

Список использованных источников / References

Белонович О. А., Фомин С. В., Рязанов С. Д., 2012. Транзитные косатки Командорских островов. Материалы круглого стола по косатке, VII Международная конференция “Морские млекопитающие Голарктики”, 15–17. [Belonovich O. A., Fomin S. V., Ryazanov S. D. 2012. Transient killer whales of the Commander Islands. Proceedings of the workshop on killer whales, VII International Conference “Marine mammals of Holarctic”, 15–17.]

Filatova, O. A., Witteveen, B. H., Goncharov, A. A., Tiunov, A. V., Goncharova, M. I., Burdin, A. M., & Hoyt, E. (2013). The diets of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the shelf and oceanic feeding grounds in the western North Pacific inferred from stable isotope analysis. *Marine Mammal Science*, 29 (3), E253-E265.

Экотипы косаток (*Orcinus orca*) дальневосточных морей России

Филатова О.А.

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

Killer whale (*Orcinus orca*) ecotypes in Far Eastern seas of Russia

Filatova O.A.

Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Наличие у косаток экотипов было открыто еще в 80х годах 20 века в водах тихоокеанского побережья Канады. Было выяснено, что там обитает два прибрежных экотипа — рыбоядные «резидентные» и плотоядные «транзитные» косатки, и один пелагический — так называемые «оффшорные» косатки (Ford 2002). «Резидентными» и «транзитными» два экотипа были названы потому, что режим присутствия рыбоядных косаток в акватории более предсказуем, так что сначала исследователи считали ключевым различием именно характер резидентности. Позже было выяснено, что резидентные косатки питаются рыбой и кальмарами, а транзитные — преимущественно морскими млекопитающими, и что животные этих экотипов социально и репродуктивно изолированы, хотя и обитают в одних и тех же районах. Были описаны стабильные экологические, морфологические и поведенческие различия между экотипами (Morton 1990, Baird and Stacey 1988, Ford et al. 1998, Saulitis et al. 2000, Krahn et al. 2004), что дало основание некоторым авторам предложить разделить их на разные подвиды и даже виды (Baird et al. 1992, Reeves et al. 2004). Позже справедливость этого предложения была подтверждена генетическими исследованиями полной последовательности митохондриальной ДНК косаток из разных океанов (Morin et al. 2010): было выяснено, что транзитные косатки — наиболее дивергировавшая группа, отделившаяся от общего ствола около 700 тыс. лет назад. Резидентные тихоокеанские косатки оказались генетически ближе к атлантическим, чем к тихоокеанским транзитным. Многие систематики в настоящее время считают косатку «группой видов» (напр. Павлинов и Лисовский 2012).

Ecotypes in killer whales were discovered in 1980s in the waters off the Pacific coast of Canada. Two coastal ecotypes — fish-eating “residents” and mammal-eating “transients”, and one offshore ecotype were described (Ford 2002). Coastal ecotypes were called “resident” and “transient” because the occurrence of the fish-eating groups was more predictable, so at the beginning researchers considered the residency level to be their main difference. Later it was found that resident killer whales feed on fish and squid, and transients — mostly on marine mammals, and that whales from different ecotypes are socially and reproductively isolated despite inhabiting the same areas. Stable ecological, morphological and behavioural differences between ecotypes were described (Morton 1990, Baird and Stacey 1988, Ford et al. 1998, Saulitis et al. 2000, Krahn et al. 2004), and some authors suggested dividing them into different subspecies or even species (Baird et al. 1992, Reeves et al. 2004). Later this suggestion was supported by genetic analysis of the full sequence of mitochondrial DNA of killer whales from different oceans (Morin et al. 2010). It showed that transient killer whales are the most diverged group that separated from the ancestral lineage about 700 thousand years ago. Pacific residents turned to be genetically closer to Atlantic killer whales, than to Pacific transients. Many systematics currently consider killer whale a “species group” (e.g. Pavlinov and Lisovsky 2012).

Regular studies of killer whales in Russian waters

Планомерные исследования косаток в российских водах начались в 2000 году у побережья юго-восточной Камчатки. В первые годы исследований там наблюдали животных, внешне и по поведению похожих на резидентных. Животных, похожих на транзитных косаток, впервые зарегистрировали в 2002 году. В последующие годы транзитные косатки также встречались время от времени, но значительно реже, чем резидентные. Неоднократно наблюдалась охота резидентных косаток на рыбу — северного одноперого терпуга и разные виды лосося (видовая принадлежность добычи определялась как визуально, так и путем генетического анализа собранных остатков). Кормовое поведение транзитных особей удалось наблюдать лишь однажды в 2010 году, жертвой оказался малый полосатик. Охота транзитных косаток на рыбу ни разу не наблюдалась. Мы ни разу не наблюдали социального взаимодействия между резидентными и транзитными косатками; напротив, при приближении больших групп резидентных косаток, идентифицируемых издали благодаря подводным звукам, малочисленные транзитные группы проявляли реакцию избегания.

В других районах восточной Камчатки и на Командорских островах ситуация оказалась схожей: подавляющее большинство встреч составляли резидентные косатки, транзитные встречались лишь изредка. Исключение составляют лишь наблюдения в непосредственной близости от лежбищ северных морских котиков, куда транзитные косатки приходят охотиться (Мамаев и Бурканов 2006, Белонович и др. 2012). В акватории Командорских островов, помимо описанных этими авторами охот на морских котиков, мы также наблюдали успешную охоту группы из трех транзитных косаток на белокрылую морскую свинью.

Масштабное исследование генетики косаток северной части Тихого океана было изложено в статье Парсонс с соавторами (Parsons et al. 2013). В этой работе были проанализированы пробы как из восточной и центральной, так и из западной (российской) части Тихого океана. Парсонс с соавторами (Parsons et al. 2013) показала, что резидентные и транзитные косатки российских вод генетически близки к животным соответствующего экотипа из центральной и восточной Пацифики и репродуктивно изолированы друг от друга.

Наличие генетических, экологических и морфологических различий между экотипами косаток российских вод были подтверждены генетическим анализом и анализом содержания стабильного изотопа азота ^{15}N , который позволяет определить трофический уровень (Филатова и др. 2014). В этой работе, как и в работе Парсонс с соавторами, была продемонстрирована репродуктивная изоляция резидентных и транзитных животных. По содержанию стабильного изотопа азота различия между резидентными и транзитными особями соответствовали различиям между соседними трофическими уровнями. Помимо косаток восточного побережья Камчатки и Командорских остро-

have started in 2000 near the south-eastern coast of Kamchatka. In the first years only the animals that resembled residents by behaviour and appearance were observed. Transient-looking killer whales were encountered for the first time in 2002. In the following years, transients were also met occasionally, but much less frequently, than residents. We regularly observed resident killer whales foraging on fish — Atka mackerel and different species of salmon (fish species were determined both visually and through genetic analysis of remains). Foraging behaviour of transients was observed only once in 2010, the prey being a minke whale. We have never observed social interactions between resident and transient killer whales. Transient groups avoided large resident groups, likely detecting them from a distance by their loud calls.

The similar situation was observed in other regions of eastern Kamchatka and in the Commander Islands: the majority of encounters were with resident killer whales, while transients were encountered rarely. Transient killer whales were regularly observed only near fur seal rookeries, whither they come to hunt (Mamaev and Burkanov 2006, Belonovich et al. 2012). Besides hunting events described by these authors, we have observed the successful hunt of three transients on a Dall's porpoise in the waters of the Commander Islands.

Large-scale genetic analysis of killer whales from the North Pacific was described in Parsons et al. (2013). In this study skin samples from eastern, central and western (Russian) regions of the North Pacific were analysed. Parsons et al. (2013) showed that resident and transient killer whales from Russian waters are genetically close to the whales of the same ecotype from the central and eastern North Pacific and reproductively isolated from each other.

Genetic, ecological and morphological differences between killer whale in Russian waters were confirmed by genetic analysis and analysis of nitrogen stable isotope ^{15}N that allows to estimate the trophic level (Filatova et al. 2014). Similarly to Parsons et al. (2013), this study demonstrated reproductive isolation between resident and transient killer whales. Differences between residents and transients by nitrogen stable isotope values corresponded to the differences between the adjacent trophic levels. Besides killer whales from the eastern Kamchatka and the Commander Islands, the sample set also included whales from the western Okhotsk Sea, which were classified by appearance and behaviour as transient. Genetic analysis has put them in the same cluster with transient whales from the eastern Kamchatka and the Commander Islands. Analysis of the morphological

вов, в выборке также присутствовали пробы из западной части Охотского моря от животных, внешне и по поведению классифицированных как транзитные. По результатам генетического анализа они были отнесены к тому же кластеру, что транзитные особи восточной Камчатки и Командорских островов. Анализ морфологического признака — формы седловидного пятна — подтвердил сделанный ранее на материале североамериканских косаток вывод о том, что пятна с вырезками встречаются только у животных резидентного экотипа (Baird and Stacey, 1988).

Географическое распределение экотипов в российских водах пока еще плохо изучено. На рисунке [Рис. Места взятия генетических проб косаток в российских водах. Кружками обозначены пробы из работы Parsons et al. 2013, треугольниками — из работы Филатовой и др. 2014, серым цветом — пробы, по результатам генетического анализа отнесенные к резидентному экотипу, черным цветом — к транзитному.] показаны точки взятия проб от особей, определенных в работах Парсонс и др. (Parsons et al. 2013) и Филатовой и др. (2014) как относящиеся к резидентному или транзитному экотипу. Представленное на рисунке распределение в целом совпадает с информацией по частоте встреч представителей этих экотипов в разных районах. В наиболее изученном районе — водах восточной Камчатки — преобладают резидентные косатки, а транзитные встречаются значительно реже. Локальное стадо резидентных особей юго-восточной Камчатки составляет около 300 особей, а всего за 2000–2012 годы в этом районе было идентифицировано более 600 резидентных и всего 26 транзитных косаток. Неясно, в какой степени встречаемость отражает действительное различие в численности, но очевидно, что численность транзитных особей в водах восточной Камчатки и прилегающих районах значительно ниже. На Алеутских о-вах по данным трансектовых учетов численность транзитных косаток оказалась примерно в 4 раза ниже, чем резидентных (Zerbini et al. 2007).

Все пробы с Курильских островов (в том числе, с охотоморской стороны) по результатам генетического анализа были взяты от животных резидентного экотипа (рис.). По внешним признакам подавляющее большинство курильских косаток относилось к резидентным (Шулежко и Бурканов 2012). В западной и северной части Охотского моря по внешним и поведенческим признакам встречались только транзитные косатки (Шпак 2012, Шулежко и Бурканов 2012, Шпак и Шулежко 2013), что было подтверждено генетическим анализом (рис.). По-видимому, в Охотском море наблюдается географическая сегрегация животных разного экотипа: в глубоких прикурильских водах преобладают резидентные косатки, а в мелководных прибрежных акваториях западной и северной частей Охотского моря в основном встречаются плотоядные. Из центральной части Охотского моря проб биопсии получено не было, но по внешним морфологическим признакам (наличие вырезки в форме седловидного пятна) и по поведению (воровство рыбы с ярусов, Белонович и Бурканов 2012) встреченные в том районе косатки были отнесены к резидентному экотипу.

feature — shape of the saddle patch — confirmed the earlier conclusion from the study of the North American killer whales (Baird and Stacey, 1988) that open saddle patches occur only in resident killer whales.

Geographical distribution of whales from different ecotypes in Russian waters is still poorly understood. Figure [Fig. Locations of samples collected from killer whales in Russian waters. Circles mark samples from Parsons et al. 2013, triangles — from Filatova et al. 2014, grey colour mark samples that were genetically identified as residents, black — as transients.] shows the locations of sample collections identified by Parsons et al. (2013) and Filatova et al. (2014) as belonging to resident or transient ecotype. This distribution generally resembles the information on the frequency of occurrence of these ecotypes in different regions. In the most studied region — eastern Kamchatka — resident killer whales prevail, and transients occur much more rarely. The local stock of resident killer whales in the south-eastern Kamchatka comprises about 300 whales. In total, more than 600 resident and only 26 transient whales were identified there in 2000–2012. It is not obvious how closely the encounter rate reflects the real differences in abundance, but still the abundance of transients in the waters of eastern Kamchatka and adjacent areas is obviously much lower. The similar pattern arose from the results of transect surveys over Aleutian Islands: numbers of transient killer whales were about 4 times lower, than resident (Zerbini et al. 2007).

All samples from Kuril Islands (including Okhotsk Sea coast of the Islands) were genetically identified as resident (fig.). By appearance most killer whales from the Kurils were also identified as resident (Shulezhko and Burkanov 2012). In the western and northern parts of Okhotsk Sea only transient-like whales were observed (Shpak 2012, Shulezhko and Burkanov 2012, Shpak and Shulezhko 2013), which was confirmed by genetic analysis (fig. 1). It appears that there is a geographical segregation between ecotypes in Okhotsk Sea: in deep waters near Kuril Islands resident killer whales typically occur, while shallow western and northern Okhotsk Sea is inhabited mostly by transients. No samples were obtained from the central Okhotsk Sea, but by morphological features (presence of open saddle patches) and behaviour (fish depredation from longlines, Belonovich and Burkanov 2012) resident killer whales may occur there.



Таким образом, в водах восточного-камчатского региона и в Охотском море обитают представители как резидентного, так и транзитного экотипов. Очевидно, что животных разных экотипов 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 (например, всего Охотского моря) 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 районов концентрации и численности популяций косаток обоих экотипов в российских водах.

In conclusion, both resident and transient killer whales inhabit the waters off eastern Kamchatka and Okhotsk Sea. It is obvious that whales from different ecotypes must be considered separately during accounts, monitoring, estimations of anthropogenic impact and identifying the numbers of animals allowed to remove from natural populations. The current approach, when all killer whales in the same large-scale area (e.g. Okhotsk Sea) are assumed to be the same population, is inadmissible because it does not consider their biological features. Sustainable management requires the further research using the modern methods (photoidentification, satellite tagging, genetic analysis) to define boundaries and numbers of populations of both ecotypes in Russian waters.

Список использованных источников / References

Белонович О. А., Бурканов В. Н. 2012. Влияние косаток (*Orcinus orca*) на ярусный промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море. Морские млекопитающие Голарктики, 86–90. [Belonovich O. A., Burkanov V. N. 2012. Killer whale (*Orcinus orca*) depredation on the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) long-line fishery in the Sea of Okhotsk. Marine mammals of Holarctic, 86–90.]

Белонович О. А., Фомин С. В., Рязанов С. Д., 2012. Транзитные косатки Командорских островов. Материалы круглого стола по косатке, VII Международная конференция “Морские млекопитающие Голарктики”, 15–17. [Belonovich O. A., Fomin S. V., Ryazanov S. D. 2012. Transient killer whales of the Commander Islands. Proceedings of the workshop on killer whales, VII International Conference “Marine mammals of Holarctic”, 15–17.]

Павлинов И. Я., Лисовский А. А. (ред.). 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изданий КМК. 604 с. [Pavlinov I. Ya., Lisovsky A. A. (eds). 2012. The mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 604 pp.]

Филатова О. А., Борисова Е. А., Шпак О. В., Мещерский И. Г., Тиунов А. В., Гончаров А. А., Федутин И. Д., Бурдин А. М. 2014. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России. Зоологический журнал 93 (8) [Filatova O. A., Borisova E. A., Shpak O. V., Meschersky I. G., Tiunov A. V.,

Список использованных источников / References

- Goncharov A. A., Fedutin I. D., Burdin A. M. 2014. Reproductively isolated ecotypes of killer whales *Orcinus orca* in the seas of the Russian Far East. *Zoologicheskyy Zhurnal* 93 (8)
- Шпак 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”, 17–21. [Shpak O. V. 2012. Mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western part of The Okhotsk Sea: our observations and interview data. Proceedings of the workshop on killer whales, VII International Conference “Marine mammals of Holarctic”, 17–21.]
- Шпак О. В., Шулежко Т. С. 2013. Наблюдение и фотоидентификация необычной группы плотоядных косаток (*Orcinus orca*) в западной части Охотского моря. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана, 28, 129–139. [Shpak O. V., Shulezhko T. S. 2013. Observations and photoidentification of an unusual group of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western Sea of Okhotsk. Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific, 28, 129–139.]
- Шулежко Т. С., Бурканов В. Н. 2012. Встречи косаток в северо-западной части Тихого океана в 2003–2011 гг. Материалы круглого стола по косатке, VII Международная конференция “Морские млекопитающие Голарктики”, 21–26. [Shulezhko T. S., Burkanov V. N. 2012. Encounters with killer whales in the northwestern Pacific in 2003–2011. Proceedings of the workshop on killer whales, VII International Conference “Marine mammals of Holarctic”, 21–26.]
- 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.
- Ford J. K. B., 2002. Killer whales. In: *The Encyclopedia of Marine Mammals* (Ed. by W. F. Perrin, B. Würsig, J. G. M. Thewissen), 669–676. New York: Academic Press.
- 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*, 76, 1456–1471.
- 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.
- 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*, 20, 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, 245–248.
- Parsons, K. M., Durban, J. W., Burdin, A. M., Burkanov, V. N., Pitman, R. L., Barlow, J., ... & Wade, P. R. (2013). Geographic patterns of genetic differentiation among killer whales in the Northern North Pacific. *Journal of Heredity*, est037.
- 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.
- 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*, 16: 94–109.
- Zerbini, A. N., Waite, J. M., Durban, J. W., LeDuc, R., Dahlheim, M. E., & Wade, P. R. (2007). Estimating abundance of killer whales in the nearshore waters of the Gulf of Alaska and Aleutian Islands using line-transect sampling. *Marine Biology*, 150 (5), 1033–1045.