

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ГЛАДІЛІНА ОЛЕНА ВІКТОРІВНА

УДК 599.537:591.5:591.4

ДИСЕРТАЦІЯ
АФАЛІНА (*TURSIOPS TRUNCATUS*) В АКВАТОРІЇ ПІВНІЧНОЇ
ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ: БІОЛОГІЯ ТА ПОПУЛЯЦІЙНА
СТРУКТУРА

03.00.08 – зоологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

/ О.В. Гладіліна

Науковий керівник

П. Є. Гольдін, к.б.н., доцент

Київ – 2018

АНОТАЦІЯ

Гладіліна О. В. Афаліна (*Tursiops truncatus*) в акваторії північної частини Чорного моря: біологія та популяційна структура. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 «Зоологія». – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2018.

Дисертація є першим комплексним дослідженням популяційної структури та біології (морфології, живлення, етолого-екологічних аспектів) афалін (*Tursiops truncatus* (Montagu, 1821)) в акваторії північної частини Чорного моря. Для дисертаційної роботи використано матеріал, одержаний в ході польових досліджень в прибережних водах північної частини Чорного моря біля берегів Кримського півострова і в Керченській протоці в 2006-2014 роках, в Джарилгацькій і Каркінітській затоках та придунайському районі в 2016-2017 роках (489 польових днів) і роботи з музейними колекціями. Були застосовані різноманітні методи, а саме: визначення віку за ростовими шарами на зрізах зубів, побудова кривих росту, оцінка тривалості покоління; краніометрія; аналіз живлення; фотоідентифікація особин; метод мічення і повторних виловів (за даними фотоідентифікації, на основі природних міток); лінійно-трансектний облік чисельності; побудова мережі індивідуальних зв'язків; аналіз добової і сезонної динаміки поведінки і особливостей кормової поведінки в прибережних водах.

Вперше отримано емпіричні дані про тривалість життя чорноморських афалін в природі, тривалість покоління, темпи росту особин та морфологічну мінливість. Встановлено максимальний вік для афалін Чорного моря (41 рік), що значно більше, ніж було відомо раніше (26 років) для цього регіону, але схоже з оцінками в інших регіонах. Тривалість покоління, розрахована за нашими даними (18 років), навпаки, виявилася трохи нижчою за показники, наведені раніше для Середземного моря (20 років) або виявлені для виду в цілому (22 роки). Ріст завершується до 4 років. Виявлено незвичну особливість розмноження чорноморських афалін, що вперше описана в цій роботі, а саме весняний пік та ранній початок сезону народження дитинчат, що припадає на лютий–березень, які є найхолоднішими місяцями в чорноморському регіоні. За розмірами тіла виявлено наявність статевого диморфізму: середня довжина тіла дорослих самок 242 см, самців 256 см. Проте за показниками черепа

значущіх відмінностей не знайдено: у самок середнє значення довжини 451 мм, у самців 453 мм. Втім, наявні статистично значущі відмінності між вибірками Чорного, Середземного морів та північно-східної Атлантики за сукупністю морфометричних ознак. У просторі PC1 та PC2 розподіли вибірок з різних регіонів перекриваються між собою, зокрема найкрупніші сучасні чорноморські особини не відрізняються від середземноморських. Довгий сезон розмноження, що починається у лютому-березні, наявність особин з великими розмірами тіла і черепа порівняно з більшістю тварин із середніми та низькими показниками можуть вказувати на неоднорідність населення афалін в Чорному морі. В результаті аналізу вмісту шлунків ідентифіковано мінімум 13 видів риб з 12 родин. Чотири з них були зареєстровані у вмісті шлунку в попередніх дослідженнях, сім об'єктів живлення виявлені для чорноморських афалін уперше, а ще два види зазначалися раніше лише при візуальних спостереженнях. Зіркогляд звичайний (*U. scaber*) зареєстрований в живленні афалін уперше в світі. Спектр живлення чорноморських афалін зазнав історичних змін і тепер включає не менше 23 об'єктів. В ньому присутні і пелагічні, і донні види риб, дрібні види зграйних риб, і він подібний до спектру живлення середземноморських афалін і афалін з атлантичної акваторії Іспанії. Ставрида і смарида, відомі в живленні афалін із Середземного моря, часто траплялись в нашій вибірці, мерланг також є пріоритетним об'єктом живлення, тоді як значення камбали калкана, ймовірно, знизилось. Виявлено локальну роль кефалевих в живленні афалін в деяких районах. Вперше показано неоднорідність розподілу населення афалін в прибережних водах Чорного моря. У північній частині Чорного моря із використанням методу фотоідентифікації вперше виявлено низку локальних угруповань і встановлено їх відокремленість від груп з прибережних районів кавказьких, болгарських вод та протоки Босфор. Угрупування слабо пов'язані одне з одним, але між ними є окремі індивідуальні переміщення. Число повторних реєстрацій в межах окремих районів дослідження з року в рік в десятки разів більше, ніж кількість переміщень між районами, що свідчить про значну ізоляцію угруповань в цій частині Чорного моря. Декілька з виявлених угруповань трапляються в прибережних водах одного і того ж району цілий рік і, ймовірно, є резидентними. Вперше оцінено чисельність трьох прибережних угруповань методами «мічення та повторних виловів» та двох з них – паралельно методами лінійно-трансектних обліків, і встановлено, що вона

складає від декількох десятків до декількох сотен особин. Підхід афалін до берега в усіх районах дослідження в більшості випадків був пов'язаний з кормовою поведінкою. Розмір груп під час живлення сильно варіював залежно від району досліджень. Медіанний розмір груп варіював від двох особин біля Карадагу та острова Джарилгач до шости особин біля Судака та Балаклави. Групи з дитинчатами були істотно більшими. Ці дані співпадають з попередніми спостереженнями афалін в Чорному і Середземному морях. Вперше зроблений порівняльний аналіз даних з фотоідентифікації з декількох акваторій вздовж узбережжя Чорного моря та аналіз взаємодій афалін трьох локальних угруповань залежно від наявності антропогенної діяльності. Угруповання афалін, що спеціалізуються на живленні біля траулерів, мають більш згуртовану мережу з вищою часткою парних взаємодій між особинами, ніж угруповання, що зазвичай кормляться самотійно, у яких мережа індивідуальних зв'язків складається з багатьох нечисленних відокремлених груп. Ймовірно, живлення біля траулерів сприяє швидкому покриванню добової потреби в кормі та зменшенню конкуренції між особинами і можливо через це знижується рівень агресії, на що вказують відмінності в пошкодженнях поверхні тіла афалін з різних угруповань. Крім того, для багатьох районів Чорного моря характерна наявність афалін з частково білим забарвленням, частка яких досягає в районах Балаклави, Судака та Опука 9-17%, їх не знайдено лише в водах Болгарії, Таманської затоки та Геленджика. Також виявлено деякі фактори, що впливають на кормову поведінку чорноморських афалін в прибережних водах. В Чорному морі афаліни взаємодіють з траловими судами для живлення, а також з фермами з розведення молюсків, тоді як в інших регіонах останні вважаються несприятливим фактором для живлення дельфінів. Крім того, виявлено рідкісні форми кормової поведінки, властиві чорноморським афалінам, зокрема, вихід до прибійної смуги під час полювання на кефалей. В світі відомі лише шість місць в тропічних та субтропічних водах, де в афалін існує такий спосіб полювання. Для чорноморських афалін цей тип поведінки описується вперше. За отриманими результатами виявлено декілька акваторій, важливих для збереження виду, які є місцями присутності літніх резидентних угруповань. До них належать води Балаклави і південно-східного Криму з глибинами до 60 м і води в районі острова Джарилгач і Керченського півострова з глибинами до 12 метрів. Отримані результати свідчать про

важливість комплексного підходу до вивчення чорноморської афаліни та необхідність продовження досліджень у цьому напрямку.

Ключові слова: афаліна, Чорне море, біологія, популяційна структура, морфологія, ріст, чисельність, фотоідентифікація, живлення, поведінка.

Список праць, опублікованих за темою дисертації:

Статті у наукових фахових виданнях

1. **Gladilina, E.**, Shpak, O., Serbin, V., Kryukova, A., Glazov, D. and Gol'din, P. 2018. Individual movements between local coastal populations of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the northern and eastern Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(2): 223-229. (особистий внесок здобувача – збір частини матеріалу, обробка даних, написання тексту).

2. **Gladilina, E.V.**, Vishnyakova, K.A., Neprokin, O.O., Ivanchikova, Yu.F., Derkacheva, T.A., Kryukova, A.A., Savenko, O.V. and Gol'din, P.E. 2017. Linear transect surveys of abundance and density of cetaceans in the area near the Dzharylgach Island in the north-western Black Sea. *Vestnik zoologii*, 51(4): 335-342. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу, обробка даних, написання тексту)

3. **Gladilina, E.V.** and Gol'din, P.E. 2016. Abundance and summer distribution of a local stock of Black Sea bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea, Delphinidae), in coastal waters near Sudak (Crimea). *Vestnik zoologii*, 50(1): 49-56. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу, обробка даних, написання тексту)

4. **Gladilina, E.V.** and Gol'din, P.E. 2014. New prey fishes in diet of Black Sea bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Mammalia, Cetacea). *Vestnik zoologii*, 48(1): 83-92. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу, обробка даних, написання тексту)

5. Gol'din, P. and **Gladilina, E.** 2015. Small dolphins in a small sea: age, growth and life-history aspects of the Black Sea common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Aquatic Biology*, 23(2): 159-166. (особистий внесок здобувача – збір частини матеріалу, написання частини тексту)

6. **Gladilina, E.V.**, Lyashenko, Yu.N. and Gol'din, P.E. 2013. Winter distribution of cetaceans in the Black Sea and adjoining areas in 2012/2013. *Scientific Notes of Taurida V.I. Vernadsky National University: Series "Biology, chemistry"*, 26;65(1): 37-42. (особистий внесок здобувача – збір частини матеріалу, обробка даних, написання тексту)

7. **Гладилина, Е.В.** 2012. Круглогодичные наблюдения за китообразными (Cetacea) в водах Карадагского природного заповедника и прилегающей акватории. *Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского: Серия “Биология, Химия”*, 25;64(2): 51-59.

Крім того, опубліковано 19 тез доповідей і праць в матеріалах конференцій, 2 бази даних.

ABSTRACT

Gladilina O. V. The bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the waters of the northern Black Sea: biology and population structure. – Qualification scientific work on the rights of manuscripts.

Dissertation submitted for the completion of the degree of Candidate of Sciences in Biology, qualification 03.00.08 – zoology. – Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 2018.

This dissertation is the first complex study of population structure and biology (morphology, diet, ecological and ethological aspects of distribution and foraging) of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus* (Montagu, 1821)) in the waters of the northern Black Sea. The material and data were obtained in the coastal waters of the northern Black Sea off the coast of the Crimean peninsula and in the Kerch Strait in 2006-2014, in the Dzharylgach and Karkinit Gulf and the Danube marine area in 2016-2017 (489 field days), as well as in museum collections. The methodology of study included age determination from growth layers in teeth, calculation of growth curves, estimation of generation time; craniometry; diet analysis; photo identification of individuals; mark-recapture with photo identification, based on natural marks; linear transect surveys for abundance estimates; reconstruction of a network of individual interactions; analysis of daily and seasonal dynamics of foraging behavior in coastal waters. The first empirical data were obtained on the life span of Black Sea bottlenose dolphins in the wild, generation time, individual growth and morphological variability. The maximum age for Black Sea bottlenose dolphins was identified as 41 years. This is significantly older than previously known for this region (26 years), but similar to the estimates in other regions of the world. On the contrary, the generation time calculated from our data (18 years) was slightly lower than the figures previously found for the Mediterranean (20 years) or the species as a whole (22 years). Rapid early body growth ceases by 4 years. An unusual trait of the Black Sea dolphins documented here is the early start of the birth season, likely in February, with the

spring peak in births. This is unusual because February and March are the coldest months in the Black Sea region with average surface water temperature of +7 to +8°C near the south coast of Crimea which is the lower limit of temperature tolerance for bottlenose dolphins. Sexual dimorphism is shown in body length; it is seen since the age between 1.5 and 2 years when males surpass females, while by skull length no significant differences were found. A long birth season with begin in February-March, the presence of individuals with large body and skull sizes, as compared to most animals with average and low rates, may indicate heterogeneity of bottlenose dolphin population in the Black Sea. In total, 13 species from 12 families were identified (four of them were identified to the level of genus or family) from examined stomachs. Four of them have been recorded in stomach contents in previous studies, seven fishes are reported here as prey items for Black Sea bottlenose dolphins for the first time and two species were previously reported only in visual observations. The European stargazer was recorded in *Tursiops* diet for the first time. The list of prey items for bottlenose dolphins in the Black Sea now includes at least 23 fish species, and it is characterized by presence of both pelagic and demersal fishes, frequent occurrence of small school-forming fishes and similarity with the diet composition of Mediterranean bottlenose dolphins. The horse mackerel and picarel, also known as a prey for Mediterranean dolphins, were frequently recorded, and whiting is still a primary prey, whereas turbot possibly lost its importance. The universal role of mullets in dolphin diet is questioned, but it could be a local feeding habit. Generalized pattern of feeding gained new evidence. Heterogeneity of bottlenose dolphin population was demonstrated in the coastal waters of the Black Sea in distribution for the first time. A few local populations were identified in the northern Black Sea, and some evidences were found for their loose connectivity and isolation from local populations in the Caucasian, Bulgarian coastal waters and the Bosphorus Strait. Only rare individual movements are registered between them. The number of resightings of individuals within the same region between years is tens of times greater than the number of movements between regions: only 1% of identified dolphins were recorded between the regions, indicating a significant isolation of groups in this part of the Black Sea. A few local coastal groupings in the northern Black Sea occur in coastal waters all year round and thus are probably resident local populations. Abundance of three coastal groupings was calculated as mark-recapture estimates and two of them with the method of linear transect surveys: the abundance of each group was from a few tens

to several hundred animals. Foraging was the main cause for occurrence of bottlenose dolphins in the coastal waters. The group size greatly varied depending on the observation regions. Median group size was between two individuals near Kara Dag and Dzharylgach and six individuals near Sudak and Balaklava. Groups with calves were significantly greater than adult aggregations. These data are consistent with previous observations of bottlenose dolphins in the Black and Mediterranean Seas. Comparative analysis of the photo identification data in three local populations along the Black Sea coast and analysis of dolphin interactions were conducted in regard to their adaptation to human activity. Foraging near trawling vessels led to association of a great number of individuals in the same area: therefore, the network of individual interactions became more compact than in the area which was not affected by human activities. The trawler-associated population also was characterized by a lower level of aggressive interactions, as indicated by differences in bite marks between groupings. Partially white specimens were seen almost in all regions with the highest proportion in the waters of Balaklava, Sudak and Opuk (9-17%). They were not recorded only in the waters of Bulgaria, the Taman Gulf and Gelendzhik. Also, some factors have been identified that affect the feeding behavior of the Black Sea bottlenose dolphins in the coastal waters. The bottlenose dolphins interact with trawlers for feeding, as well as with mussel farms in the Black Sea, while in other regions these farms are considered as an adverse factor for feeding dolphins. Rare forms of foraging behavior were recorded, including beaching hunt while chasing mullets. In the world there are only six known places in the tropical and subtropical waters where the bottlenose dolphins use this strategy of hunting. This type of behaviour is described for the Black Sea bottlenose dolphins for the first time. After this study a few ecologically or biologically significant marine areas with summer resident local populations were identified. Among them there are waters of Balaklava and the south-eastern Crimea up to 60 m deep and waters of the Dzharylgach Island and Kerch Peninsula up to 12 m deep. These results indicate the importance of complex research in the study of the Black Sea bottlenose dolphins and the necessity of further research in this direction.

Keywords: bottlenose dolphin, Black Sea, biology, population structure, morphology, abundance, photo-identification, foraging, behaviour.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
Перелік умовних скорочень та термінів.....	11
Вступ	13
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	17
1.1. Біологія та поведінка афаліни	17
1.2. Поширення та біологія афалін в Чорному морі.....	23
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ.....	32
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ	58
3.1. Особливості біології афаліни в прибережних водах Чорного моря.....	58
3.1.1. Розміри та вікові особливості біології афаліни	58
3.1.2. Об'єкти живлення чорноморських афалін	67
3.2. Популяційна структура чорноморської афаліни в прибережних водах	76
3.2.1. Географічний розподіл груп афалін в північній частині Чорного моря ..	76
3.2.2. Чисельність прибережних локальних угруповань афалін.....	83
3.2.3. Структура прибережних локальних угруповань під час полювання	90
3.3. Етолого-екологічні аспекти присутності афалін в прибережній акваторії Чорного моря.....	104
3.3.1. Співвідношення форм поведінки афалін при наближенні до берега.....	104
3.3.2. Прибережне полювання чорноморських афалін	113
РОЗДІЛ 4. ОБГОВОРЕННЯ	120
4.1. Порівняльна характеристика біологічних показників афалін Чорного моря	120
4.1.1. Географічні та хронологічні відмінності розмірів тіла і неоднорідність популяції афаліни в Чорному морі	120

4.1.2. Сучасне різноманіття кормових об'єктів чорноморської афаліни в порівнянні з історичними джерелами.....	130
4.2. Популяційна структура афалін в Чорному морі.....	137
4.2.1. Просторова структура населення афалін в прибережних водах Чорного моря.	137
4.2.2. Порівняльна характеристика чисельності локальних угруповань.	142
4.2.3. Склад та структура груп чорноморської афаліни	149
4.3. Деякі фактори, що впливають на кормову поведінку афаліни в прибережних водах.....	161
Висновки.....	169
Список використаних джерел.....	170
Додаток А. Список праць, опублікованих за темою дисертації	202
Додаток Б. Тривалість покоління.....	207
Додаток В. Проміри черепа афалін.....	209
Додаток Г. Чисельність	213
Додаток Д. Структура локальних угруповань	214

Перелік умовних скорочень та термінів

Загальні скорочення:

Min = мінімальне значення;

Max = максимальне значення;

Mean = середнє значення;

SD = стандартне відхилення (сігма);

SE = стандартна похибка;

CV = коефіцієнт варіації;

MCOП – Міжнародний союз охорони природи (англ. International Union for Conservation of Nature, IUCN);

ЛТО – лінійно-трансектний облік;

ACCOBAMS – Угода про збереження китоподібних Чорного моря, Середземного моря та прилеглої акваторії Атлантичного океану (англ. Agreement on the Conservation of Cetaceans in the Black Sea, Mediterranean Sea and contiguous Atlantic area);

Mixture analysis – аналіз суміші розподілів.

Тривалість покоління – середній вік самки, в якому відбувається медіанний акт народження потомства.

Мережа (network) – модель структури взаємодії між певними елементами. Передбачає наявність елементів (особин) та зв'язків між ними.

Вершини графа – окремі особини

Ребра графа – зв'язки індивідуальних взаємодій між двома особинами

Середня найкоротша відстань між вершинами в мережі (average geodesic distance) – середній показник відстані між особинами в мережі; середня кількість «кроків» на найкоротшому шляху між парою особин. Використовується для визначення міри близькості особин у мережі: чим нижчий показник, тим ближче розташовані особини.

К-ядро (K-core) – це розділення сукупності особин на розділи (ядра) за принципом кількості зв'язків кожної особини із найближчими до неї іншими

особинами. Кожен з членів групи К-ядра пов'язаний з деяким числом (k) інших членів групи.

Компактність – показник, що використовується для визначення згуртованості мережі через відстань між особинами. Обраховується як нормалізована сума всіх взаємних зв'язків на всіх відстанях. Чим більший показник (від 0 до 1), тим менше ізольованих елементів має мережа.

Посередництво/розташування на шляхах (betweenness) – співвідношення кількості прямих шляхів, на яких лежить особина, до всіх шляхів, на яких вона розташована. Використовується для визначення важливості позиції особини у мережі: чим вищий показник, тим більшу посередницьку спроможність має особина, яка займає таку позицію в мережі.

Клінальна мінливість – неперервна, поступова зміна будь-якої ознаки (градієнта) певного виду на всьому або частині його ареалу або в серії суміжних популяцій; кількісний градієнт будь-якої ознаки в середині виду.

ВСТУП

Актуальність теми. Афаліна звичайна (*Tursiops truncatus* (Montagu, 1821)) поширена в Чорному морі та в Керченській протоці, причому в прибережних водах трапляється частіше, ніж у відкритому морі. Чорноморську афаліну за низкою морфологічних та генетичних особливостей виокремлюють у підвид *Tursiops truncatus ponticus* Barabash-Nikiforov, 1940. Попри те, що афаліна є одним з найдослідженіших видів китоподібних, для чорноморської афаліни досі не відомі особливості популяційної структури, не достатньо досліджені закономірності її біології в прибережних водах Чорного моря, зокрема, сезонність розмноження, ріст та морфологічна мінливість. Крім того, потребують оновлення відомості про живлення та взаємодію чорноморських афалін на рівні індивідуальних зв'язків. Особливої уваги потребує оцінка впливу наслідків антропогенної трансформації екосистеми Чорного моря на афаліну. Тим часом, за класифікацією МСОП чорноморська афаліна належить до тварин, які знаходяться у небезпечному стані (Endangered), що говорить про необхідність оцінки стану її популяцій та планування заходів їх охорони.

Зв'язок роботи з науковими планами, програмами, темами. Дисертаційна робота виконана в рамках планової теми № III-22-11 відділу еволюційної морфології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України «Різноманітність життєвих форм хребетних: еволюційно-морфологічний, онтогенетичний і функціонально-адаптивний аспекти дослідження» (державний реєстраційний номер 0111U000086) і теми № III-39-16 «Еволюційні механізми адаптацій хребетних тварин різних екологічних і таксономічних груп» (державний реєстраційний номер 0116U003024), проекту НДУ «Український науковий центр екології моря» та Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України «Ідентифікація і попередня оцінка угруповань китоподібних в прибережних водах північно-західного Чорного моря, український сектор».

Мета і завдання дослідження. Метою роботи було встановити просторову структуру популяції і пов'язані з нею особливості біології афалін в прибережних водах північної частини Чорного моря.

Для досягнення цієї мети були поставлені такі завдання:

1. Виявити особливості біології афалін в прибережних водах Чорного моря в сучасних умовах: розміри тіла та черепа, тривалість життя, ріст, розмноження, живлення.

2. Визначити локальні угруповання в населенні афалін у прибережних водах північної частини Чорного моря, оцінити їх чисельність та взаємозв'язки.

3. Проаналізувати структуру індивідуальних зв'язків чорноморських афалін під час живлення.

4. Встановити сучасні етолого-екологічні особливості активності чорноморських афалін в прибережних акваторіях.

Об'єкт дослідження – афаліна звичайна *T. truncatus* в водах Чорного моря.

Предмет дослідження – популяційна структура і біологія (морфологія, живлення, еколого-етологічні аспекти розподілу) афалін в водах Чорного моря.

Методи дослідження – берегові та суднові спостереження, фотоідентифікація, лінійно-трансектний облік, оцінка чисельності методом мічення і повторних виловів, побудова мережі індивідуальних зв'язків, аналіз живлення, визначення віку за ростовими шарами, краніометрія, аналіз добової і сезонної динаміки поведінки та особливостей кормової поведінки в прибережних водах.

Наукова новизна. Показано неоднорідність розподілу населення афаліни в прибережних водах Чорного моря. Вперше виявлено низку локальних угруповань в прибережних водах Чорного моря і отримано відомості щодо їх відокремленості. Вперше зроблено порівняльний аналіз даних з фотоідентифікації афаліни з декількох акваторій вздовж узбережжя

Чорного моря. Проведено порівняльний аналіз взаємодій афалін під час живлення та виявлено рідкісні способи їхнього живлення. Вперше отримані емпіричні дані про тривалість життя чорноморських афалін в природі, тривалість покоління, темпи росту особин та морфологічну мінливість. Істотно доповнено список об'єктів живлення чорноморської афаліни.

Практичне значення. Одержані відомості про популяційну структуру дозволяють визначити важливі місцезнаходження чорноморської афаліни, що є підставою для створення морських охоронних районів, зокрема, для дотримання міжнародних конвенцій та угод. Аналіз взаємодії афалін зі знаряддями рибальства є основою для рекомендацій щодо уникання конфлікту з рибальством.

Особистий внесок здобувача. Всі польові спостереження проведені здобувачем особисто або під час участі в колективних експедиціях. Здобувачем проведено аналіз живлення; фотоідентифікацію, зокрема, аналіз індивідуальних переміщень афаліни між регіонами; організацію лінійно-трансектного обліку чисельності та обробку його результатів; порівняльний аналіз взаємодій афалін під час живлення. Спільно з керівником було здійснено аналіз росту особин, краніометрію та інтерпретацію результатів щодо живлення, оцінку чисельності локальних угруповань методом повторних відловів, аналіз частоти трапляння частково білих особин.

Апробація результатів дисертації. Результати роботи були представлені на 15 конференціях, в тому числі 8 міжнародних: регулярних конференцій Європейського китового товариства (м. Штральзунд, Німеччина, 2010; м. Сетубал, Португалія, 2013; м. Сант-Гіл'ян, Мальта, 2015; Мідельфарт, Данія, 2017), «Морські ссавці Голарктики» (м. Одеса, 2008; м. Суздаль, Росія, 2012), а також на Конференції молодих дослідників-зоологів (м. Київ, 2014) і засіданнях відділу еволюційної морфології Інституту зоології НАН України (м. Київ, 2015, 2016, 2017).

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 28 робіт, з них 7 – наукові статті у провідних міжнародних і фахових виданнях,

рекомендованих Міністерством освіти і науки України, 6 – наукові статті в інших виданнях, 15 – тези в збірниках доповідей на наукових конференціях.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація являє собою рукопис обсягом 215 сторінок (з них 153 сторінки основного тексту) і складається зі вступу, 4 розділів, висновків, списку використаних джерел (296 джерел, з яких 63 – кирилицею, 233 – латиницею) і 5 додатків. Робота ілюстрована 71 рисунком та містить 25 таблиць.

Подяки. Автор висловлює щиру подяку науковому керівнику П. Є. Гольдіну за неоціненну допомогу під час виконання дисертаційного дослідження на всіх його етапах; К. О. Вишняковій за допомогу в організації збору матеріалу та в спільних дослідженнях, співавторам публікацій В. В. Сербіну, О. В. Шпак, Г. А. Крюковій, О. В. Савенко, Ю. Ф. Іванчиковій, Т. О. Деркачевій, Д. В. Глазову, О. В. Кукушкіну, Є. Б. Гольдіну, Ю. М. Ляшенку, В. Р. Гороховій, І. Грачову за ефективну спільну наукову співпрацю; В. М. Коморіну, А. А. Аверічеву, Ю. М. Мусієнку, А. Морлоку, А. А. Мадюді, Д. О. Андрєєву, С. М. Шульзі, В. М. Коваленку та М. Є. Жмуду за надану можливість збору даних під час експедицій на судні; К. О. Вишняковій, О. А. Михайловій, О. В. Кукушкіну та Д. Ю. Смирнову за допомогу в численних експедиціях; О. І. Лашковій за допомогу у підготовці українського тексту; С. С. Тиназову, О. О. Непрокіну, О. В. Снігуру за допомогу у підготовці ілюстрацій; І. І. Дзеверіну, М. А. Гхазалі, Н. С. Атамась за допомогу в обговоренні результатів; Л. В. Седиковій, О. В. Іванову, С. О. Даниловій, С. П. Таюрському, а також рідним і близьким, особливо чоловікові Р. М. Гладіліну за постійну підтримку та цінні поради.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Біологія та поведінка афаліни

Систематика і поширення. Афаліна (*Tursiops truncatus* (Montagu, 1821)) є одним з найвідоміших видів китоподібних у всьому світі. Афалінам було присвячено декілька оглядових монографій (Leatherwood and Reeves, 1990; Соколов, Романенко, 1997; Reynolds et al., 2000).

Афаліна поширена в усіх тропічних і помірних широтах, трапляється в прибережних і відкритих водах, як в континентальній шельфовій зоні, так і у відкритому океані (Leatherwoods and Reeves, 1983; Wells and Scott, 2009). Вид добре досліджений на більшій частині ареалу і є одним з найкраще досліджених з 89 видів (Committee on Taxonomy, 2016) вусатих і зубатих китоподібних, відомих на сьогодні (Leatherwood and Reeves, 1990; Wells and Scott, 1999; Reynolds et al., 2000).

Систематичне положення роду *Tursiops* Gervais, 1855 (Leatherwood and Reeves, 1990) :

Клас Mammalia Linnaeus, 1758

Ряд Cetacea Brisson, 1762

Родина Delphinidae Gray, 1821

Рід *Tursiops* Gervais, 1855

Tursiops Gervais, 1855 – це рід, який у минулому включав близько 20 номінальних видів (Hershkovitz, 1966), виділених часто на підставі обмежених і недостатніх за кількістю даних. Дві форми *T. truncatus* в західній частині Тихого океану, яких раніше визначали як екотипи, нині визнають в якості двох самостійних видів *T. truncatus* і *T. aduncus* (Eherenberg, 1833) на підставі деяких морфологічних і генетичних відмінностей (Wang et al., 1999, 2000). *T. truncatus* населяє різноманітні біотопи, в тому числі бухти, лагуни, затоки, лимани, відкриті прибережні ділянки, пелагічні води і узбережжя океанічних

островів (Wells et al., 1987; Scott and Chivers, 1990; Acevedo and Wursig, 1991; Bearzi et al., 1997; Defran and Weller, 1999). Ареал виду *T. aduncus* охоплює прибережні води Індійського океану, Австралії, Китаю і Південної Африки. *T. aduncus* відрізняється від *T. truncatus* меншими розмірами, плямистою спиною і боками, а також довшим ростром (Ross, 1977; Ross and Cockroft, 1990; Rice, 1998; Wang et al., 1999; Möller and Beheregaray, 2001). Між афалінами *T. truncatus* навіть з близько розташованих географічних районів є морфологічні відмінності (Hersh and Duffield, 1990; Gao et al., 1995; Wang et al., 2000). Така мінливість іноді інтерпретувалася як свідчення початку видоутворення (Natoli et al., 2004). У східній частині Тихого океану в Каліфорнійській затоці розрізняли два номінальні види (*T. gillii* Dall, 1873 і *T. nuuanu* Andrew, 1911), ґрунтуючись на морфологічних відмінностях. В результаті подальших порівняльних аналізів (Walker, 1981) вони були зведені в синоніми з *T. truncatus*, і запропоновано розділення афалін з північно-східної частини Тихого океану на три екотиби. Останнім часом в роді *Tursiops* виділили ще два види: *T. australis* Charlton-Robb et al. 2011 з прибережних вод південно-східної Австралії (Charlton-Robb et al., 2011), *T. gephyreus* Lahille, 1908 з південно-західної частини Атлантичного океану (Wickert et al., 2016). Питання систематики роду *Tursiops* нині залишається дискусійним.

В результаті ревізії роду *Tursiops* усередині виду *T. truncatus* зараз виділяється лише два підвиди: *T. t. ponticus* Barabash-Nikiforov, 1940, що трапляється в Чорному морі і Керченській протоці, і *T. t. truncatus* (Montagu, 1821), що займає решту ареалу виду.

Біологія. Розміри тіла афалін сильно варіюють залежно від району поширення. Так, у водах північної Флориди середня довжина тіла статевозрілих самців склала близько 270 см, самок – 250 см (Sergeant et al., 1972). *T. truncatus* з акваторії східної частини Австралії мають середню довжину тіла 283 см (самці) і 279 см (самки); у водах південної частини Австралії середня довжина тіла самців 301 см, самок 286 см; у водах Китаю середні значення – 313 см для самців, 291 см для самок; у водах південно-

східної частини Африки самці мають середню довжину тіла 294 см, самки – 279 см (Hale et al., 2000). У північно-східній частині Атлантичного океану біля берегів Іспанії значення довжини тіла знаходилися в діапазоні від 179 до 318 см, в середньому близько 280-290 см (Santos et al., 2007).

У середземноморському регіоні розміри афалін також значно варіюють. В акваторії Леванта середні значення довжини тіла у самців – 268 см, у самок – 255 см; біля берегів Франції – для самок і самців разом 300-360 см (середня 310 см), біля берегів Іспанії – 296-350 см (середня 317 см) (Sharir et al., 2011). У північній частині Адріатичного моря середня довжина самців – 280 см, самок – 271 см (Ѓuras et al., 2014), в південній частині Адріатичного моря – 290 см і 275 см відповідно (Butti et al., 2007).

Розміри черепа також варіюють залежно від регіону. Мінімальна довжина черепа дорослих афалін зафіксована в Чорному морі, максимальна – в Тихому океані. За даними К. Віо-Мартинес зі співавторами (Viaud-Martinez et al., 2008) середня конділобазальна довжина черепа в західній частині Середземного моря склала 520 мм, в північно-східній частині Атлантичного океану – 537 мм. В межах середземноморського регіону у водах Ізраїля конділобазальна довжина черепа була в межах 468-540 мм (середнє значення 497 мм), в Адріатичному морі – 505-554 мм (у середньому 521 мм), Тірренському морі – 501-555 мм (у середньому 521 мм) (Sharir et al., 2011).

Живлення афалін вивчене у багатьох географічних регіонах: північна частина Атлантичного океану, Мексиканська затока, води Південної Африки, Перу, Австралії, Середземне море (огляд: Santos et al., 2007). З акваторії північно-східної частини Атлантичного океану (Біскайська затока) список об'єктів живлення афалін включає представників риб з 23 родин – найбільше значення мають представники родини тріскових (на першому місці за значимістю перебуває путасу (*Micromesistius poutassou*), на другому місці хек (*Merluccius merluccius*)), а також 12 видів головоногих моллюсків (Santos et al., 2007). Дослідження із застосуванням різних методик показали, що спектр живлення афалін в середземноморському басейні включає переважно придонні

види риб (Miokovic et al., 1999; Blanco et al., 2001). Список об'єктів живлення з вмісту шлунка включає 9 видів риб з 9 родин і 7 видів головоногих моллюсків з 5 родин; з риб також найяскравіше були представлені тріскові (Blanco et al., 2001).

Популяційна структура. В усьому ареалі для афаліни є характерним формування прибережних і пелагічних популяцій, які можуть відрізнятися за морфологією, спектром об'єктів живлення і паразитофауною (Mead and Potter, 1995; Hoelzel et al., 1998), але ці відмінності варіюють в різних географічних районах (Walker, 1981; Mead and Potter, 1995). А. Натолі зі співавторами (Natoli et al., 2004) провели генетичні дослідження мітохондріальної і мікросателітної ДНК афалін, узявши зразки із семи регіонів: Середземного моря, північно-східної частини Атлантичного океану, північно-західної частини Атлантичного океану (в прибережній акваторії і пелагіалі) і західної частини (в районі Багамських островів), північно-східної частини Тихого океану, Мексиканської затоки, вод Південної Африки і Китаю.

З'ясувалося, що є відмінності між усіма локальними популяціями, серед них – між прибережними і пелагічними з одного району. При цьому генетичне різноманіття в прибережних локальних популяціях менше, ніж в пелагічних: останні в деяких випадках могли бути засновниками для деяких прибережних популяцій. При аналізі структури популяцій афалін з Чорного, Середземного морів і північно-східної частини Атлантичного океану за мітохондріальною і мікросателітною ДНК (Natoli et al., 2005) отримані результати, що підтверджують їх генетичну гетерогенність. Виділені щонайменше п'ять популяцій: у водах Шотландії, в північно-східній частині Атлантичного океану між Великобританією і Гібралтарською протокою, в західній частині Середземного моря, в східній частині Середземного моря і в Чорному морі. При цьому на формування меж між популяціями могли вплинути декілька чинників: особливості топографії дна (Hastie et al., 2004), тип середовища існування (Gannon and Waples, 2004), солоність, температурний режим (Natoli et al., 2004), регіональні особливості кормової бази (Barros and Wells, 1998;

Acevedo-Gutierrez and Parker, 2000; Allen et al., 2001; Chilvers and Corkeron, 2001). При цьому афаліни з трьох регіонів виявилися більше відособленими і з меншим генетичним різноманіттям в порівнянні з рештою: чорноморські, східно-середземноморські (включаючи Іонічне, Адріатичне моря і води Ізраїлю) і шотландські (Natoli et al., 2005). Для детальнішого аналізу популяційної структури у водах Середземного моря було проведено порівняння генетичних зразків з п'яти районів: північної частини і центру південної частини Адріатичного моря, Іонічного, Егейського і Тірренського морів. В результаті аналіз показав значну генетичну диференціацію за всіма п'ятьма районами, за винятком дельфінів з Егейського моря, які виявилися близькими до тварин з Іонічного і Адріатичного морів (Gaspari et al., 2015). Схожі результати за ступенем фрагментованості структури популяції показують дослідження в Мексиканській (Sellas et al., 2005) і Каліфорнійській затоках (Segura et al., 2006), в акваторії Австралії і Нової Зеландії (Möller et al., 2002; Lusseau et al., 2003; Krutzen et al., 2004). Така структурованість популяцій афалін варта уваги – особливо, враховуючи високу мобільність цих дельфінів: відомі випадки переміщення деяких особин на відстань до 1000 км, а міграції в межах 100 км – звичне явище (Defran et al., 1999; Wood, 1998; Wells et al., 1999).

Комплексні дослідження, проведених з використанням генетичного аналізу, фотоідентифікації, а також за стабільними ізотопами біогенних елементів показали, що такі чинники, як прив'язаність до локального оселища і фізико-географічні особливості, сильніше впливають на популяційну структуру, ніж кормова спеціалізація (Fortuna, 2007; Genov et al., 2008, 2009; Holcer, 2012; Gaspari et al., 2015). Таке розділення на малі, переважно резидентні (тобто осілі) популяції призводить до більшого впливу на них антропогенних чинників і вимагає особливого підходу при вирішенні проблем збереження виду (Thompson et al., 2000).

Поведінка. Дослідження поведінки дельфінів в природному середовищі почалися в кінці 1960-х років. Нині активно досліджують поведінку

китоподібних у водах Австралії (Bejder et al., 2006), Північної Америки (Fulling et al., 2003; Michaud, 2005; Speakman et al., 2006), в європейських водах (Bearzi et al., 2005; Genov et al., 2008; Evans, Hammond, 2004; Forcada et al., 2004; Thompson, 2004). Успішно застосовується фотоідентифікація тварин, акустичні дослідження.

Поведінка афалін відрізняється великою різноманітністю як індивідуальних, так і групових поведінкових стратегій. Основні категорії поведінки афалін включають живлення, переміщення (може бути пов'язане з полюванням або міграцією), соціальна взаємодія і відпочинок (Leatherwood, 1975; Shane et al., 1986). Афаліни активні як в денний час, так і в нічний (Taylor and Saayman, 1972; Hogan, 1975; Shane and Schmidly, 1978; Gruber, 1981). Один з перших кількісних описів поведінки афалін в природі був зроблений Г. Сайманом зі співавторами (Saayman et al., 1973): зокрема, описана добова динаміка полювання і парування у водах Південної Африки. Потім був опублікований аналіз поведінки афалін з вод Техасу (Shane, 1977; Shane and Schimbley, 1978), де описується залежність поведінки від часу доби, сезону, приливів і відливів, погодних умов і місця розміщення. Пізніше Б. і М. Вюрсігі (Würsig, Würsig, 1979) аналізували кормову, надводну (коли афаліни вистрибують з води або демонструють на поверхні частину тіла) і соціальну поведінку тварин з вод Аргентини. Дж. Грубер (Gruber, 1981) виявив зв'язок між переміщеннями, живленням, паруванням і сезоном та часом доби в поведінці дельфінів біля Порту О'Коннор в Техасі.

Кооперація під час полювання характерна для багатьох видів китоподібних, включаючи афалін (огляд див.: Connor, 2000). Є численні спостереження того, як афаліни під час полювання зганяють рибу в кулясте скупчення, розташовуються півмісяцем, створюють перешкоду на мулистих мілинах або притискають рибу до «стілки» з інших дельфінів (Caldwell and Caldwell, 1972; Leatherwood, 1975; Würsig, 1986; Rossbach, 1999). У деяких районах афаліни виходять в смугу прибою, переслідуючи рибу (Hoese, 1971; Rigley et al., 1981; Petricig, 1995).

Одна з найпоширеніших стратегій кормової поведінки афаліни – це живлення біля тралових суден. Дельфіни підходили до траулерів у більшості випадків в ті моменти, коли траулери починали ловити рибу (Leatherwood, 1975; Fertl & Leatherwood, 1997; Bearzi et al., 1999; Bearzi Fortuna Reeves, 2008).

На більшій частині ареалу головною природною загрозою для афалін, як і для більшості дрібних китоподібних, є акули середніх і великих розмірів (Corkeron, Morris & Bryden, 1987; Mann & Barnett, 1999; Wood, Caldwell & Caldwell, 1970). Ще один потенційний хижак для дельфінів – косатка *Orcinus orca* (Notarbartolo di Sciara, 1987; Reeves & Notarbartolo di Sciara, 2006).

1.2. Поширення та біологія афалін в Чорному морі

Поширення афалін в Чорному морі. У Чорному морі і Керченській протоці трапляється чорноморська афаліна *Tursiops truncatus ponticus* Barabash- Nikiforov, 1940, яка відрізняється від середземноморських афалін низкою морфологічних, генетичних і екологічних ознак (Томилин, 1957; Viaud-Martinez et al., 2008). Проблема генетичної ідентифікації афалін полягає в тому, що колонізація Чорного моря відбувалася в декілька етапів (Moura et al., 2013). Тому нині в Чорному морі відзначають генетичне різноманіття середземноморських гаплотипів (Moura et al., 2013). Це утруднює оцінку термінів колонізації.

На думку С. Є. Клейненберга (1956), в першій половині XX століття афаліни були поширені тільки в прибережних водах Чорного моря. Пізніше уявлення про поширення афалін були істотно уточнені: в 1967-1987 рр. АзЧорНІРО і його Одеським відділенням проводилися регулярні авіаспостереження за чорноморськими дельфінами. Авіаспостереження проводилися переважно в теплий період року (травень-вересень) (Бушуев, 2000; Бушуев, 2002; Михалев, 2004; Михалев и др., 2004; Михалев, 2005). Результати цих робіт дозволили прояснити загальні закономірності розподілу дельфінів в Чорному морі. Зокрема, було показано, що афаліни досить

численні у відкритій частині Чорного моря, так само і в центральній частині моря з великими глибинами (Михалев, 2005). У роботах С. Г. Бушуєва (Бушуев, 2002) і Ю. О. Михальова (Михалев, 2004; 2005) вказується, що в східній і в північно-східній частині Чорного моря в теплу пору року спостерігається найбільша щільність афалін порівняно з іншими районами. Співвідношення зустрічальності трьох видів чорноморських китоподібних в прибережній зоні складало 38:39:23 для звичайного дельфіна або білобочки (*Delphinus delphis*), афаліни (*Tursiops truncatus*) і морської свині (*Phocoena phocoena*), а у відкритому морі – 79:20:1 відповідно. Унаслідок, дані авіарозвідок вказують, що в літній період в прибережній зоні перебували тільки близько половини афалін (Бушуев, 2002). Ю. О. Михальов (Михалев, 2005) вказує, що за усередненими даними дванадцятирічних авіаобліків, відсоткове співвідношення трьох видів дельфінів виявилось наступним: звичайних дельфінів – 68,1%, афалін – 24,3%, морських свиней - 7,6%. У 1930-ті роки за даними промислу це співвідношення істотно відрізнялося і становило відповідно 200:1:10 (Цалкин, 1940). Причина цього, на думку Ю. О. Михалева, полягає в тому, що в 1930-ті – 1950-ті роки промисел відбувався лише в прибережних водах і був орієнтований на звичайних дельфінів і морських свиней. Афаліни ж складали лише «прилов», внаслідок чого вони менше постраждали від промислу. Усього за період авіазйомок зареєстровані 1178 груп афалін, більше 90% з них були чисельністю від 5 до 15 особин. Найбільші скупчення налічували не більше 100 тварин.

Афаліни зустрічалися на всій обстеженій акваторії, але частіше виявлялися в Північно-східному, Східному і Центральному районах. У період досліджень Ю. О. Михальова (Михалев, 2005) найбільші концентрації афалін було відмічено в зоні південніше Керченської протоки і біля південного краю Кримського півострова. У вказаних трьох районах афалін реєстрували як в прибережній зоні (50-75 км від берега), так і у відкритих водах, співвідношення зустрічей склало 49% і 51% відповідно. По всьому Чорному

морю були невеликі відмінності в індексі зустрічальності особин: в прибережній зоні 9,54 особини і 5,39 особини на 100 км.

У роботі Ю. О. Михалева (Михалев, 2005) представлені відомості про сезонні відмінності зустрічальності афалін. У північній частині Чорного моря - районі нашого дослідження афалін найчастіше зустрічали в травні; регулярні зустрічі відмічені в липні і вересні, окремі особини і невеликі групи – в червні і листопаді. У північно-східному районі щільність особин і груп була вища, ніж в центральному (Михалев, 2005).

У західній частині Чорного моря дослідження, які проводилися в теплу пору року (квітень – листопад) в 2006-2013 роках в шельфових і відкритих водах (на глибинах від 30 до 2000 м) Болгарії, показали наявність всіх трьох видів китоподібних з переважанням афалін: афаліна (42% реєстрацій), звичайний дельфін (35%), морська свиня (23%). При цьому афаліни щонайбільше траплялись в шельфових водах на ділянках акваторії з великою кількістю кормових об'єктів, ніж у бідніших рибою водах, проте окремі групи до 9 особин реєструвалися і у відкритих водах (Panayotova and Todorova, 2015). У кінці жовтня – на початку листопада 2007 року в західній частині Чорного моря від Румунії до протоки Босфор (Dede and Tonaу, 2010) афаліни спостерігалися тільки в шельфовій зоні. Дослідження, що проводилися в локальнішій мілководній акваторії (глибини до 20 м) упродовж теплого періоду 2012 року (з червня по жовтень), показали дещо інше співвідношення китоподібних: афаліна (41% реєстрацій), звичайний дельфін (13%) і морська свиня (44%) (Роров, 2013) у водах Болгарії. З травня по вересень 2012 року в акваторії Румунії зі схожими глибинами афаліни зустрічалися в 28% реєстрацій, а морські свині в 72% (Paicu, 2013).

У протоці Босфор афаліни спостерігаються регулярно (Öztürk, 1996). Але їх трапляння залежить від сезону і району протоки: так, навесні і влітку афаліни реєструються частіше, ніж восени і взимку (77% і 62% проти 34% і 30% відповідно), при цьому в південній і північній частинах протоки Босфор

тварини спостерігалися частіше, ніж в середній частині (85%, 48% і 21% відповідно) (Baş et al., 2015).

Морфологія. За морфологічними характеристиками чорноморський підвид афаліни відрізняється від представників виду з інших регіонів. І. І. Барабаш-Никифоров (Барабаш-Никифоров, 1940) в якості таких відмітних ознак вказує дещо менші розміри тіла і черепа, коротший і ширший біля основи і вужчий на середині рострум, меншу кількість зубів, невеликі відмінності в забарвленні. За промірними 1450 особинами І. І. Барабаш-Никифоров приводить розміри тіла в діапазоні від 124 до 310 см, з більшістю екземплярів в діапазоні 225-250 см (середнє значення довжини тіла для самців 228,20 см, а для самок 222,25 см). При цьому максимальні розміри (310 см) автором визначені тільки для 3 особин. За даними С. Є. Клейненберга (Клейненберг, 1956), одержаними від 50 афалін, довжина тіла від 155 до 310 см з середньою довжиною дорослих самців 274,9 см, а дорослих самок 233,1 см. А. Г. Томілін (Томилин, 1957) при вибірці в 15 афалін вказує розміри для самців 180-310 см (середнє значення 250 см), а для самок 214-234 см (середнє значення 226 см).

Для черепів чорноморських афалін також характерні менші розміри порівняно з тваринами з інших акваторій. І. І. Барабаш-Никифоров (Барабаш-Никифоров, 1940) наводить граничні значення розмірів черепа від 453 до 503 мм (дані за 19 екземплярами), середнє значення 477,5 мм. З максимальною довжиною черепа вказані 2 екземпляри. В результаті досліджень, проведених С. Є. Клейненбергом (Клейненберг, 1956) на 21 дорослій афаліні, були отримані схожі дані: розміри черепа знаходилися в діапазоні 440-501 мм з середнім показником 465,0 мм. Тварини, опрацьовані А. Г. Томіліним, мали дещо менші розміри: конділобазальна довжина черепа самців 360-500 мм (середня 447 мм), а самок – 378-485 мм (середня 445 мм).

Живлення чорноморських афалін. Дані з живлення афалін з чорноморського регіону відомі з початку XX століття (Зернов, 1913; Кравченко, 1932). Великий об'єм результатів був отриманий в процесі

досліджень вмісту шлунків афалін, отриманих до 1955 року під час промислу (Мальм, 1932; Цалкин, 1940; Клейненберг, 1956; Томилин, 1957). Найбільш численні дані були опубліковані Клейненбергом (Клейненберг, 1936, 1938, 1956): усього ідентифіковано 12 об'єктів живлення, велика частина яких – донні (один з них за усними повідомленнями рибалок). Томілін (Томилин, 1957) за типом живлення класифікував афалін як бентоїхтіофагів. Надалі список кормових об'єктів був доповнений чотирма видами, зареєстрованими в ході візуальних спостережень за живленням дельфінів (Белькович и др., 1978; Бушуев, Савусин, 2004; Кривохижин, Биркун, 2009).

У роботі Ю. О. Михальова, В. П. Савусіна і С. Г. Бушуєва (Михалев и др., 2004) вказується, що косяки дельфінів під час живлення здавна розглядалися рибалками як індикатори скупчення риб. Цими авторами проаналізований матеріал, узятий з карт обліку чорноморських дельфінів, що проводився Південрибпромрозвідкою (Керч) спільно з лабораторією морських ссавців Одеського відділення АзЧорНІРО в 1970-80-ті роки. На цих картах реєструвалися скупчення риб, птахів і дельфінів. Завжди поряд зі зграями птахів були відмічені дельфіни, що полюють на рибу. Відмічені численні випадки, що свідчать про асоційований зв'язок між скупченнями риб і афалінами.

Чисельність і динаміка чисельності чорноморських афалін.

Упродовж першої половини ХХ століття всі причорноморські країни вели інтенсивний промисел китоподібних, проте афаліна в усі роки була другорядним об'єктом промислу (Клейненберг, 1956). У 1966 році була введена заборона на промисел в СРСР. Відразу після цього промисел припинили Румунія і Болгарія. Туреччина заборонила промисел в 1983 році. Але незважаючи на значне зниження промислу дельфінів, швидкого росту їх чисельності не спостерігалось. Авіарозвідка і суднові спостереження в перші після заборони роки вказували на збільшення чисельності дельфінів, але потім почалося поступове зниження чисельності. Н. М. Морозова (Морозова, 1981) вважає, що причина цього в тому, що популяції чорноморських дельфінів

знаходяться у виняткових в порівнянні з океанічними видами умовах, оскільки вони трапляються в майже замкнутому басейні з відносно обмеженою акваторією.

За даними авіарозвідки (Данилевский и др., 1978), чисельність чорноморських дельфінів до 1971 року зроста (443 тисяч для усіх трьох чорноморських видів китоподібних). Ріст відбувався, головним чином, за рахунок звичайного дельфіна. Чисельність афаліни двічі різко падала – в 1970 і 1973 роках, причому в обох випадках більш ніж в три рази. На підставі даних авіаобліків 1976 - 1987 років С. Г. Бушуєв (Бушуев, 2002) відмічає, що найвищі значення індексу зустрічності дельфінів зареєстровані для північно-східної частини, а найнижчі – для північно-західної частини Чорного моря. У північно-західному районі зустрічність дельфінів на 25% нижча, ніж в середньому по морю, і на 45% нижча, ніж в північно-східному районі. Ці ж дані наводить Ю. О. Михальов (Михалев, 2005). У роботі С. Г. Бушуєва (Бушуев, 2002) вказується, що зустрічність дельфінів сильно коливалася рік від року, але певної тенденції, яка вказувала б на ріст або падіння чисельності дельфінів в Чорному морі в 1977-1986 роках, не виявлено. При цьому усереднена оцінка чисельності афаліни в Чорному морі склала 50 тис. особин з максимальним значенням оцінки в 1980 р. – 85 тис. особин.

Одним з головних чинників, який має сильний вплив на граничну для Чорного моря чисельність афалін, є стан кормової бази (Бушуев, 2000). С. Г. Бушуєв (Бушуев, 2000) вказує, що при сучасному рівні продуктивності екосистем Чорного моря і ступеню розвитку рибальства відновлення первинної чисельності дельфінів (1,5-2 млн. особин для усіх трьох видів) неможливе. За оцінкою С. Г. Бушуєва, на 2000 рік у басейні могло прогодуватися 200-300 тисяч тварин. В умовах виснаження кормових ресурсів основним конкурентом китоподібних був риболовецький промисел. Найгіршим стан кормової бази чорноморських дельфінів був в 1989-1991 рр. в період спалаху чисельності реброплава мнеміопсиса (Бушуев, 2000).

Підтвердження залежності чисельності дельфінів від стану кормової бази знаходить відображення і в роботі З. В. Селюніної і П. В. Ткаченка (Селюніна, Ткаченко, 2004). За результатами візуальних спостережень і опитувань найбільш ймовірною здобиччю китоподібних в районі Чорноморського біосферного заповідника є 6 видів риб. Це шпрот (*Sprattus sprattus*), хамса (*Engraulis encrasicolus*), сарган (*Belone belone*), кефалі – сингіль (*Liza aurata*) і піленгас (*Liza haematocheilus*), атерина піщана (*Atherina boyeri*). Ці риби утворюють скупчення в районах, які підходять для активного полювання дельфінів. У роки зниження чисельності цих видів риб зустрічальність дельфінів в цій акваторії різко падає.

О. О. Біркун і С. В. Кривохижин (Биркун, Кривохижин, 2000) вважають, що біля чорноморських берегів Криму в другій половині 1990-х рр. сталося радикальне збільшення чисельності афалін.

За оцінкою Біркуна та ін. (Birkun et al., 2014) чисельність афалін у північно-західному районі Чорного моря та прилеглих районах (води виключних економічних зон України, Румунії та Болгарії) в результаті авіа- та судових обліків в 2013 році склала близько 37 тис. особин.

Поведінка чорноморських афалін. Головним джерелом відомостей з поведінки чорноморських китоподібних в природі до цього дня лишаються праці В. М. Бельковича (Белькович, 1978, 1987), який проводив зі своїми колегами дослідження біля берегів західного Криму.

Цією командою вперше на чорноморському узбережжі була досліджена структура стада та особливості поведінки афалін з використанням методу фотоідентифікації особин за наявності природних міток, маркерів (особливостей форми, контуру спинного плавця, світлих плям на поверхні тіла). Ними було ідентифіковано та схематично замальовано щонайменш дев'ятнадцять особин (Затевахін, 1987а).

У структурі стада дельфінів В. М. Белькович виділяв окремі групи, відмічаючи, що тварини з однієї групи зазвичай трималися ближче один до одного, ніж особини з різних груп. У групах спостерігалася спільність

діяльності більшою мірою, ніж в стаді в цілому. Найчастіше В. М. Бельковичем і його колегами спостерігалися групи з двох, трьох, чотирьох і п'яти особин. У результаті вони виділили різні типи побудови стада: «ланцюжок», «фронт», «лінія», «пеленг», «подвійний фронт» і «подвійний пеленг».

Також В. М. Белькович виділяв два види просторового диференціювання стада афалін, пов'язаних з орієнтацією і навігацією. Це дельфіни-розвідники – група з двох-трьох тварин, що обстежують прибережну акваторію на різній відстані від стада, а також лідер стада – дельфін доміант. Окрім структури стада, В. М. Бельковичем та ін. (Белькович и др., 1978) була охарактеризована пошуково-кормова поведінка чорноморських афалін. Ними спостерігалася велика кількість ситуацій полювання, при цьому дельфіни виявляли складність і різноманітність кормової поведінки. У полюванні вони виділили основні три фази: 1) пошук, 2) виявлення, 3) піймання. Але останні дві фази зазвичай об'єднувалися в одну, в підсумку розглядалися дві великі фази полювання: пошук риби та піймання риби. Реєструвалися випадки пошуку риби стадом, коли все стадо діяло погоджено, – і груповий пошук, при цьому єдиним цілим виступала лише частина стада, а також пошук риби дельфінами-«розвідниками».

Лови риби афалінами також проходили різними способами. Найчастіше спостерігалися «горизонтальна карусель», коли дельфіни, плаваючи по колу, поступово звужували кільце, «вертикальна карусель», коли дельфіни один за одним пірнають в скупчення риби, або «котел», коли вони пірнають з різних сторін. Окрім оточення риби, афалінами використовувався прийом загання до берега, сітки, що стоїть у воді, або «стінки» з одного або декількох дельфінів. Такий тип полювання на рибу афалінами В. М. Белькович назвав «стінкою». Окрім цих видів ловлі, спостерігалася переслідування риби групою афалін, полювання поодиноких особин.

Характеризуючи кормову поведінку афалін, В. М. Белькович описує два типи стрибків при полюванні. Це були або невисокий горизонтальний стрибок,

коли дельфін вистрибував на 30-50 см і занурювався у воду без бризок, характерний в основному для швидкого пересування, або стрибок «колодою» – дельфін похило вилітав з води, потім падав у воду плиском. Ще один тип стрибка – «свічка» – вертикальні спливання з води головою вгору і відразу ж занурення, спостерігався після вдалого полювання.

Також В. М. Бельковичем описані різні типи ігрової поведінки дельфінів один з одним або з іншими об'єктами, такими як медузи, риба. Часто спостерігалася ігрова поведінка при супроводі дельфінами катерів.

Таким чином, незважаючи на широке поширення виду у водах Світового океану, на довгу історію вивчення різних аспектів життєдіяльності і біології афалін в різних ділянках ареалу, багато питань залишаються недостатньо дослідженими. Особливо це стосується чорноморського підвиду: не відомі особливості популяційної структури всередині чорноморського басейну, не досліджені індивідуальні взаємозв'язки афалін усередині локальних угруповань. Потрібні нові відомості про морфологію і живлення чорноморських афалін. Поведінка чорноморських афалін потребує вивчення з урахуванням особливостей прибережних вод різних районів Чорного моря. Необхідна нова оцінка чисельності афалін, зокрема, в певних чорноморських акваторіях. Це важливо для вжиття своєчасних заходів з охорони виду, оскільки чорноморська афаліна нині внесена в Червону книгу України (2009), а за класифікацією МСОП відноситься до тварин, які знаходяться у небезпечному стані (Endangered). Ці питання висвітлюються в ході цього дисертаційного дослідження.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ

Райони збору даних

Дослідження проводилися в прибережних водах північної частини Чорного моря біля берегів Кримського півострова і в Керченській протоці в 2006-2014 роках, в Джарилгацькій і Каркінітській затоках та придунайському районі в 2016-2017 роках (489 польових днів) (рис. 2.1).

Методи польових досліджень

Збір даних було проведено методами берегових спостережень (регулярних і багаторазових нерегулярних), суднових спостережень і пошуку загиблих тварин на узбережжі (рис. 2.6).

Регулярні цілорічні берегові спостереження проводились в районі Карадазького природного заповідника впродовж 2010 року (96 польових днів) (рис. 2.1).

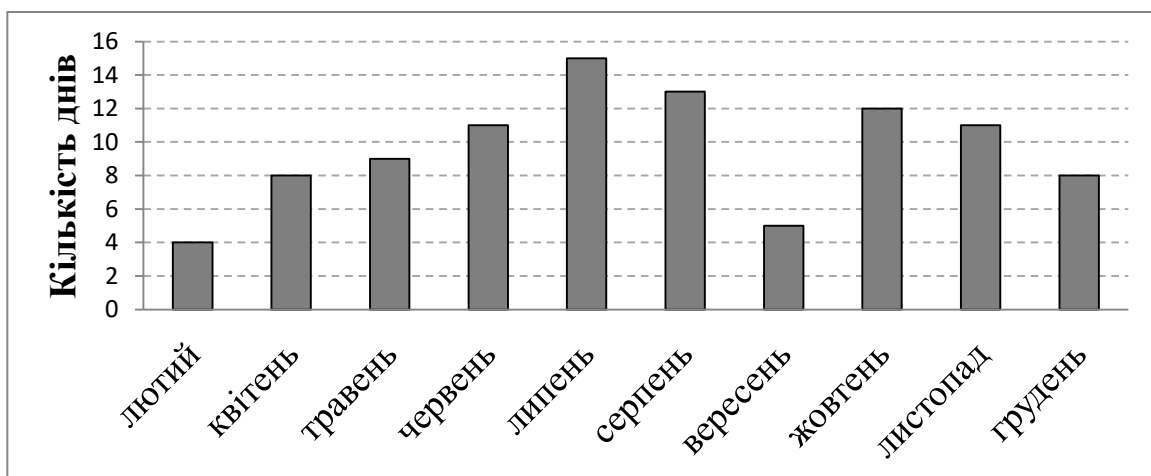


Рис. 2.1. Сезонна динаміка *регулярних цілорічних* берегових спостережень в районі Карадазького природного заповідника, 2010 рік.

Багаторазові нерегулярні берегові спостереження проводились на всьому узбережжі Кримського півострова в 2006-2013 роках (305 польових днів) (рис. 2.2)

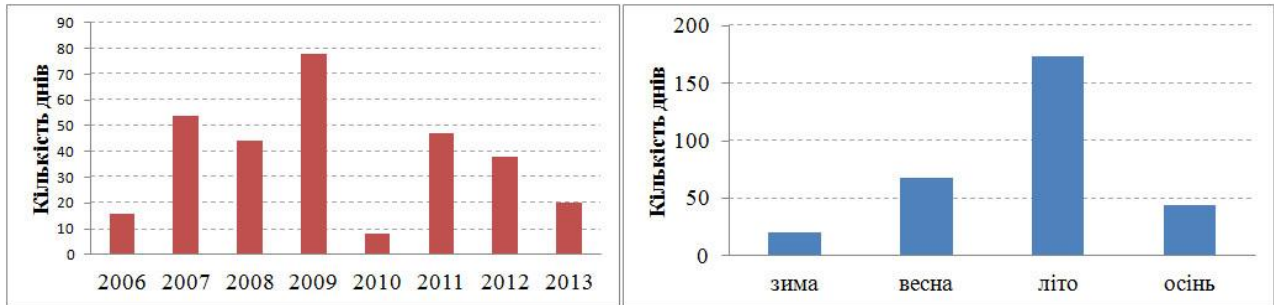


Рис. 2.2. Річна і сезонна динаміка багаторазових нерегулярних берегових спостережень по всіх районах дослідження.

1. Західна частина Криму (2006-2013 рр., 39 польових днів) (рис. 2.3):

- Тарханкутський півострів;
- пересип озера Донузлав;
- берег Каламітської затоки;
- узбережжя біля Балаклави.

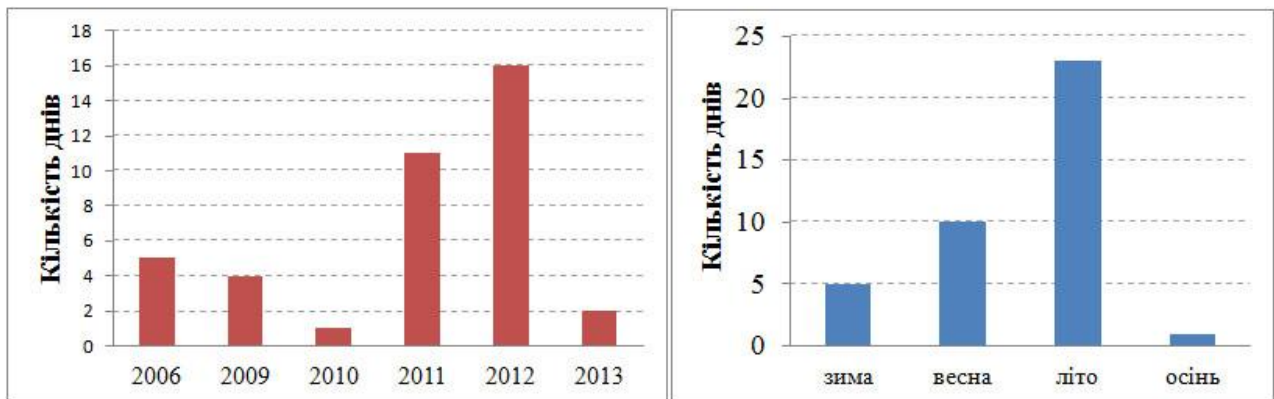


Рис. 2.3. Розподіл багаторазових нерегулярних берегових спостережень в західній частині Криму

2. Південно-східний Крим (2006-2013 рр., 202 польових дні) (рис. 2.4):

- Судацький район
- Карадазький природний заповідник (окрім 2010 р.);
- берег біля м. Кіік-Атлама;
- береги Феодосійської затоки.

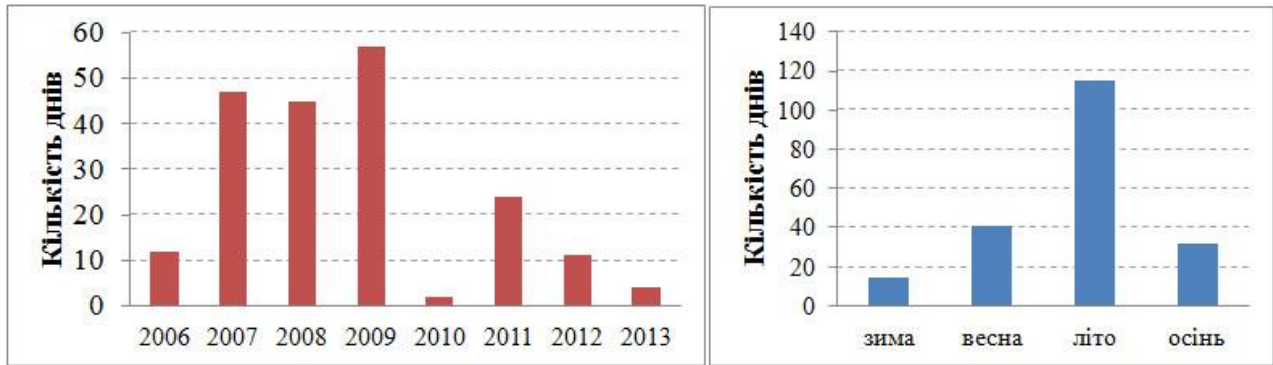


Рис. 2.4. Розподіл багаторазових нерегулярних берегових спостережень в південно-східній частині Криму.

3. Східний Крим (2007-2013 рр., 63 польових дні) (рис. 2.5):
- Опуцький природний заповідник;
 - берег Керченської протоки.

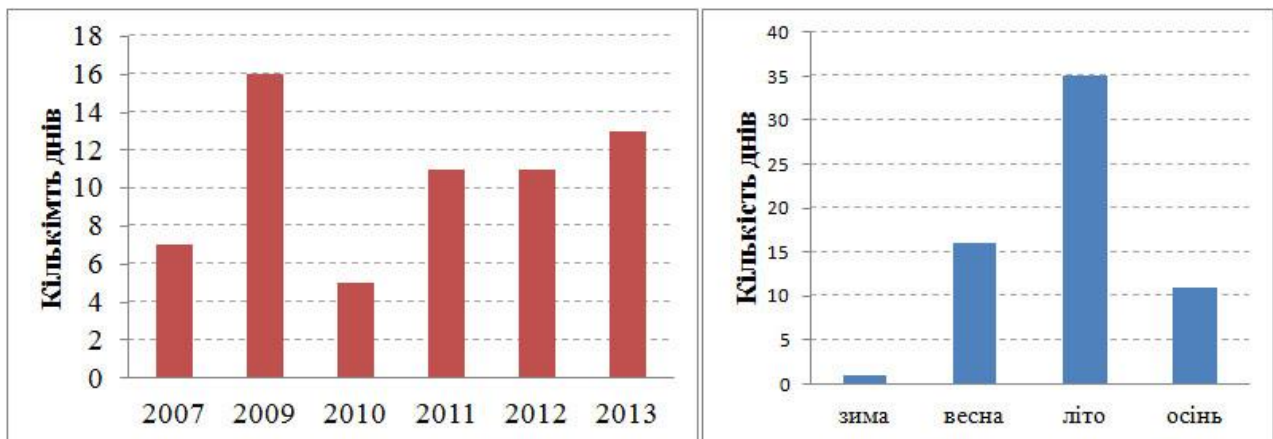


Рис. 2.5. Розподіл багаторазових нерегулярних берегових спостережень на узбережжі східного Криму.

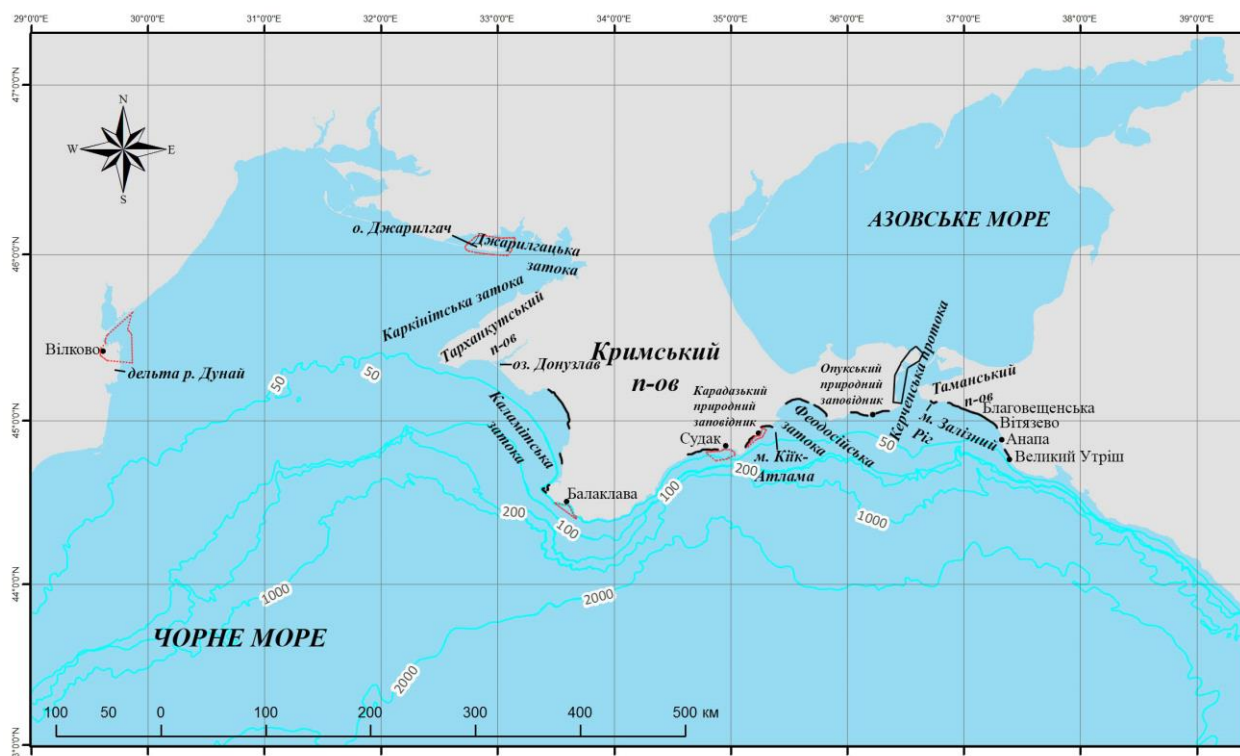


Рис. 2.6. Область досліджень чорноморських афалін з нанесеними точками берегових спостережень, районів суднових спостережень і районів обходу берега для огляду викинутих тварин.

4. Суднові спостереження були проведені в таких районах (67 польових днів):

- Балаклава (2011-2014 рр., 15 польових днів) (рис. 2.6, 2.7), води між мисом Фіолент і мисом Айя (між $44^{\circ}29'N$ $33^{\circ}29'E$ і $44^{\circ}25'N$ $33^{\circ}39'E$), максимальна відстань від берега 5 км, найбільша глибина 100 м – 19 виходів в море (записані треки від 13 виходів, 215 км);
- Судак (2011-2014 рр., 13 польових днів) (рис. 2.6, 2.8), води між мисом Чобан-Кулі і мисом Меганом (між $44^{\circ}48'N$ $34^{\circ}44'E$ і $44^{\circ}47'N$ $35^{\circ}02'E$), максимальна відстань від берега 5 км, найбільша глибина 100 м – 25 виходів в море (записані треки 15 виходів, 185 км);
- Карадаг (2010-2012 рр., 24 польові дні) (рис. 2.6, 2.9), води між с-щем Сонячна долина і с-щем Коктебель (між $44^{\circ}51'N$ $35^{\circ}08'E$ і $44^{\circ}57'N$ $35^{\circ}15'E$), максимальна відстань від берега 2 км, найбільша глибина 50 м – 41 вихід в море (записані треки 3 виходів, 31 км);

- 4-денний перехід на яхті «Наіс» від м. Севастополь до м. Ялта (між $44^{\circ}36'N$ $33^{\circ}31'E$ і $44^{\circ}49'N$ $34^{\circ}09'E$) і від смт. Новий Світ до м. Феодосія 27-30 червня 2013 року (рис. 2.10) (між $44^{\circ}49'N$ $34^{\circ}54'E$ і $45^{\circ}01'N$ $35^{\circ}23'E$), максимальна відстань від берега 10 км, максимальна глибина 100 м (загальна протяжність маршруту склала 197 км).

- Джарилгач (2016-2017, 15 польових днів) (рис. 2.6, 2.11), води Джарилгацької затоки і морської акваторії острова Джарилгач до смт Лазурного (між $46^{\circ}04'N$ $32^{\circ}31'E$ і $46^{\circ}00'N$ $33^{\circ}10'E$), максимальна відстань від берега 6 км, найбільша глибина 12 м - 16 виходів в море (записані треки 6 виходів, загальна протяжність маршрутів склала 623 км).

- Придунайський район (2017 рік, 4 польові дні) (рис. 2.6, 2.12), між водами південніше гирла Швидкого та початком лиману Шагани (між $45^{\circ}18'N$ $29^{\circ}46'E$ і $45^{\circ}39'N$ $29^{\circ}52'E$), максимальна відстань від берега 8 км, найбільша глибина 20 м - 4 виходів в море (загальна протяжність маршрутів склала 495 км).

Крім того, в роботі були використані дані суднових спостережень Ю. М. Ляшенка в 2012-2013 рр.

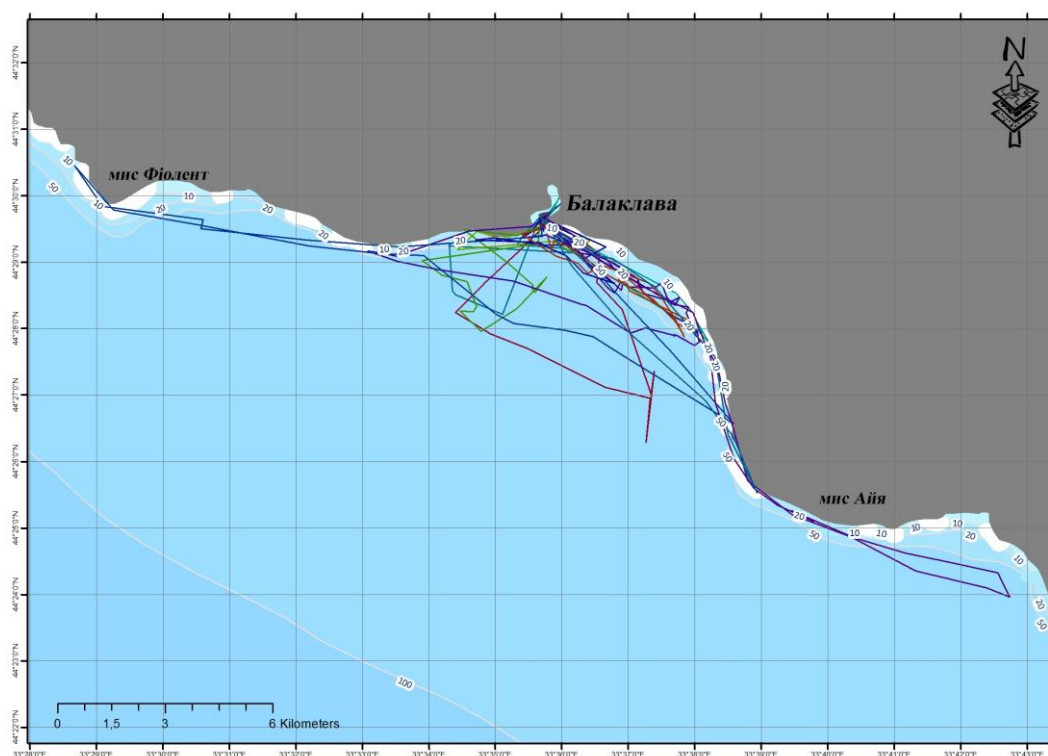


Рис. 2.7. Траєкторії суднових спостережень в районі Балаклави

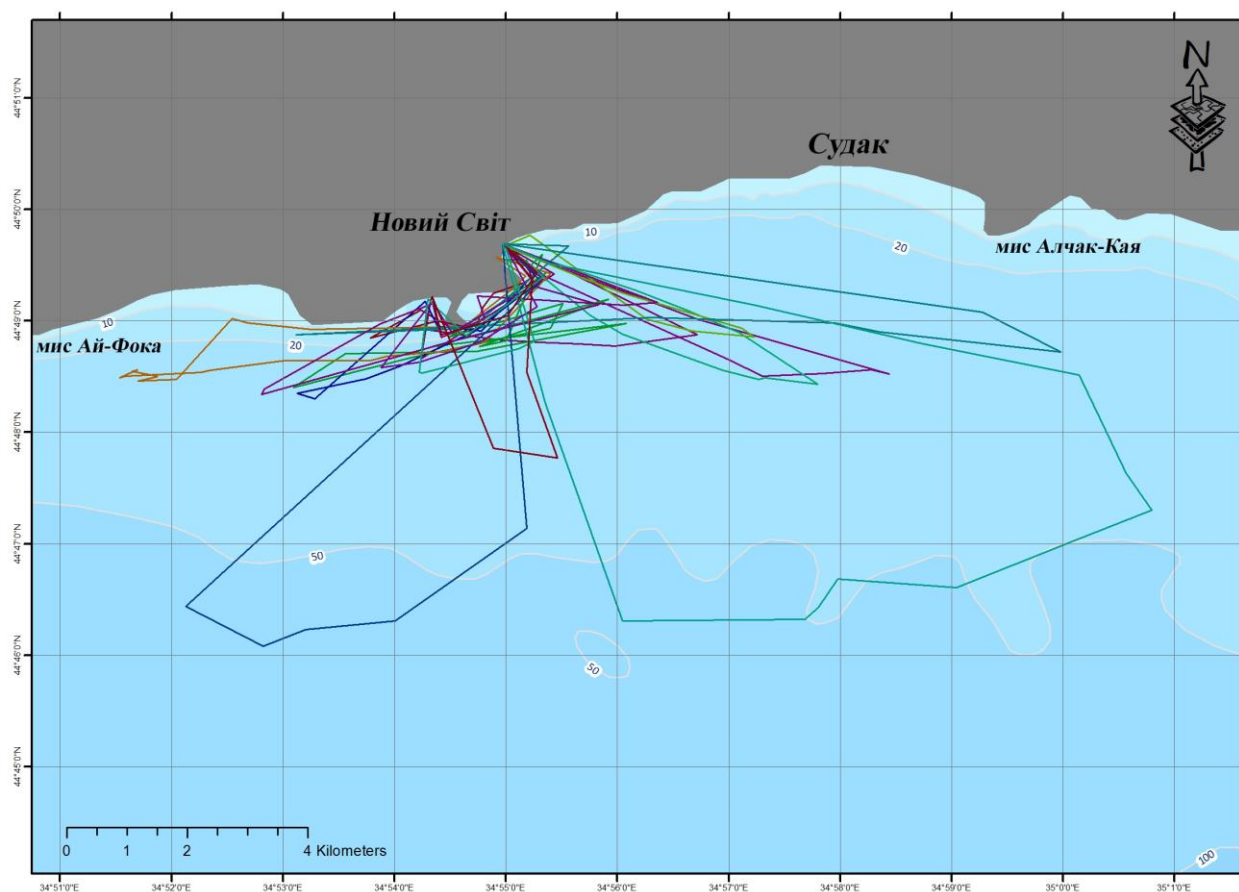


Рис. 2.8. Траєкторії суднових спостережень в районі Судака

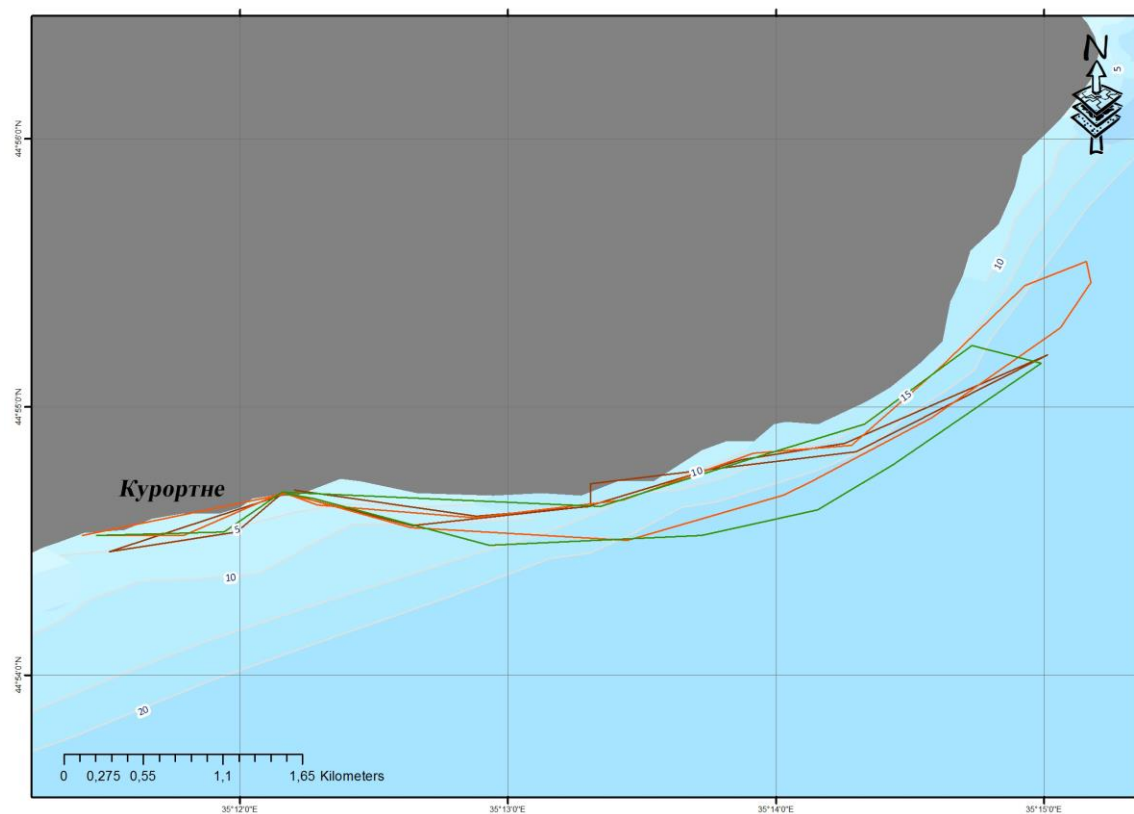
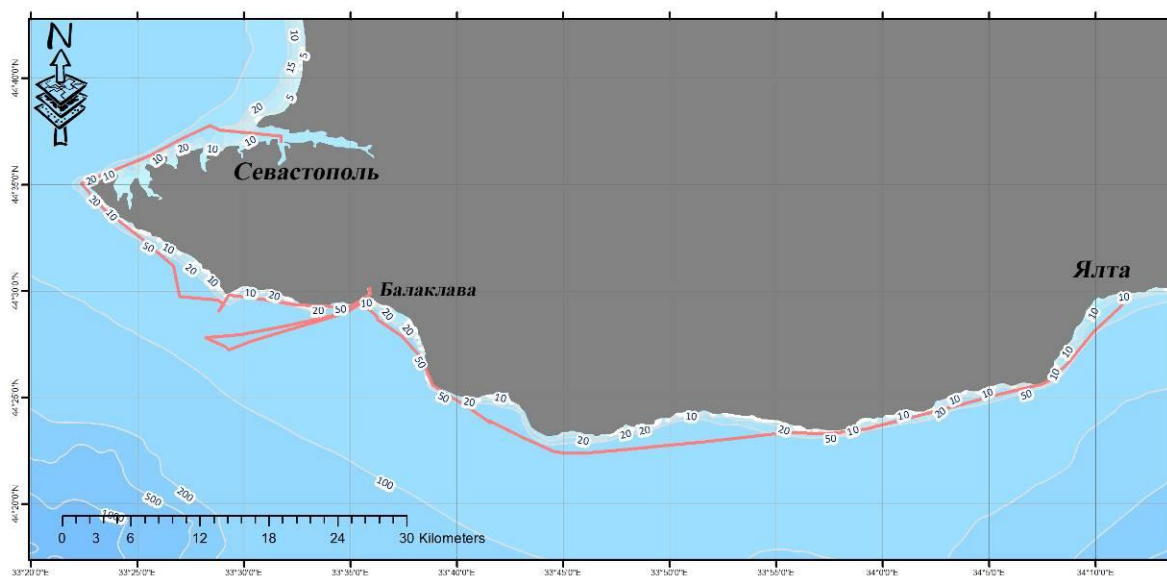
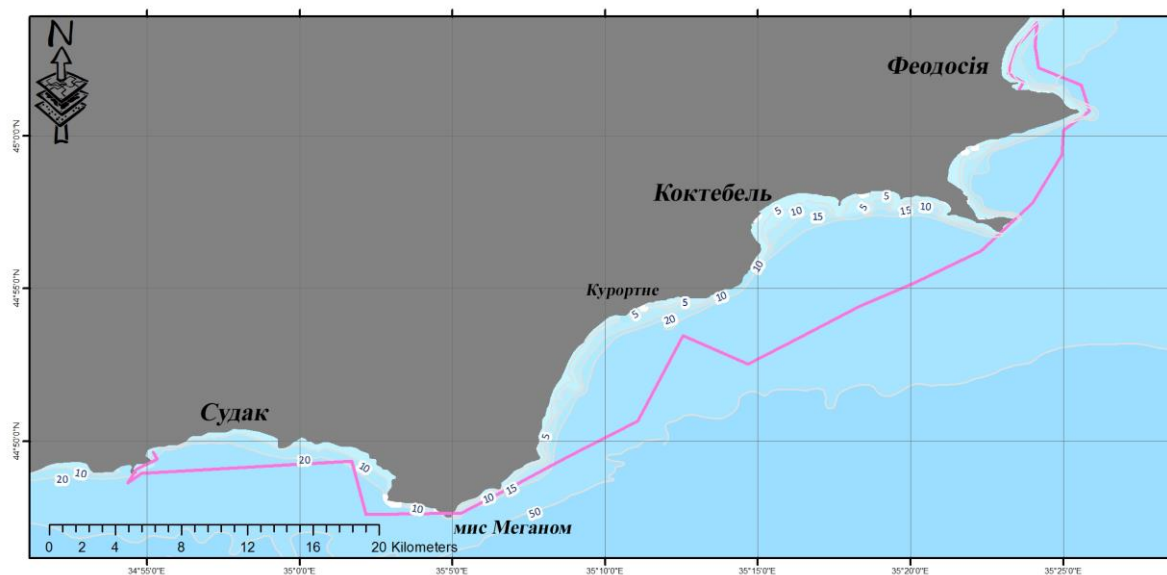


Рис. 2.9. Траєкторії суднових спостережень в районі Карадагу



А)



Б)

Рис. 2.10. Траєкторії суднового спостереження з яхти «Наіс»: А) ділянка Севастополь – Ялта, Б) ділянка Новий Світ – Феодосія.

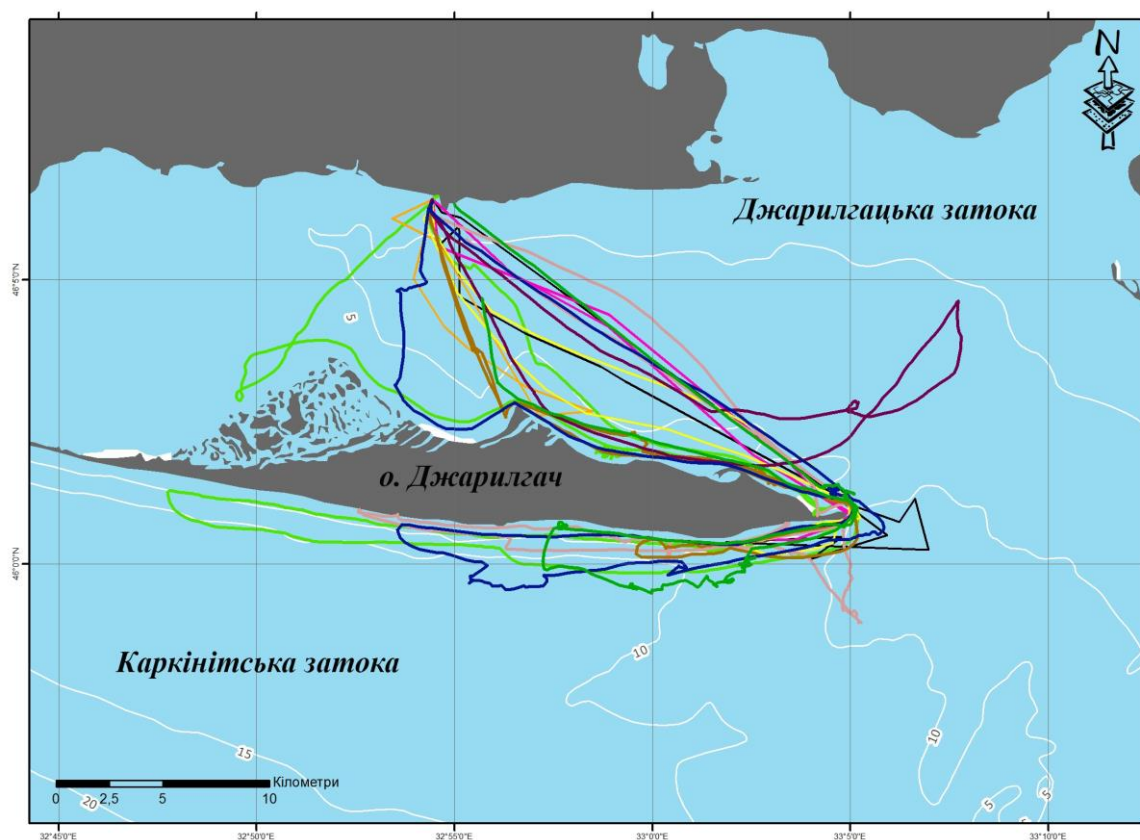


Рис. 2.11. Траєкторії суднових спостережень в районі острова Джарилгач

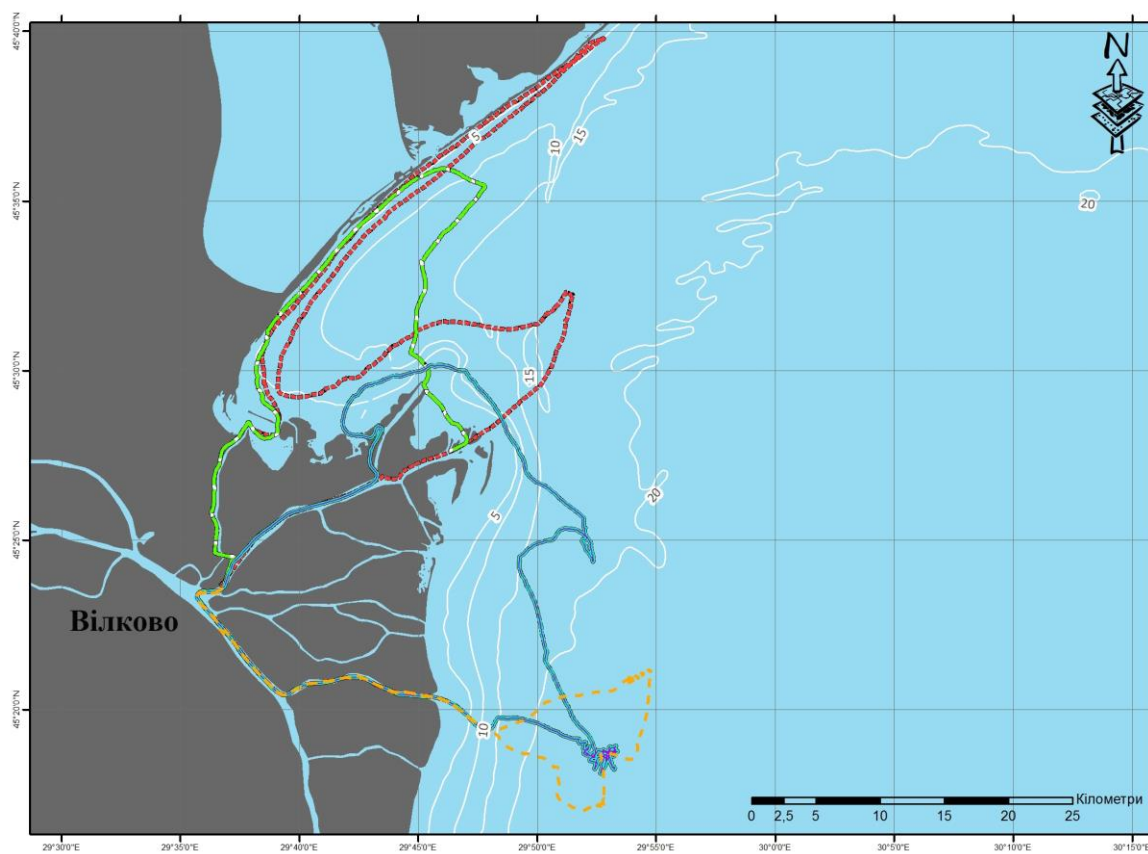


Рис. 2.12. Траєкторії суднових спостережень в приднаїнському районі

5. Окремі обходи берега для огляду викинутих хвилями мертвих тварин (2006-2013 рр., 50 польових днів):

- берег Каламітської затоки між м. Саки та гирлом р. Качі;
- район м. Севастополя;
- берег між урочищем Канака та м. Судак;
- бере між смт Коктебель та смт Орджонікідзе;
- берег бухти Чалка;
- берег Феодосійської затоки між с-щем Берегове та мисом Чауда;
- берег Керченської протоки;
- південне узбережжя Керченського півостріву між мисами Карангат і Киз-Аул;
- чорноморське узбережжя Таманського півострова і прилеглий район між м. Залізний Ріг і мисом Великий Утріш.

Устаткування і методи дослідження під час берегових і суднових спостережень. Під час всіх обліків були використані біноклі з 7-10-кратним наближенням, велися протоколи, в яких фіксувалися погодні умови, відомості про маршрут (під час суднових спостережень) і дані про дельфінів (вид; якщо було можливо, стать і вікова категорія; число особин в групі; особливості поведінки), проводилися фото- і відеозйомка. Всі спостереження відбувалися впродовж світлового дня і припинялися в разі погіршення видимості до <1 км, хвилюванні моря 4 бали і вище (за Бофортом) або сильних опадів. При розрахунках добу ділили таким чином: ранок – з 5:00 до 9:59, день – з 10:00 до 15:59, вечір – з 16:00 до 4:59. Суднові спостереження здійснювалися з малих моторних суден завдовжки до 10 м. Фото- і відеозйомка велася цифровими фотоапаратами Canon Power Shot S2 IS і Kodak Z812 IS Zoom Digital Camera (до 2013 року) і цифровою дзеркальною камерою Canon EOS 7D з використанням об'єктиву Canon EF 70-300mm f/4-5.6 IS USM. Під час суднових виходів робилося фотографування тварин в профіль з

перпендикулярного ракурсу. Дельфінів відносили до однієї групи, якщо відстань між ними була не більше 100 метрів, і тварини мали схожу поведінку (Wells, Scott and Irvine, 1987; Shane, 1990). У табл. 2.1 представлені основні поведінкові акти, які було виділено під час спостережень (перероблено на основі Белькович та ін. (1978), Shane (1990), Bearzi et al. (1999)).

Таблиця 2.1.

Класифікація поведінкових актів чорноморських афалін

Вид поведінки	Опис
<i>Пересування (переміщення)</i>	Розмірений рух в одному напрямі, з короткочасними зануреннями під воду (≤ 30 сек.). Швидкість пересування може бути різною (від повільної до швидкої).
<i>Живлення</i>	Характеризується хаотичним напрямом руху, непостійними інтервалами занурення, наявністю стрибків з великою кількістю бризок. Швидкість залежить від етапу полювання (пошук – середня, піймання здобичи – швидка). Також можлива присутність скупчення птахів або риби, що вистрибує.
<i>Відпочинок</i>	Дуже повільний рух без різких змін напрямку, зазвичай близько до поверхні.
<i>Соціальна поведінка</i>	Деякі або всі члени групи знаходяться в близькому контакті один з одним, торкання поверхні тіла, рух один до одного. Показники швидкості, напрями хаотичні, інтервали знаходження під водою короткі (≤ 30 секунд). До цього виду поведінки, зокрема, належить гра та статеві поведінки.
<i>Змішане</i>	Випадки, коли не було можливості зарахувати активність дельфінів до одного з наведених вище пунктів.

Під час спостережень по можливості визначали вікову категорію тварин в групах. Вікові категорії дитинчат визначали таким чином:

- новонароджений – близько $1/3$ від довжини тіла дорослої особини з вертикальними фетальними (плодовими) смугами, новонароджені зазвичай помітно темніші за самку, рухаються поруч з самкою синхронно;
- цьоголітка – близько $1/2$ від довжини тіла дорослої особини, на тілі ще зберігаються фетальні смуги, але вони помітно світліші за забарвлення основної поверхні спини; рух значно пов'язаний з рухом самки;
- молода тварина – $2/3$ від тіла дорослої особини, велику частину часу тримається недалеко від самки, але може віддалятися на відносно великі відстані для гри або самотійного полювання.

Плодові смуги на тулубі дитинчат можуть зберігатися від 6 тижнів до 2 місяців від народження (Caldwell and Caldwell, 1972; Cockcroft and Ross, 1990). Ймовірно, частина молодих тварин не була виявлена у випадках, коли їх було важко відрізнити від дорослих.

Оскільки статевий диморфізм у афалін виражений слабо, приналежність особини до конкретної статі вдавалося визначити тільки для самок, поряд з якими більше двох разів було помічене у близькому контакті дитинча (Rogers et al., 2004).

У разі знаходження викинутого дельфіна на березі проводився зовнішній огляд тварини для виявлення слідів причини загибелі, визначення статі, за протоколом робилося зняття морфометричних показників, в деяких випадках – розтин з відбором проби живлення (вміст шлунку), зубів (3-4 зуби із середини нижньої щелепи). Відбір проб проводився під керівництвом і за участю К. О. Вишнякової.

Аналіз даних робився такими методами:

1. Визначення віку за ростовими шарами на зрізах зубів. Побудова кривих індивідуального росту. Оцінка тривалості покоління;
2. Краніометрія;

3. Аналіз живлення;
4. Фотоідентифікація особин;
5. Метод мічення і повторних виловів (за даними фотоідентифікації, на основі природних міток);
6. Лінійно-трансектний облік чисельності;
7. Побудова мережі індивідуальних зв'язків (за фотоідентифікацією);
8. Аналіз добової і сезонної динаміки поведінки і особливостей кормової поведінки в прибережних водах.

Визначення віку за ростовими шарами на зрізах зубів. Аналіз росту, стану статевої зрілості. Проаналізований матеріал від 80 тварин, викинутих на узбережжя Чорного і Азовського морів в 1997-2014 роках, зокрема і матеріали, надані К. О. Вишняковою, П. Є. Гольдіним, Є. Б. Гольдіним. Довжина тіла виміряна у 64 особин, вік визначений у 63 особин, дані про вік, стать і довжину тіла в одночасному поєднанні отримані для 43 особин.

Виміри викинутих тварин були зроблені за схемою К. Норріса (Norris, 1961). Мінливість довжини тіла і черепа афалін охарактеризовано з використанням статистичних оцінок: дисперсії, стандартного відхилення, коефіцієнта варіації. Визначення віку афалін робилося шляхом підрахунку комплексів ростових шарів на подовжніх зрізах зубів з середньої частини нижньої щелепи. Зуб декальцинували в 100-300 мл 5% азотної кислоти впродовж 1-4 діб, потім на санному мікротомі МС-2 зі столиком водного охолодження «Техном» робили подовжні, що проходять крізь порожнину пульпи, зрізи зуба, замороженого до температури від - 2 до - 6° С, завтовшки 30 – 35 мкм. Зрізи промивали у водопровідній воді, забарвлювали гематоксиліном Ерліха і фіксували в гліцерині за методикою Г. О. Клевезаль (Клевезаль, 1988) (рис. 2.13). Препарати проглядали під мікроскопом при збільшеннях об'єктиву $\times 3,5$ і $\times 5$. Окрім цього, для різних задач проводили розділення за віковими категоріями: тварина визначалася як:

- новонароджена (вік = 0) – в зубі відсутня неонатальна лінія,
- цьоголітка – 0,1–1 рік,

- молода – 1–3 роки,
- доросла – 10 років і старша, або якщо в скелетних структурах досягнутий стан фізичної зрілості (повністю зрощені епіфізи тіл хребців, повністю зарослі черепні шви).

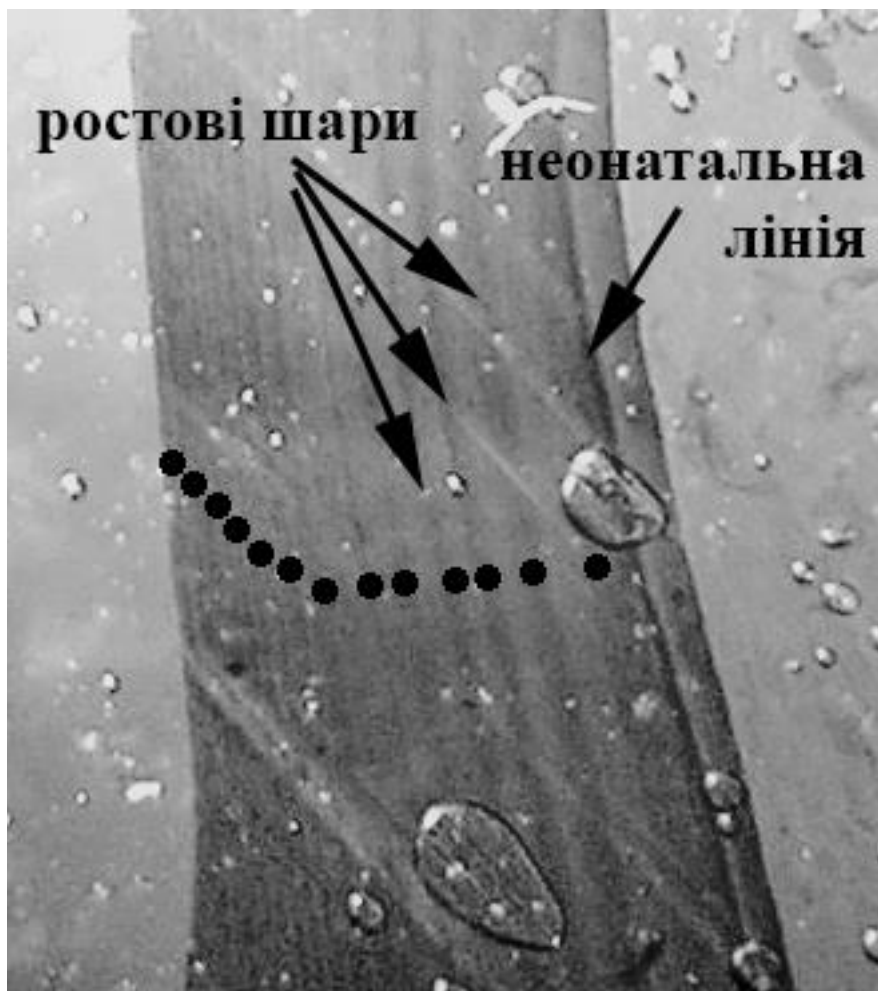


Рис. 2.13. Зріз зуба афаліни (чорні точки – ростові шари).

Середня тривалість покоління. Тривалість покоління T – це середній інтервал часу, що розділяє покоління батьків і їх потомства (Колі, 1979). У нашій роботі під тривалістю покоління мається на увазі середній вік самки, в якому відбувається медіанний акт народження потомства, він розрахований за методикою Б. Чарлезворза (Charlesworth, 1994), де демографічні параметри отримані з матриці Леслі, початковими даними для якої є вікова структура всієї вибірки

$$T = \frac{\sum x \cdot l_x \cdot m_x}{\sum l_x \cdot m_x}, \quad (1)$$

де x – вік, l_x – виживаність у віці x , m_x – плодючість у віці x .

Сезонність розмноження оцінена за реєстраціями викинутих новонароджених і цьоголіток, самок з ембріоном, а також за реєстраціями новонароджених і цьоголіток в морі під час берегових і суднових спостережень.

Крива росту побудована із застосуванням моделі Гомпертца за формулою:

$$L_t = L_{\infty} \cdot e^{-be^{-kt}}, \quad (2)$$

де L_t = довжина тіла в момент t , L_{∞} = асимптотична довжина, b = стала інтегрування, k ($=g$) = стала росту (швидкість уповільнення росту), і t = час (вік в роках, з народженням в момент 0).

Множинність кривих нормального розподілу в історичній вибірці за даними І. І. Барабаш-Никифорова (Барабаш-Никифоров, 1940) оцінювали за критерієм Акаїке з використанням програми PAST 3.02 (Hammer et al., 2001).

Краніометрія. Для порівняльного аналізу були використані краніометричні дані тільки від дорослих особин (тобто тварин із зарослими швами кісток дистальної частини рострума): 15 з колекції Таврійського національного університету (м. Сімферополь), а також 25 черепів з Середземного моря (колекції університету Хайфи та Зоологічного музею Тель-Авівського університету) і 16 особин з Біскайської затоки (колекція Університету Ла-Рошелі), надані П. Є. Гольдіним; і літературні дані про збори з Чорного моря – проміри 50 особин (Клейненберг, 1956), ідентичність з нашою методикою вимірювань була піддана вибірковій перевірці і підтверджена.

Були взяті такі проміри (за С. Є. Клейненбергом (Клейненберг, 1956)) (рис. 2.14):

1. Кондилобазальна довжина (від заднього краю потиличних виростків до кінця рострума;

2. Довжина рострума від основи (по правій стороні);
3. Ширина рострума біля основи;
4. Ширина рострума на середині (по лінії, що ділить навпіл довжину рострума);
5. Преорбітальна ширина (між вершинами передорбітальних відростків);
6. Вилична ширина;
7. Тім'яна ширина;
8. Довжина від кінця рострума до ніздрі (згори) (довжина лицьового відділу);
9. Кондилярна ширина;
10. Кондилярна висота;
11. Ширина дихала;
12. Довжина верхнього зубного ряду.

Проаналізована фізична зрілість черепа за зрощенням швів:

- у 17 особин з колекції Таврійського національного університету,
- у 40 особини з колекції Зоологічного музею Московського державного університету (збори С. Є. Клейненберга).

Фізична зрілість черепа оцінювалася за швами між такими кістками:

- луската – тім'яна squamosal - parietale;
- тім'яна – лобна parietale - frontale;
- тім'яна – верхньопотилична parietale - supraoccipitale;
- тім'яна – бокова потилична parietale - exoccipitale;
- лобова – очноямковий відросток лобової кістки frontale - orbitosphenoid;
- міжщелепна – верхньощелепна premaxilla-maxilla.

Ступінь зрілості оцінювалася за такими критеріями (Galatius and Gol'din, 2011):

I стадія – шов не зрощений, з гладкими поверхнями кісток;

II стадія – шов, що зростається, краї кістки з численними виростами;

III стадія – зрощений шов, лінію шва видно;

IV стадія – шов повністю зарослий, лінію шва не видно.

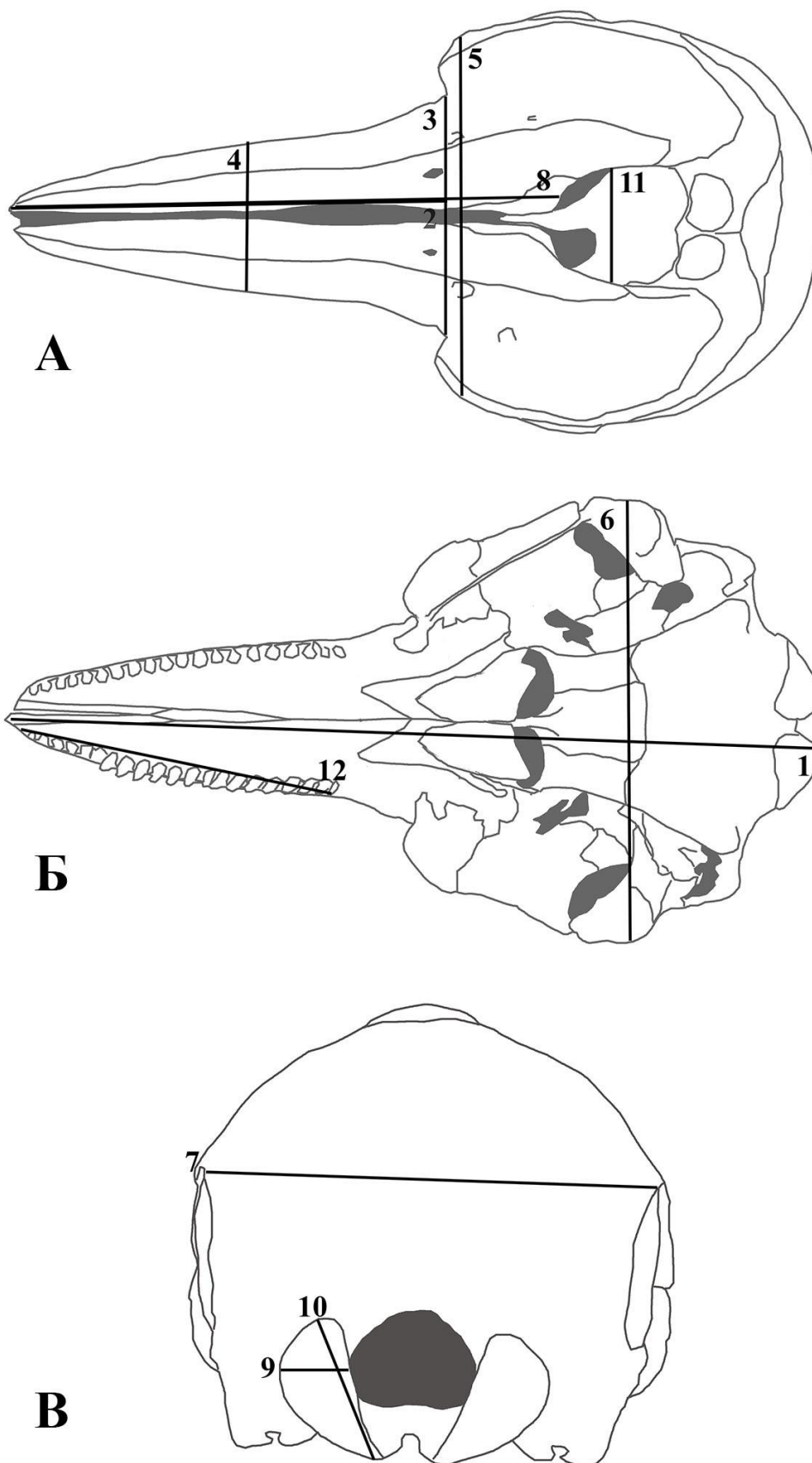


Рис. 2.14. Схеми черепа чорноморської афаліни (А – вигляд зверху, Б – вигляд збоку, В – вигляд ззаду).

Неоднорідність вибірок оцінена за допомогою аналізу суміші розподілів з використанням критерію Акаїке. Відмінності між вибірками за сукупністю промірів черепа оцінена за допомогою багатовимірної дисперсійної аналізу (MANOVA); також було зроблено аналіз головних компонент (PCA) для сукупності промірів особин.

Аналіз живлення (ідентифікація об'єктів живлення з вмісту шлунку). Проаналізований вміст шлунків 11 афалін, знайдених загиблими на узбережжі Кримського півострова в 2013 році. 9 дельфінів було знайдено на узбережжі Каламітської затоки і прилеглому районі; 1 – на узбережжі Феодосійської затоки; 1 – на березі Керченської протоки, на північний захід від мису Фонар.

Вміст промивали водою, тверді елементи, що залишилися (отоліти, кістки, раковини молюсків, сторонні об'єкти), були висушені і описані. Визначення об'єктів живлення проводилося за еталонною колекцією отолітів і скелетів, яка містить 33 види.

Всі отоліти з кожної проби були підраховані; мінімальна кількість особин оцінена як 50% від кількості отолітів. Додатково кількість спійманої дельфіном риби було оцінено за кількістю однойменних елементів скелету або в разі сильно відмінних розмірних категорій риб одного виду. Підраховано відсоткове співвідношення кожного виду об'єкту живлення з кожної проби.

Різноманітність кормових об'єктів розрахована за індексом Шеннона (Shannon, Weaver, 1964):

$$H = - \sum_{i=1}^k P_i \cdot \log_2 P_i, \quad (3)$$

де P_i – частка особин i -го виду.

Методи із застосуванням фотографування. Оброблені 7600 фотографій, у тому числі, 7050 власних фотографій, 215 фотографій з акваторії Судака і 325 з акваторії Опука за 2009 рік, надані В. В. Сербіним, 30 фотографій з району м. Опук за 2009-2012 рр., надані Я. Кузнєцовим і Л. Сочковою з реєстраціями виходу афалін в смугу прибою. Крім того, для порівняльного аналізу переміщень особин між акваторіями інших регіонів

були використані каталоги плавців (4500 фотографій), надані О. В. Шпак і Г. А. Крюковою за період роботи в 2004-2005 роках в Таманській затоці, біля берегів Геленджика і в районі Сочі. Був проведений порівняльний аналіз наявних каталогів плавців з каталогами, що знаходяться у відкритому доступі: з прибережних акваторій протоки Босфор (Akkaşa Vaş, 2017), Болгарії (Pörö, 2013) і Румунії (Paicu, 2013).

Просторовий розподіл, взаємодія особин між собою, пошкодження поверхні тіла афалін аналізувалися із застосуванням методу фотоідентифікації за природними мітками: на підставі цих же даних проведена оцінка чисельності за методом мічення і повторних виловів, де аналогом мічення слугує фотоідентифікація тварини з природною міткою (Würsig & Würsig, 1977; Würsig and Jefferson, 1990).

Фотоідентифікація. Блоки фотографій, отриманих під час суднових або берегових спостережень, в камеральних умовах сортували за якістю знімка і наявності дельфінів в кадрі: видалялися знімки поганої якості та з тваринами не в фокусі.

Решту фотографій – фотографії середньої (фотографія у фокусі, добре помітні видові і найяскравіші індивідуальні ознаки, 3 бали), хорошої (фотографія у фокусі, з добрим світовим режимом, великий план, помітні чисельні індивідуальні ознаки, 4 бали) і відмінної якості (на фотографії можна розглянути навіть дрібні індивідуальні особливості, 5 балів) –розподіляли відповідно до номера реєстрації. Для кожної реєстрації здійснювалася ідентифікація особин, сфотографованих під час реєстрації, та їх порівняння зі вже ідентифікованими дельфінами з каталогу.

В основі каталогу лежить принцип ідентифікації особин за природними мітками на поверхні тіла і на спинному плавці зокрема (Würsig and Jefferson, 1990; Wilson et al., 1999; Urian et al., 2015). У нас він складається з двох головних блоків (рис. 2.15):



114-13W Добре маркований: Ліва + Права
З постійними мітками



068-12W Добре маркований
З постійними мітками

078-12S Середньо маркований
З постійними мітками



035-13L Слабо маркований
З тимчасовими мітками

036-14R Слабо маркований
З тимчасовими мітками

Рис. 2.15. Приклади профілів афалін для каталогу

1. Особини з добре помітними постійними мітками (ушкодження контуру спинного плавця, глибокі рубці на тілі, наявність депігментованих ділянок шкіри), «марковані» (Marked);

2. Особини із слабо помітними постійними і тимчасовими мітками, які можуть зникнути за декілька років (контур спинного плавця не пошкоджений, але є неглибокі рубці, сліди від зубів інших афалін) (Unmarked). В цьому випадку окремо створювалися підрозділи каталогу для Правого (Right) і Лівого (Left) ракурсів.

Кожній ідентифікованій особині привласнювався унікальний ідентифікаційний номер (ID). Усі ідентифіковані особини заносилися в базу даних, де для кожної особини вказувалися координати реєстрації і поведінкова активність. Каталог перевірявся двома незалежними експертами на відповідність сфотографованих афалін наданим ідентифікаційним номерам.

Метод мічення і повторних виловів. Для оцінки абсолютної чисельності «маркованих» тварин для кожного регіону використовувалися реєстрації тварин тільки з категорії Marked. Вибиралися два послідовні роки для кожного регіону:

- Судак – 2011-2012;
- Балаклава – 2013-2014;
- Джарилгач – 2016-2017.

Для порівняльних цілей також приведені розрахунки чисельності для груп афалін з кавказьких вод за даними фотоідентифікації, що були отримані О. В. Шпак і Г. А. Крюковою (Шпак та ін., 2006; Gladilina et al., 2018):

- Таманська затока – 2004-2005;
- Сочі – 2004-2005.

Такий вибір двох послідовних років ґрунтується на мінімізації впливу народжуваності і смертності всередині субпопуляцій. Локальні угруповання розглядалися як закриті на підставі наявності частих повторних реєстрацій деяких особин усередині районів і дуже малого числа повторних реєстрацій між районами (Шпак та ін., 2006). Чисельність ($\hat{N}$) розрахована за моделлю Чепмена (Chapman, 1951; Caughley, 1977; Wilson et al., 1999; Hammond, 2010) :

$$\hat{N} = \frac{(n_1+1) \cdot (n_2+1)}{m_2+1} - 1, \quad (4)$$

де n_1 = кількість «маркованих» особин, які були ідентифіковані при першій зйомці; n_2 = кількість «маркованих» особин, які були ідентифіковані при другій зйомці; m_2 = кількість особин з першого періоду, які були повторно зареєстровані при другій зйомці.

Для акваторій Судака і Балаклави для кожного дня спостережень був розрахований відсоток «маркованих» тварин. Середнє число таких особин було розраховане як середньозважене значення для всіх днів спостережень таким чином:

$$\bar{m} = \frac{\sum m_i}{\sum n_i}, \quad (5)$$

де m_i = ця кількість маркованих особин з кожної реєстрації i , а n_i = кількість тварин, відмічених в кожній реєстрації i .

Потім для цих двох акваторій була підрахована абсолютна чисельність шляхом множення чисельності «маркованих» особин ($\hat{N}$) на значення середньої частки таких тварин в групі за 2013-2014 роки для Балаклави і за 2011-2012 роки для Судака.

Облік чисельності. Проектування маршруту лінійно-трансектного обліку (ЛТО) китоподібних проводилось за стандартною методикою (Buckland 2004; Buckland et al., 2001). ЛТО були проведені: 1) в акваторії Судака між мисом Чобан-Куле і мисом Алчак (між 44°48'N 34°44'E і 44°47'N 35°02'E) 4 серпня 2012 року; 2) в північно-західній частині Чорного моря в акваторії острова Джарилгач, а само, в Джарилгацькій затоці та в північній частині Каркінітської затоки, 26-28 червня 2017 року. В акваторії Судака площа обстеженої акваторії склала 140 км². Облік проводився на малому моторному судні завдовжки 4,5 м, рівень очей спостерігачів знаходився на висоті 2 м над рівнем моря. Всього зроблені 6 трансект завдовжки від 7,4 до 10,3 км, загалом 53,6 км. Швидкість судна була між 15 і 17 км/год (в середньому 15,9 км/год). В акваторії острова Джарилгач в Каркінітській затоці було зроблено 7 трансект завдовжки від 4,5 км до 8,6 км, загалом 49,4 км, площа обстеженої акваторії склала 143 км²; в Джарилгацькій затоці всього зроблені 7 трансект завдовжки

від 4,3 км до 7,5 км, загалом 43,9 км, площа обстеженої акваторії склала 116 км². Облік проводився з борту яхти завдовжки 8,8 м, рівень очей знаходився на висоті 2,5 м над рівнем моря. Швидкість судна була не перевищувала 11 км/год (в середньому 9,5 км/год). В обох ЛТО на борту знаходилися дві пари спостерігачів, які змінювали одна одну кожні 30 хвилин; один реєстрував усіх китоподібних зліва від носу судна ($-90^{\circ} - 0^{\circ}$), інший праворуч від носу судна ($0^{\circ} - 90^{\circ}$). Спостереження проводились візуально з періодичним використанням біноклів з 10х40 та 10х50 наближенням. Додатково два учасники позмінно вели протокол виходу і реєстрацій. ЛТО проходив при хвилюванні моря 1-2 бали за шкалою Бофорта, видимості 6-10 км, з відсутністю опадів. В акваторії острова Джарилгач трек маршруту записувався з використанням GPS Garmin eTrex 30.

При виявленні китоподібних реєструвались вид, кількість тварин в групі, відстань до судна та вугол, на якому знаходились тварини відносно руху судна. Додатково фіксувався тип поведінки китоподібних під час реєстрації (швидке переміщення, нормальне переміщення, живлення та ін.) та реакція відносно до судна (антагонізм, наближення, нейтральна реакція).

Оцінка чисельності, щільність розподілу тварин і груп у акваторії дослідження проводились спеціалізованими методами аналізу ЛТО, ґрунтованих на функціях ймовірності виявлення об'єктів (Buckland et al., 2001) з використанням комп'ютерної програми Distance 7.0 (Thomas et al., 2010). Зустрічальність виявлена як число реєстрацій груп чи одиночних особин на кілометр маршрута. Щільність розподілу показана як число особин на квадратний кілометр і число груп на квадратний кілометр. Тип просторового розподілу (випадковий, рівномірний чи агрегований) оцінювався за значенням коефіцієнта варіації щільності груп (Caughley, 1977).

Побудова мережі індивідуальних зв'язків. Для аналізу були використані результати фотоідентифікації з районів Балаклави, Судака і Джарилгача під час зустрічальності, пов'язаної з кормовою поведінкою.

Для оцінки частки частково білих тварин, аналізу міри пошкодження тіла афалін і аналізу структури мережі індивідуальних зв'язків нами використовувалися фотографії тільки хорошої і відмінної якості, на яких помітні індивідуальні мітки тварин (Wilson et al., 1999; Urian et al., 2015). Під пошкодженням тіла мається на увазі наявність або відсутність на поверхні тіла афалін слідів від зубів інших дельфінів.

Міру пошкодження тіла іншими афалінами оцінювали з використанням фотографій ідентифікованих афалін, на яких були зафіксовані особливості поверхні різних ділянок тіла або весь дельфін цілком. Було застосовано таку градацію: unknown (невідомо) – за фотографіями немає можливості оцінити міру покриття тіла рубцями, 1 – рубців на тілі мало, одиничні, 2 – помірне пошкодження (2-5 смуг від зубного ряду), 3 – сильне пошкодження (більше 5 смуг від зубного ряду).

Загальні статистичні розрахунки проводили із застосуванням програми Past3 (Hammer et al., 2001). Оцінку вірогідності відмінності між регіонами (Балаклава і Судак) при оцінці пошкодження тіла проводили за критерієм Манна – Вітні.

Всі реєстрації ідентифікованих афалін з каталогу Marked з акваторій Балаклави (63 особини), Судака (55 особин) і Джарилгача (12 особин), під час яких в групі було не менше двох таких тварин, використані для побудови мережі індивідуальних зв'язків і включені в аналіз взаємної зустрічності при кооперації під час живлення. Для Судака за 2009-2014 роки проаналізовано 19 реєстрацій, в яких було відмічено дві і більше особин з добре помітними постійними мітками.

Всі реєстрації ідентифікованих афалін з вказаного розділу каталогу зведені в єдину таблицю-матрицю, за якою потім будувалася мережа індивідуальних зв'язків. Мережа індивідуальних зв'язків реконструйована відповідно до теорії графів (Берж, 1962) і є множиною вершин (особин), поєднаних ребрами (зв'язками). Зв'язки поєднують тих дельфінів, які були зареєстровані в одній групі. У тому випадку, якщо в двох різних реєстраціях

був присутнім один і той самий дельфін, він виявляється сполучною ланкою між цими двома групами. Деякі групи залишаються відокремленими, якщо дельфіни, що входять до їх складу, реєструвалися одного разу або в однаковому складі, а частина груп за рахунок реєстрацій одних і тих же дельфінів об'єднуються в єдину мережу. Розрахунки показників взаємозв'язку особин і візуалізація результатів проводилися із застосуванням програми Ucinet 6 за аналізом К-ядра (Borgatti et al., 2002). К-ядро – це розділення сукупності особин на розділи (ядра) за принципом кількості зв'язків кожної особини із найближчими до неї іншими особинами. Кожен з членів групи К-ядра пов'язаний з деяким числом (k) інших членів групи. Тобто, щоб потрапити до К-ядра, дельфін має бути пов'язаний з k особинами цієї групи. За цим принципом розраховані показники структурованості мережі індивідуальних зв'язків для кожного району: компактність (чим більше зв'язків і щільніша мережа, тим вище значення, від 0 до 1), середня дистанція між особинами всередині мережі (тобто середня кількість проміжних взаємозв'язків), а також центральний стан деяких особин за посередництвом (betweenness): його значення збільшується за кількістю найкоротших шляхів між двома особинами, що пролягають через цю особину (Freeman, 1977). Також підрахований коефіцієнт асоціації кожної пари особин за допомогою індексу HWI (high weight index) (Cairns and Schwäger, 1987) :

$$HWI = \frac{2X}{A+B}, \quad (6)$$

де X = кількість разів, коли тварини A і B були зареєстровані разом в одній групі, A = кількість разів, коли тільки тварина A була зареєстрована, B = кількість разів, коли тільки тварина B була зареєстрована. Значення знаходяться в діапазоні від 0 (дві особини ніколи не зустрічалися разом) до 1 (дві особини завжди реєструвалися разом).

Критерії відбору тварин для аналізу індивідуальних зв'язків – це, з одного боку, включення якнайбільшої кількості особин, а з іншого боку – отримання надійного результату (Bejder et al., 1998). Різними авторами використовується різне мінімальне число повторних реєстрацій кожної

особини для включення її в аналіз (Quintana-Rizzo and Wells, 2001; Slooten et al., 1993; Wells et al., 1987). Нами в аналіз були включені всі ідентифіковані афаліни з постійними природними мітками, коли в групі було мінімум дві таких тварини. Для перевірки достовірності відмінностей показників асоційованості афалін в групі і середньої відстані між особинами використовувався критерій Ст'юдента.

Аналіз добової і сезонної динаміки поведінки і особливостей кормової поведінки в прибережних водах

Етологічні особливості афалін аналізувалися на підставі даних, отриманих під час берегових і суднових спостережень, що проводилися в районі Карадазького природного заповідника і прилеглої акваторії з лютого по грудень 2010 року. Спостереження проводились впродовж 110 польових днів, з них 86 днів зі сприятливими для спостережень погодними умовами.

Кількість годин для берегових і суднових спостережень залежно від сезону і часу доби представлена в таблиці 2.2, сумарно проведено 307 годин спостережень, в середньому 3,6 години на добу. Проаналізована частота реєстрацій певних поведінкових актів залежно від сезону і часу доби, а також по відношенню до відстані тварин від берега, особлива увага зосереджена на кормовій поведінці афалін в прибережних водах.

Таблиця 2.2.

Кількість годин берегових і суднових спостережень в районі Карадазького природного заповідника і прилеглої акваторії залежно від сезону і часу доби (лютий – грудень 2010).

Сезон	Тип спостережень	Частина доби						Всього	
		ранок		день		вечір			
		днів	годин	днів	годин	днів	годин	днів	годин
Зима (грудень - лютий)	берегові	5	6	8	20	2	1	15	27
	суднові	1	1	1	2	0	0	2	3
Весна (березень - травень)	берегові	7	22	7	16	10	20	24	58
	суднові	0	0	1	1	0	0	1	1
Літо (червень - серпень)	берегові	18	36	19	37	23	43	60	116
	судові	4	8	12	18	8	12	24	38
Осінь (вересень - листопад)	берегові	9	15	17	34	3	4	29	52
	судові	1	1	4	8	3	4	8	12
Всього		45	89	69	136	49	84	163	309

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ

3.1. Особливості біології афаліни в прибережних водах Чорного моря

3.1.1. Розміри та вікові особливості біології афаліни

Тривалість життя. Максимальний вік афалін в дослідженій вибірці становив 41 рік. Найчисленнішу групу серед загиблих тварин складають афаліни віком менше 1 року ($n=17$, 21%), з них 11 новонароджених і 6 цьоголіток (рис. 3.1). Лише 12 особин (15%) були віком більше 20 років; 90% особин були молодші за 24 роки і 95% молодші за 32 роки. Медіанний вік дорослих особин склав 20 років. Таким чином, залежно від критерію оцінки, середня тривалість життя чорноморських афалін становить від 20 до 32 років (Gol'din and Gladilina, 2015).

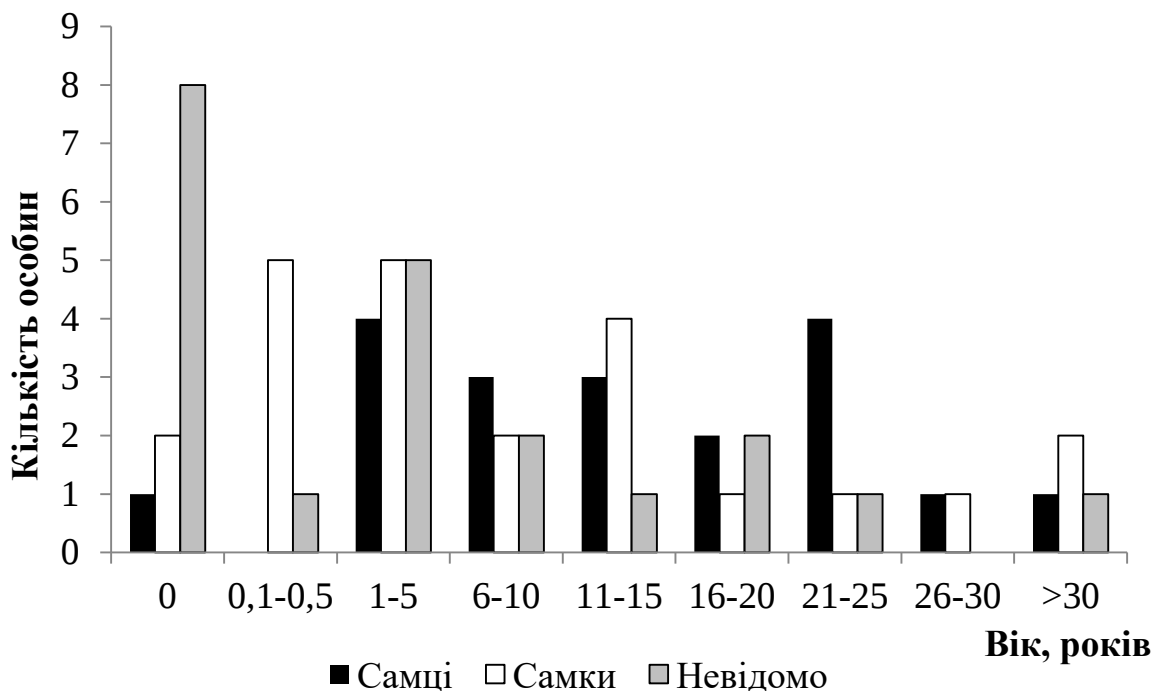


Рис. 3.1. Віковий склад загиблих чорноморських афалін.

Середня тривалість покоління склала 18 років (Додаток Б). Ця оцінка дещо нижча за оцінки, отримані для афалін в інших географічних районах: так, Б. Л. Тейлор зі співавторами (Taylor et al., 2007) оцінили цю величину в 22 роки.

Сезонність розмноження. Дві вагітні афаліни з передпологовими плодами були виявлені в травні. Новонароджених спостерігали в морі з квітня по вересень ($n=8$), а загиблих новонароджених знаходили з квітня по жовтень ($n=11$). Цьоголітків віком приблизно 2 – 12 тижнів спостерігали в морі з березня по вересень ($n=28$), а загиблих цьоголітків знаходили в квітні, травні, липні і серпні ($n=6$) (рис. 3.2). Це означає, що сезон народження дитинчат в цілому тривав з лютого по жовтень. Пік народжуваності не виявлений, проте при спостереженнях в морі краще всього виражений весняний період (Gol'din and Gladilina, 2015).

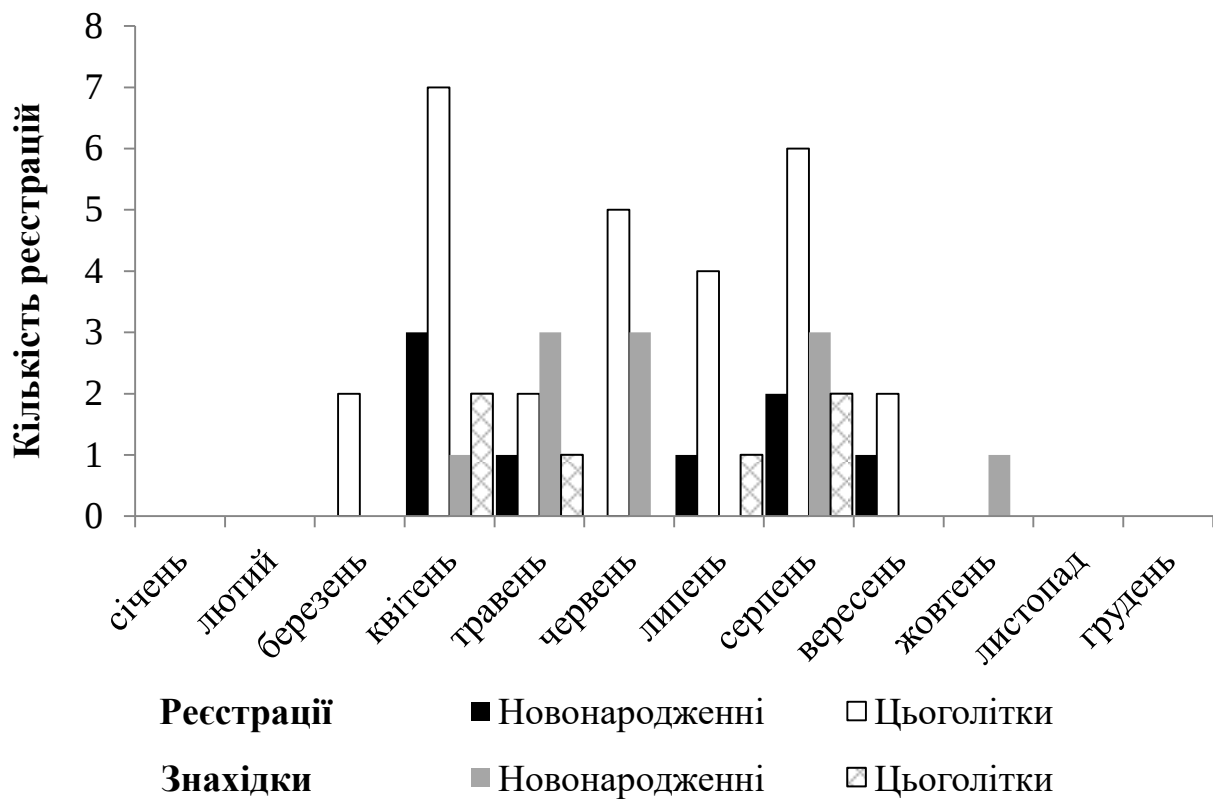


Рис. 3.2. Сезонний розподіл зустрічей новонароджених і цьоголітків чорноморських афалін (за даними реєстрацій в морі і знахідками загиблих тварин).

Ріст. Довжина тіла новонароджених афалін становила від 85 до 103 см (табл. 3.1), виміряний передродовий плід був завдовжки 101 см, найдрібніший цьоголіток зі вже прорізаними зубами, мав в довжину 96 см, а до кінця першого року життя деякі особини сягали 188 см, що в два рази перевищує

середній розмір новонародженого. Всі дельфіни віком більше 1 року були не менше 2 метрів завдовжки, а до віку 2,5 роки деякі самки були більші, ніж найдрібніші дорослі особини. Всі тварини більше 250 см були старші за 7 років, а всі особини більше 260 см були віком 20 років і старші (рис. 3.3). Найбільша особина в нашій вибірці віком 35 років була завдовжки 270 см. У дорослих особин відзначений статистично вірогідний статевий диморфізм за довжиною тіла (табл. 3.1); в середньому самці були на 14 см довші за самок (тест Манна – Вітні, $p < 0,05$), тоді як у молодих особин (однолітків) диморфізм не виявлений. Верхній квантиль розподілу за довжиною тіла припадав на діапазон розмірів більше 250 см, що можна порівняти із середніми розмірами дорослих особин.

Таблиця 3.1.

Довжина тіла (см) залежно від віку і статі у чорноморських афалін.

Категорія	n	Межі значень	mean	CV	SD	Критерій Манна – Вітні
Новонароджені	8	85 – 103	96,3	6,9	6,6	$p < 0,05$
Дорослі самки	10	210 – 260	242,2	6,1	14,7	
Дорослі самці	16	241 – 270	255,5	3,9	9,9	

Криві росту самців і самок в цілому добре описуються за допомогою рівняння Гомпертца (рис. 3.3, табл. 3.2). Проте в цих моделях асимптотичні довжини (граничні розміри дорослих тварин) занижуються на 5 – 7 см. Темпи росту в ранній постнатальний період високі. За рівнянням Гомпертца, самки досягають 0,75 асимптотичної довжини у віці 0,9 року, а самці в 1,0 року; 0,9 асимптотичної довжини – до 1,7 і 1,8 років, а 0,99 асимптотичної довжини – до 3,7 років (Gol'din and Gladilina, 2015). Таким чином, граничних розмірів афаліни досягають до 4 років. Як і показано рівнянням Гомпертца, статевий

диморфізм починає формуватися між 1,5 і 2 роками, коли самці починають перевершувати самок за довжиною тіла.

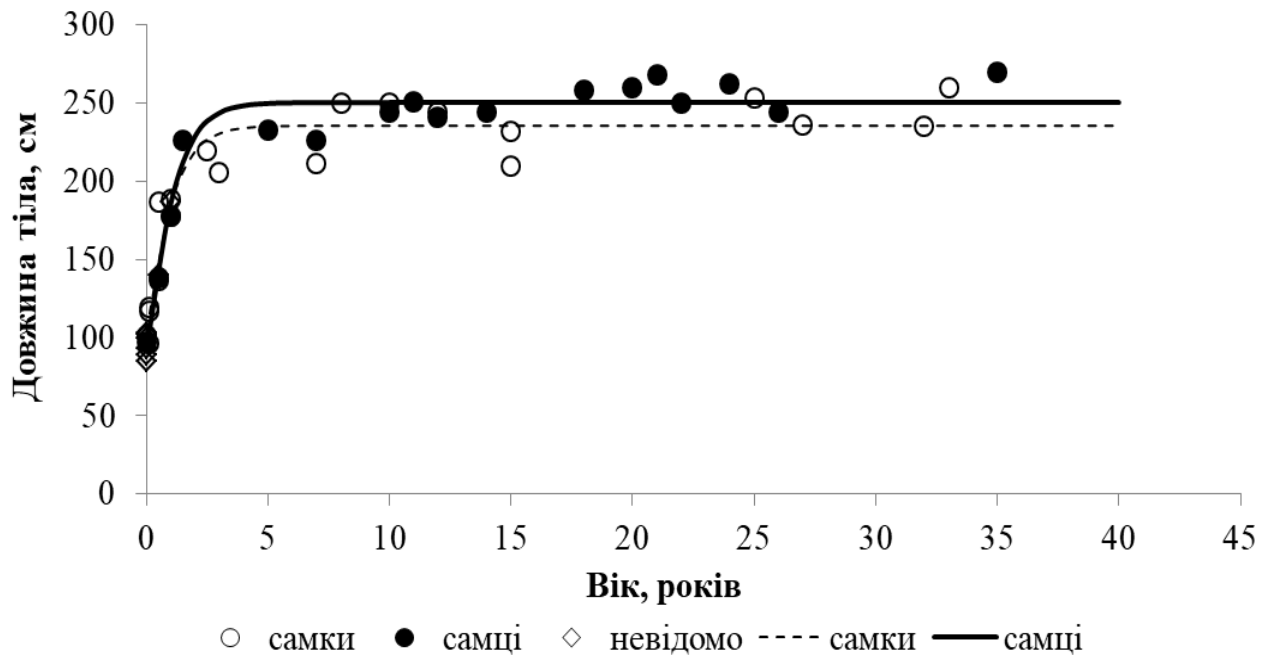


Рис. 3.3. Крива росту чорноморських афалін за рівнянням Гомпертца.

Таблиця 3.2.

Параметри рівняння Гомпертца для росту чорноморських афалін, L_{∞} = асимптотична довжина, b = постійна інтеграції, $k(=g)$ = постійна росту (швидкість уповільнення росту); SE = стандартна похибка; RSS: залишкова сума квадратів.

Стать	n	$L_{\infty} \pm SE$	$b \pm SE$	$k \pm SE$	RSS	R^2
Самки	20	$235,6 \pm 5,3$	$0,82 \pm 0,09$	$1,21 \pm 0,28$	5228,3	0,91
Самці	17	$250,5 \pm 3,6$	$1,00 \pm 0,13$	$1,20 \pm 0,21$	2374,3	0,93

Розміри і пропорції черепа. Розміри черепа дорослих чорноморських афалін (тобто тварин із зарослими швами кісток дистальної частини рострума) у самок варіювали від 418 до 479 мм, середнє значення довжини 451 мм ($SD = 15$); у самців від 405 до 507 мм, в середньому 453 мм ($SD = 33$) (табл. 3.3,

Додаток А). За жодним з промірів не виявлено статевого диморфізму (Gol'din and Gladilina, 2015).

Таблиця 3.3

Проміри черепа дорослих чорноморських афалін (в мм)

Промір	Самки					Самці				
	n	min	max	mean	SD	n	min	max	mean	SD
1. Кондилобазальна довжина	27	418	479	451	15	12	405	507	453	33
2. Довжина роstrума	27	215	267	249	12	13	218	278	247	21
3. Ширина роstrума біля основи	27	110	139	117	5,8	14	96	138	114	12
4. Ширина роstrума посередині	25	62	88	67	5,6	14	59	86	67	7,3
5. Преорбітальна ширина	27	183	210	196	7,5	14	170	222	192	14
6. Вилична ширина	25	218	257	231	9	14	198	261	226	17
7. Тім'яна ширина	27	178	209	191	8,5	13	184	207	191	6,7
8. Довжина лицевого відділу	25	275	318	298	11	14	244	336	292	27
9. Кондилярна ширина	27	78	103	92	5,5	13	79	113	93	9,6
10. Кондилярна висота	27	51	65	57	3,8	13	49	68	56	5,8
11. Ширина дихала	27	44	58	51	4,0	13	41	58	50	5,2
12. Довжина верхнього зубного ряду	25	192	222	209	7,4	13	177	232	206	17

За допомогою аналізу суміші розподілів з використанням критерію Акаїке була оцінена неоднорідність вибірок по кожному проміру окремо для самок та самців (табл. 3.4). За більшістю промірів найбільш імовірним видався унімодальний розподіл. Бімодальний розподіл є більш імовірним для ширини роstrума посередині у самок та для тім'яної ширини у самців ($\delta AIC > 2,0$) (рис. 3.4). Для преорбітальної, тім'яної ширини та конділярної висоти у самок, а також для довжини роstrума, його ширини біля основи та посередині та для конділярної висоти у самців правдоподібними можуть бути обидва розподіли – як унімодальний, так і бімодальний ($\delta AIC < 2,0$).

Таблиця 3.4

Значення AIC для моделей унімодального та бімодального розподілів за кожним краніометричним проміром

Номер проміру	Самки			Самці		
	Унимод. AIC	Бімод. AIC	δAIC	Унимод. AIC	Бімод. AIC	δAIC
1.	174,90	178,10	3,20	100,10	106,40	6,30
2.	164,80	167,90	3,10	96,04	97,05	1,01
3.	125,60	-	-	87,63	88,92	1,29
4.	114,70	99,00	15,70	73,94	74,62	0,68
5.	139,50	140,90	1,40	92,08	-	-
6.	138,30	142,20	3,90	97,44	101,70	4,26
7.	146,40	144,80	1,60	66,53	62,14	4,39
8.	149,00	151,70	2,70	110,50	116,00	5,50
9.	123,00	127,70	4,70	75,90	80,47	4,57
10.	101,90	102,70	0,80	62,92	61,39	1,53
11.	106,00	108,20	2,20	59,89	62,02	2,13
12.	128,50	132,60	4,10	90,91	94,86	3,95

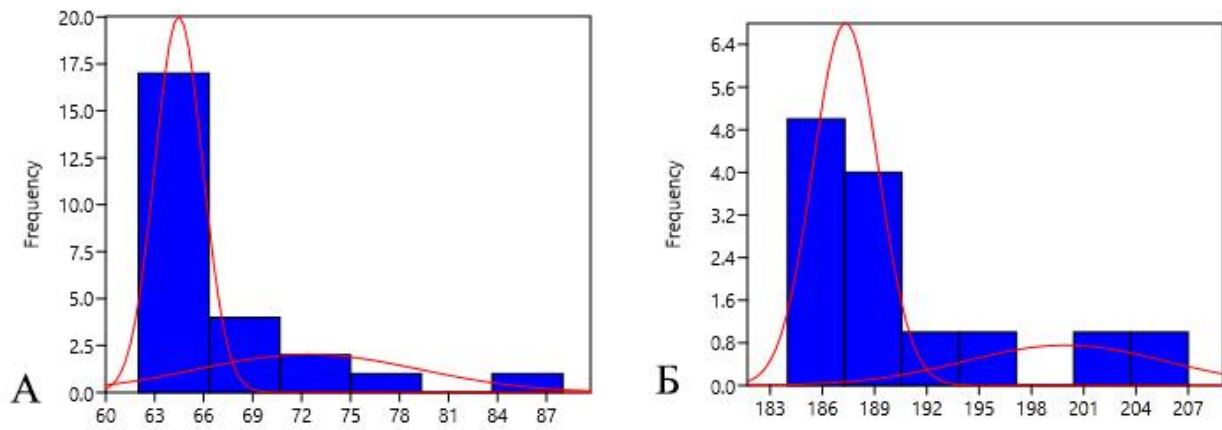


Рис. 3.4. Бімодальна модель розподілу значень для ширини рострума посередині у самок (А) та тім'яної ширини у самців (Б)

Аналіз краніометричних показників за методом головних компонент показав, що найбільше навантаження лягає на перші дві компоненти (для самок PC1 – 65%, PC2 – 17%; для самців – 92% та 4% відповідно). У обох статей для PC1 найбільші факторні навантаження притаманні конділобазальній довжині, довжині рострума та лицевого відділу, у самок для PC2 – виличній ширині та ширині рострума посередині, у самців для PC2 факторні навантаження притаманні преорбітальній та виличній ширині (рис. 3.5, 3.7).

Серед самок найбільш відрізняються від інших дві особини (рис. 3.6, додаток В.1). Одна з них має довгий череп (479 мм) із дуже широким ростром посередині (139 мм), а інша – з відносно широким ростром посередині (115 мм), але дуже коротким черепом (435 мм). Серед самців також відрізняються дві особини (рис. 3.8, додаток В.1, В.2): обидві з пропорційно широким черепом (вилична ширина 261 та 214 мм співвідносно), але перша має довгий череп (507 мм), а друга – короткий (405 мм) (додаток В.1, В.2). Ще одна особина має довгий череп (496 мм), але пропорційно малу виличну ширину (248 мм).

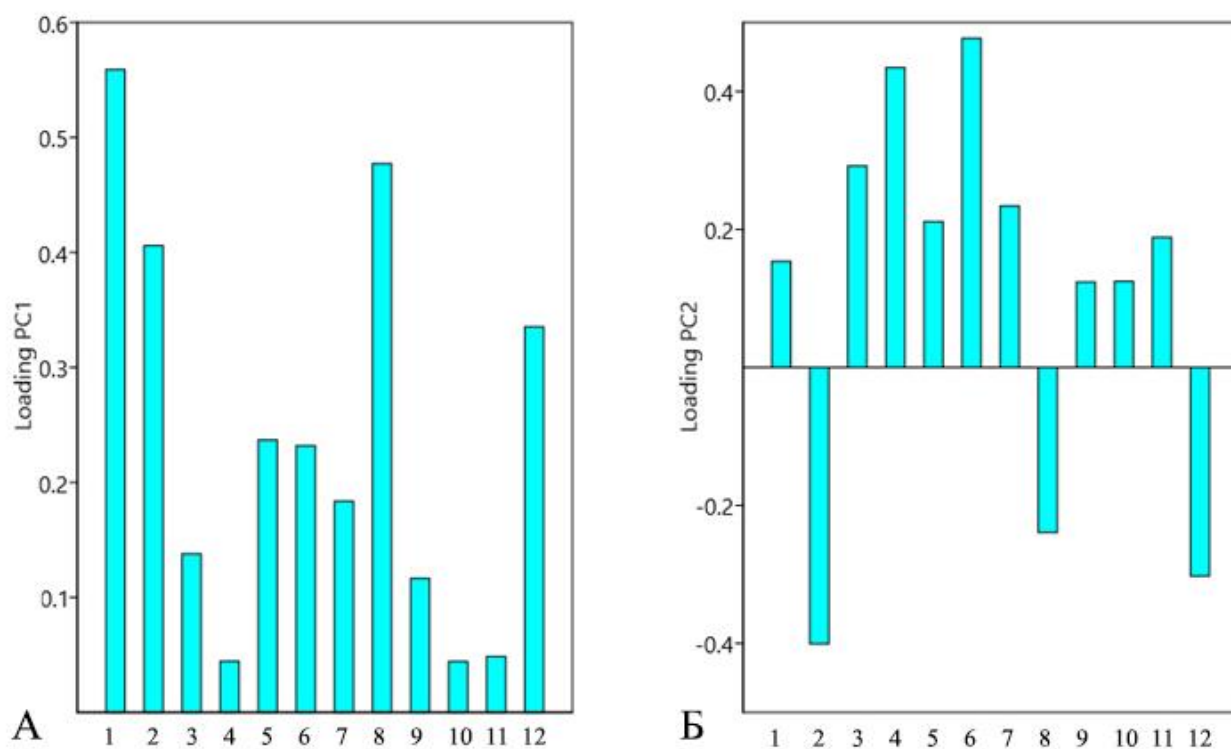


Рис. 3.5. Факторні навантаження за головною компонентою PC1 (А) та PC2 (Б) для самок чорноморської афаліни

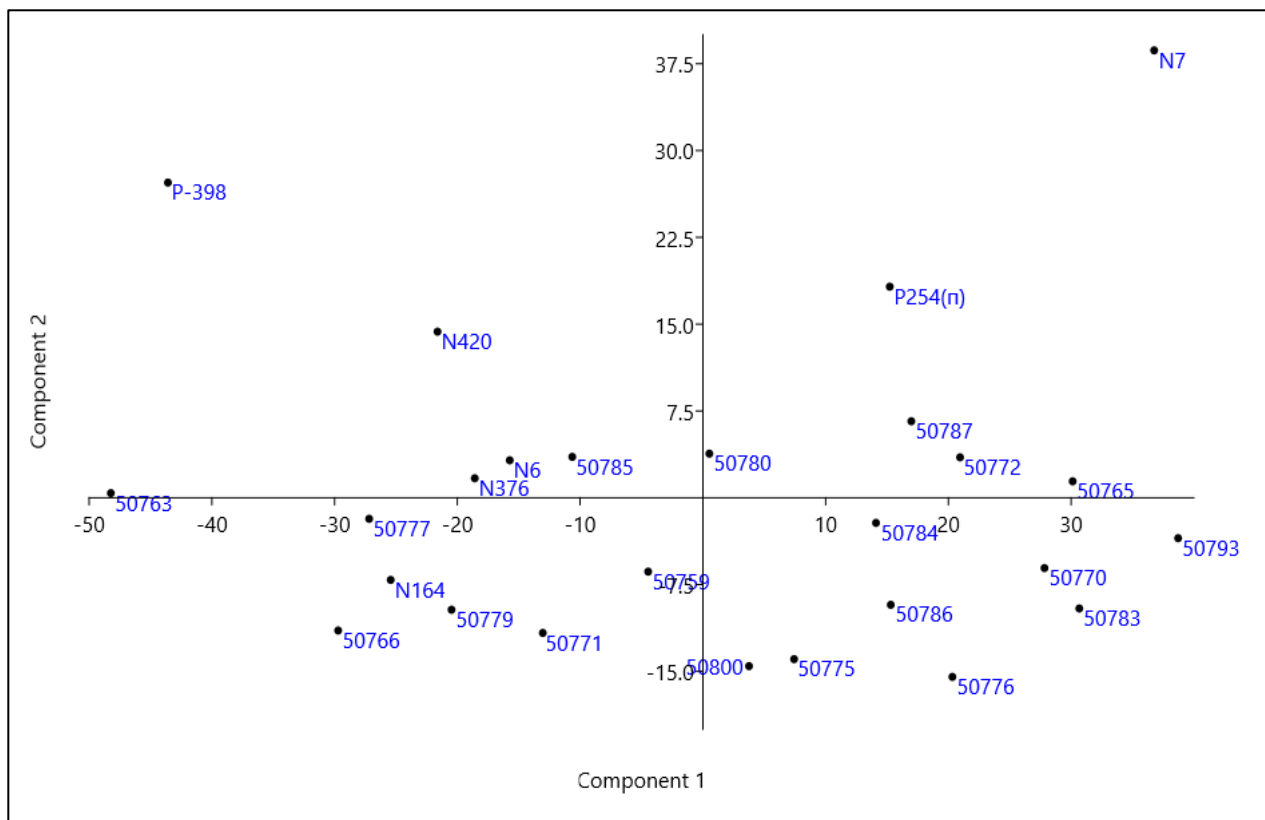


Рис 3.6. Розподіл особин за методом головних компонент (самки)

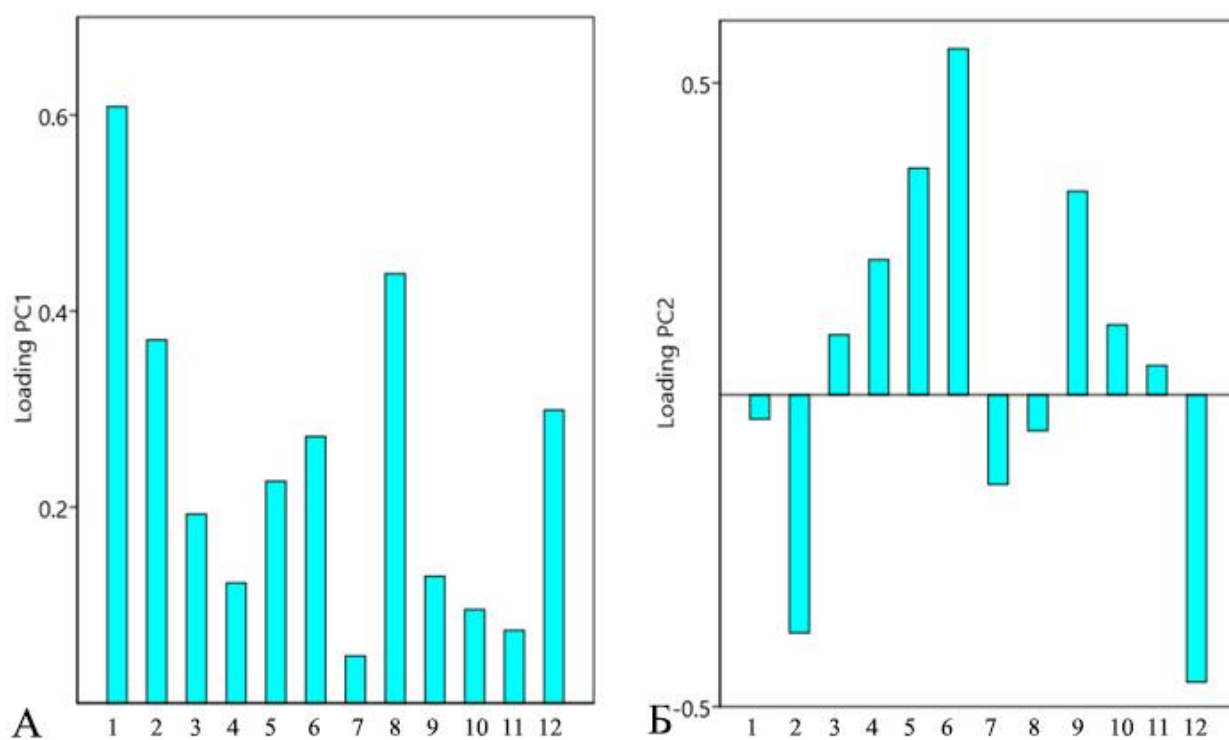


Рис. 3.7. Факторні навантаження за головною компонентою PC1 (А) та PC2 (Б) для самців чорноморської афаліни

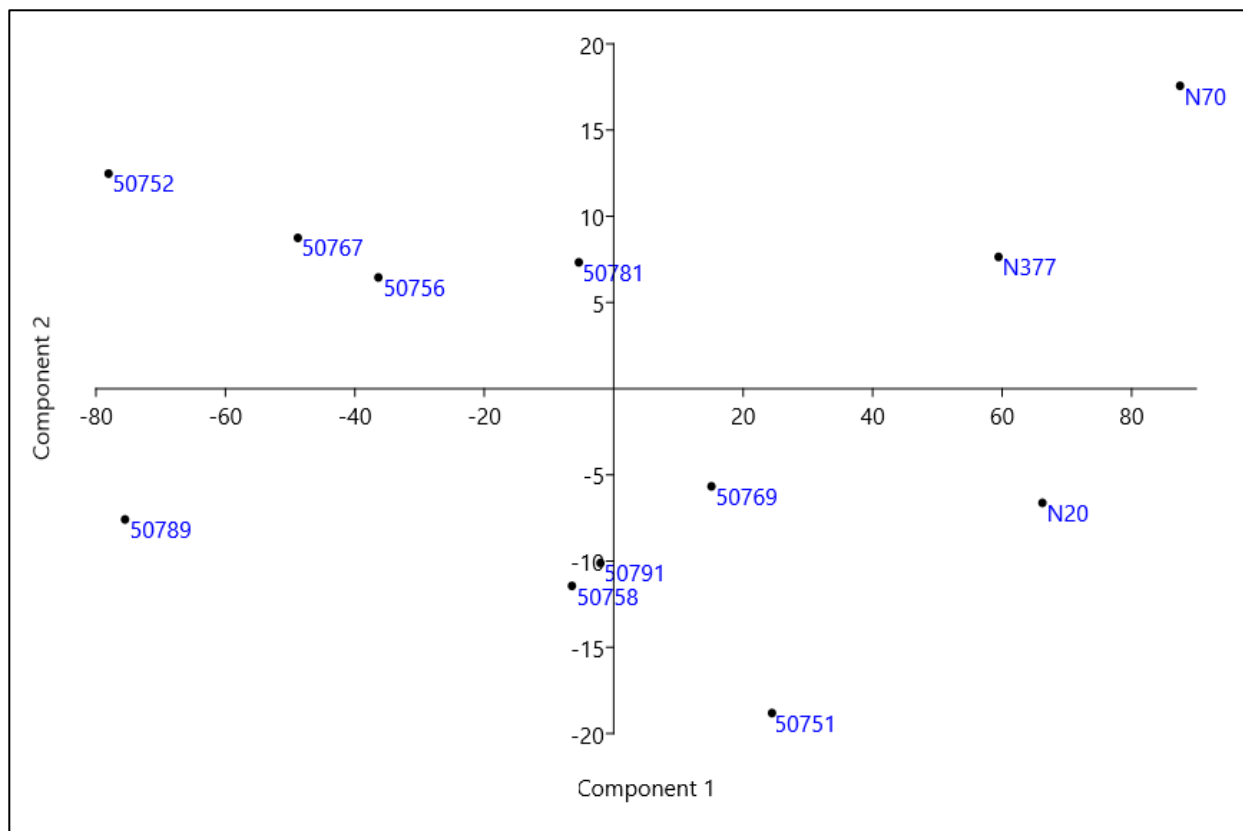


Рис 3.8. Розподіл особин за методом головних компонент (самці)

Аналіз суміші розподілів з використанням критерію Акаїке за першими двома головними компонентами (табл. 3.5) показав, що для самок за PC2 найбільш імовірно видається модель бімодального розподілу. За PC1 у самок та за двома головними компонентами у самців аналіз показав, що обидві моделі (бімодального та унімодального) розподілу рівноцінно можливі ($\delta AIC < 2,0$).

Таблиця 3.5.

Значення AIC для моделі унімодального та бімодального розподілу за головними компонентами

Модель розподілу значень	Самки		Самці	
	AIC	δAIC	AIC	δAIC
Унімодальний (PC1)	196,9	0	112,0	0
Бімодальний (PC1)	197,2	0,3	112,2	0,2
Унімодальний (PC2)	162,8	4,1	74,57	0
Бімодальний (PC2)	158,7	0	76,36	1,79

Таким чином, неоднорідність населення чорноморських афалін за розмірами черепа проявляється передусім в промірах, пов'язаних з відносною шириною черепа та роstrума, і значніше виражена у самок.

Для порівняння нами були використані краніометричні виміри афалін із південно-східної частини Середземного моря ($n=25$) та північно-східної частини Атлантики (Біскайська затока) ($n=16$) (додаток В.3). Середні значення конділобазальної довжини черепа середземноморських тварин 498 мм ($SD = 21,7$), атлантичних 536 мм ($SD = 16,3$), що істотно більше, ніж розміри черепа чорноморських афалін.

3.1.2. Об'єкти живлення чорноморських афалін

Залишки риб були виявлені в 10 з 11 досліджених шлунків (6240 отолітів і невеликої кількості елементів скелета риб). Усього ідентифіковані 13 об'єктів

з 12 родин (4 були визначені до роду або родини). Чотири з них були зареєстровані у вмісті шлунка в попередніх дослідженнях (Клейненберг, 1956): скат морська лисиця (*Raja clavata*), мерланг (*Merlangius merlangus*), барабуля (*Mullus barbatus*) і анчоус європейський (*Engraulis encrasicolus*).

Сім об'єктів живлення виявлені для чорноморських афалін уперше: оселедець (*Alosa* sp.), атерина (*Atherina* sp.), смарида (*Spicara flexuosa*), піскорий голий (*Gymnammodytes cicerellus*), зіркогляд звичайний (*Uranoscopus scaber*), бичкові (Gobiidae indet.) і собачкові (Blenniidae indet.). Два види, ставрида середземноморська (*Trachurus mediterraneus*) і сарган (*Belone belone*), зазначалися раніше при візуальних спостереженнях (Gladilina and Gol'din, 2014) (табл. 3.6). Зіркогляд звичайний (*U. scaber*) зареєстрований в живленні афалін уперше в світі. Попередні згадки про представників родини Uranoscopidae в спектрі живлення афалін відмічені тільки для *Astroscopus u-graecum* (Cuvier, 1829) (Caldwell, Caldwell, 1972).

Окрім риб в шлунках відмічені також фрагменти двостулкових моллюсків, ізопод, дрібна галька, шматки дерева і пластика. Численні отоліти зі шлунків трьох екземплярів не були ідентифіковані до видової приналежності через сильне руйнування.

Тіла оглянутих афалін були у свіжому стані або у стані помірного розкладання. У них не було ознак патології (у випадках, коли це можливо було оцінити), вони були у нормальному стані вгодованості, без ознак виснаження; у чотирьох дельфінів були ознаки, що вказують на випадкову загибель в знаряддях рибальства. У шлунку 10 з 11 афалін була частково розкладена риба, риб'ячі кістки або бляшки скатів, без сторонніх об'єктів або з їх мінімальною кількістю. Кількість отолітів по кожному екземпляру варіювала від 4 до 3352: сумарні дані представлені в табл. 3.6.

Види, що найчастіше трапляються, це мерланг і смарида (спікара), які були знайдені в 50% проб, та ставрида (40%) (табл. 3.7). Мерланг і смарида завжди зазначалися разом. Поєднання мерланга, смариди і ставриди відмічене в трьох випадках, двічі також з атериною і з середземноморською піщанкою

або бичками. Барабуля була ідентифікована в двох випадках, в одному з них шлунок був наповнений добре збереженою рибою (Gladilina and Gol'din, 2014).

Наймолодша афаліна, в якій виявлені залишки риби, була віком 1 рік. В її шлунку знайдені 82 отоліти: мерланг (59%), смарида (22%), атеріна (1%) і не ідентифіковані дрібні риби (18%), а також декілька дрібних камінців.

Таблиця 3.6.

Список об'єктів живлення (риб) чорноморської афаліни *Tursiops truncatus* (узагальнені дані) (назви риб дані за: Куцоконь, Квач, 2012)

Види	Вміст шлунка (1933 – 1955)	Візуальні спостереження (1913 – 2013)	Вміст шлунка (ця работа, 2013)	Зустрічальність у вмісті шлунка (ця работа, 2013)
Родина Rajidae Goodrich, 1909				
Скат морська лисиця (<i>Raja clavata</i> Linnaeus, 1758) ^D	+ ^{2,3}		+	10%
Родина Engraulidae Gill, 1861				
Анчоус європейський (<i>Engraulis encrasiolus</i> (Linnaeus, 1758)) ^A	+ ^{2,3}	+ ⁶	+	30%
Родина Clupeidae Cuvier, 1816				
Шпрот європейський (<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)) ^A		+ ^{6,9}		
Оселедець <i>Alosa</i> sp. ^C			+	20%
Родина Cyprinidae Fleming, 1822				
Лящ (<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)) ^D	+ ²			
Родина Gadidae Rafinesque, 1815				
Мерланг (<i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)) ^B	+ ^{2,3}		+	50%
Родина Mugilidae Bonaparte, 1831				
Лобань (<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758) ^C	+ ²			
Піленгас (<i>Liza haematocheilus</i> (Temminck et Schlegel, 1845)) ^D		+ ^{7,8,9}		
Кефалі (<i>Liza</i> sp.) ^C	+ ³	+ ^{1, 4,5,9}		
Родина Atherinidae Rosen, 1964				
Атерина (<i>Atherina</i> sp.) ^A			+	30%

Види	Вміст шлунка (1933 – 1955)	Візуальні спостереження (1913 – 2013)	Вміст шлунка (ця работа, 2013)	Зустрічальність у вмісті шлунка (ця работа, 2013)
Родина Belonidae Gill, 1872				
Сарган звичайний (<i>Belone belone</i> (Linnaeus, 1761)) ^B		+ ^{7,8}	+	10%
Родина Scorpaenidae Risso, 1826				
Скорпена звичайна (<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758)) ^C	+ ^{2,3,4}			
Родина Percidae Cuvier, 1816				
Судак звичайний (<i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)) ^D	+ ²			
Родина Carangidae Rafinesque, 1815				
Ставрида середземноморська (<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)) ^B		+ ⁵	+	40%
Родина Centracanthidae Gill, 1891				
Смарида (<i>Spicara flexuosa</i> Rafinesque, 1810) ^B			+	50%
Родина Sciaenidae Cuvier, 1829				
Горбань світлий (<i>Umbrina cirrosa</i> (Linnaeus, 1758)) ^D	+ ³			
Родина Mullidae Cuvier, 1828				
Барабуля звичайна (<i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758) ^B	+ ^{2,3}		+	20%
Родина Ammodytidae Bonaparte, 1832				
Піскорий голий (<i>Gymnammodytes cicerellus</i> (Rafinesque, 1810)) ^A			+	20%
Родина Uranoscopidae Bleeker, 1859				
Зіркогляд звичайний (<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus, 1758) ^C			+	10%
Родина Gobiidae Fleming, 1822 ^B			+	20%
Родина Blenniidae Rafinesque, 1810 ^B			+	20%

Види	Вміст шлунка (1933 – 1955)	Візуальні спостереження (1913 – 2013)	Вміст шлунка (ця работа, 2013)	Зустрічальність у вмісті шлунка (ця работа, 2013)
Родина Scombridae Rafinesque, 1815				
Пеламіда атлантична (<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)) ^D	+ ^{2,3}			
Родина Scophthalmidae Jordan, 1923				
Калкан чорноморський (<i>Psetta maeotica</i> (Pallas, 1814)) ^D	+ ^{2,3}			

Примітка: * – власні дані. Літературні джерела: 1 – Зернов, 1913; 2 – Цалкин, 1940; 3 – Клейненберг, 1956; 4 – Томилин, 1957; 5 – Белькович и др., 1978; 6 – Бушуев, Савусин, 2004; 7 – Кривохижин, Биркун, 2009; 8 – Гладилина, 2012(а); 9 – Гладилина, неопубліковані дані. Вагові категорії (кг) позначені як А (дуже дрібна, $0 - 1,5 \cdot 10^{-2}$), В (дрібна, $1,5 \cdot 10^{-2} - 10^{-1}$), С (середня, $10^{-1} - 1$), D (велика, >1).

Таблиця 3.7.

Індивідуальні особливості живлення чорноморської афаліни біля узбережжя Криму (2013 р.)

№	Місяць	Місце	Вік	Кількість видів	Довжина тіла (см)	Кількість отолітів	Кількість риб	Видове різноманіття (співвідношення отолітів і елементів скелета у %)
1	Січ	Каламітська затока	9	4		84	46	<i>Merlangius merlangus</i> (1%), <i>Spicara flexuosa</i> (18%), <i>Mullus barbatus</i> (42%), <i>Belone belone</i> (2%), не ідентифік. (37%)
2	Лют	Каламітська затока	1, 5	4		733	368	<i>Merlangius merlangus</i> (1%), <i>Spicara flexuosa</i> (2%), <i>Trachurus mediterraneus</i> (2%), <i>Blenniidae</i> (1%), не ідентифік. (94%)
3	Бер	Каламітська затока	15	3	210	20	11	<i>Gymnammodytes cicerellus</i> (30%), <i>Engraulis encrasiolus</i> (25%), <i>Gobiidae</i> (25%), не ідентифік. (20%)
4	Квіт	Каламітська затока	3	6	206	3352	167 2	<i>Merlangius merlangus</i> (1%), <i>Trachurus mediterraneus</i> (88%), <i>Spicara flexuosa</i> + <i>Atherina</i> sp. + <i>Gymnammodytes cicerellus</i> + <i>Engraulis encrasiolus</i> (1%), не ідентифік. (10%)
5	Квіт	Каламітська затока	11	7	251	1848	927	<i>Merlangius merlangus</i> (24%), <i>Spicara flexuosa</i> (5%), <i>Trachurus mediterraneus</i> (13%), <i>Engraulis encrasiolus</i> (0,3%), <i>Atherina</i> sp. (6%), <i>Gobiidae</i> (0,2%), <i>Blenniidae</i> (0,5%), не ідентифік. (51%), <i>Mytilidae</i> , галька
6	Квіт	Каламітська затока	1	3	178	82	42	<i>Merlangius merlangus</i> (59%), <i>Spicara flexuosa</i> (22%), <i>Atherina</i> sp. (1%), не ідентифік. (18%), галька
7	Трав	Феодосійська затока	25	3	253	3	10	<i>Raja clavata</i> (10%), <i>Alosa</i> sp. (50%), <i>Uranoscopus scaber</i> (10%), <i>Gobiidae</i> (10%), не ідентифік. (20%)
8	Трав	Каламітська затока	24	2		103	52	<i>Trachurus mediterraneus</i> (60%), <i>Mullus barbatus</i> (3%), не ідентифік. (37%)

9	Трав	Каламітська затока	32	1	200+	11	6	<i>Alosa</i> sp. (36%), не ідентифік. (64%), Isopoda
10	Сер	Мис Фонар	12	1	241	4	3	Gobiidae (75%), не ідентифік. (25%)

Низку кормових об'єктів було виявлено під час візуальних спостережень за полюванням, причому деякі з них – тільки цим способом. Так, кефаль була відсутня в пробах вмісту шлунка, проте в декількох прибережних районах полювання афалін на представників цієї родини ми спостерігали регулярно: у тому числі, полювання на кефаль спостерігали біля берегів острова Джарилгач, в Каламітській і Феодосійській затоках та в Керченській протоці; біля берегів Карадагу і в Керченській протоці в якості можливого об'єкту був ідентифікований піленгас *Liza haematocheilus* (рис. 3.9). В процесі візуальних спостережень в акваторії Карадазького природного заповідника відмічено живлення афалін сарганом (Гладилина, 2012(а)). В акваторії Судака в теплу пору року щорічно відзначається живлення афалін шпротом біля траулерів.

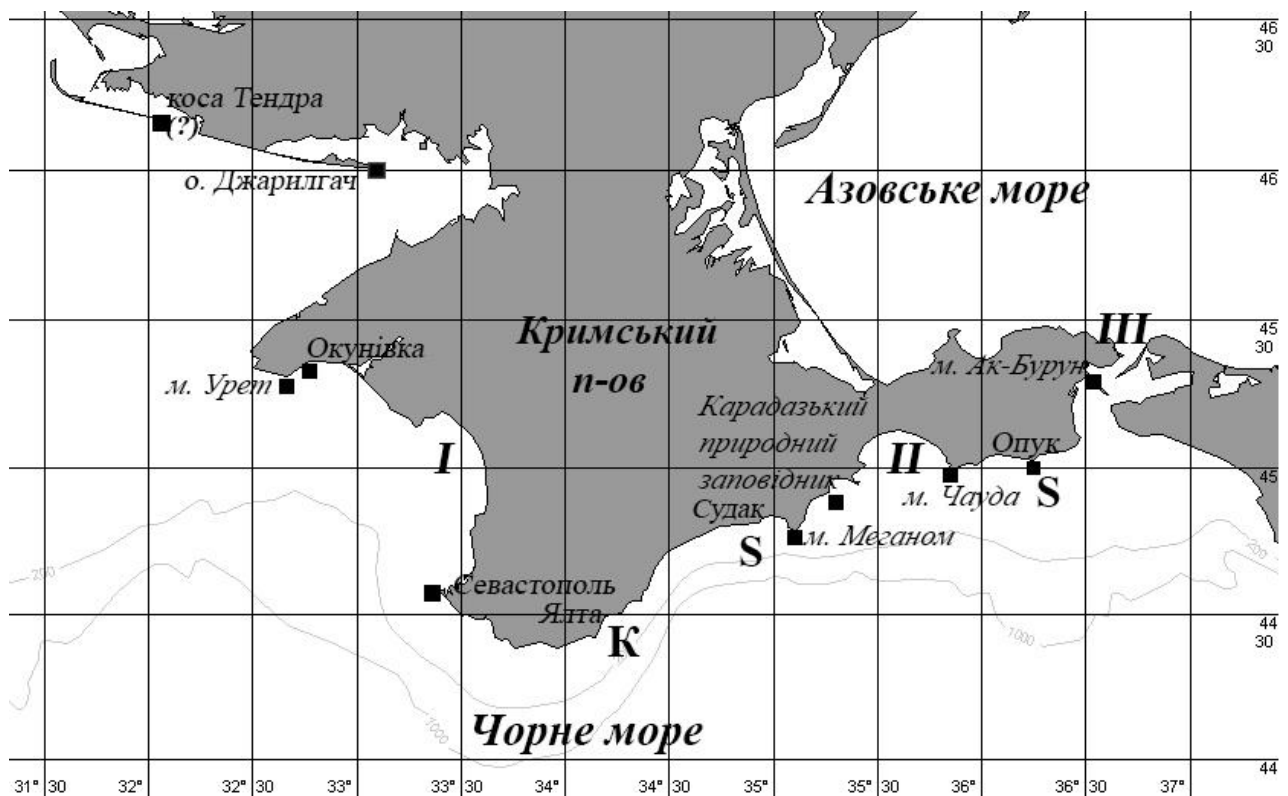


Рис. 3.9. Місця збору матеріалу з живлення чорноморських афалін (I – Каламітська затока, II – Феодосійська затока, III – Керченська протока; К – Ялта (Клейненберг, 1938)) і візуальні спостереження полювання афаліни на кефаль (чорні квадрати).

3.2. Популяційна структура чорноморської афаліни в прибережних водах

3.2.1. Географічний розподіл груп афалін в північній частині Чорного моря

В результаті узагальнення даних суднових спостережень, отриманих з районів Судака і Балаклави (2011-2014 рр.), Джарилгача (2016-2017 рр.) і придунайського району (2017 р.), мису Опук і Судака (2009 р.) (рис. 3.10) в робочу базу даних внесені 7600 фотографій відмінної, доброї і середньої якості (5, 4 і 3 бали за 5-бальною системою оцінки). Фотоідентифікації О. В. Шпак, Г. А. Крюкової і Д. М. Глазова з районів Сочі, Геленджика, Таманської затоки (2004-2005 рр.) були переглянуті і проаналізовані з метою виявлення повторних реєстрацій афалін усередині районів досліджень і між районами.

Повторні реєстрації. В результаті аналізу даних з району Балаклави ідентифіковані 98 афалін, з району Судака – 71, з акваторії Опуку – 18 особин, з району острова Джарилгач – 25 особин, з придунайського району ідентифіковані 18 афалін. Повторно зареєстровані впродовж двох або трьох років в акваторії Балаклави 4% «маркованих» афалін (каталог Marked), біля Судака – 21%, біля Джарилгача – 31%. Відповідні показники з сусідніх локальних популяцій такі: в Таманській затоці 13% «маркованих» афалін повторно реєструвалися впродовж двох років, у водах Сочі – 25% (табл. 3.8).

Таблиця 3.8

Повторні реєстрації афалін з кожного району досліджень: вказані результати за «маркованими»(Marked) + лівобічними слабо маркованими тваринами (Unmarked Left) (і окремо тільки за «маркованими» особинами в круглих дужках)

Район	Кількість ідентифікованих особин	Спостережіались один раз	Повторно зареєстровані		Заг. кількість повторно зареєстрованих особин
			В межах даного року	В межах двох чи більше років	
Придунайський	18* (10)	18 (10)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Джарилгач	25 (16)	14 (7)	4 (4)	7 (5)	11 (9)
Балаклава	98 (68)	87 (58)	8 (7)	3 (3)	11 (10)
Судак	71 (58)	56 (44)	3 (2)	12 (12)	15 (14)
Опук	18 (12)	14 (11)	4 (1)	0 (0)	4 (1)
Тамань**	51 (39)	32 (23)	14 (11)	5 (5)	19 (16)
Геленджик**	9 (9)	9 (9)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Сочі**	103 (57)	61 (28)	24 (15)	18 (14)	42 (29)

(*– для загальної кількості ідентифікованих особин враховувалися Unmarked Right через їхню більшу кількість; **дані з районів Тамань, Геленджик і Сочі ґрунтовані на фотоідентифікаціях, отриманих і наданих О. В. Шпак, Г. А. Крюковою, Д. М. Глазовим)

Переміщення між локальними прибережними угрупованнями. З усього числа повторно зареєстрованих особин (102) є тільки три випадки спостережень однієї і тієї ж особини в різних районах (табл. 3.9, рис. 3.10 і 3.11). З них одна реєстрація класифікована автором і двома іншими оцінювачами (О. В. Шпак і П. Є. Гольдін) як *підтверджена* (точна) (T1), а дві інші класифіковані як *можливі* (T2, T3) (Gladilina et al., 2018).

Афаліна T1, ID 064-12W (рис. 3.10), має дуже добре помітні природні мітки – великі білі ділянки на значній частині тіла, які легко помітні навіть на фотознімку середньої якості. Цей дельфін був сфотографований 15 липня 2012 року біля Судака поблизу від судна на тралі; пізніше, 31 липня 2012 року, його спостерігали біля входу в Балаклавську бухту; потім, 3 і 4 серпня 2012 року, знову в акваторії Судака біля траулера в асоціації з іншими афалінами, що раніше спостерігалися в цьому ж районі. Мінімальна відстань між точками реєстрацій у водах Судака і Балаклави склала 135 км.

Таблиця 3.9.

Переміщення афалін між районами досліджень

Дельфін	Зареєстрований вперше	Відстань між реєстраціями, км	Наступні реєстрації
T1	15 липня 2012г., Судак	135	31 липня 2012 г., Балаклава 3 серпня 2012 г., Судак 4 серпня 2012 г., Судак
T2	29 липня 2005 г., Сочі	325	30 серпня 2009 г., мис Опук
T3	29 липня 2005 г., Сочі	325	30 серпня 2009 г., мис Опук

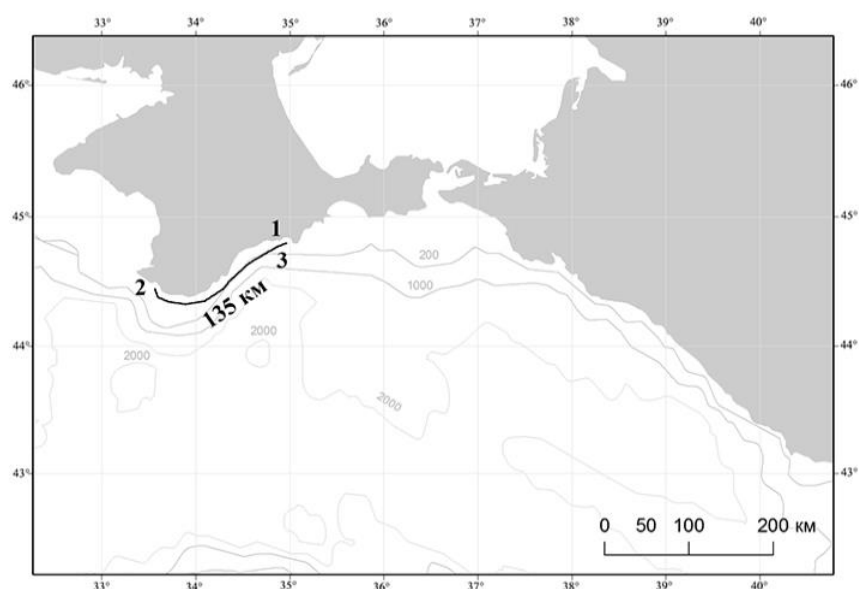


Рис. 3.10. Дельфін Т1, який був зареєстрований в акваторії Судака і Балаклави, вигляд збоку. Точки реєстрацій сполучені лінією, і вказана відстань між ними.

Повторні реєстрації дельфінів Т2 і Т3 класифіковані як можливі: вони наводяться тут через їхнє потенційне значення (рис. 3.11). Обидва дельфіни були вперше зареєстровані 29 липня 2005 року в одній групі біля Сочі (ID 0167 і 0171). Потім вони були повторно помічені теж разом, але вже біля Опука, 30 серпня 2009 року (ID 009-09W і 010-09S). Відстань між точками реєстрацій цих тварин біля Сочі і біля Опука склала приблизно 325 км (Gladilina et al., 2018).

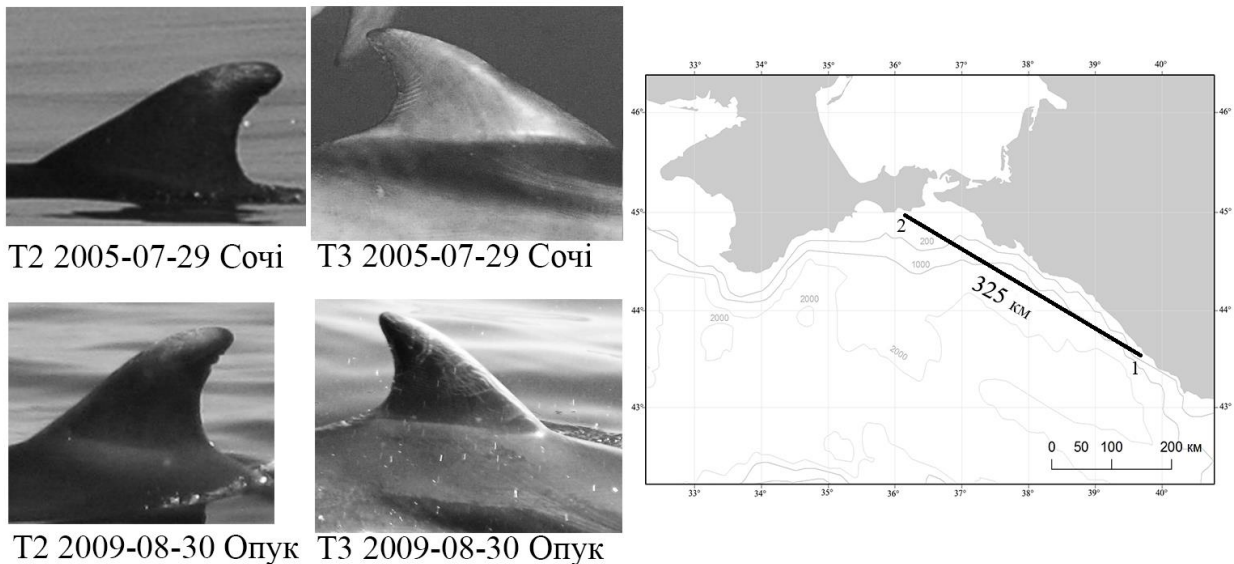


Рис. 3.11. Фотографії спинних плавців дельфінів Т2 і Т3 біля Сочі і Опука. Точки реєстрацій сполучені лінією і вказана відстань між ними. Фото О. В. Шпак, Г. А. Крюкової, В. В. Сербіна.

Просторово-часові аспекти підходу афалін до берега. Загальні відомості про динамку підходу афалін до берега отримані протягом цілорічного моніторингу прибережних вод Карадазького природного заповідника в 2010 році, 96 польових днів. Впродовж 2010 року у водах Карадазького природного заповідника і прилеглих акваторіях ми спостерігали афалін 123 рази, у тому числі, у 14 випадках – тварин з дитинчатами. Афаліни траплялися як поодинокі, так і в групах до 18 особин (медіана 2 особини) (рис. 3.12). Найчастіше реєструвалися поодинокі дельфіни і групи з 2–3 особин – 96 реєстрацій, що склало 78%. Найбільше реєстрацій припадає на групи з двох особин – 39%. Середня кількість тварин в групі склала 2,9 особини, а в 2009 році – 3,2 (Гладилина, 2012(а)).

В акваторії Карадагу афаліни були відмічені на віддаленні від 1 м до 2,5 км від берега. Були випадки підходу афалін на відстань до 5 м від людини. Більшість реєстрацій припадає на підходи тварин до берега ближче, ніж на 500 м – в межах 2010 року це 81 реєстрація (66%).



Рис. 3.12. Реєстрації афалін з різним числом тварин в групах в прибережних водах Карадагу в 2010 році.

Сезонна і добова динаміка підходів до берега. Тварин відмічали цілорічно, на зиму припадає 8% реєстрацій, на весну – 22%, на літо – 38%, на осінь – 32% (Гладилина, 2012(а)) (рис. 3.13). Число тварин в групі також сильно варіювало залежно від сезону. Мінімальне число тварин в усі місяці окрім січня та червня було одна особина, зокрема, максимальне число дельфінів в групі взимку було дві особини, тоді як в травні та в жовтні 15 та 18 особин співвідносно. Медіанне значення майже цілорічно дорівнялось двом особинам, окрім листопада (одна особина), травня та червня (три особини).

Як правило, групи представлені дорослими тваринами. Дитинчата зустрічалися впродовж усього року: в жовтні – одне, в травні – п'ять, в липні – чотири, в жовтні – чотири-п'ять. У більшості випадків дитинчата знаходилися в групах від двох до восьми тварин, частіше – під час полювання.

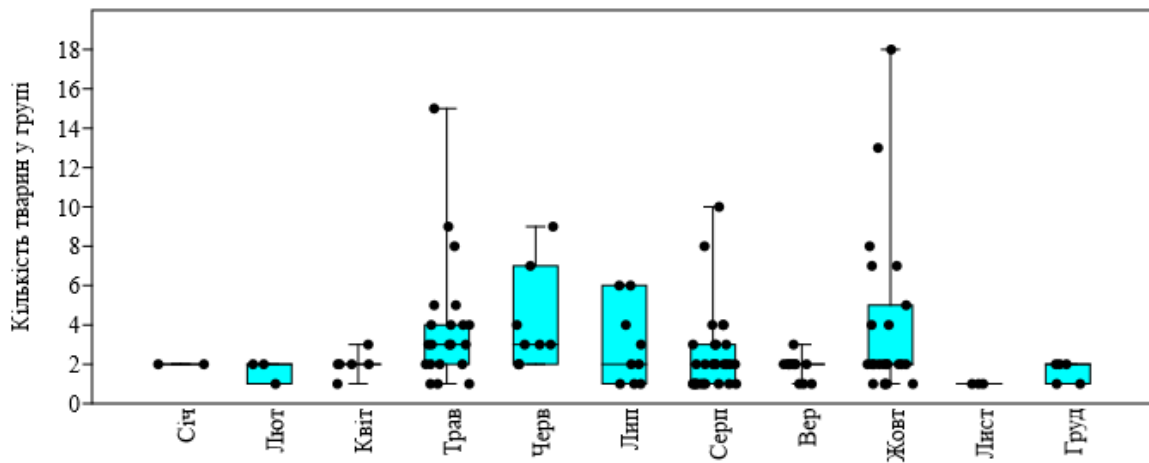


Рис. 3.13. Сезонна динаміка реєстрацій афалін в прибережних водах Карадагу в 2010 році (точки – групи відповідного розміру, горизонтальними рисами позначені мінімальний, максимальний та середній (медіана) розміри груп, прямокутником – діапазон розмірів 25-75% груп).

Частота реєстрацій афалін залежала і від часу доби. Вечірні реєстрації відмічені тільки в період з квітня по вересень. Це може бути пов'язано з коротким світловим днем в жовтні – березні, що скорочує час спостережень увечері. За кількістю реєстрацій максимум припадає на денний час – 50% (рис. 3.14).

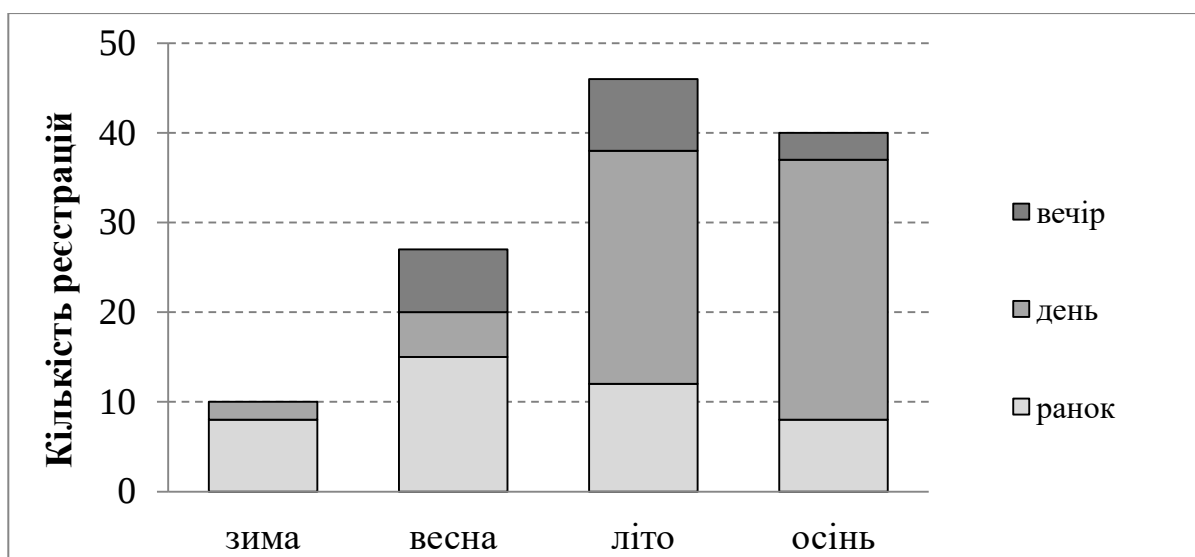


Рис. 3.14. Добова динаміка реєстрацій афалін в прибережних водах Карадагу в 2010 році.

За результатами зимових спостережень (грудень 2012 – лютий 2013 р.) в акваторії Чорного моря загалом афаліна реєструвалася рідше відносно інших двох видів чорноморських китоподібних: 5 (19%) реєстрацій (Gladilina et al., 2013). Більшість тварин були помічені в Керченській протоці, невеликі групи спостерігали місцеві жителі в січні і лютому в акваторії Балаклави (особисте повідомлення Ю. М. Мусієнка). Медіанне значення числа тварин в групі склало 1, тобто, більшість зустрічей припадає на поодиноких тварин. У відкритому морі афаліни взимку не помічені (рис. 3.15).

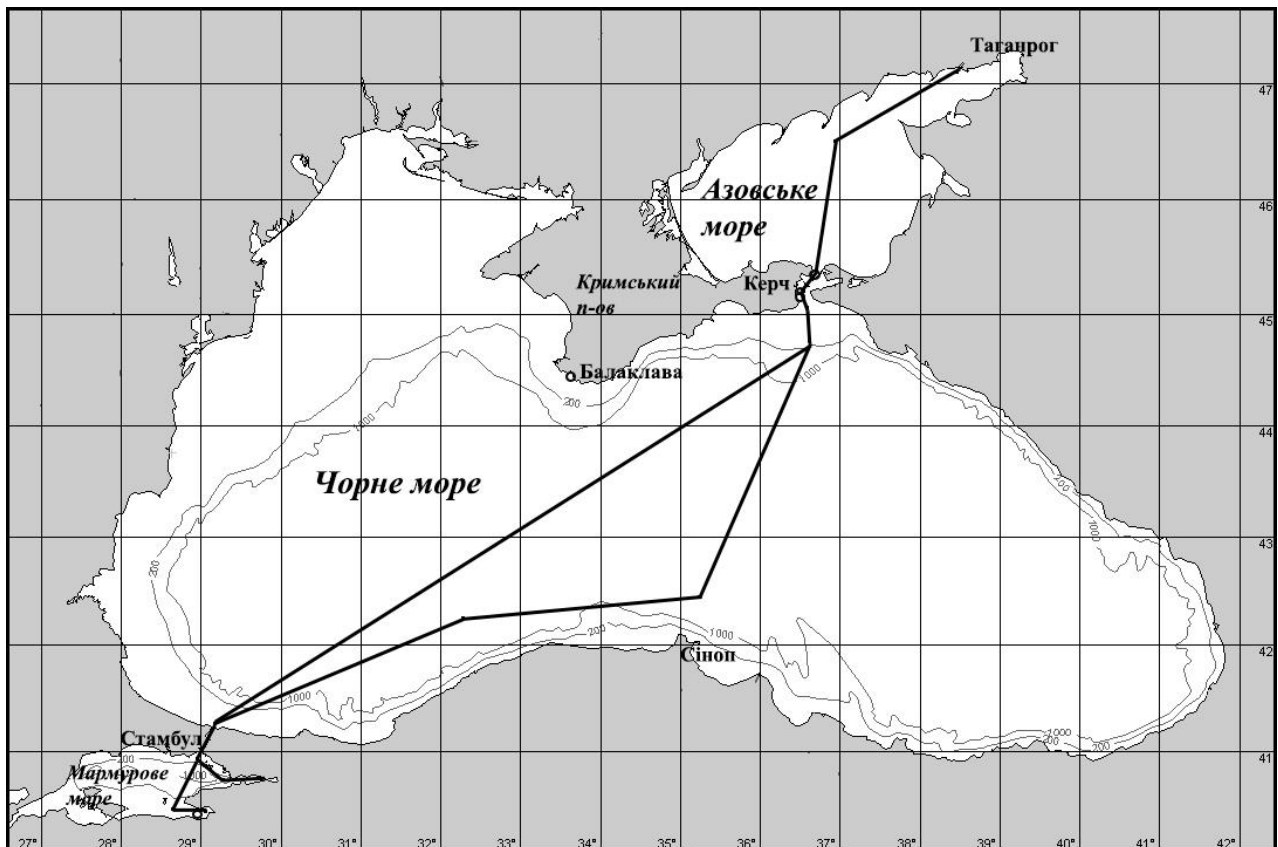


Рис. 3.15. Зустрічальність афалін у Чорному морі взимку 2012-2013 років.

3.2.2. Чисельність прибережних локальних угруповань афалін

Оцінка чисельності за методом «мічення і повторних виловів» за допомогою повторної фотоідентифікації. Судак. Для оцінки чисельності судацького локального угруповання було проаналізовано 1100 фотографій, зроблених в 2011-2012 роках (Gladilina and Gol'din, 2016). Ідентифіковано і

занесено в каталог плавці 43 дельфінів, у тому числі 39 (91%) були класифіковані як примітні («марковані», Marked). Більшість маркованих тварин, 32, спостерігалися тільки один раз за вказаний період. Чотири особини фіксувалися нами повторно впродовж двох років, а три афаліни в межах тільки одного року.

Крива кількості ідентифікованих особин впродовж даного періоду підійшла до асимптотичного значення (рис. 3.16), що дозволяє припустити достатнє охоплення популяції (Williams et al., 1993).

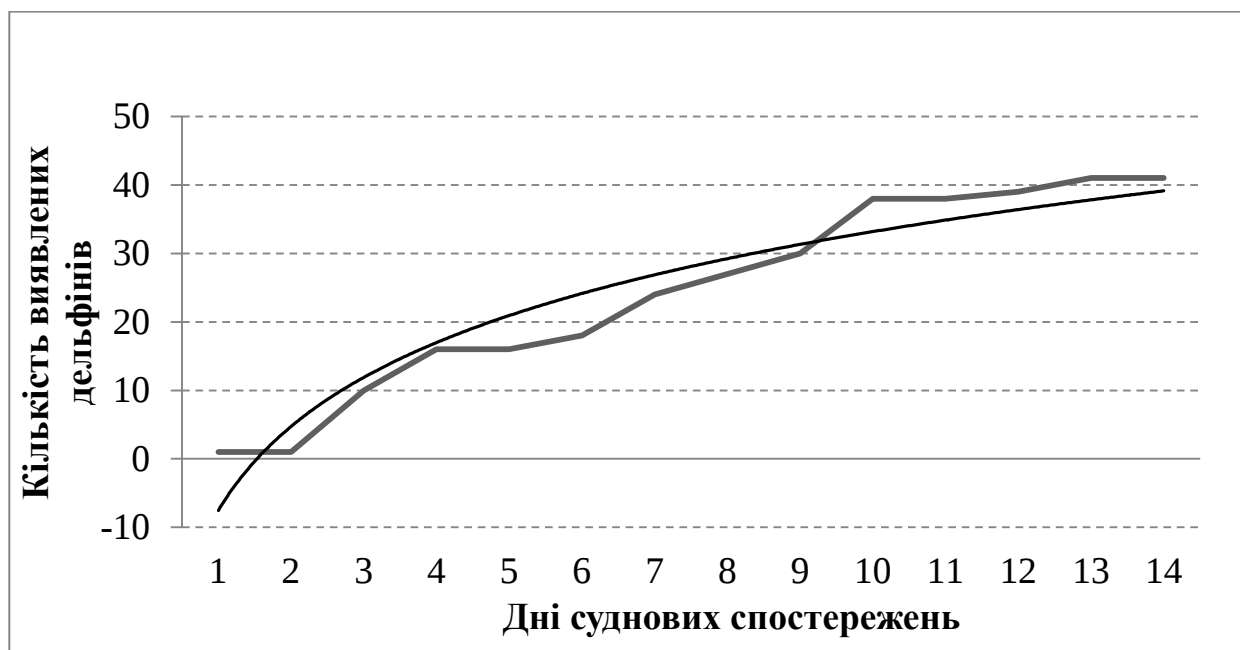


Рис. 3.16. Крива збільшення числа виявлених дельфінів в ході дослідження в акваторії Судака (2011-2012 рр.).

Розрахунок чисельності методом мічення і повторних виловів з використанням моделі Чепмена (додаток Г.1) дав такий результат: 98 (SD = 31) «маркованих» особин. Середня частка «маркованих» особин в акваторії Судака (середньозважена) склала 15,7%. Таким чином, загальна чисельність локального угруповання афалін у водах Судака в 2011-2012 роках налічувала 621 (SD = 198) особину.

Балаклава. Для оцінки чисельності локальної популяції в акваторії Балаклави було проаналізовано близько 1900 фотографій за 2013-2014 роки. Ідентифіковано і внесено в каталог 69 дельфінів, зокрема, 49 з них (71%) були

класифіковані як примітні («марковані») (Gladilina and Gol'din, 2016). З них три особини були зареєстровані по одному разу в обидва роки, одна особина була відмічена тричі в 2013 році і сім особин спостерігалися нами повторно тільки в межах одного року.

Розрахунок чисельності методом мічення і повторних виловів дав такий результат: 169 (SD = 64) «маркованих» особин. Середня частка «маркованих» особин в акваторії Балаклави в 2013-2014 роках склала 25,3%. Таким чином, загальна чисельність локального угруповання афалін у водах Балаклави за вказаний період становила 668 (SD = 253) особин. Враховуючи, що крива кількості виявлених дельфінів в залежності від тривалості спостережень не досягла асимптотичного рівня (рис. 3.17), вказане значення чисельності, ймовірно, є заниженим.

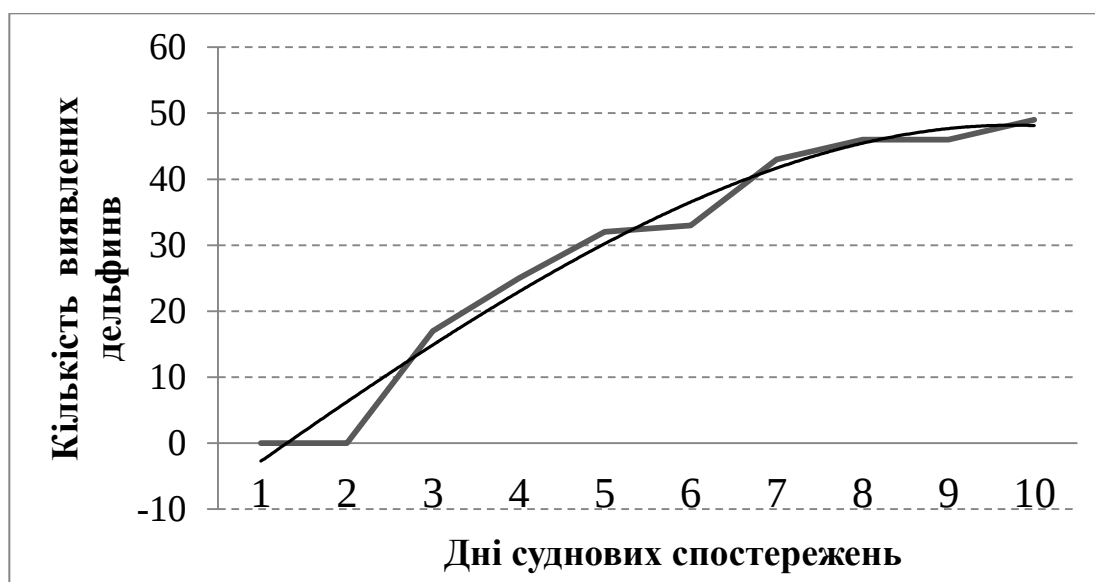


Рис. 3.17. Крива збільшення кількості виявлених дельфінів в залежності від тривалості спостережень в ході дослідження в акваторії Балаклави (2013-2014 рр.).

Джарилгач. Для оцінки чисельності локальної популяції влітку в Каркінітській затоці в акваторії острова Джарилгач було проаналізовано біля 1600 фотографій, зроблених в літні сезони 2016-2017 років. Ідентифіковано і внесено в каталог 25 дельфінів, у тому числі 16 (64%) були класифіковані як

примітні («марковані»). З них 5 особин ми спостерігали в обидва роки, 11 особин були відмічені тільки в межах одного року.

Розрахунок чисельності з використанням моделі Чепмена показав такий результат: 21 (SD = 4) «маркованих» особин. Середня частка «маркованих» особин в акваторії Джарилгача склала 47,5%. Таким чином, загальна чисельність локального угруповання афалін у водах Каркінітської затоки в районі острова Джарилгач за вказаний період була 44 (SD = 7) особини. На точність цієї оцінки вказує і те, що крива збільшення числа ідентифікованих особин протягом спостережень фактично досягла асимптотичного рівня (рис. 3.18).



Рис. 3.18. Крива збільшення числа дельфінів в залежності від тривалості спостережень в акваторії острова Джарилгач (2016-2017 рр.).

Линійно-транссектний облік: розрахунок щільності розподілу і чисельності. Судак. В результаті ЛТО обліковано 23 афаліни в 14 реєстраціях. Середній розмір групи був 1,6 особини, медіана – 1. Середня щільність в обстеженій акваторії склала 4,3 афаліни на квадратний кілометр (95% CI = 1,6 – 11,2; CV = 48%) (табл. 3.10). Таким чином, мінімальна розрахована чисельність без поправки на ймовірність виявлення, $g(0)$, склала 604 дельфіни

(95% CI = 231 – 1570) (Gladilina and Gol'din, 2016). Змін в поведінці тварин внаслідок діяльності спостерігачів не виявлено.

Зустрічність груп афалін в акваторії Судака була 0,26 на км (CV= 17%). Афаліни тяжіли до смуги в певному діапазоні глибин: 72% зустрічей і 74% особин були зареєстровані на відстані 2–6 км від берега у водах з глибинами 45–60 м (рис. 3.19).

Таблиця 3.10

Результати оцінки чисельності афалін за даними лінійно-трансектних обліків в акваторії Судака (2012 рік) і в північній частині Каркінітської затоки біля острова Джарилгач (2017 рік)

(райони: Судак (С), Каркінітська затока (К); число виявлених груп (n), оцінка (Est.) зустрічності груп (ER, груп/км), середній розмір групи (CS), ширина смуги спостереження (ESW/EDR), щільність (D, особин/км²), чисельність (N), 95% довірчий інтервал оцінки чисельності (95% CI), коефіцієнт варіації у % (CV), щільність груп (DS, груп/км²), критерій Акаїке (AIC))

Рік	Район	n	ER		CS		ESW/ EDR		D		N				DS		AIC
			Est.	CV, %	Est.	CV, %	Est.	CV, %	Est.	CV, %	Est.	CV, %	95% CI of N		Est.	CV, %	
2012	С	14	0,26	17	1,6	22	52	41	4,31	48	604	48	231	1570	2,5	45	133,42
2017	К	7	0,14	64	1,4	14	470	37	0,22	75	31	75	7	137	0,15	74	88,93

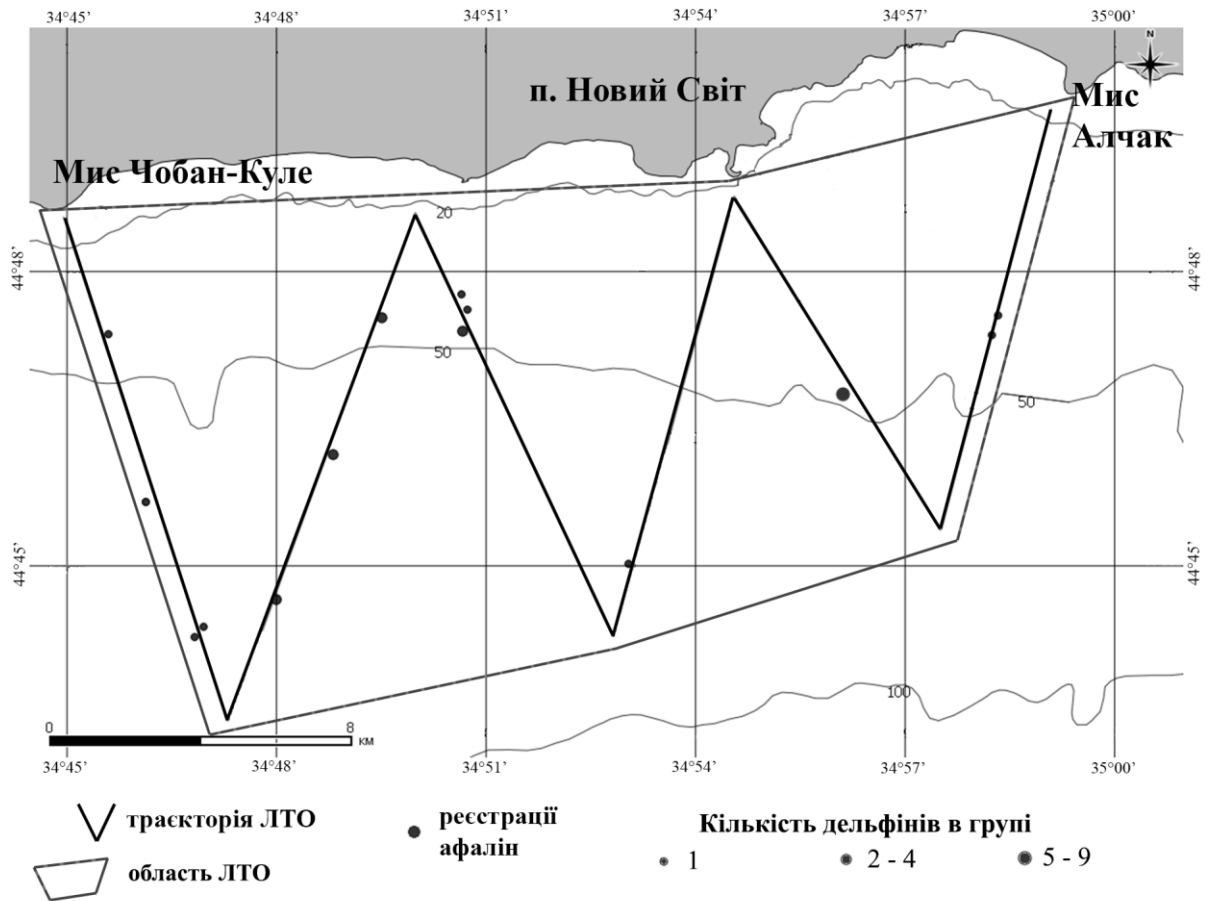


Рис. 3.19. Реєстрації афалін в акваторії Судака в 2012 році в ході суднового ЛТО.

Джарилгач. При ЛТО відмічені 7 реєстрацій, всього 11 особин, поодинці і попарно, всі в Каркінітській затоці на відстані 3–7 км на південь від острова Джарилгач (рис. 3.20). Середній розмір групи – 1,43 особини, медіана – 2 особини. В Джарилгацькій затоці під час ЛТО афалін не спостерігали. Виняток становить поодинок афаліна на північ від краю острова, виявлена при поверненні з маршруту ЛТО 28 червня 2017 р. (Gladilina et al., 2017)

Зустрічність груп афалін в акваторії Каркінітської затоки була 0,14 на км (CV=64%) (табл. 3.10). Таким чином, мінімальна розрахована чисельність без поправки на ймовірність виявлення, $g(0)$, склала 31 афаліну (95% CI = 7 – 137). Через мале число спостережень оцінки щільності і чисельності подані з низькою точністю. Проте їх близькість до оцінки, отриманої шляхом аналізу зустрічності фотоідентифікованих тварин (див. вище), показує, що загальна

чисельність афалін в акваторії острова Джарилгач не перевищує декількох десятків тварин.

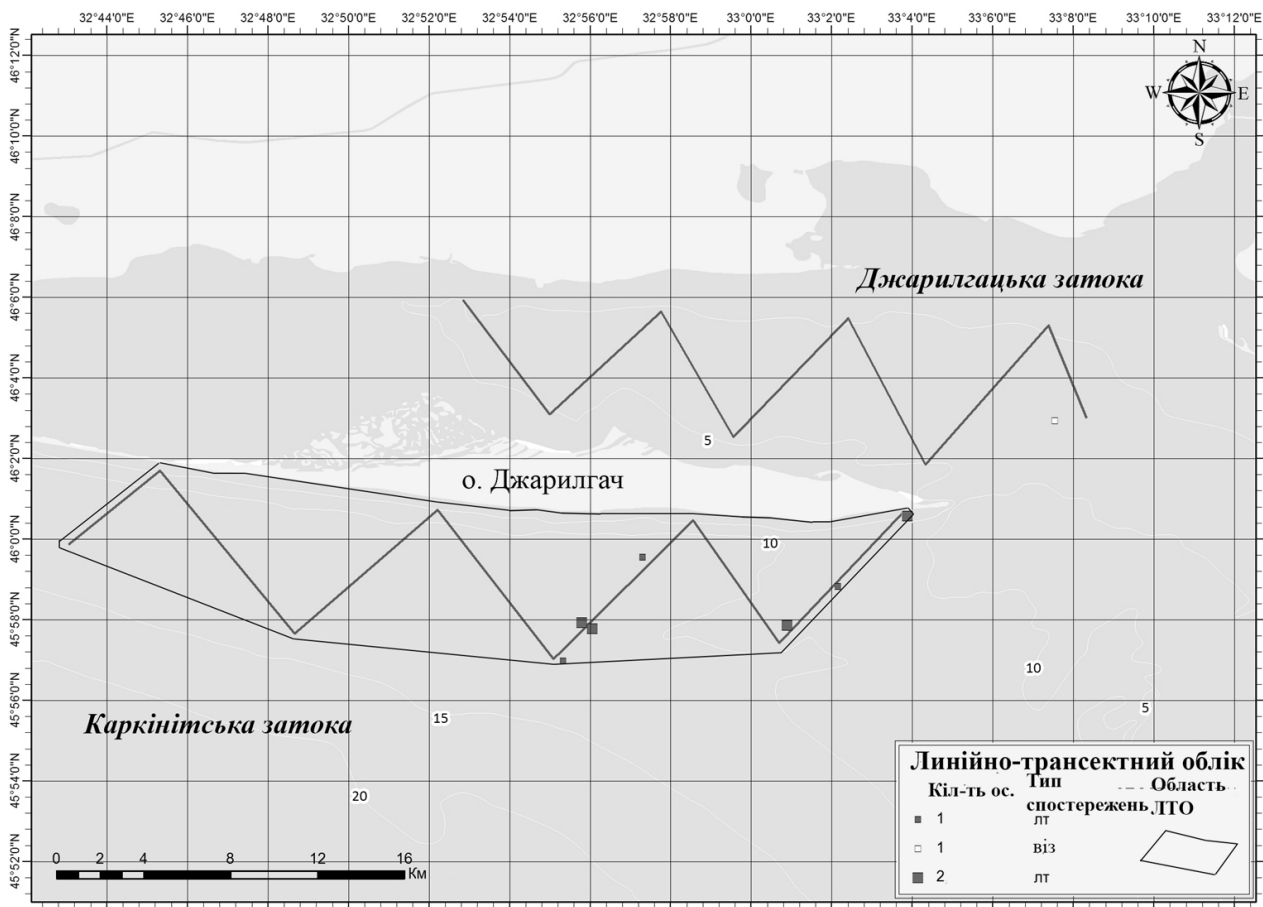


Рис. 3.20. Реєстрації афалін в акваторії острова Джарилгач в 2017 році в ході суднового ЛТО.

Таким чином, чисельність локальних угруповань афалін і за даними фотоідентифікації в трьох районах, і за даними лінійно-трансектних обліків у водах Судака і Джарилгача розрізняється на порядок: чисельність різних угруповань може складати від кількох десятків до кількох сотень особин.

3.2.3. Структура прибережних локальних угруповань під час полювання

Берегові спостереження. У Балаклаві в 2011-2013 роках зроблено 11 реєстрацій афалін. Усі реєстрації були пов'язані з кормовою поведінкою.

Кількість дельфінів в групі варіювала від 2 до 20 особин з медіанним значенням 5 особин (табл. 3.11).

Таблиця 3.11.

Дані берегових і суднових спостережень за афалінами в прибережних водах північної частини Чорного моря в 2008-2014 і 2016-2017 роках (реєстрації афалін тільки під час кормової поведінки)

Район	Днів	Груп	Характеристика груп під час кормової поведінки						
			Min	Max	Медіана	25%	75%	Mean	SD
Придунайський (судно) (2017)	3	10	1	7	4	2,8	5,3	3,9	1,8
Джарилгач (судно) (2016-2017)	11	45	1	6	2	1	2,5	2,2	1,5
Групи з дитинчатами		12	1	6	3,5	2	5,8	3,5	1,9
Балаклава (берег) (2011-2013)	16	11	2	20	5	3	8	7,5	6,4
Балаклава (судно) (2011-2014)	19	38	1	60	6	2,8	15	11,2	13,9
Групи з дитинчатами		27	1	60	7	4	21	14,5	15,3
Судак (судно)(2011-2014)	15	38	1	60	6	3	15	11,6	13,8
Групи з дитинчатами		19	2	60	10	6	20	17,4	16,5
Карадаг (берег) (2008-2010)	177	113	1	13	2	1	3	2,6	2,0
Карадаг (судно) (2010-2012)	16	31	1	6	2	1	2	2,0	1,1
Опук (берег) (2010-2013)	18	11	1	7	3	2	6	3,6	2,2

У прибережних водах Карадагу в 2008-2010 роках зареєстровані 160 груп, 113 з них було виявлено під час кормової поведінки (Гладилина, 2012(а)) (табл. 3.11). Число тварин в групі варіювало від 1 до 13 дельфінів, медіана – 2 особини.

Біля мису Опук в 2010-2013 рр. зроблено 13 реєстрацій, з них кормова поведінка була характерна для 11 груп. Кількість особин в групі варіювала від 1 до 7 особин з медіанним значенням 3 особини (табл. 3.11).

Суднові спостереження. Придунайський район. У травні 2017 року під час суднових спостережень зареєстровані 12 груп афалін, для 10 з них була характерна кормова поведінка. Склад груп варіював від 1 до 7 особин з медіанним значенням 4 особини: поодинокі афаліни спостерігалися одного разу (10%), 2-4 особини в 60% випадків, 5-7 афалін в цьому районі відмічені в 30% реєстрацій (табл. 3.11, рис. 3.21).

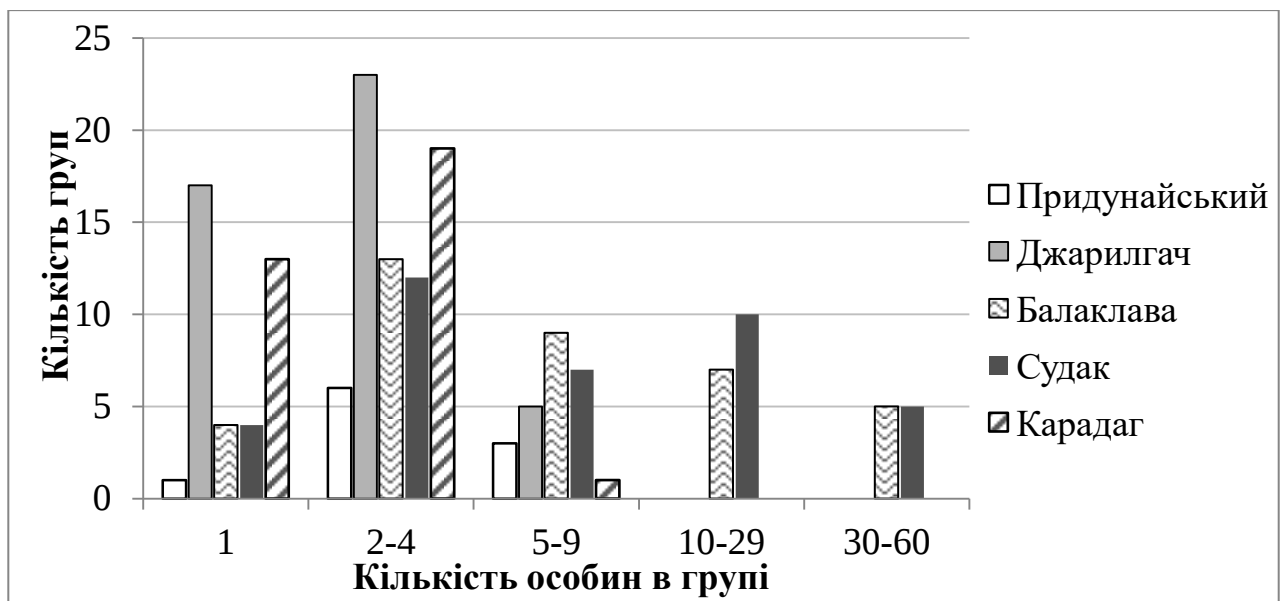


Рис. 3.21. Співвідношення різних за кількістю груп при кооперації під час живлення залежно від району досліджень (суднові спостереження)

Джарилгач. У літній період 2016 і 2017 років зареєстровані 52 групи афалін, з них 45 реєстрацій з кормовою поведінкою. Кількість тварин в групі варіювала від 1 до 6 з медіанним значенням 2 особини: одиночні тварини

спостерігалися в 38% реєстрацій, групи в 2-4 особини спостерігалися в 51% випадків, тільки 11% груп нараховували 5-6 особин (табл. 3.11, рис. 3.21). Молоді тварини в акваторії острова Джарилгач спостерігалися нами в 12 реєстраціях (27%). Розмір груп афалін з молодими тваринами при кооперації під час живлення варіював від 2 до 6 особин.

Балаклава. За час досліджень відмічені 54 реєстрації (рис. 3.22), з них 38 реєстрацій пов'язані з кормовою поведінкою. Кількість дельфінів в групі варіювала від 1 до 60 особин з медіанним значенням 6 особин: одиничні афаліни відмічені в 11% реєстрацій, 2-4 особини в 34%, 5-9 особин в 24%, 10-29 особин в 18%, 30-60 особин в 13% реєстрацій (табл. 3.11, рис. 3.21). Дитинчата різного віку, включно з новонародженими, спостерігалися в 27 реєстраціях (71%). Кількість афалін в групах з дитинчатами варіювала від 1 особини (поодинокі молода особина) до 60.

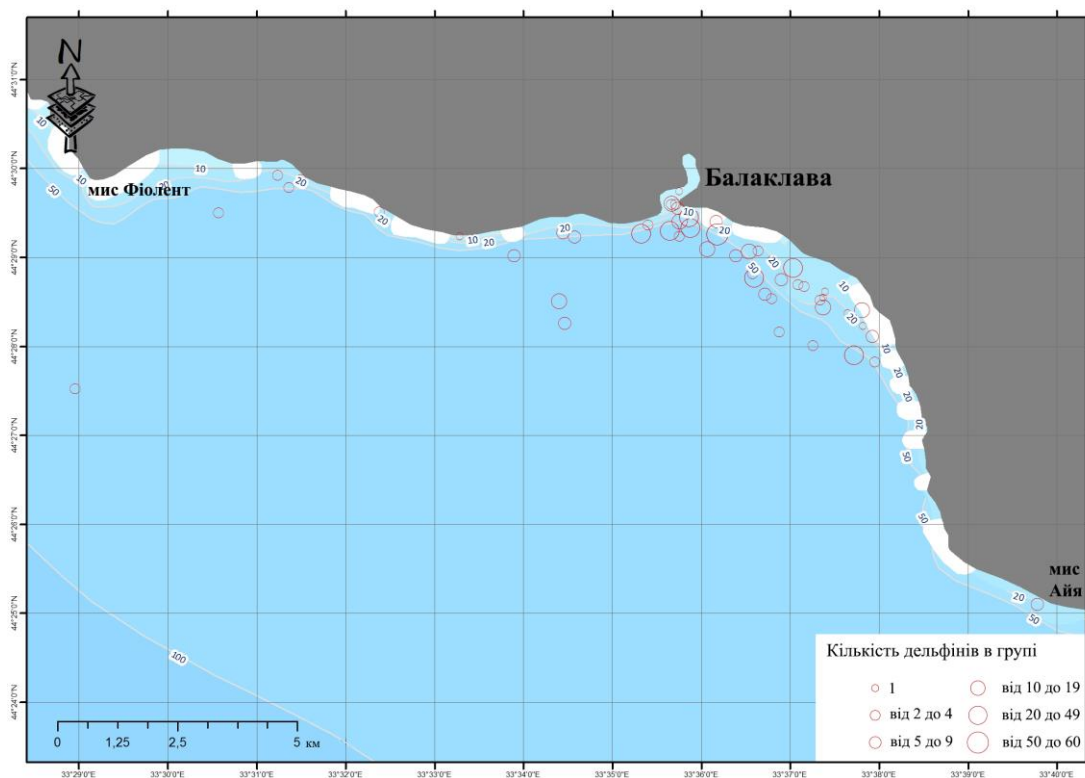


Рис. 3.22. Реєстрації афалін в прибережних водах Балаклави (2011-2014 рр.)

Судак. Всього відмічені 38 реєстрацій груп (рис. 3.23), усі вони були пов'язані з кормовою поведінкою. Кількість дельфінів в групі варіювала від 1

до 60 особин з медіанним значенням 6: одиничні особини склали 10% реєстрацій, 2-4 особини – 31%, 5-9 особин – 18%, 10-29 особин – 28% і 30-60 особин склали 13% реєстрацій (табл. 3.11, рис. 3.21). Групи з дитинчатами різних вікових категорій, включно з новонародженими, склали 49% зустрічей. Кількість дельфінів в групах з дитинчатами варіювала від 2 до 60 особин.

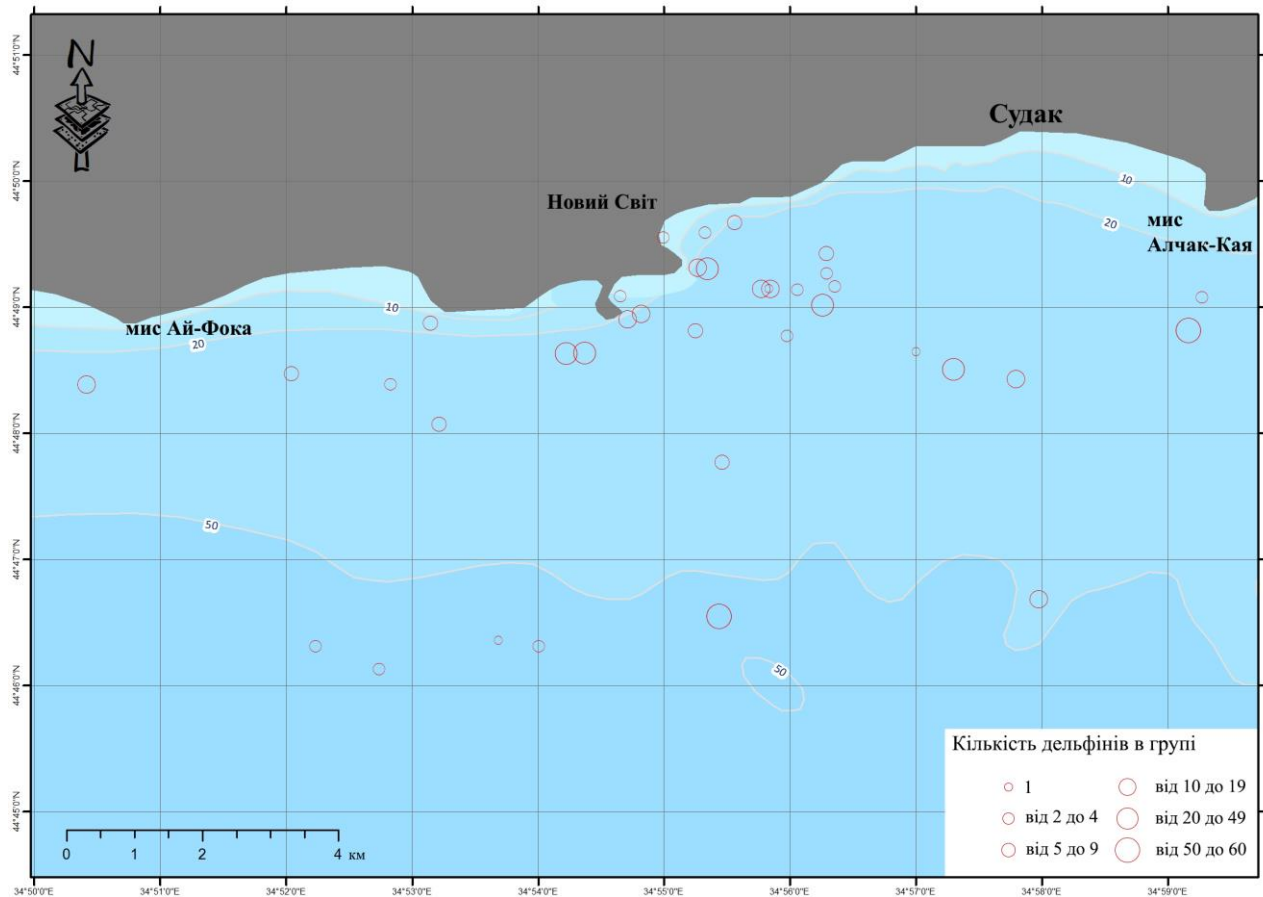


Рис. 3.23. Реєстрації афалін в прибережних водах Судака (2011-2014 рр.)

Карадаг. У прибережних водах Карадагу зареєстровані 42 групи афалін (рис. 3.24), кормова поведінка відмічена для 31 з них. Кількість дельфінів в групі варіювала від 1 до 6 особин з медіанним значенням 2 особини: поодинокі афаліни відмічені в 39% реєстрацій, 2-4 особин в 58%, групи з 5-9 особин спостерігалися тільки в 3% реєстрацій (табл. 3.11, рис. 3.21).

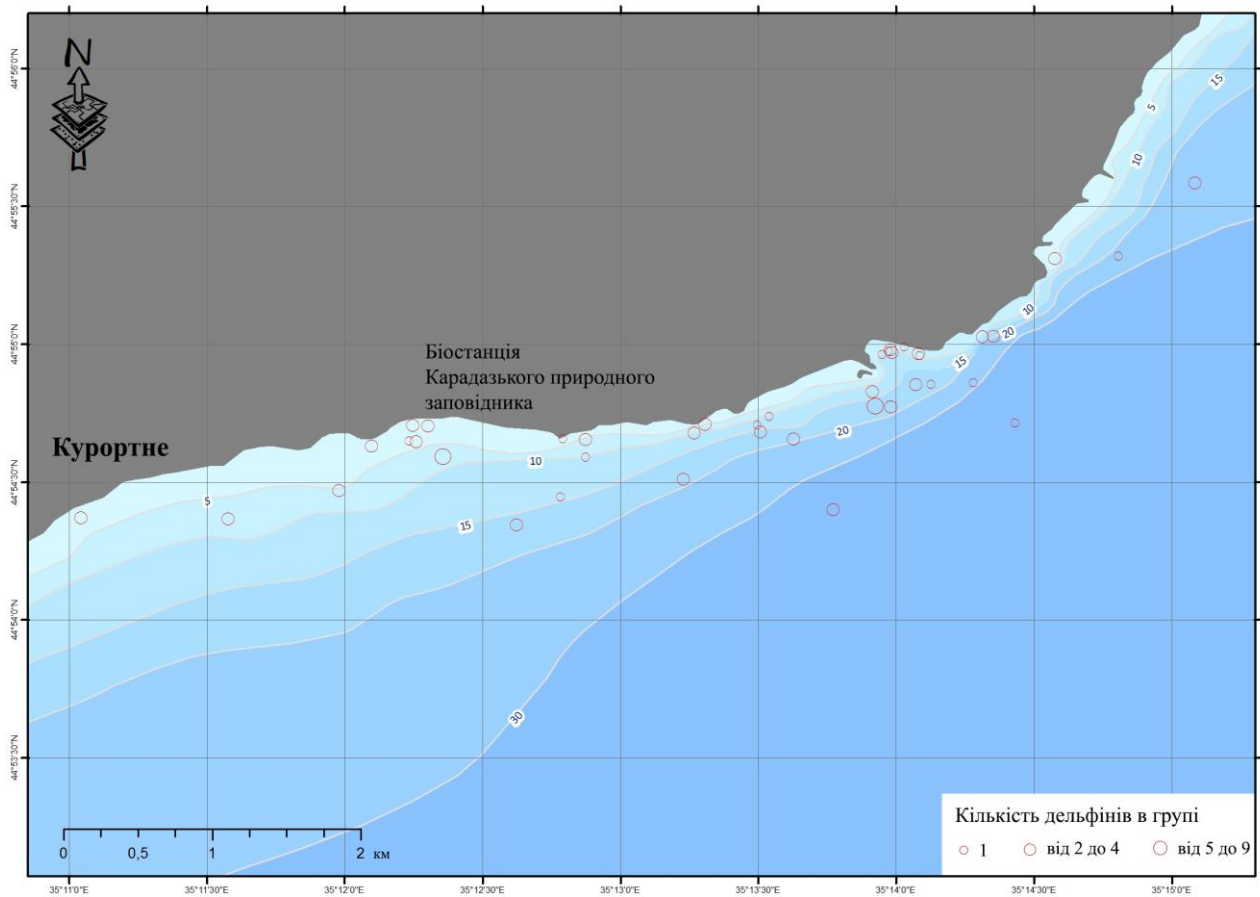


Рис. 3.24. Реєстрації афалін в прибережних водах Карадазького природного заповідника (2010-2012 рр.)

Мітки на тілі афалін: пошкодження поверхні тіла і частково біле забарвлення. За фотографіями ідентифікованих афалін проаналізовано співвідношення тварин з різною мірою пошкодження (численних рубців) у водах Балаклави і Судака. В результаті отримані дані про частку тварин з малою, середньою і сильною інтенсивністю ушкоджень (рис. 3.25).

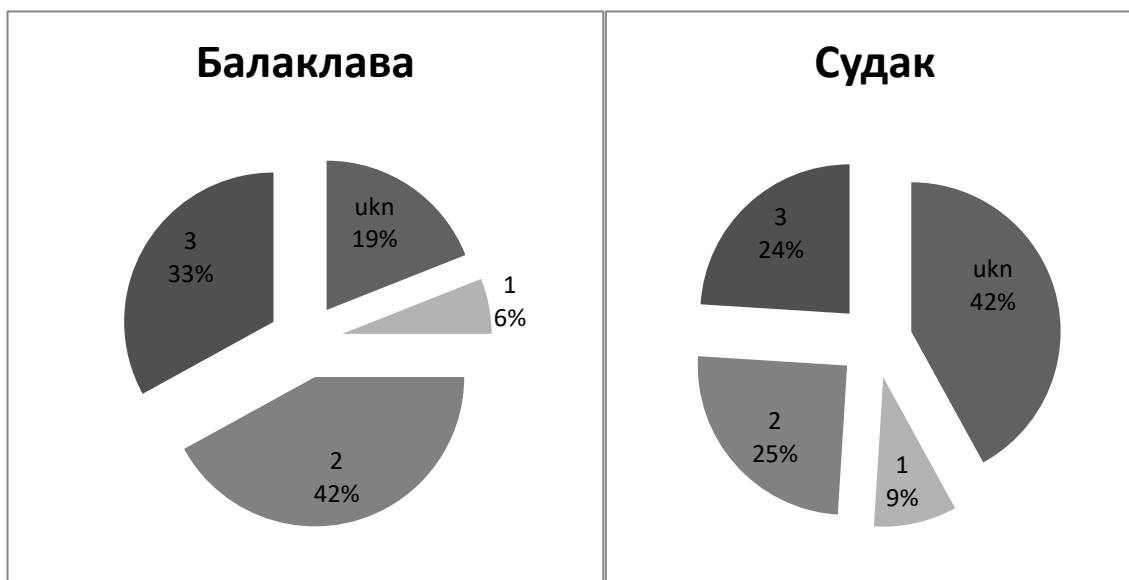


Рис. 3.25. Співвідношення часток особин з різною інтенсивністю пошкодження поверхні тіла залежно від району досліджень (ukn – інтенсивність ушкодження не ясна, 1 – ушкоджень мало, 2 – інтенсивність середня, 3 – інтенсивність сильна) (за даними суднових спостережень).

У Балаклаві з 98 ідентифікованих афалін, відомих з цього регіону, 6 особин (6%) мали слабо виражені ушкодження, 32 особини (33%) – сильно виражені ушкодження на тілі від зубів інших дельфінів; у Судаку з відомих 71 особини – 6 (9%) і 17 афалін (24%) відповідно. За критерієм Манна – Вітні частка афалін зі слідами ушкоджень у Балаклаві була достовірно вища, ніж в Судаку ($p = 0,016$).

Майже у всіх районах наших та спільних досліджень нами зареєстровані афаліни з частково білим забарвленням у вигляді невеликих ділянок білої шкіри різних розмірів на тілі дельфінів, зазвичай на спинному плавці, в ділянці спини або хвостового стебла, аж до повністю білої афаліни (рис. 3.26). Частка дельфінів з ділянками білої шкіри в різних районах досліджень сильно варіювала. Кількість таких тварини були: в придунайському районі – одна особина (не увійшла в каталог спинних плавців), в водах Джарилгача – одна особина, в водах Балаклави – дев'ять особин, в водах Судака – одинадцять особин (в тому числі одна повністю біла), Опука – три особини, в акваторії

Сочі – п'ять особин. В Таманській затоці та водах Геленджика афалін з частково білим забарвленням не виявлено.



Рис. 3.26. Зовнішній вигляд афалін з частково білим забарвленням, зокрема і одна повністю біла особина.

Оцінка індивідуальних зв'язків – спільної зустрічності особин при кооперації під час живлення.

В акваторії Судака (рис. 3.27) майже всі афаліни виявилися об'єднаними в єдину мережу: практично в кожній з побачених нами груп були особини, яких ми бачили також у складі інших груп (Гладилина, 2014). Отже, ці афаліни

ставали з'єднувальними ланками між декількома групами. Тільки дві групи (з двох і з чотирьох особин) з 19 залишилися відокремленими. Більшість особин, що зустрілись нам попарно, спостерігалися разом тільки по одному разу (рожеві тонкі лінії на рис. 3.27), проте деякі пари були зареєстровані разом по два рази (сині лінії середньої товщини на рис. 3.27), а дві пари – по три рази (чорні найтовщі лінії на рис. 3.27) : 024-09W + 029-09S, яких ми спостерігали разом в 2009, 2011 і 2012 роках, а також 013-09S + 064-12W – влітку 2012 року.

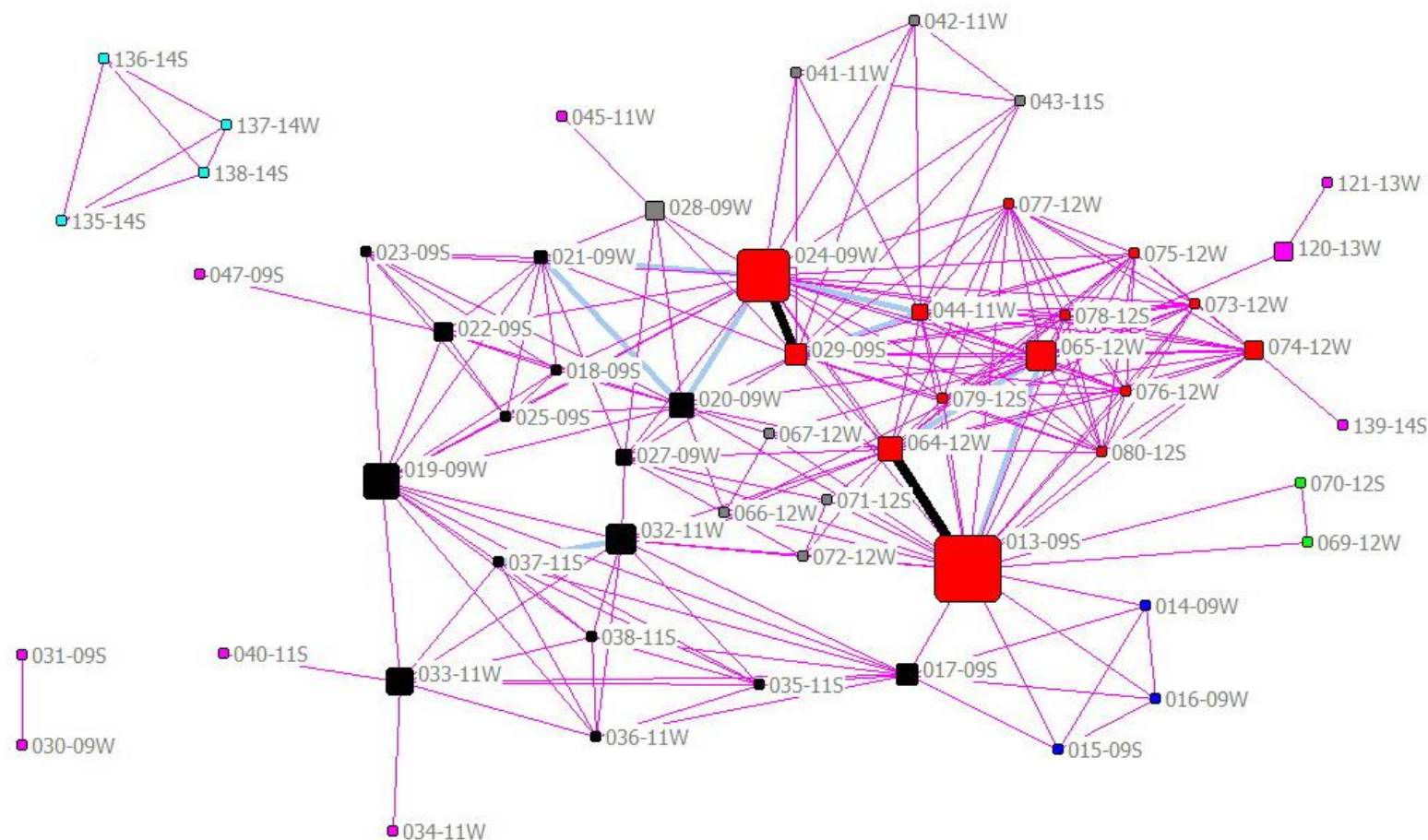


Рис. 3.27. Мережа взаємних зв'язків афалін при кооперації під час живлення в акваторії Судака (кольорами позначена належність особин до різних ядер з урахуванням аналізу K-core; рожевими лініями з'єднані особин, що спостерігалися спільно 1 раз, блакитні – 2 рази, чорні – 3 рази; розмір квадратів залежить від значень «посередництва»).

За аналізом K-core виділено сім ядер, які на рис. 3.27 відображені різними кольорами. Розподіл був зроблений за кількістю зв'язків кожної особини, від 1 (рожеві квадрати) до 13 (червоні). Додатково структура мережі проаналізована за показником «посередництва» (betweenness) для кожної особини. Значення цього показника більше 0 мають 17 афалін із 55, з максимальним значенням у особин 013-09S (615) і 024-09W (449) (додаток Д.1).

У мережі взаємозв'язків афалін з акваторії Балаклави (рис. 3.28) 56% ідентифікованих «маркованих» тварин об'єднані в мережу (35 особин), а решта є самостійними одиницями, які відповідають окремим групам, в яких афалін спостерігали тільки в такому складі і серед яких не виявилось дельфінів з інших груп (Гладилина, 2014). Пари, які зареєстровані спільно один раз, на рис. 3.22 з'єднані тонкою рожевою лінією, двічі – блакитної середньої товщини, тричі – чорною найтовщою лінією (тварини 103-13W і 110-13W в травні 2013 року). Пару 105-13W + 108-13S у складі однієї групи спостерігали в 2013 і 2014 роках.

За аналізом K-core виділені 7 категорій за числом зв'язків між парами: від 1 (сірі квадрати) до 9 (лимонні). За показником «посередництва» (betweenness) відмінне від нуля значення мають 9 особин з 63, з максимальними значеннями були тварини 087-13S (606) і 103-13W (578) (додаток Д.1).

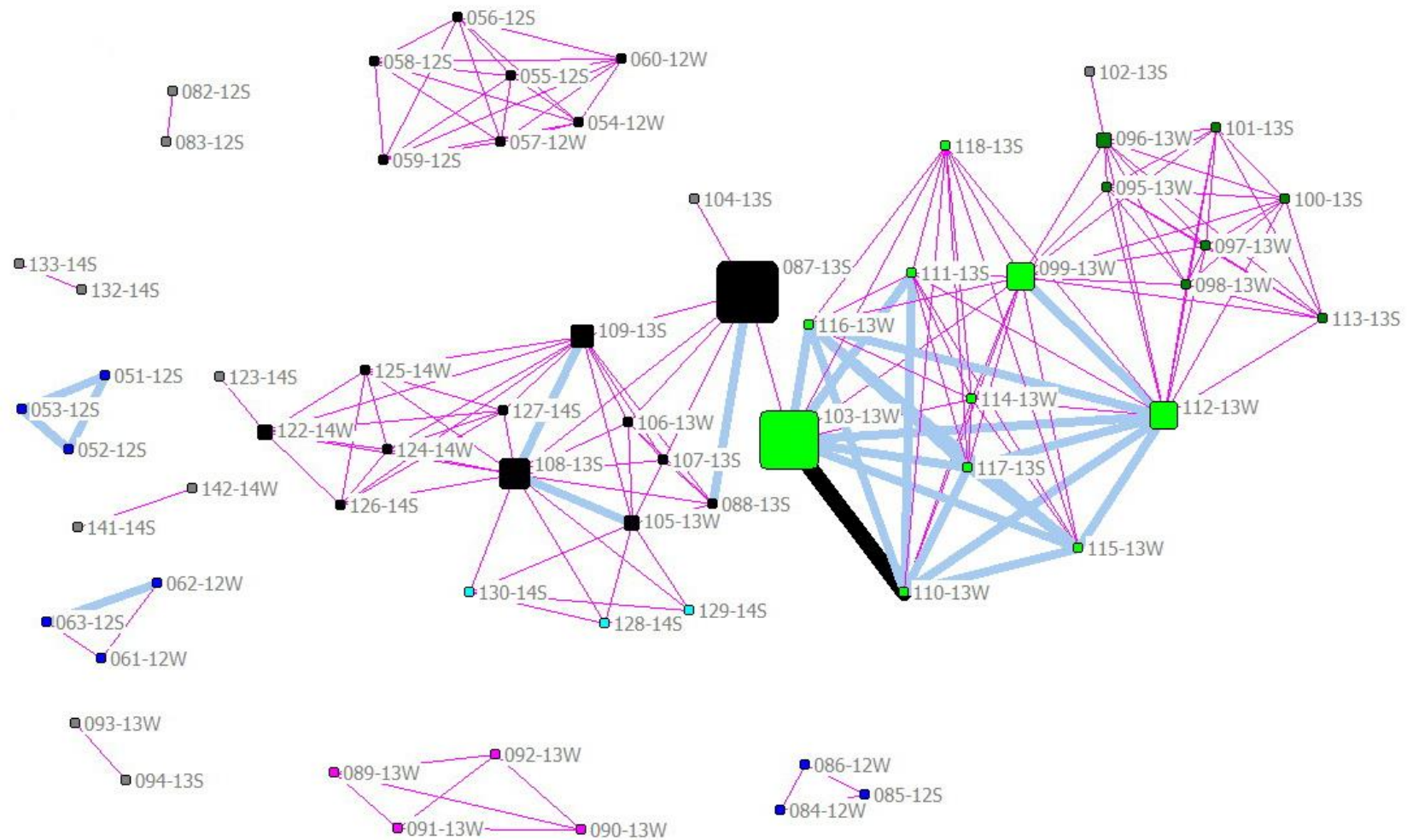


Рис. 3.28. Мережа взаємних зв'язків афалін при кооперації під час живлення в акваторії Балаклави (кольорами позначена належність особин до різних ядер з урахуванням аналізу K-core; рожевими лініями з'єднані особин, що спостерігалися спільно 1 раз, блакитні – 2 рази, чорні – 3 рази; розмір квадратів залежить від значень «посередництва»).

У мережі взаємозв'язків афалін з акваторії острова Джарилгач усі особини об'єднані в єдину мережу (рис. 3.29). Пари тварин, яких ми спостерігали одного разу, з'єднані рожевою лінією, зустрінуті спільно двічі – блакитною лінією, тричі – чорною, а одна пара була зареєстрована нами п'ять разів в обидва літні сезони (дельфіни 003-16S і 004-16S).

За кількістю зв'язків (аналіз K-core) виділяється 4 ядра: від 2 (чорні квадрати) до 5 (сині). За показником «посередництва» (betweenness) значення відмінне від нуля мають 6 особин з 12, з максимальними значеннями у дельфінів 006-16S (43) та 005-16S (36) (додаток Д.1).

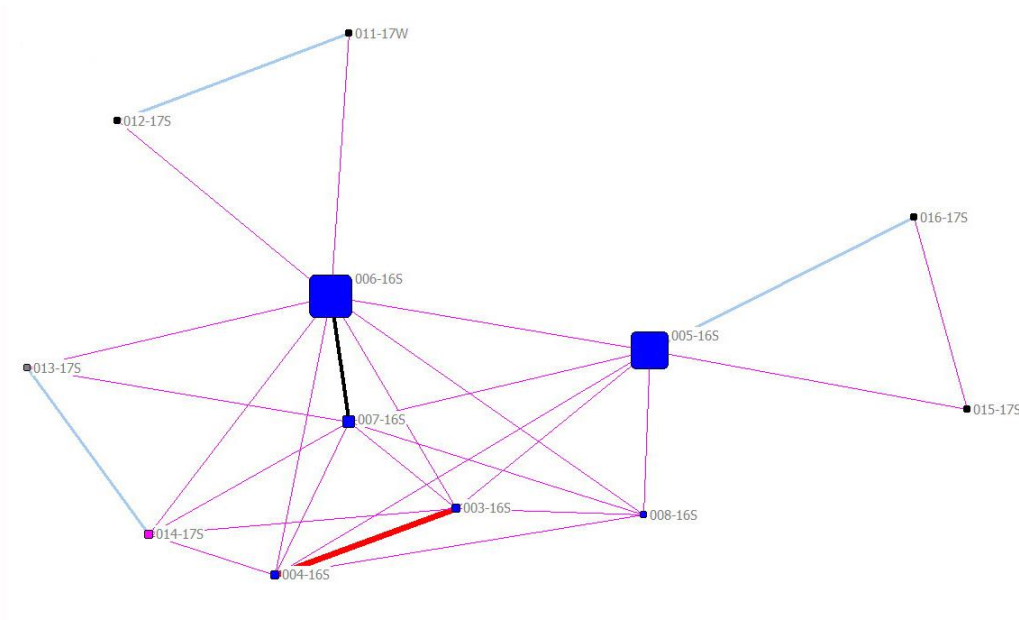


Рис. 3.29. Мережа взаємозв'язків афалін при кооперації під час живлення в акваторії острова Джарилгач (кольорами позначена належність особин до різних ядер з урахуванням аналізу K-core; рожевою лінією з'єднані особини, що спостерігалися спільно один раз, блакитною – двічі, чорною – тричі, червоною – п'ять разів; розмір квадратів залежить від значень «посередництва»).

У табл. 3.12. представлені основні статистичні характеристики мережі взаємозв'язків за кожним з районів. В акваторії Судака мережа з 55 афалін має 446 зв'язків (ребер графа), у Балаклаві мережа з 63 афалін має 348 зв'язків, а в

акваторії острова Джарилгач 12 афалін утворюють мережу з 56 зв'язками (в цьому підрахунку повторні зустрічі пар не враховуються). Коефіцієнт асоціації (HWI) в усіх районах схожий: значення в діапазоні від 0,06 в акваторії Балаклави до 0,09 у водах Джарилгача. Середня найкоротша відстань в мережі зв'язків особин судацького угруповання достовірно більша (2,2) за це значення у мережах балаклавського та джарилгачького угруповань (по 1,6) (за критерієм Ст'юдента $p < 0,001$). Також для угруповання афалін з вод Балаклави характерна менша компактність (0,15), ніж для угруповань з вод Судака і Джарилгача, для яких ці значення становлять по 0,38.

Таблиця 3.12.

Статистичні показники мережі індивідуальних зв'язків афалін в судацькому, балаклавському і джарилгачькому угрупованнях

Характеристики	Судак	Балаклава	Джарилгач
Кількість вершин графа (особин)	55	63	12
Кількість ребер графа (індивідуальних зв'язків)	446	348	56
Коефіцієнт асоціації (HWI)	0,08	0,06	0,09
SD	0,06	0,04	0,07
Середня найкоротша відстань між вершинами в мережі	2,2	1,6	1,6
SD	0,4	0,5	0,3
Коефіцієнт компактності	0,38	0,15	0,38

3.3. Етолого-екологічні аспекти присутності афалін в прибережній акваторії Чорного моря

3.3.1. Співвідношення форм поведінки афалін при наближенні до берега

Під час проведення цілорічних берегових спостережень в акваторії Карадазького природного заповідника в 2010 році отримані дані зі співвідношення різних типів поведінки афалін в прибережних водах. Всього зареєстровані 135 поведінкових актів п'яти типів (за: Белькович и др., 1978, див. також розділ 2): кормова поведінка відмічена в 84 випадках (61% реєстрацій), переміщення – 41 реєстрацій (30%), ігрове, навчальне і відпочинок – 12 реєстрацій (9%) (Гладилина, 2012(а)) (рис. 3.30). У кормовій поведінці виділяли два етапи: пошук і упіймання риби. Під час пошуку рух афалін відносно спокійний, з різними за тривалістю дихальними циклами (від декількох секунд до 3-5 хвилин), траєкторія руху може повторювати вигини берегової лінії. Етап упіймання риби відрізняється від пошуку швидшими, стрімкішими рухами, що часто супроводжуються бурхливими сплесками (рис. 3.31), скоординованістю групи. Іноді можна побачити рибу, яка вистрибує над поверхнею води, а на поверхні – скупчення птахів (мартинів, бакланів), що живляться. Ігрова поведінка спостерігалась у вигляді гри дорослих особин між собою, гри дитинчат з дорослими тваринами, в супроводі афалінами катерів. Переміщення реєструвалися на короткі відстані (в межах 1 км) і довші дистанції; перший тип часто пов'язаний з кормовою поведінкою. В групах з дитинчатами двічі спостерігалася навчальна поведінка. Відпочивали афаліни після полювання або між полюваннями: переміщалися повільно, компактною групою, досить часто показувались на поверхні.



Рис. 3.30. Розподіл частот різних типів поведінки афалін в прибережних водах Карадазького природного заповідника.



Рис. 3.31. Упіймання риби афаліною в акваторії біля о. Джарилгач. Дії тварини активні, використовуються різні прийоми полювання.

Кормова поведінка. Полювання реєстрували як індивідуальне (25% реєстрацій), так і групове (групами від 2 до 13 особин) (рис. 3.32, табл. 3.13). Медіана кількості тварин у групі склала 2 особини.

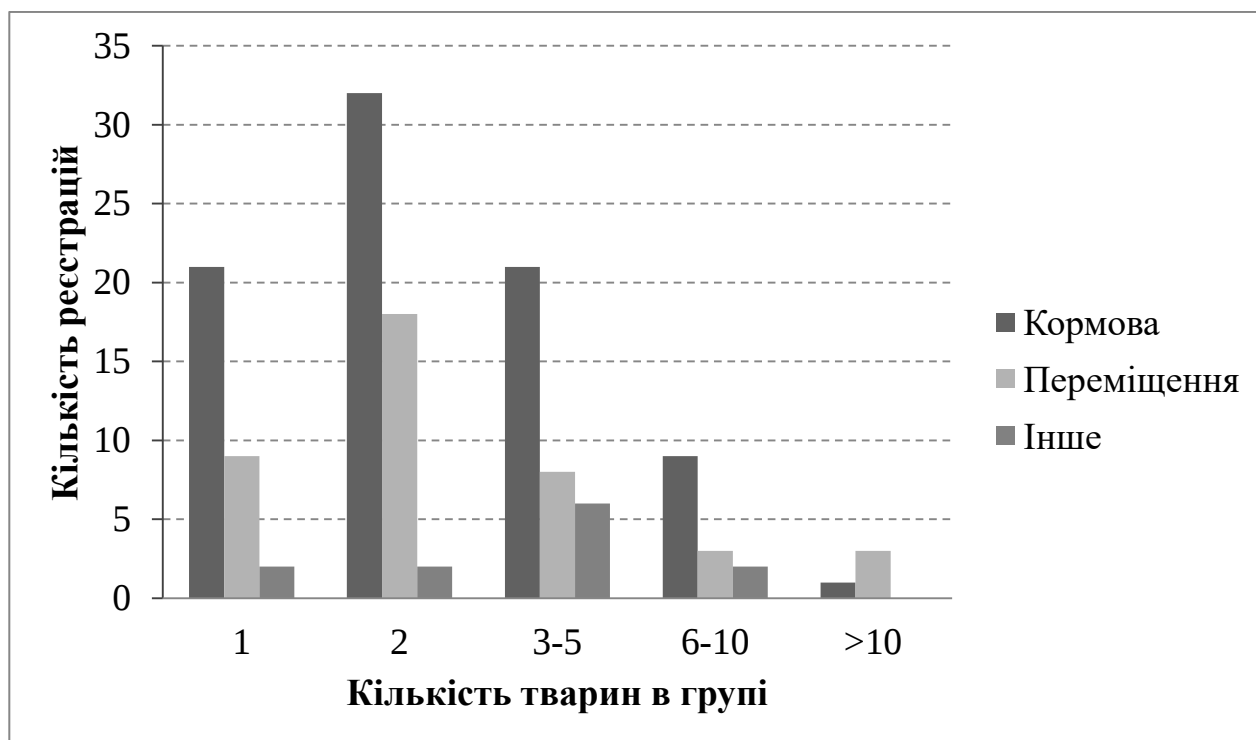


Рис. 3.32. Кількість тварин в групі в залежності від типу поведінки

Таблиця 3.13

Розмірні характеристики груп в залежності від типу поведінки

Тип поведінки	N	Min	Max	Медіана	25%	75%	Mean	SD
Кормова	84	1	13	2	1,3	3	2,9	2,3
Переміщення	41	13	18	2	2	4	3,5	3,8

Кормова поведінка спостерігалася на відстані від 2 метрів до 2 кілометрів, але 77% реєстрацій цього типу поведінки припадає на випадки, коли дельфіни знаходились на відстані до 500 м від берега; є тенденція до збільшення частоти актів живлення при підході до берега ближче, ніж на 500 м (рис. 3.33) з максимальною частотою реєстрацій на відстані менш 50 метрів

(24 реєстрації); зустрічальність актів кормової поведінки на цьому відстані від берега вірогідно вища, ніж в цілому в акваторії. В процесі полювання тварини часто використовували такий прийом упіймання риби, як «атака на берег», під час якого могли заходити на мілину (Белькович и др., 1978). В цьому випадку дельфін спочатку рухається паралельно береговій лінії, потім різко прямує до берега, переслідуючи здобич. У момент упіймання він перевертається на спину, потім, повертаючись в початкове положення, розвертається і йде в море.

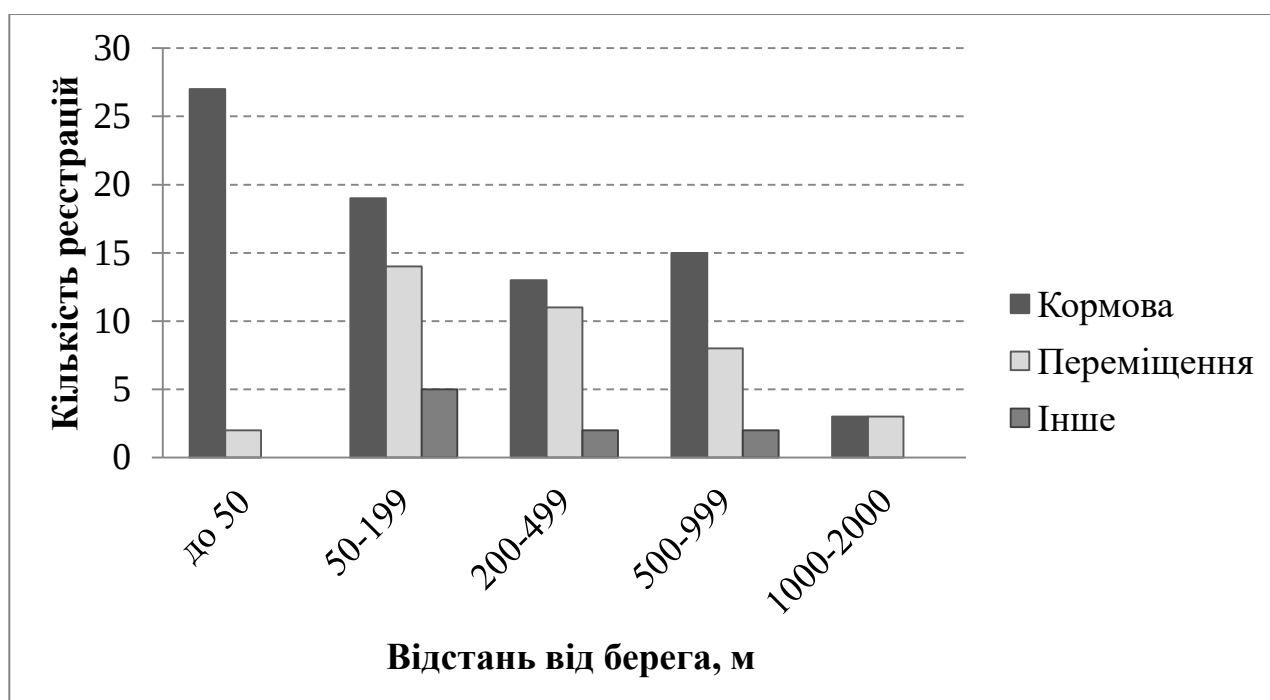


Рис. 3.33. Типи поведінки афаліни на різному віддаленні від берега (дані берегових спостережень).

Сезонна динаміка розмірної характеристики груп при кормовій поведінці відображена на рис 3.34. Максимальна кількість реєстрацій кормової поведінки припадає на травень, серпень і жовтень (від 14 до 17 відповідно), найменша – у січні, лютому та листопаді (2-3 реєстрації). Медіанний розмір групи у більшу частину року був дві особини, окрім листопада (1 особина), червня (3), травня та липня (по 4 особини).

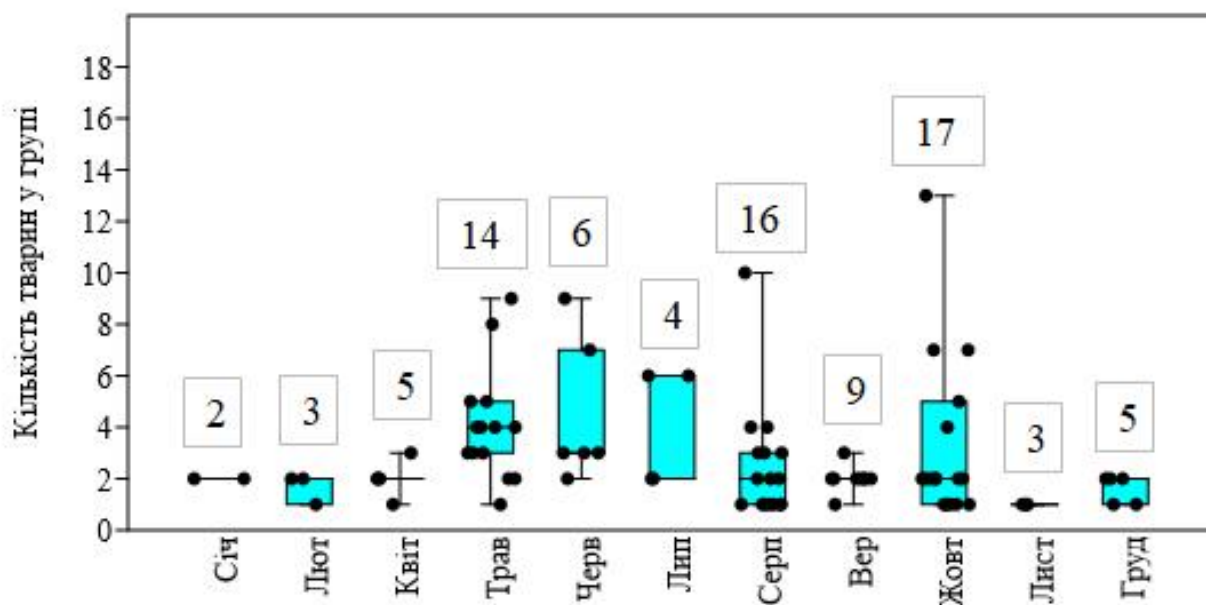


Рис. 3.34. Сезонна динаміка розміру груп під час кормової поведінки (точки – групи відповідного розміру, значення зверху – кількість реєстрацій, горизонтальними рисами позначені мінімальний, максимальний та середній (медіана) розміри груп, прямокутником – діапазон розмірів 25-75% груп)

На полюванні тварини могли об'єднуватися в численніші групи (до 13-15 особин включно з дитинчатами), потім розділятися на малі групи з 2-5 особин, розходитися по акваторії і продовжувати полювати меншими групами. У разі наявності дитинчат полювання чергувалося з грою, в якій велику активність виявляли молоді особини, але і дорослі тварини теж були залучені в гру. Так, наприклад, вдень 15 жовтня 2010 року біля Карадагу група з 4 афалін (2 дорослих і 2 дитинчат) демонструвала спочатку спільну гру, в якій тварини наздоганяли один одного, дитинчата активно ходили навколо дорослих, дорослі дельфіни наздоганяли дитинчат. Потім гру поєднували з елементами полювання, в якому дитинчата теж були задіяні. Після цього дорослі афаліни полювали, а дитинчата трималися позаду.

Під час полювання афаліни використовували різні прийоми: наздоганяли рибу, виганяючи її до поверхні, і ловили вже в повітрі; оточували зграю з різних сторін; притискали до іншої частини групи, використовуючи її як живу

стінку; притискали здобич до прямовисних скель (Гладилина, 2012(а)). У липні – серпні деякі особини на тривалий час затримувалися в Левовій бухті, використовуючи невелику і досить глибоку бухту з прямовисними скелями як пастку для риби (рис.3.35).



Рис. 3.35. Використання афаліною глибокої бухти в якості пастки для риби

Тварин на полюванні часто супроводжували скупчення птахів: мартини, баклани. При цьому поведінка птахів, коли дельфіни шукали рибу, відрізнялася від того, коли звірі виявляли і починали ловити здобич. Якщо до етапу упіймання риби афалінами мартини були розосереджені і сиділи на поверхні води, то під час активного полювання дельфінів мартини починали кружляти навколо групи афалін і пікірувати на воду.

Залежність типу поведінки від часу доби показана на рис. 3.36. Більшість реєстрацій живлення відзначені нами вранці і вдень: 38% і 50% відповідно. При цьому частота та кількість тварин у групі, зареєстровані вранці та вдень, достовірно відрізняються від вечірніх ($p < 0,05$ за критерієм Манна – Вітні).

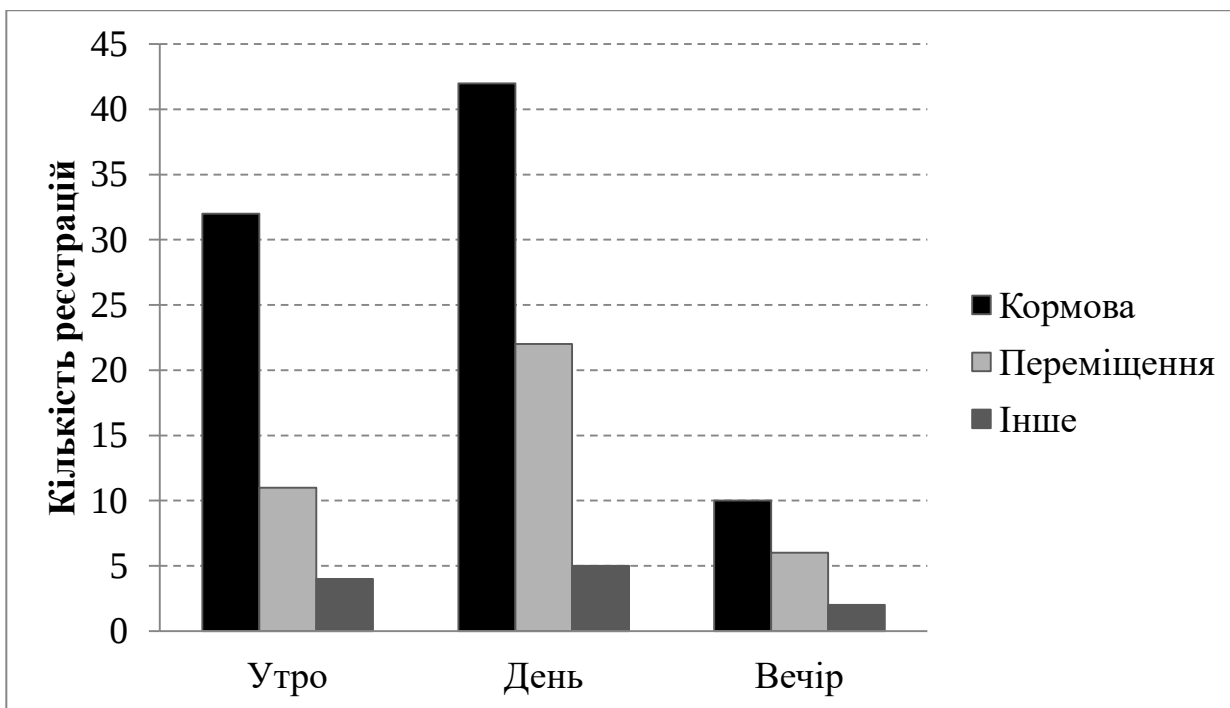


Рис. 3.36. Кількість реєстрацій різного типу поведінки залежно від часу доби

Переміщення. Як і в разі полювання, переміщення були як індивідуальними, так і груповими, і розподілені в тих же співвідношеннях: 9 (22%) і 32 (78%) реєстрацій відповідно (Гладилина, 2012(а)) (рис. 3.32). Більшість реєстрацій відмічено при віддаленні на 50 – 1000 м від берега – 33 з 38, що склало 87% (рис. 3.33). Кількість тварин у групі була від 1 до 18 особин, медіана 2 особини (табл. 3.13).

Сезонна динаміка переміщень афалін в прибережних водах показана на рис. 3.37.

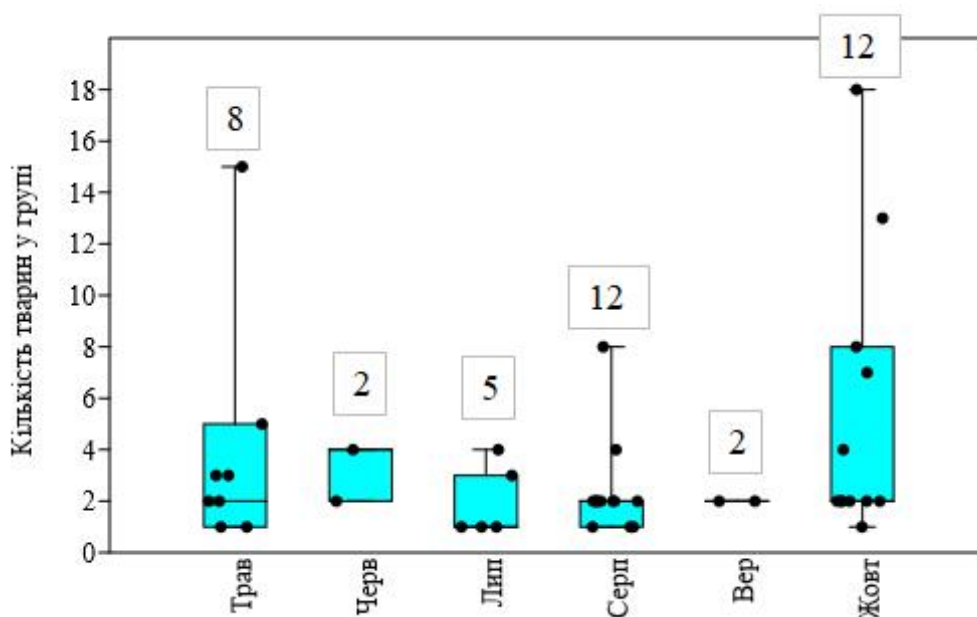


Рис. 3.37. Сезонна динаміка розміру груп під час переміщення (точки – групи відповідного розміру, значення зверху – кількість реєстрацій, горизонтальними рисами позначені мінімальний, максимальний та середній (медіана) розміри груп, прямокутником – діапазон розмірів 25-75% груп)

З рисунка видно, що пік реєстрацій переміщень афалін припадає на серпень та жовтень – по 12 випадків. Медіана розміру груп була 2 особини, окрім липня (одна особина) та червня (три особини). У травні та жовтні були відмічені окремі групи кількістю 15 та 18 афалін співвідносно.

Дитинчата під час переміщень спостерігалися три рази, в двох випадках з них переміщення поєднувалося з кормовою поведінкою.

Інші типи поведінки. В акваторії Карадазького природного заповідника в 2010 році, окрім вказаних вище типів поведінки, нами зафіксовані також відпочинок, ігрові і навчальні елементи поведінки. Групи тварин з такими елементами поведінки знаходилися на глибинах від 50 до 1000 м (рис. 3.33). До ігрової поведінки зараховували супроводи дельфінами катера, катання на хвилі перед носом судна, спільні, хаотичні стрибки – останні траплялися зазвичай після активного полювання. Навчальну поведінку відмічали для груп з дитинчатами. В одному випадку дві дорослі афаліни і одна молода йшли в 200 м від берега, потім дитинча попрямувало в бік берега в невелику бухту,

вчинило маневр «атака на берег» за кефаллю – впіймати рибу вдалося тільки з другої спроби, дорослі особини в цей час трималися в 100 м далі ніби перегороджуючи вихід для риби. В іншому випадку дві дорослі афаліни з дитинчатами полювали в 500 м від берега: дорослі тварини оточували рибу, а дитинчата знаходилися між дорослими.

В результаті спостережень, які були проведені в акваторії біля острову Джарилгач влітку 2016 и 2017 років, нами зафіксовані такі ж самі типи поведінки, як в акваторії Карадагу. Для 45 реєстрацій з 52 (87%) була характерна кормова поведінка. При цьому найбільш активне полювання спостерігали при живленні кефаллями, під час якої 1-2 особини притискали риб до берега та майже виходили в смугу прибою підчас упіймання. В інші рази не було змоги вірогідно визначити об'єкт полювання, але ми визначали деякі відмінності. Один тип полювання полягав в притисканні риб (кефалей) до берега поодиноці чи невеликими групами (до двох – трьох особин); інший – активне полювання поодиноці чи груп числом до шости особин з великою кількістю стрибків, короткими дихальними актами та частіше з наявністю птахів, без підходу до берега; третій – живлення одиночних афалін на відстані від берега близько 500 метрів з довготривалими занурюваннями та короткими періодами знаходження на поверхні. В останньому випадку місце появи дельфінів на поверхні передбачити було неможливо. Також були зареєстровані випадки гри афалін з медузою коренеротом (рис. 3.38): таку поведінку демонструвала одна і та ж особина як в 2016, так і в 2017 році, і ще одна афаліна в 2017 році. Дельфіни підкидали медуз в повітря кінчиком рострума або щелепами, іноді 3-4 рази підряд. У липні 2017 року зафіксований ще один тип поведінки, що не спостерігався нами у водах Карадазького природного заповідника, – статева. Вона проявлялася в тактильній взаємодії двох афалін: самець впритул йшов до самки і впродовж 5-7 хвилин знаходився трохи нижче її, обернувшись черевною стороною і торкаючись її живота (рис. 3.39). Коли до пари наблизилася третя особина, самець відійшов від самки, підійшов впритул до нового дельфіна. Пропливши таким складом близько 50

метрів, самець повернувся до самки, а третя особина пішла в іншому напрямку.



Рис. 3.38. Гра афалін с медузами коренеротами.



Рис. 3.39. Тактильна взаємодія двох афалін .

3.3.2. Прибережне полювання чорноморських афалін

Живлення біля траулерів. Під час суднових спостережень в акваторії Судака в 2011-2013 роках нами були зареєстровані численні акти живлення афалін біля риболовецьких суден, що ведуть промисловий лов шпрота (Gladilina, 2013; Гладиліна и др., 2012, 2013) (розділ 3.2).

Афаліни збиралися з прилеглої акваторії, де могли бути розосереджені поодинокі, парами або невеликими групами, і кооперувалися біля траулерів. Під час цього агресивних взаємодій між особинами не спостерігалось. Нами були зареєстровані скупчення афалін біля суден на тралі, що налічували до 60 особин, у тому числі досить великий відсоток дитинчат в групах (розділ 3.2). Самки з дитинчатами будь-якого віку, навіть новонародженими, без побоювання підходили впритул до тралу (рис. 3.40).



Рис. 3.40. Самка з новонародженим дитинчам під час живлення біля траулерів в районі Судака.

Якщо під час самостійного живлення у афалін спостерігалось декілька етапів полювання (розвідка з пошуком риби, переслідування риби і нарешті упіймання), то в разі живлення дельфінів біля риболовецьких суден ми спостерігали слідування за траулером з частими нетривалими занурюваннями для «збирання» риби. При цьому супровід був стрімким, з частими

горизонтальними стрибками, з повним або майже повним виринанням з води (рис. 3.41). А враховуючи, що роботу судна на тралі афаліни можуть розпізнавати за декілька кілометрів (Norris and Prescott, 1961), то і збиралися дельфіни з великої акваторії. Під час живлення дельфіни не звертали уваги на катери, які проходили поблизу, навіть якщо вони підходили практично впритул до тварин. Винятком були самки з новонародженими і іноді цьоголітками, які заради безпеки переміщалися так, щоб виявитися між катером і дитинчам, але не припиняли руху за риболовецьким судном і не змінювали траєкторію в цілому.



Рис. 3.41. Наближення афалін до риболовецьких траулерів.

Цікаво, що афаліни йшли за судном не лише в момент траління, але і деякий час після його закінчення (рис. 3.42), коли сітка була вже на борту, але частина риби могла ще бути змита з борту судна при розборі.



Рис. 3.42. Живлення афалін на промислі шпрота.

Після того, як траулер витягував сітку з рибою на борт, афаліни могли переходити до іншого судна, якщо воно було в цей момент в акваторії, або розосереджувалися. Деколи, наситившись, афаліни наближалися до катерів, що слідували поблизу: йшли перед носом човнів, вистрибували поруч або грали один з одним; часто таку поведінку демонстрували молоді особини.

Окрім живлення шпротом біля траулерів, чорноморські афаліни підходять до прибережних ставних неводів і до кефалевих підйомних заводів - карав (особисті повідомлення П. Є. Гольдіна, К. О. Вишнякової, М. В. Назаревського) (Gladilina, 2013). Оскільки це відносно рідкісний тип сіток, який зазвичай застосовується поза ареалом афалін (Neimanis et al., 2004), нами не знайдено літературних відомостей про живлення афалін в сітках такого типу.

Ми також спостерігали живлення афалін біля мідійних колекторів, які, подібно до неводів і кефалевих заводів, очевидно, афаліни відвідували через концентрації кормових об'єктів навколо огорожень з палями і сіткою (Gladilina, 2013).

Вихід в смугу прибою. Афаліна відрізняється великою різноманітністю способів полювання (Shane, 1990b). Одним з таких способів є вихід в смугу прибою. Це незвична індивідуальна стратегія живлення, якій деякі особини віддають перевагу частіше за інших (Sargeant et al., 2005).

Під час берегових спостережень на південному узбережжі Керченського півострова, в околицях гори Опук нами зафіксовані випадки рідкісного способу полювання афалін, зокрема на риб родини кефалевих, з виходом в смугу прибою (Gladilina, 2010; Гладилина, 2012(б)) (рис.3.43).



Рис. 3.43. Живлення афаліни з виходом в смугу прибою.

Зазвичай таким чином полювали 1-2 афаліни, іноді до 4 особин одночасно. При цьому дельфін деякий час рухається паралельно береговій лінії на відстані 1-3 метрів, потім різко розвертається головою в бік берега, ривком хапає рибу, до половини тулуба може опинитися на березі, після цього розвертається на череві і сповзає назад у воду. Такі акти можуть багаторазово повторюватися. За даними фотоідентифікації нами розпізнані мінімум 4 особини з такою поведінкою, в тому числі дорослі і молоді особини. Одна і та ж афаліна зафіксована в процесі виходу в смугу прибою в 2009 і 2011 роках.

Схожий спосіб полювання ми спостерігали у водах Джарилгачської затоки, коли афаліни гналися за кефаллю вздовж берегової лінії острова Джарилгач з боку входу в затоку, але без виходу з води на сушу в момент упіймання риби (рис. 3.44), як біля Опука. Проте, за відомостями респондентів (Т. Войт, особисте повідомлення), бувають випадки, коли афаліни повністю відтворюють тактику упіймання риби з виходом в смугу прибою. Як і на

узбережжі Керченського півострова, прийом такого роду демонстрували одні і ті ж тварини, які повторно помічені біля острова впродовж теплої пори року, два роки поспіль.



Рис. 3.44. Полювання афалін біля берега в Джарилгачській затоці.

РОЗДІЛ 4. ОБГОВОРЕННЯ

4.1. Порівняльна характеристика біологічних показників афалін Чорного моря

4.1.1. Географічні та хронологічні відмінності розмірів тіла і неоднорідність популяції афаліни в Чорному морі

Дані щодо біології розмноження, отримані в ході наших досліджень, знаходять підтвердження як в історичних даних (отриманих більше 50 років тому), так і в сучасніших даних про розмноження чорноморських афалін в неволі. Так, С. Є. Клейненберг (1956) вказував розміри плоду в передродовий період в травні і червні в діапазоні від 89 до 101 см. На основі даних про дельфінів, що утримувалися в неволі, Л. В. Ожаровська (Ожаровская, 1997) дійшла висновку, що період народження триває з березня по жовтень з піком в червні.

Сезонність розмноження афалін сильно варіює навіть в популяціях, які знаходяться в безпосередній близькості одна від одної. Наприклад, в західній частині Мексиканської затоки період пологів припадає на січень–березень, тоді як в сусідніх водах Флориди є два піки – навесні і восени (Urian et al., 1996). Проте, сезон народжень зазвичай пов'язаний з температурним режимом акваторії, з оптимумом в діапазоні між $+15$ і $+25^{\circ}\text{C}$ (Würsig, 1978). Незвична особливість чорноморських афалін, описана в цій роботі, це ранній початок сезону народження дитинчат, що припадає, ймовірно, на лютий, з піком навесні. Це особливо примітно, тому що лютий і березень – найхолодніші місяці в чорноморському регіоні з середньою температурою поверхневих вод $+7$ – $+8^{\circ}\text{C}$ біля південного берега Криму, що вважається нижньою межею допустимих для афалін температур; при зниженні температури нижче цього порогу афаліни часто залишають акваторію (Würsig, 1978). Втім, це видиме протиріччя можна пояснити, якщо припустити середземноморське походження деяких особин. Температура води в східній частині Середземного моря в лютому і березні коливається в межах між $+15$ та $+25^{\circ}\text{C}$, таким чином, ранні

терміни початку періоду пологів можуть бути вказівкою на присутність середземноморських мігрантів.

Максимальний вік, зареєстрований в нашій вибірці (41 рік), значно більший, ніж раніше відомі показники для чорноморських афалін в природі – наприклад, вказаний Д. М. Глазовим і О. І. Ляміним (Глазов, Лямин, 2000) (19 років) і Karaçam et al. (1990) (26 років), проте він схожий з оцінками в інших регіонах світу (McFee et al., 2010). Тривалість покоління, розрахована за нашими даними (18 років), навпаки, виявилася трохи нижчою за показники, наведені О. Біркуном (Birkun, 2013) (20 років) або виявлені для виду в цілому (22 роки) (Taylor et al., 2007).

Історичні дані щодо розмірів дорослих особин чорноморських афалін дещо суперечливі. І. І. Барабаш-Никифоров (Барабаш-Никифоров, 1940) і С. Є. Клейненберг (Клейненберг, 1956) за даними промислу повідомляють про присутність в Чорному морі тварин завдовжки 310 і 330 см. В той же час, середня і медіанна довжина тіла дорослих особин в цих вибірках значно менша (рис.4.1): І. І. Барабаш-Никифоров вказує середню довжину 222 см для самок і 228 см для самців (включно з ювенільними). К. Віо-Мартінес та ін. (Viaud-Martinez et al., 2008), дослідивши колекцію черепів Клейненберга, здобутих в 1948 році, що мають повністю зрощені шви дистальної частини кісток роstrума, вказують діапазон довжин тіла особин, що досягли фізичної зрілості черепа, в межах 194–244 см (середній вік, в якому досягається цей стан, тобто, вік зрощення передщелепних і верхньощелепних кісток роstrума – 3–4 роки: Mead & Potter 1990, Sharir et al. 2011). Проте, С. Є. Клейненберг (Клейненберг, 1956) повідомляє про більші розміри тіла, отримані під час польових вимірів: середня довжина дорослих самок становила 233 см, а дорослих самців – 275 см.

Симпатричний розподіл прибережних і пелагічних популяцій, при якому для перших характерні дрібніші розміри тіла, є звичайним для багатьох дельфінід (Perrin, 1984): такі екотипи характерні для афалін із західної частини Північної Атлантики (Hersh, Duffield, 1990, Torres et al., 2003) і, можливо,

Середземного моря (Kerem et al., 2013). Відомо, що в північній частині Чорного моря мешкають стабільні прибережні угруповання афалін (Белькович и др., 1978; розділ 3.2), але одночасно з цим великі скупчення реєструвалися і у відкритому морі (Михалев, 2005). За аналогією з афалінами з інших морів, в Чорному морі також можуть існувати дві морфи: крупна і дрібна. На користь цієї гіпотези свідчить полімодальний розподіл довжин тіла за первинними даними І. І. Барабаш-Никифорова (Барабаш-Никифоров, 1940) (рис.4.1). У ньому є три піки розподілу довжини тіла дрібних особин, що відповідають цьоголіткам (145–150 см), одноліткам (165–170 см) і тваринам у віці досягнення статевої зрілості (210–220 см). За аналізом суміші розподілів виявлено три піки, що відповідають дорослим особинам (а не два, як можна було б припустити, тобто, для самців і самок): 230–245, 260–265 і 274–278 см. Існування цих піків підтверджується перевіркою за критерієм Акаїке (різниця значень AIC для моделей з трьома та двома піками для дорослих особин $\delta AIC = 16$). Тому припускаємо, що в Чорному морі можуть співіснувати дві морфи афалін:

- 1) крупна форма з середніми розмірами тіла 275 см (і максимальною довжиною до 330 см) у дорослих самців і 245–250 см у дорослих самок;
- 2) дрібна форма з середньою довжиною тіла 245 см у дорослих самців і 230 см у дорослих самок.

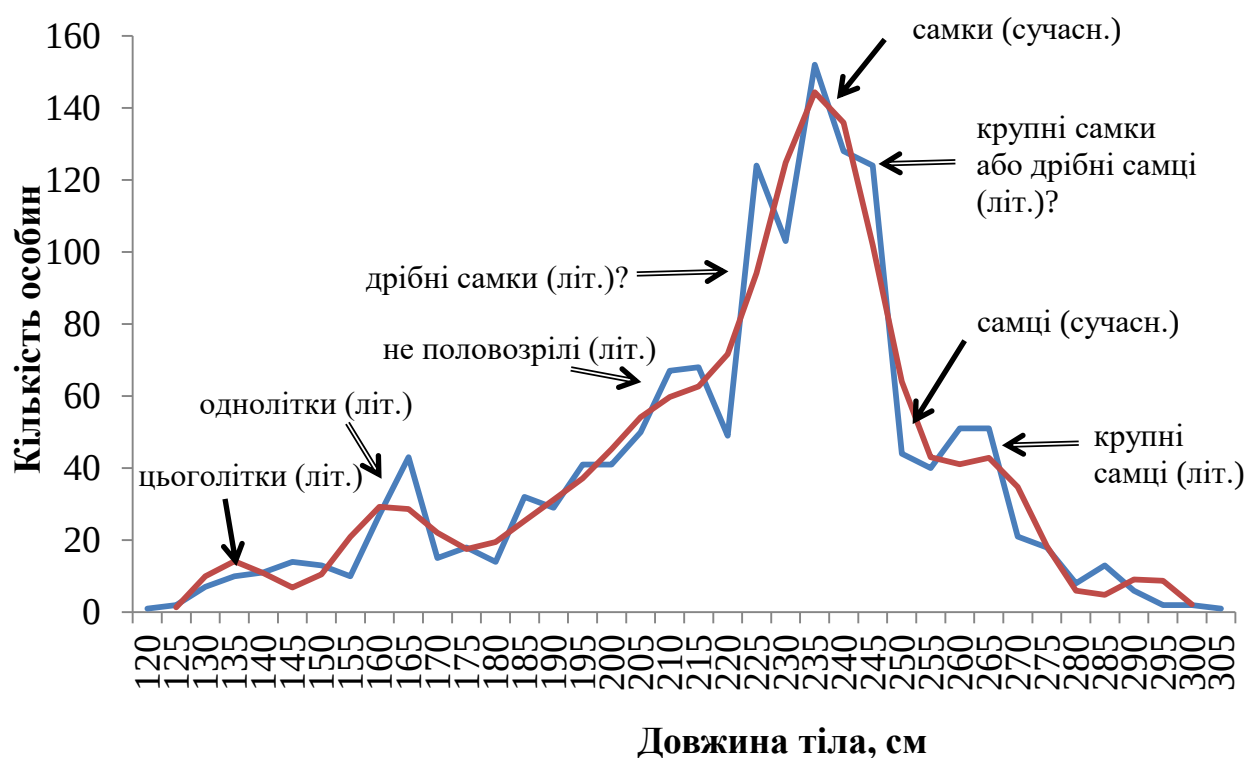


Рис. 4.1. Розподіл розмірів тіла чорноморських афалін в 1930-х роках (дані з: Барабаш-Никифоров, 1940). У розподілі довжини тіла дорослих дельфінів виявлено три піки, які можуть бути ідентифіковані як такі, що відповідають дрібним самкам, суміші великих самок та дрібних самців і крупним самцям (червона смуга – Kernel density).

Сучасні дельфіни в нашій вибірці в середньому дещо більші, ніж дрібна форма з вибірки Барабаш-Никифорова (Барабаш-Никифоров, 1940) (рис. 4.1). Ця зміна може бути обумовлена такими процесами: (1) нащадки дрібної морфи стали більшими через регуляції індивідуальних розмірів тіла залежно від щільності популяції; (2) нащадки великої морфи стали дрібнішими після того, як популяція пройшла через «пляшкову шийку» (bottleneck); або (3) сучасні дельфіни є сумішшю з двох морф, що існували раніше (Gol'din and Gladilina, 2015). Перше пояснення знаходить підтвердження в роботах Ч. Фоулера про великих ссавців, у тому числі про китоподібних, суть яких полягає в тому, що в разі зниженні чисельності популяції, спостерігалось збільшення розмірів тіла тварин на тлі великої кількості кормового ресурсу (Fowler, 1984, 1987). Ефект «пляшкової шийки», в результаті якої йде різке зниження чисельності

популяції, скорочує генетичну різноманітність і сприяє зменшенню розмірів тіла китоподібних в популяціях, чисельність яких відновилася після проходження через «пляшкову шийку», чому присвячені декілька робіт (Whitehead, 1998; Waldick et al., 2002; Viaud - Martinez et al., 2008; Foote et al., 2009). Стосовно третьої можливої причини, в роботі А. Натолі зі співавторами (Natoli et al., 2005) щодо генетичної різноманітності афалін з району від північно-східної Атлантики до Чорного моря показано, що генофонд чорноморських афалін відрізняється низькою різноманітністю, але включає малий відсоток середземноморських і атлантичних гаплотипів. Гаплотипи чорноморських афалін розділяються на дві групи, в кожній з яких є предки з усього Середземного моря та Аравійського (Gray et al., 2018). Раніше вважалось, що одна група з гаплотипом чорноморських афалін, окрім Чорного моря, зустрічається в східній частині Середземного моря, а інша – широко представлена по всій атлантичній частині ареалу, включно з усім Середземним морем і східною Атлантикою (Natoli et al., 2005; Moura et al., 2013). Втім, результати роботи Грея з співавторами (2017) говорять про те, що обидві предкові групи чорноморських афалін є древніми та широкоареальними.

Карликовість і географічна мінливість. Сучасні чорноморські афаліни явно дрібніші, ніж будь-які середземноморські. Дорослі дельфіни з середземноморських вод Ізраїля в середньому на 15 см довші, ніж дельфіни з Чорного моря (Kerem et al., 2013), а інші середземноморські афаліни ще більші (Sharir et al., 2011), так само, як і афаліни з Північної Атлантики і вод південної півкулі (Cockcroft & Ross 1990, Hale et al. 2000, Siciliano et al. 2007). Примітно, що крупна морфа зі старих чорноморських зборів (Барабаш-Никифоров, 1940) схожа за розмірами на дельфінів з географічно близьких регіонів Середземного моря (Kerem et al., 2013) і Адріатичного моря (Pribanic et al., 2000; Sharir et al., 2011). Крім того, дельфіни з прибережних вод Мексиканської затоки і Флориди мають схожі розміри тіла з сучасними чорноморськими афалінами (Fernandez & Hohn 1998, Stolen et al. 2002, Mattson

et al. 2006): найдрібніші дорослі афаліни (200 см) зареєстровані біля берегів Міссісіпі (Mattson et al., 2006). Таким чином, чорноморські афаліни за розміром тіла знаходяться в межах загального діапазону, характерного для виду *Tursiops truncatus*.

Розміри і пропорції черепа. За середнім значенням конділобазальної довжини черепа чорноморські афаліни дрібніші за афалін Середземного моря і північно-східної Атлантики (452 мм, SD = 24): в цих районах середня конділобазальна довжина варіює від 497 мм для тварин з Лігурійського моря (Sharir et al., 2011) до 537,4 мм з північно-східної Атлантики (Viaud-Martinez et al., 2008). Дрібніші розміри черепа характерні для виду *Tursiops truncatus* лише з вод західної Атлантики біля берегів Флориди (447 мм у самців і 456 мм у самок) (Hersh et al., 1990); крім того, дрібний череп притаманний афалінам близького виду *Tursiops australis* у водах Австралії (441 мм) (Charlton-Robb et al., 2011).

Проаналізовані нами вибірки черепів афалін з Чорного, Середземного морів та північно-східної частини Атлантики (додаток В) за критерієм Манна – Вітні мають вірогідні відмінності ($p < 0,001$) за абсолютними розмірами довжини черепа (рис.4.2, А), а також за відносними характеристиками ширини черепа (рис. 4.2, Б). Пропорції рострума (ширина посередині відносно його довжини) сучасних чорноморських афалін не мають вірогідних відмінностей від атлантичних та середземноморських тварин, але всередині чорноморського басейну пропорції відрізняються з високим рівнем вірогідності ($p < 001$) (рис. 4.2, В). Крім того, значення пропорцій рострума афалін, отримані нами, мають більший коефіцієнт варіації (6,0%), ніж значення, отримані С. Є. Клейненбергом (Клейненберг, 1956) (3,4%). Різниця пропорцій рострума афалін в межах Чорного моря може бути пояснена особливостями збору матеріалу: С. Є. Клейненберг обміряв афалін, виловлених в одному районі в один сезон (на траверзі Ялти в 1948 році), тоді як нами були отримані дані від загиблих тварин, знайдених на узбережжі від західного Криму до Керченської протоки за різні роки.

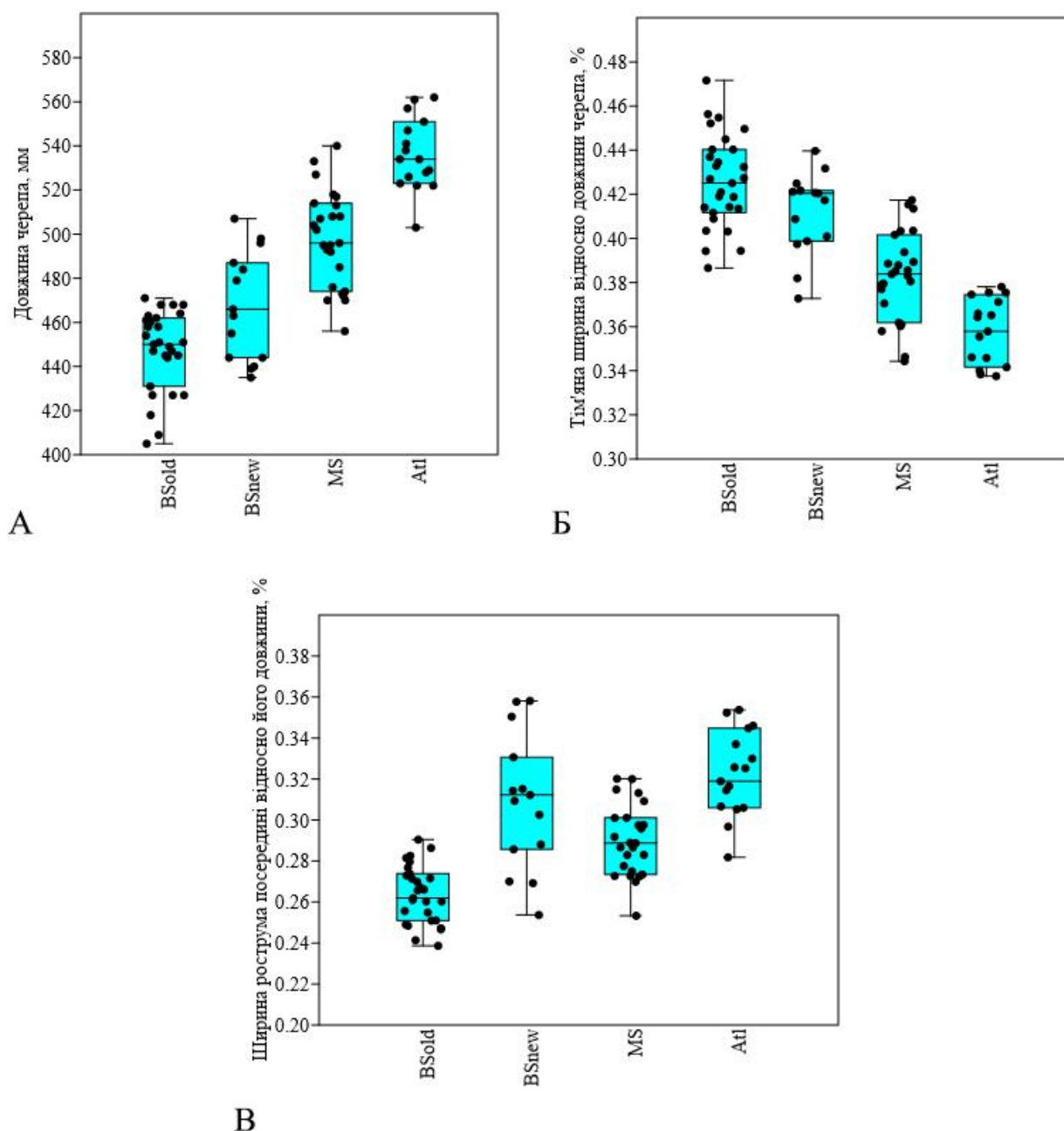


Рис. 4.2. Географічна і хронологічна мінливість довжини черепа (А), пропорцій черепа (Б) та рострума афалін (В) (BS new – Чорне море, сучасність, BS old – Чорне море, 1948 р. (Клейненберг, 1956), MS – південно-східна частина Середземного моря, Atl – північно-східна частина Атлантики).

За результатами аналізу географічної мінливості афалін за методом головних компонент для PC1 (на яку припадає 89% загальної дисперсії) найбільші факторні навантаження притаманні конділобазальній довжині, довжині лицевого відділу та рострума (рис 4.3, А – 1, 8, 2 співвідносно), для

PC2 (6% загальної дисперсії) – виличній, преорбітальній ширині та ширині рострума посередині (рис. 4.3, Б – 6, 5, 4 співвідносно), для PC3 (2% загальної дисперсії) – тім'яній ширині та конділярній (рис 4.3, В – 7, 9).

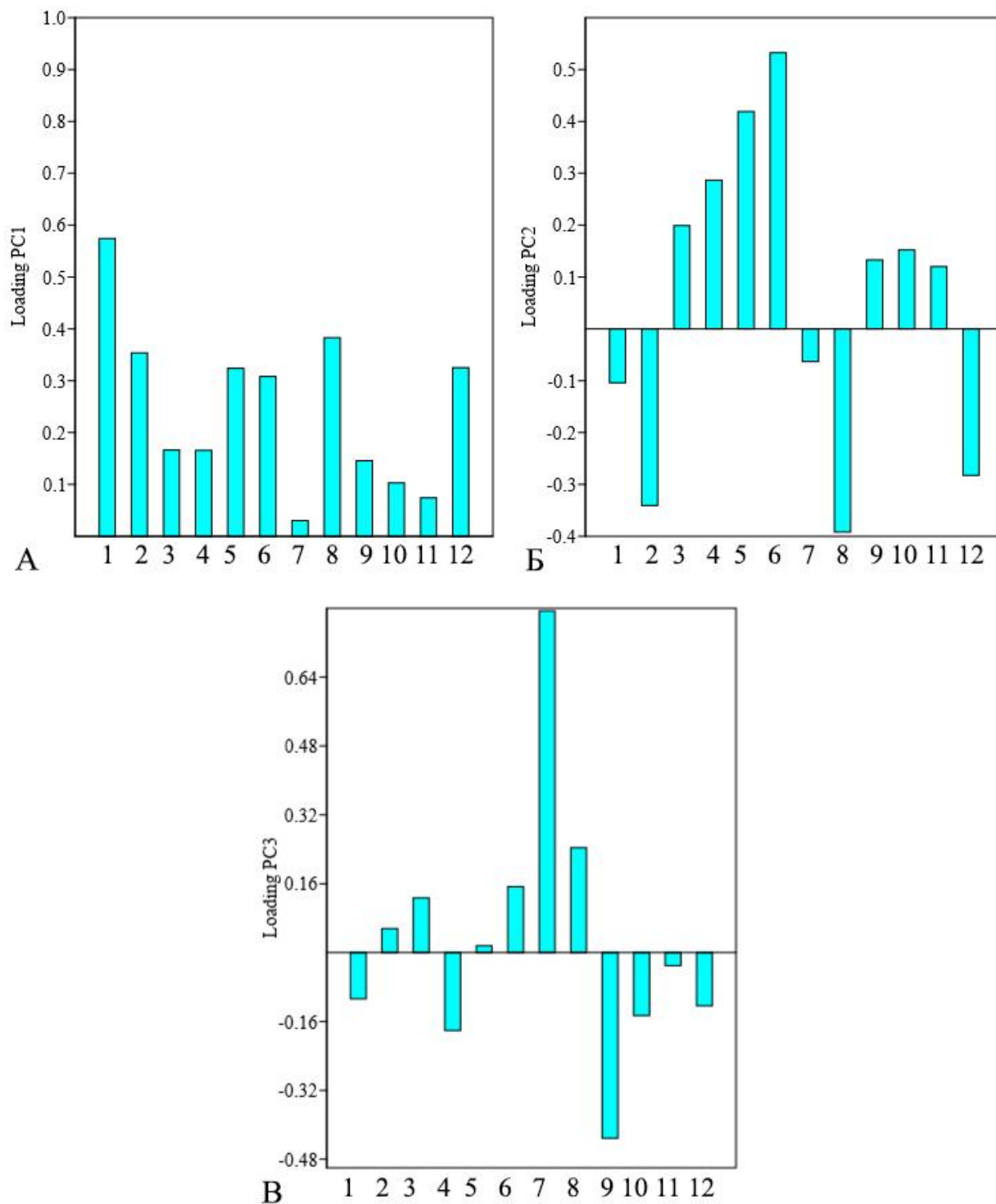


Рис. 4.3. Факторні навантаження за головною компонентою PC1 (А), PC2 (Б) та PC3 (В)

У просторі PC1 та PC2 розподіли вибірок з різних регіонів перекриваються між собою, зокрема найкрупніші сучасні чорноморські особини не відрізняються від середземноморських (рис. 4.4, А). Також при відображенні еліпсів розміщення 95% кожної сукупності особин одна сучасна афаліна (N70) потрапила навіть до області розміщення атлантичних тварин в морфопросторі PC1 та PC2 (рис. 4.4, Б).

Тобто за краніометричними показниками вибірка чорноморських афалін є гетерогенною з бімодальним розподілом у самок за PC2 (критерій Акаїке). Крім того, серед досліджених нами особин є такі, які відрізняються від загальної виборки рисами, більш притаманними середземноморським та атлантичним тваринам. Це свідчить на користь гіпотези щодо можливості існування в Чорному морі недавніх середземноморських мігрантів.

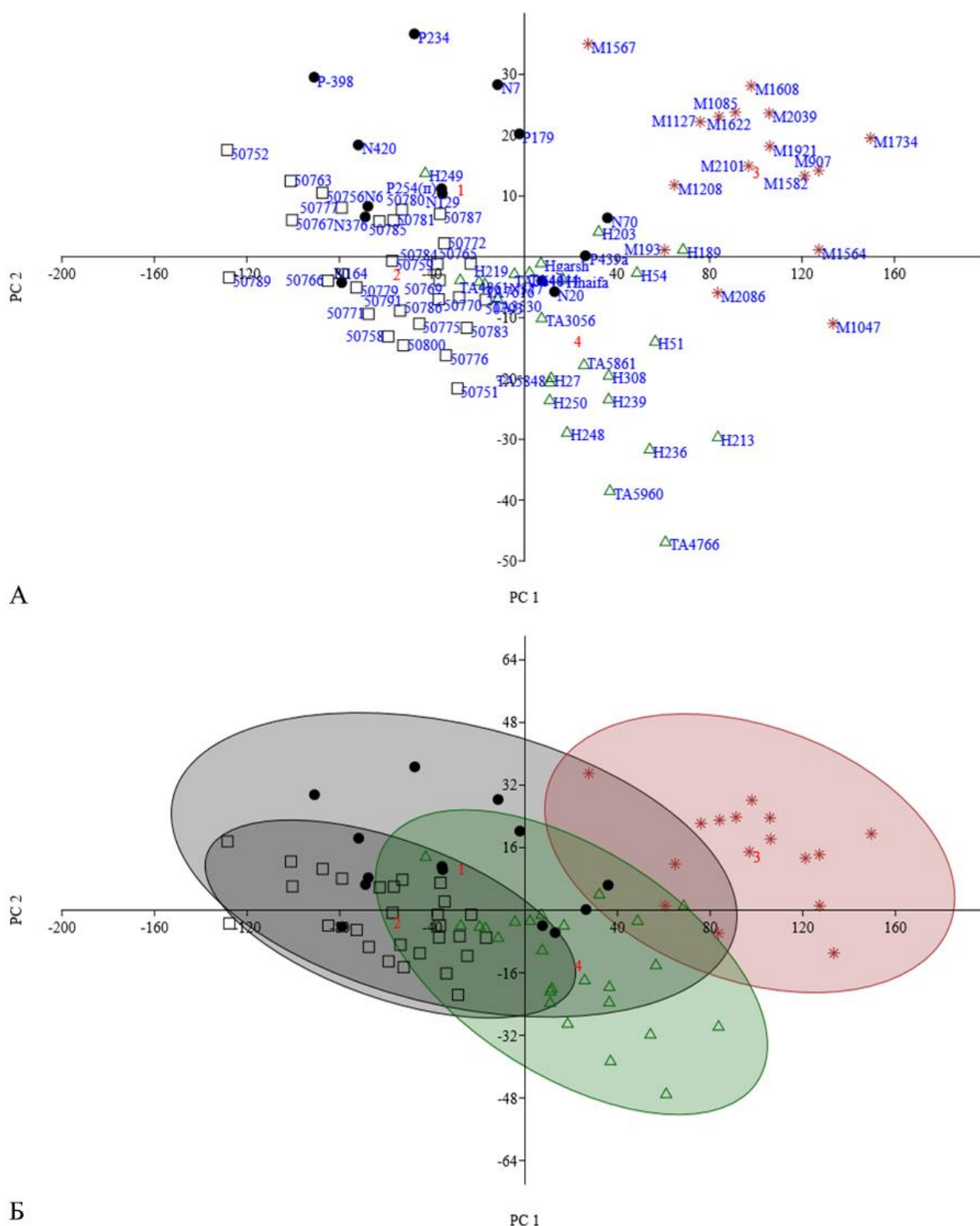


Рис 4.4. Розподіл особин за першими двома головними компонентами: група 1 (чорні квадрати) – Чорне море, сучасність; 2 (чорні точки) – Чорне море, 1948 р. (Клейненберг, 1956), 3 (зелені трикутники) – південно-східна частина Середземного моря; 4 (бордові зірки) – північно-східна Атлантика; еліпси вказують морфопростір, наведено еліпси 95% довірчих областей; червоними цифрами вказані центроїди кожного еліпса.

4.1.2. Сучасне різноманіття кормових об'єктів чорноморської афаліни в порівнянні з історичними джерелами

Розмір і можлива похибка дослідженої вибірки. Істотна частина робіт з вивчення вмісту шлунка афалін ґрунтована на малих вибірках. Наприклад, Barros and Wells (1998) вивчили 16 особин за 14 років, Blanco et al. (2001) – 16 особин впродовж 15 років, М. Сантос зі співавторами (Santos et al., 2001) – 24 особини впродовж 10 років. Таким чином, наша вибірка з 10 шлунків з залишками об'єктів живлення, що були досліджені впродовж одного року, показує досить хорошу картину щодо живлення за певний період часу та у визначеному місці. Проте, оскільки ця картина обмежена часом і місцем, то вона не характеризує весь спектр живлення чорноморської афаліни, який може мати регіональні і хронологічні варіації. Афаліна відрізняється широким спектром стратегій полювання і високою екологічною пластичністю звичок живлення (Leatherwood, 1975; Mead and Potter, 1990); тому спектр живлення для чорноморської афаліни може бути ширший, ніж представлено в цій роботі.

Порівняння з історичними даними. Незважаючи на невеликий об'єм нашої вибірки, вона значно відрізняється від попередніх опублікованих матеріалів, зокрема, від результатів роботи С. Є. Клейненберга (Клейненберг, 1938). Ці відмінності не можуть бути пояснені різницею сезону або методики відбору проб живлення. Обидві вибірки, і Клейненберга, і наша, були відібрані переважно навесні і проаналізовані з детальним вивченням вмісту шлунка, включно з отолітами і кістками (Клейненберг, 1938). С. Є. Клейненберг досліджував матеріал від здобутих в промислі особин, проте отримані ним результати швидше характеризують індивідуальні особливості живлення, чим показники групового полювання; наш матеріал також отриманий від деяких загиблих тварин. Також, обидві вибірки, С. Є. Клейненберга і наша, отримані з районів прибережних вод Кримського півострова, розташованих відносно близько один до одного (хоча з океанографічними відмінностями), таких, як акваторія Ялти і Каламітська затока. Проте обидві вибірки були відібрані за

короткий період часу та у відносно невеликій акваторії: таким чином, слід враховувати дію чинників просторової і хронологічної мінливості.

По-перше, склад об'єктів живлення дельфінів з нашої вибірки значно різноманітніший (індекс Шеннона, розрахований за числом ідентифікованих видів, склав 2,05). Ми визначили 13 представників риб в 10 шлунках, тоді як Клейненберг (Клейненберг, 1956) – тільки 9 видів з 232 шлунків (з найбільшим значенням індексу Шеннона 1,7 в квітні 1934 р.). Таким чином, зараз список відомих об'єктів живлення афалін в Чорному морі і Керченській протоці включає 23 риби. Така різноманітність порівнянна з даними по всьому Середземному морю (Mioković et al., 1999; Blanco et al., 2001; Bearzi et al., 2005) або по атлантичній акваторії Іспанії (Santos et al., 2007a), але раніше її не відзначали в Чорному морі.

По-друге, нові об'єкти живлення включають і донні, і пелагічні види (Gladilina and Gol'din, 2014) (рис. 4.5). Пелагічна ставрида входить в першу трійку видів (ставрида, смарида і мерланг) за зустрічністю і кількістю в нашій вибірці. Два з них, ставрида і смарида, – середземноморського походження. Вони ніколи раніше не реєструвалися з шлунків чорноморських афалін. В той же час, ставрида є звичайним об'єктом живлення за межами Чорного моря – в Середземному морі і Атлантиці (Blanco et al., 2001; Santos et al., 2007 a; Santos et al., 2007 b). У Чорному морі полювання афалін на ставриду раніше було описане в роботі В. М. Бельковича із співавторами (Белькович и др., 1978) за візуальними спостереженнями. Інший пелагічний вид риб, хамса, відзначався С. Є. Клейненбергом як один з найважливіших об'єктів живлення для афалін (Клейненберг, 1936, 1938, 1956), але в нашому матеріалі цей вид був представлений слабо, ймовірно, внаслідок його низької чисельності біля берегів Криму під час збору даних (впродовж зими 2012–2013 років) у зв'язку зі щорічними коливаннями (Прогноз, 2013). Тобто, цілком імовірно, що хамса залишається важливим об'єктом в раціоні чорноморських афалін в інших районах або впродовж інших сезонів. Смариду відзначали в раціоні живлення афалін із західної частини Середземного моря (Orsi Relini et al., 1994).

Мерланг був первинним об'єктом живлення і декілька десятків років тому (Клейненберг, 1956): представники родини тріскових грають найважливішу роль в живленні афалін на всьому ареалі (Santos et al., 2007 b).

Дж. Беарці та ін. (Bearzi et al., 2005), досліджуючи тривалість занурення афалін під час пірнання за кормом, роблять висновок про те, що одні групи афалін з Іонічного моря віддають перевагу придонній рибі, а сусідні з ними – пелагічній. У чорноморських афалін, навпаки, у більшості випадків в шлунку одночасно були і пелагічні види, і донні. Це може пояснюватися вертикальними міграціями, які характерні як для пелагічних видів риб (ставрида, хамса, шпрот і сарган), так і для донних видів (атерина, кефаль) (посилання ЮгНІРО (ПівденНІРО), 1995). Таким чином, дельфіни можуть поїдати пелагічну рибу біля дна або переслідувати донну рибу біля поверхні води. Відповідно, у вивченій вибірці ми не виявили переваг афалін до пелагічної або донної здобичі. Це підтверджує дані В. М. Бельковича зі співавторами (Белькович и др., 1978) і Ю. О. Михальова (Михалев, 2005), які вказували на змішане живлення афалін донними і пелагічними рибами.

По-третє, серед нових виявлених об'єктів переважали дрібні види риб (Gladilina and Gol'din, 2014) (рис. 4.5). Живлення афалін зграйною дрібною рибою вже описувалося раніше: в якості об'єктів живлення вказувалася хамса (Клейненберг, 1956) і шпрот (Бушуев, Савусин, 2004). Тепер цей список доповнений атериною, піскорієм, дрібними особинами смариди і ставриди. В той же час нами не відмічені багато великих видів риб, які раніше були важливими джерелами живлення для чорноморських афалін. Передусім, у дослідженій нами вибірці була відсутня камбала-калкан (тоді як у Клейненберга (Клейненберг, 1938) вона реєструвалася як один з головних об'єктів здобичі афалін) – попри те, що велика частина матеріалу була отримана у весняний час (тобто в період нересту камбали-калкана) в Каламітській затоці, районі, що відомий як важливе нерестовище, і з максимальною концентрацією камбали (Попова, 1954, 1967). Імовірно це може пояснюватися зменшенням популяції камбали. Довгострокові оцінки

чисельності камбали варіюють залежно від методу аналізу. Проте, вони узгоджуються в описі її історичної динаміки: чисельність коливалася в період 1930–1960 рр., виросла в 1970-х роках і в 1980-х роках впала до сучасного рівня, який нижче, ніж був в 1930–1950 роках (Егерман, 1936; Попова, 1954, 1967; Prodanov et al., 1997; Scientific., 2013).

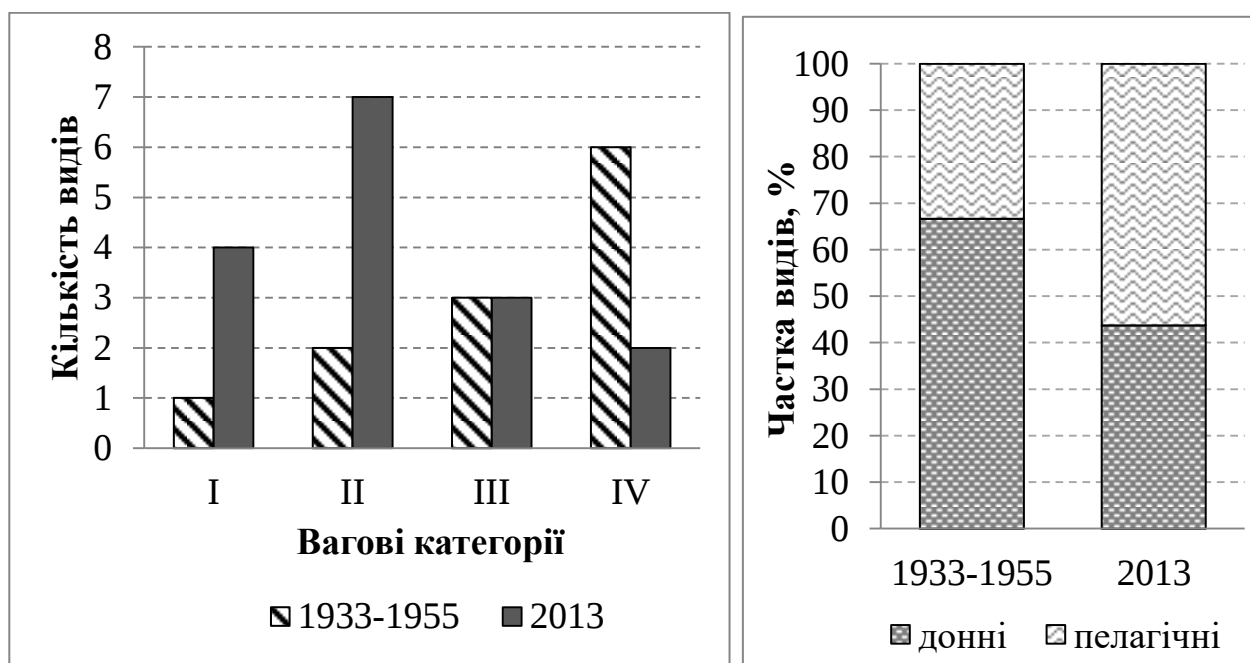


Рис. 4.5. Розмірний та біотопічний розподіл риб – об'єктів живлення чорноморської афаліни в 1933–1955 рр. і в 2013 р.: категорії за масою і кількістю виявлених видів в кожній категорії (I – 0-15 г, II – 15-100 г, III – 100-1000 г, IV – понад 1 кг)

Оселедець (*Alosa sp.*) був зареєстрований у вмісті шлунка чорноморських афалін уперше (Gladilina and Gol'din, 2014). Police (1932) в огляді, присвяченому конфлікту дельфінів з рибалками, вказував, що дельфіни заходять в гирло Дунаю, переслідуючи кефаль і оселедця, але не вказав видову приналежність китоподібних або джерело даних.

У зимовий період примітна велика кількість барабулі в шлунку, у однієї з особин шлунок був забитий частково перетравленою рибою. Є вкрай мало відомостей про живлення афалін в зимовий час. Молода афаліна була

викинута на берег Алулки в грудні 2008 року, і в її шлунково-кишковому тракті знайдені залишки ставриди. С. Г. Бушуєв і С. В. Савусін (Бушуєв, Савусін, 2004) повідомляють про живлення афалін шпротом біля тралових суден в зимовий час, але цей раціон не прямо залежить від сезонності. С. Є. Клейненберг (Клейненберг, 1956), ґрунтуючись на обмеженому матеріалі, виявив, що барабуля домінувала в живленні афалін в жовтні. Таким чином, поширення барабулі слід враховувати під час вивчення зимового розподілу чорноморських афалін.

Цікавим є також той факт, що в нашій вибірці не виявлені представники кефалей (*Mugilidae*), та їх реєстрації рідкісні і в попередніх дослідженнях шлунків (тільки 3% зафіксовані С. Є. Клейненбергом в єдиному місяці – липні). Перша реєстрація полювання афалін на кефаль стосується Севастопольської бухти і вказана С. О. Зерновим (Зернов, 1913). Є. Н. Мальм (Мальм, 1932) підкреслює особливу роль сингіля та інших кефалевих у раціоні афалін. С. Є. Клейненберг (Клейненберг, 1956) вніс сингіля в список об'єктів живлення афалін на підставі повідомлень рибалок. О. О. Біркун (Birkun, 2013) висунув гіпотезу, що успішне вселення піленгаса в Чорне море зіграло важливу роль у відновленні чисельності афалін після 1990-х років. Також є численні повідомлення про полювання афалін на кефаль в прибережних водах.

Можливі пояснення протиріччя між даними аналізу вміста шлунків і візуальними спостереженнями даних – загальна недостатня вивченість живлення афалін за вмістом шлунка або перебільшене уявлення про роль кефалі в раціоні афалін (Barros, Clarke, 2009). Щодо першого пояснення: з вмісту шлунка ми отримуємо інформацію тільки про останні акти живлення дельфіна, а раціон живлення тварини, знайденої мертвою, не цілком відображає нормальний спектр живлення: наприклад, хвора тварина може полювати на незвичну здобич. Проте С. Є. Клейненберг (Клейненберг, 1956), на відміну від нас, вивчав зразки, отримані невибірним способом від тварин, які цілими групами добувалися в кошільних неводах; але ж і в його зборах кефалі також зустрічалися в дуже малій кількості. Друге пояснення полягає в

тому, що полювання афалін на кефаль зазвичай дуже видовищне, тому спостерігачі приписують йому надмірне значення. Інший аспект цього пояснення полягає в тому, що полювання на кефаль може бути характернішим для окремих областей, які були мало охоплені в нашому дослідженні. Ця гіпотеза знаходить підтвердження в тому, що ми та інші дослідники (Зернов, 1913; Белькович и др., 1978; Кривохижин, Биркун, 2009) спостерігали афалін за полюванням на кефаль (включно з піленгасом) в трьох областях: 1) водах східного Криму (мис Меганом, Карадаг, мис Чауда, мис Опук, мис Ак-Бурун, Керченська протока); 2) Севастополі та Балаклаві; 3) берегах Тарханкутського півострова (розділ 3.1). Четвертий регіон (що примикає до останнього з півночі), який також має важливе значення в живленні афалін на кефаль, – це північний захід Чорного моря (О. К. Чашин, С. Г. Бушуєв, З. В. Селюніна, особисті повідомлення): це підтверджують і наші спостереження біля берегів острова Джарилгач в літній період 2016 і 2017 років, коли були зареєстровані численні акти активного полювання на кефаль. При цьому в останньому випадку такий вибір об'єкта полювання демонструють певні особини, що були присутніми у водах Джарилгачу в обидва літні сезони. Подібна ситуація, ймовірно, характерна і для тварин в прибережних водах східного Криму. Таким чином, наші дослідження свідчать на користь локальної (а не універсальної) ролі кефалі в живленні афалін в Чорному морі.

Можна припустити, що різниця між історичними даними і нашими дослідженнями пояснюється відмінностями в спеціалізації живлення між різними популяціями або соціальними угрупованнями. Тимчасові зміни чисельності та шляхів міграції риб також можуть вплинути на відмінність раціону живлення дельфінів між роками і областями. Наприклад, ставрида є звичайним видом, що зимує у водах південного Криму (Амброз, 1954). Проте, С. Є. Клейненберг (Клейненберг, 1936, 1938) відмічає тільки невелику кількість ставриди в шлунках білобоких дельфінів і не знаходить ставриду в афалінах біля Ялти в 1934 році. В той же час, А. Амброз (Амброз, 1954) вказує на низький рівень вилову ставриди біля берегів Криму в 1934 році. Таким

чином, дельфіни могли житися ставридою в інші роки, але не в період досліджень С. Є. Клейненберга.

Спектр живлення афалін, досліджених нами, схожий на такий морських свиней, описаний в недавніх дослідженнях (Tonay et al., 2007; Кривохижин, Биркун, 2009). Н. Н. Морозова (Морозова, 1981) висунула гіпотезу, що перекривання раціону живлення коливається залежно від просторового розподілу китоподібних: вона припустила, що морська свиня починає займати ту ж екологічну нішу в пелагіалі, що й афаліна, через конкуренцію за зменшувані скупчення пелагічних риб. Наше дослідження вказує на іншу тенденцію: обидва види можуть розширювати раціон і переходять до загальніших, опортуністичних стратегій живлення. Таким чином, повністю підтверджуються припущення С. Г. Бушуєва (Бушуев, 2000), що склад живлення афалін буде змінюватися залежно від коливань чисельності риб, а мерланг, камбала, скати, кефаль, хамса і в деяких регіонах ставрида стануть новими важливими об'єктами живлення.

Отже, нові дані щодо спектру живлення чорноморських афалін демонструють його різноманітність (всього налічує 23 об'єкти), вказують на наявність як пелагічних, так і донних видів риб, часту присутність дрібних видів зграйних риб, а також схожість зі спектром живлення середземноморських афалін. Ставрида і смарида, відомі в живленні афалін з Середземного моря, часто реєструвалися в нашій вибірці, а мерланг продовжує бути пріоритетним об'єктом живлення, тоді як камбала-калкан, ймовірно, втратила свою важливість. Як і у минулому, зареєстровано живлення афалін барабулею в зимовий час. Живлення кефаллю, ймовірно, не є універсальним в межах басейну, а швидше пов'язане з деякими районами. Гіпотеза про неспецифічну стратегію живлення афалін отримала нові докази.

4.2. Популяційна структура афалін в Чорному морі

4.2.1. Просторова структура населення афалін в прибережних водах Чорного моря.

Для афалін по всьому ареалу виду *Tursiops truncatus* характерне розділення на прибережні популяції і популяції відкритого моря (Ross, 1977; Duffield et al., 1983; Wells et al., 1987; Mead & Potter, 1995; Natoli et al., 2004; Waring et al., 2014). Серед прибережних популяцій розрізняють резидентні і мігруючі стада (Waring et al., 2014). Резидентні стада – це локальні угруповання, які займають відносно невеликі площі. Для них характерні високий рівень індивідуальної прив'язки до конкретного району і тісні соціальні зв'язки. Багато з цих стад зосереджено в лагунах, затоках і вузьких протоках. Локальні резидентні угруповання були описані з прибережних вод Середземного моря (Bearzi et al., 1997, 2011; Gnone et al., 2011), північно-східної і західної частини Атлантичного океану (Robinson et al., 2012; Speakman et al., 2006; Waring et al., 2014), Мексиканської затоки (Wells et al., 1987), Гавай (Baird et al., 2009) і вод Австралії і Нової Зеландії (Möller et al., 2002; Lusseau et al., 2003). Існує певний рівень обміну між сусідніми угрупованнями, зокрема, деякі особини здійснюють протяжні міграції (Wood, 1998; Robinson et al., 2012). Інша категорія прибережних популяцій – це прибережні мігруючі стада зі складною структурою і великим ареалом (Rosel et al., 2009; Waring et al., 2014). Усередині цих стад звичайними є часті індивідуальні переміщення на відстані до 100 км, а іноді і на 1000 км (Defran et al., 1999). Наприклад, у водах Каліфорнії локальні угруповання формують метапопуляцію, в якій обмін між стадами складає 43% (Defran et al., 1999; Hwang et al., 2014). Проте, резидентні стада також можуть мати структуру, схожу з метапопуляцією, тільки з сильнішою індивідуальною приуроченістю до місцевості і меншою частотою обміну особинами між стадами. Подібна структура спостерігається в північно-східній і центральній частинах Середземного моря (Bearzi et al., 2011; Gnone et al., 2011; Genov et al., 2016; Carnabuci et al., 2016), що підтверджено генетичними дослідженнями (Gaspari

et al., 2015). Завдяки такій структурі з великою кількістю обмінів усередині метапопуляції, багато прибережних угруповань афалін зберігають стійкість в довгостроковій перспективі, незважаючи на низьку швидкість відтворення (Stolen & Barlow, 2003).

Досі просторовий розподіл і переміщення афалін з Чорного моря були мало досліджені. Висока концентрація дельфінів влітку в пелагічних водах (Михалев, 2005) може свідчити про існування окремих скупчень афалін у відкритому морі. Неоднорідність морфологічних даних підтверджує цю гіпотезу: в Чорному морі можуть співіснувати локальні угруповання прибережних вод і окремі угруповання у відкритому морі (Розділ 3), подібно до структури популяцій Середземного моря (Gaspari et al., 2015a). Структуру стада чорноморських афалін досліджували в 1970–1980-х роках біля берегів західного Криму В.М. Белькович з командою (Белькович и др., 1978, 1987). У районі Тарханкутського півострова ними було виділено локальне угруповання (стадо), в якому вдалося розпізнати не менше 19 тварин з природними мітками (Затевахин, 1987(a)), які з різною регулярністю зустрічалися в акваторії, де проводилися дослідження, деякі з них – до 10 разів за один сезон. Але стабільних, існуючих тривалий час пар дослідниками виявлено не було.

Отже, афаліни в прибережних водах Чорного моря утворюють локальні угруповання, що налічують від кількох десятків до кількох сотень тварин, з індивідуальною прив'язкою до цього району – в усякому разі, в деяких з них (Затевахин, 1987(a); Шпак и др., 2006). Тільки у водах між Балаклавою і Сочі виявлено від чотирьох до шести (залежно від статусу груп афалін в акваторіях мису Опук і Геленджика) подібних прибережних локальних угруповань. Ще одне прибережне локальне угруповання було раніше описане з вод Тарханкутського півострова (Белькович и др., 1978) і мінімум ще одне виявлено в придунайському районі. В акваторії острова Джарилгач влітку можливе існування окремого угруповання або це може бути частка тарханкутського угруповання. (рис. 4.6.). Варто зазначити, що є й інші райони, розташовані вздовж кавказького узбережжя (між Таманню і Геленджиком), в яких також

стабільно присутні афаліни (Михалев, 2005). Отже, реально в прибережних водах північної частини Чорного моря може бути ще більше локальних угруповань. Кожне з них займає локальний ареал (деякі з них, ймовірно, до декількох сотень квадратних кілометрів) і слабо пов'язане з іншими прибережними угрупованнями: є тільки рідкісні окремі переміщення між областями (Gladilina et al., 2018). З 393 ідентифікованих особин з північної частини Чорного моря 102 (26%) повторно спостерігалися в межах районів досліджень і лише 3 особини (1%) – між районами, що дає співвідношення 34:1 співвідносно. Таким чином, число повторних реєстрацій в межах окремих районів дослідження з року в рік в десятки разів більше, ніж кількість переміщень між районами, що говорить про високу ізоляцію угруповань в північній частині Чорного моря. Таким чином, ця структура щонайближча до прибережних резидентних стад в глибоко врізаних затоках Середземного моря (наприклад, затоки Амвракікос), західноатлантичних прибережних лагун або гавайських вод (Speakman et al., 2006; Baird et al., 2009; Bearzi et al., 2008, 2011). Вона дуже схожа на структуру метапопуляції афалін з північно-західної частини Середземного моря (Carnabuci et al., 2016), але відрізняється від неї меншим зв'язком між сусідніми угрупованнями і великою відстанню між ними. Проте, на відміну від наведених в прикладі регіонів, не існує ніякого чітко вираженого фізичного або біотичного чинника, що визначає ізолюваність дельфінів в прибережних водах Чорного моря. Крім того, переміщення афалін між угрупованнями в Чорному морі, очевидно, трапляються рідше, ніж між напівзакритими затоками Іонічного моря (Bearzi et al., 2011). Слід зазначити, що генетичні дослідження (Natoli et al., 2005; Gaspari et al., 2015, 2015a) показали, що генетична структурованість і дивергенція популяцій Середземного моря в ширшому географічному масштабі також не пов'язані з фізичними чинниками; і наше дослідження, а також інші дослідження, ґрунтовані на методі фотоідентифікації (Genov et al., 2015), узгоджуються з цією ідеєю.

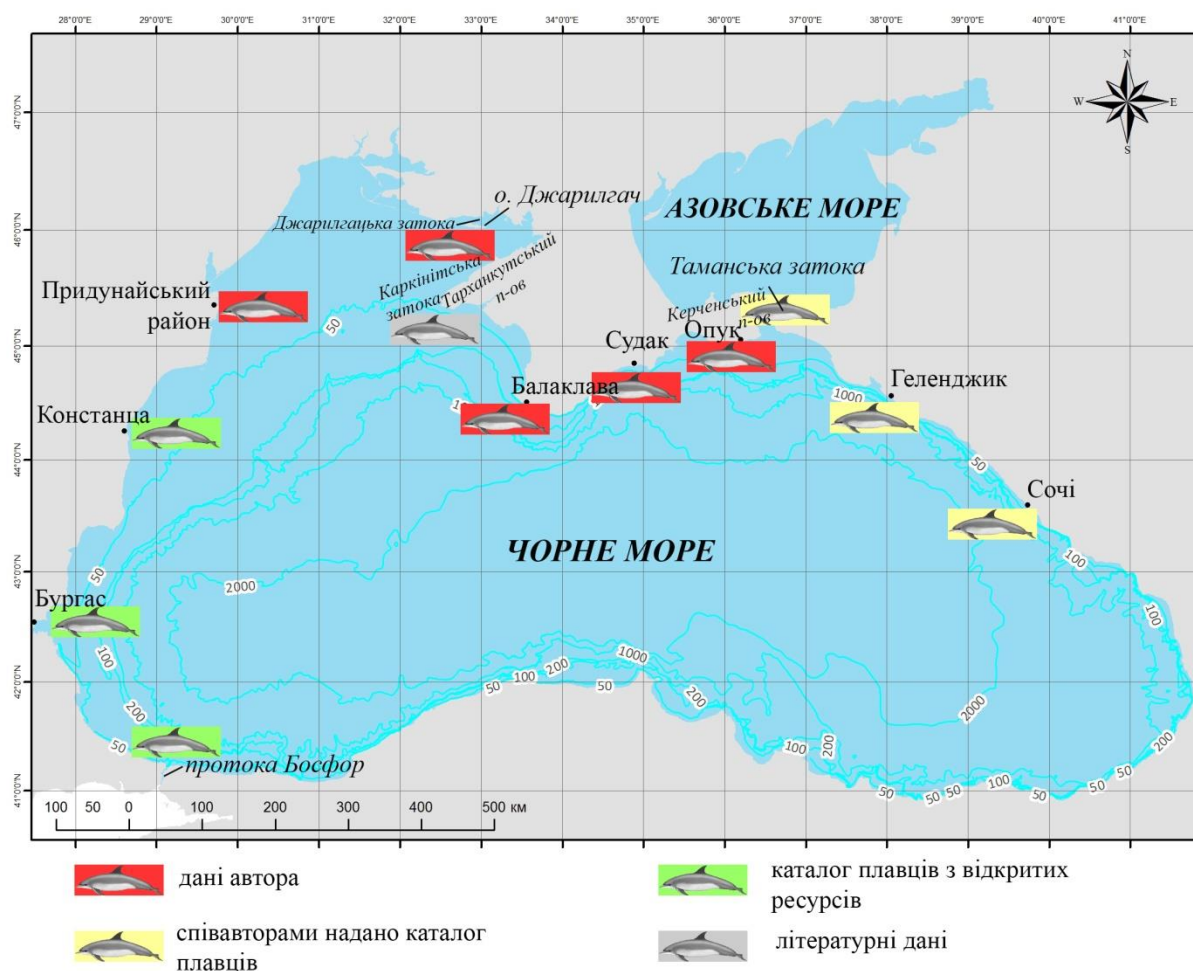


Рис. 4.6. Прибережні локальні угруповання афалін в Чорному морі

Наші результати показують, що переміщення дельфінів на довгі відстані в Чорному морі відбуваються, але вони не настільки часті, щоб назвати їх регулярними або звичними. Дельфін T1 (розділ 3.2) перемістився мінімум на 135 км на південний захід і повернувся назад, на місце його початкової реєстрації (Судак) протягом трьох тижнів. Це може бути прикладом індивідуальної активності чорноморських афалін. Прикладом іншої стратегії може бути одночасне переміщення двох афалін з району Сочі в акваторію Опуку (розділ 3.2): гіпотетично це може бути скупчення афалін з областю розповсюдження протяжністю 300 км, що відповідає категорії прибережного мігруючого стада (Waring et al., 2014). Таким чином, в Чорному морі в межах дослідженої акваторії можуть існувати два типи прибережних локальних угруповань: резидентна і мігруюча (Gladilina et al., 2018). Ця гіпотеза потребує

подальшого підтвердження. При цьому порівняльний аналіз каталогів плавців афалін з вод Румунії (Paicu, 2013) і Болгарії (Popov, 2013) за 2012 рік і з протоки Босфор (Akkaya Bas, A. Cataloguing Mediterranean dolphins. <http://cetazoom.org/> 2017) за 2011–2013 роки (рис. 4.6) не показав повторних спостережень як між вказаними районами, так і з нашими каталогами. Це свідчить про схожість тенденцій структурованості угруповань афалін не лише в східній і північній, але і в західній частині Чорного моря.

Сезонність перебування афалін в прибережних водах Чорного моря.

Сучасні зимові спостереження афалін вказують на стійку приуроченість афалін до прибережних вод в зимовий час, хоча і далі від берега, в порівнянні з теплою порою року, що поєднується з даними попередніх досліджень: Г. Г. Якушев (Якушев, 1964) вказує на невеликі групи в прибережних водах Криму і Кавказу; результати авіаобліків, проведених у 1984 році, також демонструють присутність дельфінів в прибережних акваторіях (Зеленая, 1985). Зима 2012–2013 року була аномально теплою, це призвело до більш розосередженого розподілу об'єктів живлення та, як наслідок, не сприяло об'єднанню дельфінів у великі агрегації.

Цілорічна присутність афалін відома і в інших районах прибережних вод біля берегів Криму і Кавказу – від Каламітської затоки до Керченської протоки і району Сочі (Глазов, 2000; Биркун, 2006; Биркун и др., 2006; Шпак и др., 2006; Гольдин, 2008; Савенко, 2009).

В результаті проведення цілорічних спостережень в прибережних водах Карадгу в 2010 році вдалося простежити відмінності розміру груп афалін між сезонами: зима-весна та весна-осінь мають вірогідний рівень відмінностей за критерієм Манна – Вітні ($p < 0,05$). Отримані результати схожі з даними Ю. О. Міхальова (Михалев, 2005) за підсумками авіаспостережень в 1970–1980-х рр. Також була виявлена добова динаміка зустрічності афалін залежно від пори року (розділ 3.2). У зимовий і весняний періоди афаліни частіше зустрічаються в ранішній час, тоді як в літній і осінній періоди – в денний час доби (Гладилина, 2012(a)), що співпадає з даними щодо добової активності

біля берегів Тарханкутського півострова в 1970-х роках, отриманими І. І. Затевахіним (Затевахин, 1982, 1987(а)).

Таким чином, декілька локальних прибережних угруповань з північної і східної частини Чорного моря зустрічаються в прибережних водах одного і того ж району цілий рік, і, ймовірно, є резидентними. До таких локальних угруповань, зокрема, належать афаліни з районів Балаклави, прибережних вод південно-східного Криму, Таманської затоки і Керченської протоки, району Сочі. Літнє угруповання з вод острова Джарилгач на зиму, очевидно, мігрує на південь.

4.2.2. Порівняльна характеристика чисельності локальних угруповань.

Оцінка чисельності афалін, проведена за методом «мічення і повторних виловів» в деяких прибережних акваторіях північної частини Чорного моря показала розбіжності значень для різних локальних угруповань: від 21 маркованої особини у водах острова Джарилгач до 174 маркованих афалін в акваторії Таманської затоки (Gladilina et al., 2018) (табл. 4.1).

Під час перерахунку отриманих за моделлю Чепмена значень чисельності «маркованих» особин з урахуванням частки таких тварин в групах були отримані значення загальної чисельності локальних угруповань: від 44 особин в акваторії Джарилгачу до 668 особин у водах біля Балаклави (розділ 3.2). У 1980-х роках під час оцінки чисельності тарханкутського локального угруповання в теплу пору року (Затевахин, 1987(а)) з урахуванням зустрічальності тварин з природними мітками оцінки чисельності варіювали від 49 до 98 особин в різні сезони з середнім значенням 69 афалін. Таке значення чисельності локальної популяції дуже близьке до отриманого нами в північній частині Каркінітської затоки у водах острова Джарилгач (44). При цьому, можливо, область поширення тарханкутського угруповання з району досліджень В. М. Бельковича з співавторами (Белькович, 1978, 1987) поширюється на північ, або в літній час відбувається розділення угруповання:

одні тварини надають перевагу акваторії біля Тарханкутського півострова, інші – північній частині Каркінітської затоки; або ж ми нині і команда В.М. Бельковича 30 років тому досліджували схожі за характеристиками, але різні за складом локальні угруповання. На підтримку першого пояснення також висловлюється О. Біркун (Биркун, 2006). Для того, щоб підтвердити або спростувати одну з цих гіпотез, необхідні подальші дослідження в північній частині Каркінітської затоки і нові дослідження в акваторії Тарханкутського півострова.

Таблиця 4.1

Чисельність «маркованих» афалін в різних районах досліджень

Район	Чисельність = підраховане число «маркованих» дельфінів, модель Чепмена	$\pm$ SD	CV
Джарилгач	21	4	0,19
Балаклава	169	64	0,38
Судак	98	31	0,32
Тамань*	174	76	0,44
Сочі*	76	9	0,12

(*дані щодо районів Тамань і Сочі ґрунтуються на фотоідентифікаціях, отриманих і наданих О. В. Шпак, Г. А. Крюковою, Д. М. Глазовим)

На додаток до оцінки чисельності за методом «мічення і повторних виловів» на підставі фотоідентифікації «маркованих» особин, в акваторії Судака в 2012 році і в акваторії острова Джарилгач в 2017 році були проведені лінійно-трансектні обліки чисельності. В результаті аналізу даних ЛТО були отримані оцінки, близькі до отриманих першим методом: 604 особини в

Судаку (621 особина першим методом) (Gladilina and Gol'din, 2016) та 31 особина в північній частині Каркінітської затоки (44 дельфіни методом «мічення і повторних виловів») (Gladilina et al., 2017).

В акваторії Джарилгачу в 2017 році зустрічність афалін була 0,14 на км при середньому значенні розміру групи 1,4 особини і щільності тварин 0,22 ос./км². В той же час, в акваторії Судака в північно-східній частині Чорного моря за підсумками ЛТО (Gladilina and Gol'din, 2016) при схожому значенні середнього розміру групи (1,64 особини) і майже в два рази більшій зустрічності (0,26 ос./км) щільність афалін істотно вища (4,3 ос./км²). У результаті виявлено, що чисельність афалін в акваторії Джарилгачу, яка складає за підсумками ЛТО 2017 року декілька десятків особин, на порядок менша, ніж в акваторії Судака ($n = 604$) при однаковій площі досліджуваної акваторії (143 і 140 км² відповідно) і істотно менша, ніж під час літнього обліку в акваторії біля берегів Карадагу ($n = 267$) (Кривохижин и др., 2012).

В той же час, істотно вищу концентрацію афалін в порівнянні з водами Джарилгачу відмічали і в південній частині Каркінітської затоки, біля північних берегів Тарханкутського півострова. Під час суднового обліку в цьому районі у вересні 2003 року на маршруті завдовжки 40 км зареєстрували 48 афалін в 19 групах ($ER = 0,47$) при середньому розмірі групи 2,5 особини (Биркун, 2006; Биркун и др., 2006). При цьому афаліни відвідують північну частину Каркінітської затоки лише в теплу пору року і присутні в цих акваторіях з квітня до вересня (Селюнина, 1996; Селюнина, 2001; Селюнина и др., 2003; Тарина и др., 2003; Михалев, 2005; Биркун, 2006). О. О. Біркун із співавторами (Биркун, 2006; Биркун и др., 2006) припустив, що афаліни з районів Джарилгачу і Тендри є локально кочівними групами локальної популяції, центр поширення якої і максимум щільності знаходяться південніше, біля Тарханкуту. Проте, локальні обліки чисельності біля берегів Тарханкуту, хоча й 30-річної давності, показали щільність, схожу з виявленою нами (0,13 ос./км² в травні) (Затевахин, 1987(a)), а розмір груп афалін у водах

Тендри, до 80 особин в травні (Селюнина и др., 2006), не поступається граничному розміру груп біля Тарханкуту (Затевахин, 1987(а); Михалев, 2005).

Структура популяції з розділенням на численні внутрішньопопуляційні угруповання досить звичайна для афалін. Вона може бути одним з чинників, що впливає на короткострокові коливання чисельності і в той же час підвищує середньострокову стабільність: якщо яке-небудь локальне угруповання вимирає, на його місці виникає нове або його займає угруповання, що розселяється (Holling, 1973; Roff, 1974). Міжрічні коливання такого роду були зареєстровані для чорноморських афалін в дослідженнях 1970-х–1980-х років (Бушуев, 2002; Михалев, 2005). У минулому в деякі роки зустрічальність афалін була вкрай низькою: їхня загальна чисельність в Чорному морі була оцінена в 7000 ± 3000 особин (Соколов и др., 1990; Яскин, Юхов, 1997), з них у водах України налічували всього біля 1000 особин (Щербак, 1994). Така оцінка вказувала на те, що чорноморські афаліни були під загрозою зникнення. Подібна тенденція виглядає дуже незвично – тим більше, що прибережні афаліни в Чорному морі відрізняються швидким індивідуальним ростом і високою швидкістю зміни поколінь, що сприяє підвищенню чисельності популяції (розділ 3.1). Проте, ці коливання цілком логічні, якщо метапопуляція роз'єднана на дрібні групи. В цьому випадку негативна дія може привести до зникнення деяких локальних угруповань; отже, загальна чисельність може різко скоротитися за короткий час і так само швидко відновитися внаслідок розселення або реколонізації (Gladilina and Gol'din, 2016). Нині афаліни в прибережних водах Чорного моря характеризуються швидким ростом, можливо, раннім дозріванням і низьким обміном між сусідніми резидентними локальними угрупованнями. Для виявлення історичних причин, що сформували таку фрагментовану структуру, визначення рівня генетичного обміну між локальними угрупованнями, так само як і визначення походження кожної з них, потрібні подальші дослідження.

Область поширення окремого локального угруповання в північній частині Чорного моря (на прикладі угруповання з вод південно-східного Криму). У північній частині Чорного моря біля Судака морська акваторія не обмежена ніяким чітким фізико-географічним або гідрологічним бар'єром, а область поширення угруповання, що розглядається тут, не може бути обмежена водами Судака. Наприклад, в 2008–2013 роках багаторазово спостерігалися переміщення дельфінів навколо мису Меганом. Білу афаліну – дуже добре впізнаваного представника судацького локального угруповання – часто спостерігали в 2007–2012 роках в прибережних водах між с. Рибачим (Туак) і Коктебелем (Гладилина и др., 2012, 2013) (рис. 4.7). Незадовго до нашого лінійно-трансектного обліку 2012 року були проведені дві незалежні оцінки розподілу, щільності і розміру груп афалін в сусідньому районі моря між мисами Меганом і Киїк-Атлама, недалеко від узбережжя Карадагу. У першому випадку, в результаті цілорічних берегових спостережень в 2010 році ми дійшли висновку, що в 2,5-кілометровій прибережній зоні поблизу від Карадазького природного заповіднику середній розмір групи склав 4,1 особини (медіана = 2), а зустрічність в 0,5-кілометровій прибережній зоні (на глибинах менше 20 м) вища, ніж на відстані 0,5–2,5 км від берега (на глибинах 20–40 м) (див. вище). У другому випадку, С. В. Кривохижин та ін. (Кривохижин и др., 2012) провели судновий облік в 3,5-кілометровій прибережній зоні (глибини між 0 і 45 м) в 2011 році і вказали щільність у 2,5 особини на кв. км, середній розмір групи – 2,6 особини і знаходження в основному в 1 км від берега. Таким чином, існує велика різниця між розмірами груп поблизу берегової лінії (середній розмір = 2,6–4,1) та під час асоціації з траловими суднами (середній розмір = 11,6).

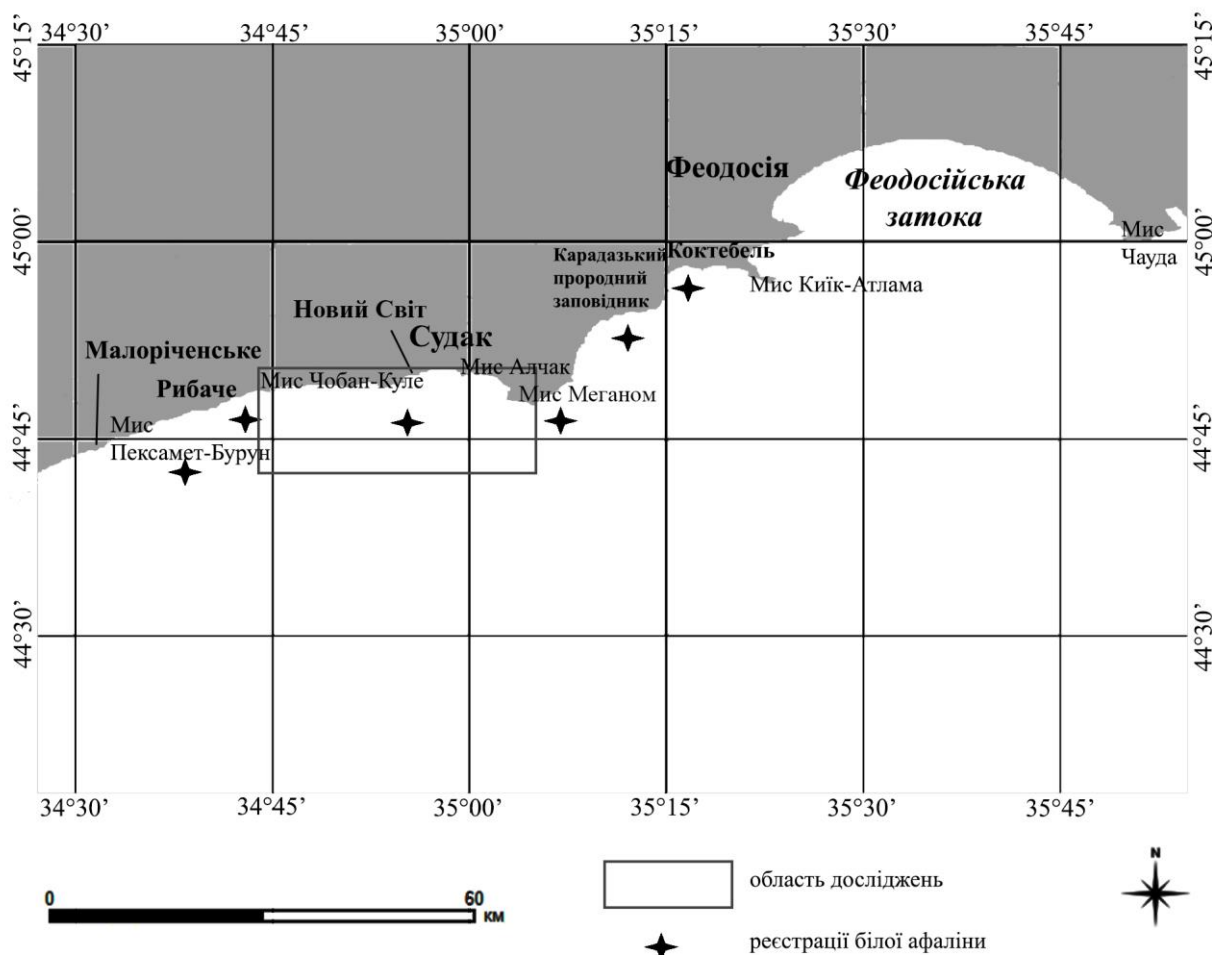


Рис.4.7. Область літнього розподілу афалін у водах південно-східного Криму.

Як видно з порівняння з даними цього дослідження, щільність угруповання поблизу Судака була майже вдвічі більша, ніж у водах Карадазького природного заповідника (4,3 ос./км² біля Судака в порівнянні з 2,5 біля Карадагу (Кривохижин и др., 2012)), і дельфіни зосереджені в основному в акваторіях з глибинами 45–60 м, які біля Судака ближче до берегової лінії, ніж поблизу Карадагу. Розміри групи на цих глибинах варіюють в широких межах – охоплюють усі варіації, що існують на мілководді; однак, відносно великі скупчення спостерігали тільки поблизу тралових суден (Gladilina and Gol'din, 2016). Примітно, що в день ЛТО, 4 серпня 2012 р., акваторія на схід від мису Меганом відрізнялася відносно високою концентрацією фітопланктону; в той же час район ЛТО був чистий (NASA., 2014). Цілком можливо, що дельфіни віддавали перевагу чистішому

морю біля Судака, що також може бути характерне загалом саме для літнього часу.

Специфічний вибір глибин можна пояснити кормовою поведінкою дельфінів: влітку акваторія з глибинами 50–60 м є осередком широкого переліку риб, які є об'єктами живлення для афалін. Найважливіші види в раціоні афалін в північній частині Чорного моря – це мерланг *Merlangius merlangus*, що тримається холодних глибин, так само, як і шпрот *Sprattus sprattus*; смарида *Spicara flexuosa* часто зустрічається на тій же глибині, близько 50 м; скат морська лисиця *Raja clavata* віддає перевагу морському дну з дрібною галькою на глибині до 60 м; нарешті, ставрида *Trachurus mediterraneus* і барабуля *Mullus barbatus* відкладають ікру в пелагіалі в цьому районі (State of Biological Resources, 1995). Таким чином, афаліни з їх опортуністичною стратегією живлення легко знаходять різноманітну здобич як в пелагіалі, так і в придонному середовищі в цьому районі.

Афаліни в районі Судака і на схід від Меганому часто спостерігалися в процесі взаємодії з траловими суднами, що ведуть промисел шпрота (Гладилина и др., 2012, 2013). Примітно, що в 2012 році в сусідній акваторії на захід від мису Пексамет-Бурун, недалеко від с. Малоріченського (Кучук-Узень), афаліни зустрічалися значно рідше, ніж біля Судака (незважаючи на той самий тип спостережень, що і біля Судака), і не взаємодіяли з риболовецькими суднами (Грачев и Гладилина, 2013). Можна припустити, що влітку 2012 року афаліни з судацького локального угруповання не заходили так далеко на захід. Проте, дельфіни могли рідше зустрічатися в тому районі і через меншу концентрацію риби. На жаль, це припущення не можна перевірити через відсутність звітів про промисел.

Найочевиднішим поясненням високої щільності афалін, яка спостерігалася в ході ЛТО, є вплив скупчення шпрота і наявність в досліджуваній акваторії риболовецьких суден на тралі. На це вказує характер розподілу афалін під час промислового лову шпрота і в моменти, коли суден в акваторії немає або вони припинили тралення. У другому випадку афаліни

тримаються розосереджено невеликими групами по декілька особин. Можна припустити, що всі афаліни можуть концентруватися в конкретній акваторії під час тралення, і, таким чином, траулери впливають на формування просторово-часової структури населення афалін в певні проміжки часу.

Ймовірно, розподіл судацького локального угруповання може мінятися залежно від року і сезону. Наприклад, Ю. О. Михальов (Михалев, 2005) спостерігав дельфінів біля Меганому впродовж усієї теплої пори року; проте, він зареєстрував найбільші скупчення на віддаленні від берега, поряд з глибинами близько 200 м. Таким чином, ми характеризуємо область поширення локального угруповання афалін з акваторії південно-східного Криму в літній час як динамічну, площею в кілька сотень квадратних кілометрів в прибережних водах між мисами Пексамет-Бурун – Малоріченським маяком – і Киїк-Атлама. При цьому не виключено, що ця область ширша і, якщо судити за окремими повідомленнями про зустрічі білої афаліни, може поширюватися далі на захід аж до акваторії Алушти і навіть Ялти (В. В. Сербін, О. Л. Сергєєнко, особисті повідомлення). Стада зі схожою структурою і ареалом відомі з Мексиканської затоки і південно-східних вод США (Speakman et al., 2010; Tyson et al., 2011). В той же час, в акваторії Судака відзначається найвища зі спостережених щільність популяції, де вся група може одночасно концентруватися. Таким чином, цей район є місцем найважливішого значення для збереження даного прибережного локального угруповання.

4.2.3. Склад та структура груп чорноморської афаліни

Розмір і склад груп. Підхід афалін до берега в усіх районах дослідження в більшості випадків був пов'язаний з кормовою поведінкою і варіював від 70% (Балаклава, суднові спостереження) до 100% реєстрацій (Балаклава, берегові спостереження, і Судак, суднові спостереження) (рис. 4.22).

Структура груп афалін може варіювати за кількома показниками: розміром групи, статевим, віковим складом і індивідуальними взаємними

відносинами всередині груп (Wells et al., 1987; Wells, 1991; Smolker et al., 1992) (за: Bearzi et al., 1997). У досліджених нами районах велика частина реєстрацій припадає на поодиноких особин і групи до 10 особин (залежно від типу спостережень і району досліджень їхня частка варіювала від 61% до 100%) (розділ 3.2), що узгоджується з даними з прибережних вод Середземного моря (Bearzi et al., 1997; Bearzi et al., 2008). У районах, в яких проводилися берегові спостереження (Балаклава, Карадаг і Опуку), медіанне число тварин в групах варіювало від двох дельфінів в акваторії Карадагу до п'яти у водах Балаклави (рис. 4.8, розділ 3). Під час суднових спостережень найменше медіанне значення також дорівнювало двом тваринам (у водах Джарилгачу і Карадагу), а максимальне становило шість тварин в групі для акваторій Балаклави і Судака. При цьому за величиною близькі одна до одної групи у водах Джарилгачу і Карадагу (медіана – 2 особини), придунайському району і водам Опуку (медіана – 3–4 особини), Балаклави і Судака (медіана – 6 особин). Локальні угруповання афалін в акваторіях Балаклави і Судака різко відрізняються від решти і максимальним числом тварин в групі – 60 дельфінів – в інших районах ми не спостерігали груп числом більше 13 афалін. Ці два райони об'єднує між собою, і в той самий час відрізняє від інших північних районів, наявність великих глибин на відносно невеликій відстані від берега (див. розділ 2): в акваторії Судака ізобата в 50 м проходить на відстані до 4 км, а в районі Балаклави – ближче, ніж за 1 км від берега. В акваторії Карадазького природного заповідника дані були отримані в ході берегових спостережень, коли тварин далі 2 км від берега було вже важко зареєструвати, і суднових, які здійснювалися за маршрутом вздовж Карадагу на віддаленні не більше 1 км від берега; в обох випадках максимальна глибина району досліджень трохи перевищувала 20 метрів. Аналогічний поріг глибин був під час спостережень в придунайському районі – близько 20 метрів. В акваторії Джарилгачу глибина не досягала навіть 15-метрової ізобати.

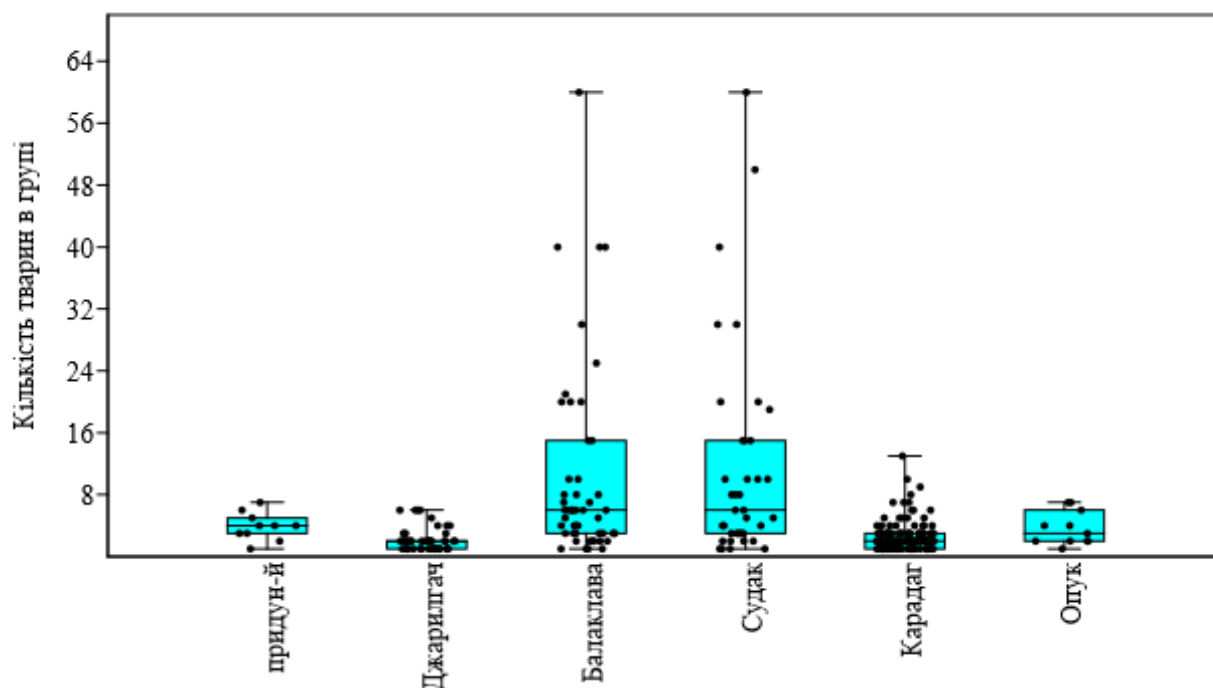


Рис. 4.8. Розміри груп афалін залежно від району і типу спостережень (точки – групи відповідного розміру, горизонтальними рисами позначені мінімальний, максимальний та середній (медіана) розміри груп, прямокутником – діапазон розмірів 25-75% груп)

Розмір груп при кооперації під час живлення сильно варіював залежно від району досліджень, але не від типу спостережень (берегових чи суднових) усередині окремих районів (табл. 4.2). При цьому розмір груп з акваторій Джарилгачу і Карадагу схожі між собою, але вірогідно відрізняються від показників з інших районів досліджень.

Таблиця 4.2

Оцінка вірогідності відмінностей груп афалін за розміром залежно від району і типу спостережень за критерієм Манна – Вітні

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I	-							
II	0,005	-						
III	0,145	<0,001	-					
IV	0,193	<0,001	1	-				
V	0,199	<0,001	0,838	0,774	-			
VI	0,01	0,173	<0,001	<0,001	<0,001	-		
VII	0,001	0,736	<0,001	<0,001	<0,001	0,096	-	
VIII	0,642	0,02	0,068	0,087	0,043	0,075	0,011	-

Примітка: райони досліджень I – придунайський, II – Джарилгач (с), III – Балаклава (б), IV – Балаклава (с), V – Судак (с), VI – Карадаг (б), VII – Карадаг (с), VIII – Опуку (б); с – судно, б – берег.

Особливу увагу привертає локальне угруповання з акваторії Опуку: за розміром груп вірогідні відмінності у нього простежуються тільки з тваринами з районів Джарилгачу і Карадагу, а найменші відмінності – з придунайським районом. При цьому наявність загальної стратегії полювання на кефаль у тварин з району Опуку і Джарилгача (розділ 4.3), а також схожість фізико-географічних умов (малі глибини, піщане узбережжя і дно), могли привести і до схожих характеристик груп в цих районах, але цього не сталося. Ймовірно, на прикладі джарилгацького локального угруповання ми спостерігаємо групу тварин з вужчим вибором стратегій полювання («атака на берег», притиснення риби до берегової лінії, але без виходу в смугу прибою) і об'єктів живлення (у більшості випадків було зафіксовано полювання на кефаль). Щодо тварин з акваторії Опуку, то, можливо, в прибережних водах цього району трапляється два типи груп афалін: стратегія живлення одних схожа з такою тварин з району Джарилгача (вихід в смугу прибою), про що свідчать наші

спостереження і численні повідомлення респондентів; інші (великі за розміром групи), можливо, віддають перевагу живленню біля траулерів на промислі шпрота в цьому ж районі, що веде до асоціації більшого числа тварин в групі. При цьому, порівняння ідентифікованих особин, що асоційовані з траулерами, і тварин, що виходять в смугу прибою під час полювання на кефаль, показав, що вони не збігаються. Це підтверджує розділення тварин в акваторії Опуку за екологічним чинником. Подібне розділення на афалін, що годуються біля риболовецьких суден чи інших знарядь рибальства, і тих, що віддають перевагу самотійному полюванню, досить звичайні для виду (Fleming, 2004; Lopez and Shirai, 2008; Pace et al., 2011; Daura-Jorge et al., 2012; Kovacs et al., 2017). Для підтвердження цієї версії потрібні подальші дослідження розподілу і екології афалін в акваторії Опуку.

Примітна різниця в середніх значеннях кількості тварин в групі (див. розділ 3, табл. 3.11), з одного боку, у водах Карадагу за нашими спостереженнями (2,0–2,6 особини) і за даними Кривохижина (Кривохижин, 2012) (2,6 особини), та, з іншого боку, за нашими даними з акваторії Судака (11,6 особини) – при асоціації афалін з траловими судами на лові шпрота. При цьому С. Г. Бушуєв і О. Савусін (Бушуєв, Савусин, 2004) під час спостережень з тралових судів в північно-західній частині Чорного моря в 2002–2004 роках вказують середнє значення афалін в групі 2,3 особини, що може бути пов'язано з відносно низькою щільністю афалін в цьому районі Чорного моря (Михалев, 2005). В той же час, наші дані близькі до результатів дослідження кооперації афалін біля траулерів біля східних берегів Австралії, де середній розмір групи під час живлення склав 8 особин (Chilvers and Corkeron, 2001). Структура локального угруповання в акваторії Джарилгача істотно відрізняється від описаної з вод Тарханкутського півострова (Затевахин, 1987(а)), в якому реєстрували групи числом до 42 особин, а частка реєстрацій від 2 до 10 особин в групі склала 71%, середнє число тварин в групі у весняно-осінній період було 5,9 особин. У нашому випадку всі реєстрації вкладаються у діапазон 1–6 особин, а середнє число тварин в групі 2,2 особини. При цьому, трохи на захід

від Джарилгача, у водах Тендри, у весняний період відмічали групи до 80 особин (Селюнина и др., 2006). Розмір групи може варіювати залежно від особливостей місця існування, впливу хижаків, багатства кормової бази, стратегії полювання (Würsig, 1978; Shane et al., 1986; Ballance, 1992; Defran et al., 1999). У захищених закритих акваторіях, таких як закриті бухти, лагуни, афаліни зазвичай зустрічаються невеликими за числом тварин групами, утворюючи дрібні локальні популяції (Shane et al., 1986; Wells et al., 1987), тоді як у відкритих прибережних і пелагічних акваторіях афаліни тримаються більшими групами, і популяція більша за чисельністю та займаною акваторією (Würsig, 1978; Ballance, 1982; Defran and Weller, 1999; Moller et al., 2002).

Склад груп афалін розрізнявся по районах також залежно від наявності або відсутності дитинчат. В акваторії Балаклави в 71% реєстрацій (27 з 38) спостерігалися дитинчата різних вікових груп, тоді як у водах Судака частка груп афалін з дитинчатами склала 50% (19 з 38), а в акваторії Джарилгача ми спостерігали молодих тварин лише у складі 27% груп. Частка груп з дитинчатами в районі Джарилгача дещо нижча середнього значення цього показника з акваторії Тарханкутського півострова (Затевахин, 1987(а)), але входить в діапазон значень по роках – в середньому за 5 сезонів там реєстрували молодих тварин в 34% реєстрацій з діапазоном від 25% до 44% у різні сезони.

Порівняльний аналіз відмінностей розміру груп з дитинчатами і без них, показав вірогідні відмінності (табл. 4.3) для всіх районів спостережень (вірогідність за критерієм Манна – Вітні $p < 0,005$): групи з дитинчатами були істотно більші. Ці дані узгоджуються зі спостереженнями афалін в Чорному (Затевахин, 1987(а)) і Середземному морях (Bearzi et al., 1997). Середня зустрічність дитинчат у Балаклаві склала 27,4 % в цілому і 38,6 % – якщо враховувати тільки групи з дитинчатами. У Судаку зустрічність дитинчат склала відповідно 13,6% в цілому і 27,2% для груп з дитинчатами. При цьому зустрічність дитинчат у Балаклаві під час кормової поведінки в цілому була вища, ніж в Судаку (за критерієм Манна – Вітні $p = 0,01$). Цікаво, що

зустрічність дитинчат в наших спостереженнях в обох районах вища, ніж в інших регіонах світу, де вона варіює в межах 7–11 % (Wursig, 1978; Leatherwood and Reeves, 1982; Weller, 1991; Bearzi et al., 1997).

Таблиця 4.3.

Порівняльний аналіз груп з дитинчатами і без них залежно від району досліджень.

	Джарилгач		Балаклава		Судак	
	Тільки дорослі	З дитинчатами	Тільки дорослі	З дитинчатами	Тільки дорослі	З дитинчатами
n	33	12	11	27	19	19
Min	1	1	1	1	1	2
Max	6	6	8	60	30	60
Медіана	2	3,5	3	7	3	10
Mean	1,8	3,5	3,1	14,5	5,7	17,4
±SD	1,1	3,7	2,2	15,3	7,2	16,5
Критерій Манна – Вітні	p=0,004		p=0,002		p=0,001	

Для афалін характерна також висока пластичність у виборі стратегій живлення, що позначається на гетерогенності структури популяції і може впливати на соціальну структуру (Cantor and Whitehead, 2013). Так, наприклад, біля берегів Бразилії одні афаліни регулярно беруть участь в кооперації з рибалками, а інші – ні (Pryor et al., 1990); біля берегів Австралії популяція афалін ділиться на тварин, що взаємодіють з траулерами, і тих, що ніколи не живляться біля тралових судів (Chilvers and Corkeron, 2001), таке ж розділення афаліни демонструють і у водах Середземного моря (Grazia Pennino et al., 2013). При цьому усунення тралів спричиняє за собою зміни в структурі

соціальної мережі популяції, іноді роблячи її, наприклад, компактнішою, як це сталося з афалінами у бухті Моретон (Австралія) (Ansmann et al., 2012).

У Чорному морі порівняльний аналіз спільної зустрічності особин при кооперації під час живлення між афалінами, що спеціалізуються на живленні біля траулерів (Судак), і тваринами, що зазвичай живляться самостійно (Балаклава), показує істотні відмінності між цими групами (Гладилина, 2014). В Судаку майже всі особини, які були зареєстровані впродовж періоду досліджень, складають єдину мережу, тоді як у Балаклаві половина ідентифікованих афалін, розбившись на багато нечисленних груп, залишилися відособленими. Таким чином, живлення біля тралових судів сприяє об'єднанню великого числа тварин в одній акваторії, внаслідок чого мережа взаємних відносин стає більш компактною, ніж у разі самостійного полювання без впливу людської діяльності (розділ 3). Більша стабільність локального угруповання з асоціацією біля траулерів підтверджується аналізом повторних реєстрацій ідентифікованих афалін з цих двох районів, де частка «маркованих» тварин, що спостерігалися повторно, склала у Балаклаві 4%, а в Судаку 21% (розділ 3.2). Риболовецькі судна є чинником, що сприяє об'єднанню на обмеженій акваторії (дві–три сотні квадратних кілометрів) в один час набагато більшого числа тварин, ніж за відсутності такого антропогенного впливу, внаслідок чого підвищується ймовірність повторних реєстрацій деяких особин.

Ще одна мережа індивідуальних зв'язків афалін при кооперації під час живлення проаналізована нами з акваторії Джарилгача. Це невелике локальне угруповання чисельністю декілька десятків особин, для якого характерна відносно висока частка «маркованих» тварин, що зустрічаються повторно два роки поспіль (31%). При цьому за показниками компактності (розділ 3.2) вона ідентична з судацьким локальним угрупованням, для тварин якого характерне живлення біля траулерів. Проте, за рахунок малого розміру мережі спостерігається менше значення середньої найкоротшої відстані між вершинами мережі.

У кожній з проаналізованих мереж індивідуальних зв'язків є невелике число «вузлових» тварин, через яких проходить найбільше найкоротших шляхів між двома особинами (найкоротша відстань між вершинами в мережі). У судацькому угрупованні частка таких тварин, через яких проходить хоча б один найкоротший шлях, становить 31% (17 з 55), особливо виділяються тварини 013-09S і 024-09W з найбільшим значенням «посередництва» (betweenness). Спільна присутність цих тварин в одній групі була зареєстрована, але частіше вони спостерігалися в складі різних груп, на що вказують також товсті чорні лінії на рис. 3.27 розділу 3.2. В акваторії Балаклави частка подібних тварин набагато нижча (14%, 9 з 63), при цьому також, як і в судацькому угрупованні, дві тварин з найбільшим значенням «посередництва» спільно спостерігалися тільки одного разу, створивши єднаний «місток» між двома частинами мережі (розділ 3.2, рис. 3.28). Найбільша частка тварин з додатнім значенням «посередництва» характерна для локального угруповання в акваторії Джарилгачу: 50% (6 особин з 12). При цьому найбільші значення характерні для двох тварин, яких спільно ми спостерігали лише раз, а максимальне число спільних повторних реєстрацій (5 разів) для іншої пари особин, у яких одне з найнижчих значень цього показника. Високе значення «посередництва» говорить про велике значення конкретної тварини в житті окремої структурної одиниці локального угруповання, посередством якої здійснюється передача інформації між різними структурними одиницями населення (Lusseau et al., 2006). Виключення такої тварини (із великим значенням «посередництва») може привести до більш негативних наслідків в структурі усього угруповання, ніж виключення особини з низьким показником «посередництва» (Lusseau and Newman, 2004; Kanngiesser et al., 2011; Bret et al., 2013; Leve et al., 2015).

Завдяки тому, що під час живлення біля тралових судів дельфінам доводиться витрачати менше енергії, за рахунок декількох траулерів в акваторії (іноді до 4 суден), ймовірно, швидко покривається добова потреба в кормі. В результаті за таких умов зменшується конкуренція між особинами і,

можливо, через це знижується рівень агресії. На це вказують відмінності в кількості слідів зубів на поверхні тіла – в Судаку цей показник менший, ніж у Балаклаві (рівень значущості відмінностей за критерієм Манна – Вітні $p = 0,016$), де ймовірніший розвиток антагоністичних індивідуальних взаємин.

Примітно, що в акваторії Судака нарівні з тісними індивідуальними зв'язками спостерігається і велика частка частково білих афалін (розділ 3.2) – 15% (в тому числі одна повністю біла афаліна (рис. 4.9)) в порівнянні з 9% з Балаклави, тоді як в акваторії острова Джарилгач теж тісна мережа зв'язків афалін, але тварин з білими плямами майже нема (менш 1%). Така індивідуальна мінливість забарвлення чорноморських афалін може сприяти тіснішому соціальному зв'язку між особинами всередині локального угруповання завдяки поліпшеній візуальній комунікації, що особливо виражено в умовах відсутності або малої кількості хижаків (Searle, 1968; Caldwell and Caldwell, 1972; Hain and Leatherwood, 1982; Würsig et al., 1990; Caro et al., 2011). Ця версія підтверджується нашими даними: тенденція до утворення компактнішої мережі індивідуальних зв'язків відмічається в тому районі, де є велика щільність особин з ділянками депігментованої шкіри (Судак). Для білої афаліни 032-11W (рис. 4.9), яку помітили в цьому районі ще дитинчам в 2007 році, характерний досить високий рівень соціалізації в локальній популяції – її часто бачили в числі перших дельфінів на підході до траулерів, а також під час активної гри з іншими членами групи. Також вона знаходиться на п'ятому місці по рівню «посередництва» серед інших афалін суданського угруповання (Додаток Д.1). Усього з 11 афалін з ділянками білої шкіри з акваторії Судака 55% мають відмінне від нуля значення «посередництва», а для однієї з них характерне максимальне для угруповання значення (тварина 013-09S), що складає 35% всіх афалін з додатним значенням цього показника. В акваторії Балаклави схожої тенденції не простежується: тільки одна афаліна з ділянкою білої шкіри з семи, що потрапили в аналіз, має додатне значення «посередництва», що становить тільки 9% від таких тварин, але це значення далеке від максимального.



Рис. 4.9. Біла афаліна з акваторії Судака

Відносно висока частка тварин з частково білим забарвленням знайдена нами також у каталозі плавців афалін з району протоки Босфор (Baş, A. Cataloguing Mediterranean dolphins. <http://cetazoom.org/> 2017), де вона склала 8% від усіх ідентифікованих афалін (14 з 168). Схоже значення отримане для сочинського локального угруповання (мінімум 5%). В районі Джарилгача нами зареєстрована одна така афаліна з 25 (4%), а в акваторії придунайського району також зафіксована одна особина з ділянками білої шкіри на хвостовому плавці, але її не вдалося занести в каталог спинних плавців. В акваторії Румунії з 18 ідентифікованих афалін у однієї було частково біле забарвлення (6%) (Paicu, 2013), а серед 29 афалін (Роров, 2013), ідентифікованих у водах Болгарії, а також 9 у водах Геленджика і 51 афаліни в Таманській затоці жодного частково білого дельфіна не було. Найвищий відсоток тварин з частково білим забарвленням відзначається в районі Опуку: 3 афаліни з 18, що становить 17%. Таким чином, в Чорному морі спостерігається клінальна мінливість в географічному розподілі зустрічальності частково білого забарвлення з максимумом в північно-східній частині Чорного моря: ця тенденція вимагає додаткового дослідження.

Механізми розвитку білого забарвлення різноманітні. Безпосередньою причиною повного альбінізму можуть бути мутації, проте при альбінізмі типу І характерна повна відсутність меланіну в шкірі та переважно рожевуватий відтінок шкіри, а також рожеві або червонясті очі (Fertl, Rossel, 2009), тоді як в нашому випадку у 9 тварин з акваторії Балаклави і 10 з акваторії Судака спостерігається тільки частково біле забарвлення (piebaldism) і тільки одна особина з судацького району має повністю білий колір. Причиною цього явища може бути ціла низка біохімічних чинників різного походження (Hain, Leatherwood, 1982). А частий вияв у локальній популяції аномального забарвлення може бути обумовлений обмеженим припливом генів у цю популяцію, у тому числі наслідком інбридингу, що може бути ознакою ізольованої субпопуляції (Hain and Leatherwood, 1982; Portway, 1998; Schaeff et al., 1999; Stockin and Visser, 2005). З іншого боку, наявність на поверхні тіла

яскравих контрастних плям може мати також екологічне і сигнальне значення при внутрішньовидових взаємозв'язках у афалін (Яблоков, 1963). Є нечисленні відомості про білих китоподібних – близько 20 видів (Hain and Leatherwood, 1982; Walsh et al., 1999), у тому числі і про білих афалін, що спостерігалися, окрім районів з огляду Д. Фертль (Walsh et al., 1999), також у водах Японії (Funasaka et al., 2015). Для Чорного моря ми вперше наводимо дані про цілковито білу афаліну і відносно високу частоту зустрічальності частково депігментованих тварин. За схематичними зображеннями деяких ідентифікованих «маркованих» афалін з акваторії Тарханкутського півострова (Затевахин, 1987(а)) можна сказати, що частина з них також мала білі плями.

Таким чином, за даними з популяційної структури чорноморської афаліни можна виділити декілька акваторій, важливих для збереження виду, які є оселищами літніх резидентних угруповань. До них належать води Балаклави і південно-східного Криму з глибинами до 60 м і води в районі острова Джарилгач і Керченського півострова з глибинами до 12 метрів. Для глибшого розуміння особливостей структурованості окремих локальних угруповань та взаємовідносин їх між собою та для кращого планування охоронних мір по збереженню афалін в акваторії Чорного моря необхідно більшу увагу приділяти безконтактним методам дослідження китоподібних, а само судновим спостереженням із фотоідентифікацією дельфінів.

4.3. Деякі фактори, що впливають на кормову поведінку афаліни в прибережних водах

Під час проведення цілорічних берегових спостережень в акваторії Карадазького природного заповідника в 2010 році афаліни були відмічені на відстані від двох метрів до двох кілометрів від берега (Гладилина, 2012(а)). Аналіз просторового розподілу поведінкових актів показує тенденцію вибору афалінами прибережних вод Карадазького природного заповідника в якості кормової акваторії: 92% реєстрацій поведінкових актів на відстані до 50 м від

берега були пов'язані з живленням, а на віддаленні до 500 м на цей вид активності припадає 64% реєстрацій (61 з 96). Це обумовлено також тим, що особливості берегової лінії Карадазького природного заповідника дозволяють дельфінам використати її під час переслідування риби: є багато невеликих, врізаних у берегову лінію бухт з великими глибинами, місця з прямовисними скелями з різким перепадом глибини (розділ 3.3, рис. 3.27). Навіть за наявності відносно пологого кам'янистого дна, як у разі бухти під скелею Левінсона-Лессінга, дельфіни демонструють активне полювання із застосуванням способу упіймання, названого В. М. Бельковичем «атакою на берег» (за: Белькович, 1978). Переміщення на всьому діапазоні відстані від берега фіксувалися рідше, ніж кормова поведінка. Це може бути пов'язано з тим, що основна частина переміщень афалін відбувалася на більшому віддаленні, ніж вдавалося візуально зафіксувати з берега.

Розміри груп істотно варіювали під час кормової поведінки і ще значніше – під час переміщень (коефіцієнт варіації в останньому випадку більше 100%), при цьому великі групи числом більше десяти дельфінів зустрічалися саме під час переміщень (три групи числом 13, 15 і 18 афалін). Але в цілому розмірні характеристики груп як під час живлення, так під час переміщень були схожі, і вірогідних відмінностей між ними не зафіксовано.

Спостерігається сезонна динаміка зустрічності груп з різними типами поведінки: для кормової поведінки відмічено тенденцію до різкого збільшення середнього числа особин у групах в травні – липні, потім зниження цього показника до грудня (рис. 4.10) ($p < 0,05$).

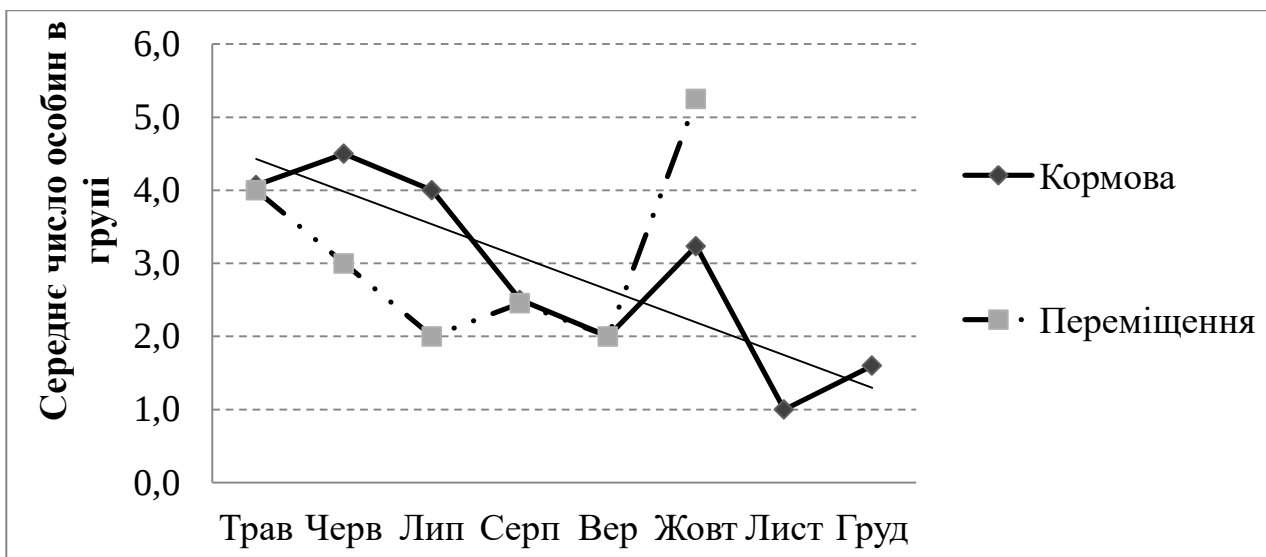


Рис. 4.10. Сезонна мінливість розміру груп залежно від типу поведінки

Аналіз добової активності афалін в прибережних водах Карадазького природного заповідника показав чітко виражену тенденцію більш високої активності в ранішній і денний час в порівнянні з вечірнім; при порівнянні тільки актив кормової поведінки ці відмінності також вірогідні (Гладилина, 2012(а)). Виявлений нами характер добової активності повністю узгоджується з літературними даними для чорноморських афалін з прибережних вод Тарханкутського півострова, де найбільша «кормова активність» (термін за: В. М. Белькович и др., 1987) спостерігалася в денний час, дещо менша – в ранішній, а ввечері частота реєстрацій кормової поведінки була істотно менша (Затевахин, 1987(б)).

Поведінку тварин в акваторії острова Джарилгач відрізняє від такої в районі Карадагу ще більша кормова активність (87% зареєстрованих груп в 2016–2017 роках були з елементами кормової поведінки) (розділ 3.2). При цьому різниця у відмінностях полювання найімовірніше пояснюється вибором кормових об'єктів: під час близьких підходів до берегової лінії ми спостерігаємо полювання на кефаль – це дуже помітний вид полювання з великою кількістю бризок і рибою, що вистрибує з води. Другий варіант реєстрованого нами полювання афалін – з птахами, що пікірують у воду – ймовірно, був на дрібну зграйну рибу, можливо – ставриду або атерину. Третій

варіант полювання, коли поодинокі афаліни, що рідко і непередбачувано з'являлися на поверхні, були розосереджені на віддаленні від берега в півкілометра, ймовірно, був на донну поодинокую рибу, зокрема, на дрібних камбал або скатів, характерних для цього району (Попова, 1954).

Ще однією яскравою поведінковою особливістю тварин в акваторії Джарилгачу є гра дельфінів з медузами коренеротами (розділ 3.3). Така ігрова поведінка вже реєструвалася для чорноморських афалін з акваторії Тарханкутського півострова (Белькович та ін., 1987). У ході ж наших досліджень вдалося не лише зафіксувати факт гри з медузою, але і показати властиву цьому елементу поведінки культурну традицію за допомогою методу фотоідентифікації. Таку поведінку демонструвала певна особина (004-16S) (найімовірніше, самець) в 2016 і 2017 роках, а в 2017 році двічі зафіксована така ж гра для іншої особини – 013-17S; обидві ці дві особини були зареєстровані в одній групі. Це може бути прикладом певної традиції для цього локального угруповання. Наявність у афалін традицій в різних виявах – відомий факт в літературі (Kuczaj et al., 2012; Whitehead and Rendell, 2016), а найбільш яскравим її прикладом є традиція афалін із затоки Човг (західна Австралія) надягати на роstrum губку для полегшення пошуку донної риби в піщаному ґрунті (Smolker et al., 1997; Sargeant et al., 2006; Mann et al., 2011).

Таким чином, кормова поведінка становить основу діяльності афалін під час підходу до берега, при цьому афаліни зберігають структуру групи. Підхід до берега забезпечує доступ до різноманітних кормових об'єктів і підтримує широкий спектр стратегій живлення в дослідженому регіоні. Кормова поведінка біля берега підпорядковується вираженому добовому і сезонному ритму. У групах з молодими тваринами проявляються елементи навчальної поведінки. Характерною особливістю афалін з акваторії Джарилгача є наявність особливої традиції, що проявляється в ігровій поведінці з медузами.

Одним з важливих способів живлення афалін в прибережних водах північної частини Чорного моря є живлення біля траулерів (розділ 3.3). Афаліни взаємодіють з траловими судами (рис. 4.11) по усьому ареалу

(Corkeron et al., 1990; Waring et al., 1990; Fertl and Leatherwood, 1997; Zeeberg et al., 2006; Gonzalvo et al., 2008; Jaiteh et al., 2013; Бушуев и Савусин, 2004; Гладылина и др., 2012, 2013). Ще на початку XX століття у водах Чорного моря траловий лов риби не був розвинений, а почав активно розвиватися на початку 1970-х років з промислом шпрота (*Sprattus sprattus*) (Чашин, 1997). При цьому в шельфовій зоні України, зокрема біля берегів Криму, на початку 1990-х років почалося різке зниження вилову шпрота, а з 1995 р. знову збільшення обсягів вилову – головним чином внаслідок збільшення кількості траулерів – від декількох одиниць до декількох десятків (близько 40 в 2002 р.) (Шимко, 2005; Болтачев, 2006). Змінилося і живлення афалін. На початку минулого століття у спектрі живлення чорноморських афалін з дрібних риби була відома тільки хамса, а основну частину раціону становили крупні риби (Цалкин, 1940; Клейненберг, 1956; Томилин, 1957). Тепер же склад кормових об'єктів чорноморських афалін дещо змінився в бік збільшення частки дрібних риби (розділ 3.2), а афаліни все частіше стали годуватися біля тралових судів під час промислу шпрота (Бушуев, Савусин, 2004; розділ 4.3). Афаліни стали віддавати перевагу цій рибі, незважаючи на її дрібні розміри (максимальна довжина тіла шпрота 13 см, середня 6-8 см (Мовчан, 2011)). Такий вибір пояснюється великою щільністю корму, а відповідно і економією енергії при цьому способі живлення, оскільки частина риби випадає через вічка. Дельфіни особливо віддавали перевагу тим суднам, які вже закінчували тралення і витягували сітку (Бушуев, Савусин, 2004).



Рис. 4.11. Траулери на промислі шпрота у водах Судака.

В той час як мідійні колектори в інших регіонах вважаються несприятливим фактором для живлення китоподібних, оскільки вони займають найкращі кормові біотопи (Watson-Capps and Mann, 2004; Markowitz et al., 2004; Ribeiro et al., 2007), в Чорному морі ці споруди, які збільшують площу для освоєння гідробіонтами, приваблюють риб (Евстигнеева и Гринцов, 2001), а за ними і дельфінів. Тим же можна відчасти пояснити і звичайність полювання афалін біля прибережних знарядь рибальства (Gladilina, 2013).

Серед усіх способів полювання, які ми спостерігали в північній частині Чорного моря, найбільший інтерес викликає живлення афалін з виходом в смугу прибою, яке найяскравіше було виражене в районі Опуку (Gladilina, 2010; Гладилина, 2012(б)). Схожий спосіб упіймання, але без виходу в смугу прибою, відмічений і в районі острова Джарилгач (розділ 3.3). Такий спосіб упіймання здобичі був зареєстрований у світі тільки для чотирьох видів китоподібних: косатки (*Orcinus orca*), афаліни (*Tursiops truncatus*), горбатого

дельфіна (*Sousa plumbea*) і гвіанського дельфіна (*Sotalia guianensis*) (Hoese, 1971; Lopez and Lopez, 1985; Peddemors and Thompson, 1994; Guinet and Bouvier, 1995; Silber and Fertl, 1995; Sargeant et al., 2005; Santos, 2010; Jiménez and Alava, 2015). По усьому ареалу афаліни відоме лише обмежене число місць, де дельфіни демонструють такий спосіб полювання (рис. 4.12): Південна Кароліна, Джорджія, Техас, Баха (Baja), Каліфорнія, Португалія, Мавританія (огляд зі статті Silber, Fertl, 1995), Західна Австралія (Sargeant et al., 2005) і Еквадор (Jiménez, Alava, 2015). Для чорноморських афалін цей тип поведінки описується вперше.

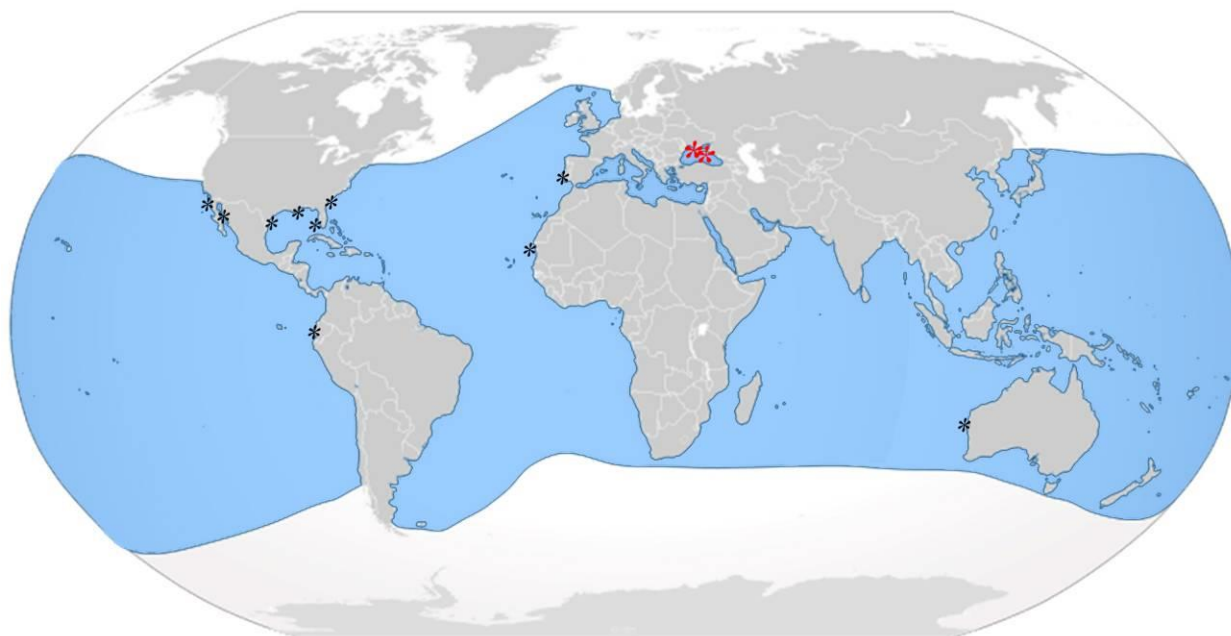


Рис. 4.12. Райони виходу афалін в смугу прибою (зображення ареалу взятє з сайту Вікіпедії https://ru.wikipedia.org/wiki/Афалина#/media/File:Cypron - Range _ Tursiops _ truncatus.svg) * – літературні дані (Silber and Fertl, 1995; Sargeant et al., 2005; Jiménez and Alava, 2015), * – наші дослідження.

В усіх відомих випадках афаліни виходили в смугу прибою або на глинисте узбережжя, або на піщане, що може бути пов'язано з нетравматичністю такого субстрату (Riglaey et al., 1981). При цьому з ідентифікованих видів риб, на яких афаліни полюють у такий спосіб, відомі тільки представники кефалевих (*Mugil* sp.). У нашому випадку афаліни

полювали біля піщаного берега з відносно різким збільшенням глибини (на відстані 2 метрів від берега глибина близько 1,5 м), головна здобич – представники кефалевих (Mugilidae). Очевидно, рідкість вибору афалінами саме такої тактики полювання обумовлена поєднанням безлічі чинників, включаючи особливості ландшафту берегової лінії, наявності певних об'єктів живлення і соціального навчання (Partridge and Greene, 1985), що також може бути традицією, яка частіше передається від самки дочці, ніж синові (Krützen et al., 2004; 2005; Sargeant et. al., 2005).

Отже, в сучасних умовах афаліни в прибережних водах освоюють широке різноманіття прийомів полювання. Зокрема, вони активно використовують абіогенні і антропогенні чинники, що полегшують полювання. Специфічна приуроченість до певних форм берегового рельєфу і знарядь рибальства, що виражається в розвитку незвичайних спеціалізованих видів кормової поведінки, свідчить про інтенсивні процеси адаптації до місць життя, освоєння прибережного простору і різноманітність інструментарію екологічних стратегій. Така поведінка свідчить про резидентність (принаймні, сезонну) і стабільність локальних угруповань афаліни, успадкування нагромадженого індивідуального досвіду.

ВИСНОВКИ

1. У прибережній акваторії Чорного моря афаліни утворюють не менше десяти локальних угруповань. У північній частині Чорного моря ці угруповання з високим ступенем ізоляції одне від одного роками займають одні й ті ж акваторії протягом теплого сезону та мають чисельність від декількох десятків до сотень особин.

2. Довжина тіла сучасних дорослих чорноморських афалін в середньому дорівнює 242 см для самок, 256 см для самців, а ріст триває до 4 років. Максимальний вік становить 41 рік. Терміни розмноження охоплюють більшу частину року – з лютого по жовтень.

3. Афалінам прибережних вод у цілому притаманні ознаки чорноморського підвиду *Tursiops truncatus ponticus*, проте серед них трапляються особини, для яких характерні ранні терміни розмноження в лютому–березні, великі розміри тіла і черепа.

4. Раціон живлення чорноморських афалін включає не менше 23 видів риб, з яких сім виявлені вперше. Склад живлення зазнав історичних змін – відбулося зменшення середнього розміру кормових об'єктів.

5. Локальні угруповання афалін в акваторії Судака та острова Джарилгач істотно відрізняються за чисельністю, але кожне з них є єдиною мережею, в якій дельфіни взаємодіють під час живлення. В акваторії Балаклави водночас із ядром угруповання співіснують окремі малі групи.

6. Для локального угруповання з акваторії Судаку характерною особливістю є приуроченість до живлення біля риболовецьких суден, і на відміну від угруповання з акваторії Балаклави, більш розвинена кооперація під час живлення і рідше виявляються ознаки агресивної взаємодії.

7. Кормова поведінка складає основу активності афалін при підході до берега. У деяких районах спостерігаються рідкісні форми полювання – вихід в смугу прибою. Характерна риса сучасних афалін – часте живлення поблизу риболовецьких суден і в знаряддях рибальства.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Амброз, А.П. 1954. Распределение и промысел черноморской ставриды. *Труды ВНИРО*, 28: 113–125.
2. Барабаш-Никифоров, И.И. 1940. *Фауна китообразных Черного моря, ее состав и происхождение: Опыт морфолого-систематического анализа*, 88 с. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т.
3. Белькович, В.М. 1978. *Поведение и биоакустика дельфинов*, 199 с. Москва: ИОАН СССР.
4. Белькович, В.М. 1987. *Поведение и биоакустика дельфинов*, 220 с. Москва: ИОАН СССР.
5. Берж, К., 1962. *Теория графов и ее приложения* (пер. с фр. А.А. Зыкова под ред. И.А. Вайнштейна), 320 с. Москва: Иностранная литература.
6. Биркун, А.А. (мл.). 2006. Китообразные. *Северо-западная часть Черного моря: биология и экология*. Киев: Наукова Думка, 314-332.
7. Биркун, А.А. (мл.), Кривохижин, С.В., Глазов, Д.М., Шпак, О.В., Занин, А.В. и Мухаметов, Л.М. 2006. Оценка численности китообразных в прибрежных водах северной части Черного моря: результаты судовых учетов в августе – октябре 2003 г. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов*. Санкт-Петербург: 64-68.
8. Болтачев, А.Р. 2006. Траловый промысел и его влияние на донные биоценозы Черного моря. *Морской экологический журнал*, 5(3): 45-56.
9. Бушуев, С.Г. 2000. Истощение кормовой базы как фактор, лимитирующий численность черноморских дельфинов. *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*, 2: 437-452.
10. Бушуев, С.Г. 2002. Основные результаты авианаблюдений черноморских дельфинов в 1970-80-х гг. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов*. Москва: 60-61.
11. Бушуев, С.Г. и Савусин, В.П. 2004. Наблюдения за дельфинами с промысловых судов при ведении тралового лова шпрота в северо-

- западной части Черного моря. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов.* Москва: 113-116.
12. Глазов, Д.М. и Лямин, О.И. 2000. Наблюдения за выбросами дельфинов на черноморском побережье Кавказа. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов.* Архангельск, Россия: 87-90.
 13. Гладилина, Е.В. 2012а. Круглогодичные наблюдения за китообразными (Cetacea) в водах Карадагского природного заповедника и прилегающей акватории. *Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского: Серия “Биология, Химия”*, 25;64(2): 51-59.
 14. Гладилина, Е.В. 2012б. Разнообразие способов питания китообразных в прибрежных водах северной части Черного моря. *V Всероссийская конференция по поведению животных: Сборник тезисов.* Москва: Товарищество научных изданий КМК: 45.
 15. Гладилина, Е.В. 2014. Выявление локальных стад афалин с применением метода фотоидентификации. *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів.* Київ, Україна: 7.
 16. Гладилина, Е.В., Сербин, В.В. и Гольдин, П.Е. 2012. Афалины (*Tursiops truncatus*) у траулерных судов при лове шпрота в водах восточного и юго-восточного Крыма. *Морские млекопитающие Голарктики: Сборник научных трудов.* Суздаль, Россия: 158-159.
 17. Гладилина, Е.В., Сербин, В.В. и Гольдин, П.Е. 2013. Структура группы и поведение афалин возле траулеров при лове шпрота. *XLII Всеукраинская научная конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов ТНУ: Секция “Зоология”.* Симферополь, Украина: 10-11.
 18. Гольдин, Е.Б. 2008. Китообразные в Керченском проливе и эколого-географический метод в их изучении. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов.* Одесса, Украина: 208-214.
 19. Грачев, И. и Гладилина, Е.В. 2013. Наблюдения за китообразными в акватории с. Малореченского (Алушта, Крым) в августе 2012 года. *XLII*

Всеукраинская научная конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов ТНУ: Секция “Зоология”. Симферополь, Украина: 13-14.

20. Данилевский, Н.Н., Сиротенко М.Д., Шляхов В.А. и Медведев Л.П. 1978. О летнем распределении дельфинов в Черном море. *Морские млекопитающие. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ.* Москва, АН СССР: 99-100.
21. Евстигнеева, И.К. и Гринцов, В.А. 2001. Количественное развитие и видовое разнообразие макроводорослей на искусственном субстрате в Черном море. *Экология моря*, 55: 11-16.
22. Егерман, Ф.Ф. 1936. Сырьевая база камбалы в Черном море. *Рыбное хозяйство СССР*, 6: 18-20.
23. Затевахин, И.И., 1982. Особенности распределения и ритмики активности афалины у западного побережья Крыма. *Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тез. докл. VIII Всесоюзного совещания*, Астрахань: 134-136.
24. Затевахин, И.И., 1987а. Биология и социальная экология черноморской афалины. *Поведение и биоакустика китообразных*, ред. В.М. Белькович, 68-93. Москва: ИОАН СССР.
25. Затевахин, И.И., 1987б. Этологические и экологические механизмы изоляции природных популяций дельфинов. *Поведение и биоакустика китообразных*, ред. В.М. Белькович, 94-109. Москва: ИОАН СССР.
26. Зеленая, Ф.Е. и Юхов, В.Л. 1985. Распределение и численность дельфинов в Черном море. *Отчет о научно-исследовательской работе. Одесское отделение АзЧерНИРО*, Одесса: 33 с.
27. Зернов, С.А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря. *Зап. Импер. акад. наук по физ.-мат. отд-нию*, 32(1): 299 с.
28. Клейненберг, С.Е. 1936. Материалы к изучению питания дельфинов Черного моря. *Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, отд. Биологии*, 45(5): 338–347.

29. Клейненберг, С.Е. 1938. Некоторые данные о питании *Tursiops tursio* Fabr. в Черном море. *Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, отд. Биологии*, 47(5): 6 с.
30. Клейненберг, С.Е. 1956. *Млекопитающие Черного и Азовского морей*, 288 с. Москва: АН СССР.
31. Клевезаль, Г.А. 1988. *Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях*, 285 с. Москва: Наука.
32. Кравченко, А.С. 1932. *Дельфиновый промысел на Черном море*, 19 с. Москва: КОИЗ.
33. Кривохижин, С.В. и Биркун, А.А. (мл.) 2009. Спектр питания китообразных в Черном море. *Морской экологический журнал*, 4(8): 67-78.
34. Кривохижин, С.В., Биркун, А.А. (мл.) и Радыгин, Г.Ю. 2012. Сезонные изменения распространения и численности китообразных у побережья Юго-Восточного Крыма. *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: мат-лы VII Междун. Конф., 1. Керчь, ЮгНИРО*: 115-118.
35. Куцоконь, Ю. та Квач, Ю. 2012. Українські назви міног і риб фауни України для наукового вжитку. *Біологічні студії*, 6(2): 199-220.
36. Мальм, Е.Н. 1932. *Дельфины Черного моря*, 23 с. Ленинград: АН СССР.
37. Михалев, Ю.А. 2004. Характер распределения афалины (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) в Черном море по данным авиасъемок. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов*. Москва: 397-402.
38. Михалев, Ю.А. 2005. Особенности распределения афалины, *Tursiops truncatus* (Cetacea), в Черном море. *Вестник Зоологии*, 39(3): 29-42.
39. Михалев, Ю.А., Савусин, В.П. и Бушуев, С.Г. 2004. Ассоциированная связь между скоплениями рыб и дельфинов в Черном море по данным авиаразведки. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов*, Москва: 393-397.
40. Мовчан, Ю.В. 2011. *Риби України*, 420 с. Київ: НАН України.
41. Морозова, Н.Н. 1981. Современное состояние популяций черноморских дельфинов. *Рыбное хозяйство*, 3: 45-46.

42. Ожаровская, Л.В. 1997. Размножение черноморской афалины. *Черноморская афалина Tursiops truncatus ponticus: морфология, физиология, акустика, гидродинамика*, ред. В.Е. Соколов, Е.В. Романенко, 114-145. Москва: Наука.
43. Попова, В.П. 1954. Распределение камбалы в Черном море. *Труды ВНИРО*, 28: 151-159.
44. Попова, В.П. 1967. Методы оценки состояния запаса и прогнозирования улова камбалы-калкана Черного моря. *Труды ВНИРО*, 62: 197-204.
45. Прогноз стану запасів та можливого вилучення водних біоресурсів Чорного моря, Керченської протоки та морських мігруючих риб у 2015 році. *Отчет по проекту 2Ю, № 0113Г004247*, 134 с. Керчь: ЮгНИРО.
46. Селюнина, З.В. 1996. Млекопитающие. *Позвоночные животные Черноморского биосферного заповедника*, ред. И.А. Акимов. *Вестник Зоологии*, 1: 39-44.
47. Селюнина, З.В. 2001. Дельфіни в акваторіях Чорноморського біосферного заповідника. *Морські ссавці у водах України: дослідження та збереження дельфінів Чорного і Азовського морів, 1*. Київ: 14-15.
48. Селюнина, З.В., Ткаченко, П.В. и Бахтиарова, Л.И. 2003. Отчет о регистрации морских млекопитающих в Черноморском биосферном заповеднике: Оцінка стану популяцій червонокнижних морських ссавців Азовського та Чорного морів (МС-2003). *Звіт про НДР, 2*. Сімферополь, Лаб. Брема: 133-159.
49. Селюнина, З.В. и Ткаченко, П.В. 2004. Сезонные перемещения дельфинов в акваториях региона Черноморского биосферного заповедника. *Природничий альманах. Серія: Біологічні науки. Зб. наук. Праць, 4*. Херсон, Персей: 126-131.
50. Селюнина, З.В., Ткаченко, П.В. и Бахтиарова, Л.И. 2006. Отчет о регистрации морских млекопитающих в Черноморском биосферном заповеднике. *Improvement of the Ukrainian National Network for Cetaceans Monitoring and Conservation, Annex 8*, 34 pp.

51. Соколов, В.Е. и Романенко, Е.В., 1997. *Черноморская афалина Tursiops truncatus ponticus: морфология, физиология, акустика, гидродинамика*, 672 с. Москва: Наука.
52. Тарина, Н.А., Пержинский, В.В. и Гамалий, П.А. 2003. Отчет о регистрации морских млекопитающих в Черноморском биосферном заповеднике: Оцінка стану популяцій червонокнижних морських ссавців Азовського та Чорного морів (МС-2003). *Звіт про НДР*, 3. Сімферополь, Лаб. Брема: 163-178.
53. Томилин, А.Г. 1951. *Определитель китообразных по поведению и внешним признакам*, 88 с. Москва: МОИП.
54. Томилин, А.Г. 1957. *Звери СССР и прилежащих стран. Т.9. Китообразные*, 756 с. Москва: МОИП.
55. Цалкин, В.И. 1940. Некоторые наблюдения над биологией дельфинов Азовского и Черного морей. *Бюлл. МОИП, нов. сер., отд. биол.*, 19(1): 61-70.
56. Чашин, А.К. 1997. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна. *Тр. ЮгНИРО: Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск)*, 43: 60–67.
57. *Червона книга України. Тваринний світ*. 2009. 600 с. Київ: Глобалконсалтинг.
58. Шимко, Н.С. 2005. Обзор результатов промысла черноморской кильки за путину 2004 – 2005 гг. *Рыбное хозяйство Украины*, 5(40): 34-36.
59. Шпак, О.В., Глазов, Д.М., Крюкова, А.А. и Мухаметов, Л.М. 2006. Применение метода фотоидентификации с целью изучения сезонного распределения черноморских дельфинов вдоль курортного побережья Большого Сочи. *Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов*. Санкт-Петербург: 561-563.
60. Щербак, М.М. 1994. *Червона книга України*, 464 с. Київ: Укр. енциклопедія.

61. Яблоков, А.В. 1963. О типах окраски китообразных. *Бюллетень м. о-ва исп. природы, Отд. Биологии*, 68(6): 27-41.
62. Якушев, Г.Г. 1964. Распределение дельфина и оценка его численности в 1964 г. (Информационный отчет по разделу № 10). *Азчеррыбпромразведка АзЧерНИРО*. Керчь, 9 с.
63. Яскин, В.А. и Юхов, В.Л. 1997. Численность и распределение черноморских афалин. *Черноморская афалина *Tursiops truncatus ponticus*: морфология, физиология, акустика, гидродинамика*, ред. В. Е. Соколов, Е. В. Романенко, 19-26. Москва: Наука.
64. Acevedo, A. and Wursig, B. 1991. Preliminary observations on bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, at Isla del Coco, Costa Rica. *Aquatic Mammals*, 17(3): 148-151.
65. Acevedo Gutiérrez, A. and Parker, N. 2000. Surface behavior of bottlenose dolphins is related to spatial arrangement of prey. *Marine Mammal Science*, 16(2): 287-298.
66. Allen, M.C., Read, A.J., Gaudet, J. and Sayigh, L.S. 2001. Fine-scale habitat selection of foraging bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* near Clearwater, Florida. *Marine Ecology Progress Series*, 222: 253-264.
67. Ansmann, I.C., Parra, G.J., Chilvers, B.L. and Lanyon, J.M. 2012. Dolphins restructure social system after reduction of commercial fisheries. *Animal Behaviour*, 84(3): 575-581.
68. Baird, R.W., Gorgone, A.M., McSweeney, D.J., Ligon, A.D., Deakos, M.H., Webster, D.L., Schorr, G.S., Martien, K.K., Salden, D.R. and Mahaffy, S.D. 2009. Population structure of island-associated dolphins: Evidence from photo-identification of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the main Hawaiian Islands. *Marine Mammal Science*, 25(2): 251-274.
69. Ballance, L.T. 1992. Habitat use patterns and ranges of the bottlenose dolphin in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science*, 8(3): 262-274.

70. Barros, N.B. and Wells, R.S. 1998. Prey and feeding patterns of resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. *Journal of Mammalogy*, 79(3): 1045-1059.
71. Barros, N.B. and Clarke, M.R. 2009. Diet. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. Second Edition, eds W.F. Perrin, B. Würsig and J.G.M. Thewissen, 311-316. Burlington/SanDiego/New York/London: Academic Press.
72. Baş, A.A., Amaha Öztürk, A. and Öztürk, B. 2015. Selection of critical habitats for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) based on behavioral data, in relation to marine traffic in the Istanbul Strait, Turkey. *Marine Mammal Science*, 31(3): 979-997.
73. Baş, A.A. 2017. Cataloguing Mediterranean dolphins. Available from: <http://cetazoom.org/> 2017.
74. Bearzi, G., Fortuna, C. and Reeves, R.R. 2009. Ecology and conservation of common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Mediterranean Sea. *Mammal Review*, 39(2): 92-123.
75. Bearzi, G., Notarbartolo Di Sciara, G. and Politi, E. 1997. Social ecology of bottlenose dolphins in the Kvarnerić (northern Adriatic Sea). *Marine Mammal Science*, 13(4): 650-668.
76. Bearzi, G., Politi, E. and Sciara, G.N. 1999. Diurnal behavior of free ranging bottlenose dolphins in the Kvarnerić (northern Adriatic Sea). *Marine Mammal Science*, 15(4): 1065-1097.
77. Bearzi, G., Politi, E., Agazzi, S., Bruno, S., Costa, M. and Bonizzoni, S. 2005. Occurrence and present status of coastal dolphins (*Delphinus delphis* and *Tursiops truncatus*) in the eastern Ionian Sea. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(3): 243-257.
78. Bearzi, G., Agazzi, S., Bonizzoni, S., Costa, M. and Azzellino, A. 2008. Dolphins in a bottle: abundance, residency patterns and conservation of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the semi-closed eutrophic Amvrakikos Gulf, Greece. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(2): 130-146.

79. Bearzi, G., Bonizzoni, S. and Gonzalvo, J. 2011. Mid-distance movements of common bottlenose dolphins in the coastal waters of Greece. *Journal of Ethology*, 29(2): 369-374.
80. Bejder, L., Fletcher, D. and Bräger, S. 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 56(3): 719-725.
81. Bejder, L., Samuels, A.M.Y., Whitehead, H.A.L., Gales, N., Mann, J., Connor, R., Heithaus, M., Watson-Capps, J.A.N.A., Flaherty, C. and Krutzen, M. 2006. Decline in relative abundance of bottlenose dolphins exposed to long-term disturbance. *Conservation Biology*, 20(6): 1791-1798.
82. Birkun, A. 2013. *Tursiops truncatus* ssp. *Ponticus*. IUCN 2013. *IUCN Red List of Threatened Species*, 2013(1). Available from: [http: www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
83. Blanco, C., Salomón, O. and Raga, J.A. 2001. Diet of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(6): 1053-1058.
84. Borgatti, S.P., Everett, M.G. and Freeman, L.C. 2002. *Ucinet for Windows: Software for social network analysis*. Harvard, MA, Analytic Technologies.
85. Bret, C., Sueur, C., Ngoubangoye, B., Verrier, D., Deneubourg, J.L. and Petit, O. 2013. Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): a social network analysis. *PloS one*. 8(12): p.e83015. Available from: [doi:10.1371/journal.pone.0083015](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083015).
86. Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. and Thomas, L. 2001. *Introduction to distance sampling estimating abundance of biological populations*, 432 pp. Oxford, UK: Oxford University Press.
87. Butti, C., Corain, L., Cozzi, B., Podestà, M., Pirone, A., Affronte, M. and Zotti, A. 2007. Age estimation in the Mediterranean bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu 1821) by bone density of the thoracic limb. *Journal of Anatomy*, 211(5): 639-646.
88. Cairns, Sara J., and Steven J. Schwager. 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35(5): 1454-1469.

89. Caldwell, D.K., and Caldwell, M.C. 1972. *The world of the bottlenosed dolphin*, 157 pp. Philadelphia and New York, PA: J.B. Lippincott Co.
90. Cantor, M. and Whitehead, H. 2013. The interplay between social networks and culture: theoretically and among whales and dolphins. *Phil. Trans. R. Soc. B.* [Online] 368(1618): p.20120340. Available from: doi:10.1098/rstb.2012.0340.
91. Carnabuci, M., Schiavon, G., Bellingeri, M., Fossa, F., Paoli, C., Vassallo, P. and Gnone, G. 2016. Connectivity in the network macrostructure of *Tursiops truncatus* in the Pelagos Sanctuary (NW Mediterranean Sea): does landscape matter?. *Population ecology*, 58(2): 249-264.
92. Caro, T., Beeman, K., Stankowich, T. and Whitehead, H. 2011. The functional significance of colouration in cetaceans. *Evolutionary Ecology*, 25(6): 1231-1245.
93. Caughley, G. 1977, 234 pp. *Analysis of vertebrate populations*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
94. Chapman, C.J. 1951. Some properties of the hypergeometric distribution with applications to zoological censuses. *University of California Public Static*, 1: 131-160.
95. Charlesworth, B. 1994. *Evolution in age-structured populations*. Second Edition, 310 pp. Cambridge: Cambridge University Press.
96. Charlton-Robb, K., Gershwin, L.A., Thompson, R., Austin, J., Owen, K. and McKechnie, S. 2011. A new dolphin species, the Burrunan dolphin *Tursiops australis* sp. nov., endemic to southern Australian coastal waters. *Plos one*. 6(9): p.e24047. Available from: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0024047>
97. Chilvers, B.L. and Corkeron, P.J. 2001. Trawling and bottlenose dolphins' social structure. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1479): 1901-1905.
98. Cockcroft, V.G. and Ross, G.J.B. 1990. Age, growth and reproduction in bottlenose dolphins from the east coast of southern Africa. *Fish. Bull*, 88(2): 289-302.

99. Cockcroft, V.G. 1990. Observations on the early development of a captive bottlenose dolphin calf. In *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R.R. Reeves, 461-478. San Diego: Academic Press.
100. Committee on Taxonomy. 2016. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy. Available from: www.marinemammalscience.org.
101. Connor, R.C. 2000. Group living in whales and dolphins. In *Cetacean societies: Field studies of dolphins and whales*, eds J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack and H. Whitehead, 199-218. Chicago: University of Chicago Press.
102. Corkeron, P.J., Bryden, M.M. and Hedstrom, K.E. 1990. Feeding by bottlenose dolphins in association with trawling operations in Moreton Bay, Australia. In *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R.R. Reeves, 329-336. San Diego: Academic Press.
103. Corkeron, P.J., Morris, R.J. and Bryden, M.M. 1987. Interactions between bottlenose dolphins and sharks in Moreton Bay, Queensland. *Aquatic Mammals*, 13(3): 109-113.
104. Daura-Jorge, F.G., Cantor, M., Ingram, S.N., Lusseau, D. and Simões-Lopes, P.C. 2012. The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen. *Biology Letters*, 8(5): 702-705.
105. Dede, A. and Tonay, A.M. 2010. Cetacean sightings in the Western Black Sea in autumn 2007. *Journal of Environmental Protection and Ecology*, 11(4): 1491-1494.
106. Defran, R.H. and Weller, D.W. 1999. Occurrence, distribution, site fidelity, and school size of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off San Diego, California. *Marine Mammal Science*, 15(2): 366-380.
107. Defran, R.H., Weller, D.W., Kelly, D.L. and Espinosa, M.A. 1999. Range characteristics of Pacific coast bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southern California Bight. *Marine Mammal Science*, 15(2): 381-393.

108. Duffield, D.A., Ridgway, S.H. and Cornell, L.H. 1983. Hematology distinguishes coastal and offshore forms of dolphins (*Tursiops*). *Canadian Journal of Zoology*, 61(4): 930-933.
109. Đuras, M., Divac Brnić, D., Gomerčić, T. and Galov, A. 2014. Craniometry of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Adriatic Sea. *Veterinarski arhiv*, 84(6): 649-666.
110. Evans, P.G. and Hammond, P.S. 2004. Monitoring cetaceans in European waters. *Mammal review*, 34(1-2): 131-156.
111. Fernandez, S. and Hohn, A.A. 1998. Age, growth, and calving season of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, off coastal Texas. *Fishery Bulletin*, 96(2): 357-365.
112. Fertl, D. and Leatherwood, S. 1997. Cetacean interactions with trawls: a preliminary review. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 22: 219-248.
113. Fertl, D., and Rossel, P. 2009. Albinism. In *Encyclopedia of Marine Mammals*, eds W.F. Perrin, B. Würsig and J.G.M. Thewissen. Second Edition, 24-26. Burlington/SanDiego/New York/London: Academic Press.
114. Fleming, K.H. 2004. *The social structure, behavior, and occurrence of bottlenose dolphins in relation to shrimp trawlers in Southport, North Carolina*. MS thesis, University of North Carolina at Wilmington, 44 pp.
115. Foote, A.D., Newton, J., Piertney, S.B., Willerslev, E. and Gilbert, M.T.P. 2009. Ecological, morphological and genetic divergence of sympatric North Atlantic killer whale populations. *Molecular Ecology*, 18(24): 5207-5217.
116. Forcada, J., Gazo, M., Aguilar, A., Gonzalvo, J. and Fernández-Contreras, M. 2004. Bottlenose dolphin abundance in the NW Mediterranean: addressing heterogeneity in distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 275: 275-287.
117. Fortuna, C.M. 2007. *Ecology and conservation of bottlenose dolphins (Tursiops truncatus) in the north-eastern Adriatic Sea*. PhD thesis, University of St. Andrews, 256 pp.

118. Fowler, C.W. 1984. Density dependence in cetacean populations. *Report of the International Whaling Commission, Special*,6: 373-379.
119. Fowler, C.W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. In: *Current mammalogy*, ed H.H. Genoways, 401-441. New York: Plenum Press.
120. Freeman, L.C. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry*, 40(1): 35-41.
121. Fulling, G.L., Mullin, K.D. and Hubard, C.W. 2003. Abundance and distribution of cetaceans in outer continental shelf waters of the US Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 101(4): 923-932.
122. Funasaka, N., Kirihata, T., Kato, H. and Ohsumi, S. 2015. The first record of a true albino common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* from Japan. *Mammal Study*, 40(1): 19-22.
123. Galatius, A. and Gol'din, P.E. 2011. Geographic variation of skeletal ontogeny and skull shape in the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*). *Canadian Journal of Zoology*, 89(9): 869-879.
124. Gannon, D.P. and Waples, D.M. 2004. Diets of coastal bottlenose dolphins from the US Mid-Atlantic coast differ by habitat. *Marine Mammal Science*, 20(3): 527-545.
125. Gao, A.L., Zhou, K.Y. and Wang, Y.M. 1995. Geographical variation in morphology of bottlenosed dolphins (*Tursiops* sp.) in Chinese waters. *Aquatic Mammals*, 21: 121-135.
126. Gaspari, S., Holcer, D., Mackelworth, P., Fortuna, C., Frantzis, A., Genov, T., Vighi, M., Natali, C., Rako, N., Banchi, E. and Chelazzi, G. 2015. Population genetic structure of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Adriatic Sea and contiguous regions: implications for international conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25(2): 212-222.

127. Gaspari, S., Scheinin, A., Holcer, D., Fortuna, C., Natali, C., Genov, T., Frantzis, A., Chelazzi, G. and Moura, A.E. 2015. Drivers of population structure of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Eastern Mediterranean Sea. *Evolutionary Biology*, 42(2): 177-190.
128. Genov, T., Kotnjek, P., Lesjak, J., Hace, A. and Fortuna, C.M. 2008. Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Slovenian and adjacent waters (northern Adriatic Sea). *Annales, Series Historia Naturalis*, 18(2): 227-244.
129. Genov, T., Wiemann, A., Fortuna, C.M. 2009. Towards identification of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population structure in the north-eastern Adriatic sea: preliminary results. *Vartsvo Narave*, 22: 73-80.
130. Genov, T., Angelini, V., Hace, A., Palmisano, G., Petelin, B., Malačič, V., Pari, S. and Mazzariol, S. 2016. Mid-distance re-sighting of a common bottlenose dolphin in the northern Adriatic Sea: insight into regional movement patterns. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(4): 909-914.
131. Gladilina, E.V. 2010. Cetacean behaviour in the Black Sea coastal waters. *24th Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, Stralsund, Germany: 142.
132. Gladilina, E.V. 2013. Feeding behaviour of Black sea cetaceans interacting with fishing gears. *27th Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, Setúbal, Portugal: 228.
133. Gladilina, E.V. and Gol'din, P.E. 2014. New prey fishes in diet of Black Sea bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Mammalia, Cetacea). *Vestnik zoologii*, 48(1): 83-92.
134. Gladilina, E.V. and Gol'din, P.E. 2016. Abundance and summer distribution of a local stock of Black Sea bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea, Delphinidae), in coastal waters near Sudak (Crimea). *Vestnik zoologii*, 50(1): 49-56.
135. Gladilina, E.V., Lyashenko, Yu.N. and Gol'din, P.E. 2013. Winter distribution of cetaceans in the Black Sea and adjoining areas in 2012/2013. *Scientific*

Notes of Taurida V.I. Vernadsky National University: Series "Biology, chemistry", 26;65(1): 37-42.

136. Gladilina, E., Shpak, O., Serbin, V., Kryukova, A., Glazov, D. and Gol'din, P. 2018. Individual movements between local coastal populations of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the northern and eastern Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(2): 223-229.
137. Gladilina, E.V., Vishnyakova, K.A., Neprokin, O.O., Ivanchikova, Yu.F., Derkacheva, T.A., Kryukova, A.A., Savenko, O.V. and Gol'din, P.E. 2017. Linear transect surveys of abundance and density of cetaceans in the area near the Dzharylgach Island in the north-western Black Sea. *Vestnik zoologii*, 51(4): 335-342.
138. Gnone, G., Bellingeri, M., Dhermain, F., Dupraz, F., Nuti, S., Bedocchi, D., Moulins, A., Rosso, M., Alessi, J., McCrea, R.S. and Azzellino, A. 2011. Distribution, abundance, and movements of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Pelagos Sanctuary MPA (north-west Mediterranean Sea). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21(4): 372-388.
139. Gol'din, P. and Gladilina, E. 2015. Small dolphins in a small sea: age, growth and life-history aspects of the Black Sea common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Aquatic Biology*, 23(2): 159-166.
140. Goldin, P.E. and Vishnyakova, K.A. 2015. Differences in skull size of harbour porpoises, *Phocoena phocoena* (Cetacea), in the Sea of Azov and the Black Sea: evidence for different morphotypes and populations. *Vestnik zoologii*, 49(2): 171-180.
141. Gol'din, P. and Vishnyakova, K. 2016. Habitat shapes skull profile of small cetaceans: evidence from geographical variation in Black Sea harbour porpoises (*Phocoena phocoena relicta*). *Zoomorphology*, 135(3): 387-393.
142. Gonzalvo, J., Valls, M., Cardona, L. and Aguilar, A. 2008. Factors determining the interaction between common bottlenose dolphins and bottom trawlers off

- the Balearic Archipelago (western Mediterranean Sea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367(1): 47-52.
143. Gray, H.W.I., Nishida, S., Welch, A.J., Moura, A.E., Tanabe, S., Kiani, M.S., Culloch, R., Möller, L., Natoli, A., Ponnampalam, L.S. and Minton, G. 2018. Cryptic lineage differentiation among Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in the Northwest Indian Ocean. *Molecular phylogenetics and evolution*, 122: 1-14.
 144. Gruber, J.A. 1981. *Ecology of the Atlantic bottlenosed dolphin (Tursiops truncatus) in the Pass Cavallo area of Matagorda Bay, Texas*. MS thesis, College Station, TX. Texas A&M University, 181 pp.
 145. Guinet, C. and Bouvier, J. 1995. Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago. *Canadian Journal of Zoology*, 73(1): 27-33.
 146. Hain, J.H.W. and Leatherwood, S. 1982. Two sightings of white pilot whales, *Globicephala melaena*, and summarized records of anomalously white cetaceans. *Journal of Mammalogy*, 63(2): 338-343.
 147. Hale, P.T., Barreto, A.S. and Ross, G.J.B. 2000. Comparative morphology and distribution of the aduncus and truncatus forms of bottlenose dolphin *Tursiops* in the Indian and Western Pacific Oceans. *Aquatic Mammals*, 26(2): 101-110.
 148. Hastie, G.D., Wilson, B.E.N., Wilson, L.J., Parsons, K.M. and Thompson, P.M. 2004. Functional mechanisms underlying cetacean distribution patterns: hotspots for bottlenose dolphins are linked to foraging. *Marine Biology*, 144(2): 397-403.
 149. Hammer, Ø., Harper, D.A.T. and Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9 pp. Available from: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
 150. Hammond, P.S. 2010. Estimating the abundance of marine mammals. In *Marine mammal ecology and conservation: a handbook of techniques*, eds I.L. Boyd, W.D. Bowen, S. Iverson, 42-67. Oxford: Oxford University Press.

151. Hersh, S.L. and Duffield, D.A. 1990. Distinction between northwest Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphometry. In *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R.R. Reeves, 129-139. San Diego: Academic Press.
152. Hershkovitz, P. 1966. Catalog of living whales. *Bulletin of the United States National Museum*, 246: 1-259.
153. Herzing, D.L. 1997. The life history of free-ranging Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*): age classes, color phases, and female reproduction. *Marine Mammal Science*, 13(4): 576-595.
154. Hoese, H.D. 1971. Dolphin feeding out of water in a salt marsh. *Journal of Mammalogy*, 52(1): 222-223.
155. Hoelzel, A.R., Potter, C.W. and Best, P.B. 1998. Genetic differentiation between parapatric 'nearshore' and 'offshore' populations of the bottlenose dolphin. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1402): 1177-1183.
156. Hogan, T. 1975. *Movements and behavior of the bottlenose dolphin in the Savannah River mouth area*. Unpublished manuscript, Kingston, RI, University of Rhode Island, 42 pp.
157. Holcer, D. 2012. *Ecology of the common bottlenose dolphin, Tursiops truncatus (Montagu, 1821) in the Central Adriatic sea*. PhD thesis, Zagreb Prirodoslovno–matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu, 208 pp.
158. Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1): 1-23.
159. Hwang, A., Defran, R.H., Bearzi, M., Maldini, D., Saylan, C.A., Lang, A.R., Dudzik, K.J., Guzon-Zatarain, O.R., Kelly, D.L. and Weller, D.W. 2014. Coastal range and movements of common bottlenose dolphins off California and Baja California, Mexico. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, 113(1): 1-13.
160. Jaiteh, V.F., Allen, S.J., Meeuwig, J.J. and Loneragan, N.R. 2013. Subsurface behavior of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) interacting with fish trawl

- nets in northwestern Australia: Implications for bycatch mitigation. *Marine Mammal Science*, 29(3): E266-E281.
161. Jiménez, P.J. and Alava, J.J. 2015. Strand-feeding by coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Gulf of Guayaquil, Ecuador. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 10(1): 33-37.
 162. Kanngiesser, P., Sueur, C., Riedl, K., Grossmann, J. and Call, J. 2011. Grooming network cohesion and the role of individuals in a captive chimpanzee group. *American journal of primatology*, 73(8): 758-767.
 163. Karaçam, H., Düzgünes, E. and Durukanoğlu, H.F. 1990. A study on the age-weight, age-length composition of dolphins and porpoises in the Black Sea *Istanbul Univ J Aquatic Produc*, 4: 35-44 (in Turkish).
 164. Kerem, D., Kent, R., Roditi-Elasar, M., Goffman, O., Scheinin, A. and Gol'din, P. 2013. Early physical maturation of female common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the eastern Levantine Basin. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 59(3): 154-162.
 165. Kovacs, C.J., Perrtree, R.M. and Cox, T.M. 2017. Social differentiation in common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) that engage in human-related foraging behaviors. *PloS one*. 12(2): e0170151. Available from: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170151>.
 166. Krützen, M., Sherwin, W.B., Berggren, P. and Gales, N. 2004. Population structure in an inshore cetacean revealed by microsatellite and mtDNA analysis: bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in Shark Bay, Western Australia. *Marine Mammal Science*, 20(1): 28-47.
 167. Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M.R., Connor, R.C., Bejder, L. and Sherwin, W.B. 2005. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(25): 8939-8943.
 168. Kuczaj, I.I., Stan, A., Yeater, D. and Highfill, L. 2012. How selective is social learning in dolphins? *International Journal of Comparative Psychology*, 25: 221-236.

169. Leatherwood, S. 1975. Some observations of feeding behavior of bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) in the northern Gulf of Mexico and (*Tursiops* cf. *T. gilli*) off southern California, Baja California, and Nayarit, Mexico. *Marine Fisheries Review*, 37(9): 10-16.
170. Leatherwood, S. and Reeves, R.R. 1983. *The Sierra Club handbook of whales and dolphins*, 302 pp. San Francisco: Sierra Club Books.
171. Leatherwood, S. and Reeves, R.R. 1990. *The Bottlenose Dolphin*, 653 pp. San Diego: Academic Press.
172. Levé, M., Sueur, C., Petit, O., Matsuzawa, T. and Hirata, S. 2016. Social grooming network in captive chimpanzees: does the wild or captive origin of group members affect sociality? *Primates*, 57(1): 73-82.
173. Lopez, J.C. and Lopez, D. 1985. Killer whales (*Orcinus orca*) of Patagonia, and their behavior of intentional stranding while hunting nearshore. *Journal of Mammalogy*, 66(1): 181-183.
174. López, B.D. and Shirai, J.A.B. 2008. Marine aquaculture and bottlenose dolphins' (*Tursiops truncatus*) social structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(6): 887.
175. Lusseau, D., Schneider, K., Boisseau, O.J., Haase, P., Slooten, E. and Dawson, S.M. 2003. The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(4): 396-405.
176. Lusseau, D. and Newman, M.E. 2004. Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(6): S477-S481.
177. Lusseau, D., Wilson, B.E.N., Hammond, P.S., Grellier, K., Durban, J.W., Parsons, K.M., Barton, T.R. and Thompson, P.M. 2006. Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75(1): 14-24.

178. Mann, J. and Barnett, H. 1999. Lethal tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) attack on bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) calf: defense and reactions by the mother. *Marine Mammal Science*, 15(2): 568-575.
179. Mann, J., Stanton, M.A., Patterson, E.M., Bienenstock, E.J. and Singh, L.O. 2012. Social networks reveal cultural behaviour in tool-using dolphins. *Nature communications*, 3(980): 1-7.
180. Markowitz, T.M., Harlin, A.D., Würsig, B. and McFadden, C.J. 2004. Dusky dolphin foraging habitat: overlap with aquaculture in New Zealand. *Aquatic Conservation: marine and freshwater ecosystems*, 14(2): 133-149.
181. Mattson, M.C., Mullin, K.D., Ingram, G.W. and Hoggard, W. 2006. Age structure and growth of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from strandings in the mississippi sound region of the north-central gulf of Mexico from 1986 to 2003. *Marine Mammal Science*, 22(3): 654-666.
182. McFee, W.E., Schwacke, J.H., Stolen, M.K., Mullin, K.D. and Schwacke, L.H. 2010. Investigation of growth phases for bottlenose dolphins using a Bayesian modeling approach. *Marine Mammal Science*, 26(1): 67-85.
183. Mead, J.G. 1990. Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States. In: S. Leatherwood and R.R. Reeves (eds) *The bottlenose dolphin*. San Diego, Academic Press: 165-195.
184. Mead, J.G. and Potter, C.W. 1995. Recognizing two populations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) off the Atlantic coast of North America: morphologic and ecologic considerations. *IBI reports*, 5. Kanogawa, Japan: 31-44.
185. Mioković, D., Kovačić, D. and Pribanić, S. 1999. Stomach content analysis of one bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*, Montague 1821) from the Adriatic Sea. *Natura Croatica*, 8(1): 61-65.
186. Michaud, R. 2005. Sociality and ecology of the odontocetes. In *Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes*, eds K.E. Ruckstuhl and P. Neuhaus, 303-326. Cambridge: Cambridge University.

187. Möller, L.M., Beheregaray, L.B., Harcourt, R.G. and Krützen, M. 2001. Alliance membership and kinship in wild male bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1479): 1941-1947.
188. Möller, L.M., Allen, S.J. and Harcourt, R.G. 2002. Group characteristics, site fidelity and seasonal abundance of bottlenosed dolphins (*Tursiops aduncus*) in Jervis Bay and Port Stephens, south-eastern Australia. *Australian Mammalogy*, 24(1): 11-22.
189. Moura, A.E., Nielsen, S.C., Vilstrup, J.T., Moreno-Mayar, J.V., Gilbert, M.T.P., Gray, H.W., Natoli, A., Möller, L. and Hoelzel, A.R. 2013. Recent diversification of a marine genus (*Tursiops* spp.) tracks habitat preference and environmental change. *Systematic Biology*, 62(6): 865-877.
190. NASA Goddard Space Flight Center. 2014. Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group, MODIS-Aqua Ocean Color Data. Available from: http://dx.doi.org/10.5067/AQUA/MODIS_OC.2014.0
191. Natoli, A., Peddemors, V.M. and Rus Hoelzel, A. 2004. Population structure and speciation in the genus *Tursiops* based on microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Evolutionary Biology*, 17(2): 363-375.
192. Natoli, A., Birkun, A., Aguilar, A., Lopez, A. and Hoelzel, A.R. 2005. Habitat structure and the dispersal of male and female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1569): 1217-1226.
193. Neimanis, A.S., Koopman, H.N., Westgate, A.J., Murison, L.D. and Read, A.J. 2004. Entrapment of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in herring weirs in the Bay of Fundy, Canada. *Journal of Cetacean Research and Management*, 6(1): 7-18.
194. Norris, K.S. 1961. Standardized methods for measuring and recording data on the smaller cetaceans. *Journal of Mammalogy*, 42(4): 471-476.
195. Norris, K.S. 1961. Observations on Pacific cetaceans of California and Mexican waters. *University of California Publications in Zoology*, 63: 291-402.

196. Notarbartolo di Sciara, G. 1987. Killer whale, *Orcinus orca*, in the Mediterranean Sea. *Marine Mammal Science*, 3(4): 356-360.
197. Orsi Relini, L., Cappello, M. and Poggi, R. 1994. The stomach content of some bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Ligurian Sea. *European Research on Cetaceans*, 8: 192-195.
198. Öztürk, B. 1996. *Yunuslar ve Balinalar (Dolphins and Whales)*, 119 pp. Istanbul, Turkey: Anahtar Yayınları.
199. Pace, D.S., Pulcini, M. and Triossi, F. 2011. Anthropogenic food patches and association patterns of *Tursiops truncatus* at Lampedusa island, Italy. *Behavioral Ecology*, 23(2): 254-264.
200. Panayotova, M. and Todorova, V. 2015. Distribution of three cetacean species along the Bulgarian Black Sea coast in 2006-2013. *Journal of Black Sea/Mediterranean Environment*, 21(1): 45-53.
201. Partridge, L. and Green, P. 1985. Individual feeding specialisations and population dynamics. In *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*, eds R. Sibly and R. Smith, 207-226. Oxford, UK: Blackwell.
202. Peddemors, V.M. and Thompson, G. 1994. Beaching behaviour during shallow water feeding by humpback dolphins *Sousa plumbea*. *Aquatic Mammals*, 20(2): 65-67.
203. Pennino, M.G., Mendoza, M., Pira, A., Floris, A. and Rotta, A. 2013. Assessing foraging tradition in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Aquatic Mammals*, 39(3): 282.
204. Petricig, R.O. 1995. *Bottlenose dolphins (Tursiops truncatus) in Bull Creek, South Carolina*. PhD thesis, University of Rhode Island, 281 pp.
205. Perrin, W.F. 1984. Patterns of geographical variation in small cetaceans *Acta Zool Fenn*, 172: 137-140.
206. Police, G. 1932. Il *Delphinus delphis* e la sua utilizzazione nella pesca del Golfo di Napoli. *Bollettino di Pesca, di Piscicoltura e di Idrobiologia*, 8: 360-379.

207. Popov D. 2013. Pilot cetaceans photo-id activities along southern Bulgarian Black sea coast. *Final report, Memorandum of Understanding № 01/2012*, 121p.
208. Portway, V.A. 1998. *Genetic population structure of South Atlantic right whales (Eubalaena australis)*. MSc thesis, Washington, American University.
209. Prodanov, K., Mikhailov, K., Daskalov., G., Maxim, C., Chashchin, A., Arkhipov, a., Shlyakhov, V. and Ozdamar, E. 1997. Environmental management of fish resources in the Black Sea and their rational exploitation. *Studies and Reviews-General Fisheries Council for the Mediterranean*, 68: 178 pp.
210. Pryor, K. and Lindbergh, J. 1990. A dolphin-human fishing cooperative in Brazil. *Marine Mammal Science*, 6(1): 77-82.
211. Quintana-Rizzo, E. and Wells, R.S. 2001. Resighting and association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Cedar Keys, Florida: insights into social organization. *Canadian Journal of Zoology*, 79(3): 447-456.
212. Reeves, R. and Notarbartolo di Sciara, G. 2006. *The Status and Distribution of Cetaceans in the Black Sea and Mediterranean Sea: Workshop Report-Monaco 5-7 March 2006*, IUCN. Centre for Mediterranean Cooperation, 137 pp. Available from: <http://hdl.handle.net/20.500.11822/2420>.
213. Reynolds, J.E., Wells, R.S. and Eide, S.D. 2000. *The bottlenose dolphin: biology and conservation*, 289: 288 pp. Gainesville: University Press of Florida.
214. Rigley, L., Vandyke, V.G., Cram, P. and Rigley, I. 1981. Shallow water behavior of the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In *Proceedings of the Pennsylvania Academy of Science*, 55: 157-159.
215. Rice, C.W. 1998. Marine mammals of the world, systematics and distributuion. *Society for Marine Mammalogy Special Publications*, 4: 1-231.
216. Ribeiro, S., Viddi, F.A., Cordeiro, J.L. and Freitas, T.R. 2007. Fine-scale habitat selection of Chilean dolphins (*Cephalorhynchus eutropia*): interactions

with aquaculture activities in southern Chiloé Island, Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(1): 119-128.

217. Robinson, K.P., O'Brien, J., Berrow, S., Cheney, B., Costa, M., Elsfeld, S.M., Haberlin, D., Mandleberg, L., O'donovan, M., Oudejans, M.G. and O'Connor, I. 2012. Discrete or not so discrete: long distance movements by coastal bottlenose dolphins in UK and Irish waters. *Journal of Cetacean Research and Management*, 12(3): 365-371.
218. Roff, D.A. 1974. Spatial heterogeneity and the persistence of populations. *Oecologia*, 15(3): 245-258.
219. Rogers, C.A., Brunnick, B.J., Herzing, D.L. and Baldwin, J.D. 2004. The social structure of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Bahamas. *Marine Mammal Science*, 20(4): 688-708.
220. Paiu, M. 2013. Photo-identification of dolphins from Romanian Black Sea coastal waters. *Contract ACCOBAMS*, 02/2012, 96p.
221. Rosel, P.E., Hansen, L. and Hohn, A.A. 2009. Restricted dispersal in a continuously distributed marine species: common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in coastal waters of the western North Atlantic. *Molecular Ecology*, 18(24): 5030-5045.
222. Ross, G.J.B. 1977. The taxonomy of bottlenose dolphins *Tursiops* species in South African waters, with notes on their biology. *Annals of the Cape Provincial Museum*, 11: 135-194.
223. Ross, G.J. and Cockcroft, V.G. 1990. Comments on Australian bottlenose dolphins and the taxonomic status of *Tursiops aduncus* (Ehrenberg, 1832). In *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R.R. Reeves, 101-128. San Diego: Academic Press.
224. Rossbach, K.A. 1999. Cooperative feeding among bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Grand Bahama Island, Bahamas. *Aquatic Mammals*, 25: 163-168.

225. Saayman, G.S., Tayler, C.K. and Bower, D. 1973. Diurnal activity cycles in captive and free-ranging Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus* Ehrenburg). *Behaviour*, 44(3): 212-233.
226. Santos, M.B., Pierce, G.J., Reid, R.J., Patterson, I.A.P., Ross, H.M. and Mente, E. 2001. Stomach contents of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Scottish waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(5): 873-878.
227. Santos, M.B., Fernandez, R., López, A., Martinez, J.A. and Pierce, G.J. 2007. Variability in the diet of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in Galician waters, north-western Spain, 1990–2005. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(1): 231-241.
228. Santos, M.C.D.O. 2010. Guiana dolphins (*Sotalia guianensis*) displaying beach hunting behavior in the Cananéia estuary, Brazil: social context and conservation issues. *Brazilian Journal of oceanography*, 58(2): 143-152.
229. Santos, M.E.D., Coniglione, C. and Louro, S. 2007. Feeding behaviour of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) in the Sado estuary, Portugal, and a review of its prey species. *Revista Brasileira de Zoociências*, 9: 31-40.
230. Sargeant, B.L., Mann, J., Berggren, P. and Krützen, M. 2005. Specialization and development of beach hunting, a rare foraging behavior, by wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Canadian Journal of Zoology*, 83(11): 1400-1410.
231. Sargeant, B.L., Wirsing, A.J., Heithaus, M.R. and Mann, J. 2007. Can environmental heterogeneity explain individual foraging variation in wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.)?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(5): 679-688.
232. Savenko, O. 2009. Winter observations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Black Sea near-coastal waters of the Crimean peninsula. 23rd Annual Conference of the European Cetacean Society. Istanbul, Turkey: 176.

233. Sergeant, D.E., Caldwell, D.K. and Caldwell, M.C. 1973. Age, growth, and maturity of bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*) from northeast Florida. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 30(7): 1009-1011.
234. Schaeff, C.M., Best, P.B., Rowntree, V.J., Payne, R., Jarvis, C. and Portway, V.A. 1999. Dorsal skin color patterns among southern right whales (*Eubalaena australis*): genetic basis and evolutionary significance. *Journal of Heredity*, 90(4): 464-471.
235. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF). 2013. *Assessment of Black Sea stocks (STECF 13–XX)*. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 430 p.
236. Scott, M.D. and Chivers, S.J. 1990. Distribution and herd structure of bottlenose dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. In *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R.R. Reeves, 387-402. San Diego: Academic Press.
237. Searle, A.G. 1968. Comparative genetics of coat colour in mammals. *New York: Academic Press*.
238. Segura, I., Rocha-Olivares, A., Flores-Ramírez, S. and Rojas-Bracho, L. 2006. Conservation implications of the genetic and ecological distinction of *Tursiops truncatus* ecotypes in the Gulf of California. *Biological Conservation*, 133(3): 336-346.
239. Sellas, A.B., Wells, R.S. and Rosel, P.E. 2005. Mitochondrial and nuclear DNA analyses reveal fine scale geographic structure in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Gulf of Mexico. *Conservation Genetics*, 6(5): 715-728.
240. Shane, S.H. 1977. *The population biology of the Atlantic bottlenose dolphin, Tursiops truncatus, in the Aransas Pass area of Texas*. MS thesis, Texas A&M University, College Station, 238 pp.
241. Shane, S.H. 1990. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida. In *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R.R. Reeves, 245-265. San Diego: Academic Press.

242. Shane, S.H. 1990. Comparison of bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida, with a critique of methods for studying dolphin behavior. In *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R.R. Reeves, 541–558. San Diego: Academic Press.
243. Shane, S.H. and Schmidly, D.J. 1978. The population biology of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in the Aransas Pass area of Texas *National Technical Information Services, DB-283 393. U.S. Dept. of Commerce*, 130 pp.
244. Shane, S.H., Wells, R.S. and Würsig, B. 1986. Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review. *Marine Mammal Science*, 2(1): 34-63.
245. Shannon, C.E. and Weaver, W. 1963. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana, Illinois, Univ. of Illinois Press, 345 pp.
246. Sharir, Y., Kerem, D., Gol'din, P. and Spanier, E. 2011. Small size in the common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the eastern Mediterranean: a possible case of Levantine nanism. *Marine Ecology Progress Series*, 438: 241-251.
247. Siciliano, S., Ramos, R.M.A., Di Benedetto, A.P.M., Santos, M.C.O., Fragoso, A.B., Brito, J.L., Azevedo, A.F., Vicente, A.F., Zampirolli, E., Alvarenga, F.S. and Barbosa, L. 2007. Age and growth of some delphinids in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(1): 293-303.
248. Silber, G.K. and Fertl, D. 1995. Intentional beaching by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Colorado River Delta, Mexico. *Aquatic Mammals*, 21(3): 183-186.
249. Slooten, E., Dawson, S.M. and Whitehead, H. 1993. Associations among photographically identified Hector's dolphins. *Canadian Journal of Zoology*, 71(11): 2311-2318.

250. Smolker, R.A., Richards, A.F., Connor, R.C. and Pepper, J.W. 1992. Sex differences in patterns of association among Indian Ocean bottlenose dolphins. *Behaviour*, 123(1): 38-69.
251. Smolker, R., Richards, A., Connor, R., Mann, J. and Berggren, P. 1997. Sponge carrying by dolphins (Delphinidae, *Tursiops* sp.): a foraging specialization involving tool use? *Ethology*, 103(6): 454-465.
252. Speakman, T., Zolman, E., Adams, J., Defran, R.H., Laska, D., Schwacke, L., Craigie, J. and Fair, P. 2006. Temporal and spatial aspects of bottlenose dolphin occurrence in coastal and estuarine waters near Charleston, South Carolina. *NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS*, 37: 243 pp.
253. Speakman, T.R., Lane, S.M., Schwacke, L.H., Fair, P.A. and Zolman, E.S. 2010. Mark-recapture estimates of seasonal abundance and survivorship for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Charleston, South Carolina, USA. *Journal of Cetacean Research and Management*, 11(2): 153-162.
254. State of biological resources of the Black and Azov Seas (Reference Book). 1995. YugNIRO, 64 pp.
255. Stockin, K.A. and Visser, I.N. 2005. Anomalously pigmented common dolphins (*Delphinus dolphins* (sp.) off Northern New Zealand. *Aquatic Mammals*, 31(1): 43-51.
256. Stolen, M.K., Odell, D.K. and Barros, N.B. 2002. Growth of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Indian River Lagoon system, Florida, USA. *Marine Mammal Science*, 18(2): 348-357.
257. Stolen, M.K. and Barlow, J. 2003. A model life table for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Indian River Lagoon System, Florida, USA. *Marine mammal science*, 19(4): 630-649.
258. Tayler, C.K. and Saayman, G.S. 1972. The social organization and behavior of dolphins (*Tursiops aduncus*) and baboons (*Papio ursinus*): Some comparisons and assessments. *Annals of the Cape Provincial Museums*, 9: 11-49.
259. Taylor, B.L., Chivers, S.J., Larese, J. and Perrin, W.F. 2007. Generation length and percent mature estimates for IUCN assessments of cetaceans. *NOAA*,

NMFS, Southwest Fisheries Science Center Administrative Report LJ-07-01: 1-24.

260. Thomas, L., Buckland, S.T., Rexstad, E.A., Laake, J.L., Strindberg, S., Hedley, S.L., Bishop, J.R., Marques, T.A. and Burnham, K.P. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, 47(1): 5-14.
261. Thompson, P., White, S. and Dickson, E. 2004. Co-variation in the probabilities of sighting harbor porpoises and bottlenose dolphins *Marine Mammal Science*, 20(2): 322-328.
262. Thompson, P.M., Wilson, B., Grellier, K. and Hammond, P.S. 2000. Combining power analysis and population viability analysis to compare traditional and precautionary approaches to conservation of coastal cetaceans. *Conservation Biology*, 14(5): 1253-1263.
263. Tonay, A.M., Dede, A., Ozturk, A.A. and Ozturk, B. 2007. Stomach contents of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from the Turkish Western Black Sea in spring and early summer. In *CIESM Congress Proceedings*, 38. CIESM, Monaco: 616.
264. Torres, L.G., Rosel, P.E., D'Agrosa, C. and Read, A.J. 2003. Improving management of overlapping bottlenose dolphin ecotypes through spatial analysis and genetics. *Marine Mammal Science*, 19(3): 502-514.
265. Tyson, R.B., Nowacek, S.M. and Nowacek, D.P. 2011. Community structure and abundance of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in coastal waters of the northeast Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 438: 253-265.
266. Urian, K.W., Duffield, D.A., Read, A.J., Wells, R.S. and Shell, E.D. 1996. Seasonality of reproduction in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Mammalogy*, 77(2): 394-403.
267. Urian, K., Gorgone, A., Read, A., Balmer, B., Wells, R.S., Berggren, P., Durban, J., Eguchi, T., Rayment, W. and Hammond, P.S. 2015. Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture models with cetaceans. *Marine Mammal Science*, 31(1): 298-321.

268. Viaud-Martinez, K.A., Brownell, R.L., Komnenou, A. and Bohonak, A.J. 2008. Genetic isolation and morphological divergence of Black Sea bottlenose dolphins. *Biological conservation*, 141(6): 1600-1611.
269. Waldick, R.C., Kraus, S., Brown, M. and White, B.N. 2002. Evaluating the effects of historic bottleneck events: an assessment of microsatellite variability in the endangered, North Atlantic right whale. *Molecular Ecology*, 11(11): 2241-2249.
270. Walsh, M., Beusse, D., Bossart, G., Young, G. 1999. First record of an albino bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Gulf of Mexico, with a review of anomalously white cetaceans. *Marine Mammal Science*, 15(1): 227-234.
271. Walker, W.A. 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphins (*Tursiops*) in the eastern North Pacific. *National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Center*, 54 pp.
272. Wang, J.Y., Chou, L.S. and White, B.N. 1999. Mitochondrial DNA analysis of sympatric morphotypes of bottlenose dolphins (genus: *Tursiops*) in Chinese waters. *Molecular Ecology*, 8(10): 1603-1612.
273. Wang, J.Y., Chou, L.S. and White, B.N. 2000. Osteological differences between two sympatric forms of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) in Chinese waters. *Journal of Zoology*, 252(2): 147-162.
274. Waring, G.T., Gerrior, P., Payne, P.M., Parry, B.L. and Nicolas, J.R. 1990. Incidental take of marine mammals in foreign fishery activities off the northeast United States, 1977-88. *Fishery Bulletin*, 88(2): 347-360.
275. Waring, G.T., Josephson, E., Maze-Foley, K. and Rosel, P.E. 2014. US Atlantic and Gulf of Mexico marine mammal stock assessments. *NOAA Tech Memo NMFS NE*, 228, 475 pp.
276. Watson-Capps, J.J. and Mann, J. 2005. The effects of aquaculture on bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) ranging in Shark Bay, Western Australia. *Biological conservation*, 124(4): 519-526.

277. Weller, D.W. 1991. *The social ecology of Pacific coast bottlenose dolphins*. MS thesis, San Diego State University, 93 pp.
278. Wells, R.S. 1991. The role of long-term study in understanding the social structure of a bottlenose dolphin community. *Dolphin societies: Discoveries and puzzles*: 199-225.
279. Wells, R.S. and Scott, M.D. 1999. Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). In *Handbook of marine mammals: the second book of dolphins and porpoises*, 6, eds S.H. Ridgway and R. Harrison, 137-182. New York: Academic Press.
280. Wells, R.S. and Scott, M.D. 2009. Common Bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. Second Edition, eds W.F. Perrin, B. Würsig and J.G.M. Thewissen, 249-255. Burlington/San Diego/New York/London: Academic Press.
281. Wells, R.S., Scott, M.D. and Irvine, A.B. 1987. The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In *Current mammalogy*, 1, ed H.H. Genoways, 247-305. New York: Academic Press.
282. Wells, R.S., Rhinehart, H.L., Cunningham, P., Whaley, J., Baran, M., Koberna, C. and Costa, D.P. 1999. Long distance offshore movements of bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 15(4): 1098-1114.
283. Werth, A.J. 2007. Adaptations of the cetacean hyolingual apparatus for aquatic feeding and thermoregulation. *The Anatomical Record*, 290(6): 546-568.
284. Wickert, J.C., von Eye, S.M., Oliveira, L.R. and Moreno, I.B. 2016. Revalidation of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 (Cetartiodactyla: Delphinidae) from the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy*, 97(6): 1728-1737.
285. Williams, J.A., Dawson, S.M. and Slooten, E. 1993. The abundance and distribution of bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) in Doubtful Sound, New Zealand. *Canadian journal of zoology*, 71(10): 2080-2088.

286. Wilson, B., Hammond, P.S. and Thompson, P.M. 1999. Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological applications*, 9(1): 288-300.
287. Whitehead, H. 1998. Cultural selection and genetic diversity in matrilineal whales. *Science*, 282(5394): 1708-1711.
288. Wood, C.J. 1998. Movement of bottlenose dolphins around the south-west coast of Britain. *Journal of Zoology*, 246(2): 155-163.
289. Wood, F.G., Caldwell, D.K. and Caldwell, M.C. 1970. Behavioral interactions between porpoises and sharks. *Investigations on cetacea*, 2: 264-277.
290. Würsig, B. 1978. Occurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *The Biological Bulletin*, 154(2): 348-359.
291. Würsig, B. 1986. Delphinid foraging strategies. In *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*, eds R.J. Schusterman, J.A. Thomas and F.G. Wood, 347-359. Hillsdale, London: Lawrence Erlbaum Associates.
292. Würsig, B. and Würsig, M. 1977. The photographic determination of group size, composition, and stability of coastal porpoises (*Tursiops truncatus*). *Science*, 198(4318): 755-756.
293. Würsig, B. and Würsig, M. 1979. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in the South Atlantic. *Fishery Bulletin*, 77(2): 399-412.
294. Würsig, B. and Jefferson, T.A. 1990. Methods of photo-identification for small cetaceans. *Report International Whaling Commission*, 12: 43-51.
295. Würsig, B., Kieckhefer, T.R. and Jefferson, T.A. 1990. Visual displays for communication in cetaceans. In *Sensory abilities of cetaceans: laboratory and field evidence*, eds J.A. Thomas and R.A. Kastelein, 545-559. New York: Plenum Press.
296. Zeeberg, J., Corten, A. and de Graaf, E. 2006. Bycatch and release of pelagic megafauna in industrial trawler fisheries off Northwest Africa. *Fisheries research*, 78(2): 186-195.

Додаток А. Список праць, опублікованих за темою дисертації*Статті у наукових фахових виданнях*

1. **Gladilina, E.**, Shpak, O., Serbin, V., Kryukova, A., Glazov, D. and Gol'din, P. 2018. Individual movements between local coastal populations of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the northern and eastern Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(2): 223-229. (особистий внесок здобувача – збір частини матеріалу, обробка даних, написання тексту).
2. **Gladilina, E.V.**, Vishnyakova, K.A., Neprokin, O.O., Ivanchikova, Yu.F., Derkacheva, T.A., Kryukova, A.A., Savenko, O.V. and Gol'din, P.E. 2017. Linear transect surveys of abundance and density of cetaceans in the area near the Dzharylgach Island in the north-western Black Sea. *Vestnik zoologii*, 51(4): 335-342. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу, обробка даних, написання тексту)
3. **Gladilina, E.V.** and Gol'din, P.E. 2016. Abundance and summer distribution of a local stock of Black Sea bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea, Delphinidae), in coastal waters near Sudak (Crimea). *Vestnik zoologii*, 50(1): 49-56. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу, обробка даних, написання тексту)
4. **Gladilina, E.V.** and Gol'din, P.E. 2014. New prey fishes in diet of Black Sea bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Mammalia, Cetacea). *Vestnik zoologii*, 48(1): 83-92. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу, обробка даних, написання тексту)
5. Gol'din, P. and **Gladilina, E.** 2015. Small dolphins in a small sea: age, growth and life-history aspects of the Black Sea common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Aquatic Biology*, 23(2): 159-166. (особистий внесок здобувача – збір частини матеріалу, написання частини тексту)
6. **Gladilina, E.V.**, Lyashenko, Yu.N. and Gol'din, P.E. 2013. Winter distribution of cetaceans in the Black Sea and adjoining areas in 2012/2013.

Scientific Notes of Taurida V.I. Vernadsky National University: Series "Biology, chemistry", 26;65(1): 37-42. (особистий внесок здобувача – збір частини матеріалу, обробка даних, написання тексту)

7. **Гладилина, Е.В.** 2012. Круглогодичные наблюдения за китообразными (Cetacea) в водах Карадагского природного заповедника и прилегающей акватории. *Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского: Серия "Биология, Химия", 25;64(2): 51-59.*

Тези доповідей і матеріали конференцій, бази даних

8. **Гладилина Е. В.,** Гольдин Е. Б., Гольдин П. Е. 2008. Наблюдения китообразных в прибрежных водах юго-восточного Крыма в 2006-2008 годах. *Морские млекопитающие Голарктики: Сборник научных трудов*, Одесса, Украина: 198-201.

9. **Гладилина, Е.В.,** Кукушкин, О.В. и Гольдин, П.Е. 2009. Современное состояние китообразных в водах Карадагского природного заповедника. *Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию КаПриЗа НАНУ, ЭКОСИ-Гидрофизика, Севастополь: 407-412.*

10. **Гладилина, Е. В.,** Сербин, В. В., Гольдин, П. Е. 2012. Афалины (*Tursiops truncatus*) у траулерных судов при лове шпрота в водах восточного и юго-восточного Крыма. *Морские млекопитающие Голарктики: Сборник научных трудов*, Суздаль, Россия: 158-159.

11. **Gladilina, E.V.,** Gol'din, E.B., Kukushkin, O.V. and Gol'din, P.E. 2008. Cetaceans in the waters of south-eastern Crimea: occurrence and implications for conservation. *22nd Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, Egmond aan Zee, Netherlands: 288-289.

12. **Gladilina, E. V.,** Vishnyakova, K. A. 2009. Coastal observations of cetaceans in south-eastern Crimea. *23rd Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, Istanbul, Turkey: 111.

13. Gol'din, E.B., Gol'din, P.E. and **Gladilina, E.V.** 2009. New data on cetaceans in Karkinit Gulf of the Black Sea. *23rd Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, Istanbul, Turkey: 125-126.
14. **Gladilina, E.V.** 2010. Cetacean behaviour in the Black Sea coastal waters. *24th Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, Stralsund, Germany: 142.
15. **Гладилина, Е.В.** 2011. Поведение черноморских афалин в группах с детенышами в природе. *Тезисы VII Международной научно-практической конференции молодых учёных по проблемам водных экосистем «Pontus Euxinus – 2011», посвящённой 140-летию Института биологии южных морей НАНУ, ЭКОСИ-Гидрофизика, Севастополь, Украина*: 69-71.
16. Гольдин, П.Е., **Гладилина, Е.В.** и Вишнякова, К.А. 2011. Морские млекопитающие Черного моря в трансформированной экосистеме. Заповедники Крыма. *Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе: Материалы VI Международной научно-практической конференции*, Симферополь, Украина: 273-274.
17. **Гладилина, Е.В.** 2011. Применение метода фотоидентификации в изучении черноморских афалин (*Tursiops truncatus*). *Дистанционные методы исследования в зоологии: Материалы научной конференции*, Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия: 19.
18. **Гладилина, Е.В.** 2012. Разнообразие способов питания китообразных в прибрежных водах северной части Черного моря. *V Всероссийская конференция по поведению животных: Сборник тезисов*, Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия: 45.
19. **Gladilina, E.V.** 2013. Feeding behaviour of Black sea cetaceans interacting with fishing gears. *27th Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, Setúbal, Portugal: 228.
20. **Гладилина, Е.В.**, Сербин, В.В. и Гольдин, П.Е. 2013. Структура группы и поведение афалин возле траулеров при лове шпрота. *XLII Всеукраинская научная конференция профессорско-преподавательского*

состава, аспирантов и студентов ТНУ: Секция “Зоология”, Симферополь, Украина: 10-11.

21. Горохова, В.Р. и Гладиллина, Е.В. 2013. Наблюдения китообразных в прибрежных водах юго-восточного Крыма в 2011 году. *XLII Всеукраинская научная конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов ТНУ: Секция “Зоология”*, Симферополь, Украина: 12-13.

22. Грачев, И. и Гладиллина, Е.В. 2013. Наблюдения за китообразными в акватории с. Малореченского (Алушта, Крым) в августе 2012 года. *XLII Всеукраинская научная конференция профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов ТНУ: Секция “Зоология”*, Симферополь, Украина: 13-14.

23. Гладиллина, Е. В. 2013. Локальные стада черноморской афалины в прибрежных водах Крыма: итоги фотоидентификации. *Юбилейные зоологические чтения: Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летнему юбилею со дня рождения С.Л. Делямуре и 90-летию со дня рождения А.С. Скрябина*, Симферополь, Украина: 4-5.

24. Гладиллина, Е.В. 2014. Выявление локальных стад афалин с применением метода фотоидентификации. *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів*, Київ, Україна: 7.

25. Gladilina, E.V. 2015. Local coastal stocks of common bottlenose dolphins occur in the northern Black Sea. *29th Annual Conf. European Cetacean Society: Abstract Book*, St Julian's Bay, Malta: 136.

26. Gol'din, P., Gladilina, E. and Vishnyakova, K. 2017. Population structure of bottlenose dolphins and harbor porpoises in the northern Black Sea and the Sea of Azov. *Abstract Book. 31th Annual Conf. European Cetacean Society*, Middelfart, Denmark: 235.

27. Gladilina, E., Savenko, O., Gol'din, P., Vishnyakova, K. and Neprokin, O. 2017. Data on cetacean occurrence collected during the project “Identification and initial assessment of cetacean groupings in coastal waters of the north-western

Black Sea, Ukrainian sector” funded by ACCOBAMS 2016-2017. Version 1.3. *Ukrainian Scientific Centre of Ecology of the Sea (UkrSCES). Dataset/Occurrence.* <http://www.iobis.org/explore/#/dataset/4717>

28. Vishnyakova, K., Savenko, O., **Gladilina, E.**, Gol'din, P. and Neprokin, O. 2017. Data on cetacean strandings on the Ukrainian coast of the Black Sea (2017). Version 1.5. *Ukrainian Scientific Centre of Ecology of the Sea (UkrSCES). Dataset/Occurrence.* <http://www.iobis.org/explore/#/dataset/4586>

Додаток Б. Тривалість покоління

Таблиця Б.1

Середня тривалість покоління

blsea	l(x)	rnat	m	lxmx	xlxmx
0	1	0,015	0	0	0
1	0,74627	0,015	0	0	0
2	0,58209	0,015	0	0	0
3	0,55224	0,015	0	0	0
4	0,52239	0,015	0	0	0
5	0,52239	0,015	0	0	0
6	0,50746	0,015	0	0	0
7	0,49254	0,015	0	0	0
8	0,46269	0,015	0	0	0
9	0,43284	0,015	0	0	0
10	0,40299	0,015	0,33	0,13299	1,32985
11	0,37313	0,015	0,33	0,12313	1,35448
12	0,34328	0,015	0,33	0,11328	1,3594
13	0,31343	0,015	0,33	0,10343	1,34463
14	0,31343	0,015	0,33	0,10343	1,44806
15	0,28358	0,015	0,33	0,09358	1,40373
16	0,25373	0,015	0,33	0,08373	1,3397
17	0,22388	0,015	0,33	0,07388	1,25597
18	0,20896	0,015	0,33	0,06896	1,24119
19	0,19403	0,015	0,33	0,06403	1,21657
20	0,19403	0,015	0,33	0,06403	1,2806
21	0,1791	0,015	0,33	0,0591	1,24119
22	0,16418	0,015	0,33	0,05418	1,19194
23	0,14925	0,015	0,33	0,04925	1,13284
24	0,14925	0,015	0,33	0,04925	1,18209
25	0,1194	0,015	0,33	0,0394	0,98507
26	0,10448	0,015	0,33	0,03448	0,89642
27	0,08955	0,015	0,33	0,02955	0,79791
28	0,0597	0,015	0,33	0,0197	0,55164
29	0,0597	0,015	0,33	0,0197	0,57134
30	0,0597	0,015	0,33	0,0197	0,59104
31	0,0597	0,015	0,33	0,0197	0,61075
32	0,0597	0,015	0,33	0,0197	0,63045
33	0,04478	0,015	0,33	0,01478	0,48761
34	0,02985	0,015	0,33	0,00985	0,33493
35	0,02985	0,015	0,33	0,00985	0,34478
36	0,01493	0,015	0,33	0,00493	0,17731
37	0,01493	0,015	0,33	0,00493	0,18224

38	0,01493	0,015	0,33	0,00493	0,18716
39	0,01493	0,015	0,33	0,00493	0,19209
40	0,01493	0,015	0,33	0,00493	0,19701
41	0,01493	0,015	0,33	0,00493	0,20194
				1,50224	27,2619
				T	18,1475

Додаток В. Проміри черепа афалін.

Таблиця В.1

Проміри черепа афалін з колекції ТНУ (в мм)

Пол	Id	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	FN7	479	246	139	88	210	257	202	306	100	64	58	210
	FN164	440	234	112	63	183	218	185	290	86	59	52	203
	MN70	507	278	135	86	222	261	189	336	107	62	58	221
	UP439a	498	271	131	82	212	260	215	336	94	60	62	233
	UN129	463	248	125	82	202	235	184	300	106	58	56	209
	UP398	435	215	113	77	187	237	183	275	95	60	53	181
	FN6	444	237	115	64	197	228	187	290	89	58	55	201
	MN20	496	272	138	69	207	248	207	322	95	65	49	232
	FP254(П)	466	245	119	77	198	241	198	301	103	65	58	206
	UP234	455	234	126	82	214	247	186	290	100	60	59	192
	UP179	484	257	134	81	212	260	193	315	100	64	58	209
	FN376	444	243	118	70	192	227	178	285	89	54	55	200
	UN420	439	253	124	79	193	233	193	271	84	56	54	192
	MN377	487	266	124	76	207	247	186	328	113	68	57	226
	UN319	NR	268	120	79	224e	NR	NR	338	NR	NR	58	229

Проміри черепа афалін з колекції МГУ (в мм)

Пол	Id	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
F	N 50766	427	242	111	63	185	219	192	287	85	55	44	203
M	N 50751	471	266	117	68	191	222	195	310	96	56	54	221
M	N 50758	450	252	112	66	191	217	184	299	89	52	52	209
M	N 50769	460	260	118,4	72,7	200	230	201	302	94	56	51	215
M	N 50781	451	241	116	70	196	232	189	294	95,3	55	49,4	206
M	N 50755	-	226	106	61,4	183	219	187	267	-	-	41,3	191
M	N 50791	449	255	113,5	65	196	224	186	298	87,4	52,3	48,2	214
M	N 50767	427	224	104,5	60,8	182	219	188	278	95,7	54,4	49,2	188
M	N 50756	427	235	116	67,3	191	224	188	280	88	51,5	48,7	196
M	N 50752	405	218	104	59,5	186	214	191	260	87,3	50,8	43	177
M	N 50789	409	222	103	59	170	205	186	267	80	49	42,3	188
F	N 50784	461	254	117,3	71,5	202	232	186	302	96,5	58	46	215
F	N 50772	458	258	119	71,4	205	239	209	305	86	51,5	50	215
F	N 50783	468	267	119	67	205	229	196	315	89	56	51	215
F	N 50765	468	262	121	70	204	238	197	307	95	61,6	56	220
F	N 50785	447	243	118	66	190	232	190	287	98	60	47	205
F	N 50800	451	257	113,4	63,4	187	224	195	300	94	57,4	45	215
F	N 50775	454	259	114	64,5	193	227	179	305	99	63	45	211
F	N 50786	463	260	121	64,6	200	230	179	305	93,6	55	47	211
F	N 50770	462	261	119	63	204	236	200	314	94	53	51,6	218
F	N 50787	458	252	123	68	205	240	199	304	93,6	56,4	51	212
F	N 50759	447	249	114	65	197	230	184	295	89,5	51	50	210
F	N 50779	444	242	110,5	63	185,6	220	179	285	94	57	50	207
F	N 50776	464	264	115	63	191	232	183	309	91	57	53	219
F	N 50768	-	-	123	-	200	238	202	-	95	56,5	55	-
F	N 50790	-	-	114	-	192	-	186	-	97	55	50	-
F	N 50798	440	246	110	65	193	-	187	289	86	53	48	207
F	N 50771	445	247	111	62	184	224	184	297	90	54	48	202
F	N 50793	468	267	120	66	201	244	200	318	94	58	56	222
F	N 50780	445	248	115	66	202	235	198	297	99	58	51	207
F	N 50777	431	241	114	66	196	224	184	283	89	53	52	200
F	N 50763	418	230	113	65	190	222	189	275	78	51	46	192

Таблиця В.3

Проміри черепа афалін з вод Ізраїлю (в мм) (колекції Зоологічного музею Тель-Авівського університету (серія ТА) та університету Хайфи (серія Н))

Id	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ТА5848	492	275	123	75	201	238	178	328	109	57	60	238
ТА3056	493	269	123	81	204	241	198	320	105	61	54	233
ТА5960	517	289	117	78	205	233	178	340	99	59	57	250
ТА5861	508	280	126	77	211	241	183	332	101	63	51	233
ТА4766	540	304	117	77	204	240	187	350	100	60	55	248
ТА4861	470	258	116	73	204	230	181	302	102	63	52	220
ТА4444	485	265	120	83	206	246	187	317	107	62	58	232
ТА7616	470	249	116	77	203	234	183	317	120	66	51	231
ТА3640	474	265	129	75	206	241	196	322	106	67	58	228
ТА3530	472	267	126	73	206	233	197	315	107	63	54	227
H51	514	289	130	87	224	254	184	353	110	65	54	245
Hgarsh	476	275	122	88	208	248	192	320	120	71	50	234
Hhaifa	495	270	118	78	218	248	192	320	105	64	54	241
H54	513	284	133	82	226	257	202	335	115	63	53	243
H27	495	281	122	78	206	234	190	324	100	63	53	233
H308	508	290	121	79	210	246	211	335	108	65	63	240
H248	504	281	115	82	195	239	190	332	101	61	52	236
H203	502	278	132	89	216	261	186	324	108	66	54	238
H250	496	279	115	83	196	237	190	325	113	61	51	233
H249	456	252	122	75	204	238	184	295	104	63	52	201
H236	518	300	127	86	206	244	187	354	120	64	58	240
H189	527	289	139	91	222	274	200	350	112	68	54	236
H213	533	308	128	84	222	258	202	367	109	67	55	255
H239	507	293	124	84	201	248	197	334	118	65	49	242
H219	473	267	122	79	201	234	180	302	114	55	52	220

Проміри черепа афалін з колекції Університету Ля-Рошелі (в мм)

Id	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
M907	561	307	150	100	257	288	194	357	119	78	67	263
M1047	557	330	146	93	254	276	198	370	120	70	63	270
M193	522	285	133	87	229	266	196	344	103	67	61	241
M1085	528	289	143	94	255	286	196	347	115	74	63	257
M1127	523	287	137	88	254	277	181	341	115	77	65	244
M1208	522	294	135	97	236	267	196	330	114	76	60	240
M1921	541	298	142	105	252	289	198	352	113	76	57	260
M2039	534	301	146	96	263	289	200	351	116	70	67	260
M1582	547	310	152	92	259	290	186	362	120	72	65	262
M1567	503	273	135	92	233	270	180	288	110	74	64	239
M1622	529	290	145	100	243	280	200	340	130	79	63	245
M1608	534	294	139	104	256	292	195	343	115	75	66	256
M1564	551	317	145	97	253	287	186	368	122	74	58	268
M1734	562	315	155	109	268	304	192	381	115	79	61,5	263
M2101	538	302	145	95	244	283	196	345	124	76	67	251
M2086	526	297	137	94	241	260	178	353	112	72	63	265

Додаток Г. Чисельність

Таблиця Г.1

Оцінка абсолютної чисельності «маркованих» особин ($\hat{N}$) за моделлю
Чепмена

(n_1 = кількість «маркованих» особин, які були ідентифіковані при першій зйомці; n_2 = кількість «маркованих» особин, які були ідентифіковані при другій зйомці; m_2 = кількість особин з першого періоду, які були повторно зареєстровані при другій зйомці)

	Судак (2011, 2012)	Балаклава (2013, 2014)	Джарилгач (2016, 2017)
n_1	18	33	9
n_2	25	19	2
m_2	4	3	2

Додаток Д. Структура локальних угруповань

Таблиця Д.1

Показники К-ядра (K-core) та посередництва (betweenness) афалін у мережах індивідуальних зв'язків відносно від району досліджень

Судак				Балаклава				Джарилгач			
ID	K-core	Color	aBetw.	ID	K-core	Color	aBetw.	ID	K-core	Color	aBetw.
013-09S	13	red	615,41	099-13W	9	lime	200	003-16S	5	blue	2
024-09W	13	red	448,83	103-13W	9	lime	578	004-16S	5	blue	2
029-09S	13	red	122,26	110-13W	9	lime	0	005-16S	5	blue	36
044-11W	13	red	47,11	111-13S	9	lime	0	006-16S	5	blue	43,33
064-12W	13	red	144,71	112-13W	9	lime	200	007-16S	5	blue	7,33
065-12W	13	red	206,61	114-13W	9	lime	0	008-16S	5	blue	0
073-12W	13	red	0	115-13W	9	lime	0	014-17S	4	fuchsia	1,33
074-12W	13	red	94	116-13W	9	lime	0	013-17S	3	gray	0
075-12W	13	red	0	117-13S	9	lime	0	011-17W	2	black	0
076-12W	13	red	0	118-13S	9	lime	0	012-17S	2	black	0
077-12W	13	red	0	095-13W	8	green	0	015-17S	2	black	0
078-12S	13	red	0	096-13W	8	green	66	016-17S	2	black	0
079-12S	13	red	0	097-13W	8	green	0				
080-12S	13	red	0	098-13W	8	green	0				
017-09S	7	black	137,1	100-13S	8	green	0				
018-09S	7	black	0	101-13S	8	green	0				
019-09W	7	black	283,17	113-13S	8	green	0				
020-09W	7	black	157,82	054-12W	6	black	0				
021-09W	7	black	27,83	055-12S	6	black	0				
022-09S	7	black	94	056-12S	6	black	0				
023-09S	7	black	0	057-12W	6	black	0				
025-09S	7	black	0	058-12S	6	black	0				
027-09W	7	black	54,7	059-12S	6	black	0				
032-11W	7	black	204,47	060-12W	6	black	0				
033-11W	7	black	186	087-13S	6	black	606				
035-11S	7	black	0	088-13S	6	black	0				
036-11W	7	black	0	105-13W	6	black	72				
037-11S	7	black	0	106-13W	6	black	0				
038-11S	7	black	0	107-13S	6	black	0				
028-09W	5	gray	94	108-13S	6	black	252				
041-11W	5	gray	0	109-13S	6	black	144				
042-11W	5	gray	0	122-14W	6	black	66				
043-11S	5	gray	0	124-14W	6	black	0				
066-12W	5	gray	0	125-14W	6	black	0				
067-12W	5	gray	0	126-14S	6	black	0				
071-12S	5	gray	0	127-14S	6	black	0				
072-12W	5	gray	0	128-14S	4	aqua	0				

014-09W	4	blue	0	129-14S	4	aqua	0				
015-09S	4	blue	0	130-14S	4	aqua	0				
016-09W	4	blue	0	089-13W	3	fuchsia	0				
135-14S	3	aqua	0	090-13W	3	fuchsia	0				
136-14S	3	aqua	0	091-13W	3	fuchsia	0				
137-14W	3	aqua	0	092-13W	3	fuchsia	0				
138-14S	3	aqua	0	051-12S	2	blue	0				
069-12W	2	lime	0	052-12S	2	blue	0				
070-12S	2	lime	0	053-12S	2	blue	0				
030-09W	1	fuchsia	0	061-12W	2	blue	0				
031-09S	1	fuchsia	0	062-12W	2	blue	0				
034-11W	1	fuchsia	0	063-12S	2	blue	0				
040-11S	1	fuchsia	0	084-12W	2	blue	0				
045-11W	1	fuchsia	0	085-12S	2	blue	0				
047-09S	1	fuchsia	0	086-12W	2	blue	0				
120-13W	1	fuchsia	94	082-12S	1	gray	0				
121-13W	1	fuchsia	0	083-12S	1	gray	0				
139-14S	1	fuchsia	0	093-13W	1	gray	0				
				094-13S	1	gray	0				
				102-13S	1	gray	0				
				104-13S	1	gray	0				
				123-14S	1	gray	0				
				132-14S	1	gray	0				
				133-14S	1	gray	0				
				141-14S	1	gray	0				
				142-14W	1	gray	0				