

УДК 599.537;574.38;575.858

РЕПРОДУКТИВНО ИЗОЛИРОВАННЫЕ ЭКОТИПЫ КОСАТОК *ORCINUS ORCA* В МОРЯХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2014 г. О. А. Филатова¹, Е. А. Борисова¹, О. В. Шпак², И. Г. Мещерский²,
А. В. Тиунов², А. А. Гончаров², И. Д. Федутин¹, А. М. Бурдин³

¹ Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 119992, Россия

e-mail: alazor@rambler.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

³ Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский 683024, Россия

Поступила в редакцию 11.06.2013 г.

В морях Дальнего Востока России были обнаружены два экотипа косаток – рыбадный и плотоядный, однако для подтверждения их статуса необходимы генетические исследования особей с известным фенотипом и пищевой специализацией. В данной работе мы сравниваем результаты анализа генетических ядерных маркеров, изотопного состава тканей и фенетического признака (окраски седловидного пятна) косаток из разных районов дальневосточных морей. По результатам анализа аллельного состава 9 микросателлитных локусов ядерной ДНК косатки разделились на два четких кластера, уровень различий между которыми свидетельствует о репродуктивной изоляции. Содержание стабильного изотопа азота ^{15}N у косаток первого кластера было значимо ниже, чем у косаток второго кластера. Различие величины $\delta^{15}\text{N}$ между особями, входящими в разные кластеры, составило около 3‰, что соответствует различию между соседними трофическими уровнями. Очевидно, к первому кластеру относились рыбадные, а ко второму – плотоядные особи. Частота встречаемости типов окраски седловидного пятна также различалась между кластерами. У косаток первого кластера в разных пропорциях встречались пять типов окраски седловидного пятна, а у косаток второго кластера встречались лишь пятна “гладкого” типа. Различия между кластерами были статистически значимы. Таким образом, косатки морей Дальнего Востока России представлены как минимум двумя репродуктивно изолированными кластерами, имеющими стабильные экологические и морфологические отличия, т.е. двумя разными экотипами – рыбадным и плотоядным. Косаток каждого из экотипов необходимо рассматривать по отдельности при учетах численности, мониторинге, оценке антропогенного воздействия и определении объемов допустимого изъятия особей из природных популяций.

Ключевые слова: косатка, *Orcinus orca*, экотипы, пищевые специализации.

DOI: 10.7868/S0044513414080054

Косатка (*Orcinus orca*) – хищник с широким спектром питания (Ford, 2002), но отдельные популяции нередко специализируются на определенном типе добычи (Ford et al., 1998; Saulitis et al., 2000). Например, в водах тихоокеанского побережья Северной Америки обитают три экологических типа косаток, различающихся как пищевой специализацией, так и поведением, социальной структурой и некоторыми морфологическими особенностями (Ford, 2002). В прибрежных водах чаще всего можно встретить представителей двух из этих экотипов – рыбадных (так называемых “резидентных”) и плотоядных (“транзитных”) косаток. Рыбадные косатки питаются в основном лососем и другими видами рыбы, а

плотоядные охотятся на морских млекопитающих – тюленей, дельфинов, морских свиней и даже крупных китов (Ford et al., 1998; Saulitis et al., 2000). Различия в объектах питания влекут за собой различия в поведении, социальной структуре и морфологии. Рыбадные косатки живут семьями. Семья состоит из самки и нескольких поколений ее потомков; детеныши обоего пола всю жизнь остаются в родной семье (Bigg et al., 1990). У плотоядных косаток часть животных с возрастом может уходить из семьи, поскольку большим семьям сложнее прокормиться, так как тюлени замечают их издалека. Рыбадные и плотоядные косатки различаются и по строению черепа (Krahn et al., 2004) – у плотоядных он более мощ-

ный и крепкий, а также формой спинного плавника и расположенного за ним седловидного пятна (Baird, Stacey, 1988).

Помимо двух прибрежных экотипов, в северо-восточной части Тихого океана обитают пелагические, или “оффшорные”, косатки, которые обычно держатся вдали от берегов и подходят к ним лишь изредка. По этой причине они пока плохо изучены, известно лишь, что они часто ходят большими группами и, возможно, специализируются в охоте на акул (Ford et al., 2011).

Разные экотипы косаток описаны также для антарктических вод. Здесь к настоящему времени известно не менее четырех экотипов, хорошо различающихся внешне. Косатки типа “А” охотятся в основном на китов, чаще всего на малых полосатиков, и предпочитают держаться вдали ото льдов (Pitman, Ensor, 2003). Два ледовых экотипа — “В” и “С” — существенно отличаются окраской от типа “А” и всех прочих косаток: они не черного, а серого цвета, с более темной спиной (Pitman, Ensor, 2003). Косатки типа “В” охотятся на тюленей, дрейфующих на льдинах вокруг Антарктики. Это крупные животные с огромным заглазничным пятном, благодаря которому их легко узнать (Pitman, Ensor, 2003). Косатки типа “С” — рыбады, питаются преимущественно антарктическим клыкачом (*Dissostichus mawsoni*). Они значительно мельче прочих, а заглазничное пятно у них узкое и косое (Pitman, Ensor, 2003). Четвертый субантарктический экотип “D” известен пока лишь по нескольким встречам, и данных о нем немного, однако имеет особенности: совсем крошечное заглазничное пятно, выпуклый, как у гринды, лоб и маленький спинной плавник (Pitman et al., 2010).

Косатки разных экотипов в природе не скрещиваются, что приводит к существенной генетической дифференциации (Hoelzel, Dover, 1991). По данным анализа полной последовательности их митохондриальной ДНК, наиболее дивергировавшим экотипом являются плотоядные косатки северной части Тихого океана — они отделились от общей ветви около 700 тыс. лет назад (Morin et al., 2010). Также довольно сильно отличаются от прочих антарктические косатки — время их дивергенции датируется 150 тыс. лет назад. Рыбадные косатки северной Пацифики оказываются более близкими родственниками североатлантических косаток, чем живущих с ними бок о бок плотоядных.

В российских водах было показано наличие двух разновидностей косаток, одна из которых по морфологическим и поведенческим признакам соответствует рыбадным, а другая — плотоядным косаткам североамериканского побережья Тихого океана (Burdin et al., 2004; Ivkovich et al., 2010). Анализ контрольного региона митохондриальной ДНК подтвердил, что “рыбадные” и “плотоядные” косатки российских вод являются

родственниками североамериканских рыбадных и плотоядных животных (Burdin и др., 2004). Однако митохондриальная ДНК несет информацию только о родстве по материнской линии; таким образом, неизвестно было, скрещиваются ли рыбадные и плотоядные косатки в российских водах или представляют собой репродуктивно изолированные популяции. Для того чтобы это выяснить, необходим анализ ядерной ДНК. Кроме того, наблюдения охот предполагаемых рыбадных особей на рыбу, а плотоядных — на морских млекопитающих не исключали возможность того, что косатки могут иногда переключаться на другой тип добычи. Более точным методом изучения питания является анализ изотопного состава тканей, позволяющий выявить трофический уровень животного.

В этой работе мы сравниваем результаты генетического анализа, анализа изотопного состава азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) и анализа фенетического признака (формы седловидного пятна) косаток из разных районов дальневосточных морей с целью прояснения вопроса о существовании рыбадного и плотоядного экотипов косаток в российских водах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом для данной работы послужили 67 проб биопсии от косаток из четырех регионов: из Авачинского (41 проба) и Карагинского (2 пробы) заливов п-ова Камчатка, из акватории Командорских о-вов (11 проб) и из западной части Охотского моря (залив Академии) (13 проб) (рис. 1).

Пробы собраны с помощью выпускаемой из арбалета стрелы со специальным наконечником в виде металлической трубочки с острыми краями. Эта трубочка на 1.5–2 см проникает в тело косатки, а пластиковый поплавок на стреле смягчает удар и отталкивает ее назад. Таким образом высекается столбик кожи и жира, который остается внутри наконечника, когда стрела отскакивает от животного. При взятии пробы косаток фотографировали для последующей идентификации. Эти фотографии были использованы для анализа фенетического признака — формы седловидного пятна.

Две пробы с Командорских о-вов были получены от мертвых животных, найденных на берегу. Первая проба была взята от взрослой самки, найденной в бухте Буян о-ва Беринга 27.01.2007 г. Проба любезно предоставлена С.В. Загребельным. Вторая проба была взята от детеныша косатки, обнаруженного на Северо-Западном лежбище о-ва Беринга 28.09.2011 г. Проба любезно предоставлена Е.Г. Мамаевым.

Все пробы фиксировали в 70% или 96% растворе этилового спирта.

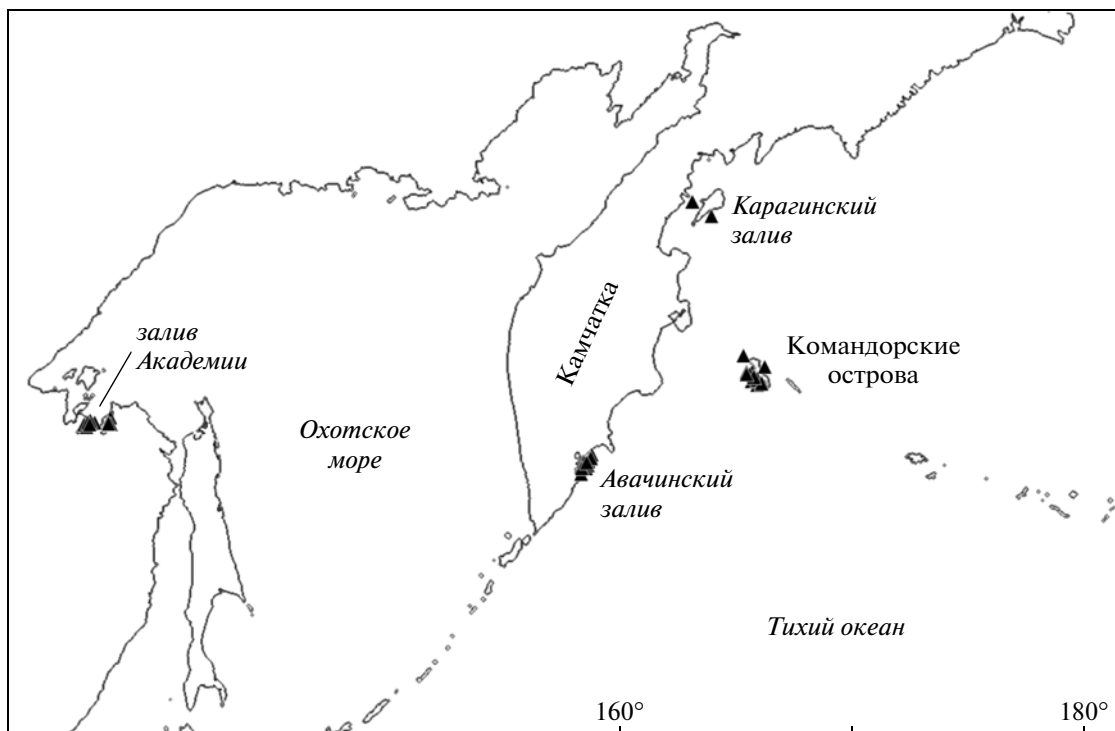


Рис. 1. Карта морей Дальнего Востока России с обозначением районов, в которых были взяты пробы. Точки взятия проб помечены черными треугольниками.

Генетический анализ

Генетический анализ проводили на базе кабинета методов молекулярной диагностики Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Для измельчения проб использовали вибрационную мельницу Retsch MM400. Выделение ДНК осуществляли с использованием процессора магнитных частиц KingFisher Flex Magnetic Particle Processors (Thermo Scientific) и набора реагентов InviMag Tissue DNA Kit (STRATEC Molecular, Германия) согласно инструкции производителя. Раствор ДНК хранили при температуре -20°C . Для образцов было проведено определение аллельного состава девяти микросателлитных локусов ядерной ДНК: 464/465 (последовательности праймеров см. в Fullard et al., 2000), DlrFCB12, DlrFCB13, DlrFCB17 (Buchanan et al., 1996), MK5, MK9 (Krutzen et al., 2001), Ttr11, Ttr48 (Rosel et al., 2005), Dde66 (Coughlan et al., 2006). Один из праймеров каждой пары был снабжен флуоресцентной меткой (FAM, R6G, ROX или TAMRA). Амплификацию выбранных участков проводили на базе смеси Mag Mix 2025 (ЗАО «Диалат», Россия). Все использованные в работе праймеры были синтезированы в ЗАО «Синтол» (Россия).

Фрагментный анализ выполнен на анализаторе AB3130 в присутствии размерного стандарта GeneScan 500 LIZ Size Standard (Applied Biosys-

tems). Для расшифровки сигнала использовали программу Gene Mapper v.4 (Applied Biosystems).

Принадлежность особей общей выборки к одной из потенциальных популяций оценивали методом кластеризации, реализованным в программе Structure v.2.3.3 (Pritchard et al., 2000). Значение логарифма вероятности ($\ln \text{Pr}(X|K)$) для каждого значения K (предполагаемое число популяций) рассчитывали как среднее для трех последовательных оценок на основе 500 000 реплик каждая. Наибольшее значение этого логарифма свидетельствует о максимальной вероятности наличия соответствующего числа популяций (генетических групп). Для определения уровня генетических различий между предполагаемыми популяциями в частотах встречаемости аллелей и степени его статистической достоверности (F_{st} -критерий) использовали программу Arlequin v.3.11 (Excoffier et al., 2005).

Изотопный анализ

Изотопный состав азота тканей (соотношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) определяли в Центре коллективного пользования масс-спектрометрических исследований Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Образцы высушивали в термостате при температуре 50°C в течение 48 ч. После этого их измельчали, затем из полученного

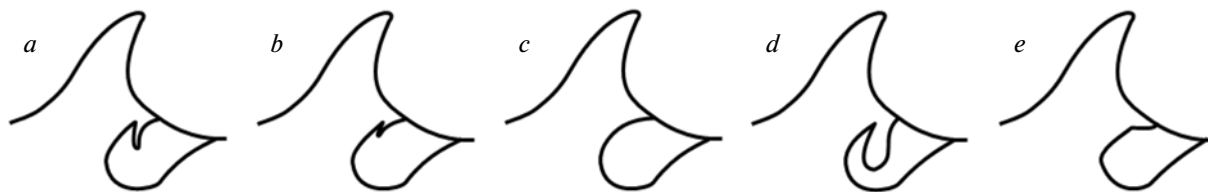


Рис. 2. Типы окраски седловидного пятна (по Baird, Stacey, 1988): *a* – средняя вырезка, *b* – маленькая вырезка, *c* – гладкое, *d* – большая вырезка, *e* – вмятина.

сухого порошка брали навеску 500–600 мкг и помещали в оловянную капсулу. Изотопный состав определяли на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnegan Delta V Plus. Аналитическая погрешность не превышала $\pm 0.20\%$.

Содержание стабильных изотопов азота ^{15}N рассчитывалось в промилле по следующей формуле: $\delta^{15}\text{N} = ((R_{\text{обр}} - R_{\text{ст}}) / R_{\text{ст}}) \times 1000$, где $R_{\text{обр}}$ – соотношение тяжелого и легкого изотопов в образце, $R_{\text{ст}}$ – аналогичное соотношение изотопов в международном стандарте. Для азота за стандарт принят N_2 в атмосферном воздухе.

В результате фракционирования изотопов в организме потребителя каждый трофический уровень обогащен тяжелым азотом по сравнению с предыдущим. Для азота различия между соседними трофическими уровнями составляют, как правило, 2–3‰ (McCutchan et al., 2003; Michener, Kaufman, 2008).

Из-за недостатка материала изотопный анализ был проведен не для всех проб, поскольку для него требуется большее количество кожи, чем для выделения ДНК. Для изотопного анализа были использованы 25 проб из Авачинского залива, 2 пробы из Карагинского залива, 11 проб с Командорских о-вов и 8 проб из западной части Охотского моря.

Анализ фенетического признака

Для всех косаток, кроме найденных выброшенными на берегу, были получены фотографии седловидного пятна, находящегося за спинным плавником. Для анализа были использованы только фотографии левой стороны, которые традиционно используются для идентификации косаток (Bigg et al., 1990). Седловидное пятно каждой косатки мы относили к одному из пяти типов в соответствии с Бэйрд, Стэси (Baird, Stacey, 1988) (рис. 2). Затем сравнивали частоты присутствия пятен разного типа у косаток, отнесенных к разным репродуктивным кластерам по результатам генетического анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетический анализ

Анализ обобщенной выборки полученных индивидуальных генотипов с использованием модели “admixture” демонстрирует четкое разделение исследованных особей на два генетических кластера (рис. 3а): среднее значение $\ln Pr$ составило -1231.4 для $K = 2$ против -1451.0 для $K = 1$. Аналогичный результат был получен и при тестировании выборки с использованием модели “admixture–LOCPRIOR” с поправкой на сведения о районах сбора образцов: принадлежность генотипа к одному из двух кластеров однозначно проявлялась вне зависимости от места встречи животного (рис. 3б). В первый кластер вошли обе карагинские пробы, девять командорских проб и 37 проб из Авачинского залива, во второй кластер – две командорские пробы, четыре авачинские и все 13 проб из западной части Охотского моря. Максимальное значение $\ln Pr$ (-1217.9) при тестировании четырех географических групп отмечено для $K = 2$, в то время как для $K = 1$, $K = 3$ и $K = 4$ были получены меньшие величины, -1450.9 , -1225.2 и -1243.1 соответственно.

Уровень различий в частотах встречаемости аллелей между особями из двух этих кластеров характеризуется высокой статистической достоверностью: $F_{st} = 0.23277$ ($p < 0.00001$), что свидетельствует о существовании между ними репродуктивной изоляции. Также следует отметить, что особи двух выявленных кластеров различались не только по частотам, но и по встречаемости конкретных аллелей. В первом кластере специфичные аллели были отмечены в 4 из 9 исследованных локусов, их суммарная доля 11.3% от общего числа аллелей, а общая частота 17.4%. У косаток, вошедших во второй кластер, специфичные аллели были отмечены во всех 9 локусах, их суммарная доля 47.2%, общая частота 34.5%.

Изотопный анализ

Мы сравнили значения $\delta^{15}\text{N}$ в образцах ткани, принадлежавших косаткам, отнесенным по результатам генетического анализа к первому и второму кластерам. Для особей, составляющих первый кластер, уровень $\delta^{15}\text{N}$ оказался существенно

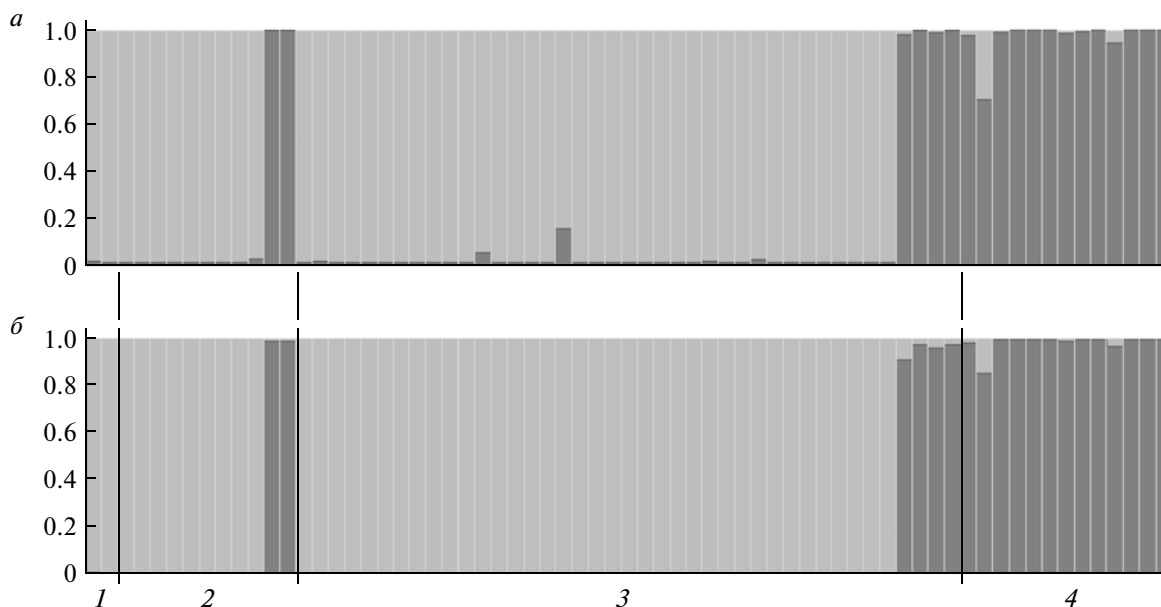


Рис. 3. Вероятность принадлежности особей к одному из двух генетических кластеров ($K = 2$). Каждый столбик соответствует одному животному, а относительная доля разных цветов в его окраске обозначает вероятность принадлежности данной особи к определенному репродуктивному кластеру. *a* – модель “admixture”, *b* – модель “admixture-LOCprior”, учитывающая данные о местах встречи особей. 1 – Карагинский залив, 2 – Командорские о-ва, 3 – Авачинский залив, 4 – залив Академии.

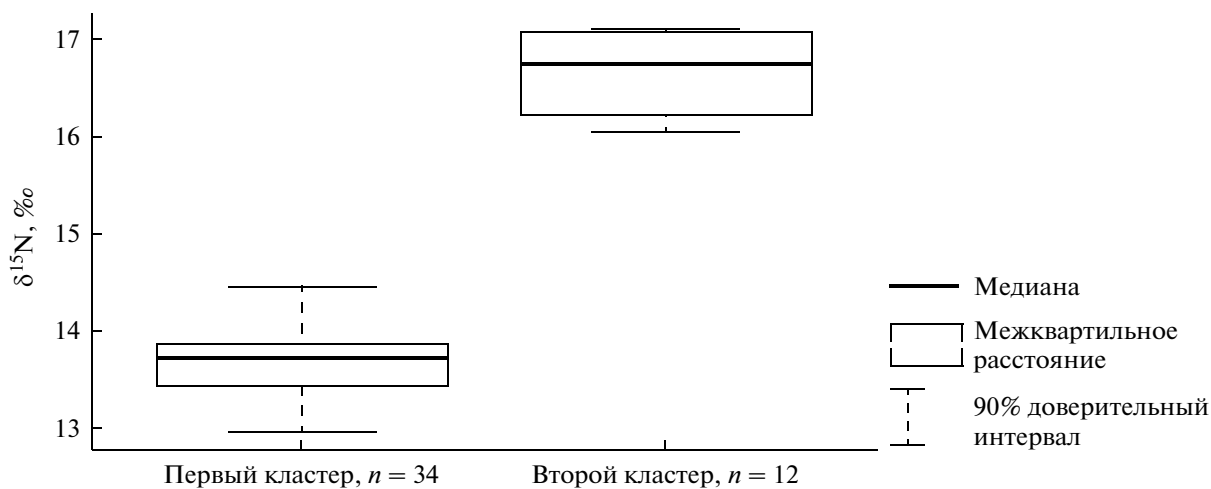


Рис. 4. Значения $\delta^{15}\text{N}$ в пробах, взятых от косаток из первого и второго кластеров, выявленных в результате генетического анализа.

ниже, чем для особей из второго кластера: значения медианы \pm стандартное отклонение составили 13.7 ± 0.4 и $16.8 \pm 0.8\text{‰}$ соответственно (рис. 4). Различия между кластерами были статистически значимы (тест Манна-Уитни, $N_1 = 34$, $N_2 = 12$, $U = 0$, $p < 0.0001$).

Отмеченное различие между кластерами, около 3‰, приблизительно соответствует различию между соседними трофическими уровнями (Michener, Kaufman, 2008), т.е. косатки из второго

генетического кластера находились примерно на один трофический уровень выше косаток из первого кластера.

Анализ фенетического признака

Частота встречаемости типов окраски седловидного пятна различалась между кластерами, выделенными по результатам генетического анализа. У косаток первого кластера в разных пропорциях встречались все пять типов пятна, опи-

саных для рыбадных косаток северо-восточной части Тихого океана: 6 косаток имели пятно типа “a”, 6 – пятно типа “b”, 18 животных имели пятно типа “c”, 2 особи – пятно типа “d” и 16 – пятно типа “e”. У косаток второго кластера встречались лишь пятна типа “c”. Различия по частоте встречаемости пятен разного типа у особей, входящих по результатам генетического анализа в разные кластеры, были статистически значимы (тест Фишера, $p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши результаты позволяют констатировать, что косатки морей Дальнего Востока России представлены как минимум двумя репродуктивно изолированными кластерами, имеющими стабильные экологические и морфологические отличия. По результатам генетического анализа в первый кластер попало большинство проб из Авачинского залива и акватории Командорских о-вов, а также обе карагинские пробы. Меньшая часть авачинских и командорских проб, а также все пробы, взятые в западной части Охотского моря, были отнесены к другому кластеру, который резко отличался от первого по частотам аллелей. Уровень различий между кластерами позволяет говорить об их репродуктивной изоляции.

Содержание стабильного изотопа азота ^{15}N оказалось значительно более высоким в пробах тканей косаток из второго генетического кластера, чем из первого. Это говорит о более высоком трофическом уровне косаток второго кластера (Michener, Kaufman, 2008). Очевидно, первый кластер представлен рыбадными, а второй – плотоядными косатками, наличие которых в российских водах было показано ранее (Burdin et al., 2004).

Основу питания рыбадных косаток в Авачинском заливе составляют разные виды тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* sp.) и северный одноперый терпуг (*Pleurogrammus monopterygius*) (Нагайлик, 2011). Ни разу за более чем десять лет исследований не было зарегистрировано нападение этих косаток на морских млекопитающих, в изобилии присутствующих в акватории. В Карагинском заливе у одной из групп, от которых были взяты пробы, мы наблюдали поведение, по всем признакам соответствовавшее охоте на рыбу (наши неопубликованные данные), но точный вид добычи определить не удалось. На Командорских о-вах рыбадные косатки могут питаться треской (*Gadus macrocephalus*) (Мараков, 1967), а также, по-видимому, кижучем (*Oncorhynchus kisutch*) (наши неопубликованные данные) и другими видами лососей.

Что касается плотоядных косаток, то в Авачинском заливе похожие на них особи появляются редко, но один раз была зарегистрирована их охота на малого полосатика (Филатова и др.,

2013). На Командорских о-вах ежегодно наблюдают охоты косаток на северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) возле лежбищ (Мамаев, Бурканов, 2006; Белонович и др., 2012), а в июле 2013 г. мы наблюдали охоту на белокрылую морскую свинью (*Phocoenoides dalli*) (наши неопубликованные данные). В прибрежных водах западной части Охотского моря описаны охоты на лахтака (*Erignathus barbatus*) и гренландского кита (*Balaena mysticetus*) (Шпак, 2012).

Формирование внутривидовой дивергенции пищевых специализаций было описано для многих животных. Обычно такие специализации реализуются на индивидуальном (например, Bryan, Larkin, 1972; Thiemann et al., 2011) или групповом (Carmichael et al., 2001) уровне, однако у тихоокеанских косаток четкие пищевые специализации характерны для целых популяций. Это может быть связано с тем, что для успешной охоты на рыбу или морских млекопитающих адаптивны разные особенности поведения и социальной структуры. Например, рыбадные косатки часто и много кричат, а плотоядные большую часть времени молчат, так как их теплокровная добыча обладает более развитым слухом и интеллектом и по звукам может определить местоположение хищника (Deecke et al., 2005). Другой пример представляют различия в социальной структуре. Средний размер группы плотоядных косаток значительно меньше, чем у рыбадных (Morton, 1990), так как у небольшой группы больше шансов, например, незаметно подобраться к залежке тюленей. А рыбадным косаткам большой размер группы как раз выгоден: рассредоточившись по акватории, они обследуют большую площадь в поисках косяка рыбы, а уж когда обнаружат его, пищи хватает всем. Различия в размерах групп достигаются за счет изменчивости социальной структуры: у рыбадных косаток особи обоего пола остаются в родной семье всю жизнь, а у плотоядных часть животных с возрастом уходит, присоединяясь к другим группам или образуя новые (Ford, 2002).

В нашей выборке фенетические различия между кластерами в целом соответствовали тому, что было описано для косаток тихоокеанского побережья Северной Америки. Байрд и Стэси (Baird, Stacey, 1988) показали, что у рыбадных косаток тихоокеанского побережья Канады и Аляски встречались седловидные пятна всех пяти типов, хотя преобладали пятна типа “c”. В нашей работе у косаток первого кластера также были обнаружены пятна всех пяти типов. Доля пятен типа “c” была несколько ниже, а пятен типа “e” – выше, чем у североамериканских сородичей. У плотоядных косаток Канады и Аляски преобладали пятна типа “c” и изредка встречались пятна типа “e”. Мы среди косаток второго кластера обнаружили только пятна типа “c”, что, возможно, связано с недостаточным объемом выборки. Наличие стабильных фенетических различий косвен-

но подтверждает репродуктивную изоляцию между кластерами.

Скрещивания животных рыбадного и плотоядного экотипа в природе не зарегистрировано (Barrett-Lennard, 2000). В неволе прямых скрещиваний косаток этих экотипов не проводили, но те и другие успешно скрещивались с североатлантическими косатками, отловленными в водах Исландии, и давали плодовитое потомство. Очевидно, степень генетической дифференциации между рыбадными и плотоядными косатками недостаточна для обеспечения репродуктивной изоляции на генетическом уровне. В природе изоляция достигается за счет того, что группы рыбадных и плотоядных косаток никогда не вступают в социальные взаимодействия; при встрече они игнорируют либо избегают друг друга (Ford, 2002). Таким образом, здесь, по-видимому, можно говорить о поведенческой репродуктивной изоляции.

Рыбадных и плотоядных косаток североамериканского побережья Тихого океана неоднократно предлагали разделить на два вида (Baird et al., 1992; Reeves et al., 2004; Morin et al., 2010). Эти предложения до сих пор не реализованы, по-видимому, в связи со сложностями, возникающими из-за симпатричности и внешнего сходства экотипов, что затрудняет их идентификацию в море неспециалистами. При этом виды-двойники были неоднократно описаны ранее среди самых разных животных – от насекомых (дрозофилы, Соупе, 1976) до птиц (Avisé, Zink, 1988) и млекопитающих (полевки, Малыгин, 1983; летучие мыши, Arlettaz, 1999; африканские мышевидные грызуны, Volobouev et al., 2002). Некоторую проблему представляет также отсутствие генетической репродуктивной изоляции между экотипами, так как такая изоляция считается ключевой в биологической концепции вида (Mayr, 1942). Однако способность давать фертильные межвидовые гибриды была показана для многих животных (например, европейской норки и хорька (*Mustela lutreola* × *M. putorius*) Tumanov, Abramov, 2002; афалины и белобочки (*Tursiops truncatus* × *Delphinus capensis*) Zornetzer, Duffield, 2003; обыкновенной и белокрылой морской свиньи (*Phocoena phocoena* × *Ph. dalli*) (Willis et al., 2004)), поэтому едва ли этот аргумент можно считать серьезным препятствием разделению рыбадных и плотоядных косаток на разные виды. Находящийся в сходном положении и считавшийся ранее монотипическим род афалины (*Tursiops*) был недавно разделен на три вида – обыкновенную афалину (*T. truncatus*), индийскую афалину (*T. aduncus*) и австралийскую афалину (*T. australis*) (Wells, Scott, 2002; Charlton-Robb et al., 2011).

Наличие достоверных генетических, экологических и фенотипических различий между группами косаток, встречающихся в российских водах, однозначно свидетельствует о том, что они не просто относятся к разным популяциям, но явля-

ются отдельными экотипами, а, возможно, учитывая приведенную выше аргументацию, даже видами.

С практической точки зрения результаты нашего исследования структуры населения косаток российских вод представляются крайне важными. Очевидно, что рыбадных и плотоядных косаток необходимо рассматривать по отдельности при учетах численности, мониторинге, оценке антропогенного воздействия и определении объемов допустимого изъятия особей из природных популяций. Практикующийся в настоящее время подход, при котором все косатки в пределах определенной акватории считаются одной единицей запаса, недопустим, так как не учитывает биологические особенности этих животных. Для устойчивого использования необходимо провести дальнейшие исследования с применением современных методов (фотоидентификация, спутниковое мечение, анализ генетических маркеров) с целью определения границ и численности популяций косаток обоих экотипов в российских водах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Сбор проб в Авачинском и Карагинском заливах и в акватории Командорских островов проводился в рамках Дальневосточного Проекта по Косатке. Сбор проб в западной части Охотского моря проводился во время работ по проекту “Современный статус белух сахалинско-амурского скопления (Охотское море, Россия): оценка устойчивости”. Мы благодарны всем нашим коллегам, принимавшим участие в сборе проб: А.Е. Волкову, А.М. Госькову, Е.Л. Джикии, С.В. Загребельному, Е.М. Лазаревой, Е.М. Мамаеву, М.М. Нагайлику, А.Ю. Парамонову. Мы благодарны Т.В. Ивкович за предоставленные фотографии косаток.

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ (11-04-00460-а) и Rufford Small Grants Foundation.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоневич О.А., Фомин С.В., Рязанов С.Д., 2012. Транзитные косатки Командорских островов // Материалы круглого стола по косатке, VII Международная конференция “Морские млекопитающие Голарктики”. С. 15–17.
- Бурдин А.М., Барретт-Леннард Л., Сато Х., Хойт Э., 2004. Предварительные результаты изучения генетики косатки (*Orcinus orca*) в Дальневосточных морях России // Материалы Третьей Международной Конференции “Морские Млекопитающие Голарктики”, Коктебель, Украина. С. 109–110.
- Малыгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука. 208 с.
- Мамаев Е.Г., Бурканов В.Н., 2006. Косатки (*Orcinus orca*) и северные морские котики (*Callorhinus ursinus*) Командорских о-вов: формирование пищевой

- специализации? // Сборник научных трудов по материалам шестой международной конференции Морские млекопитающие Голарктики. С. 347–351.
- Мараков С.В., 1967. Китообразные вод Командорских островов // Труды Полярного информац.-иссл. и проект. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии. Вып. 21. С. 200–210.
- Нагайлик М.М., 2011. Пространственная структура популяции и поведение косаток восточной Камчатки. Дис. ... канд. биол. наук. МГУ. 104 с.
- Филатова О.А., Ивкович Т.В., Шнак О.В., Борисова Е.А., Федутин И.Д., 2013. Косатки – рыболовы и охотники // Природа. № 5. С. 28–37.
- Шнак О.В., 2012. Плотоядные косатки (*Orcinus orca*) в западной части Охотского моря: наши наблюдения и опросные данные // Материалы круглого стола по косатке, VII Международная конференция “Морские млекопитающие Голарктики”. С. 17–21.
- Arlettaz R., 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // Journal of Animal Ecology. V. 68. P. 460–471.
- Avise J.C., Zink R.M., 1988. Molecular genetic divergence between avian sibling species: King and Clapper rails, Long-billed and Short-billed dowitchers, Boat-tailed and Great-tailed grackles, and Tufted and Black-crested titmice // The Auk. P. 516–528.
- Baird R.W., Abrams P.A., Dill L.M., 1992. Possible indirect interactions between transient and resident killer whales: implications for the evolution of foraging specializations in the genus *Orcinus* // Oecologia. V. 89. P. 125–132.
- Baird R.W., Stacey P.J., 1988. Variation in saddle patch pigmentation in populations of killer whales (*Orcinus orca*) from British Columbia, Alaska, and Washington State. Canadian Journal of Zoology. V. 66. P. 2582–2585.
- Barrett-Lennard L.G., 2000. Population structure and mating patterns of killer whales, *Orcinus orca*, as revealed by DNA analysis. Ph.D. thesis, University of British Columbia, Vancouver. 92 p.
- Bigg M.A., Olesiuk P.F., Ellis C.M., Ford J.K.B., Balcomb K.C., 1990. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Report of the International Whaling Commission. Special Issue 12. P. 383–405.
- Bryan J.E., Larkin P.A., 1972. Food specialization by individual trout // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. V. 29. P. 1615–1624.
- Buchanan F.C., Friesen M.K., Littlejohn R.P., Clayton J.W., 1996. Microsatellites from the beluga whale, *Delphinapterus leucas* // Molecular Ecology. V. 5. P. 571–575.
- Burdin A.M., Hoyt E., Sato H., Tarasyan K., Filatova O.A., 2004. Resident and transient-type killer whales, *Orcinus orca*, in southeast Kamchatka, Russia // IWC Scientific Committee (SC/56/SM15).
- Carmichael L.E., Nagy J.A., Larter N.C., Strobeck C., 2001. Prey specialization may influence patterns of gene flow in wolves of the Canadian Northwest // Molecular Ecology. V. 10. P. 2787–2798.
- Charlton-Robb K., Gershwin L., Thompson R., Austin J., Owen K., McKechnie S., 2011. A new dolphin species, the Burrnunan dolphin *Tursiops australis* sp. nov., endemic to Southern Australian coastal waters // PLoS ONE. V. 6. P. e240–247.
- Coughlan J., Mirimin L., Dillane E., Rogan E., Cross T.F., 2006. Isolation and characterization of novel microsatellite loci for the short-beaked common dolphin (*Delphinus delphis*) and cross amplification in other cetacean species // Molecular Ecology. V. 6. P. 490–492.
- Coyne J.A., 1976. Lack of genic similarity between two sibling species of *Drosophila* as revealed by varied techniques // Genetics. V. 84. P. 593–607.
- Deecke V.B., Ford J.K.B., Slater P.J.B., 2005. The vocal behaviour of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*): communicating with costly calls // Animal Behaviour. V. 69. P. 395–405.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. V. 1. P. 47–50.
- Ford J.K.B., 2002. Killer whales. The Encyclopedia of Marine Mammals. New York: Academic Press. P. 669–676.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Barrett-Lennard L.G., Morton A.B., Palm R.S., Balcomb K.C., 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters // Canadian Journal of Zoology. V. 76. P. 1456–1471.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Matkin C.O., Wetklo M.H., Barrett-Lennard L.G., Withler R.E., 2011. Shark predation and tooth wear in a population of northeastern Pacific killer whales. (*Orcinus orca*) // Aquatic Biology. V. 11. P. 213–224.
- Fullard K.J., Early G., Heide-Jørgensen M.P., Bloch D., Rosing-Asvid A., Amos W., 2000. Population structure of long-finned pilot whales in the North Atlantic: a correlation with sea surface temperature? // Molecular Ecology. V. 9. P. 949–958.
- Hoelzel A.R., Dover G.A., 1991. Genetic differentiation between sympatric killer whale populations // Heredity. V. 66. P. 191–195.
- 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. V. 75. P. 198–210.
- Krahn M.M., Ford M.J., Perrin W.F., Wade P.R., Angliss R.P., et al., 2004. 2004 Status review of Southern Resident killer whales (*Orcinus orca*) under the Endangered Species Act // U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo NMFSNWFS-62. 73 p.
- Krutzen M., Valsecchi E., Connor R.C., Sherwin W.B., 2001. Characterization of microsatellite loci in *Tursiops aduncus* // Molecular Ecology. V. 1. P. 170–172.
- Mayr E., 1942. Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. New York: Columbia University Press. 334 p.
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C., McGrath C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // Oikos. V. 102. P. 378–390.
- Michener R.H., Kaufman L., 2008. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update / Stable isotopes in ecology and environmental science, Second Edition. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Morin P.A., Archer F.I., Foote A.D., Vilstrup J., Allen E.E., et al., 2010. Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species // Genome Research. V. 20. P. 908–916.

- Morton A.B., 1990. A quantitative comparison of the behavior of resident and transient forms of the killer whale off the central British Columbia coast // Report of the International Whaling Commission. Special Issue 12. P. 245–248.
- Pitman R.L., Ensor P., 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters // Journal of Cetacean Research and Management. V. 5. P. 131–140.
- Pitman R.L., Durban J.W., Greenfelder M., Guinet C., Jorgensen M., et al., 2010. Observations of a distinctive morphotype of killer whale (*Orcinus orca*), type D, from subantarctic waters // Polar Biology. V. 34. P. 303–306.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. P. 945–959.
- Reeves R.R., Perrin W.F., Taylor B.L., Baker C.S., Mesnick S.L., 2004. Report of the workshop on shortcomings of cetacean taxonomy in relation to needs of conservation and management, La Jolla, California // NOAA Technical Memorandum NMFS-SWFSC. V. 363. 94 p.
- Rosel P.E., Forgetta V., Dewar K., 2005. Isolation and characterization of twelve polymorphic microsatellite markers in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // Molecular Ecology. V. 5. P. 830–833.
- Saulitis E.L., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G., Heise K., Ellis G.M., 2000. Foraging strategies of sympatric killer whale (*Orcinus orca*) populations in Prince William Sound, Alaska // Marine Mammal Science. V. 16. P. 94–109.
- Thiemann G.W., Iverson S.J., Stirling I., Obbard M.E., 2011. Individual patterns of prey selection and dietary specialization in an Arctic marine carnivore // Oikos. V. 120. P. 1469–1478.
- Tumanov I.L., Abramov A.V., 2002. A study of the hybrids between the European mink *Mustela lutreola* and the polecat *M. putorius* // Small Carnivore Conservation. V. 27. P. 29–31.
- Volobouev V.T., Aniskin V.M., Lecompte E., Ducroz J.-F., 2002. Patterns of karyotype evolution in complexes of sibling species within three genera of African murid rodents inferred from the comparison of cytogenetic and molecular data // Cytogenetic and Genome Research. V. 96. P. 261–275.
- Wells R., Scott M., 2002. Bottlenose Dolphins / Encyclopedia of Marine Mammals. New York: Academic Press. P. 122–127.
- Willis P.M., Crespi B.J., Dill L.M., Baird R.W., Hanson M.B., 2004. Natural hybridization between Dall's porpoises (*Phocoenoides dalli*) and harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) // Canadian Journal of Zoology. V. 81. P. 828–834.
- Zornetzer H.R., Duffield D.A., 2003. Captive-born bottlenose dolphin × common dolphin (*Tursiops truncatus* × *Delphinus capensis*) intergeneric hybrids // Canadian Journal of Zoology. V. 81. P. 1755–1762.

REPRODUCTIVELY ISOLATED ECOTYPES OF KILLER WHALES *ORCINUS ORCA* IN SEAS OF THE RUSSIAN FAR EAST

O. A. Filatova¹, E. A. Borisova¹, O. V. Shpak², I. G. Meshchersky², A. V. Tiunov²,
A. A. Goncharov², I. D. Fedutin¹, A. M. Burdin³

¹ Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119992, Russia
e-mail: alazor@rambler.ru

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

³ Kamchatka Division, Pacific Institute of Geography, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky 683024, Russia

Two ecotypes of killer whales – fish-eating and mammal-eating – were found in the waters of the Russian Far East. However, in order to confirm their status, genetic studies of animals with known phenotype and foraging specialization should be performed. This paper presents the results of analyzing the nuclear genetic markers, isotopic composition of tissues and phenetic trait (coloration of saddle patch) of killer whales from different regions of Far Eastern seas. According to the analysis of the allelic composition of 9 microsatellite loci of nuclear DNA, killer whales were divided into two distinct clusters; the difference between them was high enough to indicate a reproductive isolation. The content of stable nitrogen isotope ¹⁵N in the tissues of whales from the first cluster was significantly lower than that from the second cluster. The difference in the δ¹⁵N values between the individuals from different clusters was about 3‰, which corresponds to the difference between adjacent trophic levels. Obviously, the first cluster included fish-eating, and the second – mammal-eating animals. The ratio of saddle patch coloration types also differed between the clusters. The whales from the first cluster had five types of coloration in different proportions, while the whales from the second cluster had only “smooth” saddle patches. The differences between the clusters were statistically significant. Thus, the killer whales from the seas of the Russian Far East comprise at least two reproductively isolated clusters with stable ecological and morphological differences, that is, two different ecotypes – fish-eating and mammal-eating. Different ecotypes of killer whales should be managed separately during accounts, monitoring, evaluation of human impact and estimating the number of animals allowed to capture from natural populations.

Keywords: killer whale, *Orcinus orca*, ecotypes, foraging specialization.