

УДК 599.537;574.38;575.858

РОЛЬ КУЛЬТУРНЫХ ТРАДИЦИЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ КИТООБРАЗНЫХ

© 2023 г. О. А. Филатова*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: alazorro@gmail.com

Поступила в редакцию 19.07.2022 г.

После доработки 30.11.2022 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

Экологическая диверсификация — это процесс, позволяющий организмам достичь различий в использовании ресурсов для снижения конкуренции. Экологическая диверсификация традиционно рассматривается как результат модификации генетически наследуемых признаков в процессе адаптивной эволюции. В то же время у социальных животных с развитыми когнитивными способностями существенная часть поведенческих паттернов передается не генетически, а путем социального обучения. Сложные комплексы поведенческих паттернов, передающихся путем социального обучения, называют культурными традициями. Дифференциация экологических ниш у китообразных чаще всего рассматривается в контексте морфологических адаптаций: изменения размера, формы черепа и строения цефального аппарата. Роль культурных традиций в экологической диверсификации пока еще слабо изучена, однако является важным и многообещающим направлением исследований, поскольку позволяет по-новому взглянуть на способности животных менять свое поведение в целях более эффективной эксплуатации окружающей среды. Основное преимущество традиций по сравнению с генетически наследуемыми паттернами поведения — способность быстро меняться и быстро распространяться в популяции. Оценка роли культурных традиций в экологической диверсификации позволит осветить значимость пластичности поведения и социального обучения в эволюции интеллекта животных. Дифференциация экологических ниш с помощью быстро меняющихся и быстро распространяющихся в популяции поведенческих адаптаций, которые оперативно подстраиваются под изменения среды, могла обеспечивать существенное эволюционное преимущество, которое привело к развитию сравнительно высокого уровня интеллекта у китообразных.

DOI: 10.31857/S0044459623010037, EDN: ANBEZJ

Экологическая диверсификация — это процесс, позволяющий организмам достичь различий в использовании ресурсов для снижения конкуренции. Среди китообразных описана дифференциация экологических ниш как по объектам питания (Ryan et al., 2013; Browning et al., 2014; Fossette et al., 2017; Durante et al., 2021), так и по использованию пространства (Pauga, 2006; Giménez et al., 2018). Экологическая диверсификация традиционно рассматривается как результат модификации генетически наследуемых признаков в процессе адаптивной эволюции. В то же время у социальных животных с развитыми когнитивными способностями существенная часть поведенческих паттернов передается не генетически, а путем социального обучения. Сложные комплексы поведенческих паттернов, передающихся путем социального обучения, называют культурными традициями.

Термин “культурные традиции” был впервые применен к животным японскими приматологами, описавшими быстрое распространение традиции мытья батата в группе японских макаков (*Macaca fuscata*) (Kawai, 1965). Впоследствии культурные традиции были описаны и у многих других высокоорганизованных животных. Например, разные популяции шимпанзе используют особые способы добычи пищи — разбивание орехов камнями, ужение муравьев, охоту на мелких приматов с помощью “копий”; эти способы не являются врожденными инстинктивными программами, а перенимаются детенышами от матерей и других членов группы (Whiten et al., 1999).

Основное преимущество традиций по сравнению с генетически наследуемыми паттернами поведения — способность быстро меняться и быстро распространяться в популяции. В отличие от генов, традиции могут передаваться как по вертикали от родителей к детенышам, так и по гори-

зонтиками между животными одного поколения, и по диагонали — между животными разного возраста, не являющимися родителями и детенышами (Cavalli-Sforza, Feldman, 1981); направление и точность их передачи тесно связаны со структурой социальных связей.

Основой формирования культурных традиций у животных является пластичность поведения в сочетании с выраженной способностью к сложным формам социального обучения. Существует много разных определений культуры и традиций применительно к животным. Одно из наиболее широких определений было предложено Фрегази и Перри (Fragaszy, Perry, 2003, p. 2): “традиция — это характерный поведенческий паттерн, общий для двух и более особей в социальной единице, который остается неизменным продолжительное время и может передаваться другим особям посредством социального обучения”. В этом и многих других определениях традиций и культуры основной упор делается на способ передачи поведенческих паттернов путем социального обучения в противоположность генетическому.

Термин “социальное обучение” объединяет ситуации, когда поведение, продукты поведения или присутствие одной особи оказывают влияние на обучение другой (Heyes, 1994). Следует, однако, учитывать, что существует большое разнообразие типов социального обучения (Резникова, 2004). Животные могут вести себя подобно другим особям по разным причинам. Они могут просто иметь видоспецифическую склонность проявлять определенное поведение тогда же, когда это делают другие, и такие случаи не всегда легко отличить от настоящей имитации. Само присутствие особей того же вида может приводить к изменению в уровне возбуждения, что делает более вероятным проявление определенных типов активности. Кроме того, поведение других животных может привлекать внимание к какому-либо месту или объекту, что может облегчать освоение определенных навыков (Fragaszy, Visalberghi, 2004); например, следование за матерью может вырабатывать предпочтение определенных районов фуражирования (Schiel, Huber, 2006). Собственно копирование определенного поведения также может происходить по-разному: “вслепую”, когда животное просто повторяет чьи-то действия, не понимая их смысла, либо осмысленно, когда имитатор понимает цели и намерения имитируемой особи.

Одним из наиболее интересных экспериментальных исследований роли социального обучения в формировании навыков стала работа Теркела (Terkel, 1996) на черных крысах (*Rattus rattus*). Было замечено, что некоторые популяции этих крыс в Израиле специализируются на питании сосновыми шишками и используют сложную технологию для добычания из них семян (впоследствии была также описана подобная традиция на Кипре, которая, по-видимому, сформировалась

независимо от израильской: Landová et al., 2006). Начиная с основания шишки, крыса оттягивает верхний свободный конец чешуи и перегрызает нижний недалеко от оси шишки. Так по очереди животное очищает все чешуи снизу вверх, следуя их спиральному расположению. Это предотвращает лишние затраты энергии на прогрызание нескольких чешуй, неизбежное при попытке добраться до семян любым другим способом. Задавшись вопросом, как формируется такое поведение, Теркел провел эксперименты по обучению взрослых крыс и детенышей этой технологии. Ни одна взрослая крыса не смогла научиться вскрывать шишки методом проб и ошибок или путем наблюдения за сородичами. Детеныши “умелых” матерей, напротив, усваивали методику весьма успешно. Социальная (не генетическая) природа усвоения навыка была выявлена в экспериментах по замене крысят — детеныши, рожденные от “неумелых” матерей, но выращенные “умелыми”, успешно обучались вскрывать шишки, а детеныши “умелых” самок, перемещенные в выводки к “неумелым”, технологию так и не освоили.

Социальное обучение и основанные на нем традиции широко распространены среди самых разных таксономических групп. В связи с этим часто возникают споры, что же считать культурой у животных. Многие исследователи ставят знак равенства между культурой и традициями. Другие вкладывают в эти понятия немного разный смысл, при этом, как правило, культура является подклассом традиций, имеющим особые специфические черты. Поэтому в вопросе о том, что такое культура, значительно больше разногласий, чем в вопросе о том, что такое традиция. Например, Галлеф (Galef, 1992) предложил называть “культурой” только те традиции, которые передаются посредством имитации или активного инструктирования, т.е. высших форм социального обучения, подразумевающих аналогию с человеком. Другие исследователи предлагают иные критерии, например, обязательное усложнение культуры со временем, как у человека (Levinson, 2006). Использование такого определения позволяет выделить “традиции” животных от “культуры” человека, к чему активно призывают многие антропологи и психологи. Следует, однако, отметить, что во многих человеческих сообществах уровень сложности культуры оставался неизменным на протяжении тысячелетий; кроме того, не было показано возрастания уровня сложности человеческих языков на протяжении доступного для исследования периода. Поэтому такое определение исключает из “культуры” и многие традиции человека.

Одним из наиболее часто цитируемых примеров культуры (или традиций) у животных является работа Уайтена и 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) были обнаружены в одних сообществах, но отсутствовали 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*. В то же время некоторые исследователи (Rendell, Whitehead, 2001) предполагают наличие истинных культурных традиций у китообразных, многие из которых не уступают человекообразным обезьянам по уровню психического и социального развития.

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 детально описано поведение четырех видов китообразных — горбачей (*Megaptera novaeangliae*), кашалотов (*Physeter macrocephalus*), афалин (*Tursiops* spp.) и косаток (*Orcinus orca*).

Одним из наиболее ярких и бесспорных примеров культурных традиций у китообразных являются песни горбачей. Самцы этого вида в сезон размножения поют длинные, сложно структурированные песни. Эти песни имеют иерархическую структуру: различные звуки складываются в более или менее стереотипные “фразы”, которые многократно повторяются, формируя “темы” (Payne K., Payne R., 1985). Песня может включать от четырех до семи различных тем, исполняемых в определенном порядке.

В каждый момент времени все самцы локального стада поют одну и ту же песню, но в течение сезона и между сезонами песня постепенно меняется (у всех особей одновременно), становясь совершенно неузнаваемой за период около 15 лет (Payne K., Payne R., 1985). Изменения эти происходят у всех животных одновременно — по-видимому, киты синхронизируют вариации своей песни, копируя нововведения друг у друга. Так проявляется довольно редкая среди млекопитающих (но широко распространенная у птиц) способность к вокальному обучению. У большинства млекопитающих вокальный репертуар передается генетически, но некоторые — включая многие виды китообразных, а также человека — способны выучивать новые звуки от сородичей (Janik, Slater, 1997). По-видимому, самцы горбачей склонны копировать инновации, возникающие в песне сородичей, что обеспечивает одновременное изменение песни у всех особей локального стада. В большинстве популяций это приводит к медленным постепенным модификациям песни из года в год — такой процесс изменений культурных традиций назы-

вается культурной эволюцией (Garland et al., 2011). Однако в популяции горбачей, обитающей в водах Восточной Австралии, раз в несколько лет происходят “культурные революции”, во время которых одна песня резко и практически синхронно у всех самцов меняется на другую песню, заимствованную из соседней западноавстралийской популяции (Noad et al., 2000). Как это происходит, точно не известно: возможно, отдельные западноавстралийские самцы время от времени приходят на зимовку в Восточную Австралию, либо передача происходит во время миграции или в районах летнего нагула, где смешиваются киты обеих популяций (впрочем, это маловероятно, так как летом киты практически не поют). Интересно, что песня передается как бы по цепочке от одной близлежащей популяции к другой, но в итоге за несколько лет покрывает расстояния в тысячи километров. Из акватории Восточной Австралии песня распространяется дальше на восток на расстояние шести тысяч километров через Новую Каледонию, острова Тонга и далее до Французской Полинезии — такой пространственный масштаб передачи культурных традиций раньше был описан только для человека (Garland et al., 2011).

Диета горбачей довольно разнообразна — от криля до разных видов мелкой стайной рыбы, соответственно, различаются и способы охоты. Некоторые охотничьи приемы передаются от одной особи к другой путем социального обучения, в результате формируя культурные традиции. Например, среди горбачей залива Мэн было отмечено распространение традиции “лобтэйлинга” — ударов хвостом по воде перед формированием “пузырьковой сети” (еще одного охотничьего приема, описанного для многих популяций) (Weinrich et al., 1992). Эта методика была изобретена одним китом в 1980 г. и в последующие годы быстро распространилась среди особей локального стада, причем заимствование наиболее быстро происходило между особями, имеющими прочные социальные связи (Allen et al., 2013).

Кашалоты кормятся на большой глубине, поэтому их охотничьи приемы пока не описаны, но хорошо исследовано акустическое поведение. Группы кашалотов состоят из родственных самок и их потомства, и для каждой группы характерен вокальный диалект, основанный на наборе код (Weilgart, Whitehead, 1997). Коды — это серии особых щелчков, издаваемых через определенные промежутки времени. Промежутки между щелчками в серии определяют тип коды. Вокальные диалекты, представленные использованием в разных пропорциях более 30 типов код, являются характерным признаком социальных групп (Rendell, Whitehead, 2001). Разные кланы кашалотов, даже обитающие в пределах одного района, могут существенно различаться паттернами использования пространства и другими экологическими особенностями, которые, очевидно, также пере-

даются из поколения в поколение путем социального обучения (Vachon et al., 2022).

Афалины обитают в прибрежных водах большинства тропических и умеренных морей и океанов, их диета и охотничьи стратегии исключительно разнообразны. Выразительные охотничьи традиции были описаны для многих популяций. Например, в заливе Шарк в Австралии афалины используют более 13 различных способов добычи корма, включая довольно сложные приемы вроде загона рыбы на мелководье (Mann, Sargeant, 2003). Там же было описано использование дельфинами орудий: при охоте возле дна дельфин надевает на рострум губку, чтобы защитить его от острых камней (Krützen et al., 2005). Это поведение передается от матери к детенышам путем социального обучения.

Для косаток также характерно большое разнообразие охотничьих традиций. В Аргентине и на островах Крозе они выбрасываются на берег, чтобы добыть детенышей ластоногих (Lopez J., Lopez D., 1985; Guinet, Bouvier, 1995). В Антарктиде группа косаток синхронно выныривает, чтобы создать волну, смывающую тюленя с льдины (Pitman, Durban, 2012). В Норвегии косатки используют так называемую “карусельную” охоту для того, чтобы окружить косяк сельди (*Clupea harengus*) (Similä, Ugarte, 1993). Но наиболее сложно организованную культурную традицию среди описанных для косаток поведенческих паттернов представляет система вокальных диалектов, обнаруженных у рыбоядных косаток 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). У некоторых семей диалекты практически идентичны — в этом случае их относят к одному племени. Семьи, у которых диалекты не одинаковы, но похожи, относят к разным племенам одного клана, а те, у кого диалекты абсолютно разные — к разным кланам. 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 обычно происходят между кланами, т.е. 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); представляется вполне вероятным, что основным изолирующим фактором в этом случае является различие в диалектах.

Исследования культурных традиций у китообразных редко рассматриваются в контексте концепции экологических ниш. Даже в наиболее полном современном обзоре феномена культурных традиций у китообразных их роль в экологической диверсификации упоминается лишь мельком (Whitehead, Rendell, 2014). Дифференци-

ация экологических ниш у китообразных чаще всего рассматривается в контексте морфологических адаптаций: изменения размера (Slater et al., 2010), формы черепа (McCurry et al., 2017) и строения цедильного аппарата (Werth et al., 2018). Нередки также работы, описывающие разделение ниш, связанное с предпочтениями местообитаний с определенными океанографическими характеристиками, такими как температура воды, глубина и угол уклона дна (Weir et al., 2012).

В то же время довольно многочисленны примеры, явно указывающие на то, что культурные традиции могут расширять и дифференцировать экологическую нишу как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Например, у афалин описаны многочисленные традиции, позволяющие представителям этого вида специализироваться на определенных ресурсах, которые в отсутствие специальных традиционных техник добычи не могли бы обеспечить энергетические потребности животных. Например, в Австралии афалины охотятся возле уреза воды на пляжах, загоняя рыбу на мелководье, и преследуют ее, глусируя и частично вылетая на берег; это сложная техника, которой детеныши учатся от матерей, что позволяет им освоить ресурс, недоступный для добыывания другими способами (Sargeant et al., 2005). В том же районе при охоте возле дна дельфин надевает на рострум губку, чтобы защитить его от острых камней; это позволяет эффективно охотиться на рыбу, прячущуюся на дне или закапывающуюся в грунт (Krützen et al., 2005). Во Флориде было описано взбивание вокруг стаи мелкой рыбы кольцевой стены из взмученного со дна ила: рыба не решается погрузиться в мутную стену и пытается ее перепрыгнуть, убегая от дельфина-загонщика, а по ту сторону ее уже ждут с открытыми ртами дельфины-засадчики (Engleby, Powell, 2019). Похожую технику используют горбатые киты, окружая стаю добычи стеной из воздушных пузырьков — так называемой пузырьковой сетью (Sharpe, 2001). При этом они нередко кооперируются, плавая группой по спирали вокруг косяка сельди, выпуская пузырьки, мешающие рыбе вырваться из образованной ими вертикальной трубы, издавая особые загонные крики, побуждающие сельдь сбиться плотнее, а затем все вместе гонят добычу к поверхности, где и заглатывают. Эти и другие подобные техники позволяют китообразным расширить свою экологическую нишу и освоить питание ресурсами, которых не хватило бы для обеспечения потребностей животных при охоте обычным способом — например, если бы горбачам приходилось бы гоняться за косяками сельди поодиночке, или афалины пытались бы догнать свою ловкую быстроходную добычу без специальных приемов, снижающих энергетические затраты на охоту.

Наиболее яркий пример дифференциации экологических ниш с помощью культурных традиций представляет собой косатка, которая мор-

фологически специализирована к охоте на крупную добычу, но благодаря специфическим традициям охоты способна питаться, например, мелкой рыбешкой — сельдью. В Норвегии косатки используют так называемую “карусельную” охоту для того, чтобы окружить и уплотнить косяк сельди, и глушат рыбу ударами хвоста (Similä, Ugarte, 1993), а в Исландии к этой технологии добавляются еще и особые загонные крики (“herding calls”), помогающие сбить сельдь в плотный шар (Simon et al., 2006). Если бы косатки пытались преследовать отдельных рыбков поодиночке, питание сельдью едва ли смогло бы обеспечить энергетические потребности этих крупных китообразных. Даже среди значительно более крупных лососей косатки выбирают для охоты только самые питательные виды — чавычу (*Oncorhynchus tshawytscha*) и кижуча (*O. kisutch*) — и очень редко охотятся на более мелкую горбушу (*O. gorbuscha*) (Ford, Ellis, 2006; Volkova et al., 2019), хотя она существенно крупнее сельди.

Косатка традиционно считалась полиморфным видом с обширным ареалом и широкой экологической нишей, но исследования последних четырех десятилетий показали, что этот вид представлен набором экотипов, каждый из которых имеет узкую экологическую специализацию, что приводит к высокой дифференциации экологических ниш между экотипами. Например, в прибрежных водах северной части Тихого океана обитают два экотипа косаток — рыбацкие и плотоядные. Рыбацкие косатки питаются в основном разными видами лосося и некоторыми другими рыбами, а плотоядные охотятся преимущественно на морских млекопитающих — тюленей, дельфинов, морских свинок 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. Связано это прежде всего с особенностями жертв. Морские млекопитающие обладают хорошим слухом и развитым интеллектом, что позволяет им по звукам издали обнаружить хищников. Поэтому плотоядные косатки редко издают звуки и перемещаются небольшими группами, чтобы их было сложнее заметить (Deecke et al., 2005). В то же время добыча рыбацких косаток не слышит высокочастотные звуки, поэтому они часто и много кричат. В отличие от плотоядных косаток, ходить большими группами им даже выгодно — рассредоточившись по акватории, такая группа может прочесывать обширный район в поисках рыбного косяка. Это позволяет образовывать большие семьи с уникальной социальной структурой: особи обоих полов всю жизнь остаются с матерью, формируя матрилинии, включающие до четырех поколений животных (Bigg et al., 1990). У плотоядных косаток часть животных с возрастом уходит из семьи.

Косатки рыбацкого и плотоядного экотипа были обнаружены и в акватории российского сектора северной части Тихого океана (Филатова

и др., 2014). Рыбацкие косатки в водах восточного побережья Камчатки питаются терпугом (*Pleurogrammus monopterygius*) и различными видами лосося, преимущественно кижучем (*Oncorhynchus kisutch*) и кетой (*O. keta*) (Volkova et al., 2019). Плотоядные косатки охотятся на ластоногих и китообразных (Белонович и др., 2012; Шпак, 2012; Филатова и др., 2014). Рыбацкие и плотоядные косатки российских вод репродуктивно изолированы, на что указывает наличие в микросателлитных локусах специфичных аллелей, характерных только для рыбацких либо только для плотоядных косаток (Филатова и др., 2014). В российском секторе Тихого океана косатки рыбацкого и плотоядного экотипов симпатричны на большей части своего ареала, однако в некоторых районах (Чукотка, прибрежные воды Западной Камчатки, северная и западная части Охотского моря) встречаются преимущественно плотоядные косатки, а в водах Восточной Камчатки, Командорских и Курильских островов преобладают рыбацкие косатки (Filatova et al., 2019).

Разные экотипы косаток описаны также для антарктических вод. Здесь к настоящему времени выделяют 4–5 экотипов, хорошо различающихся внешне. Косатки типа “А” имеют типичную черно-белую окраску, охотятся в основном на китов и предпочитают держаться вдали от сплоченных 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 и пингвинов во льдах. Для всех косаток этого типа характерно огромное заглазничное пятно, благодаря которому их легко узнать (Pitman, Ensor, 2003). Выделяют две разновидности этого экотипа — более крупную “В1”, специализирующуюся на тюленях, и более мелкую “В2”, предпочитающую охотиться на пингвинов. Косатки типа “В1” известны своей традицией охоты на тюленей, спасающихся от хищников на льдинах — группа косаток синхронно выныривает, чтобы создать волну, смывающую тюленя со льдины (Pitman, Durban, 2012). Косатки типа “С” рыбацкие, питаются преимущественно антарктическим калыком (*Dissostichus mawsoni*) и следом за своей добычей могут заходить в сплоченные ледовые поля, переходя от полыньи к полынье, что не характерно для других экотипов. Они значительно меньше 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 внешне он очень специфичен: совсем крошечное заглазничное пятно, выпуклый, как у гринды, лоб и маленький спинной плавник (Pitman et al., 2010).

Культурные традиции, по-видимому, являются основным фактором, послужившим причиной разделения косаток на экотипы (Riesch et al.,

2012). Очевидно, предпочтения рыбы или морских млекопитающих в качестве добычи передаются путем социального обучения, так как в неволе плотоядные косатки успешно переходят на питание рыбой. Специализация на разных объектах питания, в свою очередь, приводит к различиям в образе жизни и поведении. Это не всегда способствует формированию репродуктивно изолированных экотипов — например, в Норвегии и Исландии в одно сообщество косаток могут входить как семьи, питающиеся преимущественно сельдью, так и семьи, в диету которых входят морские млекопитающие (Vongraven, Bisther, 2014; Samarra et al., 2017). Однако в других частях земного шара (северная часть Тихого океана, Антарктика) рыбоядные и плотоядные косатки не общаются и не скрещиваются друг с другом, хотя зачастую обитают в одних и тех же районах. Очевидно, причина взаимного избегания изначально кроется именно в различиях в охотничьих традициях: семьи, охотящиеся на разную добычу, проводят меньше времени вместе, что постепенно приводит к их социальной дивергенции.

Таким образом, культурные традиции позволяют некоторым видам китообразных эффективно осваивать ресурсы, которые были бы им недоступны, если бы охотничье поведение определялось только генетически запрограммированными паттернами. Это приводит к расширению и дифференциации экологической ниши таких видов, что, в свою очередь, может существенно менять структуру трофической сети. Роль культурных традиций в экологической диверсификации пока еще слабо изучена, однако является важным и многообещающим направлением исследований, поскольку позволяет по-новому взглянуть на способности животных менять свое поведение в целях более эффективного использования окружающей среды. Крупный мозг, необходимый для решения когнитивных задач, связанных с высокой пластичностью поведения и сложными формами социального обучения, является энергоемким и дорогостоящим органом. Существование такого крупного мозга может быть эволюционно обосновано только в том случае, если он дает какие-то существенные преимущества. Дифференциация экологических ниш с помощью быстро меняющихся и быстро распространяющихся в популяции поведенческих адаптаций, которые оперативно подстраиваются под изменения среды, могла обеспечивать существенное эволюционное преимущество, которое и привело к развитию сравнительно высокого уровня интеллекта у китообразных. Здесь можно провести интересные параллели с ростом размера мозга у предков человека, которые также получили эволюционное преимущество благодаря дифференциации и расширению своей экологической ниши с помощью культурных традиций (Laland et al., 2001).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Статья подготовлена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 22-24-00002.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белонович О.А., Фомин С.В., Рязанов С.Д., 2012. Транзитные косатки Командорских островов // Мат-лы круглого стола по косатке, VII Междунар. конф. “Морские млекопитающие Голарктики”. М.: Совет по морским млекопитающим. С. 15–17.
- Резникова Ж.И., 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Филатова О.А., Борисова Е.А., Шнак О.В., Мещерский И.Г., Тиунов А.В. и др., 2014. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоол. журн. Т. 93. № 11. С. 1345–1353.
- Шнак О.В., 2012. Плотоядные косатки (*Orcinus orca*) в западной части Охотского моря: наши наблюдения и опросные данные // Мат-лы круглого стола по косатке, VII Междунар. конф. “Морские млекопитающие Голарктики”. М.: Совет по морским млекопитающим. С. 17–21.
- Allen J., Weinrich M., Hoppitt W., Rendell L., 2013. Network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobtail feeding in humpback whales // Science. V. 340. № 6131. P. 485–488.
- Barrett-Lennard L.G., 2000. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis. PhD thesis. Vancouver: Univ. British Columbia. <https://open.library.ubc.ca/media/stream/pdf/831/1.0099652/3>
- Bigg M.A., Olesiuk P.F., Ellis G.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 // Rep. Int. Whaling Comm. № S12. P. 383–405.
- Browning N.E., Cockcroft V.G., Worthy G.A., 2014. Resource partitioning among South African delphinids // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 457. P. 15–21.
- Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W., 1981. Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach. Princeton: Princeton Univ. Press. 388 p.
- Deecke V.B., Ford J.K.B., Slater P.J., 2005. The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: Communicating with costly calls // Anim. Behav. V. 69. № 2. P. 395–405.
- Durante C.A., Crespo E.A., Loizaga R., 2021. Isotopic niche partitioning between two small cetacean species // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 659. P. 247–259.
- Engley L.K., Powell J.R., 2019. Detailed observations and mechanisms of mud ring feeding by common bottle-

- nose dolphins (*Tursiops truncatus truncatus*) in Florida Bay, Florida, USA // *Mar. Mammal Sci.* V. 35. № 3. P. 1162–1172.
- 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*. V. 16. № 3. P. 261–280.
- Filatova O.A., Shpak O.V., Ivkovich T.V., Volkova E.V., Fedutin I.D., et al., 2019. Large-scale habitat segregation of fish-eating and mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western North Pacific // *Polar Biol.* V. 42. № 5. P. 931–941.
<https://doi.org/10.1007/s00300-019-02484-6>
- Ford J.K.B., 1991. Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 1454–1483.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., 2006. Selective foraging by fish-eating killer whales *Orcinus orca* in British Columbia // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 316. P. 185–199.
<https://doi.org/10.3354/meps316185>
- 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 // *Can. J. Zool.* V. 76. P. 1456–1471.
- Fossette S., Abrahms B., Hazen E.L., Bograd S.J., Zilliacus K.M., et al., 2017. Resource partitioning facilitates coexistence in sympatric cetaceans in the California Current // *Ecol. Evol.* V. 7. № 21. P. 9085–9097.
- Fragaszy D.M., Perry S., 2003. *The Biology of Traditions: Models and Evidence*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 474 p.
- Fragaszy D., Visalberghi E., 2004. Socially biased learning in monkeys // *Anim. Learn. Behav.* V. 32. № 1. P. 24–35.
- Galef B.G., 1992. The question of animal culture // *Hum. Nat.* V. 3. P. 157–178.
- Garland E.C., Goldizen A.W., Rekdahl M.L., Constantine R., Garrigue C., et al., 2011. Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale // *Curr. Biol.* V. 21. № 8. P. 687–691.
- Giménez J., Cañadas A., Ramírez F., Afán I., García-Tiscar S., et al., 2018. Living apart together: Niche partitioning among Alboran Sea cetaceans // *Ecol. Indic.* V. 95. P. 32–40.
- Guinet C., Bouvier J., 1995. Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago // *Can. J. Zool.* V. 73. № 1. P. 27–33.
- Heyes C.M., 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* V. 69. P. 200–231.
- Janik V.M., Slater P.J., 1997. Vocal learning in mammals // *Advances in the Study of Behaviour*. V. 26. San Diego: Academic Press. P. 59–100.
- Kawai M., 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet // *Primates*. V. 6. № 1. P. 1–30.
- Krützen M., Mann J., Heithaus M.R., Connor R.C., Bejder L., Sherwin W.B., 2005. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V. 102. № 25. P. 8939–8943.
- Laland K.N., Odling-Smee J., Feldman M.W., 2001. Cultural niche construction and human evolution // *J. Evol. Biol.* V. 14. № 1. P. 22–33.
- Landová E., Horáček I., Frynta D., 2006. Note: Have black rats evolved a culturally-transmitted technique of pinecone opening independently in Cyprus and Israel? // *Isr. J. Ecol. Evol.* V. 52. № 2. P. 151–158.
- Levinson S.C., 2006. Introduction: The evolution of culture in a microcosm // *Evolution and Culture* / Eds Levinson S.C., Jaisson P. Cambridge: MIT Press. P. 1–41.
- Lopez J.C., Lopez D., 1985. Killer whales (*Orcinus orca*) of Patagonia, and their behavior of intentional stranding while hunting nearshore // *J. Mammal.* V. 66. № 1. P. 181–183.
- Mann J., Sargeant B., 2003. Like mother, like calf: The ontogeny of foraging traditions in wild Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) // *The Biology of Traditions: Models and Evidence*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 236–266.
- McCurry M.R., Fitzgerald E.M., Evans A.R., Adams J.W., McHenry C.R., 2017. Skull shape reflects prey size niche in toothed whales // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 121. № 4. P. 936–946.
- Noad M.J., Cato D.H., Bryden M.M., Jenner M.N., Jenner K.C.S., 2000. Cultural revolution in whale songs // *Nature*. V. 408. № 6812. P. 537–537.
- Parra G.J., 2006. Resource partitioning in sympatric delphinids: Space use and habitat preferences of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins // *J. Anim. Ecol.* V. 75. № 4. P. 862–874.
- Payne K., Payne R., 1985. Large scale changes over 19 years in songs of humpback whales in Bermuda // *Z. Tierpsychol.* V. 68. № 2. P. 89–114.
- Pitman R.L., Durban J.W., 2012. Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters // *Mar. Mammal Sci.* V. 28. № 1. P. 16–36.
- Pitman R.L., Ensor P., 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters // *J. Cetacean Res. Manag.* 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 Biol.* V. 34. P. 303–306.
- Rendell L., Whitehead H., 2001. Culture in whales and dolphins // *Behav. Brain Sci.* V. 24. P. 309–382.
- Riesch R., Barrett-Lennard L.G., Ellis G.M., Ford J.K.B., Deecke V.B., 2012. Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 106. P. 1–17.
- Roper T.J., 1986. Cultural evolution of feeding behaviour in animals // *Sci. Prog.* V. 70. P. 571–583.
- Ryan C., McHugh B., Trueman C.N., Sabin R., Deaville R., et al., 2013. Stable isotope analysis of baleen reveals resource partitioning among sympatric rorquals and population structure in fin whales // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 479. P. 251–261.
- Samarra F.I., Vighi M., Aguilar A., Víkingsson G.A., 2017. Intra-population variation in isotopic niche in herring-eating killer whales off Iceland // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 564. P. 199–210.
- Sargeant B.L., Mann J., Berggren P., Krützen M., 2005. Specialization and development of beach hunting, a rare foraging behavior, by wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) // *Can. J. Zool.* V. 83. № 11. P. 1400–1410.
- 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 // *Mar. Mammal Sci.* V. 16. P. 94–109.
- Schiel N., Huber L., 2006. Social influences on the development of foraging behavior in free-living common marmosets (*Callithrix jacchus*) // *Am. J. Primatol.* V. 68. № 12. P. 1150–1160.
- Sharpe F., 2001. Social foraging of the Southeast Alaskan humpback whale. PhD thesis. Simon Fraser University.

- https://www.alaskahumpbacks.org/research/Sharpe_dissertation.pdf
- Similä T., Ugarte F., 1993. Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway // *Can. J. Zool.* V. 71. № 8. P. 1494–1499.
- Simon M., Ugarte F., Wahlberg M., Miller L.A., 2006. Icelandic killer whales *Orcinus orca* use a pulsed call suitable for manipulating the schooling behaviour of herring *Clupea harengus* // *Bioacoustics*. V. 16. № 1. P. 57–74.
- Slater G.J., Price S.A., Santini F., Alfaro M.E., 2010. Diversity versus disparity and the radiation of modern cetaceans // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 277. № 1697. P. 3097–3104.
- Terkel J., 1996. Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*) // *Social Learning in Animals: The Roots of Culture* / Eds Heyes C.M., Galef B.G., Jr. San Diego: Academic Press. P. 17–48.
- Vachon F., Hersh T.A., Rendell L., Gero S., Whitehead H., 2022. Ocean nomads or island specialists? Culturally driven habitat partitioning contrasts in scale between geographically isolated sperm whale populations // *Roy. Soc. Open Sci.* V. 9. № 5. <https://doi.org/10.1098/rsos.211737>
- Volkova E.V., Ivkovich T.V., Shitova M.V., Chernyaeva E.N., Malinina T.V., et al., 2019. The summer diet of fish-eating killer whales in Avacha Gulf of Kamchatka: Are there any preferences? // *Mammal. Biol.* V. 97. № 1. P. 72–79.
- Vongraven D., Bisther A., 2014. Prey switching by killer whales in the north-east Atlantic: observational evidence and experimental insights // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* V. 94. P. 1357–1365.
- Weilgart L., Whitehead H., 1997. Group-specific dialects and geographical variation in coda repertoire in South Pacific sperm whales // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 40. № 5. P. 277–285.
- Weinrich M.T., Schilling M.R., Belt C.R., 1992. Evidence for acquisition of a novel feeding behaviour: Lobtail feeding in humpback whales, *Megaptera novaeangliae* // *Anim. Behav.* V. 44. № 6. P. 1059–1072.
- Weir C.R., MacLeod C.D., Pierce G.J., 2012. Habitat preferences and evidence for niche partitioning amongst cetaceans in the waters between Gabon and Angola, eastern tropical Atlantic // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* V. 92. № 8. P. 1735–1749.
- Werth A.J., Potvin J., Shadwick R.E., Jensen M.M., Cade D.E., Goldbogen J.A., 2018. Filtration area scaling and evolution in mysticetes: Trophic niche partitioning and the curious cases of sei and pygmy right whales // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 125. № 2. P. 264–279.
- Whitehead H., Rendell L., 2014. *The Cultural Lives of Whales and Dolphins*. Chicago: Univ. Chicago Press. 417 p.
- Whiten S.A., Goodall J., McGre W.C., Nishida T., Reynolds V., et al., 1999. Cultures in chimpanzees // *Nature*. V. 399. P. 682–685.
- Yurk H., Barrett-Lennard L.G., Ford J.K.B., Matkin C.O., 2002. Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in Southern Alaska // *Anim. Behav.* V. 63. P. 1103–1119.

The role of cultural traditions in ecological niche partitioning in cetaceans

O. A. Filatova*

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Vertebrate Zoology
Leninskie Gory, 1, Bldg. 12, Moscow, 119234 Russia*

*e-mail: alazorro@gmail.com

Ecological niche partitioning is a process that allows organisms to achieve differences in resource use to reduce competition. Niche partitioning is traditionally viewed as a result of modification of genetically inherited traits through the process of adaptive evolution. However, in social animals with developed cognitive abilities, a significant portion of behavioral patterns is transmitted not genetically, but through social learning. Complex sets of behavioral patterns transmitted through social learning are called cultural traditions. The partitioning of ecological niches in cetaceans is most often considered in the context of morphological adaptations: changes in size, skull shape, and the structure of the filtering apparatus. The role of cultural traditions in niche partitioning is still poorly understood, but it is an important and promising area of research, as it provides a novel approach to the ability of animals to change their behavior in order to exploit the environment more efficiently. The main advantage of traditions over genetically inherited behavioral patterns is the ability to change quickly and spread rapidly in a population. Estimating the role of cultural traditions in ecological niche partitioning would highlight the significance of behavior plasticity and social learning in the evolution of animal intelligence. Ecological niche partitioning through the rapidly changing and rapidly spreading behavioral adaptations in the population, allowing to adapt quickly to changes in the environment, could provide a significant evolutionary advantage, which could lead to the development of a relatively high level of intelligence in cetaceans.