

УДК 599.537.2; 591.531.22/.29; 574.36

DOI: 10.36038/2307-3497-2021-185-68-83

К вопросу о питании охотоморских косаток

Л.К. Сидоров,
И.Ф. Белокобыльский

Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии
(ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

E-mail: lev_sidorov@mail.ru

Представлены результаты по суточному и годовому потреблению пищи косатками при круглогодичном содержании в сетевых вольерах в бухте Средняя. Рацион питания состоял из двух видов рыб: горбуши и сельди. Для самок суточное потребление рыбы варьировало от 9 до 50,9 кг при среднем 32,6 кг, для самцов от 6 до 45,1 кг при среднем 34,1 кг. Годовое минимальное количество рыбы для содержания одной молодой особи в неволе составляет от 11,5 до 12,1 тонн горбуши, что соответствует энергетическим потребностям в размере 15,9 Гкал/год для самок и 16,7 Гкал/год для самцов. Установлено возрастание необходимого количества пищи для животного с понижением температуры воды. По результатам фактического материала по питанию рассчитано годовое потребление разновозрастной находящейся в естественных условиях группы из десяти косаток. Эта величина в пересчёте на горбушу оценена на уровне 200 тонн корма в год. Приведён теоретический расчёт годового потребления различных видов гидробионтов косатками. По результатам исследования и анализа современных литературных источников в сравнении с историческими данными по питанию косаток предложено не разделять этот вид в Охотском море на «плотоядный» и «рыбоядный» экотипы. По нашему мнению, следует рассматривать проявление разных видов поведения (резидентный тип, транзитный тип) у особей косаток в зависимости от климатических условий и наличия объектов питания. В местах охоты у особей косаток преобладает резидентный тип, который изменяется на транзитный тип поведения при смене района нагула или сезонной миграции.

Ключевые слова: косатка *Orcinus orca*, популяция, плотоядные-транзитные и рыбоядные-резидентные экотипы, поведение, валовая калорийность, суточное и годовое потребление пищи.

ВВЕДЕНИЕ

Состояние и степень доступности кормовых ресурсов являются одними из важнейших факторов, лимитирующих численности популяций морских млекопитающих. От состояния кормовой базы и трофических взаимоотношений её потребителей зависит структура популяций как прибрежной, так и морской части акватории.

Косатка (*Orcinus orca* (L., 1758)) является хищником высшего трофического уровня в Мировом океане. Объектами их питания являются головоногие моллюски, рыбы, птицы, морские млекопитающие [Томилин, 1957; Nishiwaki, Handa, 1958; Яблоков и др., 1972], иногда и наземные животные [Kochman, 1992]. В северной части Тихого океана косатки охотятся на рыб, крупных китообразных, дельфинов, морских свиней, ластоногих, каланов и даже на морских птиц и уток [Odlum, 1948; Scheffer, Slipp, 1948; Ford, Ford, 1981; Stacey, Baird, 1989; Morton, 1990; Stacey et al., 1990;

Matkin, Saulitis, 1994; Barrett-Lennard et al., 1995; Vos et al., 2006]. По результатам вскрытия косаток, выловленных в районе японских островов, был определён большой спектр питания этого вида [Nishiwaki, Handa, 1958]. В желудках особей находили: белокрылую морскую свинью (*Phocaenoides dallii*), полосатого дельфина (*Stenella coeruleoalba*), клюворылого кита (*Ziphiidae*) и сейвала (*Balaenoptera borealis*). Также в рационе косаток отмечены обыкновенный тюлень (*Phoca vitulina*) и кольчатая нерпа (*Pusa hispida*). Из рыбы преобладали треска (*Gadus macrocephalus*), различные виды камбал (*Pleuronectiformes*), сардина (*Sardinops melanostictus*). Из беспозвоночных тихоокеанский кальмар (*Todarodes pacificus*).

В Охотском море косатки охотятся на лахтак (*Erignathus barbatus*), белуху (*Delphinapterus leucas*), гренландского кита (*Balaena mysticetus*) [Шпак, Шулежко, 2013; Джикия и др., 2021], в районе Курильских островов — на рыбу и кальмара [Бетешева, 1961; Ива-

нова, 1961]. Отмечены случаи объедания косатками уловов чёрного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) [Корнев и др., 2014].

Прожорливость косаток велика: из желудка одной особи извлекали остатки до 14 котиков или до 600 штук трески с птицами одновременно [Томилин, 1957]. В 2020 г. на Командорских островах при вскрытии косатки обнаружено семь каланов (*Enhydra lutris*) [Фомин, 2021].

Для понимания трофических процессов в системе и оценки ёмкости биоценоза необходимо знать суточное и годовое потребление корма хищника высшего трофического уровня — косатки, входящей в экосистему.

Ключевым компонентом в изучении взаимодействий «хищник-жертва» является понимание ежедневных энергетических потребностей отдельных членов популяции, а также общих энергетических потребностей всей популяции.

Частота употребления пищевого объекта (вида) косатками соответствует количеству этого вида в местах охоты хищника [Nishiwaki, Handa, 1958]. Отмечено, что предпочитаемым кормом у зубатых китов является тот, который наиболее доступен и многочислен [Яблоков и др., 1972; Мельников, 2014]. При сокращении численности массового объекта питания происходит изменение охотничьей стратегии косаток — переквалификация на другой объект. Так, основу питания косаток из Авачинского залива в начале 2000-х гг. составлял однопёрый терпуг (*Pleurogrammus monopterygius*) [Тарасян, 2005], а во второй половине 2000-х гг. отмечено снижение его значения и возрастание значения лососей [Нагайлик и др., 2011]. Из-за сокращения численности ластоногих на юго-востоке Аляски косатки переквалифицировались на добычу каланов (*Enhydra lutris*) [Estes et al., 1998]. Изменение приоритета охоты косатки в сторону массового объекта не противоречит основному положению теории оптимального фуражирования [MacArthur, Wilson, 1967] в применении к выбору рациона, которое заключается в том, что набор поедаемых видов жертв должен быть таким, чтобы обеспечивать хищнику максимально возможную в данных условиях скорость поступления энергии.

Математические расчёты суточной потребности одной особи в энергии для свободноживущих косаток, населяющих восточную часть Тихого океана, варьируют от 41 376 до 269 458 ккал для самок и от 41 376 до 217 775 ккал для самцов [Noren, 2011].

На основании имеющихся данных о суточном питании китообразных в условиях неволи — океанариумах, ранее были рассчитаны нормы суточного рацио-

на (в процентах от массы тела). Для косаток этот коэффициент определён около 4% [Sergrants, 1969; Томилин, 1974]. Фактическое годовое потребление пищи одной особью в возрасте 4–8 лет оценивается в 7–4 т [Kastelein, Vaughan, 1989], а к 20 годам увеличивается в среднем до 19 т [Kastelein et al., 2003]. Однако эти работы были проведены в полностью искусственных условиях океанариума — практически при постоянной температуре воды. Для оценки потребления пищи животными в естественной среде предлагается данные по китам океанариумов использовать с поправочным коэффициентом 25% для учёта разницы в уровнях активности содержащихся в неволе и свободных особей [Barrett-Lennard et al., 1995].

В водах тихоокеанского побережья Северной Америки косаток делят на «резидентный» и «транзитный» экотипы [Ford et al., 2000], которые специализируются на питании рыбой и охоте на морских млекопитающих соответственно. В Охотском море предложили разделить косаток по типу пищевой специализации на «рыбоядных» и «плотоядных» [Шулежко, 2008; Филатова и др., 2014], однако, сами авторы, признавая проблему терминологии, используют деление косаток на резидентных (R-тип) и транзитных (T-тип) [Филатова, 2018; Filatova et al., 2019].

Цель работы — оценить минимальное годовое потребление пищи группой из десяти косаток Охотского моря и дать представление об обоснованности разделения этого вида по способу питания на «плотоядный» и «рыбоядный» экотипы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводилось на десяти особях косаток, выловленных в Охотском море и содержавшихся в трёх сетевых вольерах с 16 июля 2018 года по 22 августа 2019 года в бухте Средняя залива Восток Японского моря под открытым небом.

Каждый вольер представлял собой инженерное сооружение понтонного типа шириной — 15 м, длиной — 27 м, глубиной — 6 м и объёмом — 2430 м³. Надводная часть вольера высотой 4 м выполнена из стеклопластика в виде оранжерейного покрытия с двускатной крышей. Подводная часть вольера представлена сетью с размером ячеи 90 мм, исключающей повреждение кожных покровов при отлове косаток для ветеринарных процедур и препятствующей попаданию крупного мусора внутрь вольера. Данная сеть позволяла беспрепятственно обмениваться водным массам вольера с водными массами окружающей среды (рис. 1).

Вольеры были оборудованы системами аэрации воды для предотвращения образования шуги и льда.



Рис. 1. Вид вольеров с оранжевым покрытием: а — снаружи, б — внутри

В холодное время года воздух внутри каждого вольера дополнительно подогревали с помощью двух электрических тепловых «пушек» мощностью до 15 кВт каждая, однако это никак не оказывало влияния на изменение температуры воды. Обеззараживание воздуха производили только в холодное время года, когда вольер был полностью закрыт. Эту процедуру осуществляли облучателями — рециркуляторами «Дезар-3» по 6 штук на каждый вольер. В тёплое время года оранжевое покрытие частично разбирали, и над вольером оставалась только крыша.

Для измерения длины использовали ленточную фибerglassовую линейку с точностью 1 см. Взвешивание производили с помощью крановых весов (модель CAS Caston-III 5 THD, 5 т/ 2 кг) с точностью 2 кг. Длина (проекция тела) и вес каждой особи были измерены дважды: в начале исследования и при выпуске в естественную среду обитания.

Для кормления животных использовались два вида рыб: горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) и сельдь тихоокеанская (*Clupea pallasii*). В тёплое время косаток кормили только горбушей. В холодное время (октябрь — апрель) добавляли в рацион сельдь для увеличения калорийности пищи. Перед использованием рыбу хранили в промышленных морозильных камерах при температуре не выше -18°C . Дефростацию рыб проводили в эмалированных ваннах в специально подготовленном помещении — кормокухне, при температуре около 10°C . Несколько раз рыбу проливали холодной водой и перебирали на предмет брака. Выбраковке подвергались тушки рыбы с любыми внешними повреждениями, изменениями цвета и структуры кожного покрова, жабер, с запахом, отличным от нормального. Далее рыба раскладывалась в индивидуальные гастротары, содержимое которых

в летний период пересыпалось льдом из льдогенератора. Навеска рыбы взвешивалась перед каждым кормлением на электронных весах с погрешностью в 100 г в соответствии с индивидуальным рационом, составленным ветеринарным врачом. Кормление начиналось сразу же после приготовления навески в течение 10–15 минут и проходило индивидуально 3 раза в сутки. Рыба закладывалась в ротовую полость, не соприкасаясь с окружающей водой. Тем самым минимизировали возможную контаминацию пищи. Рыба скормливалась целиком. Кормление происходило ежедневно с одним разгрузочным днём в неделю, когда животному задавалась 1/3–1/4 часть от его рациона. После кормления данные по каждой особи заносились в электронные таблицы. Анализ питания включал сбор данных о суточном качественном и количественном потреблении пищи косатками.

Следует отметить, что в ходе обязательных мероприятий по адаптации животных к содержанию в неволе приучали косаток к питанию дефростированной рыбой. Этот процесс занимал в среднем от недели до двух, во время которого для определения индивидуальной суточной потребности в пище животное в количестве рыбы не ограничивалось. По окончании исследований, перед выпуском косаток в естественную среду после длительного содержания в неволе, проводился комплекс мероприятий по реадaptации животных — меры по восстановлению утраченных или ослабленных рефлексов, обеспечивающих приспособление к жизни в естественной среде.

Для контроля физиологического состояния и суточной потребности животных в корме определяли стандартными методами (энзиматический, фотометрия) уровни концентраций глюкозы, мочевины, холестерина и триглицеридов в крови. В ветеринарной

практике известно, что понижение уровней глюкозы, мочевины, холестерина и одновременное повышение уровня триглицеридов в крови свидетельствует о нарушении питания, т. е. фиксируется голодание у морских млекопитающих [Nollens et al., 2018].

Взятие крови проводилось натошак. Кровь у косаток отбирали из хвостовой вены, для чего косатку отделяли от группы, подводили к борту вольера и фиксировали положение её тела ремнями, проведёнными под брюхом. Кожу перед пункцией вены обрабатывали марлевой салфеткой, смоченной 96 %-ным спиртом. Для пункции использовали катетер для вливания в малые вены типа «бабочка», размер 18G. Затем кровь из шприца разливалась по заранее подготовленным пробиркам VACUETTE (Greiner Bio-One, Австрия) с К-2-ЭДТА антикоагулянт для гематологических исследований. Обработка анализов крови проводилась в специализированной ветеринарной лаборатории.

Ежедневно проводился внешний осмотр, подразумевавший обследование кожных покровов, исследование видимых слизистых оболочек и контроль состояния упитанности, который включал фиксацию при наличии видимого провала позади дыхала (deer depression posterior) [Joblon et al., 2008].

Каждой особи был присвоен индивидуальный номер от к-1 до к-10. Статистический анализ данных проводился в программе Microsoft Excel 2010. В расчётах потребления не использовались первый и последний месяцы содержания зверей из-за мероприятий по адаптации и реадaptации. Для всех особей были проведены расчёты, включающие определение:

- отношения съеденной пищи к массе тела (k) по каждому месяцу,
- фактического количества съеденной пищи за время содержания,
- суточного (кг/сутки) и годового (кг/год) потребления пищи,
- теоретической величины средней массы животного (W), которая описывается уравнением:

$$W = L^2 \times G / 44000, \quad (1)$$

где W – расчётный вес в кг; L – длина тела в см; G – максимальный обхват между грудными плавниками и спинным [Kastelein, Vaughan, 1989] плавником в см.

- валовой энергии корма (ВК) [Перельдик и др., 1987] – энергетической ценности потребляемой пищи в калориях:

$$ВК = 1380 \times m(r) \times d(r) + 1350 \times m(c) \times d(c), \quad (2)$$

где $m(r)$ – масса горбуши в кг; $m(c)$ – масса сельди в кг; $d(r)$ – доля горбуши в рационе; $d(c)$ – доля сель-

ди в рационе; 1380 ккал/кг – калорийность горбуши; 1350 ккал/кг – калорийность сельди тихоокеанской [Вафина и др., 2013].

Для расчёта годового потребления рыбы группой из десяти разновозрастных косаток применяли поправочный коэффициент, который увеличивает на 25 % количество необходимой для существования пищи, для учёта разницы в уровнях активности содержащихся в неволе и особей, находящихся в естественных условиях [Barrett-Lennard et al., 1995].

РЕЗУЛЬТАТЫ

По каждой косатке собраны данные о ежедневном количестве съеденной рыбы за весь период нахождения в сетевых вольерах. Время содержания варьировало от 272 суток до 328 суток. В табл. 1 представлены результаты исследования по фактическому потреблению рыбы косатками и расчёты значений валовой энергии корма по месяцам.

Величины индивидуального потребления пищи особями различны и определяются их размерами и физиологическим состоянием. Для самок среднее суточное потребление варьировало от 9,0 до 50,9 кг, при среднем 32,6 кг, для самцов от 6,0 до 45,1 кг, при среднем 34,1 кг. Минимальные значения приходились на период обязательных мероприятий по адаптации животных к содержанию в неволе или на дни разгрузки животных, максимальные приурочены к зимнему периоду.

Установлено влияние температуры на изменение потребления количества пищи косатками (рис. 2). В сентябре при температуре воды около плюс 20 °С суточное потребление количества пищи составило в среднем около 2 % от массы тела. С понижением температуры воды до минус 0,1 °С в феврале суточное потребление превышало 4 %.

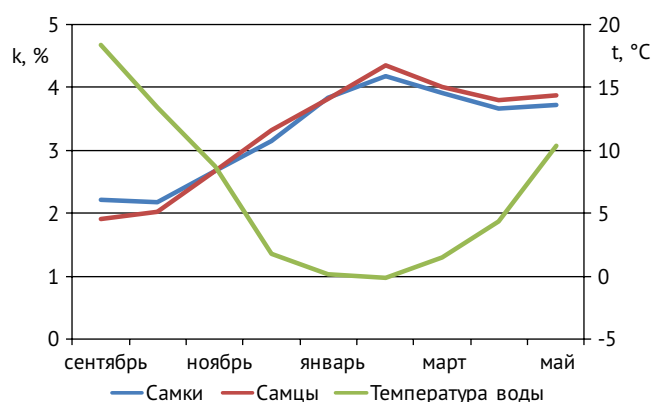


Рис. 2. Зависимость потребления количества пищи (k) от изменения средней месячной температуры воды (t)

Таблица 1. Фактическое потребление рыбы и расчётная валовая энергия корма по месяцам

Показатели	Месяцы								
	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май
к-1 (самка, 309 ¹ суток, 10299 ² кг)									
М, кг	762	470	691	978	1186	1424	1462	1260	1182
т, кг/сут.	ср.зн.	28,2	18,1	25,6	34,9	43,9	50,9	47,2	43,4
	min-max	12–38	2–27	12–31	13–41	35–51	48–51	17–51	16–51
ВК, ккал/месяц	1051836	644820	946020	1340190	1625160	1953060	2007150	1732260	1631160
к-2 (самец, 299 суток, 9746 кг)									
М, кг	785	439	672	977	1115	1209	1383	1214	1182
т, кг/сут.	ср.зн.	29,1	16,3	24,0	34,9	41,3	43,2	44,6	41,9
	min-max	14–38	4–26	10–32	13–43	28–47	41–47	16–50	16–48
ВК, ккал/месяц	1083438	601917	919590	1338420	1528020	1656450	1898160	1668480	1631160
к-3 (самец 287 суток, 9678 кг)									
М, кг	860	638	781	982	1092	1215	1346	1188	1215
т, кг/сут.	ср.зн.	31,8	22,0	27,9	35,1	40,4	45,0	43,4	41,0
	min-max	20–37	8–36	18–32	15–42	28–43	43–47	15–48	15–47
ВК, ккал/месяц	1186110	875910	1069200	1345350	1496820	1664970	1847820	1632720	1676700
к-4 (самка, 287 суток, 7778 кг)									
М, кг	575	487	690	770	902	1005	1090	959	1006
т, кг/сут.	ср.зн.	21,3	16,8	24,6	27,5	33,4	37,2	35,2	33,1
	min-max	15–29	6–28	13–32	12–34	31–37	36–39	12–39	12–38
ВК, ккал/месяц	793362	668400	945360	1055580	1236630	1378980	1499160	1320000	1388280
к-5 (самка, 287 суток, 10487 кг)									
М, кг	916	834	763	915	1131	1239	1520	1338	1375
т, кг/сут.	ср.зн.	33,9	28,8	28,2	32,7	41,9	45,9	49,0	46,1
	min-max	22–40	12–37	18–32	12–39	29–51	42–54	17–53	17–53
ВК, ккал/месяц	1263942	1145670	1044630	1252920	1550190	1698330	2088000	1839720	1897500
к-6 (самка, 328 суток, 10290 кг)									
М, кг	603	555	802	1013	1242	1234	1421	1253	1362
т, кг/сут.	ср.зн.	22,3	19,8	28,6	36,2	46,0	45,7	45,8	43,2
	min-max	3–36	2–32	9–33	14–46	30–48	42–51	16–50	16–50
ВК, ккал/месяц	832416	765900	1106208	1396440	1708980	1695150	1956870	1725660	1879560
к-7 (самка, 277 суток, 10025 кг)									
М, кг	825	838	840	1024	1220	1377	1427	1286	1040
т, кг/сут.	ср.зн.	30,6	28,9	30,0	36,6	45,2	51,0	46,0	44,3
	min-max	15–37	4–37	21–35	13–45	30–51	51–51	16–53	17–51
ВК, ккал/месяц	1138362	1151175	1150140	1403715	1671720	1888470	1959090	1767960	1435200
к-8 (самец, 291 суток, 10435 кг)									
М, кг	61	775	961	1194	1218	1547	1383	1249	1407
т, кг/сут.	ср.зн.	10,2	27,7	34,3	42,6	45,1	55,3	44,6	43,1
	min-max	4–16	7–36	24–37	12–54	13–57	45–61	14–60	14–51
ВК, ккал/месяц	84180	1063470	1317030	1636380	1669260	2123010	1898940	1716960	1941660

Показатели	Месяцы									
	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	
к-9 (самец, 272 суток, 8482 кг)										
М, кг	365	602	800	896	1049	1215	1275	1128	1147	
m, кг/сут	ср.зн.	13,5	20,7	28,6	32,0	38,9	45,0	41,1	38,9	39,6
	min-max	3–21	6–28	21–32	12–38	27–45	45–45	14–45	14–45	15–45
ВК, ккал/месяц	503838	825840	1096320	1226850	1437840	1664910	1748970	1549800	1582860	
к-10 (самка, 292 суток, 7590 кг)										
М, кг	72	652	788	828	872	933	870	741	866	
m, кг/сут	ср.зн.	9,0	23,3	28,1	29,6	32,3	34,6	28,1	25,6	27,9
	min-max	2–15	9–29	18–32	8–35	24–36	32–39	9–36	10–33	10–31
ВК, ккал/месяц	99360	895320	1079130	1134720	1195080	1280520	1195020	1017660	1195080	

Примечание: ¹ – время нахождения в сетевых вольерах; ² – фактическое количество съеденной рыбы за время нахождения в сетевых вольерах; к-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 – индивидуальные номера особей; М – общая масса съеденной рыбы за месяц; m – суточная масса съеденной рыбы; ВК – общая валовая энергия корма за месяц.

Фактическое количество съеденной рыбы за время нахождения в вольерах (около 300 суток) десятию косатками составило 94 т, из них 76 т горбуши и 18 т сельди. Индивидуальные значения варьирует от 7,5 до 10,5 т при среднем 9,5 т для самок и от 8,5 до 10,5 т для самцов при среднем 9,5 т.

В итоге потребление группой из десяти молодых косаток в пересчёте на год составило 115 т горбуши, в среднем по 11,5 т на одну особь.

При внешнем осмотре в течение года все звери выглядели упитанными, у всех особей отсутствовал видимый провал позади дыхала. Обследования кожных покровов и исследования видимых слизистых оболочек не выявили отклонений от нормы. Регистрировались единичные повреждения физического характера в апикальной части рострума.

На момент поступления косаток в вольеры в крови каждого животного (рис. 3) отмечалось пониженное со-

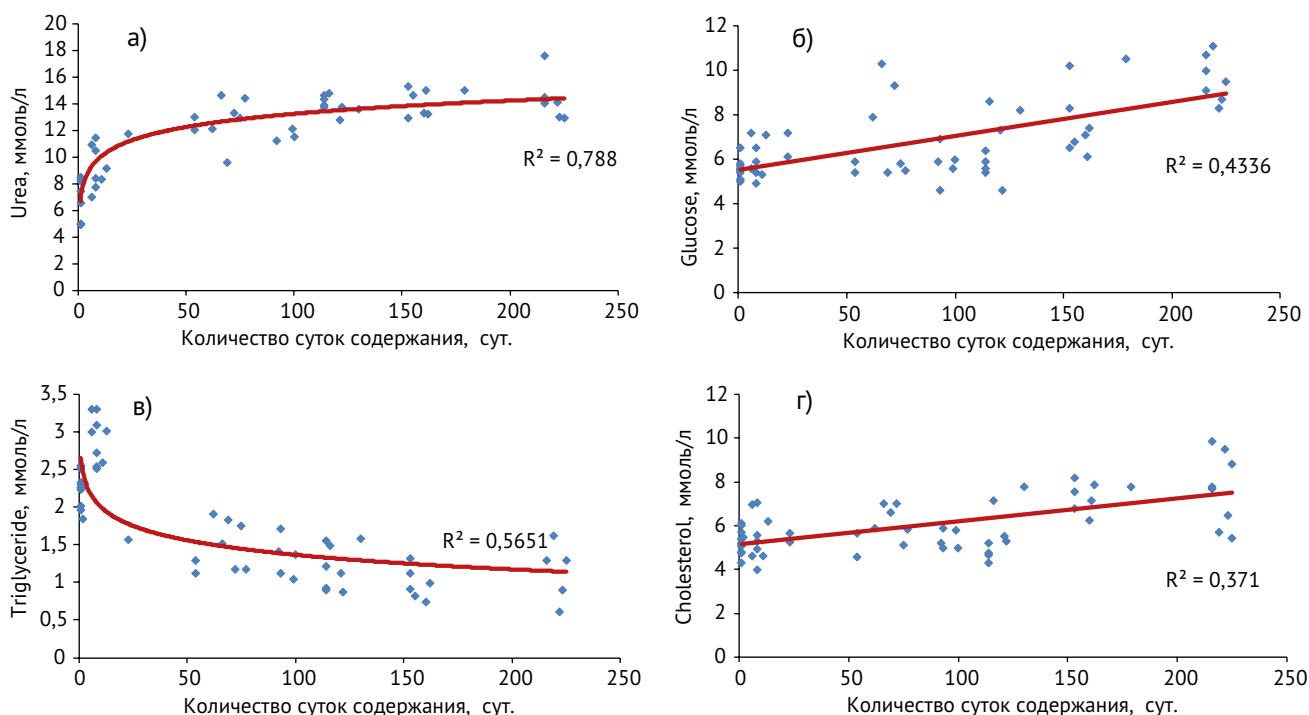


Рис. 3. Изменения мочевины (а), глюкозы (б), триглицеридов (в) и холестерина (г) в крови косаток во время содержания в сетевых вольерах

Таблица 2. Изменение размерно-весовых показателей у косаток до и после содержания в сетных вольерах

Особь	пол	m1, кг	m2, кг	Привес		L1, см	L2, см	Прирост		G1, см	G2, см	Прирост объёма	
				кг	%			см	%			см	%
к-1	♀	1220	1386	166	14	440	475	35	8	260	280	20	8
к-2	♂	1230	1510	280	23	445	470	25	6	250	300	50	20
к-3	♂	910	1225	315	35	420	453	33	8	225	255	30	11
к-4	♀	660	840	180	27	357	392	35	10	205	227	22	11
к-5	♀	1150	1490	340	30	443	474	31	7	240	271	31	0
к-6	♀	1120	1276	156	14	450	460	10	2	250	254	4	2
к-7	♀	1166	1300	134	11	410	440	30	7	250	256	6	2
к-8	♂	1102	1366	264	24	435	450	15	3	233	250	17	7
к-9	♂	750	930	180	24	362	412	50	14	216	232	16	6
к-10	♀	632	916	284	45	345	394	49	14	201	222	21	4

Примечание: к-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 – индивидуальные номера особей; m1 – масса в начале исследования; m2 – масса в конце исследования; L1 – максимальная длина в начале исследования; L2 – максимальная длина в конце исследования; G1 – наибольший обхват между грудными плавниками и спинным плавником в начале исследования; G2 – наибольший обхват между грудными плавниками и спинным плавником в конце исследования.

держание мочевины (4,9–8,5 ср. 7,0 ммоль/л при видовом нормативе 10,7–17,9 ммоль/л), глюкозы (5,0–6,5 ср. 5,6 ммоль/л при видовом нормативе 6,1–7,5 ммоль/л), холестерина было в пределах референтных значений (4,3–6,1 ср. 5,3 ммоль/л при видовом нормативе 3,6–7,2 ммоль/л) и повышенное содержание триглицеридов (2,0–2,6 ср. 2,3 ммоль/л). Значения этих показателей связано с тем, что на протяжении всего времени транспортировки от места поимки к месту содержания особей не кормили по гигиеническим рекомендациям.

После двухнедельной адаптации животных к нахождению в сетных вольерах, результатом которой был переход животного на активное питание, отмечалась положительная динамика изменения анализов крови. Уровень триглицеридов уменьшился (0,6–1,6 ср. 1,2 ммоль/л), тогда как концентрации глюкозы (8,2–11,1 ср. 9,5 ммоль/л), мочевины (12,9–17,6 ср. 14,1 ммоль/л) и холестерина (5,4–9,8 ср. 7,8 ммоль/л) в крови увеличились. Такая динамика показателей косвенно свидетельствует о достаточном питании. Как результат, у всех косаток за период содержания произошли увеличение длины и массы тела.

Размеры особей при поступлении варьировали от 3,62 до 4,45 м для самцов, от 3,45 до 4,50 м для самок (табл. 2). Прирост у самцов за время содержания в сетных вольерах (около 300 суток) составил от 15 до 50 см, в среднем 31 см., у самок составил от 10 до 49 см, в среднем 32 см. Большой разброс связан с различным возрастным составом особей и разным темпом роста у самцов и самок.

Вес животных при поступлении составлял от 750 до 1230 кг для самцов, от 632 до 1220 кг для самок.

Привес у самцов за время содержания в сетных вольерах (около 300 суток) составил от 180 до 315 кг, в среднем – 235 кг, у самок от 156 до 340 кг, в среднем – 210 кг. Вес каждой особи отличался от расчётного (по формуле 1) минимального веса в незначительных пределах от –31 кг (недостаток) до +211 кг (избыток) при среднем +81 кг до содержания и от –50 кг (недостаток) до +215 кг (избыток) при среднем +78 кг в конце содержания косаток в сетных вольерах. Этот результат позволяет предположить о достаточности корма для животных.

Установлено, что существует зависимость суточного потребления энергии на килограмм массы животного для особей разного размера (рис. 4). С увеличением массы (размера) этот показатель снижается как у самцов, так и у самок. При весе животного менее 1000 кг суточная потребность составляет 50 ккал/кг

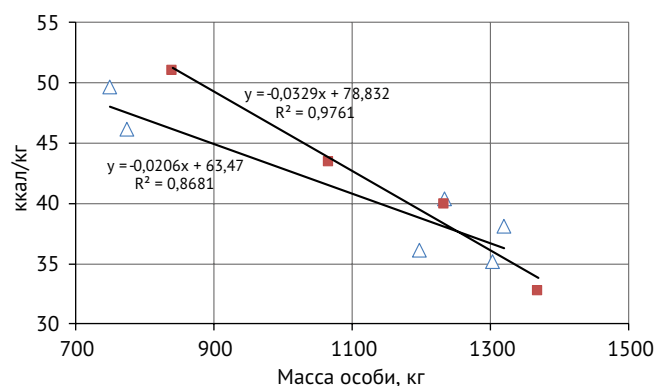


Рис. 4. Зависимость суточного потребления энергии на килограмм массы для животных разного размера: квадраты – самцы; треугольники – самки

в сутки, тогда как при весе свыше 1200 кг – менее 40 ккал/кг.

Суточная потребность в валовой энергии корма (ВК) для самок варьировала от 35711 до 50215 ккал/сут. при среднем значении 43651 ккал/сут., для самцов – от 42814 до 49258 ккал/сут. при среднем значении 45796 ккал/сут. Данные по суточному потреблению самками и самцами находятся в одном диапазоне, так как все особи молодые и сопоставимы по массе и длине и находились в одинаковых условиях при одинаковой температуре воды. Расчет годового потребления энергии показал, что для обеспечения достаточного количества ее для молодых особей косаток необходимо около 15932000 ккал в год для самок и 16716000 ккал в год для самцов. С учётом этих значений для косаток массой от 700 до 1200 кг произведён теоретический расчёт необходимого минимального годового количества кормового объекта (в тоннах) для обеспечения потребности одной особи

(табл. 3). Это количество зависит от калорийности потребляемого гидробионта. Предполагаемый объём высококалорийных кормовых объектов, таких как палтус, составит 9 т/год, тогда как низкокалорийных, таких как тихоокеанский кальмар, составит 22 т/год.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании проведённых исследований и полученных результатов можно сделать вывод о том, что 11,5 тонн корма в год, состоящего из горбуши и сельди, может считаться минимально достаточным количеством для удовлетворения потребностей молодых особей косаток при длительном содержании в сетных морских вольерах. Этот вывод основывается на удовлетворительном физиологическом состоянии зверей в течение года, о чём свидетельствуют данные ежедневного внешнего осмотра и гематологических анализов, а также данные о привесе и приросте и незначительные отклонения от расчётной массы.

Таблица 3. Минимальные суточные и годовые энергетические потребности косаток и теоретический расчёт необходимого минимального годового потребления различных видов гидробионтов

Особь	Фактическая энергетическая потребность		Кормовые объекты* теоретический расчёт годового потребления гидробионтов на основе оценки минимальной фактической энергетической потребности							
	ВК, ккал/сут	ВК, Гкал/год	Горбуша, т/год	Сельдь, т/год	Палтус, т/год	Белуха, т/год	Морж, т/год	Лактак, т/год	Кашалот, т/год	Кальмар, т/год
<i>Самки</i>										
к-1	45796	16,72	12,1	12,4	9,4	15,9	13,6	11,9	14,1	22,9
к-4	37237	13,59	9,8	10,1	7,7	12,9	11,1	9,6	11,5	18,6
к-5	50215	18,33	13,3	13,6	10,4	17,5	14,9	13,0	15,5	25,1
к-6	43230	15,78	11,4	11,7	8,9	15,0	12,8	11,2	13,4	21,6
к-7	49715	18,15	13,1	13,4	10,3	17,3	14,8	12,9	15,4	24,9
к-10	35711	13,03	9,4	9,7	7,4	12,4	10,6	9,2	11,0	17,9
X ± x	43651±2290	15,93±0,8	11,5 ±0,6	11,8±0,6	9,0±0,5	15,2±0,8	12,9±0,7	11,3±0,6	13,5±0,7	21,8±1,1
σ	5610	2,05	1,5	1,5	1,2	2,0	1,7	1,5	1,7	2,8
CV, %	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
<i>Самцы</i>										
к-2	44779	16,34	11,8	12,1	9,2	15,6	13,3	11,6	13,8	22,4
к-3	46333	16,91	12,3	12,5	9,6	16,1	13,7	12,0	14,3	23,2
к-8	49258	17,98	13,0	13,3	10,2	17,1	14,6	12,8	15,2	24,6
к-9	42814	15,63	11,3	11,6	8,8	14,9	12,7	11,1	13,2	21,4
X ± x	45796±1178	16,72±0,4	12,1±0,3	12,4±0,3	9,4±0,2	15,9±0,4	13,6±0,4	11,9±0,3	14,2±0,4	22,9±0,6
σ	2356	0,86	0,6	0,6	0,5	0,8	0,7	0,6	0,7	1,1
CV, %	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6

Примечание: * – для расчёта использовали справочные материалы по калорийности на 100 грамм: горбуша – 138 ккал, сельдь тихоокеанская – 135 ккал, палтус – 177 ккал, белуха – 105 ккал, морж – 123 ккал, кальмар тихоокеанский – 73 ккал [Вафина и др., 2013], морской заяц – 141 ккал [Слапогузова и др., 2016], кашалот – 118 [Подкорытова и др., 2017]; ВК – валовая энергия корма, калорийность; к-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 – индивидуальные номера особей.

С помощью математических расчётов оценена годовая потребность в энергии для одной особи косатки. Для самок эта величина составляет 15,9 Гкал/год, для самцов — 16,7 Гкал/год. Эти значения сопоставимы с минимальными расчётными уровнями необходимой энергии для свободноживущих особей косаток, населяющих восточную часть Тихого океана [Noren, 2011].

Количество пищи (калорий), которое требуется косатке ежедневно, зависит от нескольких факторов, включая возраст, массу тела, рост, температуру воды и образ жизни. При содержании в условиях неволи температура воды [Kastelein et al., 2000], по-видимому, является основным фактором, влияющим на количество потребления пищи животным при отсутствии активности (перемещений на большие расстояния, охота) по сравнению с животными, находящимися в естественной среде. В океанариуме температура воды поддерживается на постоянном уровне и поэтому суточная потребность в пище животными практически не меняется. Тогда как в сетевых вольерах, в условиях сезонного изменения температуры воды, количество потребления пищи косатками зимой и летом различно. Низкие температуры воды приводят к большим тепловым потерям, что влияет на увеличение потребления корма.

Полученные в исследовании результаты являются основой для оценки минимального количества корма для существования животного в неволе, а также позволяют экстраполировать данные для косаток в естественных условиях. Установлено, что группа из десяти молодых находившихся в сетевых вольерах косаток за год фактически съедает 115 т рыбы. Принимая во внимание, что годовое потребление пищи у взрослых особей в неволе достигает 19 т [Kastelein et al., 2003], и, что потребление пищи из-за разницы в уровнях активности животных в ограниченном пространстве (океанариум) и естественных условиях [Barrett-Lennard et al., 1995] увеличивается на 25 %, можно предположить, что необходимое количество пищи для

обеспечения энергетической потребности в год разновозрастной находящейся в естественных условиях группы из десяти косаток составит около 200 тонн рыбы.

Дальнейшие расчёты показали, что для удовлетворения энергетических потребностей этой группы в год необходимо, в пересчёте на морских млекопитающих — порядка 1000 особей лахтак или 400 моржей, или около 300 белух. Вес гренландского кита велик, однако при охоте на это животное косатки, как и при охоте на серого кита, съедают в основном язык, подчелюстной мешок и губы нижней челюсти [Мельников, 2014]. Поэтому для расчёта потенциально необходимого количества китов требуется определить количество «удачных» охот. Если предположить, что группа косаток из десяти голов охотится раз в неделю, то годовое потребление составит порядка 52 гренландских китов. Таким образом, для всей популяции так называемой «плотоядной» косатки западной части Охотского моря с численностью в 240 особей [Шпак и др., 2016] годовое потребление составит либо 1248 китов, либо 7200 белух.

Все эти величины теоретические, однако, приведённые расчёты позволяют усомниться в том, что косатки специализируются только на питании морскими млекопитающими, игнорируя рыб и других гидробионтов. По результатам вскрытия более 400 желудков косаток разного размера за десятилетний период (рис. 5) установлено большое видовое разнообразие кормовых объектов, на которых охотится косатка [Nishiwaki, Handa, 1958].

Косатка — разносторонний хищник, который эволюционировал, чтобы успешно занять множество специализированных экологических ниш в Мировом океане. В процессе эволюции этот вид приобрёл множество различных жизненных стратегий, которые обеспечивает успешное сосуществование вида.

Косаток, обитающих в Охотском море, некоторые авторы делят в зависимости от типа питания на два

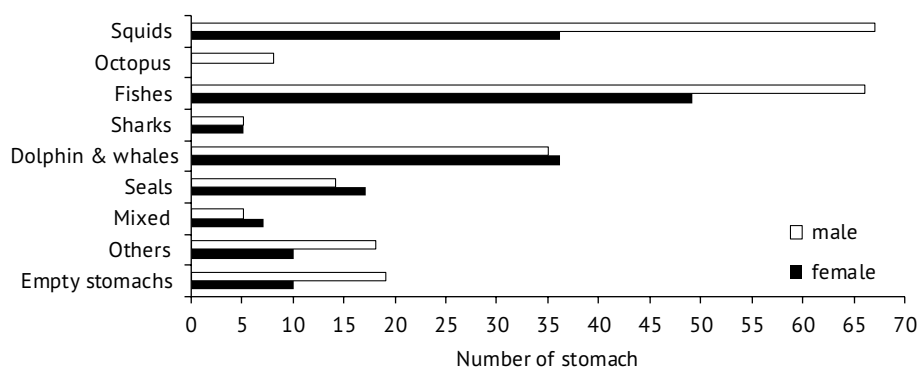


Рис. 5. Содержимое желудков косатки [по Nishiwaki, Handa, 1958]

экотипа: «плотоядный» (транзитный или Т-тип) и «рыбоядный» (резидентный или R-тип) [Шулежко, 2008; Филатова и др., 2014; Филатова, 2018; Filatova et al., 2019]. Для этих двух разных типов косаток были предложены виды пищевой специализации. Для R-типа — добыча рыбы, для Т-типа — морских млекопитающих. Сторонники этого считают, что демонстрируемые предпочтения чрезвычайно сильны, и нет никаких доказательств того, что один тип когда-либо переключается на вид добычи другого или обладает поведенческой гибкостью для этого. Однако, они же отмечают [Ford, Ellis, 2014], что получить представление о привычках питания китообразных, живущих в естественных условиях, трудно, потому что питание обычно происходит под водой и вне поля зрения. В связи с этим результаты их исследований основаны на косвенных данных. Так, исследование диеты R-типа и Т-типа косаток проводилось с использованием четырёх различных методов: прямое наблюдение за хищником; сбор фрагментов добычи, оставленных в толще воды; исследование содержимого желудков найденных на побережье туш; химический анализ образцов биопсии кожи и жира на наличие изотопа азота ^{15}N [Krahn et al., 2007a; Ford, Ellis, 2014].

Содержание стабильного изотопа азота ^{15}N у косаток R-типа было ниже ($\delta^{15}\text{N} = 3\text{‰}$), чем у косаток Т-типа, что позволило авторам отнести их к различным трофическим уровням [Филатова и др., 2014]. Хотя, как отмечает А.И. Болтнев (2017), такие различия могут быть следствием неучтённых факторов — возрастных или пространственных изменений содержания изотопа азота ^{15}N в тканях косаток, но никак не следствием питания рыбой или морскими млекопитающими. Это суждение он основывает и на том, что содержание изотопа азота ^{15}N в тканях южной резидентной (R-типа) группы косаток Северной Америки [Krahn et al., 2007b] было такое же, как и у косаток Т-типа. У «плотоядного» Т-типа косаток Охотского моря значение содержания азота ^{15}N в образцах ткани составило 16,8‰ [Филатова и др., 2014], что явилось доказательством плотоядности, однако анализ того же изотопа в тканях тихоокеанской трески (*Gadus macrocephalus*) показал, что значение меняется в зависимости от размерно-возрастных характеристик. Так, по данным К.М. Горбатенко и др. (2008) у молодых рыб значение содержания азота ^{15}N в среднем составляло 13,7‰, с ростом длины тела значение достигает 17,2‰. У северных морских котиков *Callorhinus ursinus* было показано неоднородное содержание ^{15}N в разных тканях одного животного, которое варьировало от 14,9‰ (мех) до 17,1‰ (липиды) [Kurle, Worthy, 2002]. Следует отметить, что у молодых особей

косатки (менее 4 м) на первых этапах после прекращения вскармливания матерью в рационе преобладают рыба и кальмары [Nishiwaki, Handa, 1958]. К тому же, в желудках всех размерных групп косаток рыбы присутствуют постоянно, тогда как крупные объекты питания — киты или дельфины, были отмечены только у взрослых особей [Nishiwaki, Handa, 1958]. Поэтому использование химического анализа образцов кожи и жира на наличие изотопа азота ^{15}N , для разделения косаток Охотского моря на R-тип и Т-тип — не корректно.

В литературе приводится множество наблюдений за охотой косаток на морских млекопитающих [Томилин, 1957; Мельников, 2014]. Многие наблюдения проводились в местах скопления рыб, но факт охоты фиксировался только на морских животных, отвергая возможность охоты на рыбу. Это связано с трудностью идентификации поимки рыбы, находящейся под водой вне поля зрения, относительно охоты на морского млекопитающего, который крупнее и находится у поверхности воды. Фиксирование охоты на рыбу проводят либо в местах скопления рыбы при отсутствии поблизости морских млекопитающих или при регистрации случаев «нахлебничества» на ярусном промысле [Корнев и др., 2014]. Следует отметить отсутствие визуальных наблюдений по охоте за головоногими моллюсками, хотя осьминоги и кальмары не раз регистрировались в желудках косаток [Nishiwaki, Handa, 1958; Бетешева, 1961; Иванова, 1961; Шевченко, 1975; Vos et al., 2006]. Поэтому, считаем, что визуальное наблюдение за питанием, менее объективно, чем результаты вскрытия желудков животных.

Основное положение теории оптимального фуражирования, в применении к выбору пищевого рациона, заключается в том, что набор поедаемых видов жертв, должен быть таким, чтобы обеспечивать хищнику максимально возможную в данных условиях скорость поступления энергии [MacArthur, Wilson, 1967]. В водах Чукотского полуострова лосось немногочислен, головоногих моллюсков почти нет, из-за отсутствия других пищевых объектов, по мнению В.В. Мельникова, объясняется специализация косаток в этом районе на питании морскими млекопитающими, преимущественно молодняком серых китов [Мельников, 2014]. По сведениям В.И. Шевченко (1975) спектр питания косаток изменяется в широтном направлении. Так в желудках косаток, добытых в холодных водах Антарктики (южнее 50° ю. ш.), чаще всего встречались остатки малых полосатиков и ластоногих, значительно реже — фрагменты рыб и кальмаров. В желудках косаток добытых в умеренно-тёплой зоне (30° — 50° ю. ш.) преобладали дельфины и рыба, реже ласто-

ногие и зубатые киты, отмечен даже случай каннибализма [Шевченко, 1975]. Приведённые примеры подтверждают, что в «целом предпочитаемым кормом является у зубатых китов тот, который в данном месте и в данное время наиболее доступен и многочислен» [Яблоков и др., 1972].

Классически, по степени кормовой специализации животных, делят на стенофагов, использующих ограниченный набор кормов, и эврифагов — всеядных. Питание разнообразной пищей в значительной мере обуславливается географическими и сезонными изменениями обилия и доступности различных кормовых объектов. В условиях умеренных и холодных зон северного полушария типичных стенофагов сравнительно мало, большинство видов здешних млекопитающих — эврифаги. В суровой среде обитания наибольшие шансы выжить имеют те виды, которые не ограничиваются каким-либо узкоспециализированным источником пищи или способом ее добычи. Было отмечено, что косатки в менее продуктивных тропических или субтропических водах являются универсальными хищниками, которые включают в свой рацион большее разнообразие видов [Baird et al., 2006]. В связи с этим возникают сомнения, когда для косаток отмечается приоритет определённого пищевого объекта. Так, было установлено [Ford, Ellis, 2014], что некоторые популяции косаток специализируются на питании чавычей (*Oncorhynchus tshawytscha*), однако авторы не указывают объектов питания при прекращении нереста лососёвых в зимний период. Скорее эти исследования являются подтверждением теории оптимального фуражирования — хищник питается наиболее крупным из тихоокеанских лососей, обеспечивая высокую скорость поступления энергии за счёт высокого содержания липидов у чавычи.

Если принять разделение косаток в Охотском море на рыбадный тип и плотоядный тип, то возникает вопрос, а есть ли рыбадная косатка в Охотском море? В обосновании включения плотоядной косатки в Красную книгу Российской Федерации написано, что рыбадные косатки встречаются повсеместно, тогда, как по Охотскому морю ничего о рыбадном экотипе не написано. Все работы по рыбадному экотипу относятся к прибрежным водам Камчатки. Заявляемая некоторыми авторами [Филатова и др., 2014] разница между этими типами основана на сравнении генетических проб, собранных у восточного побережья Камчатки и Командорских островов, и выборкой проб от косаток из различных районов Охотского моря. Все пробы из Охотского моря авторы относят к плотоядным косаткам. С нашей точки зрения по результатам этой работы скорее следует рассматривать охотомор-

скую группировку косаток как отдельную единицу (популяцию), которая отличается от восточно-камчатской. Косвенным доказательством этой гипотезы служат данные по спутниковому слежению [Болтнев и др., 2017; 2020]. Ни одна из 16 косаток из Охотского моря (2015 г.— 3 особи, 2018 г.— 3 особи, 2019–10 особей) не направилась в сторону восточного побережья Камчатки.

Считаем, не стоит рассматривать деление популяций косаток на «плотоядный» и «рыбадный» экотипы. По нашему мнению, следует рассматривать проявление разных видов поведения (резидентный тип, транзитный тип) у особей косаток в зависимости от климатических условий и наличия объектов питания. В местах охоты у особей косаток преобладает резидентный тип, который изменяется на транзитный тип поведения при смене района нагула или сезонной миграции. Для косаток Охотского моря по результатам спутникового слежения [Болтнев и др., 2017; 2020] очевидно чередование резидентного типа поведения (длительное время нахождения в одном районе) с транзитным (миграция на большие расстояния). Похожая смена типов поведения установлена для косаток в восточной части Канадской Арктики. Помеченные особи длительное время до момента появления льдов оставались в бухтах Адмиралтейства и Принс-Риджент, в местах скопления морских млекопитающих, а затем мигрировали в открытую часть северной Атлантики, пройдя более 5400 км [Matthews et al., 2011].

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Василию Васильевичу Романову за рекомендации и замечания, которые сыграли важную роль в подготовке статьи, а также сотрудникам ООО «Афалина», ООО «Белый кит», ООО «Океанариум ДВ», ООО «Сочинский дельфинарий», оказавшим помощь в проведении эксперимента.

ЛИТЕРАТУРА

- Бетешева Е.И. 1961. Питание промысловых китов Прикурльского района // Китообразные дальневосточных морей. Труды ИМЖ им. А.М. Северцова. Т. 34. С. 7–32.
- Болтнев А.И. 2017. Плотоядные или рыбадные: критические заметки к проблеме исследований популяционной структуры косаток // Труды ВНИРО. Т. 168. С. 49–61.
- Болтнев А.И., Болтнев Е.А., Сидоров Л.К., Жариков К.А. 2020. Береговые наблюдения и спутниковое проследование миграций косаток и белух в Охотском море в летне-осенний период 2018 года // Труды ВНИРО. Т. 182. С. 48–63.

- Болтнев А.И., Жариков К.А., Сомов А.Г., Сальман А.Л. 2017. Спутниковое слежение за косатками в Охотском море в летне-осенний период 2015 г. // Труды ВНИРО. Т. 168. С. 62–74.
- Вафина Л.Х., Бакштанский Э.Л., Копыленко Л.Р., Рубцова Т.Е. 2013. Информационные сведения о пищевой ценности продуктов из гидробионтов // Качество, безопасность и методы анализа продуктов из гидробионтов. Вып. 4. М.: Из-во ВНИРО. 100 с.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е., Надточий В.А., Савин А.Б. 2008. Трофические связи пелагических и донных животных западной части Берингова моря по данным содержания желудков и анализа стабильных изотопов углерода и азота // Известия ТИНРО. Т. 154. С. 144–164.
- Джигия Е.Л., Цидулко Г.А., Цидулко А.Г., Назаров Л.С., Коростелев М.Ю. 2021. Наблюдения охот косаток (*Orcinus orca*) на гренландских китов (*Balaena mysticetus*) Охотоморской популяции в 2018–2020 гг. // Сб. тез. XI Межд. конф. «Морские млекопитающие Голарктики», онлайн, 01–05 марта 2021 г. С. 38.
- Иванова Е.И. 1961. О тихоокеанской косатке (*Orcinus orca* L.) // Труды ИМЖ им. А.М. Северцова АН СССР. Т. 34. С. 205–215.
- Корнев С.И., Белонович О.А., Никулин С.В. 2014. Косатки (*Orcinus orca*) и промысел чёрного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 34. С. 35–50.
- Мельников В.В. 2014. Китообразные (Cetacea) тихоокеанского сектора Арктики: история промысла, современное распределение, миграции, численность. Владивосток: Дальнаука. 396 с.
- Нагайлик М.М., Ивкович Т.В., Филатова О.А., Бурдин А.М. 2011. Изменение охотничьей стратегии косаток Авачинского залива (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский, 14–15 декабря 2011 г. С. 185–189.
- Парамонов С.Г., Смирнов А.П., Грязькин А.В. 2009. Экология организмов. СПб. 86 с.
- Перельдик, Н.Ш., Милованов, Л.В., Ерин, А.Т. 1987. Кормление пушных зверей. М.: Агропромиздат. 351 с.
- Подкорытова А.В., Игнатова Т.А., Родина Т.В. 2017. Пищевая и биологическая ценность мышечных тканей морских млекопитающих и их использование // Труды ВНИРО. Т. 168. С. 156–187.
- Слапогузова З.В., Болтнев А.И., Абдурахманов А.Г., Вафина Л.Х. 2016. Морские млекопитающие как сырьё для производства пищевой продукции // Труды ВНИРО. Т. 159. С. 87–94.
- Тарасян К.К. 2005. Экология косатки Лиачинского залива. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 146 с.
- Томилин А.Г. 1957. Звери СССР и прилежащих стран, т. 9. Китообразные 756 с.
- Томилин А.Г. 1974. В мире китов и дельфинов. М.: Знание. 208 с.
- Филатова О.А. 2018. Киты и дельфины М.: Фитон XXI, 168 с.
- Филатова О.А., Борисова Е.А., Шпак О.В., Мещерский И.Г., Тиунов А.В., Гончаров А.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М. 2014. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоологический журнал. Т. 93. № 11. С. 1345–1353.
- Фомин С.В. 2021. Первое подтверждение хищничества косатки (*Orcinus orca*) в отношении калана (*Enhydra lutris*) в акватории Командорских островов // Сб. тез. XI Межд. конф. «Морские млекопитающие Голарктики», онлайн, 01–05 Марта 2021 г. С. 100.
- Шпак О.В., Шулежко Т.С. 2013. Наблюдения и фотоидентификация необычной группы плотоядных косаток (*Orcinus orca*) в западной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 28. С. 129–139.
- Шпак О.В., Филатова О.А., Волкова Е.В., Парамонов А.Ю. 2016. Предварительная оценка численности популяции плотоядных косаток (*Orcinus orca*) в Охотском море // Сб. тез. IX Межд. конф. «Морские млекопитающие Голарктики». С. 105.
- Шевченко В.И. 1975. Характер взаимоотношений касаток и других китообразных // Морские млекопитающие. Мат. VI Всесоюз. совещ. Киев: Наукова думка, С. 173–175
- Шулежко Т.С. 2008. Экологические типы косаток Российской части Тихого океана: фотоидентификация и акустический анализ. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 198 с.
- Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И. 1972. Киты и дельфины. М.: Наука. 472 с.
- Baird R.W., McSweeney D.J., Bane C., Barlow J., Salden D.R., Antoine L.K., LeDuc R.G., Webster D.L. 2006. Killer whales in Hawaiian waters: information on population identity and feeding habits // Pacific Science. 60:523–530.
- Barrett-Lennard L.G., Heise K., Saulitis E., Ellis G., Matkin C. 1995. The impact of killer whale predation on Steller sea lion populations in British Columbia and Alaska // Report to the North Pacific Universities Marine Mammal Research Consortium, Vancouver, British Columbia, Canada (unpublished). Accessible via: https://mmru.ubc.ca/wp-content/pdfs/Barrett_etal1995-killer.pdf. 01.04.2021.
- Matthews C.J.D., Luque S.L., Petersen S.D., Andrews R.D., Ferguson S.H. 2011. Satellite tracking of a killer whale (*Orcinus orca*) in the eastern Canadian Arctic documents ice avoidance and rapid, long-distance movement into the North Atlantic // Polar Biol. 34, 1091–1096.
- Estes J.A., Tinker M.T., Williams T.M., Doak D.F. 1998. Killer Whale Predation on Sea Otters Linking Oceanic and Nearshore Ecosystems // Science. Vol. 282, № 5388 (Oct. 16, 1998), pp. 473–476.
- Filatova O.A., Shpak O.V., Ivkovich T.V., Volkova E.V., Fedutin I.D., Ovsyanikova E.N., Burdin A.M., Hoyt E. 2019. Large scale habitat segregation of fish-eating and mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western North Pacific // Polar Biology. 42:931–941 <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02484-6>

- Ford J.K.B., Ford D. 1981. The killer whales of B.C. // *Waters* 5: 1–32.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Balcomb K.C. 2000. Killer whales: the natural history and genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington. UBC Press, Vancouver. 104 p.
- Ford J.K.B., Ellis G.M. 2014. You Are What You Eat: Foraging Specializations and Their Influence on the Social Organization and Behavior of Killer Whales // *Primates and Cetaceans*. pp. 75–98
- Joblon M., Pokras M.A., Morse B., Harry C.T., Rose K.S., Sharp S.M., Niemeyer M.E., Patchett K.M., Sharp W.B., Moore M.J. 2014. Body Condition Scoring System for Delphinids Based on Short-beaked Common Dolphins (*Delphinus delphis*) // *J. of Marine Animals and Their Ecology*. Vol. 7. No 2. pp. 5–13.
- Kastelein R.A., Vaughan N. 1989. Food consumption, body measurements and weight changes of a female killer whale (*Orcinus orca*) // *Aquatic Mammals*, 15(1), 18–21.
- Kastelein R.A., Walton S., Odell D., Nieuwstraten S.H., Wiepkema P.R. 2000. Food consumption of a captive female killer whale (*Orcinus orca*) // *Aquatic Mammals* 2000, 26.2, 127–131
- Kastelein R.A., Kershaw J., Berghout E., Wiepkema P.R. 2003. Food consumption and suckling in killer whales (*Orcinus orca*) at Marineland Antibes // *International Zoo Yearbook*. 38, 204–218. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-1090.2003.tb02081.x>
- Kochman S. 1992. Orcas feast on fresh moose // *Alaska Magazine*. October: p. 14.
- Krahn M.M., Herman D.P., Matkin C.O., Durban J.W., Barrett-Lennard L.G., Burrows D.G., Dahlheim M.E., Black N., Leduc R.G., Wade P.R. 2007 a. Use of chemical tracers in assessing the diet and foraging regions of eastern North Pacific killer whales // *Mar. Environ. Res.* 63: 91–114
- Krahn M.M., Hanson M.B., Baird R.W., Boyer R.H., Burrows D.G., Emmons C.K., Ford J.K.B., Jones L.L., Noren D.P., Ross P.S., Schorr G.S., Collier T.K. 2007 b. Persistent organic pollutants and stable isotopes in biopsy samples (2004/2006) from Southern Resident killer whales // *Mar. Poll. Bull.* V. 54, Is. 12. P. 1903–1911.
- Kurle C.M., Worthy G.A.J. 2002. Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: implications for dietary and migratory reconstructions // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 236 P. 289–300
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton. 203 p.
- Matkin C.O., Saulitis E.L. 1994. Killer whale, *Orcinus orca*, biology and management in Alaska. // U.S. Marine Mammal Commission: Washington, D.C. 46 pp.
- Morton A.B. 1990 A quantitative comparison of the behavior of resident and transient forms of the killer whale off the central British Columbia coast // *Rep. Int. Whal. Commn. (Sp. Iss. 12)*: 245–248.
- Nishiwaki M., Handa C. 1958. Killer whales caught in the coastal waters off Japan for recent ten years // *Whales Research Institute, Scientific Rep.* 13: 85–96.
- Nollens H.H., Venn-Watson S., Gill C., McBain J.F. 2018. Cetacean medicine // *CRC Handbook of Marine Mammal Medicine Press* (3rd edition), Boca Raton, FL. Pp. 887–904
- Noren D.P. 2011. Estimated field metabolic rates and prey requirements of resident killer whales // *Marine mammal science*. V.27. (1). 60–77 p.
- Odlum G.C. 1948. An instance of killer whales feeding on ducks // *Can. Field-Nat.* 62: 42.
- Scheffer V.B., Slipp J.W. 1948. The whales and dolphins of Washington State with a key to the cetaceans of the west coast of North America // *Am Midl. Nat.* 39: 257–337.
- Sergeant D.E. 1969. Feeding rates of Cetacea // *Fisk. Dir. Skr. Havunders.* V. 15. P. 246–258.
- Stacey P.J., Baird R.W. 1989. Interactions between seabirds and marine mammals // *Victoria Field Naturalist* 45: 9–10.
- Stacey P.J., Baird R.W., Hubbard-Morton A.B. 1990. Transient killer whale (*Orcinus orca*) harassment, predation, and «surplus killing» in British Columbia // *Pacific Seabird Group Bull.* 17: 38.
- Vos D.J., Quakenbush L. T., Mahoney B.A., 2006. Documentation of sea otters and birds as prey for killer whales // *Marine Mammal Science* 22(1): P. 201–205.

Поступила в редакцию 24.06.2021 г.

Принята после рецензии 22.09.2021 г.

On the issue of food consumption by Okhotsk Sea killer whales

L.K. Sidorov,
I.F. Belokobylskiy

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

The results are presented on the daily and annual food consumption by killer whales with year-round keeping in net enclosures in Srednyaya Bay. The diet consisted of two species of fish: pink salmon and herring. For females, the daily fish consumption varied from 9 to 50.9 kg with an average of 32.6 kg, for males from 6 to 45.1 kg with an average of 34.1 kg. The annual minimum amount of fish for keeping one young individual in captivity ranges from 11.5 to 12.1 tons of pink salmon, which corresponds to energy requirements of 15.9 Gcal/year for females and 16.7 Gcal/year for males. An increase in the required amount of food for an animal with a decrease in water temperature was established. Based on the results of the factual material on nutrition, the annual consumption of a group of ten killer whales of different ages found in natural conditions was calculated. This value in terms of pink salmon is estimated at 200 tons of feed per year. The theoretical calculation of the annual consumption of various species of aquatic organisms by killer whales is presented. Based on the results of research and analysis of modern literature sources in comparison with historical data on the feeding of killer whales, it was proposed not to divide this species in the Sea of Okhotsk into "mammal-eating" and "fish-eating" ecotypes. In our opinion, the manifestation of different types of behavior (resident type, transit type) in killer whales should be considered, depending on climatic conditions and the availability of food objects. In hunting grounds, the resident type predominates in killer whales, which changes to a transit type of behavior when changing the feeding area or seasonal migration.

Keywords: ecotypes, population, transit mammal-eating and resident fish-eating killer whales *Orcinus orca*, gross calorie content, daily and annual food consumption.

REFERENCES

- Betesheva E.I. 1961. Pitanie promyslovykh kitov Prikuril'skogo rajona [Food for game whales near the Kuril region] // Kitoobraznye dal'nevostochnykh morej: Trudy IMZH im. A.M. Severtsova. T. 34. S. 7–32.
- Boltnev A.I. 2017. Plotoyadnye ili ryboyadnye: kriticheskie zametki k probleme issledovaniy populyatsionnoy struktury kosatok [Mammals-eating or fish-eating: critical notes to the problem of studies of the population structure of killer whales] // Trudy VNIRO. T. 168. S. 49–61.
- Boltnev A.I., Boltnev E.A., Sidorov L.K., Zharikov K.A. 2020. Beregovye nablyudeniya i sputnikovoe proslezhivanie migratsiy kosatok i belukh v Okhotskom more v letne-osennij period 2018 goda [Coastal observations and satellite tracking of migrations of killer whales and belugas in the Sea of Okhotsk in summer-autumn period of 2018] // Trudy VNIRO. T. 182. S. 48–63.
- Boltnev A.I., Zharikov K.A., Somov A.G., Sal'man A.L. 2017. Sputnikovoe slezhenie za kosatkami v Okhotskom more v letne-osennij period 2015 g. [Satellite tracking of killer whales in the Okhotsk Sea in summer-autumn 2015] // Trudy VNIRO. T. 168. S. 62–74.
- Vafina L. Kh., Bakstanskij Eh.L., Kopylenko L.R., Rubtsova T.E. 2013. Informatsionnye svedeniya o pishchevoj tsennosti produktov iz gidrobiontov. Kachestvo, bezopasnost' i metody analiza produktov iz gidrobiontov [Information on the nutritional value of aquatic products. Quality, safety and methods of analysis of aquatic products]. Vyp. 4. M.: Iz-vo VNIRO. 100 s.
- Gorbatenko K.M., Kiyashko S.I., Lazhentsev A.E., Nadtochij V.A., Savin A.B. 2008. Troficheskie svyazi pelagicheskikh i donnykh zhivotnykh zapadnoj chasti Beringova morya po dannym soderzhaniya zheludkov i analiza stabil'nykh izotopov ugleroda i azota [Trophic benthic-pelagic relations in the western Bering Sea revealed by analysis of stomach contents and stable isotopes of carbon and nitrogen] // Izvestiya TINRO. T. 154. S. 144–164.
- Dzhikiya E.L., Tsidulko G.A., Tsidulko A.G., Nazarov L.S., Korostelev M. Yu. 2021. Nablyudeniya okhot kosatok (*Orcinus orca*) na grenlandskikh kitov (*Balaena mysticetus*) Okhotomorskoj populyatsii v 2018–2020gg. [Observations of orca (*Orcinus orca*) hunts on Okhotsk Sea bowhead whales (*Balaena mysticetus*) 2018–2020.] // Sb. tez. XI Mezhd. konf. «Morskije mlekopitayushchie Golarktiki», onlajn, 01–05 Marta 2021 g. S. 38
- Ivanova E.I. 1961. O tikhookeanskoj kosatke (*Orcinus orca* L.) [About the Pacific killer whale (*Orcinus orca* L.)] // Trudy IMZH im. A.M. Severtsova AN SSSR. T. 34. S. 205–215.
- Kornev S.I., Belonovich O.A., Nikulin S.V. 2014. Kosatki (*Orcinus orca*) i promysel chernogo paltusa (*Reinhardtius*

- hippoglossoides*) v Okhotskom more [Killer whales (*Orcinus orca*) and greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) fishery in the sea of Okhotsk] // Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tikhogo okeana. № 34. S. 35–50.
- Mel'nikov V.V. 2014. Kitoobraznye (Cetacea) tikho-okeanskogo sektora Arktiki: istoriya promysla, sovremennoe raspredelenie, migratsii, chislennost' [Whales (Cetacea) of the Pacific sector of the Arctic: history of whaling, modern distribution, migration, abundance]. Vladivostok: Dal'nauka. 396 s.
- Nagajlik M.M., Ivkovich T.V., Filatova O.A., Burdin A.M. 2011. Izmenenie okhotnich'ej strategii kosatok Avachinskogo zaliva (Vostochnaya Kamchatka) [Changes in killer whale hunting strategy in the Avacha gulf (Eastern Kamchatka)] // Sokhranenie bioraznobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morej. Petropavlovsk-Kamchatskij, 14–15 dekabrya 2011 g. S. 185–189.
- Paramonov S.G., Smirnov A.P., Gryaz'kin A.V. 2009. Ehkologiya organizmov [Ecology of organisms]. SPb. 86 s.
- Perel'dik, N. Sh., Milovanov, L.V., Erin, A.T. 1987. Kormlenie pushnykh zverej. [Feeding fur animals]: M.: Agropromizdat 351 s.
- Podkorytova A.V., Ignatova T.A., Rodina T.V. 2017. Pishchevaya i biologicheskaya tsennost' myshechnykh tkanej morskikh mlekopitayushchikh i ikh ispol'zovanie [The nutrition and biological value of marine mammals muscular tissue and their use] // Trudy VNIRO. T. 168. S. 156–187.
- Slapoguzova Z.V., Boltnev A.I., Abdurakhmanov A.G., Vafina L. Kh. 2016. Morskie mlekopitayushchie kak syr'e dlya proizvodstva pishchevoj produkcii [Marine mammals as raw materials for food production] // Trudy VNIRO. T. 159. S. 87–94.
- Tarasyan K.K. 2005. Ehkologiya kosatki Liachiiskogo zaliva [Ecology of the Liachi Bay killer whale]. Dis. ... kand. biol. nauk. M.: MGU im. M.V. Lomonosova. 146 s.
- Tomilin A.G. 1957. Zveri SSSR i prilzhashchikh stran, t. 9. Kitoobraznye. [Animals of the USSR and adjacent countries, vol. 9. Cetaceans]. 756 s.
- Tomilin A.G. 1974. V mire kitov i del'finov [In the world of whales]. M.: Znanie 208 s.
- Filatova O.A. 2018. Kity i del'finy [Whales and dolphins] M.: Fiton XXI. 168 s.
- Filatova O.A., Borisova E.A., Shpak O.V., Meshcherskij I.G., Tiunov A.V., Goncharov A.A., Fedutin I.D., Burdin A.M. 2014. Reproaktivno izolirovannye ehkotipy kosatok *Orcinus orca* v moryakh Dal'nego Vostoka Rossii [Reproductively isolated ecotypes of killer whales *Orcinus orca* in seas of the Russian far east] // Zoologicheskij zhurnal. T. 93. № 11. S. 1345–1353.
- Fomin S.V. 2021. Pervoe podtverzhenie khishchnichestva kosatki (*Orcinus orca*) v otnoshenii kalana (*Enhydra lutris*) v akvatorii Komandorskikh ostrovov [The first confirmation of killer whale (*Orcinus orca*) predation on sea otter (*Enhydra lutris*) in the Commander Islands, Russia] // Sb. tez. XI Mezhd. konf. «Morskie mlekopitayushchie Golarkтики», onlajn, 01–05 Marta 2021 g. S. 100
- Shpak O.V., Shulezhko T.S. 2013. Nablyudeniya i foto-identifikatsiya neobychnoj gruppy plotoyadnykh kosatok (*Orcinus orca*) v zapadnoj chasti Okhotskogo morya [Observations and photoidentification of an unusual group of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western sea of Okhotsk] // Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tikhogo okeana. № 28. S. 129–139.
- Shpak O.V., Filatova O.A., Volkova E.V., Paramonov A. Yu. 2016. Predvaritel'naya otsenka chislennosti populyatsii plotoyadnykh kosatok (*Orcinus orca*) v Okhotskom more [Preliminary population size estimation of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the Okhotsk Sea] // Sb. tez. IX mezhd. konf. «Morskie mlekopitayushchie Golarkтики». S. 105.
- Shevchenko V.I. 1975. Kharakter vzaimootnoshenij kasatok i drugih kitoobraznykh [The nature of the relationship between killer whales and other cetaceans] // Morskie mlekopitayushchie. Mat. VI Vsesoyuz. soveshch. Kiev: Naukova dumka. S. 173–175
- Shulezhko T.S. 2008. Ehkologicheskie tipy kosatok Rossijskoj chasti Tikhogo okeana: fotoidentifikatsiya i akusticheskij analiz [Ecological types of the Russian part of the Pacific Ocean: photo-identification and acoustic analysis] // Dis. ... kand. biol. nauk. M.: MGU im. M.V. Lomonosova. 198 s.
- Yablokov A.V., Bel'kovich V.M., Borisov V.I. 1972 Kity i del'finy [Whales and dolphins]. M.: Nauka, 472 s.
- Baird R.W., McSweeney D.J., Bane C., Barlow J., Salden D.R., Antoine L.K., LeDuc R.G., Webster D.L. 2006. Killer whales in Hawaiian waters: information on population identity and feeding habits // Pacific Science. 60:523–530.
- Barrett-Lennard L.G., Heise K., Saulitis E., Ellis G., Matkin C. 1995. The impact of killer whale predation on Steller sea lion populations in British Columbia and Alaska // Report to the North Pacific Universities Marine Mammal Research Consortium, Vancouver, British Columbia, Canada (unpublished). Accessible via: https://mmru.ubc.ca/wp-content/pdfs/Barrett_etal1995-killer.pdf. 01.04.2021.
- Matthews C.J.D., Luque S.L., Petersen S.D., Andrews R.D., Ferguson S.H. 2011. Satellite tracking of a killer whale (*Orcinus orca*) in the eastern Canadian Arctic documents ice avoidance and rapid, long-distance movement into the North Atlantic // Polar Biol. 34, 1091–1096.
- Estes J.A., Tinker M.T., Williams T.M., Doak D.F. 1998. Killer Whale Predation on Sea Otters Linking Oceanic and Nearshore Ecosystems // Science. Vol. 282, № 5388 (Oct. 16, 1998), pp. 473–476.
- Filatova O.A., Shpak O.V., Ivkovich T.V., Volkova E.V., Fedutin I.D., Ovsyanikova E.N., Burdin A.M., Hoyt E. 2019. Large scale habitat segregation of fish-eating and mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western North Pacific // Polar Biology. 42:931–941 <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02484-6>
- Ford J.K.B., Ford D. 1981. The killer whales of B.C. // Waters 5: 1–32.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Balcomb K.C. 2000. Killer whales: the natural history and genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington. UBC Press, Vancouver. 104 p.

- Ford J.K.B., Ellis G.M. 2014. You Are What You Eat: Foraging Specializations and Their Influence on the Social Organization and Behavior of Killer Whales // *Primates and Cetaceans*. pp. 75–98
- Joblon M., Pokras M.A., Morse B., Harry C.T., Rose K.S., Sharp S.M., Niemeyer M.E., Patchett K.M., Sharp W.B., Moore M.J. 2014. Body Condition Scoring System for Delphinids Based on Short-beaked Common Dolphins (*Delphinus delphis*) // *J. of Marine Animals and Their Ecology*. Vol. 7. No 2. pp. 5–13.
- Kastelein R.A., Vaughan N. 1989. Food consumption, body measurements and weight changes of a female killer whale (*Orcinus orca*) // *Aquatic Mammals*, 15(1), 18–21.
- Kastelein R.A., Walton S., Odell D., Nieuwstraten S.H., Wiepkema P.R. 2000. Food consumption of a captive female killer whale (*Orcinus orca*) // *Aquatic Mammals* 2000, 26.2, 127–131
- Kastelein R.A., Kershaw J., Berghout E., Wiepkema P.R. 2003. Food consumption and suckling in killer whales (*Orcinus orca*) at Marineland Antibes // *International Zoo Yearbook*. 38, 204–218. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-1090.2003.tb02081.x>
- Kochman S. 1992 Orcas feast on fresh moose // *Alaska Magazine*. October: p. 14.
- Krahn M.M., Herman D.P., Matkin C.O., Durban J.W., Barrett-Lennard L.G., Burrows D.G., Dahlheim M.E., Black N., Leduc R.G., Wade P.R. 2007 a. Use of chemical tracers in assessing the diet and foraging regions of eastern North Pacific killer whales // *Mar. Environ. Res.* 63: 91–114
- Krahn M.M., Hanson M.B., Baird R.W., Boyer R.H., Burrows D.G., Emmons C.K., Ford J.K.B., Jones L.L., Noren D.P., Ross P.S., Schorr G.S., Collier T.K. 2007 b. Persistent organic pollutants and stable isotopes in biopsy samples (2004/2006) from Southern Resident killer whales // *Mar. Poll. Bull.* V. 54, Is. 12. P. 1903–1911.
- Kurle C.M., Worthy G.A.J. 2002. Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: implications for dietary and migratory reconstructions // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 236 P. 289–300.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton. 203 p.
- Matkin C.O., Saulitis E.L. 1994. Killer whale, *Orcinus orca*, biology and management in Alaska. // U.S. Marine Mammal Commission: Washington, D.C. 46 pp.
- Morton A.B. 1990 A quantitative comparison of the behavior of resident and transient forms of the killer whale off the central British Columbia coast // *Rep. Int. Whal. Commn. (Sp. Iss. 12)*: 245–248.
- Nishiwaki M., Handa C. 1958. Killer whales caught in the coastal waters off Japan for recent ten years // *Whales Research Institute, Scientific Rep.* 13: 85–96.
- Nollens H.H., Venn-Watson S., Gill C., Mcbain J.F. 2018. Cetacean medicine // *CRC Handbook of Marine Mammal Medicine Press* (3rd edition), Boca Raton, FL. Pp. 887–904.
- Noren D.P. 2011. Estimated field metabolic rates and prey requirements of resident killer whales // *Marine mammal science*. V.27. (1). 60–77 p.
- Odlum G.C. 1948. An instance of killer whales feeding on ducks // *Can. Field-Nat.* 62: 42.
- Scheffer V.B., Slipp J.W. 1948. The whales and dolphins of Washington State with a key to the cetaceans of the west coast of North America // *Am Midl. Nat.* 39: 257–337.
- Sergeant D.E. 1969. Feeding rates of Cetacea // *Fisk. Dir. Skr. Havunders.* V. 15. P. 246–258.
- Stacey P.J., Baird R.W. 1989. Interactions between seabirds and marine mammals // *Victoria Field Naturalist* 45: 9–10.
- Stacey P.J., Baird R.W., Hubbard-Morton A.B. 1990. Transient killer whale (*Orcinus orca*) harassment, predation, and «surplus killing» in British Columbia // *Pacific Seabird Group Bull.* 17: 38.
- Vos D.J., Quakenbush L.T., Mahoney B.A., 2006. Documentation of sea otters and birds as prey for killer whales // *Marine Mammal Science* 22(1): P. 201–205.

TABLE CAPTIONS

Table 1. Actual fish consumption and estimated gross food calories by month

Table 2. Changes in size and weight indicators in killer whales before and after keeping in net enclosures.

Table 3. Minimum daily and annual energy requirements of killer whales and theoretical calculation of the required minimum annual consumption of various species of hydrobionts

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. View of enclosures with a greenhouse covering (a – outside, b – inside)

Fig. 2. Changes in urea (a), glucose (b), triglycerides (c), and cholesterol (d) in the blood of killer whales during keeping in net enclosures. (X – number of days of captivity; Y – rate, mmol/l)

Fig. 3. Dependence of food intake (k) on changes in the average monthly water temperature (t) (X – month; Y – κ , %; Z – t, °C)

Fig. 4. Dependence of daily energy consumption per kilogram of mass for animals of different sizes (squares – males, triangles – females; X – weight of an killer whale, kg; Y – rate, kcal / kg)

Fig. 5. Kinds of stomach contents of killer whale [by Nishiwaki, Handa, 1958]