

УДК 591.582.2:599.537

СОЧЕТАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ И КУЛЬТУРНО НАСЛЕДУЕМЫХ ПРИЗНАКОВ В ДИАЛЕКТАХ КОСАТОК

А.Ю. Данишевская¹, О.А. Филатова²

Вокальные диалекты косаток передаются из поколения в поколение путем обучения и постепенно меняются со временем. Принимая во внимание тот факт, что видимые различия в структуре стереотипных криков выделяются уже спустя несколько десятков лет, можно предполагать, что через несколько сотен или тысяч лет в популяциях будут иметь место совершенно другие репертуары. Путем сравнения звуков разных популяций методом динамического временного шкалирования установлено, насколько уникальные черты в репертуарах связаны с географическим и генетическим расстоянием. Репертуары более географически удаленных популяций оказались более схожими, чем репертуары географически близких, но разных экотипов. Сходные репертуары из географически удаленных популяций имеют характерные отличия по форме контуров. Уровень дивергенции репертуаров среди субпопуляций, относящихся к одной популяции, существенно варьировал для разных популяций. Сходство репертуаров может отражать их генетическую предрасположенность к продуцированию звуков в определенном диапазоне или быть результатом конвергенции. Однако, если скорость изменения разных типов криков существенно отличается, то нельзя исключать того, что в репертуарах остались некоторые маркеры, указывающие на общность их происхождения.

Ключевые слова: косатки, *Orcinus orca*, вокальные диалекты, культурные традиции, ген-культурная коэволюция.

Расхождения представителей одного вида по разным экологическим нишам возникают из-за различий в использовании ресурсов (объектов охоты), а также геоморфологических особенностей и размеров площади мест обитания (Gowans et al., 2001). У китообразных, вероятно, эти факторы служат основой для формирования социальных отношений разного характера и уровня. Так, специализация на разной добыче послужила основой для разделения косаток на плотоядных (Т-типа) и рыбадных (R-типа) (Reisch et al., 2012). Предпочтения в выборе определенного пищевого ресурса передаются посредством обучения и отражаются в фенетических признаках популяции: морфологических различиях между экотипами, а так же в социальной структуре и особенностях акустического поведения (Bigg et al., 1990; Deecke et al., 2005).

Многолетние исследования акустического поведения косаток показали, что каждая группа имеет специфический репертуар дискретных импульсных типов звуков, называемый вокальным диалектом. Вокальные диалекты описаны для не-

скольких популяций рыбадных косаток Северной Пацифики (Ford, 1991; Filatova et al., 2007). Наличие диалектов предполагается также для косаток Исландии (Moore et al., 1988) и Норвегии (Strager, 1995). Вокальные репертуары передаются из поколения в поколение посредством обучения и, вероятно, используются животными для различения своей и чужой популяции.

Общепринятой до недавнего времени считалась гипотеза Д.К.Б. Форда (Ford, 1991) о том, что репертуары стереотипных звуков могут служить маркерами родства между семьями. Если мать и отец относятся к разным племенам и кланам, детеныши выучивают репертуар материнского племени (Barrett-Lennard, 2000). Постепенное изменение диалектов происходит за счет накопления случайных ошибок при копировании звуков. Когда имеет место случайное накопление ошибок, все типы звуков во времени должны меняться с одинаковой скоростью, а степень различия всех типов звуков, входящих в диалекты, должна была быть одинаковой, однако этого не происходит (Филатова и др., 2010; Deecke et al., 2000).

¹ Данишевская Анастасия Юрьевна – аспирант биологического факультета Московского государственного университета (dnshevskaya@gmail.com); ² Филатова Ольга Александровна – ст. науч. сотр. биологического факультета Московского государственного университета, докт. биол. наук (alazorro@gmail.com).

Каким образом происходит формирование диалектов? Под влиянием каких факторов структура некоторых криков со временем изменяется, а у некоторых остается стабильной? Культурная эволюция, приводящая к разнообразию традиций, может происходить в результате нейтральных процессов, аналогичных генетическому дрейфу и мутациям. Одной из причин различий в скорости изменения структуры звуков может быть потребность в сохранении отдельных типов звуков как маркеров принадлежности к определенной группе животных. Механизмом поддержания такой структуры вокальных репертуаров косаток, в которой одни звуки более консервативны, а другие более вариабельны, может быть специфическая социальная структура и система спаривания у рыбадных косаток. Л.Г. Барретт-Леннард (Barrett-Lennard, 2000) с помощью молекулярных данных показал, что спаривания наиболее обычны для особей разных кланов и гораздо реже происходят между животными из одного акустического клана. Вероятно, вокальные диалекты могут выполнять функцию предотвращения инбридинга, позволяя самке по репертуару дискретных криков выбирать наименее родственного самца (Barrett-Lennard, 2000).

Важным фактором эволюции диалектов может быть наличие или отсутствие отбора на категории и на конкретные параметры криков. Различные категории звуков выполняют разные функции. Бифонические звуки играют важную роль в поддержании контактов между особями на дальних дистанциях в присутствии нескольких племен, что было показано для рыбадных косаток Северной Пацифики (Filatova et al., 2009). В популяциях косаток Северной Атлантики звуки той же категории задействованы на коротких дистанциях в координации членов группы при охоте на сельдь (Simon et al., 2006). Звуки разных категорий или даже отдельные компоненты звуков выполняют разные функции и подвержены разнонаправленному отбору.

Монофонические звуки, использующиеся при контактах особей на близких расстояниях, подвержены отбору в меньшей степени и более вариативны. Для рыбадных косаток камчатской, аляскинской и двух канадских популяций (северной и южной) было показано, что монофонические звуки были более разнообразны в больших популяциях (Филатова, 2014). На две категории монофонических звуков у камчатских косаток может действовать отбор, ограничивающий изменение их частот в рамках этих категорий. В репертуарах камчатских рыбадных косаток эти две категории

имеют разные функциональные значения (Филатова и др., 2013).

Структурные вариации одного и того же типа звука более выражены в его низкочастотных компонентах, а структура высокочастотной составляющей более консервативна. Преобладающая частота криков достаточно медленно меняется со временем и считается очень консервативным признаком (Filatova et al., 2015). Частотные характеристики структурных категорий криков остаются неизменными в пределах популяции и даже между популяциями одного экотипа. Было показано, что минимальная частота основной компоненты в звуках плотоядных косаток из западного канадского сообщества значительно ниже, чем у рыбадных косаток южного сообщества (Foote, Nystuen, 2008).

Высоко- и низкочастотные составляющие звуков рыбадных косаток Северной Пацифики и Атлантики схожи между собой, но гораздо выше, чем у плотоядных косаток Северной Пацифики. Разница в преобладающей консервативной частоте для плотоядных косаток Северной Пацифики и косаток из других популяций может отражать их генетическую предрасположенность к определенным параметрам звуков, модифицируемую их экологической специализацией.

У косаток, очевидно, существуют и некоторые генетически запрограммированные рамки, в которых звуки могут варьировать, как было показано для птиц (Balaban, 1988). Такие рамки пока не описаны, межпопуляционных сравнений проводилось мало, однако указания на общие черты в репертуарах разных популяций уже имеются (Filatova et al., 2015).

Цель настоящей работы – анализ сходства и различия между популяциями на разных уровнях путем сравнения контуров частот моно- и бифонических звуков, а также оценка уникальности черт, связанных с географическим и генетическим расстояниями.

Материал и методика

Сбор материала. Материал для проведения анализа собран в 2000–2017 гг. в центральной части Авачинского залива п-ова Камчатка и в акватории Командорских островов в 2008–2015 гг. Звуки записывали с надувной моторной лодки с подвесным мотором. Для записи звуков использовали цифровой магнитофон «Sony DAT TCD D100», флеш-рекордер «Zoom H4», гидрофон «Offshore Acoustics» и мобильную стереосистему гидрофонов (Filatova et al., 2006). Запись проводили с частотой дискретизации 44,1 или 48,0 кГц. Записи звуков популяций Северо-Восточной Пацифики и

Северо-Восточной Атлантики взяты из существующих библиотек звуков. Число взятых для анализа звуков акустических репертуаров популяций косаток Северной Пацифики и Северной Атлантики представлено в таблице.

Сравнение звуков разных популяций методом динамического временного шкалирования.

Сходство криков на разных уровнях (внутри- и межпопуляционном) определяли с помощью метода динамического временного шкалирования. Алгоритм вычисления сходства криков методом динамического временного шкалирования позволяет несколько сжимать и растягивать временную ось так, чтобы максимизировать частотное перекрытие двух сигналов (Itakura, 1975: цит. по Филатова, 2014). С помощью этого алгоритма удастся вычислить оптимальное соответствие между последовательностями измерений основной частоты крика. Путем нелинейной деформации последовательностей во времени можно сравнивать два контура сходной формы, но разной длины. Для анализа мы использовали модифицированную версию алгоритма, разработанную Дике и Яником (Deecke and Janik, 2006, цит. по: Филатова, 2014). Процентное сходство контуров рассчитывали путем деления меньшей

частоты на большую в каждой точке с последующим умножением на 100:

$$S(i) = \min [M(i), N(i)] / \max[M(i), N(i)] \times 100,$$

где M – первый контур, а N – второй контур.

Проведено сравнение вычисленных этим методом уровней сходства криков отдельно для моно- и бифонических звуков. Анализ бифонических звуков мы также разделили – проведен анализ отдельно для низкочастотной составляющей и для обеих составляющих вместе. Во втором случае сходство вычисляли отдельно по низко- и высокочастотной составляющей, а затем усредняли.

Мы сравнивали сходство звуков для каждой пары исследованных популяций. Для этого каждый звук первой популяции сравнивали с каждым звуком второй популяции внутри категорий (т.е. монофонические с монофоническими, а бифонические с бифоническими), а затем из полученного набора значений рассчитывали медиану, которая и принималась за межпопуляционный уровень сходства. Для каждой популяции рассчитывали внутрипопуляционное значение сходства, сравнивая каждый звук с каждым звуком внутри популяции, т.е. отдельно сравнивали монофонические и бифонические звуки. Разделив значения

Число звуков из репертуара каждой популяции, использованных в анализе

Акватория	Экотип	Географическая область	Число звуков
Северная Канада (NR)	рыбоядные	Северо-Восточная Пацифика	130
Южная Канада (SR)	рыбоядные	Северо-Восточная Пацифика	64
Залив Аляска (AR)	рыбоядные	Северо-Восточная Пацифика	96
Аляска и восточные Алеутские острова (EAT)	плотоядные	Северо-Восточная Пацифика	36
западное побережье Канады (WCT)	плотоядные	Северо-Восточная Пацифика	38
Норвегия (Nw)	неизвестно	Северо-Восточная Атлантика	72
Исландия (Ic)	неизвестно	Северо-Восточная Атлантика	141
Авачинский залив (восточная Камчатка) (Av)	рыбоядные	Северо-Западная Пацифика	105
Командорские острова (Co)	рыбоядные	Северо-Западная Пацифика	156
Всего		838	

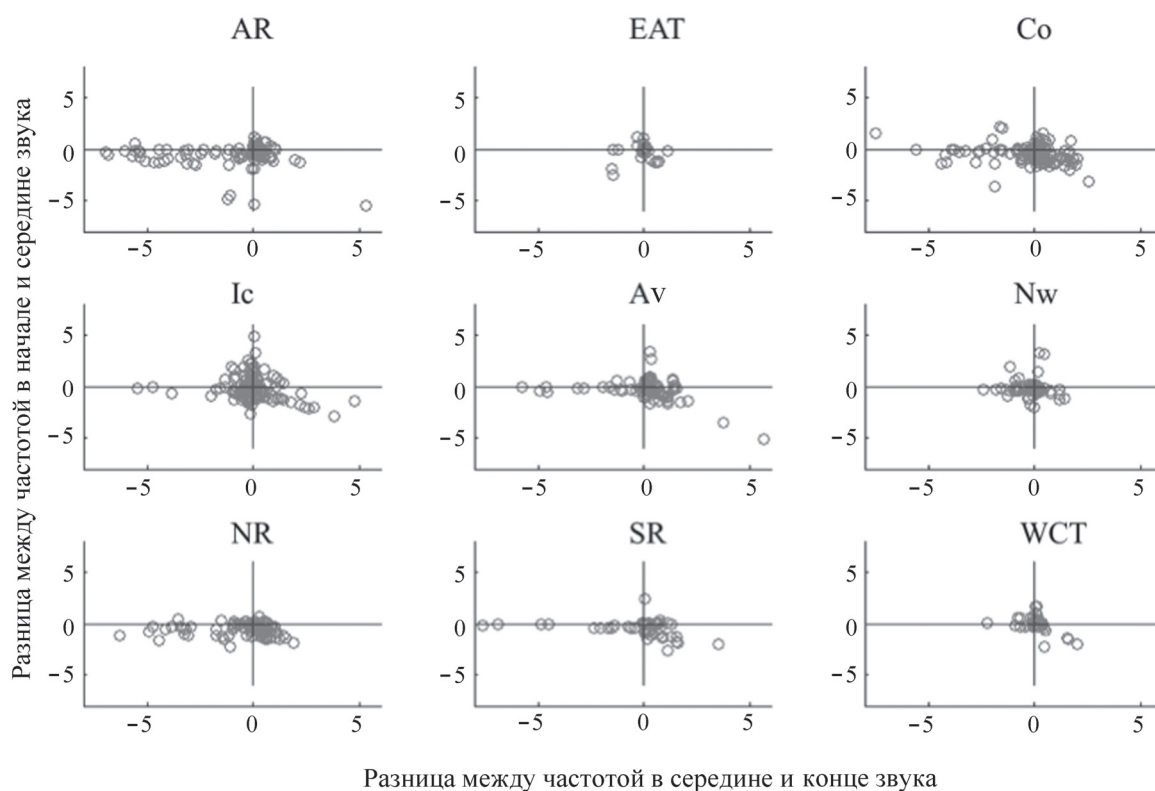


Рис. 1. Диаграмма рассеивания стереотипных криков популяций косаток Северной Пацифики и Северной Атлантики по относительным частотным параметрам (NR – рыбацкие акватории Северной Канады, SR – рыбацкие акватории Южной Канады, AR – рыбацкие акватории залива Аляска, Ic – исландские, Nw – норвежские, EAT – плотоядные акватории Алеутских островов, WCT – плотоядные акватории Западной Канады, Av – рыбацкие акватории Авачинского залива Камчатки, Co – рыбацкие акватории Командорских островов)

межпопуляционного сходства на среднее внутрипопуляционное для каждой пары популяций получали значение нормализованного сходства, не зависящее от разнообразия криков внутри популяции. По вычисленным матрицам сходства строили дендрограммы методом полной связи (complete linkage).

Методика измерения криков. Для сравнения обобщенной формы контуров криков мы выделяли полный контур основной частоты для всех криков из репертуаров косаток акваторий Камчатки и Командорских островов, а также контур высокочастотной составляющей для бифонических криков (скважность 0,01 с) с помощью скрипта в среде программирования MATLAB. Контур выделяли вручную по любой из гармоник или по нескольким сразу в зависимости от качества звука. С помощью скрипта вычисляется значение основной частоты, учитывается номер гармоники и интерполируются точечные измерения с равномерной скважностью по всей длительности контура (Филатова, 2014).

Сравнение формы контуров стереотипных звуков косаток. Для сравнения общей формы контура монофонических и бифонических сте-

реотипных криков по всем популяциям мы построили дендрограммы рассеивания по относительным частотным параметрам: по вертикальной оси отложена разница между частотой в начале и середине звука, а по горизонтальной – между частотой в середине и конце. На диаграммах рассеивания (рис. 1) звуки с нисходящей первой половиной контура располагались выше нуля по вертикали, а звуки с нисходящей второй половиной контура – правее нуля по горизонтали. Верхнюю левую четверть графика занимали звуки V-образной формы, верхнюю правую – нисходящие по всему контуру, нижнюю левую – восходящие по всему контуру, а нижнюю правую – звуки Λ-образной формы.

Результаты

Внутри- и межпопуляционное сходство криков, измеренное методом динамического временного шкалирования. Тот факт, что внутрипопуляционное разнообразие звуков больше межпопуляционного (нормализованный коэффициент сходства <1), свидетельствует о сходстве популяций настолько, что внутренние различия в репертуарах

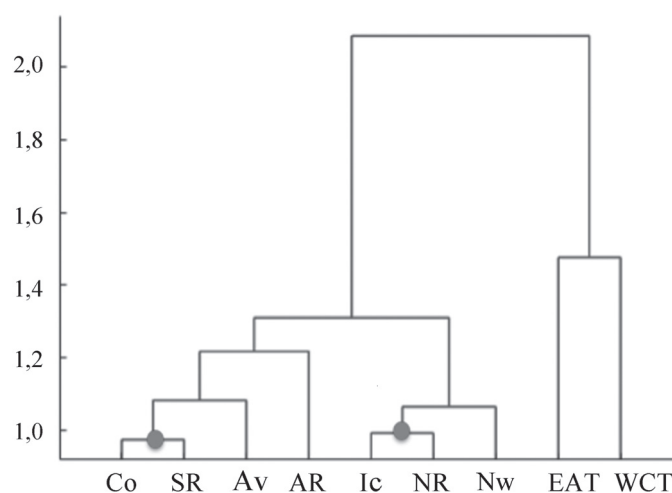


Рис. 2. Дендрограмма, построенная по результатам измерения сходства низкочастотных составляющих бифонических криков методом динамического временного шкалирования. Точками обозначены связи, для которых значение межпопуляционного сходства выше среднего внутривидового сходства

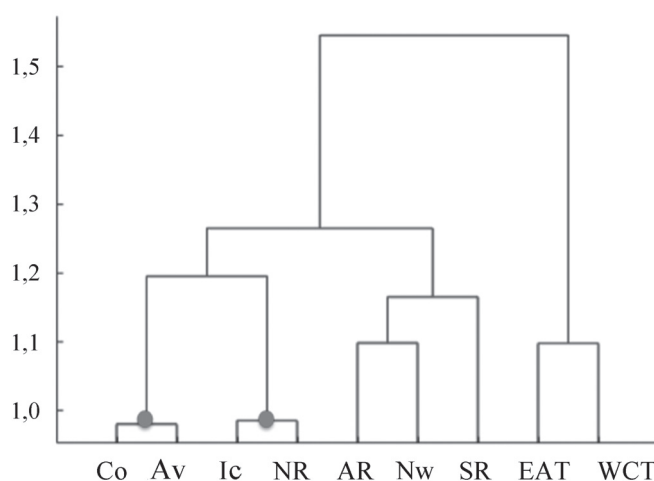


Рис. 3. Дендрограмма, построенная по результатам измерения сходства низкочастотных и высокочастотных составляющих бифонических криков методом динамического временного шкалирования

превосходят внешние. В этих случаях мы не можем судить об уровне количественных различий в звуках между популяциями, а можем лишь констатировать, что их репертуары очень сходны. На рис. 2–3 такие случаи обозначены точками в узлах дендрограмм.

На всех дендрограммах для бифонических звуков видно деление на два кластера: к одному из них относятся показатели для двух плотоядных популяций (EAT, WCT), другой составляют все рыбацкие и атлантические популяции. Внутри кластера, включающего рыбацких косаток, наблюдается также разделение на выраженные кластеры. На дендрограмме сходства низкочастотных

составляющих бифонических звуков (рис. 2) наиболее близкими оказываются линии, соответствующие исландской (Ic), норвежской (Nw) и северной канадской (NR) популяциям. Звуки животных камчатской (Av) и командорской (Co) популяций сходны с таковыми аляскинской (AR) и южной канадской (SR) популяций.

На дендрограмме, построенной по сходству низко- и высокочастотных составляющих бифонических звуков (рис. 3), отдельный кластер по измеряемым параметрам составляют камчатские (Av) и командорские косатки (Co); исландские (Ic) группируются с северными канадскими (NR). Отдельный кластер составляют аляскинские (AR) и

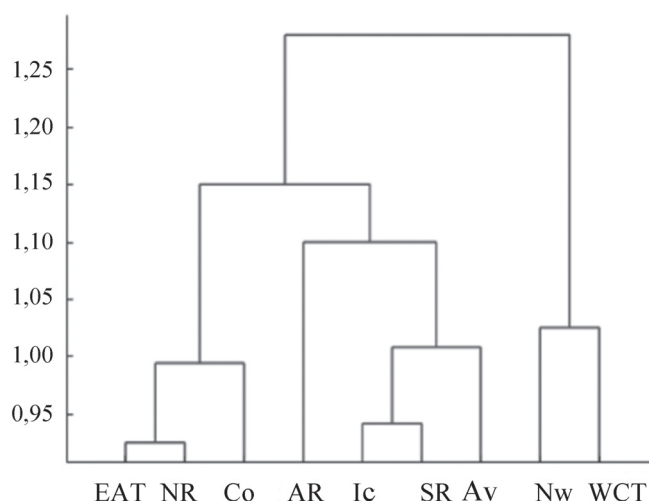


Рис. 4. Дендрограмма, построенная по результатам измерения сходства основной частоты монофонических криков методом динамического временного шкалирования

норвежские (Nw) с южным канадским сообществом (SR).

На дендрограмме, построенной по результатам измерения сходства основной частоты монофонических звуков (рис. 4), нет четкого деления на два основных кластера, соответствующих различию в звуках рыбадных и плотоядных косаток. Один кластер составляют звуки плотоядной популяции косаток акватории западного побережья Канады (WCT) и Норвегии (Nw), а второй – звуки плотоядных косаток акватории Алеут (EAT) и рыбадных акватории Северной Канады (NR).

Сравнение общей формы контуров стереотипных звуков косаток. Распределение криков рыбадных популяций Северной Пацифики по формам контуров (рис. 1) в целом сходно: для всех характерен уходящий влево «рукав» на графиках, свидетельствующий о наличии множества звуков с восходящей второй половиной контура. Для аляскинской, северной канадской и командорской популяций характерно наличие существенного числа криков с восходящим контуром. У камчатских косаток таких криков меньше, а у южных канадских они совсем немногочисленны. Для камчатских, аляскинских и командорских косаток характерно наличие существенного числа нисходящих криков, которые практически отсутствуют у северной и южной канадских популяций.

Обсуждение

Внутри- и межпопуляционное сходство криков, измеренное методом динамического временного шкалирования. Деление на два основных кластера (плотоядные косатки и рыбадные ко-

сатки вместе с атлантическими) прослеживается на дендрограммах, построенных по результатам измерения сходства по обеим частотам бифонических звуков с использованием метода динамического временного шкалирования. На основании анализа митохондриальной ДНК было показано, что тихоокеанские плотоядные косатки наиболее далеки от всех прочих популяций; рыбадные косатки Северной Пацифики более родственны североатлантическим косаткам, чем живущим симпатрично плотоядным. Плотоядные косатки обитают в одной акватории с рыбадными, но репродуктивно изолированы от них; уровень их экологических и связанных с ними поведенческих и морфологических различий настолько высок, что некоторые авторы не исключают возможности их выделения в разные виды (Morin et al., 2010). А.Д. Фут с соавторами (Foote et al., 2011) считают, что популяции рыбадных и плотоядных косаток Северной Пацифики образовались независимо и их симпатрическое обитание на данный момент вторично (Foote et al., 2011). Другие авторы склоняются к образованию двух экотипов в условиях симпатрии (Moura et al., 2015). Сходство репертуаров двух плотоядных популяций может быть обусловлено их экологической специализацией; морские млекопитающие хорошо слышат под водой, поэтому структура репертуара плотоядных косаток, вероятно, сильно ограничена.

Репертуары исландских и норвежских косаток группируются с репертуарами косаток Северной Пацифики на дендрограммах, построенных по результатам измерения сходства низкочастотных и высокочастотных составляющих

бифонических криков, а также по результатам измерения сходства низкочастотных составляющих бифонических криков. Репертуары географически более удаленных популяций могут оказаться более схожими, чем репертуары симпатрических популяций. Уровень сходства криков между популяциями рыбадных косаток не связан с географической дистанцией между ними, но коррелирует с генетическим расстоянием: рыбадные косатки Северной Пацифики более родственны североатлантическим косаткам, чем живущим симпатрично плотоядным. Вряд ли был возможен контакт рыбадных популяций Атлантики и Северной Пацифики, но тем интереснее сходство их репертуаров, обусловленное их экологической специализацией или генетической предрасположенностью к продуцированию определенных типов звуков.

Обитающие симпатрично субпопуляции акваторий Исландии и Норвегии относятся генетически к одной популяции, однако они оказались в одном кластере только на дендрограмме, построенной по результатам измерения сходства низкочастотных составляющих бифонических криков. Методом фотоидентификации обмен особями для этих двух сообществ не был отмечен (вероятно, обмен особями и вовсе отсутствует). Представляется возможным, что вокальные различия возникли в результате культурного дрейфа или направленных изменений для распознавания особей своей субпопуляции; культурные различия возникают гораздо быстрее, чем генетические. Дивергенция вокальных традиций может опережать генетическую и задавать ее направление, в частности, обеспечивая социальную изоляцию между популяциями.

На дендрограммах, полученных по результатам измерения сходства обеих составляющих, единый кластер формируют линии, соответствующие показателям для двух рыбадных субпопуляций акваторий восточной Камчатки и Командорских островов. Эти две группировки по генетическим данным относятся к одной популяции (Филатова и др., 2014), между ними наблюдается некоторый обмен, хотя и существует определенная сегрегация. Наблюдения показывают, что косатки, встречающиеся в акватории восточной Камчатки, посещают воды Командорских островов и наоборот. Отмечено также, что животные из разных регионов вступают в социальные взаимодействия друг с другом. Вопрос о границах участков обитания и структуре сообществ косаток Дальнего Востока России до сих пор остается открытым. Вполне вероятно, что в водах Командорских и западных Алеутских островов суще-

ствует отдельное сообщество косаток (Шабалина и др., 2015).

Было показано, что по уровню сходства отдельных слогов криков аляскинская, северная и камчатская рыбадные популяции ближе друг к другу, чем каждая из них к южной канадской популяции рыбадных косаток (Филатова, 2014). Дендрограммы, построенные по результатам измерения сходства обеих составляющих бифонических криков, показывают сходную картину.

На дендрограмме, построенной по результатам измерений сходства низкочастотных составляющих бифонических криков, звуки командорской и авачинской популяций образуют один кластер с южной канадской популяцией. Вероятно, высокочастотная составляющая вносит больший вклад в различие контуров популяций (если ее не использовать в анализе, теряются акустические маркеры сходства разных репертуаров). Ареалы рыбадных популяций Северо-Восточной Пацифики (акватории у побережья Канады и США) в значительной степени перекрываются, однако социального взаимодействия между особями разных популяций не наблюдается (Ford, 1991), чем можно объяснить более низкий уровень сходства репертуаров этих сообществ.

Сравнение общей формы контуров стереотипных звуков косаток. Для атлантических косаток распределение звуков оказалось гораздо более симметричным, чем для рыбадных косаток Северной Пацифики: вторая половина звуков могла быть в равной степени восходящей и нисходящей, в то время как у тихоокеанских рыбадных восходящая модуляция во второй половине звуков встречается чаще, чем нисходящая (уходящий влево «рукав» на графиках).

Было обнаружено, что репертуары популяций косаток акватории Северной Пацифики и Северной Атлантики имеют некоторые общие черты. Во всех исследованных популяциях редко встречались звуки с V-образной формой частотного контура. Для всех рыбадных популяций Северной Пацифики (альяскинской, камчатско-командорской, северной и южной канадских) картина распределения контуров оказалась сходной – с характерными «рукавами» в левой части графиков, соответствующей звукам с относительно плоской первой половиной контура и резко восходящей второй. Это может быть связано с общим происхождением тихоокеанских косаток (Hoelzel et al., 2007). Для репертуаров косаток акватории Исландии и Норвегии характерно более равномерное распределение типов контуров.

Картина распределения общей формы контуров для плотоядных косаток сходна с таковой для косаток акватории Северной Атлантики. Распределение звуков популяций плотоядных косаток акватории Алеутских островов и западного берега Канады заметно отличается от картины распределения у рыбадных. Разнообразие контуров гораздо ниже и распределение их более симметрично. Меньшее число звуков на диаграммах плотоядных косаток обусловлено тем, что репертуар у них общий для всей популяции, в отличие от рыбадных, у которых в популяции имеются кланы с абсолютно разными наборами звуков.

Заключение

Сходство репертуаров может отражать их генетическую предрасположенность к определенным параметрам звуков. Репертуары разных популяций схожи по своей структуре, и разные категории звуков в репертуарах имеют общие

свойства. В репертуарах всех популяций выделяются две структурные категории звуков – моно- и бифонические, которые отличаются по контексту их использования. В репертуарах всех популяций изменчивость структуры бифонических криков ограничена больше, чем монофонических. Это выражается, во-первых, в распределении обобщенных контуров криков между популяциями и, во-вторых, в преобладании бифонических криков разных классов (различающихся между собой частотами верхней и нижней составляющих) в репертуарах популяций (Филатова, 2014). Вероятно, консервативная структура бифонических криков обусловлена их функцией – маркером популяции. В дальнейшей работе стоит уделить внимание отдельным слогам; консервативная структура некоторых из них может указывать на определенную степень родства между популяциями.

Мы благодарны всем нашим коллегам, принявшим участие в сборе материала.

Работа проводилась при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 18-04-00462 и Общества охраны китов и дельфинов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Филатова О.А., Бурдин А.М., Хойт Э. «Горизонтальный» перенос вокальных традиций в диалектах косаток (*Orcinus orca*) // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 11. С. 1–8 [Filatova O.A., Burdin A.M., Khojt E. "Gorizontally" perenos vokal'nykh traditsij v dialektakh kosatok (*Orcinus orca*) // Zool. zhurn. 2010. T. 89. № 11. S. 1–8].
- Филатова О.А., Гузеев М.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М., Хойт Э. Зависимость акустической сигнализации косаток (*Orcinus orca*) от типа активности и социального контекста // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 5. С. 612–618 [Filatova O.A., Guzeev M.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Khojt E. Zavisimost' akusticheskoy signalizatsii kosatok (*Orcinus orca*) ot tipa aktivnosti i sotsial'nogo konteksta // Zool. zhurn. 2013. T. 92. № 5. S. 612–618].
- Филатова О.А. Эволюция диалектов косаток северной части Тихого океана: Дис. ... докт. биол. наук. М., 2014. 321 с. [Filatova O.A. Evolyutsiya dialektov kosatok severnoj chasti Tikhogo okeana. Dis. ... dokt. Biol. nauk. M., 2014. 321 s.].
- Филатова О.А., Борисова Е.А., Шпак О.В., Мецкерский И.Г., Тиунов А.В., Гончаров А.В., Федутин И.Д., Бурдин А.М. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 11. С. 1345–1353 [Filatova O.A., Borisova E.A., Shpak O.V., Meshcherskij I.G., Tiunov A.V., Goncharov A.V., Fedutin I.D., Burdin A.M. Reprodukтивно izolirovannye ekotipy kosatok *Orcinus orca* v moryakh Dal'nego Vostoka Rossii // Zool. zhurn. 2014. T. 93. № 11. S. 1345–1353].
- Шабалина А.О., Филатова О.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М., Хойт Э. Вокальные диалекты и популяционная структура рыбадных косаток восточной Камчатки и Командорских островов // Мат-лы круглого стола по косатке, VII Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики». 2012. С. 8–12 [Shabalina A.O., Filatova O.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Khojt E. Vokal'nye dialekty i populyatsionnaya struktura ryboadnykh kosatok vostochnoj Kamchatki i Komandorskikh ostrovov // Mat-ly kruglogo stola po kosatke. VII Mezhdunar. konf. "Morskie mlekopitayushchie Golarktiki". 2012. S. 8–12].
- Balaban E. Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*): II. Behavioral salience of geographic song variants // Behaviour. 1988. P. 292–322.
- Barrett-Lennard L.G. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis: PhD thesis / University of British Columbia, Vancouver, 2000. 102 p.
- Bigg M. A., Olesiuk P. F., Ellis G. M., Ford J. K. B., Balcomb K. C. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Report of the International Whaling Commission, Special Issue. 1990. Vol. 12. P. 383–405.
- Deecke V. B., Ford J.K.B., Spong P. Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission // Animal behaviour. 2000. Vol. 60. N 5. P. 629–638.
- Deecke V. B., Ford J.K.B., Slater P.J.B. The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: communicating with costly calls // Animal Behaviour. 2005. Vol. 69. N 2. P. 395–405.
- Filatova O. A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Hoyt E. The structure of the discrete call repertoire of killer whales *Orcinus*

- orca* from Southeast Kamchatka // *Bioacoustics*. 2007. Vol. 16. N 3. P. 261–280.
- Filatova O.A., Fedutin I.D., Nagaylik M.M., Burdin A.M., Hoyt E. Usage of monophonic and biphonic calls by free-ranging resident killer whales (*Orcinus orca*) in Kamchatka, Russian Far East // *Acta ethologica*. 2009. Vol. 12. N 1. P. 37–44.
- Filatova O.A., Miller P.J.O., Yurk H., Samarra F.I.P., Hoyt E., Ford J.K.B., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G. Killer whale call frequency is similar across the oceans, but varies across sympatric ecotypes // *J. Acoust. Soc. Am.* 2015. Vol. 138. N 1. P. 251–257.
- Ford J.K.B. Vocal traditions among resident killer whales, *Orcinus orca*, in coastal waters of British Columbia // *Can. J. Zool.* 1991. Vol. 69. N 6. P. 1454–1483.
- Footo A.D., Nystuen J.A. Variation in call pitch among killer whale ecotypes // *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2008. Vol. 123. N 3. P. 1747–1752.
- Footo A. D., Morin P.A., Durban J.W., Willerslev E., Orlando L., Gilbert M.T.P. Out of the Pacific and back again: insights into the matrilineal history of Pacific killer whale ecotypes // *PloS one*. 2011. Vol. 6. N 9. P. e24980.
- Gowans S., Whitehead H., Hooker S.K. Social organization in northern bottlenose whales, *Hyperoodon ampullatus*: not driven by deep-water foraging? // *Animal behaviour*. 2001. Vol. 62. N 2. P. 369–377.
- Hoelzel A. R., Hey J., Dahlheim M.E., Nicholson C., Burkanov V., Black N. Evolution of population structure in a highly social top predator, the killer whale // *Molecular Biology and Evolution*. 2007. Vol. 24. N 6. P. 1407–1415.
- Moore S.E., Francine J.K., Bowles A.E., Ford J.K.B. Analysis of calls of killer whales, *Orcinus orca*, from Iceland and Norway // *Rit Fiske Dildar*. 1988. Vol. 11. P. 225–250.
- Morin P.A., Archer F.I., Footo A.D., Vilstrup J., Allen E.E., Wade P., Durban J., Parsons K., Pitman R., Li L., Bouffard P., Abel Nielsen S.C., Rasmussen M., Willerslev E., Gilbert M.T.P., Harkins T. Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species // *Genome Research*. 2010. Vol. 20. P. 908–916.
- Moura A. E., Kenny J.G., Chaudhuri R.R., Hughes M.A., Reisinger R.R., de Bruyn P.J.N., Dahlheim M.E., Hall N., Hoelzel A.R. Phylogenomics of the killer whale indicates ecotype divergence in sympatry // *Heredity*. 2015. Vol. 114. N 1. P. 48.
- Riesch R., Barrett-Lennard L.G., Ellis G.M., Ford J.K.B., Deecke V.B. Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2012. Vol. 106. N 1. P. 1–17.
- Simon M., Ugarte F., Wahlberg M., Miller L.A. Icelandic killer whales *Orcinus orca* use a pulsed call suitable for manipulating the schooling behaviour of herring *Clupea harengus* // *Bioacoustics*. 2006. Vol. 16. N 1. P. 57–74.
- Strager H., Ugarte F. A comparison of killer whale calls from Norway, British Columbia and Iceland // *ECS Proc. Lugano*, 1995. P. 26–27.

Поступила в редакцию / Received 15.11.2018
Принята к публикации / Accepted 30.11.2018

COMBINATION OF GENETICALLY AND CULTURALLY INHERITED TRAITS IN KILLER WHALE DIALECTS

A.Y. Danishevskaya¹, O.A. Filatova²

Vocal dialects of killer whales are transmitted across generations through learning and steadily change in time. Detectable changes in killer whale dialects may occur over the span of several decades, so apparently hundreds or thousands of years of isolation should lead to completely different repertoires. In this paper, we compared killer whale repertoires using dynamic time warping to assess how genetic or geographic distance affect the unique call traits. The repertoires of more geographically distant populations turned out to be more similar than the repertoires of geographically close, but different ecotypes. At the same time, similar repertoires of geographically distant populations had specific differences in the shape of the frequency contours. The level of divergence between sub-populations within same population varied substantially across populations. The call similarity between different populations can reflect either their genetically inherited constraints of call variability or may be a result of random convergence in calls. However, if different call types change in time with different speed, it is possible that some markers in the repertoires remain stable indicating their common origin.

Key words: killer whale, *Orcinus orca*, vocal dialects, cultural traditions, gene-cultural coevolution.

Acknowledgement. We are grateful to our colleagues who have participated in the Far East Russia Orca Project (FEROP) and have helped us learn more about killer whales in the Russian Far East. Data collection was supported by Russian Fund for Fundamental Research (Grant Number № 18-04-00462) and Whale and Dolphin Conservation Society (WDC).

¹ Danishevskaya Anastasya Yurievna, Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow (dnshevskaya@gmail.com); ² Filatova Olga Alexandrovna, Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow (alazorro@gmail.com).