

на правах рукописи

Филатова Ольга Александровна

Эволюция диалектов косаток северной части Тихого океана

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва, 2014

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультете Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный консультант доктор биологических наук **Е.П. Крученкова**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук **В.М. Белькович**

(Институт Океанологии им. П.П.Ширшова РАН)

доктор биологических наук **Ж.И. Резникова**

(Новосибирский государственный университет)

доктор биологических наук **С.В. Попов**

(ГУК «Московский зоологический парк»)

Ведущая организация:

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН

Защита диссертации состоится 7 апреля 2014 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, д.1, стр. 12, биологический факультет ауд. М-1.

Факс: 8(495) 939-43-09, e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан марта 2014 года.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биол. наук

И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Эволюция влияет на все аспекты жизнедеятельности организмов. Помимо биологической эволюции, сформировавшей облик всего живого на Земле, у высокоорганизованных животных известна также культурная эволюция признаков, передающихся путем социального обучения. Необходимым условием культурной эволюции является способность животных обучаться сложным поведенческим навыкам. Такие способности были обнаружены и активно изучаются у человекообразных обезьян. В то же время некоторые исследователи указывают на наличие культурных традиций у китообразных, многие виды которых не уступают человекообразным обезьянам по уровню психического и социального развития. Поскольку способность к передаче культурных традиций у китообразных и приматов возникла независимо, сравнение механизмов культурной эволюции у двух этих групп позволит выявить и описать общие принципы культурной эволюции в целом.

У косаток описаны два основных типа культурных традиций – охотничьи и вокальные. Охотничьи культурные традиции, в частности, служат основой для разделения косаток на репродуктивно изолированные экотипы. Специализация на разных объектах питания приводит к различиям в образе жизни, поведении и морфологии. Таким образом, культурные традиции влекут за собой изменения в генетически наследуемых признаках.

Репродуктивная изоляция между экотипами достигается благодаря различиям в вокальных культурных традициях (диалектах). Вокальные диалекты используются для идентификации групп с разной степенью родства – от семей до популяций и экотипов. Исследование вокальных диалектов, таким образом, является ключом для понимания механизмов, позволяющих косаткам формировать сложную многоуровневую популяционную и социальную структуру, не имеющую аналогов среди других млекопитающих, за исключением человека. Однако механизмы культурной эволюции криков косаток, которые могли бы обеспечить необходимые для решения этой задачи уровни изменчивости, до сих пор оставались неизученными.

Цель и задачи исследования

Цель работы – описание структуры, функций и механизмов эволюции диалектов косаток северной части Тихого океана.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- разработать методику категоризации и создать иерархическую многоуровневую систему классификации криков рыбоядных косаток;

- описать диалекты косаток различных популяций северной части Тихого океана в соответствии с этой классификацией, выявить общие черты и различия между популяциями;
- выявить коммуникативные функции основных классов криков рыбоядных косаток;
- проанализировать сходства и различия диалектов на меж- и внутрисемейном уровне;
- обобщив полученные результаты, выявить основные принципы эволюции диалектов косаток.

Научная новизна

Впервые детально проанализировано сходство и различие криков косаток на меж- и внутривидовом, а также на меж- и внутрисемейном уровне, что позволило выявить не описанные ранее закономерности культурной эволюции диалектов.

С использованием новейших методик категоризации акустических сигналов создана структурная иерархическая классификация криков косаток, сформировавшая основу для межвидовых сравнений.

Впервые проведено сравнение криков косаток из разных популяций северной части Тихого океана, показано отсутствие корреляции между сходством криков и географическим расстоянием между популяциями, отмечена корреляция между разнообразием криков и числом особей в популяции.

Анализ использования различных структурных категорий криков косаток в зависимости от поведенческого и социального контекста и эксперименты по проигрыванию криков позволили выявить их функциональное значение.

Исследована применимость концепции равномерной случайной эволюции к диалектам косаток и показано, что разнообразие криков на внутрисемейном уровне не может быть интерпретировано в рамках этой концепции.

Практическое значение

Впервые подробно описаны диалекты косаток камчатского региона, что может быть в дальнейшем использовано для пассивного акустического мониторинга.

Показано, что сходство диалектов не может быть использовано как прямая мера родства между племенами и популяциями косаток.

Апробация работы

Основные положения диссертации обсуждались на заседаниях кафедры зоологии позвоночных МГУ, на Четвертом Международном Симпозиуме по Косатке (4th International Orca Symposium, Workshop, Chize, France, 2002), на

Международных Конференциях "Морские Млекопитающие Голарктики" (2002 г. - п.Листвянка, Байкал, 2004 г. – Коктебель, Украина, 2006 г. – Санкт-Петербург, 2008 г. – Одесса, Украина, 2010 г. – Калининград, 2012 г. - Суздаль), на международной конференции "Териофауна России и сопредельных территорий" (2003 и 2007 гг., Москва), на конференциях по поведению и поведенческой экологии (2005 г. – Черногловка, 2007 г. – Москва, 2009 г. – Черногловка, 2012 г. – Москва), на конференциях Общества по Морским Млекопитающим (Biennial Conferences of the Society of Marine Mammalogy, 2003 – Greensboro, USA, 2005 – San Diego, USA, 2007 – Cape Town, South Africa, 2009 – Quebec, Canada, 2011 – Tampa, USA), на ежегодных конференциях Европейского общества по изучению китообразных (European Cetacean Society conferences 2006-2013), на конференции по изучению эволюции языков человека (Evolang 2010, Utrecht, Netherlands), на конференции по изучению принципов эволюции (Evolutionary Patterns 2013, Lisbon, Portugal), на семинарах группы по изучению морских млекопитающих университета Ст. Эндрюс в 2013 г. (Sea Mammal Research Unit, St. Andrews, UK).

Публикация результатов исследований

По теме диссертации опубликована 21 публикация, в том числе 19 статей в рецензируемых журналах и 2 книги, а также более 20 тезисов конференций.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, 8 глав, приложений и списка литературы. Текст изложен на 320 страницах и содержит 108 рисунков и 25 таблиц. Список литературы включает 206 названий.

Благодарности

Прежде всего мне хотелось бы выразить огромную благодарность Е.П. Крученковой и М.Е. Гольцману, а также И.А. Володину за то, что они вдохновляли мою работу и создавали доброжелательную и конструктивную атмосферу. Эта работа не состоялась бы без руководителей Дальневосточного проекта по косатке А.М. Бурдина и Э. Хойта, которым я также выражаю глубокую благодарность. Большое спасибо И.Д. Федутину, который сыграл ключевую роль в проведении экспедиций и техническом обеспечении исследований, а также оказал неоценимую помощь при анализе материала. Хочу также поблагодарить всех участников наших экспедиций, в особенности Т.В. Ивкович, Е.М. Лазареву, М.М. Нагайлика, А.Е. Волкова, М.А. Гузеева, Е.А. Борисову. Отдельное спасибо М.А. Гузееву за разработку скрипта для выделения контуров звуков. В. Дике любезно предоставил скрипт для

сравнения контуров методом динамического временного шкалирования и адаптивно-резонансной нейронной сети. Спасибо Э. Рахимбердиеву за помощь в статистической обработке данных. Хочу выразить глубокую благодарность Л. Барретт-Леннард, благодаря которому состоялась моя поездка в Ванкувер, а также Дж. Форду, Х. Юрку и К. Маткину за продуктивное сотрудничество во время и после этой поездки и за предоставленные записи канадских и аляскинских косаток. Я благодарю коллектив лаборатории поведения животных, в особенности Е.П. Крученкову, М.Е. Гольцмана, И.А. Володина и Н.А. Формозова за плодотворные дискуссии при обсуждении доклада по материалам работы, а также всех своих коллег по кафедре зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ и руководство кафедры за доверие и предоставленную мне возможность выполнить эту работу.

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 08-04-00198-а и 11-04-00460-а), Общества охраны китов и дельфинов (Whale and Dolphin Conservation) и фонда малых грантов Руффорда (Rufford Small Grants).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении обосновывается актуальность работы, формулируются цели и задачи исследования.

Глава 1. Феномен культурной эволюции

Существует два способа передачи фенетических признаков от родителей к потомству – генетический (посредством кодирования наследственной информации в ДНК) и не-генетический (любым другим путем). Типичный пример негенетической передачи фенетических признаков – наследование бактериальной микрофлоры кишечника.

Подход к поведению животных как к реальному фенетическому признаку сформировался в середине 20 века благодаря работам Н. Тинбергена и К. Лоренца, положившим начало этологии – дисциплине, изучающей инстинктивное, то есть генетически наследуемое, поведение животных. Поведение, передающееся негенетическим путем, а именно посредством социального обучения, начало привлекать серьезное внимание исследователей значительно позднее – во второй половине 20 века.

Термин «социальное обучение» объединяет ситуации, когда поведение, продукты поведения или присутствие одной особи оказывают влияние на обучение другой (Heys, 1994). Социальное обучение и основанные на нем

традиции широко распространены среди самых разных таксономических групп. Одним из наиболее часто цитируемых примеров культурных традиций у животных является работа Уайтена с соавт. (Whiten et al., 1999) по описанию различных поведенческих паттернов в сообществах шимпанзе. Авторы обнаружили, что среди 65 исследованных категорий поведения 39 (включая разные виды груминга, использование орудий и способы ухаживания) было обнаружено в одних сообществах, но отсутствовало в других, причем это нельзя было объяснить экологическими факторами и другими различиями в условиях обитания. Эта работа показала, что культурные традиции могут существовать не только у человека, и, по-видимому, способность создавать и передавать культуру зародилась в линии гоминид задолго до появления *Homo sapiens*.

Многие виды китообразных обладают развитыми когнитивными способностями и сложной социальной структурой. Эти особенности считаются хорошими предпосылками для возникновения культурных традиций у животных (Roper, 1986). В то же время образ жизни китообразных делает их трудными объектами для поведенческих наблюдений, что ограничивает возможности изучения культурных традиций.

Наиболее сложно организованную культурную традицию у косаток представляет система вокальных диалектов, описанная у рыбоядных популяций северной части Тихого океана (Ford, 1991; Yurk et al., 2002; Filatova et al., 2007). Каждая семья косаток имеет набор стереотипных криков – вокальный диалект (Ford, 1991). Предполагается, что система диалектов может играть важную роль в предотвращении инбридинга, что весьма актуально в небольших замкнутых популяциях косаток, обычно насчитывающих несколько сотен особей: было показано, что спаривания чаще происходят между особями с максимально отличающимися диалектами (Barrett-Lennard, 2000). В то же время между популяциями спаривания не происходит даже в тех случаях, если их ареал в значительной степени перекрывается (Barrett-Lennard, 2000); очевидно, основным изолирующим фактором в этом случае является различие в диалектах.

Одна из главных проблем при исследовании культурных традиций у животных состоит в трудности количественной оценки большинства форм поведения и сравнения их между особями, социальными группами и популяциями. Акустическое поведение в этом смысле составляет удачное исключение, поскольку звуки китообразных сравнительно легко записать, а структуру акустических сигналов можно измерить и количественно сравнить. Изучение акустического поведения китообразных, таким образом, является

важным ключом для прояснения вопроса о механизмах культурной эволюции в этой группе млекопитающих. Сравнение механизмов культурной эволюции у китообразных и других систематических групп позволит выявить и описать общие принципы культурной эволюции в целом.

Культурные традиции могут изменяться и развиваться со временем путем накопления ошибок, возникающих при обучении, и инноваций, изобретаемых носителями традиции, а также путем заимствования навыков из других традиций. В 70-80 гг. 20 века феномен культурной эволюции стал привлекать повышенное внимание биологов-теоретиков, которые попытались сформулировать теоретическую основу негенетической передачи культурных признаков (напр., Cavalli-Sforza, Feldman, 1981; Mundinger, 1980; Lumsden, Wilson, 1981; Boyd, Richerson, 1985). Важным результатом этого теоретического интереса стало осознание того факта, что между культурной и генетической эволюцией существует удивительное сходство, поскольку обе они движимы сходными механизмами: мутациями, дрейфом и отбором. Существенное отличие между культурной и генетической эволюцией – способ передачи информации между поколениями. Генетическая передача обычно очень точна и, как правило, строго вертикальна; напротив, культурная передача подвержена ошибкам и может быть как вертикальной, так и горизонтальной и диагональной (Cavalli-Sforza, Feldman, 1981).

Существуют две основных гипотезы, описывающие изменение культурных традиций во времени: 1) разнообразие традиций – это результат нейтральных культурных процессов, аналогичных генетическому дрейфу и мутациям; 2) традиции развиваются под давлением отбора. Под культурным отбором понимают отбор паттернов поведения, передаваемых из поколения в поколение не генетически, а посредством социального обучения. Благодаря этому отсутствует неразрывная связь культурного признака с его носителем, которая неизбежна в случае генетически наследуемых признаков. Животное может выучивать новые традиции и отбрасывать старые, поэтому отбор идет на уровне самих признаков, а не их носителей. Например, способ добывания пищи у шимпанзе может смениться на другой, более адаптивный, путем инновации и заимствования нового способа теми же носителями традиции, которые использовали старый способ. Таким образом, отбор культурных признаков может идти без элиминации носителей этих признаков, в отличие от генетического отбора. Наличие отбора в культурной эволюции стабилизирует определенные формы поведения или ведет к направленным изменениям.

Высшей формой культурной эволюции считается кумулятивная культурная эволюция, формирующая особенно сложные поведенческие паттерны. Ключевая предпосылка возникновения кумулятивной культуры – высокая точность копирования при передаче между особями (Lewis, Laland, 2012). По этой причине кумулятивная культура довольно редка среди животных, так как достижение высокой точности копирования является дорогостоящей адаптацией и поддерживается отбором только в том случае, если дает какие-то существенные преимущества.

Диалекты косаток, несомненно, представляют собой пример кумулятивной культурной эволюции, поскольку многие крики косаток складываются из более простых элементов – слогов (Ford, 1991; Strager, 1995; Yurk et al., 2002; Shapiro et al., 2011). Однако каковы принципы изменения этих элементов и целых криков во времени, как происходит их передача из поколения в поколение, какие внутренние закономерности и внешние факторы определяют их эволюцию – все эти вопросы до недавнего времени были практически не изучены. Мы попытаемся ответить на них в данной работе.

Чтобы сформировать основу для изучения механизмов культурной эволюции, необходимо сначала описать структуру исследуемого поведения и выявить единицы эволюции. Необходимо также исследовать функции данного поведения, чтобы оценить его адаптивность и, следовательно, возможность влияния направленного отбора. В этой работе мы описываем структуру и функции вокальных диалектов косаток северной части Тихого океана и анализируем возможные сценарии культурной эволюции на основе выявленных нами паттернов сходства и различия диалектов между разными социальными единицами от семей до популяций.

Глава 2. Методология и методика исследований

Подходы к изучению эволюции, как правило, имеют в своей основе сравнительные исследования временных рядов данных. Однако для диалектов косаток не существует записей за достаточно продолжительный период времени, поэтому основным методологическим подходом в нашей работе стал сравнительный анализ современных диалектов косаток между группировками разного уровня: семьями, племенами, кланами, популяциями и экотипами.

Для анализа мы использовали записи косаток северной части Тихого океана, сделанные у восточного побережья Камчатки (2000-2012 гг.) и у западного побережья Северной Америки (1976-2010 гг.). Записи производили в природе от групп косаток, индивидуально различаемых с помощью метода фотоидентификации. При записи фиксировали тип активности особей в

группе. Вся собранная в море информация затем заносилась в базу данных Microsoft Access. Первичный анализ записей проводили с помощью программы AviSoft SASLab Pro. Мы просматривали все записи и сохраняли крики хорошего качества для дальнейшего анализа. Сопоставляя типы криков в записи с групповой принадлежностью присутствовавших при записи косаток, мы составили репертуары стереотипных криков для каждой группы камчатских косаток. Для сравнения физических характеристик криков мы выделяли полный контур основной частоты каждого крика со скважностью 0.01 секунды с помощью специального скрипта в среде программирования MATLAB. Сходство контуров криков оценивали методом динамического временного шкалирования. Категоризацию криков проводили тремя методами: по частотным параметрам, с использованием независимых наблюдателей и с помощью искусственных нейронных сетей. Анализ функционального значения криков косаток проводили с помощью генерализованных линейных моделей. Исследовали зависимость между появлением криков каждой категории и объясняющими переменными: типом активности, числом племен в агрегации и наличием смешанных групп. Статистический анализ проводили в программе R.

Глава 3. Вокальные культурные традиции в популяциях косаток северной части Тихого океана

Прибрежные воды северной части Тихого океана населяют два экологических типа косаток: рыбадный (т.н. «резидентный») и плотоядный («транзитный») (Bigg et al., 1990; Ford et al., 1994). Основной добычей рыбадных косаток является рыба, плотоядные же охотятся преимущественно на морских млекопитающих, а также на морских птицах (Ford et al., 1998). Различия в объектах охоты влекут за собой различия в поведении, социальной структуре и морфологии.

Рыбадные косатки живут в стабильных социальных группах, организация которых основана на родстве по материнской линии (Ford, 2002). Элементарная единица их социальной структуры представляет собой матрилинию, включающую в себя до четырех поколений потомков одной ныне живущей самки. Более крупная структурная единица – семья – состоит из одной или нескольких матрилиний, связанных тесным родством и, как правило, передвигающихся совместно. Как самки, так и самцы всю жизнь остаются в родной семье.

Группы плотоядных косаток, как правило, состоят из самки и одного или двух ее детенышей. Некоторые самцы и, реже, самки сохраняют прочную связь с

матерью и во взрослом состоянии. Другие самцы с возрастом уходят из группы и живут в одиночку, время от времени присоединяясь к группам, содержащим репродуктивных самок. Самки, разорвавшие связь с матерью, с рождением детеныша образуют свою собственную группу (Baird, Whitehead, 2000).

Рыбоядные и плотоядные косатки репродуктивно изолированы уже на протяжении сотен тысяч лет, несмотря на то, что они обитают в одних и тех же водах (Morin et al., 2010).

Косатка обладает обширным вокальным репертуаром. Коммуникативные звуки косаток традиционно делят на «крики» и «свисты» (Ford, 1984, 1989, 1991; Yurk et al. 2002). Как правило, свистами считают звуки с основной частотой выше 5 кГц, такого же критерия мы придерживаемся в данной работе. Подавляющее большинство акустических сигналов косаток представлено так называемыми «стереотипными криками» (Ford, 1984) – звуками с четкой стереотипной структурой. Репертуар популяции может включать несколько десятков типов стереотипных криков. Однако косатки также нередко используют так называемые «вариабельные» крики, не разделяемые на четкие категории, и «аберрантные», то есть сильно видоизмененные, варианты стереотипных криков (Ford, 1984).

Каждая семья рыбоядных косаток имеет специфический репертуар стереотипных криков – диалект. У родственных семей, не так давно произошедших от общей предковой семьи, диалекты практически одинаковые. Такие семьи относят к одному племени. Семьи с разными, но все же имеющими общие черты диалектами относят к разным племенам одного клана. Некоторые типы криков могут быть сходными у нескольких семей, другие характерны лишь для одной группы. Форд (Ford, 1991) предполагал прямую зависимость сходства диалектов от родства семей: чем ближе родство, то есть чем меньше времени прошло с момента их отделения от общей предковой семьи, тем больше у них общих типов криков и, следовательно, выше сходство диалектов. Семьи с совсем несхожими диалектами относят к разным кланам (Ford, 1991).

Диалект передается из поколения в поколение не генетически, а посредством обучения. Об этом свидетельствует в первую очередь тот факт, что детеныши наследуют репертуар только материнского племени, хотя мать и отец относятся, как правило, к разным племенам, что было доказано молекулярно-генетическими исследованиями (Barrett-Lennard, 2000). Кроме того, в неволе были описаны случаи копирования косатками криков из репертуара других особей, что также говорит о способности косаток к вокальному обучению.

Согласно классической теории эволюции диалектов у косаток (Ford, 1991; Miller, Bain 2000), репертуар криков передается только «по вертикали» от матери к детенышу, а постепенное изменение диалектов происходит из-за накопления случайных ошибок, возникающих при копировании криков. Таким образом, чем ближе родство двух племен, то есть чем меньше времени прошло с момента их разделения, тем больше сходство их диалектов (Ford, 1991). Косатки северо-восточной части Тихого океана (побережье США и Канады) образуют ряд нескрещивающихся между собой популяций (Рисунок 1).

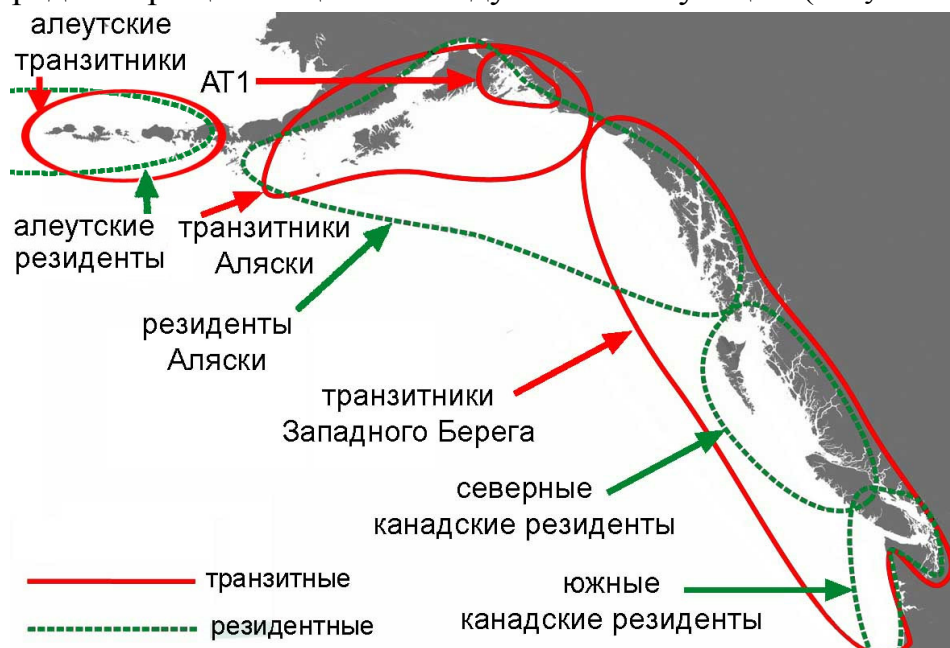


Рисунок 1. Районы обитания различных популяций косаток северо-восточной части Тихого океана.

В нашей работе мы используем акустические записи этих косаток, взятые из библиотек звуков Джона Форда (John K.B. Ford, Nanaimo Pacific Biological Station, BC, Canada) и Харальда Юрка (Harald Yurk, SMRU Ltd., Vancouver, Canada) с любезного разрешения владельцев. К сожалению, для большинства этих записей оказалось невозможно установить, какие семьи (а в некоторых случаях даже какие племена) присутствовали при записи, поэтому ниже мы приводим репертуары популяций на уровне кланов.

Резидентная (рыбоядная) популяция Аляски встречается в акватории от юго-восточной Аляски до острова Кодьяк (Matkin et al., 2013). Эта популяция состоит из двух акустических кланов АВ и АД. Численность популяции составляет более 700 особей (Matkin et al., 2013). Проанализировав около 5 часов записей, мы обновили и дополнили каталог, составленный ранее Харальдом Юрком по меньшему объему материала (Yurk, 2005).

Северная канадская резидентная популяция обитает в прибрежных водах Британской Колумбии и юго-восточной Аляски от южной части о-ва Ванкувер до приблизительно 58° с.ш. Эта популяция включает три акустических клана:

A, G и R (Ford 1991). Численность популяции составляет чуть более 250 животных (Ford et al. 2000). Проанализировав более 10 часов записей, мы отобрали звуки для дальнейшего количественного анализа. Разделение криков на типы проводили в соответствии с классификацией Форда (Ford, 1991).

Южная канадская резидентная популяция населяет прибрежные воды Британской Колумбии и штата Вашингтон. Ключевые местообитания этой популяции находятся в акватории южной части острова Ванкувер, но встречи отмечены от залива Монтерей на юге до острова Хайда-Гуаи на севере. Популяция состоит из одного клана J (Ford 1991). Это самая маленькая из известных рыбадных популяций – в 2003 году она насчитывала 86 особей (van Ginneken et al. 2005). От косаток этой популяции нам удалось получить лишь 46 минут записей. Разделение криков на типы проводили в соответствии с классификацией Форда (Ford, 1991).

Ареалы обитания рыбадных популяций северо-восточной Пацифики в значительной степени перекрываются. Ареалы аляскинской и северной популяций перекрываются в акватории юго-восточной Аляски, а северной и южной популяций – в водах острова Ванкувер; несмотря на это, перемешивания и спаривания между особями разных популяций не наблюдается (Ford et al. 2000).

Плотоядные косатки северо-восточной Пацифики также разбиты на несколько популяций. Две самые крупные популяции населяют воды от штата Вашингтон до юго-восточной Аляски (так называемые «транзитники западного берега») и от юго-восточной Аляски до восточных Алеутских островов. Плотоядные косатки изучены хуже, чем рыбадные, и неясно, являются ли эти популяции полностью репродуктивно изолированными, или между ними происходит перемешивание. В нашей работе мы проанализировали крики канадских косаток из популяций «транзитников западного берега» и «аляскинских транзитников», составив каталоги стереотипных криков. Для этого мы использовали около 3 часов записей канадских и более 6 часов записей аляскинских плотоядных косаток.

В российских водах регулярного изучения косаток до начала наших работ не проводилось, а собранная во времена китобойного промысла информация ограничивалась в основном данными по морфологии и исследованием содержимого желудков добытых животных (Томилин, 1957, 1962; Слепцов, 1955; Бетешева, 1961; Иванова, 1961). Более поздние работы (Владимиров, 1993; Шунтов, 1993) были посвящены преимущественно попыткам оценки общей численности косаток.

Наши исследования показали, что в прибрежных водах северо-западной Пацифики (дальневосточное побережье России) также были обнаружены

косатки рыбоядного и плотоядного экотипов (Филатова с соавт., 2013). Основу нашей работы составило исследование диалектов косаток из популяции юго-восточной Камчатки, с которой мы работаем на протяжении более 13 лет (с 2000 года по настоящее время). Общая численность этой популяции составляет, по-видимому, более 650 особей, но численность локального стада Авачинского залива (то есть животных, регулярно из года в год отмечаемых в этом районе) составляет около 300 особей (Ivkovich et al., 2010). В ходе данной работы мы проанализировали около 90 часов записей косаток этой популяции. Мы составили каталог криков и выделили три клана: Авачинский клан, клан K19 и клан K20.

Таблица 1. Репертуары стереотипных криков племен косаток Авачинского залива.

		Авачинский клан												Клан К19		Клан К20					
Племя		AV55	AV2	AV32	AV165	AV40	AV335	AV98	AV62	AV132	AV25	AV90	AV315	AV52	AV340	AV207	AV352	AV140	AV395	AV328	AV145
Тип крика																					
K1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
K2						+															
K3a																		+			
K3b															+	+			+		
K4					+	+	+			+	+		+								
K5		+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+							
K6								+													
K7		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
K8											+										
K10		+	+				+	+	+	+		+		+							
K11		+							+												
K12		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
K15																			+	+	
K16																					+
K17		+												+							
K19															+	+					
K20																		+			
K21			+								+	+									
K23						+	+						+								
K24			+		+						+										
K26				+																	
K27								+													
K30																		+			
K31															+	+					
K33															+	+					
K34																+					
K35															+						
K36																					
K37																	+				
K43																				+	
K44																	+				
K57																					

Авачинский клан насчитывает не менее 13 племен, в клане K19 мы описали два племени, а в клане K20 – не менее пяти племен. Репертуары криков этих племен приведены в таблице 1. Для семей, часто появляющихся в исследуемой акватории, количество записей позволило детально описать диалект семьи. В нашей работе мы приводим описание этих семей, их половозрастной состав и сонограммы криков, входящих в диалект каждой семьи.

Глава 4. Акустический репертуар рыбацких косаток Камчатки: структурная иерархическая классификация

В этой главе мы выделили различные уровни в классификации стереотипных криков рыбацких косаток восточной Камчатки, чтобы сформировать основу для межпопуляционных сравнений и исследования функций криков. Для категоризации использовано в общей сложности 585 криков камчатских косаток. Выделение разных уровней категорий криков проводили с помощью трех различных методов:

1. Категоризация криков по частотным параметрам.
2. Категоризация криков с помощью «естественных нейронных сетей», т.е. путем ручного разбора независимыми наблюдателями (Janik 1999; Terry et al. 2001).
3. Автоматическая категоризация частотных контуров посредством искусственных нейронных сетей с использованием динамического временного шкалирования (Deecke et al. 1999).

Категоризация криков по частотным параметрам проводилась на основании сходства частотных параметров криков. Для категоризации криков по этой методике было использовано 102 крика камчатских косаток. Мы выделяли контур основной частоты каждого крика с помощью специального скрипта в среде программирования MATLAB со скважностью 0.01 с, а затем по полученным контурам оценивали частотные параметры крика, которые измерялись также автоматически с помощью других скриптов (см. код скриптов в приложении к полному тексту работы). Основными параметрами, по которым мы классифицировали крики, были **абсолютные частотные параметры** (основная частота крика в определенных точках или значение медианы частоты по всему контуру), либо **относительные частотные параметры** (соотношение значений частоты между началом, серединой и концом крика), характеризовавшие обобщенную форму контура крика.

Первоначально мы разделили все крики камчатских косаток на типы и подтипы на основании характерных особенностей сонограмм (Филатова и др., 2004), подобно тому как это было сделано в предыдущих работах, описывавших крики косаток (Ford, 1991; Yurk et al., 2002). Затем мы сформировали иерархическую классификацию выделенных нами типов криков на основе их структурных характеристик.

Прежде всего, мы разделили крики камчатских косаток по признаку наличия второй (высокочастотной) составляющей на две большие категории:

монофонические (имеющие одну частотную составляющую) и бифонические (имеющие две частотные составляющие – низкочастотную и высокочастотную).

При категоризации криков по частотным параметрам мы проанализировали соотношение значений частоты между началом, серединой и концом крика, то есть «упрощенный контур» крика. Распределение криков камчатских косаток по формам контуров оказалось не равномерным и различалось между монофоническими и бифоническими криками. Монофонические крики разделились на две основные категории: низкочастотные с восходящим контуром второй половины крика и высокочастотные с нисходящим контуром второй половины крика. При кластеризации монофонических криков по этим двум параметрам на 2 кластера методом k-средних к первому кластеру были отнесены крики типов K1 (все подтипы), K4, K12, K29, K30, K31i, K34, K38, K40 и K46 (Рисунок 2), а ко второму кластеру крики типов K3a, K3b, K8, K10, K11, K13, K16b, K31ii, K37, K39 и K57 (Рисунок 3). Различия по значениям медианы основной частоты между этими категориями статистически значимы (тест Манна-Уитни, $N_1 = 22$, $N_2 = 24$, $U = 0$, $p < 0.001$).

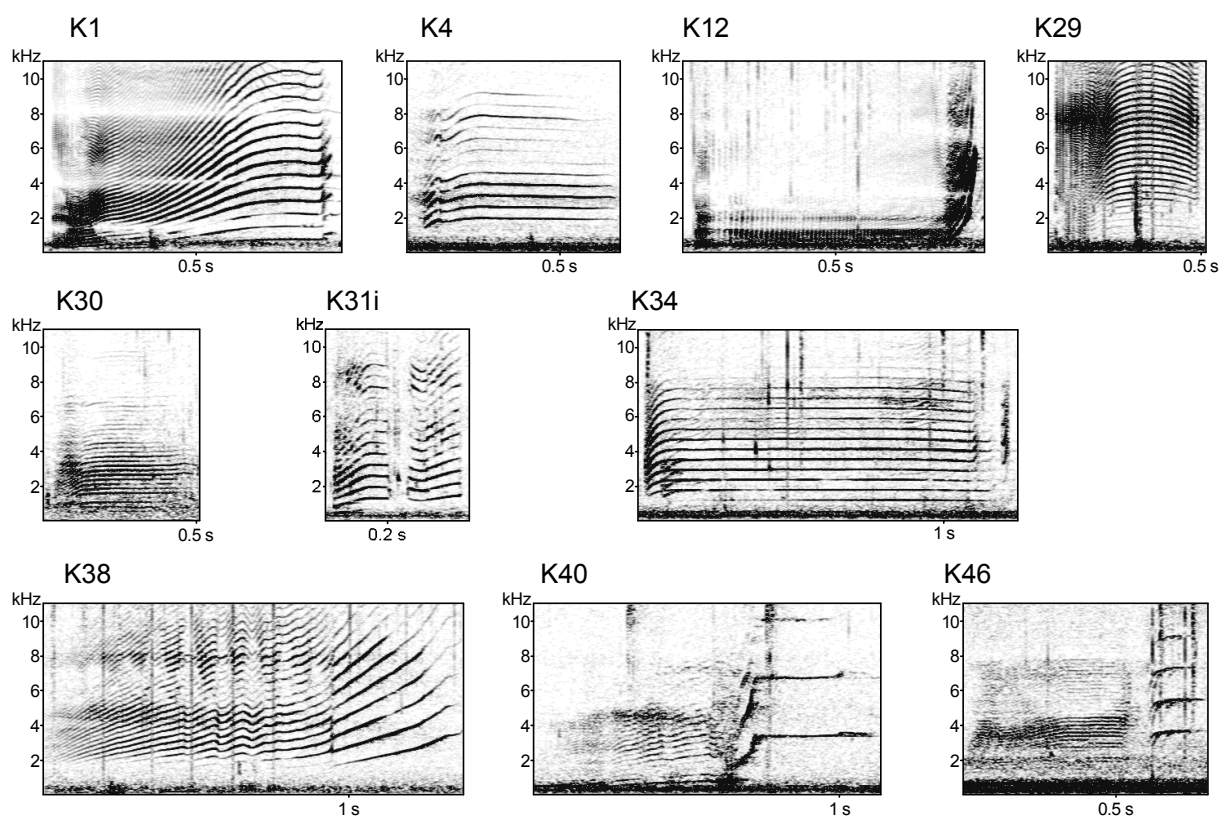


Рисунок 2. Сонограммы монофонических криков категории M1.

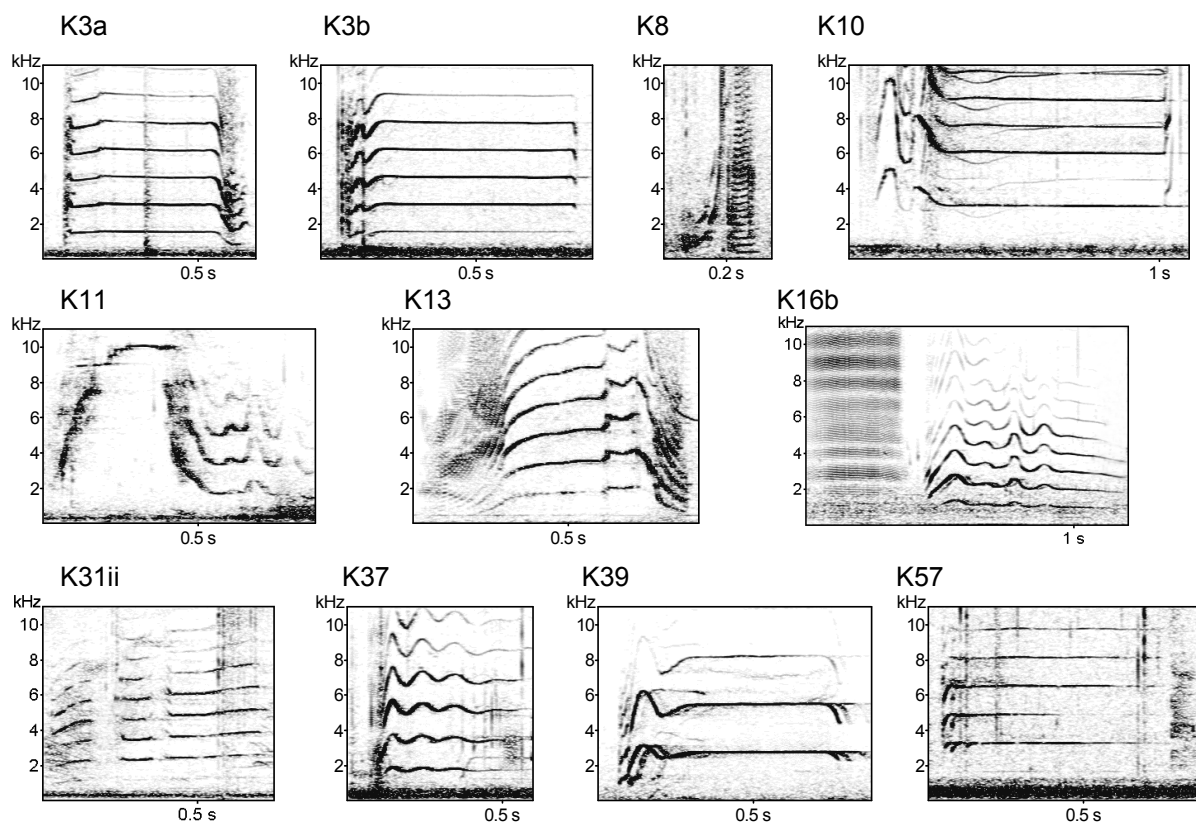


Рисунок 3. Сонограммы монофонических криков категории M2.

Среди бифонических криков по медиане основной частоты низкочастотной составляющей отчетливо выделялись два кластера, между которыми не было промежуточных криков. Крики первого, наиболее многочисленного кластера имеют частоту низкочастотной составляющей ($\text{median} \pm \text{SD}$) $785,41.96 \pm 250,55$ Гц, а высокочастотной составляющей – $8856,89 \pm 1303,65$ Гц. В него вошли бифонические крики всех типов, кроме K7 и K21 (Рисунок 4). Крики второго кластера имеют частоту низкочастотной составляющей $1808,93 \pm 164,21$ Гц, а высокочастотной составляющей – $6487,42 \pm 960,65$ Гц. К этой категории относятся крики типов K7 (все подтипы) и K21 (все подтипы) (Рисунок 5).

Различия по значениям медианы частоты между этими категориями статистически значимы (тест Манна-Уитни, $N_1 = 46$, $N_2 = 10$, низкочастотная составляющая: $U = 0$, $p < 0.001$; высокочастотная составляющая: $U = 28$, $p < 0.001$).

Категоризация криков с помощью «естественных нейронных сетей» проводилась с использованием независимых наблюдателей (в общей сложности 23 человека), которым предлагалось разделить предложенный набор криков на типы. Для упрощения доступа наблюдателям предлагалось

пройти два теста на ручной разбор через Интернет, для чего автором были разработаны два скрипта на языке PHP. В обоих скриптах каждый крик отображался в виде сонограммы и встроенного звукового файла, то есть наблюдатели могли оценивать как визуальное сходство сонограмм, так и сходство звуков на слух.

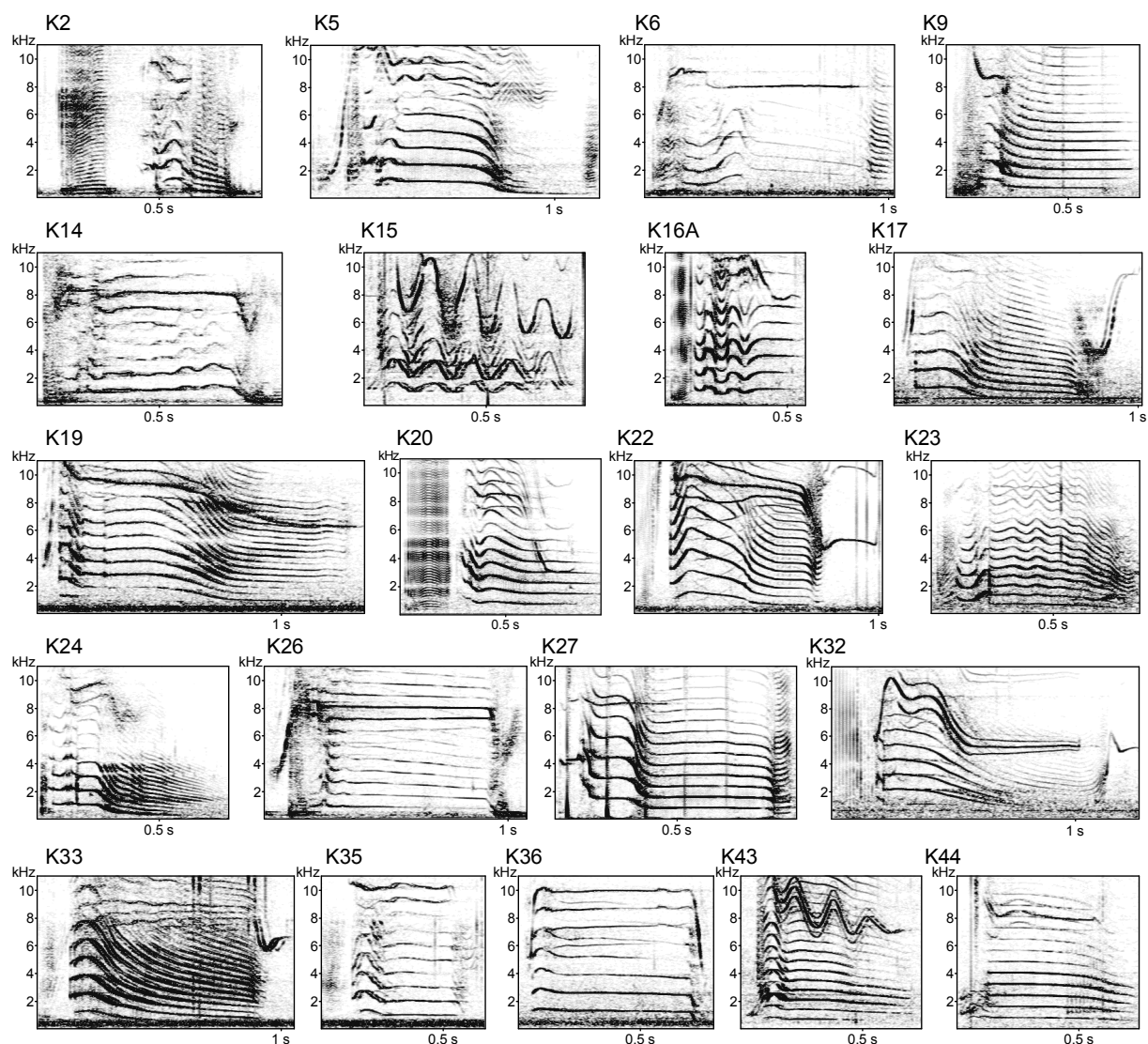


Рисунок 4. Сонограммы бифонических криков категории 1.

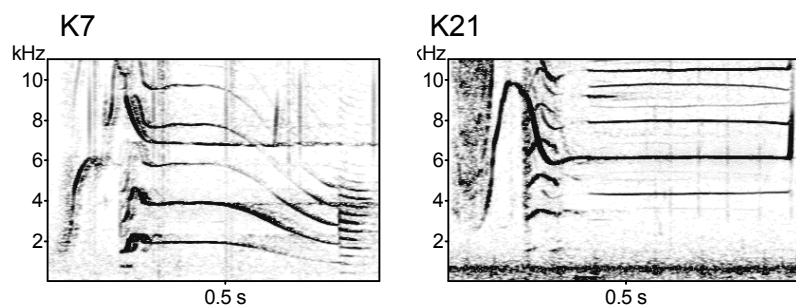


Рисунок 5. Сонограммы бифонических криков категории 2.

При категоризации криков методом «естественных нейронных сетей» выделяется несколько четких кластеров бифонических криков. Прежде всего, дендрограмма распадается на два кластера В2 и В1, к одному из которых относятся все подтипы типа К7, а к другому – все остальные крики. Кластер В1 распадается на два кластера В1а (типы К5, К17, К19, К22, К23, К24, К26, К27, К32, К33) и В1б (К2, К6, К14, К16, К20), однако структурные различия между этими кластерами выражены слабее, чем между кластерами В2 и В1. Средний процент правильного причисления в дискриминантном анализе по трем кластерам В1а, В1б и В2 составил 95.3% (средняя величина случайного причисления 36,3%), при этом к кластеру В2 было правильно причислено 100% криков, а к кластерам В1а и В1б – 96.6% и 80.4% соответственно.

Автоматическая категоризация частотных контуров посредством искусственных нейронных сетей проводилась в пакете программ MATLAB. Сходство контуров криков оценивали методом динамического временного шкалирования, а по полученным коэффициентам сходства мы строили дендрограммы методом средней связи (average linkage) и проводили категоризацию с помощью адаптивно-резонансной нейронной сети. Адаптивно-резонансная нейронная сеть относит входной контур к одному из известных классов, если он в достаточной степени сходен с прототипом этого класса. При этом прототип класса модифицируется, чтобы стать более похожим на предъявленный контур. Если входной контур недостаточно сходен ни с одним из имеющихся прототипов, то на его основе создается новый класс.

При автоматической категоризации частотных контуров методом динамического временного шкалирования дендрограмма делилась на два четких кластера. К первому кластеру были отнесены крики типов К3а, К3б, К10, К11, К13, К31ii, К37, К39, К57. Во второй кластер попали крики типов К1, К4, К12, К16б, К29, К30, К31i, К34, К38, К40, К46. Нетрудно заметить, что первый кластер практически полностью совпадает с категорией М2, а второй – с категорией М1, выделенным по частотным параметрам.

На дендрограмме, построенной по бифоническим типам, крики в общих чертах делились на два кластера таким же образом, как и при категоризации по частотным параметрам и ручным разбором.

Таким образом, категоризация криков косаток с использованием различных методов позволила выделить несколько уровней сходства и описать категории, выделяющиеся на этих уровнях сходства. Первый уровень категоризации, проводимый по признаку наличия накладывающейся высокочастотной составляющей – это деление на монофонические и бифонические крики. На втором уровне монофонические крики делились на высоко- и низкочастотные, а бифонические – на два четких кластера, различающихся частотой как высокочастотной, так и низкочастотной составляющей.

В дальнейшем для создания единой классификации при типологизации бифонических криков новых групп рыбоядных косаток из акватории восточной Камчатки и сопредельных районов мы предлагаем пользоваться следующей схемой. Прежде всего, следует установить, является ли крик монофоническим или бифоническим. Для всех бифонических криков очевидно разделение на два больших класса, которые различаются частотой как высокочастотной, так и низкочастотной составляющей. Криков, переходных между этими двумя классами, в репертуаре камчатских косаток мы не обнаружили. В случае, если бифонические крики нельзя отнести ни к одному из этих классов, можно предполагать, что группа относится к другому сообществу косаток, так как эти классы, по-видимому, являются маркерами описанного сообщества (Filatova et al., 2007). Для монофонических криков следует различать высокочастотные и низкочастотные категории.

Глава 5. Закономерности макроэволюции диалектов: сравнение структуры звуков на межпопуляционном уровне

Сравнение звуков между разными популяциями косаток представляет большой интерес, так как время дивергенции популяций существенно превышает время дивергенции племен внутри популяции, что может позволить выявить на межпопуляционном уровне закономерности, не очевидные на внутрипопуляционном уровне. Однако до сих пор такие исследования не проводились, в первую очередь, потому, что традиционно крики косаток классифицировали на уровне типа, и, поскольку общих типов между популяциями обычно не наблюдается, то база для сравнения репертуаров отсутствовала. Разработанная нами в предыдущей главе методика

иерархической классификации позволила сформировать основу для межпопуляционных сравнений.

В данной главе мы сравниваем крики четырех наиболее изученных популяций рыбоядных косаток северной Пацифики – камчатской, аляскинской, северной и южной канадских. Для сравнения использовалась та же методика выделения и сравнения контуров, которая была описана в предыдущей главе.

Для выделения контуров отбиралось по два крика каждого типа. В итоге для анализа было использовано 348 образцов криков 174 типов: 34 монофонических южных резидентных, 28 бифонических южных резидентных, 34 монофонических северных резидентных, 62 бифонических северных резидентных, 48 монофонических аляскинских резидентных, 40 бифонических аляскинских резидентных, 46 монофонических камчатских резидентных, 56 бифонических камчатских резидентных.

Мы сравнили обобщенную форму контура монофонических и бифонических криков разной частоты по всем четырем популяциям, подобно тому как это было сделано для криков камчатских косаток в предыдущей главе. Распределение криков четырех популяций по формам контуров оказалось в целом сходным с таковым у камчатских косаток, но имелись и существенные отличия.

При сравнении отдельных популяций наиболее сходны оказываются контуры криков аляскинской и северной канадской популяций. Для них характерно наличие большого количества как монофонических, так и бифонических криков среди криков с восходящим контуром, что отличает их от камчатских, у которых в этой категории преобладают монофонические крики, и от южных, у которых такие крики вообще немногочисленны. В то же время для камчатского и аляскинского репертуаров характерно существенное количество нисходящих криков, немногочисленных у северных и южных резидентов.

Монофонические крики всех четырех популяций, как и камчатские крики, распадаются на две основные категории: низкочастотные с восходящим контуром второй половины крика и высокочастотные с нисходящим контуром второй половины крика.

Наличие двух частотных составляющих в бифонических криках позволило построить двумерную диаграмму рассеивания по медиане частоты обеих составляющих (Рисунок 6).

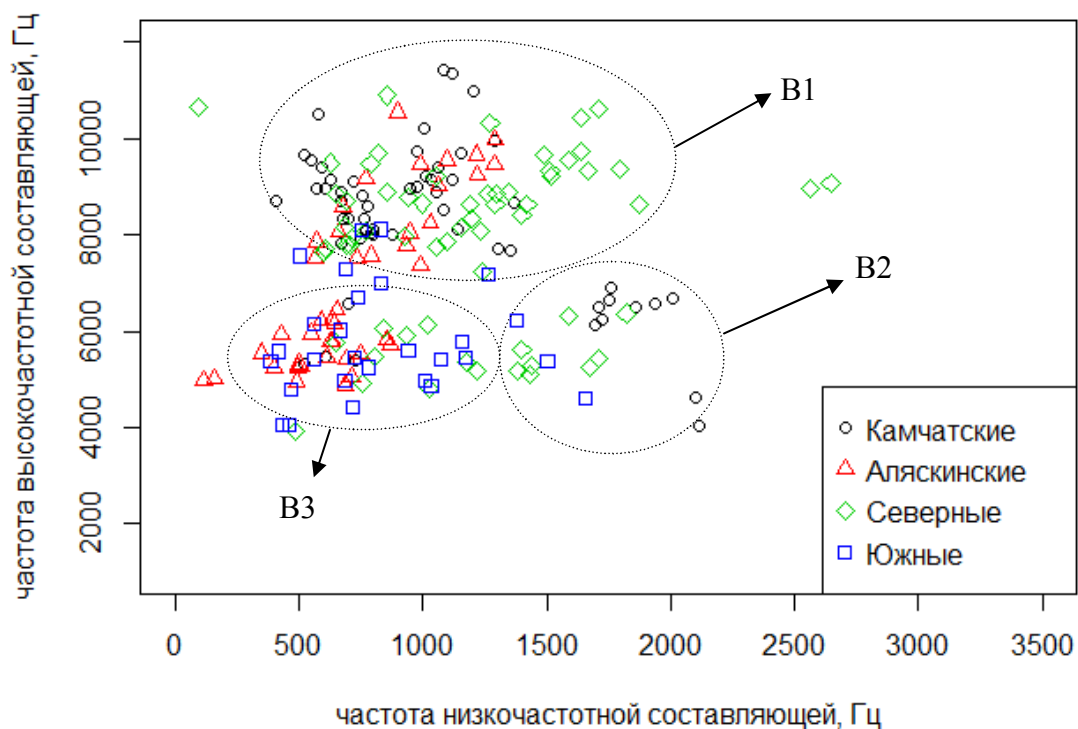


Рисунок 6. Диаграмма рассеивания бифонических криков по медиане частоты низкочастотной и высокочастотной составляющих.

На полученной диаграмме видно, что крики делятся на два кластера по частоте высокочастотной составляющей, а крики с более низкой частотой высокочастотной составляющей – еще и на два менее четких кластера по частоте низкочастотной составляющей. Два из этих кластеров соответствуют кластерам B1 и B2 камчатских бифонических криков, третий кластер мы назвали B3, он имеет более низкую частоту как высокочастотной, так и низкочастотной составляющей.

Камчатские крики, как было показано в главе 3, относятся к кластерам B1 и B2. Аляскинские крики разделились на кластеры B1 и B3. Крики северной популяции попали во все три кластера, а крики южной популяции – в основном в кластер B3, но часть криков также попала в два других кластера. Самым многочисленным и распространенным оказался кластер B1. Крики этого кластера были наиболее многочисленны во всех популяциях, кроме южной. Кластер B3 был характерен в основном для североамериканских косаток, а у камчатских косаток его следы наблюдались лишь в виде длинных «хвостов» на частоте 5-6 кГц в высокочастотной составляющей некоторых типов криков.

Наиболее вероятная причина наличия таких кластеров в репертуарах бифонических криков – общность происхождения четырех популяций. Таким

образом, по-видимому эти кластеры отражают распределение частот высокочастотной и низкочастотной составляющих, существовавших в предковой популяции. Это говорит о высокой консервативности частотных параметров бифонических криков.

Вычисленное методом динамического временного шкалирования сходство было значительно ниже среди монофонических, чем среди бифонических криков во всех популяциях (тест Манна-Уитни, камчатские: $U = 109$, $p < 0.0001$; аляскинские: $U = 89$, $p < 0.0001$; северные: $U = 98$, $p < 0.0001$) кроме южных резидентов, у которых разница была близка к значимой ($U = 338$, $p = 0.051$). Различия между популяциями внутри этих двух категорий были менее выражены (Рисунок 7).

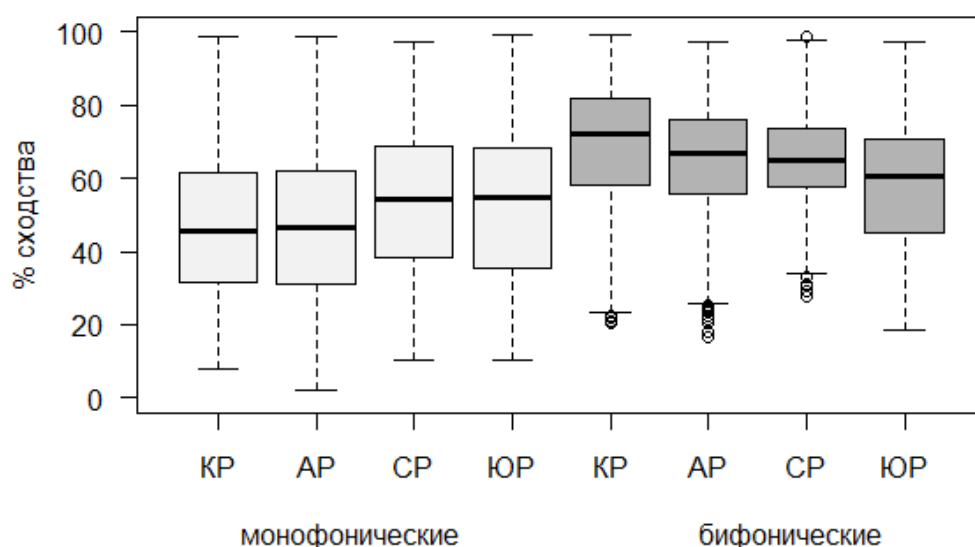


Рисунок 7. Коэффициенты сходства монофонических и бифонических криков четырех популяций (КР – камчатские резидентные, АР – аляскинские резидентные, СР – северные резидентные, ЮР – южные резидентные).

Сравнение внутри- и межпопуляционного сходства монофонических и бифонических криков для каждой пары популяций показало, что для монофонических криков различия были незначимы для всех сравнений, то есть монофонические крики одинаково разнообразны внутри и между популяциями. По этой причине мы не сравнивали межпопуляционное сходство монофонических криков в попарных сравнениях между популяциями.

Для бифонических криков внутрипопуляционное сходство было значимо выше, чем межпопуляционное для всех сравнений (тест Манна-Уитни, АР - КР $U = 2037$, $p < 0.05$; АР - СР $U = 1614$, $p < 0.0001$; СР - КР $U = 2825$, $p < 0.05$; ЮР - СР $U = 1719$, $p < 0.001$; ЮР - КР $U = 1480$, $p < 0.001$; ЮР - АР $U = 837$, $p < 0.001$).

Межпопуляционное сходство бифонических криков было наибольшим между южными и северными резидентными косатками, затем шли северные и камчатские, южные и аляскинские, аляскинские и камчатские, аляскинские и северные, южные и камчатские (Рисунок 8).

Корреляция между сходством криков и расстоянием между популяциями была незначимой. Это может объясняться несколькими причинами.

Во-первых, возможно, что эволюция криков происходит слишком быстро, чтобы на межпопуляционном уровне могли сохраниться следы общего происхождения, а все сходства могут быть результатом случайной конвергенции. Существуют данные, что у рыбацких косаток самки предпочитают самцов с наиболее отличным от их собственного диалектом (Barrett-Lennard, 2000). Такое предпочтение будет двигать половой отбор в сторону более быстрой эволюции криков, так как самцы из групп с быстро меняющимися криками будут оставлять больше потомков. В то же время необходимость сохранять маркеры принадлежности к популяции может двигать отбор в противоположную сторону, «замораживая» эволюцию отдельных характеристик криков. Например, у аляскинских косаток отдельные низкочастотные слоги являются общими для обоих акустических кланов (Yurk, 2005). У северных резидентов два из трех кланов имеют общие стереотипные свисты (Riesch et al., 2006).

Взаимодействие таких противоположных движущих сил эволюции (разнообразящей и стандартизирующей) может приводить к состоянию «максимального разнообразия в разрешенном диапазоне», где «диапазон» ограничивается необходимостью сохранять маркеры принадлежности к популяции. Подобная ситуация сходна с процессом формирования песни у самцов певчей зонотрихии (*Melospiza melodia*), который складывается из двух противоположных тенденций: к копированию и закреплению песен, сходных с

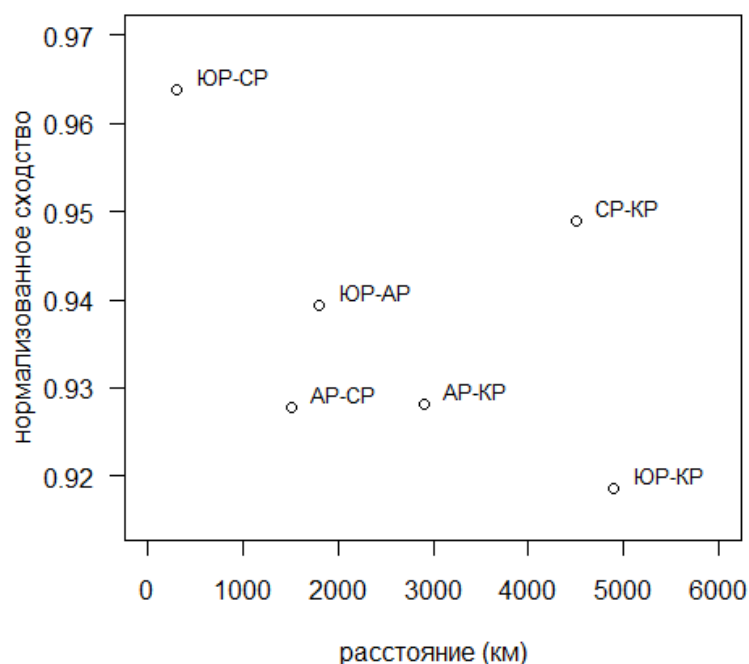


Рисунок 8. Нормализованное сходство бифонических криков и расстояние между четырьмя популяциями.

песнями соседей, и к модификации хотя бы некоторых из этих песен таким образом, чтобы сделать их более отличными от песен соседей (Nordby et al., 2007).

Такой сценарий эволюции диалектов хорошо согласуется с полученными нами результатами о том, что разнообразие криков между популяциями было близко к таковому внутри популяций, то есть, по-видимому, каждая популяция уже достигла некоторого оптимального уровня разнообразия. Более того, для монофонических криков межпопуляционное разнообразие вообще не отличалось от внутрипопуляционного, из чего можно предположить, что для монофонических криков давление стандартизирующего отбора было ниже.

Интересно, что разнообразие монофонических и бифонических криков оказалось отрицательно скоррелированным: у популяций, у которых разнообразие монофонических криков было выше, разнообразие бифонических криков было ниже, и наоборот. Хотя при наличии лишь четырех популяций трудно судить, не было ли это случайностью, но эта зависимость также оказалась связана с размером популяции: монофонические крики были более разнообразны, а бифонические крики менее разнообразны в больших популяциях. Южная резидентная популяция – самая маленькая из четырех и насчитывает всего 86 особей (Ellifrit et al., 2011); в ней наблюдалось наибольшее разнообразие бифонических и наименьшее разнообразие монофонических криков. Следующей за ней была северная популяция с 261 особью (Ellis et al., 2011), камчатская (около 650 особей; Т.В. Ивкович, неопубликованные данные) и аляскинская (более 700 особей, Matkin et al., 2013). Для человеческих языков было показано, что разнообразие фонем значимо коррелирует с размером популяции носителей языка: чем меньше размер популяции, тем меньше разнообразие фонем (Atkinson, 2011). Наши результаты показывают, что разнообразие монофонических криков следует той же закономерности, что и разнообразие фонем в языке. Возможно, эволюция монофонических криков идет по тем же стохастическим принципам, что и эволюция фонем (Labov, 2001).

Бифонические крики демонстрируют противоположную закономерность. Возможно, причина этого в том, что в больших популяциях ниже риск инбридинга, а потребность в уникальных популяционных маркерах выше, что сдвигает баланс разнообразящего и стандартизирующего давлений отбора в сторону усиления последнего. Таким образом, мы предполагаем, что эволюция как монофонических, так и бифонических криков происходит в результате

взаимодействия стохастических процессов и направленного отбора, но для бифонических криков роль отбора выше.

Альтернативное объяснение предполагает, что сходство криков между популяциями отражает их родство, но родство не связано напрямую с географической дистанцией. Косатки – очень подвижный вид, и филогеографическая структура может быть легко нарушена быстрыми перемещениями на большие расстояния. Например, генетические исследования показали, что рыбацкие косатки северной части Тихого океана более родственны североатлантическим косаткам, чем симпатрическим тихоокеанским плотоядным косаткам (Morin et al., 2010). По-видимому, история колонизации косатками северной Пацифики и формирования современных популяций была сложной и многостадийной.

Таким образом, получается, что общая структура репертуаров криков довольно сходна у разных популяций рыбацких косаток северной части Тихого океана, включая камчатскую популяцию, которая находится на расстоянии более 5000 км от североамериканских популяций. Такая общность структуры может быть результатом как культурного наследования особенностей вокальных репертуаров, так и генетической обусловленности их строения. Хотя известно, что тонкую структуру криков косатки выучивают от родителей посредством вокального обучения (Bowles et al., 1988; Ford, 1991; Deecke et al., 2000; Foote et al., 2006), более общие свойства акустического репертуара могут быть наследуемыми. Например, многие певчие птицы выучивают песню от отца или других самцов, но, несмотря на вариации, песня все же остается видоспецифической и сохраняет определенную структуру. Кроме того, помимо песни в репертуаре певчих птиц присутствуют так называемые «позывки», структура и функции которых генетически детерминированы (Marler, 2004). В вокальном репертуаре человека, помимо речи, передаваемой путем вокального обучения, есть также генетически детерминированные звуки, такие как смех. Впрочем, существует мнение, что речь тоже имеет единую структуру во всех человеческих языках (см. напр. Pinker, 1994), хотя на этот счет есть разногласия (Evans, Levinson, 2009).

Глава 6. Функциональное значение звуков косаток.

Вопрос о роли направленного отбора в эволюции диалектов связан, прежде всего, с функциями звуков, поскольку именно через функцию осуществляется взаимодействие между структурой звука и приспособленностью издающего этот звук животного. Функции отдельных типов криков косаток неизвестны, и

использование их слабо варьирует в зависимости от поведенческого контекста (Ford, 1989). Это связано, прежде всего, с тем, что большую часть времени косатки проводят под водой, что существенно снижает разрешающую способность поведенческих наблюдений. В то же время детальный анализ акустического поведения на уровне отдельных типов криков также затрудняет обнаружение значимых различий, поскольку доля определенных типов в репертуаре разных семей может различаться. В этой главе мы провели анализ функций криков косаток на уровне структурных категорий выше типа и расширили информацию о контексте путем использования данных не только о поведенческом, но и о социальном контексте.

Мы проанализировали изменчивость акустической активности камчатских косаток в зависимости от следующих параметров: типа активности (перемещение/охота/социальное поведение), числа племен в агрегации и наличия/отсутствия смешанных групп (т.е. групп, в которые входят животные из разных племен). Мы проанализировали более 32 часов записей, сделанных в 2002-2011 гг. в Авачинском заливе Камчатки в разных поведенческих и социальных контекстах.

Крики косаток делили на категории, выделенные в главе 1: низкочастотные и высокочастотные монофонические крики, категории V1 и V2 бифонических криков.

Мы использовали генерализованные линейные модели для исследования зависимости между появлением криков каждой категории и объясняющими переменными (типа активности, число племен, наличие смешанных групп). Чтобы проанализировать зависимость между количеством криков и объясняющими переменными, число криков каждой категории брали как зависимую переменную с негативным биномиальным распределением и логарифмической функцией связи с объясняющими переменными. Логарифм длительности записи, умноженной на число животных, был добавлен к модели как компенсаторная переменная (offset variable), чтобы учесть длительность записи и число кричащих животных. Зависимость доли разных категорий криков и объясняющих переменных мы анализировали с использованием пропорциональной логистической регрессии с квази-биномиальным распределением зависимой переменной.

Зависимость числа криков в минуту на животное от всех факторов и взаимодействий между ними была незначимой. Число монофонических криков значимо снижалось с увеличением числа племен ($z_{df=106} = -2,10$, $p = 0,036$), но при рассмотрении низкочастотных и высокочастотных монофонических криков по отдельности эта тенденция была значима только для низкочастотных монофонических криков ($z_{df=106} = -2,49$, $p = 0,013$).

Для числа бифонических криков (как всех вместе, так и обеих категорий В1 и В2 по отдельности) эффекты всех факторов и взаимодействий были незначимы.

При анализе доли разных категорий криков оптимальная модель для монофонических криков включала только одну объясняющую переменную – наличие смешанных групп. Доля монофонических криков в присутствии смешанных групп была значимо ниже ($t_{df=106} = -2,943$, $p = 0,004$) (Рисунок 10а).

Доля низкочастотных монофонических криков уменьшалась с возрастанием числа племен ($t_{df=103} = -2.219$, $p = 0.029$) (Рисунок 9а) и при наличии смешанных групп ($t_{df=103} = -2.161$, $p = 0.033$) (Рисунок 10б). Доля высокочастотных монофонических криков, наоборот, возрастала с возрастанием числа племен с коэффициентом 0,231 ($t_{df=106} = 2.827$, $p = 0.006$) (Рисунок 9б).

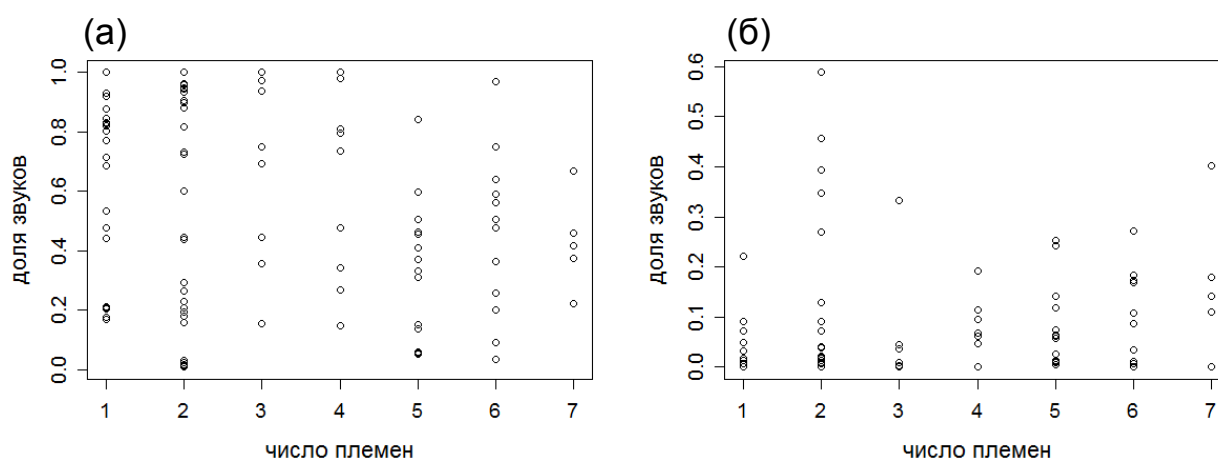


Рисунок 9. Зависимость доли монофонических криков от числа племен: (а) – низкочастотные монофонические крики, (б) – высокочастотные монофонические крики.

Доля бифонических криков категории 1 была значимо выше при наличии смешанных групп, чем при их отсутствии ($t_{df=104} = 3,419$, $p < 0,001$) (Рисунок 10в). Зависимость доли бифонических криков категории 2 от всех факторов была незначимой, хотя зависимость от наличия смешанных групп была близка к значимой ($t_{df=106} = 1,836$, $p = 0,069$). Как и у бифонических криков категории 1, доля возрастала при наличии смешанных групп (Рисунок 10г).

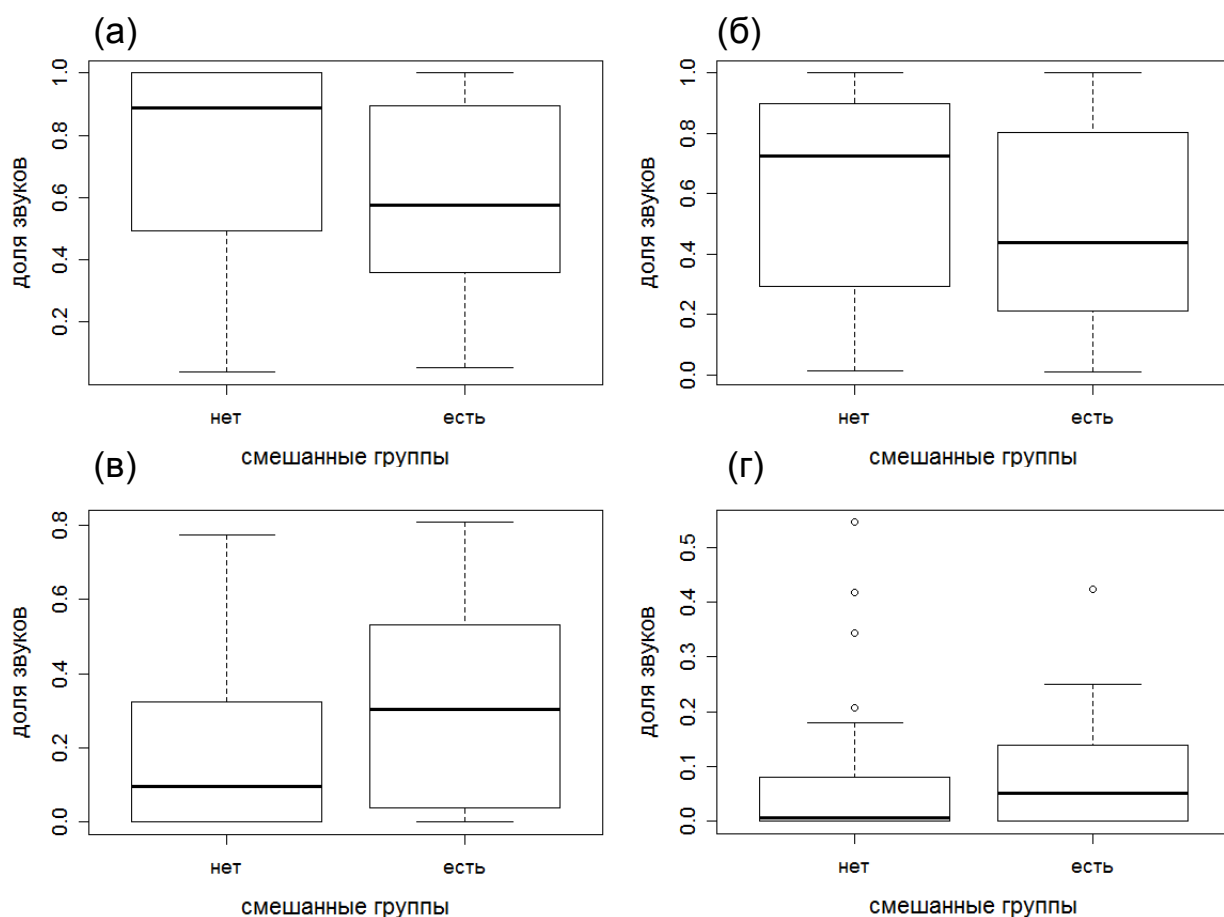


Рисунок 10. Доля криков разных категорий при отсутствии и наличии смешанных групп: (а) – все монофонические крики, (б) – низкочастотные монофонические крики, (в) – бифонические крики категории 1, (г) – бифонические крики категории 2.

Таким образом, можно отметить выраженную тенденцию к уменьшению доли низкочастотных монофонических и увеличению доли бифонических и высокочастотных монофонических криков с усложнением социального контекста: при наличии смешанных групп и, в меньшей степени, с ростом числа племен в агрегации. Высокочастотные монофонические крики демонстрируют тенденцию, обратную низкочастотным: их число возрастает с ростом числа племен. Это наблюдение согласуется с нашими выводами, сделанными на основе анализа слогов (гл. 7), о том, что многие высокочастотные монофонические крики в действительности гомологичны высокочастотной составляющей бифонических криков, то есть фактически представляют собой бифонические крики без низкочастотной составляющей. Наши результаты позволяют предположить, что в целом низкочастотные монофонические и бифонические крики играют разные роли в коммуникации косаток. По-видимому, бифонические крики имеют функцию маркеров принадлежности к племени и семье и используются для поддержания контакта между родственными особями на расстоянии. Эти крики используются чаще,

когда в акватории присутствует большое количество племен и косатки находятся в смешанных группах, состоящих из членов разных племен. В такой ситуации косатки одного племени часто оказываются в разных группах на большой дистанции друг от друга, поэтому повышается необходимость в сигналах, которые позволяли бы членам племени распознавать друг друга и поддерживать контакт на расстоянии.

Снижение роли низкочастотных монофонических криков в коммуникации при увеличении числа племен и появлении смешанных групп указывает на то, что они могут использоваться как близкодистантные внутри-групповые контактные сигналы. У наземных животных при близкодистантной коммуникации, как правило, визуальный канал преобладает над акустическим. Однако под водой видимость часто не превышает нескольких метров, поэтому возникает потребность в близкодистантных акустических сигналах. Подобные сигналы описаны для многих животных, у которых возникает необходимость поддерживать контакт в условиях ограниченной видимости, например для дельфинов-афалин (*Tursiops truncatus*) (Janik, Slater, 1998), орангутанов (*Pongo pygmaeus*) (MacKinnon, 1974), бабуинов (*Papio cynocephalus*) (Cheney et al., 1995) и красных волков (*Cuon alpinus*) (Volodin, Volodina, 2002). Контактные сигналы, предназначенные для поддержания единства группы, известны у многих приматов: полуобезьян (Macedonia, 1986), обезьян Старого света (Gautier, Gautier, 1977; Gautier, Gautier-Hion, 1988), и Нового света (Snowdon, 1989), человекообразных обезьян (Harcourt et al., 1993). Большинство контактных сигналов приматов имеет тональную структуру и относительно низкую частоту (Oda, 1996), что сближает их с низкочастотными монофоническими криками косаток.

Контактные сигналы – так называемые «позывки» - характерны также для воробьиных птиц, многие из которых вынуждены поддерживать контакт в условиях ограниченной видимости в густой листве. Позывки обеспечивают такие функции, как сигнализацию о корме, поддержание контактов между особями, синхронизация перемещений в пространстве и разрешение агрессивных и половых конфликтов (Marler, 2004). Таким образом, эти сигналы могут использоваться в большом разнообразии поведенческих контекстов, что также характерно для криков косаток.

Тип активности в большинстве случаев не оказывал существенного влияния на использование разных категорий криков. Форд (Ford, 1989) также не обнаружил прямой связи между типом активности и использованием какого-

либо конкретного типа крика. Очевидно, крики косаток не являются маркерами того или иного типа активности и имеют более сложные функции. Подводя итог, мы предлагаем следующую модель использования криков косатками. Бифонические крики используются в основном как маркеры принадлежности к семье и племени и помогают животным отслеживать положение сородичей на большой дистанции. Доля этих криков возрастает в присутствии косаток из разных племен, поскольку появляется потребность отличать сигналы особей из своего и чужих племен. Функции высокочастотных монофонических криков, видимо, близки к бифоническим. Низкочастотные монофонические крики используются как близкодистантные внутригрупповые сигналы для поддержания контакта между членами племени в условиях ограниченной видимости под водой. Различия в функциях криков разных структурных классов могут приводить к различиям в силе и направлении отбора, действующего на эти классы. Этот вывод согласуется с выдвинутой нами в предыдущей главе гипотезой о различном соотношении стохастических процессов и направленного отбора в эволюции монофонических и бифонических криков.

Глава 7. Эксперименты по проигрыванию косаткам звуков сородичей

В этой главе мы описываем проведенные нами эксперименты по проигрыванию косаткам звуков сородичей. Эксперименты проводились в Авачинском заливе Камчатки с лодки с помощью сферического пьезокерамического подводного излучателя. Для проигрывания использовались: а) записи криков того же племени, которому проигрывали крики; б) записи криков другого племени. Во время проигрывания криков и в течение 10 мин после него мы отмечали любые изменения в следующих параметрах поведения животных: направление движения, скорость движения, расстояние между животными в группе, акустическая активность. Всего мы провели 14 экспериментов (8 по проигрыванию криков того же и 6 – другого племени).

После проигрывания записей криков другого племени в трех случаях косатки изменяли направление движения в сторону лодки, а в трех других случаях изменений в направлении движения отмечено не было. Увеличение в скорости и дистанции между животными наблюдалось только в одном эксперименте.

После проигрывания записей криков того же племени в семи случаях косатки изменяли направление движения в сторону лодки, и лишь в одном случае изменений в направлении движения отмечено не было. Увеличение скорости

было отмечено в двух случаях, уменьшение скорости – в одном случае. Изменений расстояния между животными отмечено не было. Наиболее выраженные изменения в реакции на эксперименты были отмечены в акустической активности косаток. Животные сохраняли молчание после всех шести экспериментов по проигрыванию криков другого племени, даже когда они меняли направление в сторону лодки. После всех восьми экспериментов по проигрыванию криков того же племени косатки начинали кричать в ответ. Более того, они отвечали как на записи своей собственной семьи, так и на записи другой семьи того же племени.

Таким образом, мы получили экспериментальное доказательство того, что косатки могут различать крики своего и чужого диалекта и по-разному реагируют на них. Структурные отличия в криках разных диалектов зачастую настолько сильны, что способность самих косаток различать их кажется очевидной. Тем не менее, один лишь факт наличия структурных отличий не может считаться доказательством способности реципиента к различению (Deecke 2006). Например, МакКаллох с соавт. (McCulloch et al. 1999) обнаружила выраженные индивидуальные различия в структуре звуков щенков серого тюленя на острове Мэй в Шотландии, однако эксперименты показали, что самка не может различать звуки своего и чужого щенка.

Результаты наших экспериментов также позволяют сделать некоторые выводы о функциях диалектов косаток. В экспериментах косатки всегда отвечали на проигрывание записей диалекта своего племени. Такой результат подтверждает предположение Форда (Ford 1989) о том, что одной из функций стереотипных криков является поддержание контакта и координация активности внутри племени. Реакции косаток на проигрывание криков другого племени были более разнообразны: животные никогда не отвечали криками, но часто изменяли направление движения в сторону лодки. Такое разнообразие, по-видимому, отражает многообразие взаимоотношений между племенами и желание семьи в данный момент общаться с представителями другого племени.

Глава 8. Анализ звуков косаток на уровне элементарных единиц – слогов.

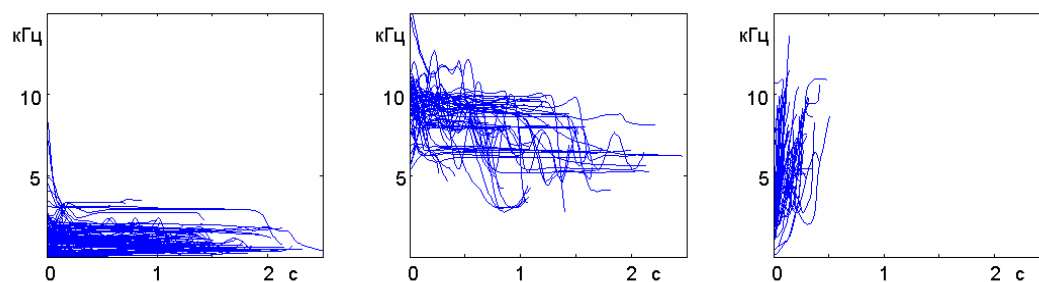
Построение структурной иерархической классификации криков косаток Камчатки показало, что нередко возникают сложности с отнесением криков к одной из категорий, если крик состоит из двух частей, одна из которых низкочастотная, а другая высокочастотная. Сложная составная структура криков косаток неоднократно отмечалась ранее, в связи с чем крики нередко

описывались в виде набора составных фрагментов – «слогов» (Ford, 1991; Yurk, 2000; Shapiro et al., 2011). В этой главе мы проанализировали структуру и разнообразие криков косаток четырех рыбоядных популяций северной части Тихого океана на уровне слогов, что позволило выявить некоторые закономерности, которые не обнаруживаются при анализе контуров целых криков. В данной главе использованы те же крики, что и в гл. 4. Для сравнения в качестве внешней группы мы взяли крики транзитных (плотоядных) косаток двух популяций, обитающих у побережья Северной Америки (канадской и аляскинской). Крики плотоядных косаток были взяты из тех же библиотек звуков, что и крики рыбоядных.

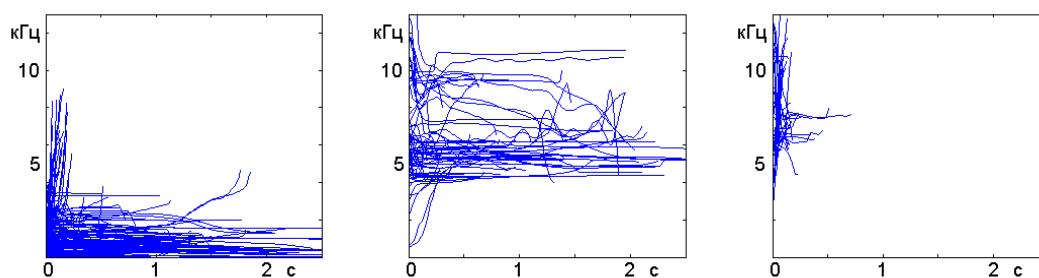
Распределение слогов по частотам оказалось довольно схоже у всех четырех рыбоядных популяций и отличалось от такового у плотоядных популяций, у которых слоги как высоко-, так и низкочастотной составляющей имели более низкую частоту. Это может объясняться как культурной консервативностью частотных характеристик слогов, так генетически наследуемой склонностью к использованию определенных частот. В любом случае, очевидно, что распределение слогов по частотам является достаточно консервативным признаком и не может быть использовано для реконструкции родства популяций. Более подходящим представляется категоризация отдельных контуров слогов с дальнейшим анализом их распределения по категориям.

При категоризации контуров слогов методом динамического временного шкалирования было обнаружено, что слоги всех четырех рыбоядных популяций на первом этапе делятся на три основные категории (Рисунок 11). Как правило, одна из этих категорий включала преимущественно низкочастотные слоги, другая – высокочастотные слоги, а третья – переходные слоги малой длительности с сильным перепадом частот. Форма низко- и высокочастотных слогов довольно разнообразна, и преобладающая форма различается у разных популяций. Например, у камчатских и аляскинских косаток преобладают нисходящие низкочастотные слоги, а у северных и южных канадских типичны как нисходящие, так и восходящие. Высокочастотные слоги аляскинских и камчатских косаток нередко имеют два плато – одно на верхнем частотном пике 8-10 кГц и другое на нижнем 5-6 кГц, а для северных и южных канадских это не характерно. В то же время переходные слоги во всех четырех популяциях довольно сходны и гораздо чаще бывают восходящими, чем нисходящими (Рисунок 11).

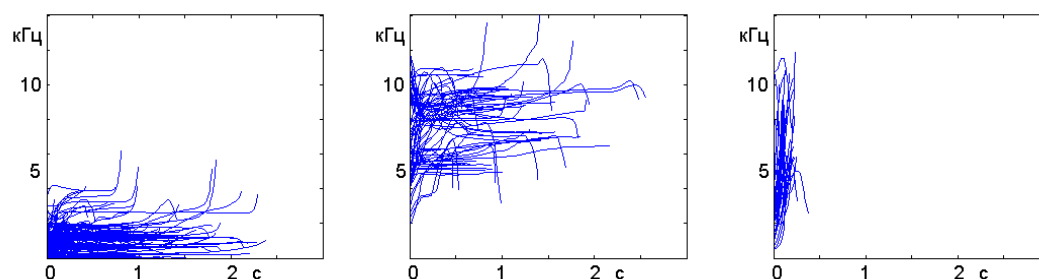
Камчатские рыбадные



Аляскинские рыбадные



Северные канадские рыбадные



Южные канадские рыбадные

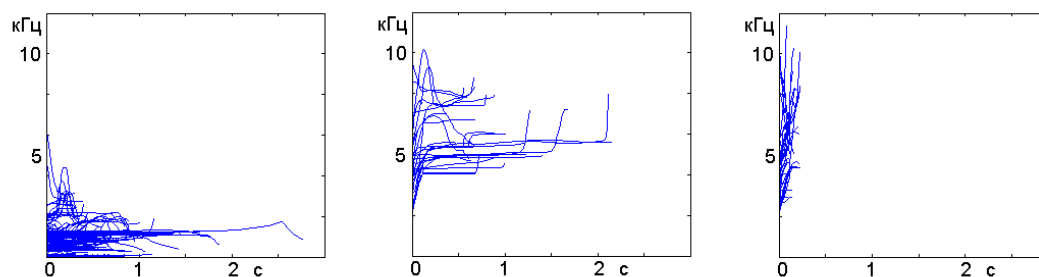


Рисунок 11. Три основные категории слогов для каждой из четырех рыбадных популяций.

При дальнейшей более дробной категоризации слогов в каждой популяции выделялось большое количество разнообразных категорий. В некоторые категории вошли только слоги одной популяции, но большинство категорий оказались смешанными и содержали слоги нескольких популяций. Число категорий слогов у плотоядных косаток (по 14 для каждой из популяций) оказалось значительно меньше, чем у рыбадных косаток (от 33 у южных резидентов до 61 у аляскинских и камчатских резидентов).

Затем мы рассчитали сходство популяций по числу общих категорий слогов. Для этого был использован коэффициент Дайса. Наибольшим оказалось сходство между аляскинскими и северными резидентами, затем между аляскинскими и камчатскими и между камчатскими и северными резидентами. Сходство между этими тремя популяциями и южными резидентами было значительно ниже. Репертуары слогов плотоядных косаток оказались сходны между собой, но сильно отличались от репертуаров рыбающих косаток (Рисунок 12).

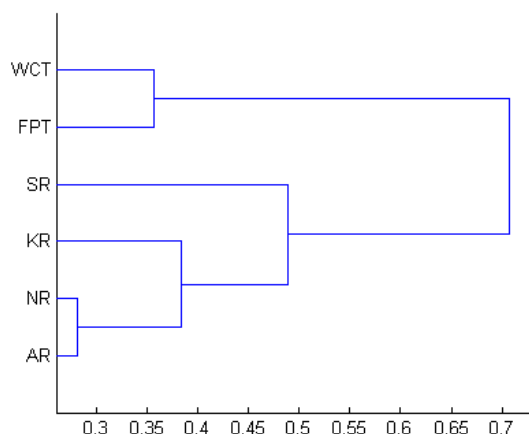


Рисунок 12. Дендрограмма сходства репертуаров слогов рыбающих и плотоядных косаток, построенная по вычисленным из коэффициентов Дайса дистанциям. KR – камчатские резиденты, AR – аляскинские резиденты, NR – северные резиденты, SR – южные резиденты, FPT – аляскинские транзитники, WCT – транзитники западного берега.

Сходство репертуаров слогов между популяциями косаток согласуется с данными о распределении фенетического признака – формы окраски седловидного пятна (Baird, Stacey, 1988; Ивкович, 2006). Бэйрд и Стаси (Baird, Stacey, 1988) показали, что различия в форме пятна среди трех рыбающих популяций были наибольшими между северными и южными резидентами и между южными и аляскинскими резидентами, а различия между северными и аляскинскими резидентами были значительно меньше. Различия между рыбающими и плотоядными косатками были еще сильнее выражены: у плотоядных косаток встречались только два типа седловидного пятна из пяти описанных для рыбающих косаток. Ивкович (2006) проанализировала вариации окраски седловидного пятна камчатских косаток и показала, что по этому признаку они ближе к аляскинским и северным резидентам, чем к южным резидентам.

Появившиеся в последние годы многочисленные генетические работы не дают ответа на вопрос о родстве четырех рыбающих популяций. Для косаток характерно очень низкое разнообразие гаплотипов контрольного региона митохондриальной ДНК (Hoelzel et al., 2002), что затрудняет использование этого маркера для реконструкции истории популяций. Например, для четырех использованных в данной работе рыбающих популяций было описано лишь два гаплотипа контрольного региона: SR – у южных резидентов, части аляскинских и камчатских косаток, NR – у северных резидентов и части

аляскинских косаток (Barrett-Lennard, 2000, Burdin et al., 2004). Использование микросателлитных маркеров показало более сильную изоляцию между северными и южными резидентами, чем между северными и аляскинскими (Barrett-Lennard, 2000), но это может быть результатом вторичного контакта; кроме того, аналогичного сравнения с камчатскими косатками не проводилось. В отсутствие достоверных генетических данных, сходство репертуаров слогов и фенетических признаков позволяет утверждать, что камчатская, аляскинская и северная резидентные популяции ближе друг к другу, чем каждая из них к южным резидентам, несмотря на то, что географическая дистанция между южными, северными и аляскинскими популяциями значительно меньше, чем между любой из этих трех и камчатской. Таким образом, мы можем сделать вывод, что сходство репертуаров слогов рыбоядных косаток не связано напрямую с географической дистанцией между популяциями. Косатки способны к передвижениям на большие расстояния, например, недавно было выяснено, что антарктические косатки регулярно совершают миграции в тропические воды на расстояния до 9000 км, как предполагают, для линьки (Durban et al., 2011). Очевидно, что расстояние в 5000 км между Северной Америкой и Камчаткой также не является для них серьезной преградой, хотя в настоящее время таких миграций они, по-видимому, не совершают. Высокая мобильность в сочетании с высокой социальной избирательностью (косатки обычно вступают в социальный контакт только с членами своего сообщества) могут служить предпосылками сложной нелинейной популяционной структуры, при которой географически близкие популяции могут оказаться филогенетически более далекими, чем географически удаленные. Типичный пример представляют симпатрические рыбоядные и плотоядные популяции, которые обитают в одной акватории, но репродуктивно изолированы и демонстрируют такой высокий уровень генетической, морфологической, экологической и поведенческой дифференциации, что некоторые авторы предлагают считать их разными видами (Morin et al. 2010). Тот же эффект может являться причиной различий между южными резидентами и другими рыбоядными популяциями северной части Тихого океана.

Глава 9. Микроэволюция диалектов на меж- и внутрисемейном уровне

Для косаток общепринятой является гипотеза, что репертуар криков передается только «по вертикали» от матери к детенышу, а постепенное изменение диалектов происходит из-за накопления случайных ошибок,

возникающих при копировании криков (Ford, 1991; Miller, Bain, 2000). Таким образом, согласно этой гипотезе, чем ближе родство двух племен и чем меньше времени прошло с момента их разделения, тем больше сходство их диалектов (Ford, 1991). Однако реальная картина эволюции диалектов, по-видимому, гораздо сложнее. Во-первых, некоторые наблюдения позволяют предположить, что у косаток возможен и «горизонтальный» перенос некоторых особенностей криков – между взрослыми животными (Deecke et al., 2000; Филатова с соавт., 2010). Во-вторых, разные типы криков одного и того же диалекта могут эволюционировать с разной скоростью (Deecke et al., 2000). В третьих, возможно, что эволюция структуры криков происходит не только посредством накопления случайных ошибок, но также может находиться под давлением отбора и подчиняться некоторым правилам, определяющим принципы изменения криков. В этой главе мы провели анализ репертуаров групп камчатских косаток на межсемейном и внутрисемейном уровне, чтобы выяснить, какие механизмы помимо вертикальной передачи и равномерного накопления случайных ошибок могут играть роль в эволюции диалектов.

Идея анализа на межсемейном уровне состоит в том, что если диалекты меняются только посредством накопления случайных ошибок, то изменения должны накапливаться в криках с приблизительно постоянной скоростью, аналогично модели «молекулярных часов» в генетической эволюции. В таком случае все крики в репертуарах более родственных групп будут более сходными, чем в репертуарах менее родственных. Следовательно, поскольку сходство всех типов криков должно коррелировать с родством групп, то очевидным образом сходство разных типов криков между группами должно коррелировать друг с другом.

Компьютерная модель случайной эволюции

Для начала мы решили протестировать саму эту предпосылку, чтобы выяснить, действительно ли при случайном равномерном накоплении ошибок сходство криков всегда будет коррелировать с родством, и какие параметры будут влиять на эту корреляцию. Для этого была построена простейшая модель в пакете программ MATLAB, симулирующая равномерную случайную эволюцию гипотетического параметра крика в трех группах. Параметр в каждой группе изменялся в соответствии с формулой одномерного случайного блуждания (one-dimensional random walk):

$$S_n = \sum_{j=1}^n Z_j$$

где S_n – значение параметра в момент времени n , Z – случайная величина (в нашей модели эта величина случайным образом выбиралась из нормального распределения со средним значением 0 и стандартным отклонением 0.5). На выходе модель оценивала вероятность того, что параметр будет более схожим у более родственных групп. Эта вероятность зависела, в первую очередь, от того, как давно разошлись две более родственные группы. Вся эволюция занимала 100 шагов; в момент старта параметр у всех трех групп был одинаков (равен 0). До определенного момента первая группа эволюционировала независимо, а вторая и третья – вместе, то есть на этой стадии они относились к общей предковой группе. Затем вторая и третья группы разделялись, и все три группы начинали эволюционировать независимо.

Если от начала эволюции до разделения групп проходило 25 шагов, а оставшиеся 75 шагов все три группы эволюционировали независимо, то вероятность того, что параметр будет более сходным в более родственных группах, составляла около 0.39. С ростом продолжительности первого и уменьшением продолжительности второго этапа эта вероятность увеличивалась. Если параметр изменялся не неограниченно, а в каких-то пределах (например, в диапазоне (-3;3)), то эта вероятность была ниже. Для первого случая (соотношение шагов 25:75) вероятность не превышала случайной величины (0.33). С ростом продолжительности первого и уменьшением продолжительности второго этапа эта вероятность увеличивалась, но всегда была меньше, чем соответствующая вероятность в модели с неограниченным изменением параметра.

Таким образом, параметры крика более родственных семей оказываются более схожими с вероятностью выше случайной, но даже у недавно разошедшихся семей сохраняется вероятность, что параметры их криков случайно окажутся более сходными с параметрами криков менее родственных семей, и эта вероятность растет при ограничении вариабельности крика.

Анализ сходства криков на межсемейном уровне

На следующем этапе мы сравнили сходство параметров трех типов криков (K1, K5 и K7) в четырнадцати семьях косаток Авачинского залива. Мы разбивали эти крики на слоги по методике, описанной в гл. 7, и сравнивали сходство контуров гомологичных слогов между семьями методом динамического временного шкалирования.

Чтобы идентифицировать гомологичные слоги в криках косаток, мы применяли те же критерии, которые используются для определения гомологий

в морфологических признаках (Brooks, McLennan, 1991): сходство относительного расположения, сходство структуры и непрерывность промежуточных форм. В поведенческих сравнениях, «расположение» может быть определено как временная позиция движения или крика в последовательности (Tinbergen, 1959). Таким образом, согласно этому критерию, слоги, имеющие сходную структуру и находящиеся в одинаковой позиции в разных подтипах криков, могут считаться гомологичными.

Все семьи, крики которых были использованы для анализа, относились к разным племенам, кроме четырех: семьи Арфы и Чижа относились к одному племени AV165, и семьи AV2 и Винни относились к одному племени AV2.

Всего было проанализировано сходство 10 слогов (один слог K1, пять слогов K5, четыре слога K7). В результате анализа для каждого слога была составлена матрица дистанций между семьями. Затем мы сравнили эти матрицы сходства слогов криков K1, K5 и K7 между собой с помощью теста Мантеля, чтобы выявить, сходство каких слогов между семьями коррелирует друг с другом.

Мы обнаружили, что в большинстве случаев корреляции были незначимыми, то есть паттерны сходства между семьями различались для разных слогов. Это свидетельствует, в первую очередь, о независимой эволюции слогов даже в пределах одного типа крика. Если бы крик эволюционировал как единое целое, то все его элементы имели бы похожий паттерн сходства между семьями.

Результаты нашего анализа противоречат гипотезе о том, что эволюция параметров криков косаток происходит за счет равномерного накопления случайных ошибок, возникающих при копировании. Сравнение сходства различных параметров криков между семьями выявило лишь незначительное число корреляций, тогда как в случае равномерной случайной эволюции сходство большинства криков должно соответствовать степени родства семей и, соответственно, коррелировать между собой.

Возможно несколько объяснений этого феномена. Во-первых, низкий уровень корреляции разных параметров может быть связан с наличием некоторых ограничений на вариации в структуре крика, связанных с наличием направленного отбора на определенные параметры крика. Если некоторые слоги могут варьировать только в каких-то рамках, то, как показали результаты нашего моделирования (см. выше), вероятность соответствия сходства криков родству групп снижается. Это происходит потому, что дивергирующие крики в определенный момент достигают максимума различий, и дальше различие между ними может лишь уменьшаться.

Эта ситуация аналогична «мутационному насыщению» в генетической эволюции, когда множественные изменения в определенной позиции маскируют исходный филогенетический сигнал (Delsuc et al., 2005). Это происходит потому, что вариабельность в последовательности нуклеотидов ограничивается структурой ДНК: существует лишь четыре типа нуклеотидов и четыре возможных типа мутаций (транзиции, трансверзии, вставки и делеции). Мутационное насыщение ведет к гомоплазии, то есть конвергенции свойств в неродственных таксонах; это явление было описано не только в генетике, но также и в морфологии (e.g. Alvarez et al., 1999; Mueller et al., 2004). Вполне возможно, что сходный процесс может иметь место и в культурной эволюции диалектов косаток, и его результатом также будет потеря филогенетического сигнала.

Что может ограничивать структуру криков? Причиной этого может быть потребность групп косаток сохранять маркеры принадлежности к определенному клану и популяции. Клань состоит из племен со сходными диалектами которые, как считается, имеют общее происхождение по материнской линии (Ford, 1991). У рыбоядных косаток спаривание чаще происходит между, чем внутри кланов, что, по-видимому, является механизмом предотвращения инбридинга (Barrett-Lennard, 2000). В таком случае наличие в криках маркеров принадлежности к клану представляется весьма вероятным.

Маркеры принадлежности к популяции также могут ограничивать структуру криков. У косаток спаривания между животными из разных популяций не происходит, даже если ареал их обитания существенно перекрывается, как, например, у северных и южных канадских резидентных популяций (Barrett-Lennard, 2000). В этом случае, возможно, для распознавания особей своей популяции также могут использоваться акустические маркеры. Показанное нами в главах 3 и 4 наличие структурных классов может являться одним из таких маркеров, так как в репертуарах популяций различные структурные классы представлены в разной степени. Наличие структурных классов будет ограничивать возможные изменения криков, удерживая параметры крика от выхода за пределы своего класса, что и может служить причиной наблюдаемого нами низкого уровня корреляции сходства криков между семьями.

Вокальные маркеры, передаваемые посредством социального обучения, могут снижать поток генов между популяциями в случае, если животные предпочитают спариваться с особями, обладающими маркерами той же

популяции. Например, в двух популяциях болотной зонотрихии (*Melospiza georgiana*) была обнаружена корреляция между слогами песен и частотой аллелей (Balaban, 1988). Очевидно, в этом случае более быстрая культурная дивергенция предшествует генетической дивергенции и облегчает ее. Преимуществом возникающей в результате этого культурной репродуктивной изоляции может быть выбор партнера, более приспособленного к местным условиям (Balaban, 1988).

Функции криков также могут накладывать ограничения на их структуру. Как было показано в главе 5, разные структурные категории криков камчатских косаток используются в разной степени в зависимости от социального контекста: низкочастотные монофонические крики используются в меньшей, а бифонические и высокочастотные монофонические крики – в большей степени в условиях более сложного социального контекста. В этом случае диапазон возможных частотных изменений монофонических криков будет ограничен, поскольку слишком сильные изменения в частоте приведут к тому, что крик окажется в другой структурной категории, имеющей иное функциональное значение.

Другой причиной низкого уровня корреляции между семьями может быть то, что разные крики и даже разные слоги одного и того же крика могут меняться с разной скоростью. Косвенным доказательством того, что это действительно происходит, могут быть слоги криков типа К5 двух семей одного племени – Арфы и Чижа. Крики косаток из семей Чижа и Арфы очень сходны, и на большинстве дендрограмм эти семьи кластеризуются вместе. Но контура второго слога низкочастотной составляющей криков типа К5 демонстрируют стабильные различия между этими двумя семьями: у семьи Чижа это сильно модулированные нисходящие крики, а у семьи Арфы – слабо модулированные. Очевидно, в этом случае изменение данного слога происходит быстрее, чем большинства других слогов в криках этих семей.

Сходные феномены были обнаружены в различных эволюционирующих системах от ДНК до языков человека. Например, в некоторых регионах ДНК, таких как контрольный регион митохондриальной ДНК, мутации не происходят равномерно среди всех нуклеотидов, а есть определенные гипер-вариабельные локусы. Причиной этого считают тот факт, что более медленно мутирующие регионы находятся под давлением естественного отбора, так как имеют какое-то функциональное значение. Большая частота мутаций в вариабельных регионах делает их более подверженными мутационному насыщению и гомоплазии.

Наличие стабильных и переменных элементов было также показано для песен птиц (Price, Lanyon, 2002). Для языков человека Пагел с соавт. (Pagel et al., 2007) показал, что часто используемые слова изменяются с меньшей скоростью, чем редко используемые слова. Разные типы криков косаток, как и слова человеческих языков, используются с разной частотой (Ford, 1989) и, по-видимому, имеют разные функции (Miller, 2002; Филатова с соавт., 2013), что может служить причиной различий в скорости их изменения.

Альтернативное объяснение результатов нашего анализа может быть связано с наличием горизонтальной культурной передачи криков между семьями. Для того, чтобы протестировать возможность такой передачи, мы проанализировали распространенность двух типов – K4 и K10 – среди исследуемых 14 семей косаток Авачинского залива. Эти типы криков были выбраны потому, что они встречаются не у всех семей, но и не уникальны для какой-то одной семьи. Мы выделили две группировки семей, одна из которых имеет в своем репертуаре крик типа K4, но не имеет крика типа K10, а вторая, напротив, имеет крик типа K10, но не имеет K4. В каждую из них вошло по шесть семей, и лишь одна семья (Капли) имела в своем репертуаре и крик типа K4, и крик типа K10. Конечно, это можно объяснить тем, что изначально оба типа встречались в диалектах всех семей, а затем у части семей исчез из репертуара тип K10, а у других – K4, и только у семьи Капли сохранились оба типа, однако такая схема представляется маловероятной.

Похожую картину, наводящую на мысль о высокой вероятности горизонтального переноса, можно наблюдать и в распределении типов криков между племенами косаток северной канадской популяции. Тип крика N18 встречается в репертуаре только двух племен – В и С (Ford, 1991). Однако на дендрограмме акустического сходства эти племена оказываются в разных кластерах. Таким образом, крик типа N18 либо появился у одного из этих племен и был заимствован другим, либо присутствовал у предковой группы всего кластера, но потом исчез у племен I1, H и D, и сохранился только у племен В и С, однако первый сценарий представляется более вероятным.

Наличие разных подтипов одного и того же типа у одной семьи также говорит в пользу наличия горизонтального переноса между семьями. Например, семья Пирата имеет два подтипа типа K5. Чаще всего используется подтип 1, подтип 2 встречается более редко. Интересно, что по контуру третьего (наиболее длинного) слога низкочастотной составляющей второй подтип очень похож на крик K5 семьи Капли, и на дендрограмме сходства они кластеризуются вместе.

По-видимому, здесь можно говорить о заимствовании семьей Пирата структуры этого слога у семьи Капли.

Вообще, горизонтальный перенос достаточно обычен в сигнальных системах, передаваемых путем социального обучения. Он широко распространен в песнях певчих птиц (Catchpole, Slater, 1995; Brainard, Doupe, 2002) и языках человека (Wang, Minett, 2005), и является основным способом передачи в песнях горбатых китов (Payne, Payne, 1985), так как самцы не заботятся о потомстве, и детеныш может услышать песню своего отца лишь случайно. Более того, Энkvист с соавт. (Enquist et al., 2010) показал, что выучивание навыка от одного родителя лишь в редких случаях будет приводить к стабильной культурной традиции, так что, по-видимому, горизонтальная передача должна играть некоторую роль в формировании почти любой культурной традиции, включая вокальные диалекты косаток.

Сходство криков на внутрисемейном уровне

Сравнение криков на внутрисемейном уровне показало, что в некоторых типах криков структура и положение части слогов может быть одинаковым, а другие слоги могут несколько модифицироваться. В некоторых случаях происходит существенное укорачивание одного из слогов (Рисунок 13).

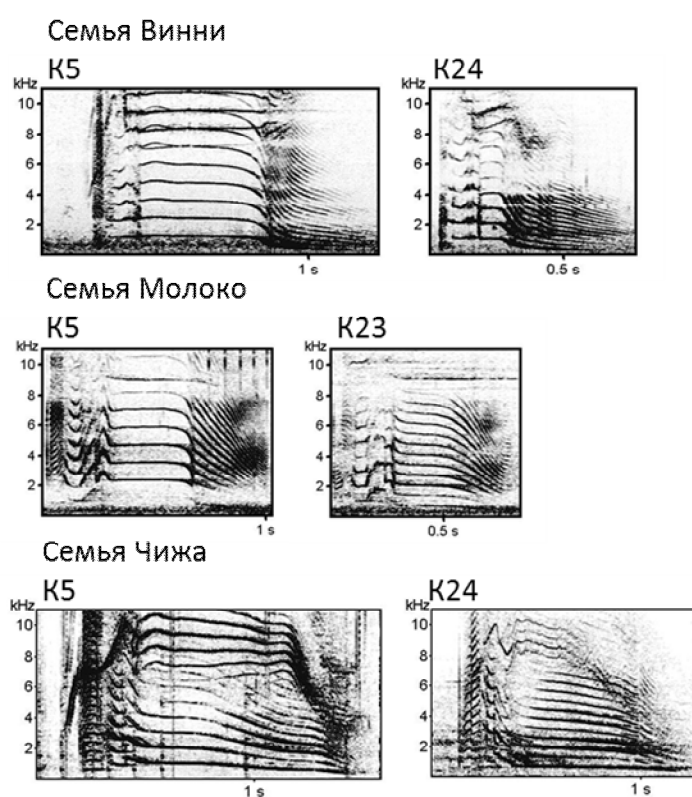


Рисунок 13. Крики типов K5 и K23/K 24 семей Винни, Молоко и Чижа. Видно, что крики типов K23/24 получены из криков типа K5 путем укорочения основного слога.

Получившиеся в результате таких модификаций крики структурно являются криками другого типа. По-видимому, это один из путей образования новых типов криков в диалектах косаток. Такой путь аналогичен принципу наименьших усилий в эволюции человеческой речи: мы говорим так быстро и так неразборчиво, насколько это возможно, балансируя на рубеже, за которым усилия, затрачиваемые на повторение сказанного по просьбе не расслышавшего реципиента, будут превышать сэкономленную энергию (Bloomfield, 1933).

В человеческой речи этот принцип, приводящий к постоянному укорачиванию слов, уравнивается «слипанием» нескольких слов в одно путем добавления приставок, суффиксов и прочих флексий. Таким образом формируется «лингвистический цикл» эволюции из синтетических агглютинативных языков во флективные, которые затем переходят в аналитические языки, развивающиеся далее в изолирующие, возвращающиеся со временем в агглютинативные (см. напр. Van Gelderen, 2011).

В диалектах косаток, как мы показали в гл. 7, также может наблюдаться присоединение отдельных криков в качестве слога к другим крикам. В диалектах других популяций это явление бывает развито еще в большей степени: например, в репертуаре норвежских косаток описаны «составные» крики, которые формируются из комбинирующихся слогов (Strager, 1995; Shapiro et al., 2011). «Составным» криком можно считать и сочетание криков типа N7 и N8 в репертуаре северных рыбацких косаток, так как они практически всегда издаются последовательно (Ford, 1991). Как и человеческие языки (например, см. деление на аналитические и синтетические языки), диалекты косаток могут находиться на разных стадиях процесса редукции/слияния слогов, что может определять высокое разнообразие и уникальность репертуаров разных популяций.

Таким образом, основным способом эволюции криков на внутрисемейном уровне оказывается изменение отдельных слогов при сохранении общей структуры крика. Это наблюдение согласуется со сделанным ранее в этой главе выводом о том, что разные слоги одного и того же крика могут изменяться во времени с разной скоростью. Очевидно, модификация отдельных слогов криков косаток, подобно фонетическим изменениям в языках человека, являются первым шагом в эволюции диалектов, происходящим наиболее быстро и задающим направление последующих изменений в структуре криков.

Глава 10. Заключение

Проведенный нами анализ позволил выявить основные механизмы эволюции диалектов косаток, формирующие разнообразие репертуара на разных уровнях внутри- и межпопуляционной структуры.

Во-первых, мы обнаружили, что изменчивость структуры криков ограничена, причем ограничения эти проявляются в разной степени в репертуарах социальных единиц разного уровня (т.е. семьях, кланах, популяциях) и в разных категориях криков (монофонических и бифонических). В целом

изменчивость структуры бифонических криков ограничена больше, чем монофонических, во всех популяциях. Это выражается, во-первых, в распределении обобщенных контуров криков (т.е. контуров, отражающих соотношение частоты в начале, середине и конце крика) между популяциями, и во-вторых в преобладании бифонических криков разных классов (различающихся между собой частотами верхней и нижней составляющих) в разных популяциях.

В целом преобладающие частоты бифонических криков всех рыбадных популяций схожи. Напротив, плотоядные популяции по преобладающим частотам криков сильно отличаются от рыбадных, в том числе от тех, которые обитают с ними в одних и тех же районах (например, канадские рыбадные и плотоядные косатки). По-видимому, преобладающая частота – очень консервативный признак, он очень медленно меняется со временем. Возможно, с этим связан и тот факт, что географически удаленная камчатская популяция по структуре криков не является «внешней группой» по отношению к североамериканским рыбадным популяциям; напротив, уровень различий между всеми четырьмя популяциями довольно близок.

Различия в преобладающих частотах криков рыбадных и плотоядных косаток может быть связано с различиями в их образе жизни. Возможно, более низкие частоты криков плотоядных косаток являются адаптацией к распространению на большие расстояния, так как высокочастотные крики в воде затухают быстрее. Плотоядные косатки малочисленны, редко кричат и ходят небольшими группами, поэтому необходимость в дальнедистантном обнаружении сородичей у них может быть больше, чем у постоянно кричащих резидентов.

Возможно также, что различия в преобладающих частотах криков рыбадных и плотоядных косаток никак не связаны с экологией и являются результатом культурного дрейфа, возникшего в условиях полной социальной изоляции между популяциями разных экотипов. С другой стороны, сами косатки могут использовать эти различия для идентификации особей своего и чужого экотипа, так как в воде крики являются единственным дальнедистантным маркером, распространяющимся на достаточно большие расстояния. Способность идентифицировать животных чужого экотипа и избегать контакта с ними достаточно важна для косаток, так как рыбадные и плотоядные особи имеют специфические экологические адаптации – от социальной структуры до размеров челюстей (Ford, 2002; Krahn et al., 2004), и,

следовательно, гибридные особи с промежуточными параметрами будут менее приспособлены к охоте как на рыбу, так и на морских млекопитающих.

Обнаруженное нами ограничение структуры криков (при отсутствии физических ограничений) говорит о том, что на крики действует какой-то фактор отбора, стабилизирующий их структуру и не позволяющий выходить за определенные пределы допустимой изменчивости. Таким фактором отбора может быть необходимость сохранять характерные для своего экотипа параметры криков. Хотя диалекты наследуются не генетически, а социально, в основе их формирования должны лежать генетические механизмы предрасположенности к тому или иному типу обучения. Механизм ограничения варибельности структуры криков может быть следующим: происходит генетический отбор особей, склонных вычленять какие-то общие параметры в криках своей популяции (популяционные маркеры) и сохранять эти параметры в своих криках. Если появляется мутантная особь, склонная слишком сильно варьировать крики, выходя за пределы популяционного шаблона, то другие животные будут избегать спаривания с ней и ее репродуктивный успех будет низок.

Стабилизирующему отбору на популяционный шаблон противостоит обратный процесс – стремление животных варьировать крики. Это происходит потому, что для предотвращения инбридинга самка выбирает самца с диалектом, наименее похожим на ее собственный (Barrett-Lennard, 2000). Подобные предпочтения будут двигать генетический отбор в сторону животных, в большей степени склонных варьировать крики (так как самцы таких линий будут иметь репродуктивное преимущество).

Баланс этих двух сил – стандартизирующей и разнообразящей – в эволюции бифонических криков меняется в зависимости от размера популяции. Мы обнаружили, что в маленьких популяциях бифонические крики были более разнообразны, чем в больших. Мы предполагаем, что в больших популяциях особям сложнее запомнить диалекты всех членов популяции, чтобы отличать их от «чужаков», поэтому потребность в популяционных маркерах выше, и крики более стандартизированы.

На монофонические крики такой отбор влияет в меньшей степени, поскольку они предназначены для близкодистантной коммуникации и не играют существенной роли в распознавании диалекта кричащей особи на расстоянии. В исследованных нами выборках монофонические крики были более разнообразны в больших популяциях. Возможно, тут наблюдается тот же

эффект, который был показан для фонем в человеческих языках: разнообразие фонем коррелирует с числом носителей языка (Atkinson, 2011).

В то же время, монофонические крики всех четырех популяций распадаются на две основные категории: низкочастотные и высокочастотные, хотя граница между этими категориями у разных популяций лежит на разной частоте. На примере камчатской популяции мы показали, что эти категории имеют разное функциональное значение: высокочастотные монофонические крики используются в контекстах, сходных с бифоническими, а низкочастотные – в противоположных. В связи с этим на обе категории может влиять отбор, направленный на сохранение различий по частоте, так как если в ходе культурной эволюции крики выйдут за пределы своего диапазона, то они перейдут в другой функциональный класс.

Взаимодействие разнообразящей и стабилизирующей сил пускает эволюцию криков по пути достижения максимального разнообразия внутри разрешенного диапазона. Этим можно объяснить другой обнаруженный нами феномен: различия в степени сходства криков разных типов между одними и теми же племенами. Ограничение варибельности криков в некотором диапазоне вкупе со стремлением максимально варьировать их внутри этого диапазона будут быстро приводить к культурному «мутационному насыщению», то есть крики родственных семей после их расхождения будут быстро достигать максимума различий и дальше их различия могут только уменьшаться. Таким образом, на межсемейном масштабе сходство криков одного типа оказывается филогенетически незначимым признаком.

Тем не менее, вполне вероятно, что в криках есть какие-то более консервативные признаки, которые можно будет выявить и использовать в дальнейшем для определения родства. Мы обнаружили, что по крайней мере в некоторых криках разные слоги меняются с разной скоростью: одни более изменчивы, другие более консервативны. Возможно, это связано с их функциональными различиями: консервативные слоги играют роль популяционных маркеров, а изменчивые – выполняют функцию различения между близкими матрилиниями внутри популяции.

Феномен различия в степени сходства криков разных типов между одними и теми же племенами также можно объяснить наличием горизонтального переноса. Действительно, проведенный нами анализ продемонстрировал наличие межплеменных заимствований криков. Горизонтальный перенос особенностей криков между семьями внутри племени предполагался и ранее (Deecke et al., 2000), но перенос между племенами показан нами впервые.

Таким образом, эволюция диалектов происходит на нескольких структурных уровнях – на уровне слогов, на уровне типов криков и на уровне классов криков. Эволюция на уровне слогов происходит быстрее всего, но скорость изменения разных слогов может различаться. Более глобальные различия в строении типов криков, в частности, разный состав слогов, характерны для диалектов разных племен. В некоторых случаях такие различия формируются путем глубокой структурной модификации одного из слогов при сохранении формы остальных. В то же время частотные характеристики классов криков остаются неизменными в пределах популяции и до определенной степени даже между популяциями одного экотипа. Эволюция криков подвержена воздействию отбора, а наблюдаемое разнообразие диалектов рыбоядных косаток является результатом взаимодействия двух сил – разнообразящей и стабилизирующей, соотношение которых зависит как от параметров популяции, так и от особенностей самих криков.

Выводы

1. Эволюция диалектов косаток не является нейтральной. Она происходит под давлением отбора, направленного в две противоположные стороны. Стабилизирующий отбор обусловлен различными функциями структурных категорий криков и необходим для сохранения популяционных маркеров. Противоположный ему отбор на разнообразие является следствием полового отбора особей с отличающимся диалектом.
2. Баланс этих сил в эволюции криков меняется в зависимости от размера популяции. В больших популяциях влияние стабилизирующего отбора на бифонические крики увеличивается.
3. Баланс этих сил в эволюции криков также меняется в зависимости от их особенностей. Стабилизирующий отбор в большей степени влияет на бифонические крики, так как они предназначены для распознавания особей на расстоянии.
4. Существенную роль в эволюции диалектов играет горизонтальный перенос особенностей и типов криков между семьями и племенами.
5. Эволюция диалектов с разной скоростью идет на нескольких структурных уровнях – на уровне слогов, на уровне типов криков и на уровне классов криков. Это позволяет различать степень сходства криков на разных уровнях внутри- и межпопуляционной структуры.
6. Уровень сходства криков между популяциями рыбоядных косаток не связан с географической дистанцией между ними.

7. Крики плотоядных косаток существенно отличаются от криков рыбоядных. Различия между симпатрическими популяциями разных экотипов значительно сильнее, чем между аллопатрическими популяциями одного экотипа.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Филатова О.А., Бурдин А.М., Хойт Э., Сато Х. 2004. Каталог дискретных типов звуков, издаваемых резидентными косатками (*Orcinus orca*) Авачинского залива п-ова Камчатка. **Зоологический журнал** 83(9): 1169-1180.
2. Tarasyan K.K., Filatova O.A., Burdin A.M., Hoyt E., Sato H. 2005. Keys for the status of killer whales in Eastern Kamchatka, Russia: foraging ecology and acoustic behaviour. **Biosphere Conservation** 6(2): 73-83.
3. Filatova O.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Hoyt E. 2006. Using a mobile hydrophone stereo system for real-time acoustic localization of killer whales (*Orcinus orca*). **Applied Acoustics** 67(11-12): 1243-1248.
4. Филатова О.А., Шулежко Т.С. 2006. Акустическая коммуникация зубатых китов. **Успехи современной биологии** 126(3): 297-304.
5. Burdin A., Hoyt E., Sato H., Filatova O. 2006. The Killer Whales of Eastern Kamchatka. ISBN: 0-9785436-2-9. 157 pp.
6. Filatova O.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Hoyt E. 2007. The structure of the discrete call repertoire of killer whales *Orcinus orca* from Southeast Kamchatka. **Bioacoustics** 16(3): 261-280.
7. Filatova O.A., Fedutin I.D., Ivkovich T.V., Nagaylik M.M., Burdin A.M., Hoyt E. 2009. The function of multi-pod aggregations of fish-eating killer whales (*Orcinus orca*) in Kamchatka, Far East Russia. **Journal of Ethology** 27(3): 333-341.
8. Filatova O.A., Fedutin I.D., Nagaylik M.M., Burdin A.M., Hoyt E. 2009. Usage of monophonic and biphonic calls by free-ranging resident killer whales (*Orcinus orca*) in Kamchatka, Russian Far East. **Acta ethologica** 12 (1): 37-44.
9. Филатова О.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М., Хойт Э. 2009. Подходы к классификации вокальных репертуаров на примере бифонических стереотипных звуков рыбоядных косаток (*Orcinus orca*) Юго-Восточной Камчатки. **Зоологический журнал** 88(9): 1127-1136.
10. Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э. 2009. Морские млекопитающие России. Киров : Кировс. обл. тип., 208 с. ISBN: 978-5-88186-850-5.
11. Ivkovich T.V., Filatova O.A., Burdin A.M., Sato H., Hoyt E. 2010. The social organization of resident-type killer whales (*Orcinus orca*) in Avacha Gulf,

- Northwest Pacific, as revealed through association patterns and acoustic similarity. **Mammalian Biology** 75: 198-210.
12. *Yurk H., Filatova O.A., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G., Brittain M.* 2010. Sequential habitat use by two resident killer whale (*Orcinus orca*) clans in Resurrection Bay, Alaska, as determined by remote acoustic monitoring. **Aquatic Mammals** 36(1): 67-78.
 13. *Нагайлик М.М., Филатова О.А., Ивкович Т.В., Бурдин А.М., Хойт Э.* 2010. Использование пространства косатками (*Orcinus orca*) в акватории Авачинского залива полуострова Камчатки. **Зоологический журнал** 89(4): 484-494.
 14. *Лазарева Е.М., Филатова О.А., Ивкович Т.В., Бурдин А.М., Хойт Э.* 2010. Параметры эхолокационных серий косаток (*Orcinus orca*) при различных формах активности. **Зоологический журнал** 89(5): 625-631.
 15. *Филатова О.А., Бурдин А.М., Хойт Э.* 2010. “Горизонтальный” перенос вокальных традиций в диалектах косаток (*Orcinus orca*). **Зоологический журнал** 89(11): 1-8.
 16. *Filatova O.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Hoyt E.* 2011. Responses of Kamchatkan fish-eating killer whales to playbacks of conspecific calls. **Marine Mammal Science** 27(2): E26–E42.
 17. *Rehn, N., Filatova, O.A., Durban, J.W., Foote, A.D.* 2011. Cross-cultural, cross-ecotype production of a killer whale 'excitement' call suggests universality. **Naturwissenschaften** 98:1–6.
 18. *Filatova O.A., Deecke V.B., Ford J.K.B., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G., Guzeev M.A., Burdin A.M., Hoyt E.* 2012. Call diversity in the North Pacific killer whale populations: implications for dialect evolution and population history. **Animal Behaviour** 83(3): 595–603.
 19. *Filatova O.A., Ford J.K., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G., Burdin A.M., Hoyt E.* 2012. Ultrasonic whistles of killer whales (*Orcinus orca*) recorded in the North Pacific. **J. Acoust. Soc. Am.** 132(6): 3618-3621.
 20. *Филатова О.А., Гузеев М.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М., Хойт Э.* 2013. Зависимость акустической сигнализации косаток (*Orcinus orca*) от типа активности и социального контекста. **Зоологический журнал** 92(5): 612-618.
 21. *Filatova O.A., Burdin A.M., Hoyt E.* 2013. Is killer whale dialect evolution random? **Behavioural Processes** 99: 34-41.