаток, идентифицированных в период с 2013 по 2022 годы. Он иллюстрирует, как количество идентифицированных особей увеличивалось со временем, отражая прогресс мониторинга и усилия по идентификации в этот период. В анализе использовались только те особи, которые были встречены 2 раза и более, как рекомендовано Whitehead (2008). В результате в анализ была включена 398 особь. С использованием программы SOCPROG 2.9 и индекса ассоциации Simple Ratio Index (SRI) были рассчитаны значения индексов ассоциации между особями. Среднее максимальное значение индекса ассоциации составило 0,82 (SD = 0,24). У 358 косаток (89,95%) максимальное значение индекса ассоциации было 0,5 и выше. У 229 (57,54 %) косаток максимальное значение индекса ассоциации составляло

1,00. Лишь у 12 (3.02 %) косаток максимальное значение индекса ассоциации было ниже 0,25 (Рис. 11, Приложение 1).

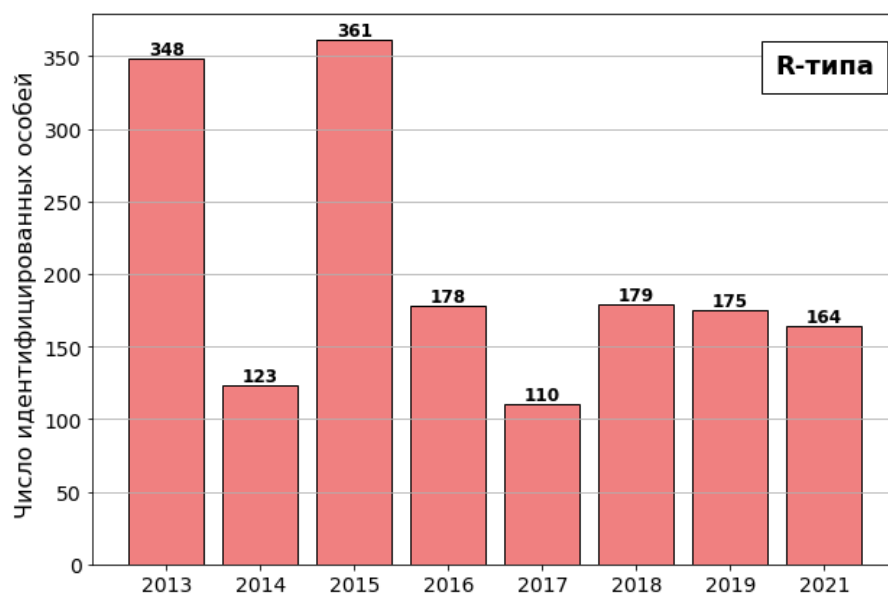


Рис. 9. Число идентифицированных рыбоядных косаток в период исследования с 2013 по 2021 годы.

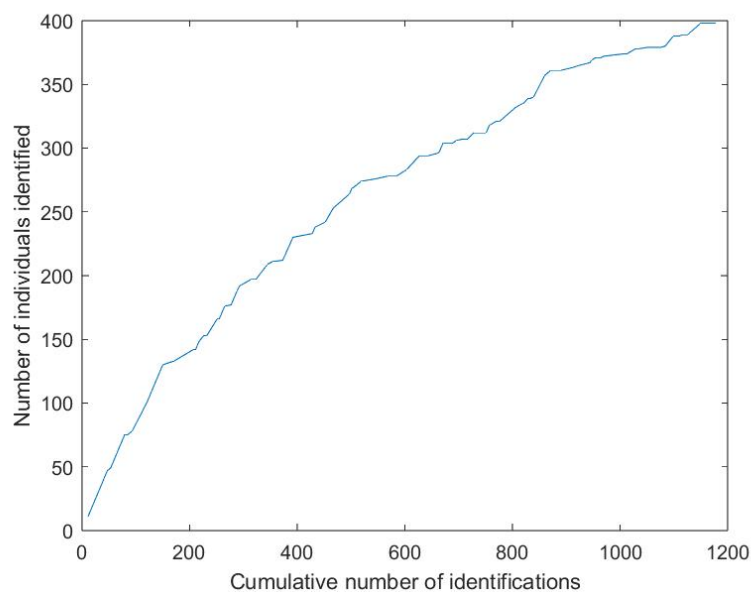


Рис. 10. Накопительная кривая идентифицированных рыбоядных косаток с 2002 по 2022 годы (график экспортирован из программы Socprog 2.9). Number of individuals identified – Число идентифицированных особей, Cumulative number of identifications – Накопительное количество идентификаций

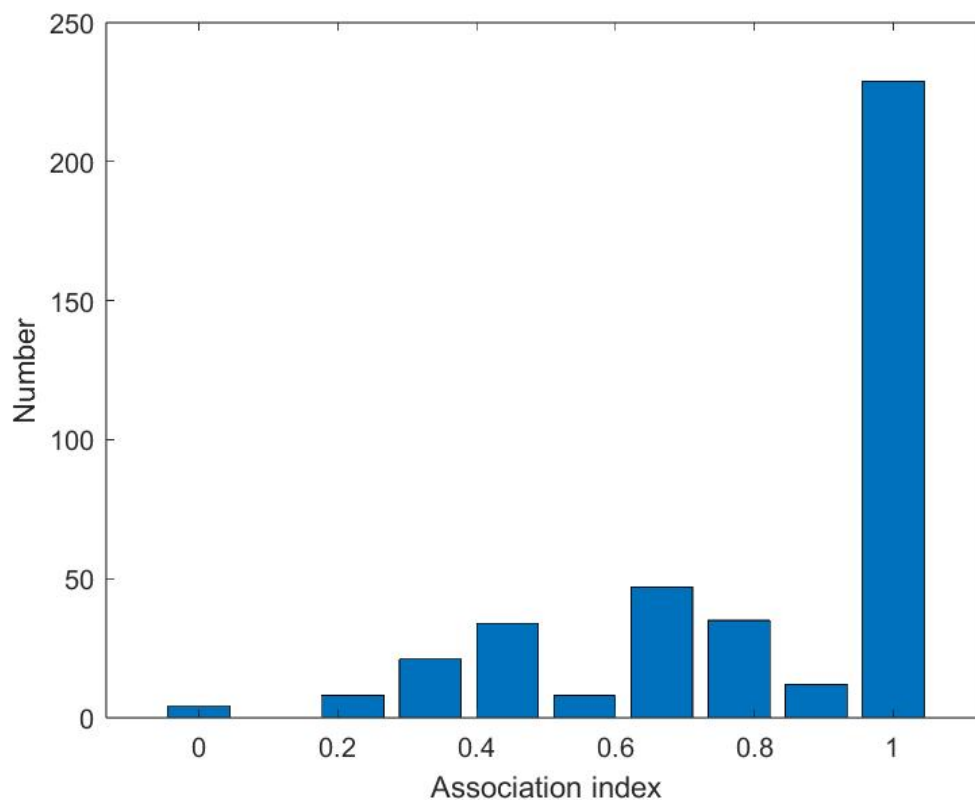


Рис. 11. Распределение максимальных значений индекса ассоциации для рыбацких косаток (график экспортирован из программы SOCPROG 2.9). Number – Число, Association индекс – Индекс ассоциации

4.1.1.2. Разделение популяции (R-типа)

Изначально средний размер группы был рассчитан для всех особей (1167 косаток), включая тех, которые были встречены менее двух раз. Средний размер группы для всех особей составил 9,56 ($SD = 12,01$). Модульность данного разделения достигла 0,938, что свидетельствует об эффективном разделении популяции на социальные кластеры.

Далее, кластерный анализ, проведенный с использованием модульности сообществ для особей, которые были встречены два раза и более, разделил популяцию на 39 социальных кластеров разного размера и полового состава (Рис. 12). Модульность этого разделения составила 0,888, что также указывает на успешное структурирование популяции на социальные кластеры. Размер каждого кластера варьировался от 1 до 27 косаток, со средним значением 10,21 ($SD = 6,76$) косаток. При этом один из кластеров (кластер 4) включал одну косатку, а 9 кластеров содержали 5 и менее особей. Остальные кластеры включали от 6 до 27 косаток (Рис. 12).

Индекс ассоциации значительно варьируется между кластерами, что указывает на разнообразие социальных связей внутри популяции. Примечательно, что 10 кластеров из 39 демонстрируют самые высокие индексы ассоциации, равные 1,0, что свидетельствует о сильных социальных связях внутри этих групп. В отличие от них, кластер 4 не имеет индекса ассоциации, так как состоит только из одной косатки. В целом, все кластеры, кроме кластера 4, имеют индекс ассоциации 0,58 и выше (Рис. 13).

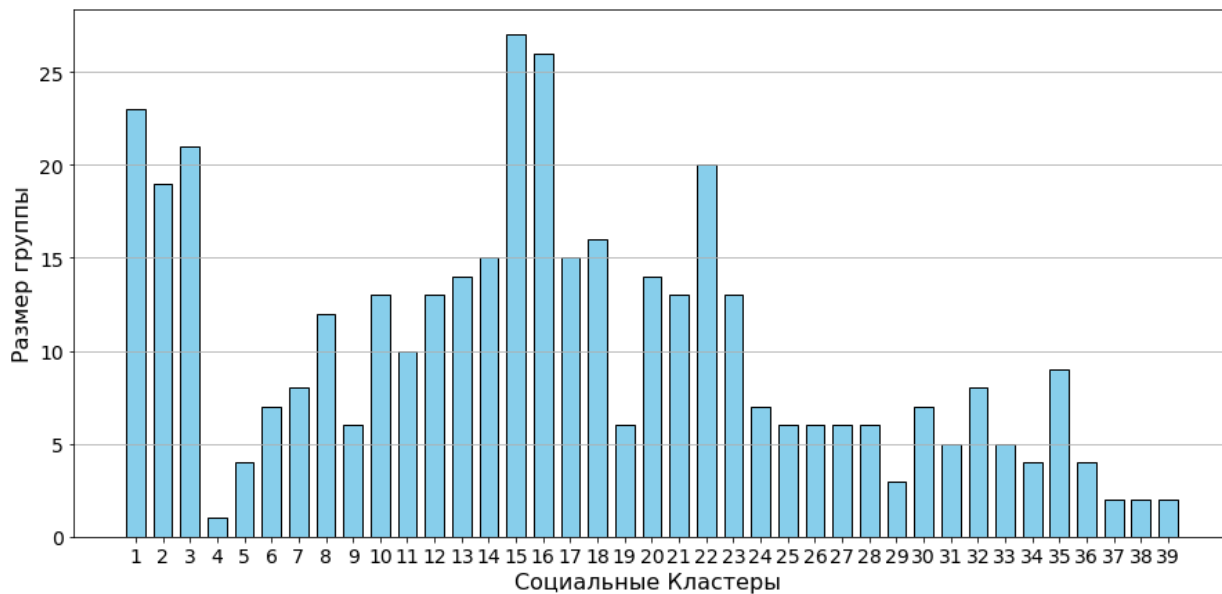


Рис. 12. Распределение особей по социальным кластерам для рыбадных косаток.

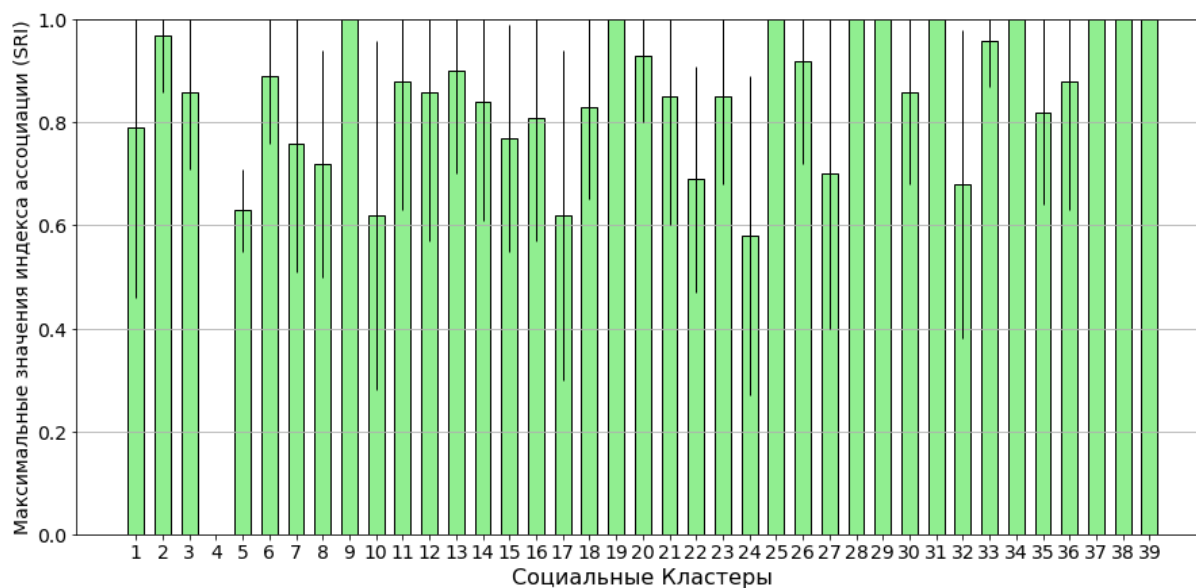


Рис. 13. Максимальные значения индекса ассоциации (SRI) рыбадных косаток в пределах социальных кластеров.

4.1.1.3. Тесты на предпочтение-избегание ассоциаций (R-типа)

Тесты на предпочтение-избегание с использованием перестановок показали значительную поддержку неслучайных ассоциаций. Другими словами, наблюдаемые отношения или ассоциации статистически значимы, а не являются результатом случайных совпадений. Результаты указывают на то, что в популяции рыбоядных косаток существуют значительные предпочтительные ассоциации между отдельными особями. Стандартное отклонение реальных данных выше, чем случайных данных, при уровне значимости $P = 0.0000$, а коэффициент вариации (CV) реальных данных превышает CV случайных данных, с уровнем значимости $P = 0.0010$. Это указывает на то, что сила ассоциаций в реальных данных значительно варьируется по сравнению с случайными данными, что свидетельствует о наличии очень сильных ассоциаций у некоторых диад, в то время как у других ассоциации слабые или отсутствуют (Табл. 4, Приложение 3). В ходе анализа было выявлено 198 значимых диад при двустороннем уровне значимости 0.05. Все значимые диады демонстрируют предпочтительные ассоциации. Например, диады CO041 и CO039, CO41 и CO040 выделяются значениями P , близкими к 1, что указывает на сильные и значимые ассоциации, а индекс ассоциации составляет 1.00, что означает, что они всегда наблюдались вместе при присутствии (Приложение 5).

Таблица 4. Тесты на предпочтение-избегание неслучайных ассоциаций среди рыбоядных косаток (R-типа). Статистические показатели тестов согласно Whitehead (2008). SRI — индекс ассоциации по простому отношению. Значения P рассчитываются как доля случаев, когда статистические показатели тестов с перестановками оказываются более экстремальными, чем реальный статистический показатель теста.

	Реальное значение	Среднее (случайное)	(Реальное> Случайное)	Значение P
Mean	0.01167	0.01071	(10000/10000)	P = -
SD (SRI)	0.08470	0.06999	(10000/10000)	P = 0.0000 (Good test for preferred associations)
CV (SRI)	7.25808	6.53737	(10000/10000)	P = 0.0010 (Recommended test for preferred associations)

4.1.1.4. Анализ сети (R-типа)

Изображение социальной сети рыбоядных косаток (Рис. 14) демонстрирует кластерную структуру, где каждый кластер выделен отдельным цветом. Толщина линий отражает величину индекса ассоциации между особями.

Статистический анализ подкрепляет визуализацию, предоставляя количественные оценки социальной структуры популяции рыбоядных косаток (Табл. 5). Средняя сила социальных связей составляет 4.63 (SD = 2.46) и Средняя Связность групп 5.00 (SD = 2.09). 21 из 39 кластеров, демонстрируют высокую плотность внутрикластерных связей (средняя Сила социальных связей и Связность групп более 5; см. Приложение 8). Эти группы характеризуются высокой социальной связанностью и стабильностью. В отличие от этого, кластеры 29, 37, 38 и 39 характеризуются низкой плотностью внутрикластерных связей (средняя Связность групп составляет 2 или менее; см. Приложение 8), что свидетельствует о слабой социальной связанности внутри этих групп. Корреляция между силой социальных связей и связностью групп оказалась сильной и положительной (0.8711), что свидетельствует о значительном влиянии силы связей на стабильность социальных групп (Табл. 5, Приложение 6).

Таблица 5. Средние значения и коэффициенты корреляции для статистических показателей анализа сети у рыбоядных косаток. Значения в круглых скобках () представляют стандартные отклонения соответствующих сетевых статистик.

Статистика анализа сети Индекс ассоциации = SRI					
	Сила социальных связей	Степень влиятельности	Охват	Коэффициент кластеризации	Связность групп
Средние значения	4.63 (2.46)	0.01 (0.05)	27.50 (27.82)	0.51 (0.22)	5.00 (2.09)
Коэффициенты корреляции					
Сила по коэффициенту кластеризации: 0.0592					
Сила по связности: 0.8711					

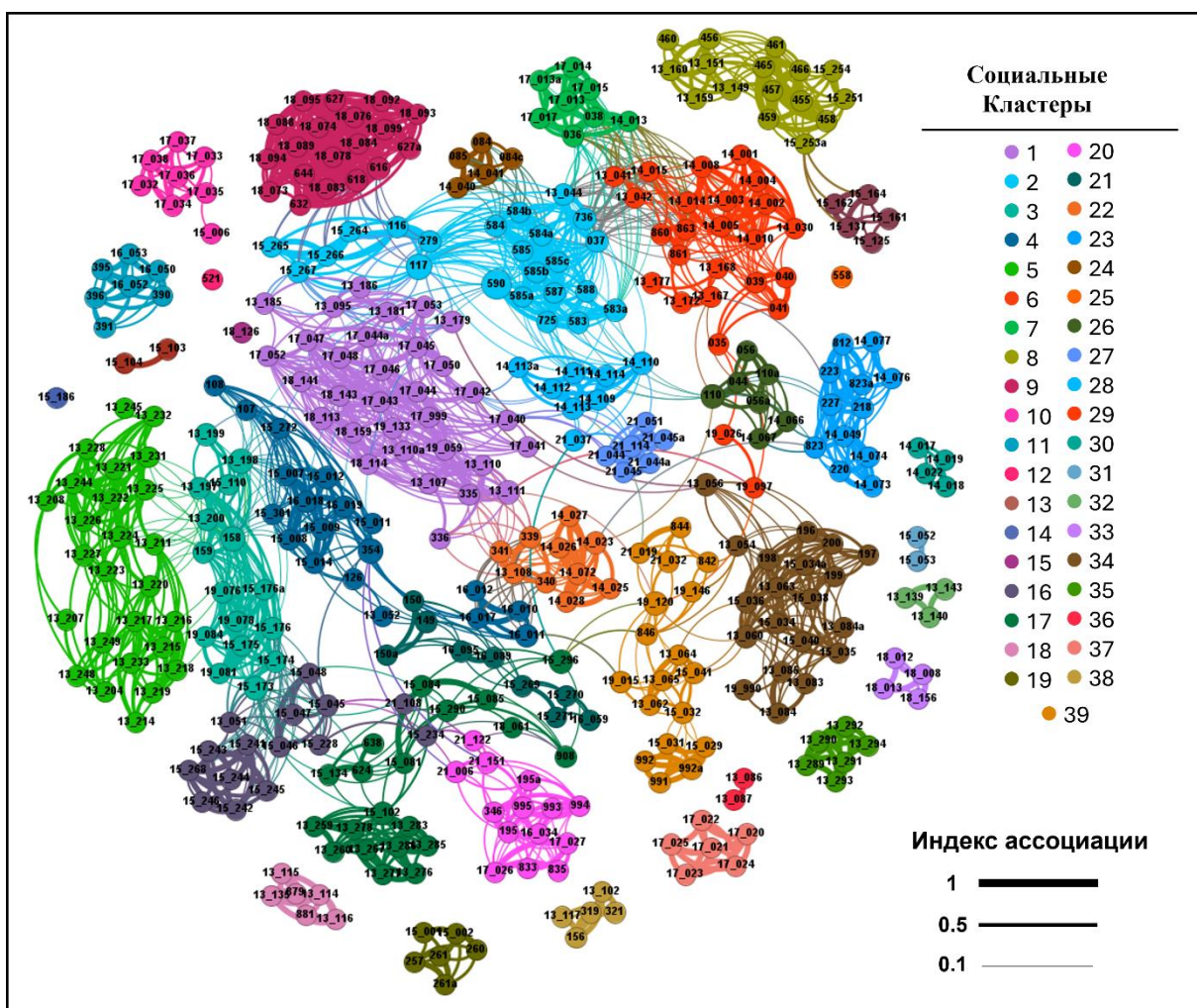


Рис. 14. Социальная сеть, показывающая ассоциации между рыбацкими косатками. Отдельные особи представлены узлами (цветными кругами), а ассоциации — рёбрами (линиями) между узлами. Цвета обозначают социальные кластеры, а рёбра взвешены по индексу ассоциации простого отношения (SRI). Префикс "CO" был исключён из меток отдельных особей (например, особь CO035 обозначена как "035"). График выполнен с использованием алгоритма ForceAtlas2 (Jacomy et al., 2014) в программе Gephi (Bastian et al., 2009).

4.1.2. Плотоядные косатки (Т-типа)

4.1.2.1. Ассоциации между особями (Т-типа)

Что касается плотоядных косаток в Авачинском заливе, то годовое количество особей, идентифицированных в период с 2002 по 2022 годы, значительно варьировалось (Рис. 15). К концу 2022 года было идентифицировано в общей сложности 138 особей, при этом 92,02% (127 особей) были встречены только один или два раза в течение исследуемого периода. Накопительная кривая идентифицированных плотоядных косаток показывает устойчивое увеличение числа идентифицированных особей с течением времени (Рис. 16).

В анализе использовались только те особи, которые были встречены 2 раза и более, как рекомендовано Whitehead (2008). С использованием программы SOCPROG 2.9 и индекса ассоциации Simple Ratio Индекс (SRI) были рассчитаны значения индексов ассоциации между особями. В Авачинском заливе было включено 27 особей, и среднее максимальное значение индекса ассоциации составило 0,77 (SD = 0,32). У 22 косаток (81,5%) максимальное значение индекса ассоциации было 0,5 и выше. У 16 (59,3 %) косаток максимальное значение индекса ассоциации составляло 1,00. Лишь у 5 (18,5 %) косаток максимальное значение индекса ассоциации было ниже 0,25 (Рис. 17, Приложение 2).

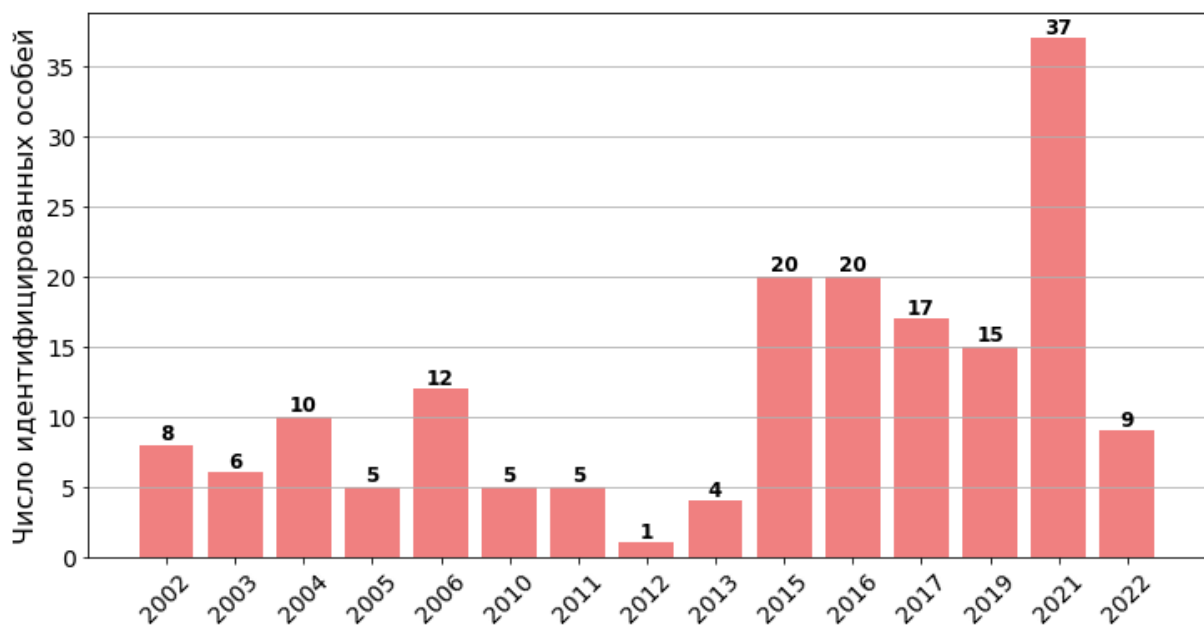


Рис. 15. Число идентифицированных плотоядных косаток в Авачинском заливе.

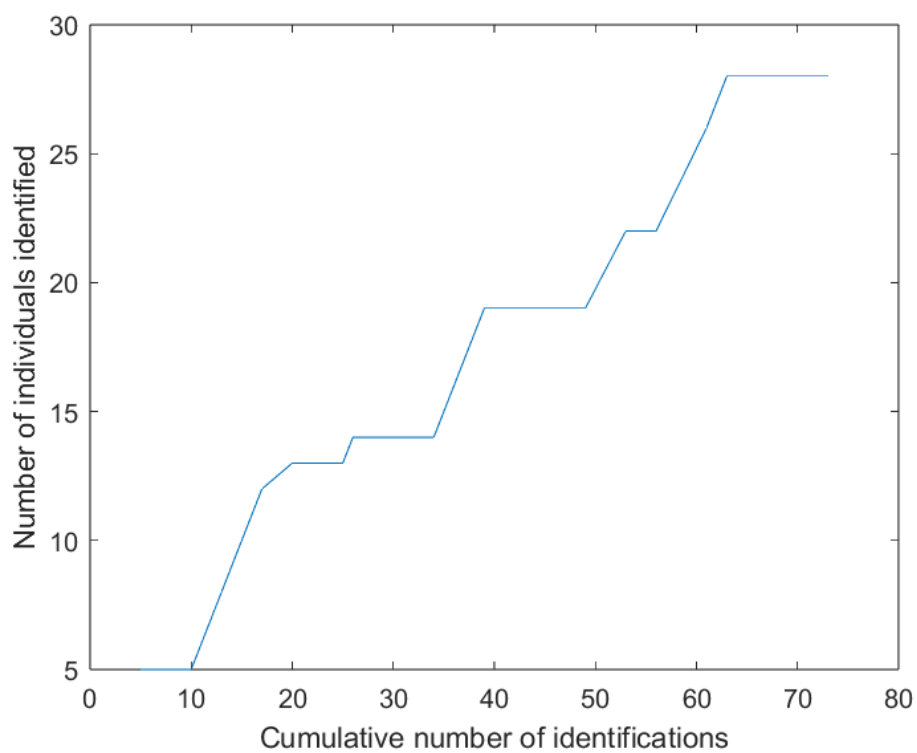


Рис. 16. Накопительная кривая идентифицированных плотоядных косаток в Авачинском заливе (график экспортирован из программы Socprog 2.9). Number of individuals identified – Число идентифицированных особей, Cumulative number of identifications – Накопительное количество идентификаций

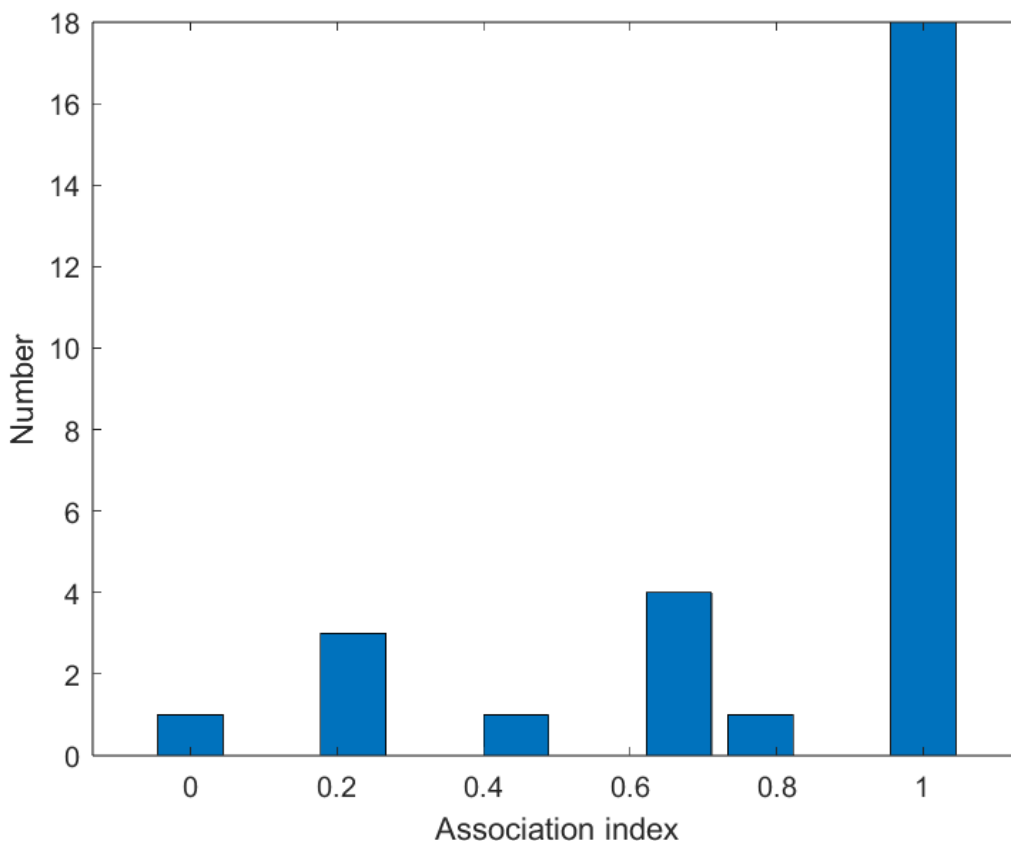


Рис. 17. Распределение максимальных значений индекса ассоциации для плотоядных косаток в Авачинском заливе (график экспортирован из программы SOCPROG 2.9). Number – Число, Association индекс – Индекс ассоциации.

4.1.2.2. Разделение популяции (Т-типа)

Изначально средний размер группы был рассчитан для всех особей, включая тех, которые были встречены менее чем два раза. В Авачинском заливе средний размер группы косаток для всех особей составил 5,3 (SD = 4,07). Модульность данного разделения достигла 0,874, что указывает на эффективное разделение популяции на социальные кластеры. В дальнейшем, кластерный анализ, проведенный для особей, которые были встречены два раза и более, выявил разделение популяции на 7 социальных кластеров для косаток Авачинского залива. Модульность этого разделения составила 0,697, что также подтверждает успешное структурирование популяции на

социальные кластеры. Размер каждого модуля варьировался от 1 до 6 косаток, со средним размером 3,86 (SD=1,55) косатки. Только один кластер (кластер 4) состоит из 1 косатки (взрослого самца), в то время как остальные кластеры включают от 3 до 6 косаток в каждом социальном кластере (Рис. 18).

Максимальный индекс ассоциации значительно варьируется между социальными кластерами. Примечательно, что кластеры 2, 3 и 7 демонстрируют самые высокие максимальные индексы ассоциации, равные 1,0. В отличие от них, кластер 4 имеет максимальный индекс ассоциации, равный 0,0, а кластер 5 показывает относительно низкий максимальный индекс ассоциации, равный 0,23 (Рис. 19).

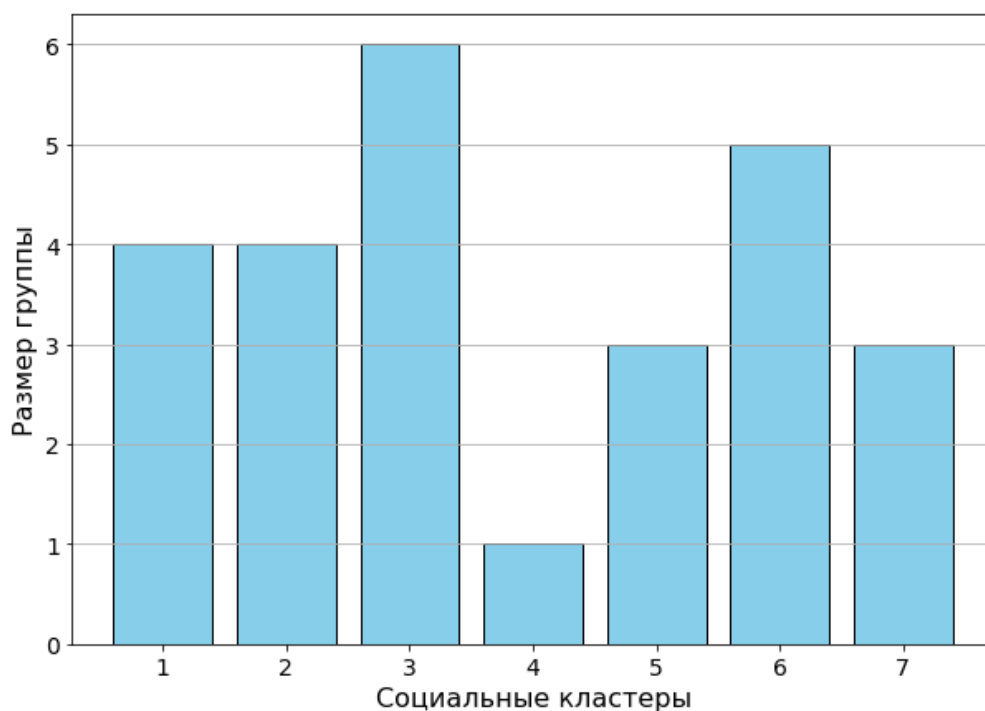


Рис. 18. Распределение особей по социальным кластерам для плотоядных косаток в Авачинском заливе.

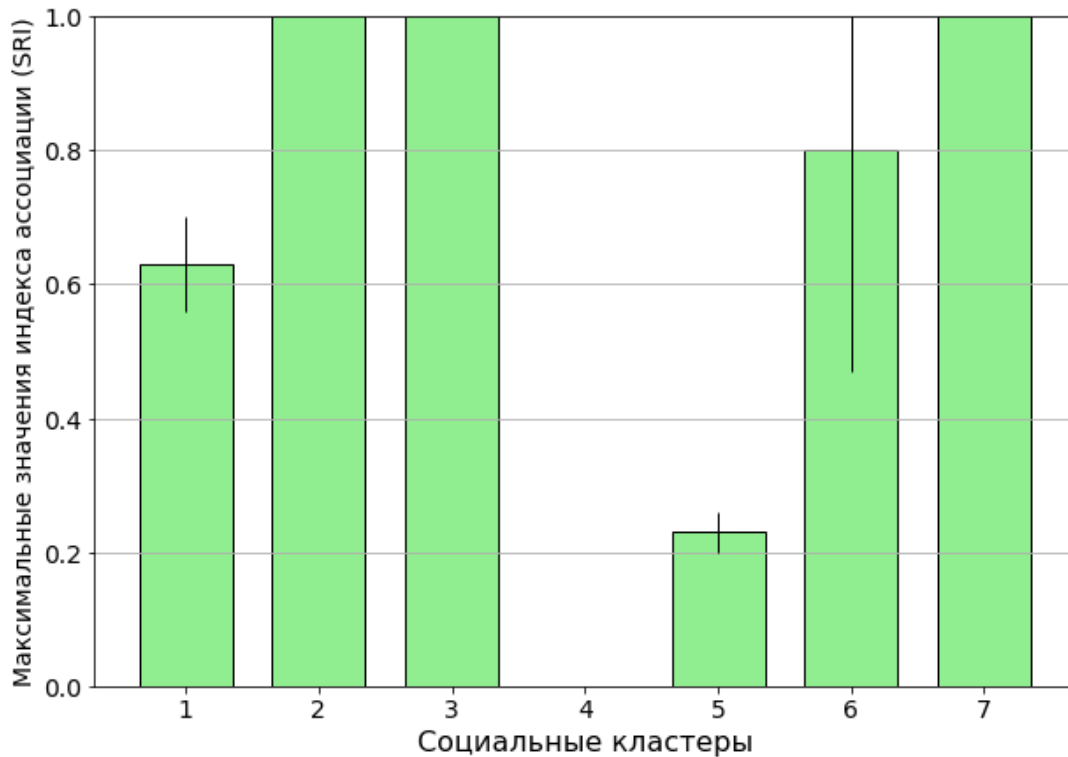


Рис. 19. Максимальные значения индекса ассоциации (SRI) в пределах социальных кластеров для плотоядных косаток в Авачинском заливе (А)

4.1.2.3. Тесты на предпочтение-избегание ассоциаций (Т-типа)

Тесты на предпочтение-избегание с использованием перестановок для плотоядных косаток в Авачинском заливе показывает, что стандартное отклонение реальных данных несколько выше, чем случайных данных, при уровне значимости $P = 0.0379$. Однако коэффициент вариации (CV) для реальных данных не отличается значимо от случайных данных ($P = 0.1951$), что свидетельствует о том, что изменчивость силы ассоциаций среди плотоядных косаток сходна с тем, что можно было бы ожидать случайным образом. Кроме того, не было выявлено значимых диад при двустороннем уровне значимости 0.05 (Табл. 7, Приложение 4).

Таблица 7. Тесты на предпочтение-избегание неслучайных ассоциаций среди плотоядных косаток (Т-типа) в Авачинском заливе. Статистические показатели тестов согласно Whitehead (2008). SRI — индекс ассоциации по простому отношению. Значения Р рассчитываются как доля случаев, когда статистические показатели тестов с перестановками оказываются более экстремальными, чем реальный статистический показатель теста.

	Реальное значение	Среднее (случайное)	(Реальное> Случайное)	Значение Р
Mean	0.09701	0.09668	(9638/10000)	Р = -
SD (SRI)	0.25146	0.25011	(9629/10000)	Р = 0.0379 Good test for preferred associations
CV (SRI)	2.59209	2.58695	(8067/10000)	Р = 0.1951 Recommended test for preferred associations

4.1.2.4. Анализ сети (Т-типа)

Изображение социальной сети плотоядных косаток в Авачинском заливе (Рис. 20) демонстрирует четко выраженную кластерную структуру, где каждый кластер выделен отдельным цветом. Толщина линий отражает величину индекса ассоциации между особями.

Статистический анализ подкрепляет визуализацию, предоставляя количественные оценки социальной структуры популяции плотоядных косаток (Табл. 8). Средняя сила связей составляет 2.52 (SD = 1.28), а коэффициент кластеризации — 0.61 (SD = 0.27), что указывает на высокую степень групповой организации в популяции (Табл. 8). Большинство кластеров характеризуются сильными внутрикластерными связями, что указывает на тесные и устойчивые группы. Однако кластер 5 имеет более слабые внутрикластерные связи (Приложение 9).

Межкластерные связи наблюдаются между большинством кластеров, что подчеркивает взаимодействие между этими социальными группами. В то же время кластеры 5, 6 и 7 кажутся более изолированными, с минимальным количеством связей с другими группами, что предполагает их относительную автономность в рамках

популяции. Кроме того, кластер 4, состоящий из одной косатки, не имеет никаких связей с другими кластерами (Рис. 20).

Корреляция между силой связей и связностью групп оказалась сильной и положительной (0.8603), что подтверждает важность взаимодействий между особями для формирования устойчивых социальных структур (Табл. 8, Приложение 7).

Таблица 8: Средние значения и коэффициенты корреляции для статистических данных анализа сети у плотоядных косаток в Авачинском заливе. Значения в скобках () представляют стандартные отклонения соответствующих статистических показателей сети.

Статистика анализа сети Индекс ассоциации = SRI					
	Сила социальных связей	Степень влиятельности	Охват	Коэффициент кластеризации	Связность групп
Средние значения	2.52 (1.28)	0.11 (0.16)	7.93 (5.26)	0.61 (0.27)	2.80 (0.90)
Коэффициенты корреляции					
Сила по коэффициенту кластеризации: 0.3016					
Сила по связности: 0.8603					

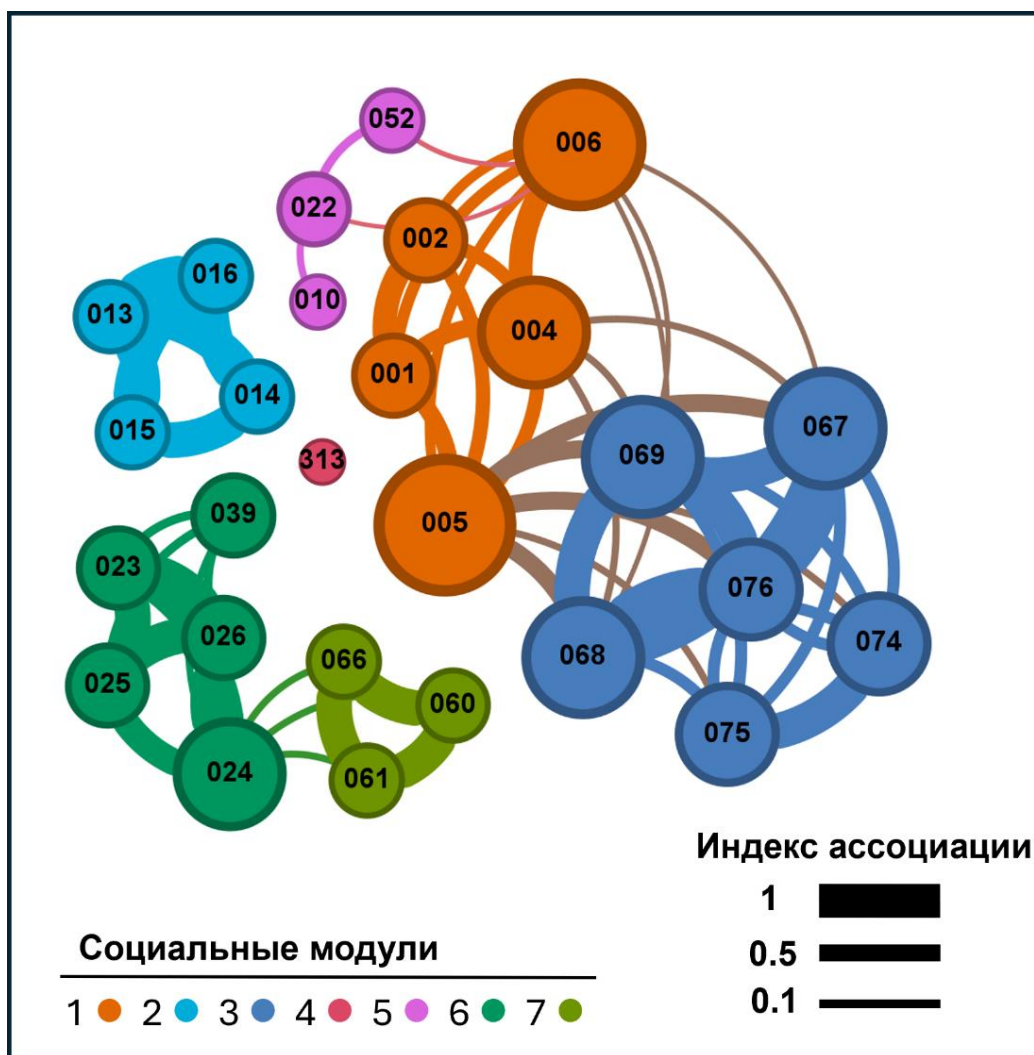


Рис. 20. Социальная сеть, показывающая ассоциации между плотоядными косатками в Авачинском заливе. Отдельные особи представлены узлами (цветными кругами), а ассоциации — рёбрами (линиями) между узлами. Цвета обозначают социальные модули, а рёбра взвешены по индексу ассоциации простого отношения (SRI). Префикс "AVT" был исключён из меток отдельных особей (например, особь AVT010 обозначена как "010"). График выполнен с использованием алгоритма ForceAtlas2 (Jacomy et al., 2014) в программе Gephi (Bastian et al., 2009).

4.1.3. Статистическое сравнение социальных параметров экотипов

Тест Манна-Уитни использовался для выявления различий в социальных параметрах между рыбающими и плотоядными косатками. Результаты анализа показали, что значимой разницы в индексе ассоциации между экотипами не обнаружено ($U = 912$, $p = 0,993$). Однако размеры кластеров рыбающих косаток ($U = 60$, $p = 0,0234$) значительно

превышают размеры кластеров плотоядных. Кроме того, значимые различия были выявлены по следующим параметрам: сила социальных связей ($U = 8359.5$, $p = 0,000$), степень влияния ($U = 3488.0$, $p = 0,000$), охват ($U = 8805.5$, $p = 0,000$), коэффициент кластеризации ($U = 3518.5$, $p = 0,0252$) и связность групп ($U = 8725.5$, $p = 0,000$).

4.2. Обсуждение

Анализ ассоциаций между экотипами косаток показал, что большую часть времени они проводят в группах. Постоянство группировок задокументировано для многих видов китообразных (например, Connor et al., 1992; Christal, Whitehead, 2001; Ottensmeyer, Whitehead, 2003). Такие длительные ассоциации характерны как для транзитных (плотоядных), так и для резидентных (рыбоядных) косаток северо-восточной части Тихого океана (Bigg et al., 1990; Matkin et al., 1999; Baird, Whitehead, 2000). Как и семейные группы косаток северо-восточной части Тихого океана (матрилинейные группы, субподы), семьи косаток Авачинского залива и Командорских островов включают в себя животных разного пола и возраста (Bigg et al., 1990; Matkin et al., 1999; Baird, Whitehead, 2000).

При сравнении структуры ассоциаций между рыбоядными и плотоядными косатками, можно отметить следующие различия. Индекс ассоциации между особями у плотоядных косаток показывает несколько более низкое среднее максимальное значение $0,77$ ($SD = 0,32$) по сравнению с рыбоядными $0,82$ ($SD = 0,24$), но при этом более высокий процент рыбоядных косаток демонстрирует максимальный индекс $0,5$ и выше ($89,95\%$ против $81,5\%$ у плотоядных). На уровне кластеров, у рыбоядных косаток 38 из 39 кластеров имеют индекс связи более $0,58$ (Максимальное значение индекса ассоциации SRI). У всех обоих экотипов индекс ассоциации внутри кластеров составляет более $0,5$, что говорит о высокой степени ассоциации внутри кластеров.

Рыбоядные и плотоядные косатки значительно различаются по размерам кластеров. Рыбоядные косатки разделены на 39 социальных кластеров, размер кластеров варьируется от 1 до 27 особей, в среднем составляя 10.21 ($SD = 6.76$) косаток. Однако, плотоядные косатки разделены всего на 7 социальных кластеров, размер групп варьируется от 1 до 6 особей, а средний размер составляет 3,7 ($SD = 1,5$) косаток. Разница в размерах кластеров между рыбоядными и плотоядными косатками была статистически значимой, что указывает на существенное различие в социальных структурах этих двух экотипов. Это указывает на то, что плотоядные косатки образуют группы, меньшие по размеру, чем рыбоядные косатки. Это соответствует результатам, представленным Ивкович (2006), где отмечено, что группы плотоядных косаток достоверно меньше, чем группы рыбоядных косаток.

Сравнение предпочитаемых и избегаемых ассоциаций у рыбоядных и плотоядных косаток выявляет значительные различия в их социальных структурах. Рыбоядные косатки демонстрируют сильные и значимые неслучайные ассоциации, с большим количеством предпочитаемых диад, что указывает на наличие долговременных стабильных связей между особями. У плотоядных косаток мы не обнаружили долговременных стабильных связей между особями. То есть, связи плотоядных косаток не отличались от случайных.

Анализ сетей рыбоядных и плотоядных косаток выявляет заметные различия в их социальных структурах. Рыбоядные косатки демонстрируют более высокую среднюю силу связей ($4.63 \pm 2.46 SD$) по сравнению с плотоядными ($2,52 \pm 1.28 SD$), что указывает на то, что особи рыбоядных косаток имеют значительно больше социальных связей, чем особи плотоядных. И социальная сеть плотоядных, и социальная сеть рыбоядных косаток

- разделены на различимые кластеры. Значение связности сети оказалось выше у рыбадных косаток (5.00 ± 2.09 SD), чем у плотоядных (2.80 ± 0.90 SD). Рыбадные косатки чаще контактируют с большим числом других особей, чем плотоядные. Кроме того, статистический анализ показал значительные различия между двумя экотипами по этим параметрам, что подтверждает существенные различия в их социальной организации и структуре сетей.

В целом, плотоядные косатки имеют высокие значения индекса связи, так же как и рыбадные. То есть они часто контактируют с одними и теми же особями, но эти контакты не отличаются от случайного. При этом рыбадные косатки имеют большее разнообразие социальных связей. Социальные сети и рыбадных и плотоядных косаток разделены на кластеры (социальные группы), размер которых различается: группы рыбадных косаток больше групп плотоядных. Это соответствует литературным данным, где рыбадные косатки северо-восточной части Тихого океана отличаются наличием крупных стабильных социальных групп с минимальным постоянным отделением от родной группы (Bigg et al., 1990; Matkin et al., 1999; Ford et al., 2000). Однако наблюдались случаи, когда группы навсегда разделялись по матрилинейной линии (Stredulinsky et al., 2021). В отличие от них, плотоядные косатки (тип Т) обычно встречаются в небольших группах, состоящих из родственников по материнской линии, с постоянным расселением самок после рождения их первого детеныша, при этом существует высокая степень филопатрии у самцов (Baird & Whitehead 2000; Stredulinsky et al., 2021; Ford & Ellis, 2014).

ГЛАВА 5. РАЗЛИЧИЯ В ПИТАНИИ МЕЖДУ РЫБОЯДНЫМИ И ПЛОТОЯДНЫМИ КОСАТКАМИ

5.1. Результаты

В ходе исследования в рационе косаток было отмечено десять видов морских млекопитающих: финвал *Balaenoptera physalis*, белокрылая морская свинья *Phocoenoides dalli*, малый полосатик *Balaenoptera acutorostrata*, гренландский кит *Balaena mysticetus*, акиба *Pusa hispida*, ларга *Phoca largha*, лахтак *Erignathus barbatus*, сивуч *Eumetopias jubatus*, северный морской котик *Callorhinus ursinus*, калан *Enhydra lutris*, пять видов рыб: кижуч *Oncorhynchus kisutch*, кета *O. keta*, нерка *O. nerka*, чавыча *O. tshawytscha* и северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*, а также неопределенные виды кальмаров (Табл. 9, Рис. 21).

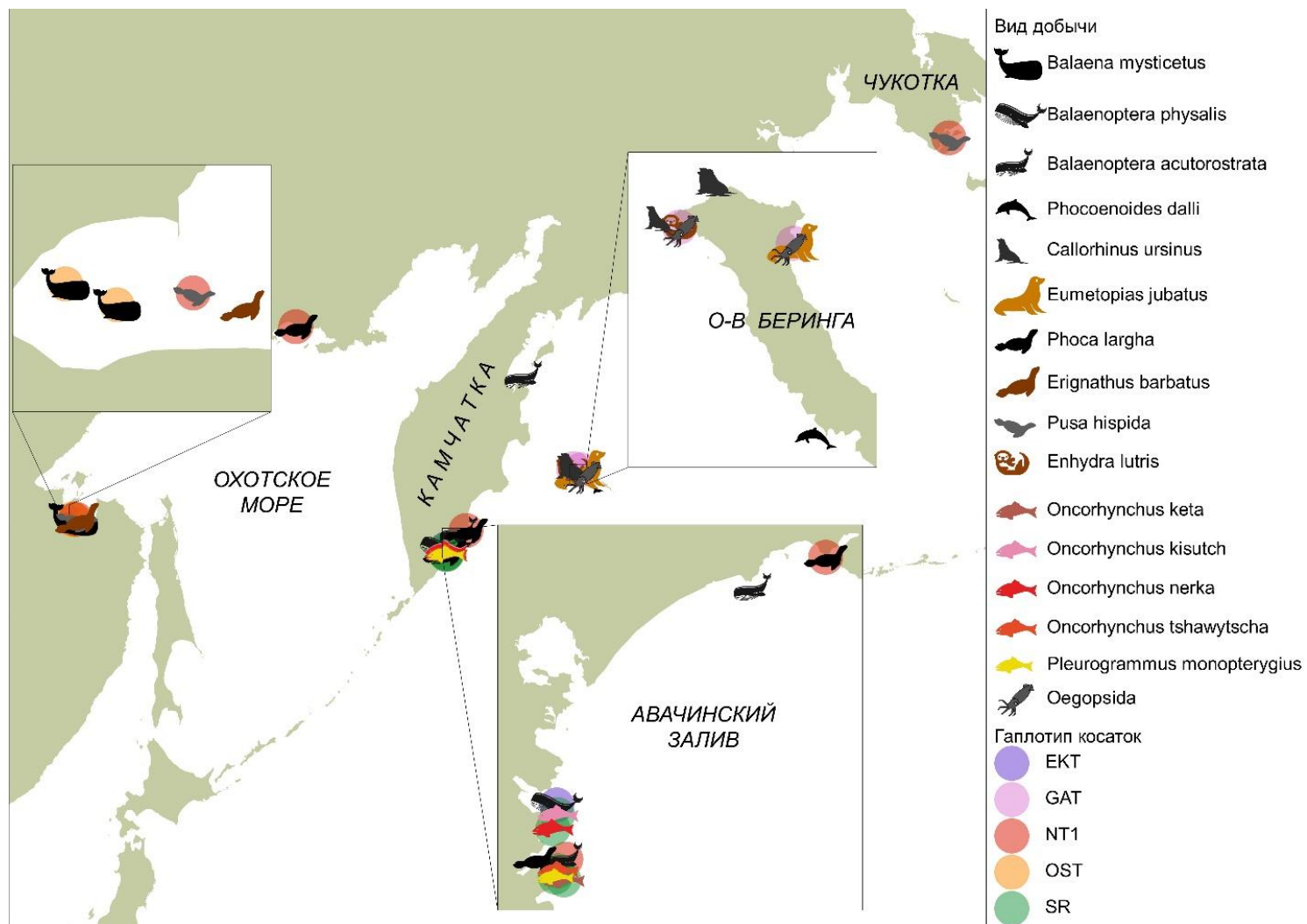


Рис. 21. Карта локаций охот косаток на разные виды жертв в дальневосточных морях России. Значками обозначены разные виды жертв. В тех случаях, когда для косаток был определен гаплотип, он обозначен цветным полупрозрачным кругом.

Таблица 9. Добыча косаток в дальневосточных морях России.

Вид добычи	Как определена добыча	Месяц, год	Регион	Н*
Финвал <i>Balaenoptera physalis</i>	генетически	август 2021	Камчатка, Авачинский залив	ЕКТ
Белокрылая морская свинья <i>Phocoenoides dalli</i>	визуально	июль 2013	Командорские о-ва, о. Беринга	нет
Малый полосатик <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	генетически	август 2015	Камчатка, Карагинский залив	нет
Малый полосатик <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	визуально	июль 2010	Камчатка, Авачинский залив	NT1
Малый полосатик <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	визуально	июнь 2017	Камчатка, Авачинский залив	нет
Гренландский кит <i>Balaena mysticetus</i>	визуально	сентябрь 2015, август 2016	Охотское море, Ульбанский залив	OST
Акиба <i>Pusa hispida</i>	генетически	август 2017	Чукотка, пролив Сенявина	NT1
Акиба <i>Pusa hispida</i>	визуально	август 2013	Охотское море, Ульбанский залив	NT1
Ларга <i>Phoca largha</i>	визуально	июль 2016	Магаданская область, Тауйская губа	NT1
Ларга <i>Phoca largha</i>	визуально	июль 2021	Камчатка, Авачинский залив	NT1
Ларга <i>Phoca largha</i>	визуально	август 2022	Камчатка, Авачинский залив	нет
Лахтак <i>Erignathus barbatus</i>	визуально	июль 2011	Охотское море, Ульбанский залив	нет
Калан <i>Enhydra lutris</i> , кальмары	содержимое желудка (визуально)	апрель 2020	Командорские о-ва, о. Беринга	GAT
Сивуч <i>Eumetopias jubatus</i> , кальмары	содержимое желудка (визуально)	июнь 2021	Командорские о-ва, о. Беринга	GAT
Северный морской котик <i>Callorhinus ursinus</i>	визуально	июль 2009, июнь-август 2011-2012, июль 2013-2014	Северное лежбище, о. Беринга	нет
Северный морской котик <i>Callorhinus ursinus</i>	визуально	июль 2015, 2019	Северо-западное лежбище, о. Беринга	нет
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> (N = 51)	морфология чешуй	август 2011-2018	Камчатка, Авачинский залив	SR
Кета <i>Oncorhynchus keta</i> (N = 18)	морфология чешуй	июль-август 2011-2018	Камчатка, Авачинский залив	SR
Нерка <i>Oncorhynchus nerka</i> (N = 7)	морфология чешуй	июль-август 2012, июль 2014, 2016	Камчатка, Авачинский залив	SR
Чавыча <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (N = 6)	морфология чешуй	август 2011-2014, 2016	Камчатка, Авачинский залив	SR
Северный одноперый терпуг <i>Pleurogrammus monopterygius</i>	морфология чешуй	июль 2012	Камчатка, Авачинский залив	SR

Северный одноперый терпуг <i>Pleurogrammus</i> <i>monopterygius</i>	визуально	август 2007- 2009, август 2019	Камчатка, Авачинский залив	SR
---	-----------	--------------------------------------	-------------------------------	----

*Н – гаплотип контрольного региона митохондриальной ДНК косаток

5.1.1. Чукотка

В проливе Сенявина на Чукотке несколько раз фиксировались случаи охоты косаток на неопределённую подводную жертву, после чего на поверхности воды оставались кровавые пятна и фрагменты добычи. В одном из наблюдений из такого фрагмента была выделена ДНК, которая позволила определить, что добычей была кольчатая нерпа (акиба). Самец косатки, охотившийся в этом эпизоде, имел гаплотип NT1, зарегистрированный в Генбанке под номером DQ399075.1. (Здесь и далее, если ссылки на дополнительные источники отсутствуют, номера последовательностей в Генбанке приведены по Zerbini et al., (2007), а все известные названия гаплотипов соответствуют обозначениям в Barrett-Lennard, (2000)).

5.1.2. Камчатка

Во время продолжительных наблюдений за косатками в Авачинском заливе (юго-восточная часть Камчатки) неоднократно регистрировались эпизоды охоты этих животных как на рыбу (различные виды лососей рода *Oncorhynchus* и северного одноперого терпуга), так и на морских млекопитающих, включая ларгу, малого полосатика и финвала.

При охоте на лосося косатки совершали нырки в разные стороны, часто заканчивавшиеся "финальным броском," когда они с высокой скоростью выныривали из воды и преследовали рыбу. Некоторые эпизоды охоты удалось зафиксировать с помощью дрона, что позволило наблюдать, как косатка гналась за рыбой и поглощала её. После успешной охоты на лосося в воде оставалась чешуя, что позволяло определить вид рыбы. Чаще всего это был кижуч ($N = 51$) или кета ($N = 18$), реже нерка ($N = 7$) или чавыча ($N = 6$). Также наблюдались случаи охоты на северного одноперого терпуга в местах его нереста (мыс Опасный, мыс Кекурный), где рыбу можно было увидеть через воду, а

иногда даже в пасти косаток (рис. 22). Все косатки, охотившиеся на рыбу и от которых удалось получить биопсию ($N = 50$), имели гаплотип SR (номер в Генбанке DQ399077.1). Эпизоды охоты на морских млекопитающих фиксировались как в Авачинском заливе, так и в Карагинском заливе, расположенном на севере Камчатки. В Карагинском заливе была замечена группа косаток, поедающих неопознанную крупную добычу. В толще воды наблюдались куски ткани размером до 30х30 см. Один из таких фрагментов был взят для анализа, который показал, что добычей оказался малый полосатик. Биопсию от самих косаток в этом случае получить не удалось.

В Авачинском заливе охота на малого полосатика была зарегистрирована дважды. В 2010 году вид жертвы определялся визуально по отснятым и собранным частям тела убитого кита; косатки имели гаплотип NT1. В 2017 году охота была полностью зафиксирована: косатки таранили и топили кита, затем одна из них вырвала ему язык, после чего добыча была разделена на части. Биопсию косаток в этом случае получить также не удалось. В этом же районе была отмечена охота на более крупного усатого кита – финвала. Сначала охота была замечена с туристических катеров, но к моменту прибытия исследовательской лодки жертва уже была убита, а косатки поедали куски мяса и жира. Вид добычи был установлен генетически по фрагменту, взятому от одного из кусков. Гаплотип этих косаток ранее не был описан и отличался одной заменой от гаплотипа GAT2 (номер в Генбанке DQ399080) из северо-восточной части Тихого океана. Этот новый гаплотип получил название ЕКТ и зарегистрирован в Генбанке под номером OR729197.

Кроме того, в Авачинском заливе фиксировалась охота на ларгу. В июле 2021 года косатки охотились в полосе прибоя к югу от мыса Шипунского. Один из самцов прошел

мимо лодки с окровавленной добычей в пасти; это было зафиксировано на фотографиях. Гаплотип этих косаток был определен как NT1. В августе 2022 года охота на ларгу наблюдалась дважды в районе бухты Русская. В обоих случаях косатки кружились на месте. Один эпизод был сфотографирован, а другой удалось зафиксировать с дрона (рис. 22Б). Косатки хватали ларгу за задние лапы, ныряли с ней и отпускали. В группе присутствовал детёныш, который тоже принимал участие в охоте. Момент смерти ларги зафиксировать не удалось, но в конце наблюдений косатки делили остатки добычи.

Индивидуальная идентификация косаток по фотографиям показала, что группы косаток с гаплотипом SR, охотившихся на рыбу, никогда не взаимодействовали с группами, охотившимися на морских млекопитающих и имевшими гаплотипы NT1 и ЕКТ.



Рис. 22. Фотографии охот косаток на разные виды жертв. а – северный одноперый терпуг; б – ларга; в, д – лосось; г – малый полосатик; е – северный морской котик.

5.1.3. Командорские острова

На Командорских островах были зафиксированы случаи охоты косаток на морских млекопитающих. Хотя визуально охоту на рыбу в этом регионе наблюдать не удалось, неоднократно отмечались эпизоды, когда косатки с гаплотипом SR ныряли на 3–4 минуты, сопровождая это интенсивными эхолокационными щелчками. Это может свидетельствовать о возможной охоте на рыбу, так как морских млекопитающих поблизости в такие моменты не наблюдалось.

Среди морских млекопитающих охота косаток была зарегистрирована на белокрылую морскую свинью (*Phocoenoides dalli*) и северного морского котика (*Callorhinus ursinus*). Охота на *Phocoenoides dalli* происходила у западного побережья острова Беринга, напротив бухты Лисинской. Во время атаки косатка нападала на свинью снизу, полностью вылетая вертикально из воды. Затем две косатки совместно потребляли добычу, снимая кожу с жировым слоем. Даже мелон был аккуратно отделён от головы, а позвоночник с ребрами и мясом извлечён, при этом голова и внутренние органы оставались нетронутыми. Остатки позволили установить, что жертва была молодой особью, так как зубы только начали прорезываться из десен.

Охота на *Callorhinus ursinus* неоднократно наблюдалась в районах Северного и Северо-Западного лежбищ. Косатки часто подбрасывали добычу в воздух ударами хвоста, что было зафиксировано на фотографиях (рис. 2F). К сожалению, биопсию ни у этих косаток, ни у группы, охотившейся на *Phocoenoides dalli*, взять не удалось.

Интересно отметить, что согласно фотоидентификации только три из 24 косаток, встреченных в районе Северного и Северо-Западного лежбищ, были также замечены у юго-западного побережья острова Беринга, где в общей сложности идентифицировано 18 косаток Т-типа.

Также проводилось изучение содержимого желудков двух косаток, найденных мёртвыми на побережье острова Беринга. В желудке косатки, обнаруженной вблизи мыса Западного в апреле 2020 года, были обнаружены шесть каланов (*Enhydra lutris*), ещё один застрял в пищеводе, а также клювы и глаза кальмаров (подробности в Fomin et al., (2023)). В кишечнике косатки, найденной в бухте Столбовой в июне 2021 года, присутствовала

шерсть сивуча (*Eumetopias jubatus*) и клювы кальмаров. Обе косатки имели гаплотип GAT (номер в Генбанке DQ399081.1).

5.1.4. Охотское море

В северной и западной прибрежной зоне Охотского моря охота косаток регистрировалась исключительно на морских млекопитающих, а достоверных сведений об охоте на рыбу получить не удалось. Косатки охотились на кольчатую нерпу (*Pusa hispida*), ларгу (*Phoca largha*), лахтака (*Erignathus barbatus*), и гренландского кита (*Balaena mysticetus*).

Охота на *Phoca largha* была зафиксирована в центральной части Тауйской губы, недалеко от берега напротив протяжённой песчаной косы. Косатка схватила ларгу, которая находилась в воде неподалёку от исследовательской лодки, и утащила её под воду. Позднее наблюдали косаток с окровавленными кусками добычи в зубах.

Охота на *акибу*, *лахтака* и *гренландского кита* регистрировалась в Ульбанском заливе. Во время наблюдений охоты на *акибу* и *лахтака*, косатки обнаруживались уже с убитыми и разорванными на части жертвами. Видовая принадлежность добычи определялась по характерной окраске шкуры (*акиба*) и форме головы (*лахтак*). При атаках на *гренландского кита* косатки таранили китов и пытались их притопить.

Косатки, охотившиеся на ластоногих, имели гаплотип NT1. В то же время, группы косаток, охотившихся на *гренландского кита*, имели ранее неизвестный гаплотип, отличающийся от NT1 на одну замену. Этот новый гаплотип был назван OST и зарегистрирован в GenBank под номером OP729198.

Наблюдались взаимодействия между группой косаток с гаплотипом OST, убивших гренландского кита, и подошедшей позже группой с гаплотипом NT1. Модальность этих взаимодействий остаётся неясной. При появлении второй группы

косатки-китобои быстро направились им навстречу, затем "чужие" прошли мимо места кормления, а "хозяева" вернулись к киту. Спустя некоторое время "чужие" также приблизились к месту, где находилась добыча. Между двумя группами были замечены активные социальные взаимодействия, такие как плавание брюхом к брюху, что иногда интерпретируется как попытка спаривания.

5.2. Обсуждение

Специализация является важным направлением биологической эволюции (Северцов, 1987), а пищевая специализация широко признана характерной чертой экотипов косаток (Ford et al., 1998; Herman et al., 2005; Ford et al., 2006). Настоящее исследование показало, что косатки, обитающие в дальневосточных морях России, демонстрируют чёткую пищевую специализацию, которая коррелирует с гаплотипами контрольного региона митохондриальной ДНК. Косатки с гаплотипами NT1 и GAT, ранее идентифицированными у плотоядных косаток Т-типа из северо-восточной Пацифики (также известных как косатки Бигга), были замечены охотящимися исключительно на морских млекопитающих и не проявляли интереса к рыбе. В противоположность этому, косатки с гаплотипом SR, ранее описанным для рыбацких косаток R-типа из северо-восточной Пацифики, охотились исключительно на рыбу. Кроме того, было обнаружено два новых гаплотипа в Авачинском заливе и Охотском море у косаток, охотившихся на крупных усатых китов (Filatova et al., 2018). Эти гаплотипы близки к гаплотипам, зарегистрированным ранее у косаток Т-типа.

Ранее, в работах, оценивающих питание косаток в дальневосточных морях России, доказательством охоты на определенную добычу нередко считалось само нахождение косаток в непосредственной близости от морских млекопитающих или

скоплений рыбы (например, Томилин, 1957; Болтнев и др., 2015). Это привело к ошибочному мнению, что косатки дальневосточных морей не имеют чёткой пищевой специализации и могут свободно переходить с питания рыбой на питание морскими млекопитающими. Однако в данном исследовании не был зафиксирован ни один случай, когда одни и те же косатки питались как рыбой, так и морскими млекопитающими.

С другой стороны, в желудках косаток были обнаружены клювы и глаза кальмаров вместе с остатками каланов и сивучей, и в литературе также неоднократно описаны подобные случаи (Rice, 1968; Yamada et al., 2007; Hanson & Walker, 2014). Это подтверждает, что головоногие моллюски входят в рацион плотоядных косаток.

Японские исследователи представили отчет о содержимом желудков косаток Тихого океана, проанализировав 364 желудка косаток, добытых во время китобойного промысла в Японии в 1948–1957 годах (Nishiwaki & Handa, 1958). В этой работе представлены только общие данные о видовом составе жертв, но не уточняется, были ли найдены остатки рыбы и морских млекопитающих в одном и том же желудке. Единственное исследование, где упоминается одновременное присутствие остатков рыбы и морских млекопитающих в желудках северотихоокеанских косаток, — это работа Hanson и Walker (2014), в которой анализируется питание косаток головоногими моллюсками. В желудках косаток из северо-восточной части Тихого океана были найдены остатки кальмаров и морских млекопитающих, и только в одном желудке косатки, убитой в 1988 году в японских водах, обнаружены кальмары, три вида рыбы и остатки белокрылой морской свиньи. Возможно, в этих водах существует экотип, который питается как рыбой, так и морскими млекопитающими. Однако, учитывая, что данные были собраны на промысле 26 лет назад, их следует трактовать с осторожностью.

В более современном исследовании желудки косаток, зафиксированных в водах северной Японии, содержали только остатки тюленей и кальмаров (Yamada et al., 2007).

В работах других авторов в северо-восточной части Тихого океана не упоминается о наличии в одном желудке как рыбы, так и морских млекопитающих. Например, в исследовании Райса (Rice, 1968) из восьми желудков косаток, добытых у Аляски и Калифорнии, два содержали только остатки рыбы, а шесть — морских млекопитающих и кальмаров. В работе, охватывающей 14 косаток с побережья Британской Колумбии, в восьми желудках были остатки рыбы, а в трех — морских млекопитающих (Ford et al., 1998). В исследовании, основанном на 12 желудках косаток, найденных на побережье Аляски, рыбы в желудках не было найдено, зато в семи из них обнаружены остатки морских млекопитающих (Heise et al., 2003). Описан также желудок косатки, в котором были найдены остатки калана, тюленя, выдры, морских птиц, осьминога и других объектов, но рыбы не было (Vos et al., 2006).

Корреляция между пищевыми предпочтениями косаток и гаплотипами митохондриальной ДНК подтверждает, что охотничьи навыки передаются по материнской линии (очевидно, не генетически, а посредством обучения). Митохондриальная ДНК наследуется исключительно через яйцеклетку, что означает, что и гаплотипы митохондриальной ДНК передаются по материнской линии. Передача навыков по материнской линии связана с тем, что социальная структура косаток основывается на родстве по материнской линии. У косаток R-типа социальная структура стабильна: детеныши обоих полов остаются в материнской группе на протяжении всей жизни (Bigg et al., 1990; Ivkovich et al., 2010). У косаток T-типа структура групп более гибкая, однако детеныши также остаются с матерью минимум до 10–15 лет (Baird & Dill,

1996). Охотничьи навыки детеныши перенимают от матери и других членов семьи (Guinet, 1991), что способствует дифференциации экологических ниш: в одном и том же районе могут обитать косатки, специализирующиеся на разных типах добычи.

Дифференциация экологической ниши приводит к снижению конкуренции. Кроме того, специализация на определенном типе добычи позволяет охотиться на нее более эффективно, так как для охоты на морских млекопитающих и рыбу требуются противоположные морфологические и поведенческие адаптации. Плотоядным косаткам выгоднее быть более крупными и плотно сложенными, а рыбадым – более легкими и маневренными; действительно, было показано, что плотоядные косатки Британской Колумбии и штата Вашингтон имели более широкую голову и были в среднем длиннее, чем обитающие в том же районе рыбадым (Kotik et al., (2023). Различия в социальной структуре и поведении также связаны с типом добычи: плотоядные косатки молчаливы и чаще держатся небольшими группами, которые жертве сложнее заметить, и лишь иногда собираются большими скоплениями для охоты на крупных китов или социального поведения; в то же время рыбадым косатки передвигаются большими семьями и часто кричат, так как рыба не в состоянии оценить присутствие хищников по этим признакам (Baird & Dill, 1996). Интересно, что в северной Атлантике, где разделение косаток по пищевым предпочтениям проходит не на межпопуляционном уровне, как в Тихом океане, а внутри популяций, семьи, которые регулярно охотятся на тюленей, демонстрируют те же поведенческие особенности, что и тихоокеанские косатки Т-типа: передвигаются молча и небольшими группами (Jourdain et al., 2017).

Внутри экотипов косаток, вероятно, существует определённая экологическая диверсификация. Например, группа косаток, охотившихся на гренландских китов в

Ульбанском заливе, имела уникальный гаплотип OST, не зафиксированный в северо-восточной части Тихого океана. Этот гаплотип был впервые описан в исследовании по географическому распределению гаплотипов полных митохондриальных геномов косаток Тихого океана (Filatova et al., 2018, номер в Генбанке MN062792). Косатки с гаплотипом OST взаимодействовали с другими косатками Т-типа с распространённым гаплотипом NT1, что позволяет предположить, что они могли принадлежать к одной популяции. Склонность косаток с этим гаплотипом к охоте на китов, скорее всего передавалась по материнской линии через социальное обучение.

Интересным является также обнаружение косаток с гаплотипом GAT на Командорских островах. Ранее в этом районе, по данным Parsons et al., (2013), встречались только косатки с гаплотипом NT3. Гаплотип GAT был преимущественно найден на восточных Алеутских островах, в заливе Аляска и на центральных Алеутах. Обе косатки с этим гаплотипом были выброшены на берег острова Беринга и имели в желудке остатки морских млекопитающих и кальмаров. Возможно, различия в присутствии этих косаток связаны с сезонностью их пребывания в водах Командорских островов, где косатки с гаплотипом NT3 появляются летом, а с гаплотипом GAT — весной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе представлено подробное исследование различий между двумя экотипами косаток в северо-западной части Тихого океана, подтверждающее их морфологические, социальные и пищевые особенности. Впервые применены методы машинного обучения, включая автоматическое машинное обучение (AutoML), для дифференциации экотипов косаток (R-тип и T-тип) на основе их морфологических признаков: формы спинного плавника и седловидного пятна. Освоенные методики и полученные результаты позволят сократить разрыв между наукой об охране природы и технологиями машинного обучения, а также будут способствовать использованию подобных подходов для изучения других видов.

Кроме того, впервые была детально изучена социальная структура двух экотипов косаток в российских водах, продемонстрированы основные характеристики их социальных сетей, а также выявлены различия в рационе питания. Анализ ассоциаций в популяциях разных экотипов выявил существенные различия в их социальной организации, что отражает адаптацию к различным экологическим условиям и типам питания. Рыбоядные косатки образуют более крупные и сложные социальные группы, тогда как плотоядные косатки формируют меньшие и более компактные группы. Рыбоядные косатки имеют большее разнообразие социальных связей, в то время как плотоядные косатки демонстрируют высокие значения индекса связи, что свидетельствует о частых контактах с одними и теми же особями, хотя эти контакты не отличаются от случайных. Социальные сети обоих экотипов разделены на кластеры (социальные группы), размер которых также различается: группы рыбоядных косаток значительно больше групп плотоядных косаток.

Исследование особенностей питания рыбоядных и плотоядных косаток показало, что косатки, обитающие в дальневосточных морях России, различаются по своей пищевой специализации, что коррелирует с определёнными гаплотипами митохондриальной ДНК. Для косаток с гаплотипами NT1 и GAT, характерными для плотоядного экотипа (Т-тип), была зафиксирована охота на морских млекопитающих, в то время как косатки с гаплотипом SR, связанным с рыбоядными косатками (R-тип), охотились исключительно на рыбу. Кроме того, в ходе исследования не было зарегистрировано ни одного случая, когда одни и те же косатки охотились бы и на рыбу, и на морских млекопитающих, что свидетельствует о строгом разделении пищевых ниш между экотипами.

Данное исследование иллюстрирует важность культурных традиций и социального обучения в дифференциации экологических ниш у китообразных. Передающаяся от матери к детенышам специализация к охоте на определенную добычу позволяет косаткам разных экотипов избегать пищевой конкуренции и приобретать морфологические и поведенческие адаптации, облегчающие охоту на конкретный тип жертвы. Вероятно, такая специализация оказывается адаптивной лишь в тех случаях, когда биомасса добычи каждого типа достаточно высока, поэтому она наблюдается только в продуктивных водах высоких широт (северная часть Тихого океана и Антарктика, в меньшей степени северная Атлантика); в то же время в других районах, особенно в тропических и субтропических водах, косатки нередко питаются и рыбой, и морскими млекопитающими, не формируя определенной пищевой специализации (de Bruyn et al., 2013). Наличие пищевой специализации у косаток дальневосточных морей России следует учитывать при разработке мер охраны и устойчивого использования их

популяций, а также при расчете потребляемой ими биомассы разных типов добычи в моделях морских трофических сетей.

ВЫВОДЫ

1. Морфологические различия между двумя экотипами косаток являются объективными и надежными, что подтверждается высокой точностью классификации экотипов по фотографиям с помощью искусственных нейронных сетей.
2. Исследование подтверждает морфологические различия между экотипами, что важно для разработки более эффективных охранных мероприятий.
3. Анализ социальных сетей показал, что рыбацкие косатки имеют больше социальных связей и более сильные ассоциации, чем плотоядные, что подтверждает значительные различия в социальной структуре между экотипами.
4. Размер социальных групп рыбацких косаток значительно больше, чем у плотоядных, что подтверждено статистически значимой разницей, выявленной с помощью теста Манна-Уитни.
5. Разделение пищевых ниш у двух экотипов предотвращает конкуренцию за ресурсы между ними и способствует эффективной адаптации к различным экологическим условиям.

БЛАГОДАРНОСТИ

Прежде всего, я хотел бы выразить искреннюю благодарность своему научному руководителю Елене Павловне Крученковой. Я искренне благодарен Елене Павловне за моральную поддержку, энтузиазм, помощь на всех стадиях работы, а также ценные советы и конструктивную критику.

Особую благодарность хочу выразить Ольге Александровне Филатовой за неоценимую помощь на всех этапах работы, включая сбор и обработку материала, написание данного текста, за ценные критические замечания, обеспечение необходимой литературой, всестороннюю поддержку, а также за ценные советы и конструктивную критику.

Благодарю рецензента Марию Андреевну Соловьёву за интерес и внимание к моей работе, а также ценные комментарии. Огромная благодарность всем участникам проекта FEROP (Far East Russia Orca Project) за их поддержку и помощь в сборе материала. Особую благодарность хочу выразить Ивану Федутину, как руководителю командорской экспедиции, за его вклад в успешную реализацию исследований. Также выражаю искреннюю признательность моей дорогой коллеге Вере Федоровой за помощь и поддержку в ходе исследования. Благодарю Татьяну Ивкович за советы и рекомендации, касающиеся анализа социальной структуры, а также за предоставленную возможность получить важный опыт полевой работы. Отдельное спасибо Ольге Шпак за предоставленные фотографии встреч с косатками.

Также выражаю глубокую благодарность своим родителям и любимой сестре за поддержку и веру в меня. Но основную поддержку на протяжении всего моего аспирантского пути я получал от своей дорогой жены Алаа и наших детей - Адам и Нур. Спасибо вам за любовь, терпение и понимание, которые помогли мне дойти до этой цели.

Искренне благодарен всем сотрудникам кафедры зоологии позвоночных за доброжелательное отношение и поддержку.

Искренне благодарю мою родную страну Египет, а также Россию за поддержку моего исследования через грант [Mission 2019] по совместной программе Арабской Республики Египет и Российской Федерации.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Baird R. W., Dill L. M. Ecological and social determinants of group size in transient killer whales // Behav. Ecol. – 1996. – V. 7. – P. 408–416.
<https://doi.org/10.1093/beheco/7.4.408>
2. Baird R. W., Stacey P. J. Variation in saddle patch pigmentation in populations of killer whales (*Orcinus orca*) from British Columbia, Alaska, and Washington State // Can. J. Zool. – 1988. – V. 66. – P. 2582–2585.
3. Baird R. W., Whitehead H. Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns // Can. J. Zool. – 2000. – V. 78. – P. 2096–2105.
4. Barrat A., Barthélemy M., Pastor-Satorras R., Vespignani A. The architecture of complex weighted networks // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 2004. – V. 101. – P. 3747–3752.
5. Barrett-Lennard L. G. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis // Ph.D. Dissertation. – Univ. British Columbia, Vancouver, British Columbia. – 2000.
6. Bastian M., Heymann S., Jacomy M. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks // Third International AAAI Conf. on Weblogs and Social Media. – 2009. – P. 361–362.
7. Belonovich O. A., Fomin S. V., Ryazanov S. D. Transient killer whales of the Commander Islands // Marine Mammals of the Holarctic: Collection of Studies Presented at the 7th Int. Conf. – Suzdal: MMC. – 2012. – P. 15–17.
8. Bergler C., Gebhard A., Towers J. R., Butyrev L., Sutton G. J., Shaw T. J. H., Maier A., Nöth E. FIN-PRINT: A fully automated multi-stage deep-learning-based framework for the individual recognition of killer whales // Sci. Rep. – 2021. – V. 11. – № 1. – P. 23480.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-02506-6>
9. Bigg M. A. Killer whales: A study of their identification, genealogy and natural history in British Columbia and Washington State. – Phantom Press. – 1987.
10. Bigg M. A., Olesiuk P. F., Ellis C. M., et al. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Rep. Int. Whaling Comm. – 1990. – Special Issue 12. – P. 383–405.

11. Bodkin J. L., Burdin A. M., Ryazanov D. A. Age-and sex-specific mortality and population structure in sea otters // Mar. Mamm. Sci. – 2000. – V. 16. – № 1. – P. 201–219.
12. Bogucki R., Cygan M., Khan C. B., Klimek M., Milczek J. K., Mucha M. Applying deep learning to right whale photo identification // Conserv. Biol. – 2019. – V. 33. – № 3. – P. 676–684. <https://doi.org/10.1111/cobi.13226>
13. Borisova E. A., Filatova O. A., Fedutin I. D., et al. Ecotype and geographical variation in carbon and nitrogen stable isotope values in western North Pacific killer whales (*Orcinus orca*) // Mar. Mamm. Sci. – 2020. – V. 36. – P. 925–938.
14. Borkowski A. A., Wilson C. P., Borkowski S. A., Thomas L. B., Deland L. A., Grewe S. J., Mastorides S. M. Google Auto ML versus Apple Create ML for histopathologic cancer diagnosis: Which algorithms are better? // arXiv preprint arXiv:1903.08057. – 2019. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1903.08057>
15. Bouma S., Pawley M. D. M., Hupman K., Gilman A. Individual common dolphin identification via metric embedding learning // 2018 Int. Conf. on Image and Vision Computing New Zealand (IVCNZ), Auckland, New Zealand. – 2018. <https://doi.org/10.1109/IVCNZ.2018.8634778>
16. Burghardt T., Campbell N. Individual animal identification using visual biometrics on deformable coat patterns // Int. Conf. on Computer Vision Systems: Proc. – 2007.
17. Cheema G. S., Anand S. Automatic detection and recognition of individuals in patterned species // Joint European Conf. on Machine Learning and Knowledge Discovery in Databases. – 2017. – P. 27–38.
18. Cheeseman T., Southerland K., Acebes J. M., et al. A collaborative and near-comprehensive North Pacific humpback whale photo-ID dataset // Sci. Rep. – 2023. – V. 13. – № 1. – P. 10237. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36928-1>
19. Chen G., Han T. X., He Z., Kays R., Forrester T. Deep convolutional neural network-based species recognition for wild animal monitoring // IEEE Int. Conf. on Image Processing (ICIP), Paris, France. – 2014. <https://doi.org/10.1109/ICIP.2014.7025172>
20. Chen P., Swarup P., Matkowski W. M., Kong A. W. K., Han S., Zhang Z., Rong H. A study on giant panda recognition based on images of a large proportion of captive pandas // Ecol. Evol. – 2020. – V. 10. – № 7. – P. 3561–3573. <https://doi.org/10.1002/ece3.6152>

- a. Christal J., Whitehead H. Social affiliations within sperm whale (*Physeter macrocephalus*) groups // Ethology. – 2001. – V. 107. – P. 323–340.
21. Christensen I. Growth and reproduction of killer whales, *Orcinus orca*, in Norwegian coastal waters // Rep. Int. Whaling Comm. – 1984. – Special Issue 6. – P. 253–258.
22. Clapham M., Miller E., Nguyen M., Darimont C. T. Automated facial recognition for wildlife that lack unique markings: A deep learning approach for brown bears // Ecol. Evol. – 2020. – V. 10. – № 23. – P. 12883–12892. <https://doi.org/10.1002/ece3.6840>
23. Committee on Taxonomy. List of marine mammal species and subspecies. – 2022.
24. Cronin M. A. A proposal to eliminate redundant terminology for intra-species groups // Wildlife Soc. Bull. – 2006. – V. 34. – № 1. – P. 237–241. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2006\)34\[237:APTERT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[237:APTERT]2.0.CO;2)
25. De Bruyn P. J. N., Tosh C. A., Terauds A. Killer whale ecotypes: Is there a global model? // Biol. Rev. – 2013. – V. 88. – P. 62–80.
26. De Nart D., Costa C., Di Prisco G., Carpana E. Image recognition using convolutional neural networks for classification of honey bee subspecies // Apidologie. – 2022. – V. 53. – № 1. – P. 5. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00918-5>
27. Deecke V. B., Ford J. K., Slater P. J. The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: communicating with costly calls // Anim. Behav. – 2005. – V. 69. – № 2. – P. 395–405. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.014>
28. Eisfeld S. M. The social affiliation and group composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the outer southern Moray Firth, NE Scotland // Master's Thesis. – Univ. Wales, Bangor. – 2003.
29. Emmons C. K., Hard J. J., Dahlheim M. E., Waite J. M. Quantifying variation in killer whale (*Orcinus orca*) morphology using elliptical Fourier analysis // Mar. Mamm. Sci. – 2019. – V. 35. – № 1. – P. 5–21. <https://doi.org/10.1111/mms.12505>
30. Filatova O. A., Miller P. J., Yurk H., Samarra F. I., Hoyt E., Ford J. K., Matkin C. O., Barrett-Lennard L. G. Killer whale call frequency is similar across the oceans, but varies across sympatric ecotypes // J. Acoust. Soc. Am. – 2015. – V. 138. – P. 251–257. <https://doi.org/10.1121/1.4922704>

31. Filatova O. A., Borisova E. A., Meschersky I. G., et al. Colonizing the wild west: low diversity of complete mitochondrial genomes in western North Pacific killer whales suggests a founder effect // *J. Hered.* – 2018. – V. 109. – P. 735–743.
32. Filatova O. A., Borisova E. A., Shpak O. V., Meschersky I. G., Tiunov A. V., Goncharov A. A., Fedutin I. D., Burdin A. M. Reproductively isolated ecotypes of killer whales *Orcinus orca* in the seas of the Russian Far East // *Biol. Bull.* – 2015a. – V. 42. – № 7. – P. 674–681. <https://doi.org/10.1134/S1062359015070043>
33. Filatova O. A., Shpak O. V., Ivkovich T. V., Volkova E. V., Fedutin I. D., Ovsyanikova E. N., Burdin A. M., Hoyt E. Large-scale habitat segregation of fish-eating and mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western North Pacific // *Polar Biol.* – 2019. – V. 42. – № 5. – P. 931–941. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02484-6>
34. Fomin S. V., Fedutin I. D., Borisova E. A., Meschersky I. G., Filatova O. A. Sea otters (*Enhydra lutris*) found in the stomach of a stranded killer whale (*Orcinus orca*) in the Commander Islands, Western North Pacific // *Aquat. Mamm.* – 2023. – V. 49. – № 5. – P. 462–467. <https://doi.org/10.1578/AM.49.5.2023.462>
35. Foote A. D., Morin P. A., Durban J. W., Willerslev E., Orlando L., Gilbert M. T. P. Out of the Pacific and back again: insights into the matrilineal history of Pacific killer whale ecotypes // *PLoS One.* – 2011. – V. 6. – № 9. – P. e24980. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024980>
36. Foote A. D., Nystuen J. A. Variation in call pitch among killer whale ecotypes // *J. Acoust. Soc. Am.* – 2008. – V. 123. – № 3. – P. 1747–1752. <https://doi.org/10.1121/1.2836752>
37. Foote A. D., Vijay N., Ávila-Arcos M. C., Baird R. W., Durban J. W., Fumagalli M., Wolf J. B. Genome-culture coevolution promotes rapid divergence of killer whale ecotypes // *Nat. Commun.* – 2016. – V. 7. – № 1. – P. 11693.
38. Ford J. K. B., Ellis G. M., Barrett-Lennard L. G. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters // *Can. J. Zool.* – 1998. – V. 76. – № 8. – P. 1456–1471.
39. Ford J. K. Killer whale: *Orcinus orca* // In W. F. Perrin, B. Wursig, J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. – London: Academic Press. – 2009. – P. 650–657.

40. Ford J. K., Ellis G. M., Barrett-Lennard L. G., et al. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters // Can. J. Zool. – 1998. – V. 76. – P. 1456–1471.
41. Ford J. K., Ellis G. M., Matkin C. O., Wetklo M. H., Barrett-Lennard L. G., Withler R. E. Shark predation and tooth wear in a population of northeastern Pacific killer whales // Aquat. Biol. – 2011. – V. 11. – № 3. – P. 213–224. <https://doi.org/10.3354/ab00307>
42. Ford J. K. B., Ellis G. M. Transients: Mammal-Hunting Killer Whales. – Vancouver: UBC Press; Seattle: University of Washington Press. – 1999.
43. Ford J. K. B., Ellis G. M. You Are What You Eat: Foraging Specializations and Their Influence on the Social Organization and Behavior of Killer Whales // In J. Yamagiwa, L. Karczmarski (Eds.), Primates and Cetaceans: Field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies. – Tokyo: Springer Japan. – 2014. – P. 75–98. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54523-1_4
44. Ford J. K. B., Ellis G. M., Balcomb K. C. Killer Whales: The Natural History and Genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington. – Vancouver: UBC Press. – 2000.
45. Ford J. K. B., Ellis G. M. Selective foraging by fish-eating killer whales *Orcinus orca* in British Columbia // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2006. – V. 316. – P. 185–199. <https://doi.org/10.3354/meps316185>
46. Ford J. K. B., Ellis G. M. You are what you eat: Foraging specializations and their influence on the social organization and behavior of killer whales // In L. Karczmarski (Ed.), Primates and Cetaceans: Field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies. – Japan: Springer. – 2014. – P. 75–98. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54523-1_4
47. Foster E. A., Franks D. W., Morrell L. J., Balcomb K. C., Parsons K. M., van Ginneken A., Croft D. P. Social network correlates of food availability in an endangered population of killer whales (*Orcinus orca*) // Anim. Behav. – 2012. – V. 83. – № 3. – P. 731–736.
48. Frisch A. J., Hobbs J.-P. A. Photographic identification based on unique, polymorphic colour patterns: A novel method for tracking a marine crustacean // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2007. – V. 351. – № 1. – P. 294–299. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.07.008>

49. Ginsberg J. R., Young T. P. Measuring association between individuals or groups in behavioural studies // *Anim. Behav.* – 1992. – V. 44. – P. 377–379.
50. Gowans S., Whitehead H., Hooker S. K. Social organization in northern bottlenose whales, *Hyperoodon ampullatus*: Not driven by deep-water foraging? // *Anim. Behav.* – 2001. – V. 62. – P. 369–377.
51. Gowans S., Würsig B., Karczmarski L. The social structure and strategies of delphinids: Predictions based on an ecological framework // *Adv. Mar. Biol.* – 2008. – V. 53. – P. 195–294. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(07\)53003-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(07)53003-8)
52. Guinet C. Intentional stranding apprenticeship and social play in killer whales (*Orcinus orca*) // *Can. J. Zool.* – 1991. – V. 69. – P. 2712–2716.
53. Hanson M. B., Walker W. A. Trans-Pacific consumption of cephalopods by North Pacific killer whales (*Orcinus orca*) // *Aquat. Mamm.* – 2014. – V. 40. – P. 274–284.
54. He K., Zhang X., Ren S., Sun J. Deep Residual Learning for Image Recognition // *Proc. IEEE Conf. on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR)*, Las Vegas, NV, USA. – 2016. <https://doi.org/10.1109/CVPR.2016.90>
55. Heise K., Barrett-Lennard L. G., Saulitis E., et al. Examining the evidence for killer whale predation on Steller sea lions in British Columbia and Alaska // *Aquat. Mamm.* – 2003. – V. 29. – P. 325–334.
56. Herman D. P., Burrows D. G., Wade P. R., Durban J. W., Matkin C. O., Leduc R. G., Barrett-Lennard L. G., Krahn M. M. Feeding ecology of eastern North Pacific killer whales *Orcinus orca* from fatty acid, stable isotope, and organochlorine analyses of blubber biopsies // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2005. – V. 302. – P. 275–291. <https://doi.org/10.3354/meps302275>
57. Hernández-Serna A., Jiménez-Segura L. F. Automatic identification of species with neural networks // *PeerJ.* – 2014. – V. 2. – P. e563. <https://doi.org/10.7717/peerj.563>
58. Hoelzel A. R., Dahlheim M., Stern S. J. Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the eastern North Pacific and genetic differentiation between foraging specialists // *J. Hered.* – 1998. – V. 89. – № 2. – P. 121–128.
59. Hoelzel A. R., Dover G. A. Genetic differentiation between sympatric killer whale populations // *Heredity.* – 1991. – V. 66. – № 2. – P. 191–195.

60. Hoelzel A. R., Goldsworthy S. D., Fleischer R. C. Population genetic structure // In A. R. Hoelzel (Ed.), *Marine Mammal Biology: An Evolutionary Approach*. – Oxford: Blackwell Science. – 2002. – P. 325–352.
61. Hoelzel A. R., Green A. PCR protocols and population analysis by direct DNA sequencing and PCR-based DNA fingerprinting // In A. R. Hoelzel (Ed.), *Molecular Genetic Analysis of Populations, a Practical Approach*, 2nd Edition. – Oxford: Oxford Univ. Press. – 1998. – P. 201–235.
62. Hoelzel A. R., Hey J., Dahlheim M. E., Nicholson C., Burkanov V., Black N. Evolution of population structure in a highly social top predator, the killer whale // *Mol. Biol. Evol.* – 2007. – V. 24. – № 6. – P. 1407–1415. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm063>
63. Holme P., Park S. M., Kim B. J., Edling C. R. Korean university life in a network perspective: dynamics of a large affiliation network // *Physica A*. – 2007. – V. 373. – P. 821–830.
64. Hoyt E. *The whale called killer*. – Camden House Publishing. – 1995.
65. Ismail M. E., Fedutin I. D., Ivkovich T. V., Filatova O. A. Occurrence of killer whales *Orcinus orca* off the Commander Islands and Avacha Gulf from 2008–2021 and its relation to the sea otter *Enhydra lutris* population decline // *Russ. J. Theriol.* – 2023. – V. 22. – № 1. – P. 74–83.
66. Ivkovich T., Filatova O. A., Burdin A. M., Sato H., Hoyt E. The social organization of resident-type killer whales (*Orcinus orca*) in Avacha Gulf, Northwest Pacific, as revealed through association patterns and acoustic similarity // *Mamm. Biol.* – 2010. – V. 75. – P. 198–210.
67. Jacomy M., Venturini T., Heymann S., Bastian M. ForceAtlas2, a continuous graph layout algorithm for handy network visualization designed for the Gephi software // *PLoS One*. – 2014. – V. 9. – P. e98679.
68. Jang W., Lee E. C. Multi-Class Parrot Image Classification Including Subspecies with Similar Appearance // *Biol.* – 2021. – V. 10. – № 11. – P. 1140.
69. Joly A., Müller H., Goëau H., Glotin H., Spampinato C., Rauber A., Bonnet P., Vellinga W.-P., Fisher B. LifeCLEF: Multimedia life species identification // *EMR: Environmental Multimedia Retrieval*, Glasgow, United Kingdom. – 2014.

70. Jourdain E., Vongraven D., Bisther A., Karoliussen R. First longitudinal study of seal-feeding killer whales (*Orcinus orca*) in Norwegian coastal waters // PLoS One. – 2017. – V. 12. – P. e0180099.
71. Kotik C., Durban J. W., Fearnbach H., Barrett-Lennard L. G. Morphometrics of mammal-eating killer whales from drone photogrammetry, with comparison to sympatric fish-eating killer whales in the eastern North Pacific // Mar. Mamm. Sci. – 2023. – V. 39. – № 1. – P. 42–58. <https://doi.org/10.1111/mms.12965>
72. Krahn M. M., Pitman R. L., Burrows D. G., Herman D. P., Pearce R. W. Use of chemical tracers to assess diet and persistent organic pollutants in Antarctic Type C killer whales // Mar. Mamm. Sci. – 2008. – V. 24. – № 3. – P. 643–663.
73. Krizhevsky A., Sutskever I., Hinton G. E. ImageNet classification with deep convolutional neural networks // Commun. ACM. – 2017. – V. 60. – № 6. – P. 84–90. <https://doi.org/10.1145/3065386>
74. Kumar S., Singh S. K. Visual animal biometrics: Survey // IET Biometrics. – 2016. – V. 6. – № 3. – P. 139–156. <https://doi.org/10.1049/iet-bmt.2016.0017>
75. Leatherwood J. S., Dahlheim M. E. Worldwide distribution of pilot whales and killer whales // Naval Ocean Systems Center Tech. Rep. – 1978. – V. 443. – P. 1–39.
76. Lefort K. J., Garroway C. J., Ferguson S. H. Killer whale abundance and predicted narwhal consumption in the Canadian Arctic // Glob. Change Biol. – 2020. – V. 26. – № 8. – P. 4276–4283.
77. Long J., Shelhamer E., Darrell T. Fully convolutional networks for semantic segmentation // Proc. IEEE Conf. on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR). – 2015. <https://doi.org/10.1109/CVPR.2015.7298965>
78. Mann J., Connor R. C., Tyack P. L., Whitehead H. (Eds.). Cetacean societies: Field studies of dolphins and whales. – Univ. Chicago Press. – 2000.
79. Marakov S. Cetaceans in the waters off the Commander Islands // Trudy PINRO. – 1967. – V. 21. – P. 200–210.
80. Marburg A., Bigham K. Deep learning for benthic fauna identification // OCEANS 2016 MTS/IEEE. – Monterey, CA, USA. – 2016. <https://doi.org/10.1109/OCEANS.2016.7761146>

81. Marino L. Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates // Brain Behav. Evol. – 2002. – V. 59. – № 1-2. – P. 21–32. <https://doi.org/10.1159/000063731>
82. Matkin C. O., Ellis G., Olesiuk P., et al. Association patterns and inferred genealogies of resident killer whales, *Orcinus orca*, in Prince William Sound, Alaska // Fish. Bull. – 1999. – V. 97. – P. 900–919.
83. Miller P. J. O. M., Shapiro A. D., Deecke V. B. The diving behaviour of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*): variations with ecological not physiological factors // Can. J. Zool. – 2010. – V. 88. – № 11. – P. 1103–1112. <https://doi.org/10.1139/z10-080>
84. Möcklinghoff L., Schuchmann K. L., Marques M. I. New non-invasive photo-identification technique for free-ranging giant anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*) facilitates urgently needed field studies // J. Nat. Hist. – 2018. – V. 52. – № 37–38. – P. 2397–2411. <https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1537407>
85. Morin P. A., Parsons K. M., Archer F. I., Ávila-Arcos M. C., Barrett-Lennard L. G., Dalla Rosa L., Foote A. D. Geographic and temporal dynamics of a global radiation and diversification in the killer whale // Mol. Ecol. – 2015. – V. 24. – № 15. – P. 3964–3979.
86. Morin P. A., Archer F. I., Foote A. D., Vilstrup J., Allen E. E., Wade P., Durban J., Parsons K., Pitman R., Li L., Bouffard P., Abel Nielsen S. C., Rasmussen M., Willerslev E., Gilbert M. T. P., Harkins T. Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species // Genome Res. – 2010. – V. 20. – № 7. – P. 908–916. <https://doi.org/10.1101/gr.102954.109>
87. Morin P. A., McCarthy M. L., Fung C. W., Durban J. W., Parsons K. M., Perrin W. F., Taylor B. L., Jefferson T. A., Archer F. I. Revised taxonomy of eastern North Pacific killer whales (*Orcinus orca*): Bigg's and resident ecotypes deserve species status // R. Soc. Open Sci. – 2024. – V. 11. – № 3. – P. 231368. <https://doi.org/10.1098/rsos.231368>
88. Morton A. B. A quantitative comparison of the behavior of resident and transient forms of the killer whale off the central British Columbia coast // Rep. Int. Whaling Comm. Spec. Issue. – 1990. – № 12. – P. 245–248.
89. Mosher K. H. Identification of Pacific salmon and steelhead trout by scale characteristics // US Bureau of Commercial Fisheries. – 1969. – V. 317.

90. Nasteski V. An overview of the supervised machine learning methods // Horizons. – 2017. – V. 4. – P. 51–62. <https://doi.org/10.20544/HORIZONS.B.04.1.17.P05>
91. Newman M. Analysis of weighted networks // Phys. Rev. E. – 2004. – V. 70. – P. 056131. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.70.056131>
92. Newman M. E. Modularity and community structure in networks // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 2006. – V. 103. – P. 8577–8582.
93. Nishiwaki M., Handa C. Killer whales caught in the coastal waters of Japan for recent 10 years // Sci. Rep. Whales Res. Inst. (Tokyo). – 1958. – V. 13. – P. 53–83.
94. Norouzzadeh M. S., Nguyen A., Kosmala M., Swanson A., Palmer M. S., Packer C., Clune J. Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 2018. – V. 115. – № 25. – P. E5716–E5725. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719367115>
95. Olesiuk P. F., Bigg M. A., Ellis G. M. Life history and population dynamics of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Rep. Int. Whaling Comm. – 1990. – Spec. Issue 12. – P. 209–243.
96. Ottensmeyer C. A., Whitehead H. Behavioural evidence for social units in long-finned pilot whales // Can. J. Zool. – 2003. – V. 81. – P. 1327–1328.
97. Park J., Kim D. I., Choi B., Kang W., Kwon H. W. Classification and morphological analysis of vector mosquitoes using deep convolutional neural networks // Sci. Rep. – 2020. – V. 10. – № 1. – P. 1012. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57875-1>
98. Parsons K. M., Balcomb K. C., Ford J. K. B., Durban J. W. The social dynamics of southern resident killer whales and conservation implications for this endangered population // Anim. Behav. – 2009. – V. 77. – № 4. – P. 963–971.
99. Parsons K. M., Durban J. W., Burdin A. M., et al. Geographic patterns of genetic differentiation among killer whales in the northern North Pacific // J. Hered. – 2013. – V. 104. – № 6. – P. 737–754. <https://doi.org/10.1093/jhered/est037>
100. Pimm S. L., Jenkins C. N., Abell R., Brooks T. M., Gittleman J. L., Joppa L. N., Raven P. H., Roberts C. M., Sexton J. O. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection // Science. – 2014. – V. 344. – № 6187. – P. 1246752. <https://doi.org/10.1126/science.1246752>

101. Pitman R. L., Durban J. W., Greenfelder M., Guinet C., Jorgensen M., Olson P. A., Plana J., Tixier P., Towers J. R. Observations of a distinctive morphotype of killer whale (*Orcinus orca*), type D, from subantarctic waters // Polar Biol. – 2011. – V. 34. – № 2. – P. 303–306. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0871-3>
102. Pitman R. L., Ensor P. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters // J. Cetacean Res. Manag. – 2003. – V. 5. – № 2. – P. 131–140. <https://doi.org/10.47536/jcrm.v5i2.813>
103. Qi J., Liu W., Jiao T., Hamblin A. Variation in morphological and physiological characteristics of wild *Elymus nutans* ecotypes from different altitudes in the northeastern Tibetan Plateau // J. Sensors. – 2020. – P. 2869030. <https://doi.org/10.1155/2020/2869030>
104. Qin H., Li X., Liang J., Peng Y., Zhang C. DeepFish: Accurate underwater live fish recognition with a deep architecture // Neurocomputing. – 2016. – V. 187. – P. 49–58. <https://doi.org/10.1016/j.neucom.2015.10.122>
105. Ramos-Arredondo R. I., Carvajal-Gamez B. E., Gendron D., Gallegos-Funes F. J., Mújica-Vargas D., Rosas-Fernández J. PhotoId-Whale: Blue whale dorsal fin classification for mobile devices // PLoS One. – 2020. – V. 15. – № 10. – P. e0237570. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237570>
106. Rawat W., Wang Z. Deep convolutional neural networks for image classification: A comprehensive review // Neural Comput. – 2017. – V. 29. – № 9. – P. 2352–2449. https://doi.org/10.1162/neco_a_00990
107. Redmon J., Divvala S., Girshick R., Farhadi A. You Only Look Once: Unified, real-time object detection // 2016 IEEE Conf. on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR). – 2016. <https://doi.org/10.1109/CVPR.2016.91>
108. Reeves R. R., Perrin W. F., Taylor B. L., Baker C. S., Mesnick S. L. (Eds.). Report of the workshop on shortcomings of cetacean taxonomy in relation to needs of conservation and management // NOAA Tech. Memo. NOAA-NMFS-SWFSC-363. – La Jolla, California: National Oceanic and Atmospheric Administration. – 2004. – P. 94.
109. Rice D. W. Stomach contents and feeding behaviour of killer whales in the eastern North Pacific // Norsk Hvalfangst-Tidende. – 1968. – V. 57. – P. 35–38.
110. Riesch R., Barrett-Lennard L. G., Ellis G. M., Ford J. K. B., Deecke V. B. Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer

whales? // Biol. J. Linn. Soc. – 2012. – V. 106. – № 1. – P. 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01872.x>

111. Saulitis E., Matkin C., Barrett-Lennard L., Heise K., Ellis G. Foraging strategies of sympatric killer whale (*Orcinus orca*) populations in Prince William Sound, Alaska // Mar. Mamm. Sci. – 2000. – V. 16. – № 1. – P. 94–109. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2000.tb00906.x>

112. Schofield G., Katselidis K. A., Dimopoulos P., Pantis J. D. Investigating the viability of photo-identification as an objective tool to study endangered sea turtle populations // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2008. – V. 360. – № 2. – P. 103–108. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.04.005>

113. Schuettelpelz E., Frandsen P. B., Dikow R. B., Brown A., Orli S., Peters M., et al. Applications of deep convolutional neural networks to digitized natural history collections // Biodivers. Data J. – 2017. – V. 5. – P. e21139. <https://doi.org/10.3897/bdj.5.e21139>

114. Shpak O. V. Carnivorous killer whales (*Orcinus orca*) in the western Sea of Okhotsk: observations and questionnaire data // Marine Mammals of the Holarctic: Collection of Studies Presented at the 7th Int. Conf. – Suzdal: MMC. – 2012. – P. 17–21.

115. Stredulinsky E. H., Darimont C. T., Barrett-Lennard L., Ellis G. M., Ford J. K. B. Family feud: permanent group splitting in a highly philopatric mammal, the killer whale (*Orcinus orca*) // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2021. – V. 75. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02992-8>

116. Sukumar R. The management of large mammals in relation to male strategies and conflict with people // Biol. Conserv. – 1991. – V. 55. – № 1. – P. 93–102. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(91\)90007-V](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90007-V)

117. Thompson J. W., Zero V. H., Schwacke L. H., Speakman T. R., Quigley B. M., Morey J. S. M., McDonald T. L. finFindR: Computer-assisted recognition and identification of bottlenose dolphin photos in R // bioRxiv. – 2019. – P. 825661. <https://doi.org/10.1101/825661>

118. Totterdell J. A., Wellard R., Reeves I. M., Elsdon B., Markovic P., Yoshida M., Fairchild A., Sharp G., Pitman R. L. The first three records of killer whales (*Orcinus orca*) killing and eating blue whales (*Balaenoptera musculus*) // Mar. Mamm. Sci. – 2022. <https://doi.org/10.1111/mms.12906>

119. Villon S., Chaumont M., Subsol G., Villéger S., Claverie T., Mouillot D. Coral reef fish detection and recognition in underwater videos by supervised machine learning: comparison between deep learning and HOG+SVM methods // Adv. Concepts Intell. Vis. Syst. – 2016. – Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-48680-2_15
120. Vos D. J., Quakenbush L. T., Mahoney B. A. Documentation of sea otters and birds as prey for killer whales // Mar. Mamm. Sci. – 2006. – V. 22. – № 1. – P. 201–205.
121. Wäldchen J., Mäder P. Plant species identification using computer vision techniques: A systematic literature review // Arch. Comput. Methods Eng. – 2018. – V. 25. – № 2. – P. 507–543. <https://doi.org/10.1007/s11831-016-9206-z>
122. Wang W., Solovyev R. A., Stempkovsky A. L., Telpukhov D. V., Volkov A. A. Method for whale re-identification based on Siamese nets and adversarial training // Opt. Mem. Neural Netw. – 2020. – V. 29. – № 2. – P. 118–132. <https://doi.org/10.3103/S1060992X20020058>
123. Weinstein B. G. A computer vision for animal ecology // J. Anim. Ecol. – 2018. – V. 87. – № 3. – P. 533–545. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12780>
124. Whitehead H. Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis. – Univ. Chicago Press. – 2008.
125. Whitehead H. SOCPROG programs: analyzing animal social structures // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2009. – V. 63. – P. 765–778.
126. Willi M., Pitman R. T., Cardoso A. W., Locke C., Swanson A., Boyer A., Fortson L. Identifying animal species in camera trap images using deep learning and citizen science // Methods Ecol. Evol. – 2019. – V. 10. – № 1. – P. 80–91. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13099>
127. Williams E. R., Thomson B. Improving population estimates of Glossy Black-Cockatoos (*Calyptorhynchus lathami*) using photo-identification // Emu - Austral Ornithol. – 2015. – V. 115. – № 4. – P. 360–367. <https://doi.org/10.1071/MU15041>
128. Willis C. G., Ellwood E. R., Primack R. B., Davis C. C., Pearson K. D., Gallinat A. S., Sparks T. H. Old plants, new tricks: phenological research using herbarium specimens // Trends Ecol. Evol. – 2017. – V. 32. – № 7. – P. 531–546. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.015>

129. Yamada T. K., Uni Y., Amano M., et al. Biological indices obtained from a pod of killer whales entrapped by sea ice off northern Japan // Sci. Comm. Int. Whaling Comm., Anchorage, Alaska. – 2007. – P. 15.
130. Zeng Y., Zhang J. A machine learning model for detecting invasive ductal carcinoma with Google Cloud AutoML Vision // Comput. Biol. Med. – 2020. – V. 122. – P. 103861. <https://doi.org/10.1016/j.combiomed.2020.103861>
131. Zerbini A. N., Waite J. M., Durban J. W., et al. Estimating abundance of killer whales in the nearshore waters of the Gulf of Alaska and Aleutian Islands using line-transect sampling // Mar. Biol. – 2007. – V. 150. – P. 1033–1045.
132. Берзин А. А., Владимиров В. Л. Новый вид косатки (*Cetacea, Delphinidae*) из вод Антарктики // Зоол. Журн. – 1983. – Т. 62. – № 2. – С. 287–295.
133. Болтнев А. И. Млекопитающие или рыбоеды: критические замечания к проблеме изучения структуры популяции косаток // Труды ВНИРО. – 2017. – Т. 168. – С. 49–61.
134. Болтнев А. И., Жариков К. А., Сомов А. Г., Сальман А. Л. Спутниковое слежение за косатками в Охотском море в летне-осенний период 2015 г. // Труды ВНИРО. – 2017. – Т. 168. – С. 62–73.
135. Гептнер В. Г. Млекопитающие Советского Союза. – Москва: Высшая школа. – 1976.
136. Ивкович Т. В. Структура населения косаток (*Orcinus orca*) Авачинского залива // Диссертация магистр биол. наук. – Санкт-Петербургский государственный университет. – 2006. – С. 68.
137. Мамаев Е. Г., Бурканов В. Н. Косатки (*Orcinus orca*) и северные морские котики (*Callorhinus ursinus*) Командорских о-вов: формирование пищевой специализации? // Морские Млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам IV международной конференции. – 2006. – С. 347–351.
138. Михалев Ю. А. Киты южного полушария: биология, промысел, перспективы восстановления популяций. – Одесса: ООО "ИНВАЦ". – 2008. – 328 с.
139. Нагайлик М. М. Пространственная структура популяции и поведение рыбоядных косаток восточной Камчатки // Диссертация кандидата биол. наук. – МГУ им. М.В. Ломоносова. – 2011. – 182 с.

140. Северцов А. С. Основы теории эволюции. – Москва: Изд-во МГУ. – 1987. – 320 с.
141. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. – Москва: Высшая школа. – 1979.
142. Томилин А. Г. Китообразные, род косатки // Звери СССР и прилежащих стран. – 1957. – Т. 9. – Москва: Изд-во АН СССР. – С. 643–665.
143. Филатова О. А., Борисова Е. А., Шпак О. В., Мещерский И. Г., Тиунов А. В., Гончаров А. А., Федутин И. Д., Бурдин А. М. Репродуктивно изолированные экотипы косаток (*Orcinus orca*) в морях Дальнего Востока России // Зоол. Журн. – 2014. – Т. 93. – С. 1345–1353.
144. Филатова О. А., Ивкович Т. В., Шпак О. В., Борисова Е. А., Федутин И. Д. Косатки — рыболовы и охотники // Природа. – 2013. – № 5. – С. 28–37.
145. Чабовский А. В. Эволюция социальности грызунов открытых пространств: экологические аспекты // Диссертация доктора биологических наук. – Институт проблем экологии и эволюции, Москва. – 2006.
146. Шевченко В. И. Характер взаимоотношений косаток и других китообразных // Морские млекопитающие: Тез. докл. 6 Всес. совещ. – Киев. – 1975. – V. 2. – С. 173–175.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1. Максимальные значения индекса ассоциации (SRI) на уровне особи для рыбацких косаток (R- тип) - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9

Особь	максимальное значение индекса ассоциации	Особь	максимальное значение индекса ассоциации	Особь	максимальное значение индекса ассоциации	Особь	максимальное значение индекса ассоциации
CO035	0.4	CO13_277	1	CO15_234	0.33	CO19_015	0.25
CO036	0.8	CO13_278	1	CO15_241	1	CO19_026	0.5
CO037	0.83	CO13_283	1	CO15_242	1	CO19_059	0.67
CO038	0.67	CO13_285	1	CO15_243	1	CO19_076	1
CO039	1	CO13_286	1	CO15_244	1	CO19_078	1
CO040	1	CO13_289	1	CO15_245	1	CO19_081	1
CO041	1	CO13_290	1	CO15_246	0.67	CO19_084	0.67
CO044	1	CO13_291	1	CO15_251	1	CO19_097	0.5
CO056	0.75	CO13_292	1	CO15_253a	0.33	CO19_120	0.4
CO056a	0.75	CO13_293	1	CO15_254	1	CO19_133	1
CO084	1	CO13_294	1	CO15_264	1	CO19_146	0.33
CO084c	0.5	CO149	1	CO15_265	1	CO19_990	0.4
CO085	1	CO14_001	1	CO15_266	1	CO200	1
CO107	0.33	CO14_002	1	CO15_267	0.75	CO218	1
CO108	0.33	CO14_003	0.75	CO15_268	1	CO21_006	0.67
CO110	1	CO14_004	1	CO15_269	0.75	CO21_019	1
CO110a	0.75	CO14_005	0.8	CO15_270	0.67	CO21_032	0.67
CO116	0.75	CO14_008	1	CO15_271	0.75	CO21_037	0.33
CO117	0.75	CO14_010	1	CO15_272	0.25	CO21_044	1

CO126	0.33	CO14_013	0.8	CO15_290	0.4	CO21_044a	1
CO13_041	1	CO14_014	1	CO15_296	0.25	CO21_045	1
CO13_042	1	CO14_015	0.33	CO15_301	0.25	CO21_045a	1
CO13_044	0.83	CO14_017	0.5	CO16_010	1	CO21_051	1
CO13_051	0.4	CO14_018	1	CO16_011	0.67	CO21_108	0.33
CO13_052	0.33	CO14_019	1	CO16_012	1	CO21_114	1
CO13_054	0.25	CO14_022	1	CO16_017	1	CO21_122	0.33
CO13_056	0.25	CO14_023	0.67	CO16_018	1	CO21_151	0.67
CO13_060	0.6	CO14_025	1	CO16_019	1	CO220	1
CO13_062	1	CO14_026	1	CO16_034	0.75	CO223	1
CO13_063	0.75	CO14_027	1	CO16_050	1	CO227	0.75
CO13_064	1	CO14_028	1	CO16_052	1	CO257	1
CO13_065	0.6	CO14_030	0.6	CO16_053	1	CO260	1
CO13_083	0.67	CO14_040	1	CO16_059	0.5	CO261	1
CO13_084	1	CO14_041	1	CO16_089	1	CO261a	1
CO13_084a	0.5	CO14_049	0.67	CO16_095	1	CO279	0.75
CO13_085	1	CO14_066	1	CO17_013	1	CO319	1
CO13_086	1	CO14_067	1	CO17_013a	1	CO321	1
CO13_087	1	CO14_072	1	CO17_014	1	CO335	0.75
CO13_095	0.67	CO14_073	1	CO17_015	1	CO336	0.5
CO13_102	1	CO14_074	1	CO17_017	1	CO339	1
CO13_107	1	CO14_076	1	CO17_020	1	CO340	0.75
CO13_108	1	CO14_077	1	CO17_021	1	CO341	1
CO13_110	1	CO14_109	1	CO17_022	1	CO346	1
CO13_110a	1	CO14_110	0.71	CO17_023	1	CO354	0.67

CO13_111	0.67	CO14_111	0.71	CO17_024	1	CO390	0.67
CO13_114	1	CO14_112	1	CO17_025	1	CO391	0.67
CO13_115	1	CO14_113	1	CO17_026	1	CO395	1
CO13_116	1	CO14_113a	0.5	CO17_027	1	CO396	0.67
CO13_117	1	CO14_114	0.83	CO17_032	0.33	CO455	1
CO13_135	1	CO150	1	CO17_033	0.67	CO456	1
CO13_139	1	CO150a	0.75	CO17_034	1	CO457	1
CO13_140	1	CO156	1	CO17_035	0.5	CO458	1
CO13_143	1	CO158	0.9	CO17_036	1	CO459	1
CO13_149	0.67	CO159	0.89	CO17_037	0.67	CO460	0.5
CO13_151	1	CO15_001	0.5	CO17_038	1	CO461	1
CO13_159	0.67	CO15_002	1	CO17_040	0.4	CO465	1
CO13_160	1	CO15_006	0.25	CO17_041	0.33	CO466	1
CO13_167	0.67	CO15_007	1	CO17_042	0.5	CO521	0
CO13_168	0.67	CO15_008	1	CO17_043	0.8	CO558	0
CO13_172	0.67	CO15_009	0.67	CO17_044	0.8	CO583	0.91
CO13_177	0.5	CO15_011	0.33	CO17_044a	0.67	CO583a	0.92
CO13_179	0.33	CO15_012	0.75	CO17_045	1	CO584	1
CO13_181	0.67	CO15_014	1	CO17_046	0.6	CO584a	1
CO13_185	0.33	CO15_029	1	CO17_047	1	CO584b	0.8
CO13_186	0.67	CO15_031	0.8	CO17_048	1	CO585	0.8
CO13_197	1	CO15_032	0.5	CO17_050	1	CO585a	1
CO13_198	0.63	CO15_034	0.6	CO17_052	0.6	CO585b	1
CO13_199	0.63	CO15_034a	0.67	CO17_053	0.67	CO585c	0.75
CO13_200	1	CO15_035	0.67	CO17_999	0.75	CO587	0.63

CO13_204	0.5	CO15_036	0.75	CO18_008	1	CO588	0.64
CO13_207	0.5	CO15_038	0.75	CO18_012	1	CO590	0.92
CO13_208	0.67	CO15_040	0.67	CO18_013	1	CO616	1
CO13_211	0.67	CO15_041	0.83	CO18_061	0.25	CO618	1
CO13_214	0.5	CO15_045	0.67	CO18_073	0.5	CO624	1
CO13_215	1	CO15_046	1	CO18_074	1	CO627	1
CO13_216	1	CO15_047	1	CO18_076	1	CO627a	1
CO13_217	1	CO15_048	1	CO18_078	1	CO632	1
CO13_218	1	CO15_052	1	CO18_083	1	CO638	0.75
CO13_219	1	CO15_053	1	CO18_084	1	CO644	1
CO13_220	0.67	CO15_081	1	CO18_088	1	CO725	0.67
CO13_221	1	CO15_084	1	CO18_089	1	CO736	0.83
CO13_222	1	CO15_085	1	CO18_092	1	CO812	1
CO13_223	1	CO15_102	0.33	CO18_093	1	CO823	0.75
CO13_224	0.67	CO15_103	1	CO18_094	1	CO823a	1
CO13_225	1	CO15_104	1	CO18_095	1	CO833	1
CO13_226	1	CO15_110	0.5	CO18_099	1	CO835	0.67
CO13_227	1	CO15_125	0.5	CO18_113	1	CO842	0.33
CO13_228	1	CO15_134	1	CO18_114	1	CO844	1
CO13_231	1	CO15_137	1	CO18_126	0	CO846	0.33
CO13_232	0.5	CO15_161	0.5	CO18_141	0.5	CO860	1
CO13_233	1	CO15_162	1	CO18_143	0.5	CO861	1
CO13_244	1	CO15_164	1	CO18_156	1	CO863	1
CO13_245	0.33	CO15_173	0.57	CO18_159	1	CO879	1
CO13_248	0.5	CO15_174	0.86	CO195	1	CO881	1

CO13_249	0.5	CO15_175	0.75	CO195a	0.67	CO908	0.4
CO13_259	1	CO15_176	0.86	CO196	1	CO991	1
CO13_260	1	CO15_176a	1	CO197	0.75	CO992	1
CO13_267	0.5	CO15_186	0	CO198	0.75	CO992a	1
CO13_276	1	CO15_228	0.33	CO199	0.75	CO993	0.6
CO995	1	CO994	1				
Среднее максимальное значение индекса ассоциации составило (SD) = 0.82 (0.24)							

Приложение 2. максимальные значения индекса ассоциации (SRI) на уровне особи для плотоядных косаток (Т- тип) - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9

Особь	максимальное значение индекса ассоциации	Особь	максимальное значение индекса ассоциации	Особь	максимальное значение индекса ассоциации
AVT001	0.67	AVT016	1	AVT061	1
AVT002	0.67	AVT022	0.25	AVT066	1
AVT004	0.67	AVT023	1	AVT067	1
AVT005	0.5	AVT024	0.75	AVT068	1
AVT006	0.67	AVT025	1	AVT069	1
AVT010	0.2	AVT026	1	AVT074	1
AVT013	1	AVT039	0.25	AVT075	1
AVT014	1	AVT052	0.25	AVT076	1
AVT015	1	AVT060	1	AVT313	0
Среднее максимальное значение индекса ассоциации составило (SD) = 0.77 (0.32)					

Приложение 3. Тесты на предпочтение-избегание неслучайных ассоциаций среди рыбоядных косаток (R-типа) - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9.

Индекс ассоциации = SRI Перестановка ассоциаций внутри выборок Количество особей =398 Количество случайных перестановок = 10000; количество испытаний на одну перестановку = 1000				
Статистика теста	Реальные значения	Средние (случайные)	(Реальное > Случайное)	P (односторонний)
Mean	0.01167	0.01071	(10000/10000)	P = -
SD	0.08470	0.06999	(10000/10000)	P = 0.0000 *Good test for preferred associations
CV	7.25808	6.53737	(10000/10000)	P = 0.0010 *Recommended test for preferred associations
Proportion non-zero elements	0.02701	0.03420	(1/10000)	P = 0.0000
Mean non-zero elements	0.43201	0.31305	(10000/10000)	P = 0.0000
SD non-zero elements	0.28982	0.22047	(9999/10000)	P = 0.0010
CV non-zero elements	0.67087	0.70427	(0/10000)	P = 1.0000

Приложение 4. Тесты на предпочтение-избегание неслучайных ассоциаций среди плотоядных косаток (Т-типа) - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9.

Индекс ассоциации = SRI Перестановка ассоциаций внутри выборок Количество особей =27 Количество случайных перестановок = 10000; количество испытаний на одну перестановку = 1000				
Статистика теста	Реальные значения	Средние (случайные)	(Реальное > Случайное)	P (односторонний)
Mean	0.09701	0.09668	(9593/10000)	P = -
SD	0.25146	0.25011	(9621/10000)	P = 0.0379 - Good test for preferred associations
CV	2.59209	2.58695	(8049/10000)	P = 0.1951 – Recommended test for preferred associations
Proportion non-zero elements	0.17949	0.18167	(1909/10000)	P = 0.1909
Mean non-zero elements	0.5405	0.53225	(9575/10000)	P = 0.0425
SD non-zero elements	0.33615	0.33604	(3566/10000)	P = 0.6434
CV non-zero elements	0.62193	0.63146	(1993/10000)	P = 0.8007

Приложение 5. Анализ значимых диад рыбацких косаток (R-тип) при двустороннем уровне значимости 0,05 - - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9.

Двусторонний уровень значимости для диад = 0,05

Ожидаемое количество значимых диад = 3950.15

Количество значимых диад = 198

диада 1	диада 2	значение P		диада 1	диада 2	значение P	
CO039	CO035	P = 0.9916	индекс=0.40	CO14_113	CO14_112	P = 0.9950	индекс=1.00
CO040	CO035	P = 0.9946	индекс=0.40	CO14_114	CO14_112	P = 0.9929	индекс=0.83
CO041	CO035	P = 0.9960	индекс=0.40	CO159	CO158	P = 0.9879	индекс=0.80
CO040	CO039	P = 0.9939	индекс=1.00	CO260	CO15_002	P = 0.9993	индекс=1.00
CO041	CO039	P = 0.9897	индекс=1.00	CO17_035	CO15_006	P = 0.9956	индекс=0.25
CO041	CO040	P = 0.9927	индекс=1.00	CO15_008	CO15_007	P = 0.9936	индекс=1.00
CO110	CO044	P = 0.9971	индекс=1.00	CO15_012	CO15_007	P = 0.9931	индекс=0.75
CO227	CO044	P = 0.9834	индекс=0.11	CO15_014	CO15_007	P = 0.9944	индекс=1.00
CO084c	CO084	P = 0.9960	индекс=0.50	CO15_012	CO15_008	P = 0.9853	индекс=0.75
CO085	CO084	P = 0.9964	индекс=1.00	CO15_014	CO15_008	P = 0.9906	индекс=1.00
CO14_040	CO084	P = 0.9997	индекс=1.00	CO15_014	CO15_012	P = 0.9890	индекс=0.75
CO14_041	CO084	P = 0.9957	индекс=1.00	CO15_031	CO15_029	P = 0.9967	индекс=0.80
CO085	CO084c	P = 0.9977	индекс=0.50	CO991	CO15_029	P = 0.9993	индекс=1.00
CO14_040	CO084c	P = 0.9990	индекс=0.50	CO992	CO15_029	P = 0.9970	индекс=1.00
CO14_041	CO084c	P = 0.9990	индекс=0.50	CO992a	CO15_029	P = 0.9991	индекс=1.00
CO14_040	CO085	P = 0.9966	индекс=1.00	CO991	CO15_031	P = 0.9987	индекс=0.80
CO14_041	CO085	P = 0.9976	индекс=1.00	CO992	CO15_031	P = 0.9991	индекс=0.80
CO823	CO110	P = 0.9876	индекс=0.11	CO992a	CO15_031	P = 0.9980	индекс=0.80
CO15_264	CO116	P = 0.9949	индекс=0.67	CO15_041	CO15_032	P = 0.9967	индекс=0.50
CO15_265	CO116	P = 0.9954	индекс=0.67	CO15_034a	CO15_034	P = 0.9789	индекс=0.40
CO15_266	CO116	P = 0.9931	индекс=0.67	CO19_990	CO15_034	P = 0.9997	индекс=0.40
CO15_267	CO116	P = 0.9953	индекс=0.50	CO15_036	CO15_034a	P = 0.9894	индекс=0.50

CO279	CO116	P = 0.9943	индекс=0.75	CO15_046	CO15_045	P = 0.9797	индекс=0.67
CO13_064	CO13_062	P = 0.9999	индекс=1.00	CO15_047	CO15_045	P = 0.9783	индекс=0.67
CO13_065	CO13_062	P = 0.9991	индекс=0.60	CO15_048	CO15_045	P = 0.9887	индекс=0.67
CO15_032	CO13_062	P = 0.9983	индекс=0.50	CO15_047	CO15_046	P = 0.9784	индекс=1.00
CO15_041	CO13_062	P = 0.9987	индекс=0.67	CO15_048	CO15_046	P = 0.9839	индекс=1.00
CO15_034a	CO13_063	P = 0.9787	индекс=0.67	CO15_048	CO15_047	P = 0.9884	индекс=1.00
CO15_036	CO13_063	P = 0.9840	индекс=0.75	CO15_053	CO15_052	P = 0.9993	индекс=1.00
CO13_065	CO13_064	P = 0.9973	индекс=0.60	CO15_104	CO15_103	P = 0.9994	индекс=1.00
CO15_032	CO13_064	P = 0.9970	индекс=0.50	CO624	CO15_134	P = 0.9999	индекс=1.00
CO15_041	CO13_064	P = 0.9996	индекс=0.83	CO638	CO15_134	P = 0.9939	индекс=0.50
CO15_032	CO13_065	P = 0.9764	индекс=0.40	CO15_234	CO15_228	P = 0.9856	индекс=0.33
CO13_085	CO13_084	P = 0.9833	индекс=1.00	CO21_108	CO15_234	P = 0.9821	индекс=0.33
CO13_110	CO13_107	P = 0.9909	индекс=1.00	CO15_268	CO15_241	P = 0.9769	индекс=1.00
CO339	CO13_108	P = 0.9756	индекс=1.00	CO15_246	CO15_242	P = 0.9769	индекс=0.67
CO341	CO13_108	P = 0.9881	индекс=1.00	CO15_246	CO15_243	P = 0.9771	индекс=0.67
CO336	CO13_110	P = 0.9773	индекс=0.50	CO15_246	CO15_244	P = 0.9770	индекс=0.67
CO13_140	CO13_139	P = 0.9997	индекс=1.00	CO15_265	CO15_264	P = 0.9893	индекс=1.00
CO13_143	CO13_139	P = 0.9999	индекс=1.00	CO15_266	CO15_264	P = 0.9886	индекс=1.00
CO13_143	CO13_140	P = 0.9997	индекс=1.00	CO15_267	CO15_264	P = 0.9946	индекс=0.67
CO13_168	CO13_167	P = 0.9990	индекс=0.67	CO279	CO15_264	P = 0.9943	индекс=0.50
CO13_172	CO13_167	P = 0.9930	индекс=0.67	CO15_266	CO15_265	P = 0.9967	индекс=1.00
CO13_172	CO13_168	P = 0.9887	индекс=0.33	CO15_267	CO15_265	P = 0.9953	индекс=0.67
CO13_177	CO13_168	P = 0.9866	индекс=0.50	CO279	CO15_265	P = 0.9943	индекс=0.50
CO13_200	CO13_197	P = 0.9987	индекс=1.00	CO15_267	CO15_266	P = 0.9920	индекс=0.67
CO158	CO13_197	P = 0.9993	индекс=0.90	CO279	CO15_266	P = 0.9919	индекс=0.50
CO159	CO13_197	P = 0.9869	индекс=0.89	CO279	CO15_267	P = 0.9973	индекс=0.75
CO13_199	CO13_198	P = 0.9999	индекс=0.63	CO16_019	CO16_018	P = 0.9757	индекс=1.00
CO15_110	CO13_198	P = 0.9999	индекс=0.50	CO994	CO16_034	P = 0.9893	индекс=0.75
CO15_110	CO13_199	P = 0.9997	индекс=0.50	CO995	CO16_034	P = 0.9884	индекс=0.75
CO158	CO13_200	P = 0.9996	индекс=0.90	CO17_999	CO17_044	P = 0.9830	индекс=0.60

CO159	CO13_200	P = 0.9841	индекс=0.89	CO18_141	CO17_046	P = 0.9911	индекс=0.40
CO13_207	CO13_204	P = 0.9833	индекс=0.50	CO17_048	CO17_047	P = 0.9893	индекс=1.00
CO13_208	CO13_207	P = 0.9847	индекс=0.33	CO17_052	CO17_047	P = 0.9769	индекс=0.60
CO13_228	CO13_208	P = 0.9809	индекс=0.67	CO18_012	CO18_008	P = 0.9864	индекс=1.00
CO13_216	CO13_215	P = 0.9893	индекс=1.00	CO18_013	CO18_008	P = 0.9859	индекс=1.00
CO13_219	CO13_216	P = 0.9834	индекс=1.00	CO18_156	CO18_008	P = 0.9941	индекс=1.00
CO13_218	CO13_217	P = 0.9836	индекс=1.00	CO18_013	CO18_012	P = 0.9900	индекс=1.00
CO13_222	CO13_221	P = 0.9964	индекс=1.00	CO18_093	CO18_092	P = 0.9983	индекс=1.00
CO13_228	CO13_221	P = 0.9943	индекс=1.00	CO627a	CO18_099	P = 0.9956	индекс=1.00
CO13_228	CO13_222	P = 0.9953	индекс=1.00	CO18_159	CO18_114	P = 0.9794	индекс=1.00
CO13_227	CO13_223	P = 0.9970	индекс=1.00	CO200	CO196	P = 0.9983	индекс=1.00
CO13_245	CO13_232	P = 0.9963	индекс=0.33	CO199	CO197	P = 0.9847	индекс=0.50
CO13_260	CO13_259	P = 0.9971	индекс=1.00	CO200	CO197	P = 0.9971	индекс=0.75
CO13_277	CO13_276	P = 0.9904	индекс=1.00	CO227	CO218	P = 0.9786	индекс=0.75
CO13_278	CO13_276	P = 0.9880	индекс=1.00	CO812	CO218	P = 0.9880	индекс=1.00
CO13_278	CO13_277	P = 0.9883	индекс=1.00	CO823	CO218	P = 0.9756	индекс=0.75
CO13_285	CO13_283	P = 0.9910	индекс=1.00	CO823a	CO218	P = 0.9793	индекс=1.00
CO13_286	CO13_283	P = 0.9844	индекс=1.00	CO21_032	CO21_019	P = 0.9899	индекс=0.67
CO13_286	CO13_285	P = 0.9771	индекс=1.00	CO844	CO21_019	P = 0.9883	индекс=1.00
CO150	CO149	P = 0.9999	индекс=1.00	CO844	CO21_032	P = 0.9916	индекс=0.67
CO14_002	CO14_001	P = 0.9986	индекс=1.00	CO21_051	CO21_045a	P = 0.9780	индекс=1.00
CO14_003	CO14_001	P = 0.9934	индекс=0.60	CO908	CO21_122	P = 0.9766	индекс=0.17
CO14_004	CO14_001	P = 0.9990	индекс=1.00	CO227	CO223	P = 0.9796	индекс=0.75
CO14_003	CO14_002	P = 0.9979	индекс=0.60	CO823	CO223	P = 0.9786	индекс=0.75
CO14_004	CO14_002	P = 0.9983	индекс=1.00	CO823a	CO223	P = 0.9821	индекс=1.00
CO14_004	CO14_003	P = 0.9949	индекс=0.60	CO812	CO227	P = 0.9771	индекс=0.75
CO14_019	CO14_018	P = 0.9760	индекс=1.00	CO823	CO227	P = 0.9784	индекс=0.75
CO14_022	CO14_019	P = 0.9757	индекс=1.00	CO823a	CO227	P = 0.9833	индекс=0.75
CO14_041	CO14_040	P = 0.9974	индекс=1.00	CO261	CO257	P = 0.9937	индекс=1.00
CO14_073	CO14_049	P = 0.9857	индекс=0.67	CO261a	CO257	P = 0.9940	индекс=1.00

CO220	CO14_049	P = 0.9786	индекс=0.67	CO261a	CO261	P = 0.9969	индекс=1.00
CO14_074	CO14_073	P = 0.9797	индекс=1.00	CO340	CO339	P = 0.9756	индекс=0.75
CO220	CO14_073	P = 0.9804	индекс=1.00	CO341	CO339	P = 0.9819	индекс=1.00
CO220	CO14_074	P = 0.9824	индекс=1.00	CO583a	CO583	P = 0.9999	индекс=0.91
CO14_077	CO14_076	P = 0.9989	индекс=1.00	CO587	CO583	P = 0.9990	индекс=0.50
CO14_110	CO14_109	P = 0.9917	индекс=0.71	CO588	CO583	P = 0.9999	индекс=0.64
CO14_111	CO14_109	P = 0.9904	индекс=0.71	CO590	CO583	P = 0.9999	индекс=0.75
CO14_112	CO14_109	P = 0.9967	индекс=1.00	CO588	CO583a	P = 0.9996	индекс=0.64
CO14_113	CO14_109	P = 0.9961	индекс=1.00	CO590	CO583a	P = 0.9999	индекс=0.92
CO14_113a	CO14_109	P = 0.9757	индекс=0.50	CO590	CO588	P = 0.9997	индекс=0.58
CO14_114	CO14_109	P = 0.9949	индекс=0.83	CO618	CO616	P = 0.9791	индекс=1.00
CO14_111	CO14_110	P = 0.9910	индекс=0.71	CO638	CO624	P = 0.9983	индекс=0.75
CO14_112	CO14_110	P = 0.9926	индекс=0.71	CO823a	CO812	P = 0.9804	индекс=1.00
CO14_113	CO14_110	P = 0.9893	индекс=0.71	CO992	CO991	P = 0.9999	индекс=1.00
CO14_114	CO14_110	P = 0.9819	индекс=0.57	CO992a	CO991	P = 0.9994	индекс=1.00
CO14_112	CO14_111	P = 0.9891	индекс=0.71	CO992a	CO992	P = 0.9999	индекс=1.00
CO14_113	CO14_111	P = 0.9869	индекс=0.71	CO995	CO994	P = 0.9860	индекс=1.00

Приложение 6: Статистика сетевого анализа на уровне особи для рыбоядных косаток (R- тип) - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9.

Особь	Сила социальных связей	Степень влияния	Охват	Коэффициент кластеризации	Связность групп
CO035	1.65	0	5.21	0.47	3.16
CO036	7.22	0	44.92	0.35	6.22
CO037	8.62	0	61.68	0.25	7.16
CO038	5.35	0	34.01	0.53	6.36
CO039	4	0	19.19	0.39	4.8
CO040	4	0	19.19	0.39	4.8
CO041	4	0	19.19	0.39	4.8
CO044	3.57	0	12.08	0.43	3.38
CO056	3.23	0	10.5	0.52	3.25
CO056a	2.98	0	10.05	0.56	3.37
CO084	3.95	0	17.2	0.66	4.35
CO084c	2.65	0	13.66	0.62	5.16
CO085	3.95	0	17.2	0.66	4.35
CO107	2.65	0	11.62	0.3	4.38
CO108	2.65	0	11.62	0.3	4.38
CO110	4.38	0	15.2	0.3	3.47
CO110a	2.58	0	8.58	0.55	3.32
CO116	5.14	0.01	33.3	0.38	6.48
CO117	7.85	0.01	49.95	0.2	6.36
CO126	1.3	0	4.61	0.2	3.54
CO13_041	4.93	0	32.26	0.29	6.54
CO13_042	4.93	0	32.26	0.29	6.54
CO13_044	8.06	0	59.28	0.26	7.36
CO13_051	3.17	0	16.35	0.27	5.16
CO13_052	0.33	0	0.43	NaN	1.3
CO13_054	2.05	0	7.98	0.2	3.88
CO13_056	2.05	0	9.67	0.23	4.71
CO13_060	5.79	0	27.83	0.28	4.8
CO13_062	3.06	0	8.74	0.47	2.86
CO13_063	5.37	0	27.13	0.35	5.06
CO13_064	3.39	0	9.88	0.4	2.91
CO13_065	2.35	0	6.76	0.49	2.88
CO13_083	2.58	0	9.31	0.42	3.6
CO13_084	3.12	0	10.11	0.31	3.24
CO13_084a	2.2	0	8.93	0.41	4.06
CO13_085	3.12	0	10.11	0.31	3.24
CO13_086	1	0	1	NaN	1
CO13_087	1	0	1	NaN	1
CO13_095	4.01	0	19.93	0.21	4.97
CO13_102	3.5	0	12.25	0.89	3.5
CO13_107	6.35	0	37.68	0.29	5.93
CO13_108	5.3	0	26.24	0.32	4.95
CO13_110	6.35	0	37.68	0.29	5.93

CO13_110a	6.37	0	39.77	0.32	6.25
CO13_111	6.14	0	35.22	0.24	5.74
CO13_114	5	0	25	1	5
CO13_115	5	0	25	1	5
CO13_116	5	0	25	1	5
CO13_117	2.5	0	9.25	1	3.7
CO13_135	5	0	25	1	5
CO13_139	2	0	4	1	2
CO13_140	2	0	4	1	2
CO13_143	2	0	4	1	2
CO13_149	5.17	0	29.61	0.43	5.73
CO13_151	5.42	0	28.66	0.42	5.29
CO13_159	2.67	0	14.36	0.71	5.39
CO13_160	3.92	0	18.66	0.57	4.76
CO13_167	2.83	0	8.19	0.17	2.89
CO13_168	1.5	0	2.96	0.36	1.97
CO13_172	1.67	0	5.85	0.37	3.51
CO13_177	1.03	0	3.26	0.33	3.16
CO13_179	2.15	0	8.99	0.25	4.18
CO13_181	4.77	0	24.51	0.19	5.14
CO13_185	2.48	0	12.63	0.24	5.09
CO13_186	2.32	0	10.09	0.31	4.36
CO13_197	6.76	0	41.49	0.35	6.14
CO13_198	4.54	0	22.17	0.21	4.88
CO13_199	2.74	0	14.87	0.41	5.42
CO13_200	6.76	0	41.49	0.35	6.14
CO13_204	3.83	0	17.71	0.23	4.62
CO13_207	0.83	0	3.03	0.33	3.63
CO13_208	3.33	0	17.44	0.51	5.23
CO13_211	4.74	0	26.59	0.29	5.61
CO13_214	3.67	0	19.1	0.55	5.21
CO13_215	4.78	0	23.82	0.51	4.99
CO13_216	4.78	0	23.82	0.51	4.99
CO13_217	6.5	0	30.46	0.31	4.69
CO13_218	4.17	0	22.1	0.53	5.3
CO13_219	4.78	0	23.82	0.51	4.99
CO13_220	6.06	0	30.9	0.22	5.1
CO13_221	6	0	33.51	0.48	5.58
CO13_222	6	0	33.51	0.48	5.58
CO13_223	6	0	32.53	0.28	5.42
CO13_224	6.39	0	34.81	0.26	5.45
CO13_225	6.07	0	35.4	0.34	5.83
CO13_226	5.83	0	33.2	0.48	5.69
CO13_227	5.67	0	30.84	0.29	5.44
CO13_228	6	0	33.51	0.48	5.58
CO13_231	6.07	0	35.4	0.34	5.83
CO13_232	4.33	0	24.03	0.43	5.55
CO13_233	6	0	28.88	0.33	4.81
CO13_244	5.83	0	33.2	0.48	5.69

CO13_245	0.33	0	1.44	NaN	4.33
CO13_248	2.83	0	14.9	0.37	5.26
CO13_249	2.83	0	14.9	0.37	5.26
CO13_259	4.83	0	24.49	0.55	5.07
CO13_260	4.83	0	24.49	0.55	5.07
CO13_267	4.33	0	22.33	0.58	5.15
CO13_276	5.33	0	27.16	0.56	5.09
CO13_277	5.33	0	27.16	0.56	5.09
CO13_278	5.33	0	27.16	0.56	5.09
CO13_283	5.33	0	27.16	0.56	5.09
CO13_285	5.33	0	27.16	0.56	5.09
CO13_286	5.33	0	27.16	0.56	5.09
CO13_289	5	0	25	1	5
CO13_290	5	0	25	1	5
CO13_291	5	0	25	1	5
CO13_292	5	0	25	1	5
CO13_293	5	0	25	1	5
CO13_294	5	0	25	1	5
CO149	2.83	0	7.79	0.28	2.76
CO14_001	5.63	0	35.06	0.57	6.23
CO14_002	5.63	0	35.06	0.57	6.23
CO14_003	5.65	0	36.6	0.55	6.48
CO14_004	5.63	0	35.06	0.57	6.23
CO14_005	8.05	0	49.47	0.37	6.15
CO14_008	7.82	0	49.15	0.34	6.29
CO14_010	7.82	0	49.15	0.34	6.29
CO14_013	7.3	0	45.01	0.41	6.16
CO14_014	7.82	0	49.15	0.34	6.29
CO14_015	3.35	0	22.07	0.33	6.58
CO14_017	1.5	0	3.75	1	2.5
CO14_018	2.5	0	5.75	0.75	2.3
CO14_019	2.5	0	5.75	0.75	2.3
CO14_022	2.5	0	5.75	0.75	2.3
CO14_023	4.36	0	23	0.6	5.28
CO14_025	5.52	0	28.4	0.67	5.15
CO14_026	5.52	0	28.4	0.67	5.15
CO14_027	5.52	0	28.4	0.67	5.15
CO14_028	4.67	0	24.97	0.9	5.35
CO14_030	4.8	0	30.3	0.55	6.31
CO14_040	3.95	0	17.2	0.66	4.35
CO14_041	3.95	0	17.2	0.66	4.35
CO14_049	3.9	0	18.92	0.44	4.85
CO14_066	2.57	0	8.08	0.34	3.15
CO14_067	2.57	0	8.08	0.34	3.15
CO14_072	5.52	0	28.4	0.67	5.15
CO14_073	4.5	0	22.93	0.53	5.1
CO14_074	4.5	0	22.93	0.53	5.1
CO14_076	2.83	0	14.16	0.55	5
CO14_077	2.83	0	14.16	0.55	5

CO14_109	5.17	0	23.83	0.57	4.61
CO14_110	4.92	0	25.93	0.43	5.27
CO14_111	5.07	0	26.36	0.44	5.2
CO14_112	5.17	0	23.83	0.57	4.61
CO14_113	5.15	0	23.52	0.55	4.57
CO14_113a	2.89	0	14.2	0.68	4.92
CO14_114	3.97	0	19.39	0.74	4.88
CO150	2.32	0	5.62	0.45	2.43
CO150a	2.2	0	5.27	0.48	2.39
CO156	4	0	13	0.75	3.25
CO158	7.37	0	42.56	0.27	5.78
CO159	6.94	0	42	0.34	6.05
CO15_001	2.5	0	8.25	0.7	3.3
CO15_002	3	0	9.5	0.61	3.17
CO15_006	0.25	0	0.52	NaN	2.08
CO15_007	5.43	0	25.21	0.39	4.64
CO15_008	5.63	0	25.27	0.37	4.49
CO15_009	5.15	0	22.54	0.33	4.37
CO15_011	1.58	0	8.53	0.78	5.39
CO15_012	4.78	0	21.79	0.37	4.56
CO15_014	5.8	0	25.58	0.35	4.41
CO15_029	3.92	0	14.81	0.85	3.77
CO15_031	3.34	0	12.97	0.91	3.88
CO15_032	2.89	0	8.7	0.33	3.02
CO15_034	5	0	23.54	0.29	4.71
CO15_034a	3.67	0	19.8	0.41	5.4
CO15_035	5.57	0	27.47	0.31	4.93
CO15_036	5.96	0	29.68	0.31	4.98
CO15_038	5.69	0	30.17	0.39	5.3
CO15_040	5.08	0	23.57	0.27	4.64
CO15_041	2.92	0	9.53	0.41	3.26
CO15_045	3.48	0	12.15	0.33	3.49
CO15_046	3.68	0	12.82	0.44	3.48
CO15_047	2.67	0	9.69	0.81	3.63
CO15_048	3.68	0	12.82	0.44	3.48
CO15_052	1	0	1	NaN	1
CO15_053	1	0	1	NaN	1
CO15_081	2.65	0	8.62	0.34	3.25
CO15_084	3.57	0	9.41	0.21	2.64
CO15_085	2.17	0	6.11	0.44	2.82
CO15_102	4.48	0	19.88	0.29	4.43
CO15_103	1	0	1	NaN	1
CO15_104	1	0	1	NaN	1
CO15_110	1.89	0	9.86	0.53	5.2
CO15_125	1.17	0	3.11	0.62	2.67
CO15_134	2.44	0	6.66	0.3	2.73
CO15_137	2.83	0	8.67	0.61	3.06
CO15_161	2	0	5.17	0.61	2.58
CO15_162	3.17	0	8.72	0.51	2.75

CO15_164	3.17	0	8.72	0.51	2.75
CO15_173	5.1	0	26.21	0.17	5.14
CO15_174	6.93	0	40.54	0.29	5.85
CO15_175	6.23	0	39.92	0.5	6.41
CO15_176	6.77	0	39.94	0.28	5.9
CO15_176a	6.5	0	41.44	0.52	6.38
CO15_186	0	0	0	NaN	NaN
CO15_228	2.01	0	7.65	0.25	3.81
CO15_234	1.17	0	1.36	0.02	1.17
CO15_241	5.91	0	32.9	0.7	5.57
CO15_242	5.91	0	32.9	0.7	5.57
CO15_243	6.25	0	34.32	0.69	5.5
CO15_244	6.25	0	34.32	0.69	5.5
CO15_245	5.25	0	29.52	0.71	5.63
CO15_246	3.67	0	21.57	0.93	5.88
CO15_251	3.67	0	23.14	0.59	6.31
CO15_253a	4	0	23.64	0.44	5.91
CO15_254	3.67	0	23.14	0.59	6.31
CO15_264	4.58	0.01	26.38	0.55	5.76
CO15_265	4.58	0.01	26.38	0.55	5.76
CO15_266	4.58	0.01	26.38	0.55	5.76
CO15_267	5.35	0.01	28.4	0.35	5.31
CO15_268	5.58	0	32.02	0.73	5.74
CO15_269	2.43	0	4.45	0.22	1.83
CO15_270	1.67	0	2.92	0.46	1.76
CO15_271	1.75	0	3.3	0.44	1.88
CO15_272	2.57	0	11.54	0.3	4.49
CO15_290	2.39	0	5.96	0.16	2.49
CO15_296	1.53	0	3.25	0.12	2.12
CO15_301	2.7	0	11.41	0.28	4.23
CO16_010	3.52	0	14.16	0.53	4.03
CO16_011	3.4	0	13.37	0.39	3.93
CO16_012	3.52	0	14.16	0.53	4.03
CO16_017	4.1	0	16.28	0.39	3.97
CO16_018	3.9	0	17.37	0.28	4.46
CO16_019	4.81	0	20.13	0.21	4.18
CO16_034	4.1	0	19.57	0.49	4.77
CO16_050	4.67	0	19.89	0.73	4.26
CO16_052	4.67	0	19.89	0.73	4.26
CO16_053	4.67	0	19.89	0.73	4.26
CO16_059	1.08	0	2.02	0.63	1.87
CO16_089	1.85	0	3.92	0.29	2.12
CO16_095	1.85	0	3.92	0.29	2.12
CO17_013	6.03	0	37.62	0.77	6.24
CO17_013a	6.03	0	37.62	0.77	6.24
CO17_014	6.03	0	37.62	0.77	6.24
CO17_015	6.03	0	37.62	0.77	6.24
CO17_017	6.03	0	37.62	0.77	6.24
CO17_020	5	0	25	1	5

CO17_021	5	0	25	1	5
CO17_022	5	0	25	1	5
CO17_023	5	0	25	1	5
CO17_024	5	0	25	1	5
CO17_025	5	0	25	1	5
CO17_026	3.98	0	16.54	0.47	4.15
CO17_027	3.98	0	16.54	0.47	4.15
CO17_032	1.33	0	5.08	0.83	3.81
CO17_033	2.58	0	9.69	0.78	3.75
CO17_034	4.17	0	13.29	0.54	3.19
CO17_035	2.08	0	6.85	0.57	3.29
CO17_036	4.17	0	13.29	0.54	3.19
CO17_037	3	0	10.17	0.63	3.39
CO17_038	3.92	0	13.02	0.58	3.32
CO17_040	3.98	0	23.9	0.26	6
CO17_041	2.47	0	15.26	0.4	6.19
CO17_042	4.63	0	26.36	0.28	5.69
CO17_043	8.39	0	50.02	0.23	5.97
CO17_044	8.35	0	49.93	0.25	5.98
CO17_044a	5.07	0	31.21	0.35	6.16
CO17_045	5.62	0	33.41	0.37	5.95
CO17_046	5.9	0	36.87	0.25	6.25
CO17_047	8.11	0	49.62	0.26	6.12
CO17_048	8.31	0	49.87	0.25	6
CO17_050	5.95	0	34.76	0.36	5.84
CO17_052	6.13	0	38.54	0.24	6.28
CO17_053	4.15	0	26.27	0.43	6.33
CO17_999	5.5	0	35.1	0.27	6.38
CO18_008	3	0	7	0.67	2.33
CO18_012	2.5	0	6.5	0.88	2.6
CO18_013	2.5	0	6.5	0.88	2.6
CO18_061	0.45	0	0.88	0.4	1.97
CO18_073	8.17	0.16	95.6	0.67	11.71
CO18_074	14.33	0.29	165.62	0.65	11.55
CO18_076	14.5	0.29	167.34	0.66	11.54
CO18_078	14	0.28	163.01	0.67	11.64
CO18_083	11.83	0.24	141.03	0.69	11.92
CO18_084	11.83	0.24	141.03	0.69	11.92
CO18_088	7.83	0.17	101.16	0.82	12.91
CO18_089	12.67	0.26	149.93	0.69	11.84
CO18_092	9.17	0.18	103.6	0.63	11.3
CO18_093	9.17	0.18	103.6	0.63	11.3
CO18_094	12.67	0.26	147.27	0.67	11.63
CO18_095	9.67	0.2	114.77	0.68	11.87
CO18_099	9.17	0.18	106.27	0.66	11.59
CO18_113	6.1	0	36.29	0.3	5.95
CO18_114	5.93	0	36	0.32	6.07
CO18_126	0	0	0	NaN	NaN
CO18_141	5	0	30.96	0.3	6.19

CO18_143	4.8	0	29.88	0.31	6.23
CO18_156	2	0	5.5	1	2.75
CO18_159	5.18	0	32.27	0.35	6.23
CO195	5.6	0	24.19	0.39	4.32
CO195a	3.12	0	15.34	0.6	4.92
CO196	5.28	0	27.74	0.39	5.26
CO197	3.75	0	20.66	0.45	5.51
CO198	5.92	0	30.9	0.38	5.22
CO199	5.18	0	28.2	0.43	5.44
CO19_015	1.38	0	4.01	0.27	2.92
CO19_026	0.75	0	0.99	0.2	1.32
CO19_059	5.12	0	32.36	0.3	6.32
CO19_076	5.85	0	37.58	0.53	6.42
CO19_078	6.83	0	43.05	0.51	6.3
CO19_081	6.5	0	41.44	0.52	6.38
CO19_084	4.68	0	30.69	0.59	6.56
CO19_097	1.15	0	2.75	0.07	2.39
CO19_120	2.53	0	6.56	0.11	2.59
CO19_133	6.37	0	39.77	0.32	6.25
CO19_146	0.92	0	1.63	0.25	1.78
CO19_990	1.07	0	4.08	0.41	3.82
CO200	6.43	0	32.56	0.37	5.07
CO218	6.42	0	34.94	0.55	5.45
CO21_006	2.3	0	9.32	0.3	4.05
CO21_019	2.34	0	5.52	0.36	2.36
CO21_032	2.23	0	4.88	0.37	2.18
CO21_037	1.15	0	5.35	0.25	4.63
CO21_044	4.75	0	22.9	0.81	4.82
CO21_044a	4	0	20.4	0.96	5.1
CO21_045	5.25	0	24.4	0.77	4.65
CO21_045a	4.5	0	22.15	0.91	4.92
CO21_051	4	0	20.28	0.96	5.07
CO21_108	0.33	0	0.39	NaN	1.17
CO21_114	6.15	0	26.8	0.54	4.35
CO21_122	1.03	0	2.65	0.11	2.57
CO21_151	2.58	0	10.01	0.21	3.87
CO220	4.5	0	22.93	0.53	5.1
CO223	6.42	0	34.94	0.55	5.45
CO227	5.59	0	30.31	0.51	5.42
CO257	3.5	0	11.25	0.63	3.21
CO260	3	0	9.5	0.61	3.17
CO261	3.5	0	11.25	0.63	3.21
CO261a	3.5	0	11.25	0.63	3.21
CO279	6.87	0.01	41	0.24	5.97
CO319	3.5	0	12.25	0.89	3.5
CO321	3.5	0	12.25	0.89	3.5
CO335	6.89	0	41.43	0.29	6.01
CO336	2.1	0	12.79	0.47	6.09
CO339	5.3	0	26.24	0.32	4.95

CO340	4.4	0	21.78	0.4	4.95
CO341	5.3	0	26.24	0.32	4.95
CO346	5.27	0	23.66	0.43	4.49
CO354	4.37	0	17.28	0.17	3.95
CO390	3.67	0	15.89	0.77	4.33
CO391	2.33	0	10.11	0.77	4.33
CO395	4.67	0	19.89	0.73	4.26
CO396	4	0	16.44	0.69	4.11
CO455	7.83	0	54.79	0.67	6.99
CO456	5.42	0	28.66	0.42	5.29
CO457	7.83	0	54.79	0.67	6.99
CO458	7.83	0	54.79	0.67	6.99
CO459	7.83	0	54.79	0.67	6.99
CO460	1.5	0	7.5	0.8	5
CO461	7.33	0	51.62	0.67	7.04
CO465	8.42	0	56.08	0.58	6.66
CO466	7.33	0	51.62	0.67	7.04
CO521	0	0	0	NaN	NaN
CO558	0	0	0	NaN	NaN
CO583	4.92	0	32.95	0.41	6.69
CO583a	5.64	0	36.55	0.32	6.48
CO584	9.22	0	67.47	0.37	7.32
CO584a	9.22	0	67.47	0.37	7.32
CO584b	8.29	0	60.82	0.35	7.34
CO585	7.6	0	58.79	0.43	7.74
CO585a	8.66	0	66.03	0.43	7.62
CO585b	8.66	0	66.03	0.43	7.62
CO585c	6.58	0	51.95	0.42	7.9
CO587	6.72	0	50.05	0.41	7.45
CO588	5.3	0	37.27	0.42	7.04
CO590	5.08	0	32.7	0.34	6.43
CO616	10.48	0.18	112.75	0.5	10.76
CO618	8.82	0.15	93.3	0.47	10.58
CO624	2.69	0	6.73	0.24	2.5
CO627	13.17	0.26	151.35	0.65	11.49
CO627a	9.17	0.18	106.27	0.66	11.59
CO632	13.5	0.28	159.59	0.69	11.82
CO638	1.25	0	3.24	1	2.59
CO644	13.5	0.28	159.59	0.69	11.82
CO725	7.01	0	52.81	0.44	7.54
CO736	8.51	0	61.18	0.25	7.19
CO812	6.42	0	34.94	0.55	5.45
CO823	5.51	0	30.37	0.52	5.51
CO823a	6.42	0	34.94	0.55	5.45
CO833	3.98	0	16.54	0.47	4.15
CO835	3.08	0	13.29	0.54	4.32
CO842	1.78	0	3.31	0.24	1.86
CO844	2.2	0	4.93	0.43	2.24
CO846	1.57	0	2.76	0.11	1.76

CO860	4.85	0	28.59	0.32	5.89
CO861	5.19	0	28.81	0.29	5.56
CO863	5.19	0	28.81	0.29	5.56
CO879	5	0	25	1	5
CO881	5	0	25	1	5
CO908	1.43	0	2.62	0.14	1.83
CO991	3.92	0	14.81	0.85	3.77
CO992	3.92	0	14.81	0.85	3.77
CO992a	3.92	0	14.81	0.85	3.77
CO993	3.04	0	14.71	0.52	4.83
CO994	5.57	0	24.43	0.41	4.39
CO995	5.82	0	24.43	0.37	4.2

Приложение 7: Статистика сетевого анализа на уровне особи для плотоядных косаток (Т-тип) - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9.

Особь	Сила социальных связей	Степень влияния	Охват	Коэффициент кластеризации	Связность групп
AVT001	2.00	0.08	5.20	0.40	2.60
AVT002	1.75	0.07	4.60	0.45	2.63
AVT004	2.57	0.14	7.51	0.31	2.93
AVT005	3.99	0.30	13.24	0.35	3.32
AVT006	2.27	0.11	6.08	0.27	2.68
AVT010	0.20	0.00	0.11	NaN	0.57
AVT013	3.00	0.00	9.00	1.00	3.00
AVT014	3.00	0.00	9.00	1.00	3.00
AVT015	3.00	0.00	9.00	1.00	3.00
AVT016	3.00	0.00	9.00	1.00	3.00
AVT022	0.57	0.00	0.42	0.04	0.73
AVT023	3.00	0.00	8.53	0.72	2.84
AVT024	3.05	0.00	8.26	0.52	2.71
AVT025	3.00	0.00	8.53	0.72	2.84
AVT026	3.00	0.00	8.53	0.72	2.84
AVT039	0.9	0.00	2.86	0.89	3.01
AVT052	0.39	0.00	0.47	0.13	1.19
AVT060	2.20	0.00	5.01	0.77	2.28
AVT061	2.20	0.00	5.01	0.77	2.28
AVT066	2.20	0.00	5.01	0.77	2.28
AVT067	4.51	0.44	17.70	0.57	3.93
AVT068	4.51	0.44	17.70	0.57	3.93
AVT069	4.51	0.44	17.70	0.57	3.93
AVT074	2.53	0.23	9.23	0.52	3.64
AVT075	2.53	0.23	9.23	0.52	3.64
AVT076	4.17	0.43	17.21	0.66	4.13
AVT313	0.00	0.00	0.00	NaN	NaN

Приложение 8: Статистика сетевого анализа на уровне кластеров для рыбоядных косаток (R-тип). Значения в скобках () представляют стандартные отклонения соответствующих статистических показателей сети - данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9.

Кластер	Сила социальных связей	Степень влиятельности	Охват	Коэффициент кластеризации	Связность групп
1	4.44(2.67)	0.00(0.00)	26.53(20.58)	0.59(0.10)	5.36(1.65)
2	11.24(2.28)	0.22(0.05)	130.69(27.18)	0.65(0.07)	11.62(0.48)
3	6.50(2.09)	0.00(0.00)	45.02(19.64)	0.44(0.14)	6.61(1.27)
4	0.00(0.00)				
5	1.76(0.77)	0.00(0.00)	5.06(2.45)	0.31(0.09)	2.88(0.66)
6	3.13(0.67)	0.00(0.00)	10.37(2.58)	0.43(0.11)	3.30(0.12)
7	4.19(1.47)	0.00(0.00)	20.30(7.22)	0.53(0.16)	4.84(0.28)
8	4.56(1.72)	0.01(0.00)	25.66(12.12)	0.33(0.14)	5.43(0.72)
9	4.78(0.83)	0.00(0.00)	22.82(2.49)	0.82(0.16)	4.82(0.28)
10	1.78(0.96)	0.00(0.00)	4.45(2.96)	0.29(0.26)	2.30(0.62)
11	5.05(0.40)	0.00(0.00)	25.42(2.59)	0.53(0.09)	5.03(0.21)
12	4.60(1.89)	0.00(0.00)	24.34(10.63)	0.53(0.03)	5.24(0.23)
13	5.61(1.01)	0.00(0.00)	34.63(6.40)	0.50(0.22)	6.19(0.32)
14	4.96(2.42)	0.00(0.00)	29.03(17.19)	0.41(0.15)	5.18(1.65)
15	5.75(1.56)	0.00(0.00)	34.93(9.27)	0.31(0.06)	6.09(0.18)
16	4.76(1.66)	0.00(0.00)	25.34(9.45)	0.40(0.11)	5.22(0.50)
17	3.58(1.73)	0.00(0.00)	15.66(7.86)	0.33(0.15)	4.19(0.89)
18	5.77(1.59)	0.00(0.00)	34.70(10.71)	0.40(0.13)	5.93(0.52)
19	5.00(0.00)	0.00(0.00)	25.00(0.00)	1.00(0.00)	5.00(0.00)
20	4.71(0.82)	0.00(0.00)	22.86(5.87)	0.53(0.18)	4.78(0.54)
21	4.42(1.48)	0.00(0.00)	22.23(10.62)	0.59(0.22)	4.80(1.02)
22	4.24(1.64)	0.00(0.00)	20.47(9.54)	0.35(0.07)	4.64(0.74)
23	4.03(1.20)	0.00(0.00)	17.58(5.31)	0.44(0.10)	4.36(0.32)
24	1.94(0.56)	0.00(0.00)	4.23(1.72)	0.27(0.13)	2.11(0.32)

25	5.00(0.00)	0.00(0.00)	25.00(0.00)	1.00(0.00)	5.00(0.00)
26	3.17(0.41)	0.00(0.00)	10.17(1.27)	0.63(0.03)	3.21(0.05)
27	2.66(0.72)	0.00(0.00)	7.94(2.21)	0.40(0.09)	2.97(0.15)
28	5.00(0.00)	0.00(0.00)	25.00(0.00)	1.00(0.00)	5.00(0.00)
29	2.00(0.00)	0.00(0.00)	4.00(0.00)	1.00(0.00)	2.00(0.00)
30	4.10(0.88)	0.00(0.00)	17.43(3.68)	0.74(0.03)	4.26(0.07)
31	3.40(0.55)	0.00(0.00)	11.80(1.46)	0.88(0.09)	3.49(0.16)
32	2.69(1.42)	0.00(0.00)	8.99(4.58)	0.64(0.12)	3.25(0.53)
33	3.81(0.26)	0.00(0.00)	14.44(0.82)	0.86(0.03)	3.79(0.05)
34	2.50(0.41)	0.00(0.00)	6.38(0.63)	0.85(0.14)	2.57(0.17)
35	2.00(0.51)	0.00(0.00)	4.36(1.70)	0.39(0.13)	2.13(0.34)
36	2.25(0.50)	0.00(0.00)	5.25(1.00)	0.81(0.13)	2.35(0.10)
37	1.00(0.00)	0.00(0.00)	1.00(0.00)	NaN(NaN)	1.00(0.00)
38	1.00(0.00)	0.00(0.00)	1.00(0.00)	NaN(NaN)	1.00(0.00)
39	1.00(0.00)	0.00(0.00)	1.00(0.00)	NaN(NaN)	1.00(0.00)

Приложение 9: Статистика сетевого анализа на уровне кластеров для плотоядных косаток (Т-тип)- данные экспортированы из программы SOCPROG 2.9.

Кластер		Сила социальных связей	Степень влиятельности	Охват	Коэффициент кластеризации	Связность групп
1		2.51(0.88)	0.14(0.09)	7.33(3.48)	0.36(0.07)	2.83(0.30)
2		3.00(0.00)	0.00(0.00)	9.00(0.00)	1.00(0.00)	3.00(0.00)
3		3.79(0.99)	0.37(0.11)	14.80(4.32)	0.57(0.05)	3.87(0.19)
4		0.00(0.00)				
5		0.39(0.19)	0.00(0.00)	0.33(0.19)	0.08(0.06)	0.83(0.32)
6		2.60(0.92)	0.00(0.00)	7.34(2.51)	0.71(0.13)	2.85(0.11)
7		2.20(0.00)	0.00(0.00)	5.01(0.00)	0.77(0.00)	2.28(0.00)