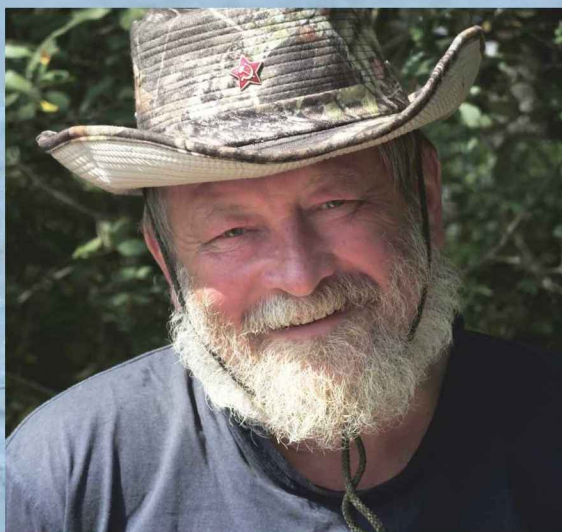




А. В. Агафонов – специалист в области зоопсихологии и биоакустики, кандидат биологических наук. Работал научным сотрудником лаборатории физиологии и биохимии гидробионтов Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН – филиала ФИЦ ИнБЮМ, старшим научным сотрудником лаборатории морских млекопитающих Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН. Областью научных интересов А. В. Агафопова являлось происхождение и эволюция знаковых систем; акустическая система коммуникации дельфинов. А. В. Агафонов более 40 лет жизни посвятил исследованиям и пытался постичь тайну «языка дельфинов».

ISBN 978-5-907983-26-7



9 785907 983267

Агафонов А. В. СПЕЦИФИКА ПОДВОДНОЙ АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ АФАЛИНЫ (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821)
В СРАВНЕНИИ С ВОКАЛЬНЫМИ РЕПЕРТУАРАМИ ДРУГИХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Агафонов А. В.

СПЕЦИФИКА ПОДВОДНОЙ АКУСТИЧЕСКОЙ
СИГНАЛИЗАЦИИ АФАЛИНЫ
(*Tursiops truncatus* Montagu, 1821)
В СРАВНЕНИИ С ВОКАЛЬНЫМИ РЕПЕРТУАРАМИ
ДРУГИХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ



Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского –
природный заповедник РАН – филиал Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра
«Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН

Агафонов А. В.

**СПЕЦИФИКА ПОДВОДНОЙ АКУСТИЧЕСКОЙ
СИГНАЛИЗАЦИИ АФАЛИНЫ
(*Tursiops truncatus* Montagu, 1821)
В СРАВНЕНИИ С ВОКАЛЬНЫМИ РЕПЕРТУАРАМИ
ДРУГИХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

Симферополь
ИТ «АРИАЛ»
2025

УДК 599.537:591.582
ББК 28.169.336.244.5
А 23

*Рекомендовано к печати Научно-техническим советом Карадагской научной станции
им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН – филиала ФГБУН ФИЦ «Институт
биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
протокол № 6 от 16 декабря 2024 г.*

Рецензенты:

Елена Павловна Крученкова – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, научный руководитель лаборатории поведения животных кафедры зоологии позвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова;

Ирина Витальевна Логоминова – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией морских млекопитающих КНС – ПЗ РАН – филиала ФИЦ ИнБЮМ.

Агафонов А. В.

А 23 **Специфика подводной акустической сигнализации афалины (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) в сравнении с вокальными репертуарами других видов морских млекопитающих : монография / А. В. Агафонов. – Симферополь : ИТ «АРИАЛ», 2025. – 184 с., цв. илл.**

ISBN 978-5-907983-26-7

В монографии «Специфика подводной акустической сигнализации афалины (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) в сравнении с вокальными репертуарами других видов морских млекопитающих» выполнен анализ структурных и функциональных особенностей, продуцируемых афалинами акустических сигналов в сравнении с вокальными репертуарами других видов морских млекопитающих (белобочки, белухи, горбатого кита, косатки, морского зайца и тюленя Уэдделла), а также выявлен ряд специфических особенностей вокального репертуара афалин. В основе данного подхода лежит трактовка анализируемых сигналов в качестве коммуникативных систем различного уровня сложности, как аналог «биологического сигнального поля» наземных млекопитающих. Сложность структуры вокального репертуара морских млекопитающих, как системы в целом, а также его функциональной нагрузки у отдельных видов обуславливается, с одной стороны, уровнем развития психических функций представителей видов, а с другой – особенностями структуры их сообществ и поведения. Для нас, наибольший интерес представляет система акустической сигнализации афалин, которая, к настоящему времени, относительно хорошо изучена и интерпретирована. В целом вокальный репертуар афалин характеризуется несколькими специфическими чертами, позволяющими говорить о его уникальности по сравнению с репертуарами других видов морских млекопитающих. По своим свойствам вокальный репертуар афалин представляется явлением исключительным и для более глубокого представления и осмысления их акустической коммуникативной системы, а также об психических способностях афалин, требуется проведение дальнейших исследований.

*Исследования выполнены в рамках тем государственных заданий № 121032300019-0
Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН –
филиала ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского
РАН» и № FMWE-2021-0008 Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН*

УДК: 599.537:591.582

ББК: 28.169.336.244.5

© Агафонов А. В. – текст, 2023

© Агафонов А. В., Алиев Р. – фото, 2023

© ИТ «АРИАЛ»,

макет, оформление, 2025

ISBN 978-5-907983-26-7

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ВВЕДЕНИЕ	7
<i>Подводная акустическая сигнализация морских млекопитающих</i>	7
<i>Вокальный репертуар афалин</i>	9
<i>Общие принципы подхода к исследованиям</i>	10
<i>Цель и задачи исследования</i>	10
<i>Методы исследования и используемая аппаратура</i>	11
<i>Используемая терминология</i>	11
ГЛАВА 1.	
БИОЛОГИЯ, ОБРАЗ ЖИЗНИ И ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ	
РАССМАТРИВАЕМЫХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ..	13
1.1. Афалина.....	13
1.2. Белобочка.....	16
1.3. Белуха.....	17
1.4. Горбатый кит.....	19
1.5. Косатка.....	20
1.6. Морской заяц.....	22
1.7. Тюлень Уэдделла.....	24
ГЛАВА 2.	
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	25
2.1. Акустический материал, использованный в работе.....	25
2.2. Используемая аппаратура.....	26
2.3. Техника сбора данных.....	27
2.3.1. Работа в дельфинариях.....	27
2.3.2. Исследования в естественной среде.....	27
2.4. Обработка и анализ аудиозаписей.....	27
ГЛАВА 3.	
ПОДВОДНАЯ АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ АФАЛИНЫ	29
3.1. Общие характеристики вокального репертуара афалины.....	29
3.2. Репертуар тональных сигналов (свистов).....	33
3.3. Репертуар импульсно-тональных сигналов.....	53
3.4. Акустическая сигнализация афалин в естественной среде.....	57
ГЛАВА 4.	
ИССЛЕДОВАНИЯ ВОКАЛЬНЫХ РЕПЕРТУАРОВ БЕЛОБОЧКИ,	
БЕЛУХИ И МОРСКОГО ЗАЙЦА	61
4.1. Вокальный репертуар белобочки.....	61
4.2. Вокальный репертуар белухи.....	75
4.3. Вокальный репертуар морского зайца.....	87
ГЛАВА 5.	
ПОДВОДНАЯ АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ, ГОРБАТОГО	
КИТА, КОСАТКИ И ТЮЛЕНЯ УЭДДЕЛА (по литературным	
данным)	96

5.1. Подводная акустическая сигнализация горбатого кита.....	96
5.2. Подводная акустическая сигнализация косатки.....	109
5.3. Подводная акустическая сигнализация тюленя Уэдделла.....	120
ГЛАВА 6.	
СПЕЦИФИКА ПОДВОДНОЙ АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ	
АФАЛИН В СРАВНЕНИИ С ВОКАЛЬНЫМИ РЕПЕРТУАРАМИ	
ДРУГИХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.....	129
6.1. Подводная акустическая сигнализация морских млекопитающих в контексте концепции «биологического сигнального поля».....	129
6.2. Общие характеристики вокальных репертуаров исследуемых видов....	130
6.2.1. <i>Афалина</i>	130
6.2.2. <i>Белобочка</i>	132
6.2.3. <i>Белуха</i>	132
6.2.4. <i>Горбатый кит</i>	133
6.2.5. <i>Косатка</i>	134
6.2.6. <i>Морской заяц</i>	135
6.2.7. <i>Тюлень Уэдделла</i>	136
6.3. Сравнение подводной акустической сигнализации исследуемых видов.....	136
6.3.1. <i>Уровень физических параметров</i>	137
6.3.2. <i>Структурный уровень</i>	139
6.3.3. <i>Функциональный уровень</i>	141
6.4. Специфика вокального репертуара афалин по сравнению с акустической сигнализацией других рассматриваемых видов.....	145
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	148
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	150
ОЧЕРКИ ИЗ БИОГРАФИИ АЛЕКСАНДРА АГАФОНОВА	
(11.01.1957–01.09.2023).....	167

ПРЕДИСЛОВИЕ

Любите и изучайте дельфинов, нам с ними по пути.

А. Агафонов

Докторская диссертация «Специфика подводной акустической сигнализации афалины (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) в сравнении с вокальными репертуарами других видов морских млекопитающих», изложенная в данной монографии, завершила творческий и исследовательский путь Александра Агафонова.

Как написала о работе А. Агафонова, доктор биологических наук, научный руководитель лаборатории поведения животных биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, Е. П. Крученкова: «...Рукопись А. Агафонова представляет огромный массив данных по структурному анализу звуковых коммуникаций в общей сложности восьми видов морских млекопитающих. Причем, данные по пяти видам: афалины, белобочки (Черное море), белухи (Белое море и Дальний восток), а также морского зайца (Белое море), автор собирал самостоятельно, а данные еще по трем видам собраны по литературным данным, обработаны по особой единой методике и представляют собой мета-анализ. Автор провел анализ подводной коммуникации всех исследованных видов и выявил общие и видоспецифические признаки для каждого из них. В рукописи представлен подробнейший структурный анализ звуков, выполненный по единой, разработанной автором, методике. Именно поэтому автор может использовать – и успешно применяет – сравнительный анализ. Особого внимания заслуживает то, что для каждого исследуемого вида данные по акустике сопоставляются с данными по экологии и поведению, что позволяет выдвинуть функциональные гипотезы. Структурный анализ, естественно, не может дать окончательных ответов относительно функций звуков, особенно, функций в области коммуникаций, но гипотезы, которые выдвигаются автором на его основе, определяют и уточняют ряд вопросов, которые могут быть поставлены в будущем в специальных экспериментальных схемах. Основным исследованным автором видом была афалина. А.В. Агафонов убедительно показал уникальность устройства ее коммуникационной акустической системы. В фокусе внимания автора были персонифицированные «свисты-автографы» афалины. А. В. Агафонов показал, что функции «свистов-автографов», вероятно, заключаются не только в индивидуальном опознавании, но и в поддержании иерархических отношений в сообществах афалины. Кроме того, автор выделил и

проанализировал иную категорию звуков афалины – импульсно-тональные сигналы. Автор показал, что эти звуки организованы в сложную иерархически-структурированную систему и информационный потенциал данной системы может быть весьма высоким, соответствующим, коммуникативным системам открытого типа. Результаты данного исследования, несомненно, очень интересны и важны, так как дают нам новые представления о путях эволюции коммуникации у животных и влияния на эти пути конкретных экологических условий и обстоятельств эволюционной истории каждого вида».

Обладая феноменальной эрудицией и кругозором, открытостью и добротой, Александр Владиславович всегда останется в нашей памяти как выдающийся ученый, исследователь и прекрасный, отзывчивый человек. Пройденный им путь – это ярчайший пример для последующих поколений ученых.

ВВЕДЕНИЕ

Подводная акустическая сигнализация морских млекопитающих

В процессе жизнедеятельности сообществ обитателей водной среды важную роль играет, помимо взаимодействия со средой обитания, общение членов сообществ между собой. Для обеспечения общения животные используют коммуникативные системы различных типов. Широко распространенным видом коммуникации является акустическая сигнализация, она обнаружена не только у морских млекопитающих, но и у многих видов беспозвоночных и рыб (Панов, 2005; Протасов, 1965; Everest et al., 1948; Zelick et al., 1999). Однако продуцирование звуковых сигналов, как средства общения, наиболее характерно для китообразных и ластоногих (включаемых современной систематикой в отряд хищных). Представители данных отрядов являются высшими звеньями пищевых цепей в морских экосистемах, им свойственны сложные формы поведения, требующие координации действий отдельных особей. Высокий уровень психической организации этих животных позволяет в полной мере реализовывать богатые информационные возможности акустической сигнализации.

Подводная акустическая активность морских млекопитающих интенсивно изучается с 50-х гг. прошлого века (Kellog, Kohler, 1952; Kellog et al., 1953; Schevill, Lawrence, 1953); исследования проводились как в естественной среде обитания животных, так и в условиях содержания их в вольерах, дельфинариях и океанариумах. Было установлено, что такой способностью обладают представители большинства, а возможно, и всех видов китообразных и многих видов ластоногих. К настоящему времени у китообразных наиболее полно описаны вокальные репертуары горбатых китов *Megaptera novaeangliae* (Cerchio et al., 2001; Helweg et al., 1998; Mercado et al., 2005; Smith et al., 2008), афалин *Tursiops truncatus* (см. обзоры: Caldwell et al., 1990; Janik, Sayigh, 2013), белух *Delphinapterus leucas* (Беликов, Белькович, 2006 а, б; Белькович, Крейчи, 2004; Белькович, Щекотов, 1987, 1990 а; Белькович и др., 2009, 2010; Панова и др., 2012 а, б; Faucher, 1988; Karlsen et al., 2002; Sjare, Smith, 1986 а,б; Vergara, Barret-Lenard, 2008) и косаток *Orcinus orca* (Филатова и др., 2004, 2009, 2010; Bain, 1986; Ford, 1989, 1991; Ford et al., 1998).

Кроме того, акустическая сигнализация обнаружена у финвалов *Balaenoptera physalis* (Watkins, 1996), гренландских китов *Balaena mysticetus* (Терво и др., 2006), южных гладких китов *Eubalaena glacialis* (Tyson et al., 2007). У зубатых китов зарегистрирована вокализация кашалотов *Phiseter macrocephalus* (Watkins, Shevill, 1977), нарвалов *Monodon monoceros* (Marcoux et al., 2012; Shapiro, 2006; Watkins et al., 1971), многих представителей семейства настоящих дельфинов (Delphinidae): белобочек *Delphinus delphis* (Ansmann et al., 2007; Fearey et al., 2019; Moore, Ridgway, 1995; Panova et al., 2020; Petrella et al., 2012), беломордых дельфинов

Lagenorhynchus albirostris (Rasmussen, 2009), большелобых стенелл *Stenella frontalis* (Herzing, 1996), гвианских соталий *Sotalia guianensis* (De Figuerido, Simão, 2009), длинноклювых стенелл (*Stenella longirostris*) (Bazua-Duran, Au, 2004; Lamers et al., 2006), ирравадийских дельфинов *Orcaella brevirostris* (Van Parijs et al., 2000), китайских дельфинов *Sousa chinensis* (Van Parijs, Corkeron, 2001 a,b), короткоплавниковых гринд *Globicephala macrorincha* (Scheer et al., 2003), обыкновенных гринд *Globicephala melanea* (Taruski, 1979), обыкновенных морских свиней *Phocoena phocoena* (Amundin, 1991), северных китовидных дельфинов *Lissodelphis borealis* (Rankin et al., 2007), серых дельфинов *Grampus griseus* (Corkeron, Van Parijs, 2001) и др.

Среди ластоногих способностью к подводному продуцированию звуков обладают представители таких видов, как морской заяц *Erignatus barbatus* (Агафонов, Чернецкий, 2018; Белькович, Щекотов, 1990 б; Щекотов, Агафонов, 1988; Ray et al., 1969; Rish et al., 2007; Van Parijs et al., 2001), тюлень Уэдделла *Leptonychotes weddelli* (Green, Burton, 1988 a, b; Thomas, Kuechle, 1982), обыкновенный тюлень *Phoca vitulina* (Белькович, Щекотов, 1990 б; Bjørgesæter, Ugland, 2004), гренландский тюлень *Pagophilus groenlandicus* (Moors, Terhune, 2003; Rossong, Terhune, 2009; Serrano, Terhune, 2001; 2002), морской леопард *Hydrurga leptonyx* и тюлень-крабодед *Lobodon carcinophagus* (Stirling, Siniff, 1979).

Относительно функций подводных акустических сигналов морских млекопитающих можно сказать следующее. Еще в 50–60-х гг. прошлого века было показано (как в процессе наблюдений в природе, так и в специально поставленных экспериментах), что значительная часть продуцируемых звуков (в основном – широкополосные импульсы) используются зубатыми китообразными для ориентации под водой (эхолокации) (Айрапетянц, Константинов, 1974; Белькович, 2001; Белькович, Дубровский, 1976; Дубровский, 1997; Марков, Прохоров, 1978; Kellog et al., 1953; Schevill, Lawrence, 1956). Кроме того, ряд категорий сигналов являются коммуникативными (в широком смысле), т. е. обеспечивают передачу между отдельными особями и их группами определенной информации, необходимой для осуществления ряда жизненно важных процессов – таких, как добыча пищи, спаривание, воспитание детенышей и пр. Именно такие сигналы являются предметом представленной работы.

Общие принципы структурной организации и функционирования акустических коммуникативных систем у тех или иных видов могут существенно отличаться, поскольку их представители находятся на разных стадиях психического развития, что проявляется в сложности форм поведенческой активности, и образуют сообщества, различающиеся по уровню социальной иерархии. Эти два фактора являются определяющими для формирования и развития используемых животными систем коммуникации.

Вокальный репертуар афалин

Особый интерес вызывают данные, полученные в ходе исследований подводной акустической сигнализации афалин. В вокальном репертуаре вида достаточно четко выделяются сигналы тональной и импульсной природы. Последние можно разделить на собственно импульсы (и их серии), используемые, как уже сказано выше, для эхолокации, и дискретные последовательности импульсов, модулированные за счет изменения длительности межимпульсных интервалов (burst pulses, в отечественных исследованиях употребляется обычно термин «импульсно-тональные сигналы»).

Тональные сигналы (свисты) афалин изначально привлекли внимание своим разнообразием; некоторыми авторами выдвигались даже гипотезы (не получившие, впрочем, поддержки большинства исследователей) о том, что по своим структурным характеристикам и функциям система этих сигналов может быть неким аналогом человеческой речи (Лилли, 1965; Марков, 1993). Однако работы Д. и М. Колдуэллов в середине 1960-х гг. показали, что в репертуаре каждого дельфина доминирует специфический, характерный только для данной особи сигнал, названный «свистом-автографом» (Caldwell, Caldwell, 1965). В таком случае логичным предположением стало то, что основной функцией подобных сигналов должна быть индивидуально-опознавательная (Janik, Sayigh, 2013; Tyack, 2000).

По результатам работ 2010–2017 гг. нами было предложено более общее понятие «персонифицированные сигналы»; «свисты-автографы» (функциональная нагрузка которых представляется более широкой, нежели только идентификация отдельных особей) являются наиболее характерными из них (Агафонов и др., 2016, 2018; Агафонов, Панова, 2012, 2017).

Следует заметить, что с общебиологической и эволюционной точек зрения сам факт того, что у каждой афалины в раннем возрасте формируется и на протяжении всей жизни сохраняется сугубо индивидуальный, четко выраженный «позывной», выглядит явлением уникальным для животного мира и подразумевает необходимость высокого уровня самоидентификации у продуцентов подобных сигналов.

Что касается импульсно-тональных сигналов, то наши работы показали, что они в совокупности представляют собой высокоградуальную, иерархически-структурированную систему. Некоторыми исследователями (на основании проведенных экспериментов) высказывались предположения о том, что сигналы данной категории используются дельфинами для коммуникации при координировании каких-либо совместных действий (Иванов, 2009; Eskelinen et al., 2016). Во всяком случае, физические и структурные характеристики импульсно-тональных сигналов позволяют допустить, **что информационный потенциал данной системы может быть весьма высоким, соответствующим, возможно, коммуникативным**

системам открытого типа (Агафонов и др., 2018; Панова, Агафонов, 2011), что опять-таки говорит об определенной уникальности вокального репертуара вида.

Общие принципы подхода к исследованиям

Для теоретического осмысления информационного статуса коммуникативной системы афалин и ее роли как в поведении отдельных особей, так и в характерном для представителей вида социальном поведении, актуальной задачей представляется проведение анализа структурных и функциональных особенностей продуцируемых афалинами акустических сигналов в сравнении с вокальными репертуарами других видов морских млекопитающих. В первую очередь, такое сравнение следует провести с теми видами китообразных, акустическая сигнализация которых описана к настоящему времени достаточно полно и представляет интерес с точки зрения ее акустического разнообразия. Дополнительно возможно также проанализировать подводные акустические сигналы ряда видов ластоногих. Общетеоретической основой подхода будет трактовка анализируемых сигналов в качестве коммуникативных систем различного уровня сложности и, в более общем аспекте, как аналог «биологического сигнального поля» наземных млекопитающих.

С 1976 г. Лабораторией морских млекопитающих (изначально – Лабораторией морской биоакустики) Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН проводятся исследования ряда видов морских млекопитающих в естественной среде обитания, с 2010 г. работы также ведутся в дельфинариях. За это время нами собран обширный массив данных по акустической сигнализации афалины и белобочки (Черное море), белухи (Белое море и Дальний Восток), а также морского зайца (Белое море), анализ которого и положен в основу настоящего исследования.

Кроме того, к настоящему времени опубликовано большое количество работ, в основном, зарубежных, посвященных сигнализации других видов ластоногих и китообразных, в частности – горбатого кита, косатки и тюленя Уэдделла, данные из которых также привлечены нами для сравнения.

Все это открывает возможности для широкого сравнительного анализа вокальных репертуаров нескольких видов морских млекопитающих с использованием как собственных оригинальных материалов, так и литературных данных.

Цель и задачи работы

Целью исследования является анализ акустической сигнализации афалины для выявления ее специфики в сравнении с вокальными репертуарами других видов морских млекопитающих.

Для достижения заявленной цели были решены следующие **задачи**:

- разработка единой методики для проведения сравнительного анализа структуры и функций вокальных репертуаров морских млекопитающих;
- описание структурного и функционального сходства и отличий акустических сигналов афалины, белобочки, белухи, горбатого кита, косатки, морского зайца и тюленя Уэдделла (на основе собственных оригинальных материалов, а также литературных данных);
- выявление специфических особенностей вокального репертуара афалины.

Методы исследования и используемая аппаратура

Сбор акустического материала производился как в естественной среде обитания животных, так и в дельфинариях. Для осуществления аудиозаписей подводных акустических сигналов (а также для прослушивания акватории) применялись стандартные гидроакустические тракты, состоящие из пьезокерамического гидрофона (сфера, диаметр 50 и 70 мм), встроенного в гидрофон предварительного усилителя, герметичного кабеля и наземного усилителя-коммутатора с блоком питания. В 1970-х – 1980-х гг. записи осуществлялись при помощи отечественных магнитофонов (плёночных и кассетных) и были впоследствии оцифрованы. С конца 1990-х гг. запись сигналов производится в цифровом формате WAV (PCM); в качестве звукозаписывающей аппаратуры используются цифровые рекордеры различных марок с частотой дискретизации 96, 48 и 44,2 кГц, а также видеокамеры.

Для обработки акустических сигналов использовалась программа Adobe Audition, которая позволяет визуализировать обрабатываемые сигналы в спектральном или волновом виде и производить замеры их частотно-временных параметров. Статистическая обработка полученного материала осуществлялась в программе Statistica.

Используемая терминология

Термины, употребляемые в тексте (такие, как «свисты», «щелчки», «трели», «песни» и др.), в большинстве своем являются переводами-кальками терминов, используемых в англоязычной литературе и соответствуют общепринятым в работах, посвященных акустической сигнализации морских млекопитающих (Беликов, Белькович, 2006 а, 2006 б; Панова и др., 2012 а, б; Филатова и др., 2004, 2009; Faucher, 1988; Ford, 1989, 1991; Janik, Sayigh, 2013; Tyack, 1998; Van Parijs, Corkeron, 2001 а, b). Как уже указывалось выше, для сигналов, называемых в англоязычной литературе burst pulses, используется термин «импульсно-тональные сигналы». Некоторые вопросы может вызывать сам термин «сигнал». У ряда авторов, исследующих коммуникацию животных, эта категория может

трактоваться достаточно широко, выходя за рамки акустической сигнализации; кроме того, часто имеется в виду, что продуцирование сигналов связано с ответной двигательной реакцией воспринимающей особи (Фридман, 2013). В данной работе под «сигналами» подразумеваются любые звуки (и только звуки), продуцируемые представителями исследуемых видов (в англоязычной литературе в подобном значении обычно используется термин «call»).

ГЛАВА 1.

БИОЛОГИЯ, ОБРАЗ ЖИЗНИ И ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ РАССМАТРИВАЕМЫХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Понятие «морские млекопитающие» охватывает более 120 видов гидробионтов, относящихся к отрядам китообразных (Cetacea), сирен (Sirenia), ластоногих (Pinnepedia) и хищных (Carnivora). Современной систематикой два последних отряда объединены в единый отряд хищных с выделением монофилетической группы ластоногих (включающей два надсемейства), однако в дальнейшем для простоты изложения нами употребляется традиционный термин «ластоногие». Среди морских млекопитающих встречаются животные, как полностью адаптировавшиеся к жизни в воде и прекратившие связь с сушей, так и ведущие в той или иной степени земноводный образ жизни.

Настоящая работа посвящена сравнительному анализу вокальных репертуаров двух видов ластоногих, одного вида усатых и четырех видов зубатых китов. При описании биологических характеристик исследуемых видов использовались фундаментальные источники обзорного характера (Гептнер, Наумов (ред.), 1976; Земский (ред.), 1980; Клейненберг, 1956; Огнев, 1935; Томилин, 1957, 1962; Jefferson et al., 1993; Perrin et al., 2009), а также специализированные статьи, посвященные отдельным аспектам их жизнедеятельности.

1.1. Афалина

Афалина (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821), англ. Bottle-nosed dolphin, Bottlenose dolphin является представителем семейства настоящих дельфинов (Delphinidae). До настоящего времени дискуссионным остается вопрос о видовой и внутривидовой систематике рода афалин (*Tursiops*). Имеются мнения о существовании двух и более видов помимо *T. truncatus*, таких как: *T. gilli* Dall, 1873; *T. aduncus* Ehrenberg, 1832; *T. gephyrens* Lahille, 1908 с выделением подвидов внутри каждого из них (Томилин, 1957; Herschkovitz, 1966; Honacki et al, 1982; Mead, Brownell, 1993; Pilleri, Gahr, 1972; Rice, Scheffer, 1968; Ross, Cockcroft, 1990 по: Соколов, Романенко (ред.), 1997). Отечественными исследователями традиционно выделяется подвид «черноморская афалина» (*Tursiops truncatus ponticus* Barabash, 1940) (обзор см.: Gol'din, Gladilina, 2015).

Дельфин среднего размера, длина тела взрослых особей – 1,9–3,0 м, вес – 150–350 кг, половой диморфизм у афалин не выражен. Окраска тела – двухтональная; обычно темно-серая окраска спины переходит в светло-серую (до почти белого цвета) окраску брюха (рис. 1). Наблюдались случаи полного альбинизма (Гладилина и др., 2012). Ареал вида занимает все теплые и умеренные воды обоих полушарий. Точная численность афалин в природе неизвестна; экстраполируя данные по разным популяциям, ее можно оценить

в несколько сотен тысяч особей. Характерным для представителей вида является питание бентосной рыбой. Так, объектами добычи черноморской афалины являются, в частности, барабуля, камбала (калкан), кефаль, лобан, пелагида, скат, скорпена и др. (Клейненберг, 1956; Томилин, 1957).



Рис. 1. Афалина (фото Р. Алиева)

В этот список могут входить также и пелагические рыбы (хамса, ставрида), если они образуют густые и крупные косяки. При отсутствии таковых афалина возвращается к питанию донными рыбами; этим, возможно, обуславливается приуроченность вида к прибрежной зоне (Цалкин, 1940).

На протяжении уже нескольких десятилетий большое число афалин содержится в дельфинариях, где были исследованы многие аспекты жизнедеятельности представителей вида, в частности, зафиксирована максимальная продолжительность жизни – 60 лет (Ващенко, Чернявский (ред.-сост.), 2014). Длительность беременности самок, также определенная при содержании в неволе, составляет 12 месяцев (Tavolga, Essapian, 1957; Томилин, 1962). Самка рождает обычно одного детеныша весом 11–12 кг. Продолжительность молочного кормления по данным разных авторов колеблется в очень широких пределах – от 3,5 до 24 месяцев (Ожаровская, 1997). После рождения детеныши афалин (как и у многих других видов дельфинов) длительное время пребывают вместе с матерью.

Систематические наблюдения в естественной среде, начатые в 70-х гг. прошлого века, показали, что афалины предпочитают прибрежные акватории, дальних миграций не совершают, достаточно стабильные группы обитают на относительно локальных участках (Белькович (ред.), 1978, 1987; Гладилина, 2012; Odell, Asper, 1990). Так, отечественными исследованиями локальной популяции черноморских афалин в акватории Тарханкутского п-ова (Крым)

было установлено, что в весенне-летне-осенний период эти дельфины образуют стада численностью до 40 особей, состоящие из групп численностью до 12–15 особей; среднее количество дельфинов в стаде варьирует незначительно (Затевахин, Белькович, 1987). Аналогичные исследования проводились на восточном и западном побережьях Флориды. Согласно данным наблюдений, в районе мыса Канаверал (акватория лагун Индиан Ривер и Банана Ривер, протянувшихся параллельно берегу на несколько десятков километров и отделенных от Атлантического океана косами), общая численность афалин составляла 200–300 особей. Авторы отмечают, что дельфины перемещались только в пределах лагун, не выходя в открытый океан; более того – наблюдалось тяготение отдельных групп к определенным участкам обитания (Odell, Asper, 1990). Исследования в заливе Сарасота, расширенные в дальнейшем на залив Тампа и близлежащие воды собственно Мексиканского залива, показали, что всего в этом районе пребывает около 350 особей, причем численность сообщества на протяжении нескольких лет менялась незначительно. Было обнаружено, что дельфины образуют группы (bands), объединяющие особей определенного пола и возраста. Наиболее стабильными являются группы самок с детенышами. Средний размер группы – семь особей, при этом наблюдались как «обмены» членами групп, так и их объединения в более крупные, но менее устойчивые образования – стаи (shools). Группы самцов перемещались более свободно и не были привязаны к определенным группам самок. Наконец, была отмечена группа самцов-подростков, державшаяся обособленно на краю залива. После того как район исследований был расширен, были зафиксированы случаи обмена особей из сообществ залива Сарасота и залива Тампа (Scott et al., 1990).

В естественной среде афалинам свойственны сложные формы поискового и охотничьего поведения, в которых отмечается своеобразное «разделение труда» между участвующими особями (Белькович (ред.), 1978, 1987; Gazda et al., 2005; Nowacek, 2002; Sargeant et al., 2005; Shane et al., 1986).

Начиная с 1960-х гг. было проведено большое количество экспериментальных работ, посвященных интеллектуальным возможностям афалин (обзор исследований, сделанных в конце 1960-х – начале 1980-х гг. см.: Крушинская, Лисицына, 1983). В результате были выявлены способности этих дельфинов к экстраполяции и оперированию эмпирической мерностью фигур (Крушинский и др., 1972), к дифференцировке предметов по линейным размерам и материалам (Абрамов и др., 1972), к смене принципа выбора предмета из нескольких предъявляемых (Adler, Adler, 1982), к выбору по обобщенному признаку (Стародубцев, 2000; Стародубцев и др., 2002) и пр. Многолетний цикл работ по изучению сенсорных, когнитивных и коммуникативных способностей афалин был проведен Л. Херманом с сотрудниками (обзор см.: Herman, 2010). Ими были осуществлены фундаментальные исследования, касающиеся слуха афалин (Herman, Arbeit, 1972; Thompson, Herman, 1975; Yunker, Herman, 1974), зрения (Herman et al.,

1975; Madsen, Herman, 1980), взаимодействия разных анализаторов (Pack, Herman, 1995; Herman et al., 1998), памяти (Herman, Gordon, 1974; Thompson, Herman, 1977, 1981). Кроме того, афалины успешно обучались совершению действий по командам, подаваемым с использованием специально разработанного жестового «языка» (Herman, 1986, 1987; Herman et al., 1984, 1993), при этом дельфины вполне адекватно воспринимали «грамматические правила» разработанного «языка» (Herman et al., 1993; Holder et al., 1993; Herman, Uneyama, 1999).

В настоящее время считается, что уровень развития психики афалин, как минимум, соответствует таковому у человекообразных обезьян, определяемому, в свою очередь, традиционной отечественной психологией (теория деятельности), как «стадия интеллекта» (Леонтьев, 1983).

Исследования подводной акустической сигнализации афалин проводятся (как в дельфинариях, так и в естественной среде) с 50-х гг. XX века (см. главу 3).

1.2. Белобочка

Белобочка, или обыкновенный дельфин (*Delphinus delphis* Linnaeus, 1758), англ. Common dolphin, является представителем семейства Delphinidae (род *Delphinus*). Рядом зарубежных исследователей выделяются, как виды, short-beaked common dolphin (*Delphinus delphis*) и long-beaked common dolphin (*D. capensis*) с подвидами very-long-beaked common dolphin (*D. capensis tropicalis*) (Jefferson et al., 1993; Perrin et al., 2009). Отечественные авторы описывают три изолированных подвида, встречающихся в водах России: черноморский (*D.d. ponticus* Varabash, 1935), атлантический (*D.d. delphis* Linnaeus, 1758) и дальневосточный (*D.d. bairdii* Dall, 1873). Некрупный дельфин – максимальная длина тела может достигать 2,5 м (обычно не превышает 1,8 м), масса тела до 60 кг.

Для белобочек характерна резкая граница окраски между темной спиной и светлым брюхом, образующая характерный рисунок из полос и зон разных оттенков. Форма рисунка индивидуально-специфичная для каждой особи (рис. 2).

Ареал вида чрезвычайно широк, охватывает теплые и умеренные воды всего земного шара. Общая численность в природе неизвестна. В Черном море данный вид в XIX–XX веках являлся основным объектом дельфиньего промысла; таким образом, некоторые выводы о численности популяции можно сделать на основании данных о добыче. В 1930-х – 1940-х гг. только Советским Союзом в отдельные годы добывалось до 100 тысяч белобочек, исходя из чего можно предположить, что в начале XX века их общая численность в данном регионе составляла порядка двух миллионов особей. Белобочка является типично пелагическим дельфином, обычно обитает вдали от берегов (хотя в последнее время в Черном море регулярно наблюдается и в прибрежной полосе). Для белобочек характерно образовывать группы в

несколько десятков особей. Передвигаются быстро, с прыжками над водой, характерным поведением является сопровождение движущихся судов. Глубина ныряния, по-видимому, не превышает 100 м, максимальное время пребывания под водой – 5 мин. Основным объектом питания черноморских белобочек, по данным исследований, проводившихся в период их промысла (Клейненберг, 1956; Томилин, 1957; Цалкин, 1940), являются хамса и шпрот, реже – пелагическая игла, ставрида, пикша и пеламида.



Рис. 2. Белобочка (фото А.В. Агафонова)

Продолжительность жизни белобочек, по приблизительной оценке, составляет 20–25 лет. Роды происходят обычно в теплое время года, длительность беременности – 10–11 месяцев. Большинство самок рождает ежегодно, принося, как правило, по одному детенышу. В отличие от афалин, белобочки крайне плохо переносят неволю, поэтому многие аспекты их жизнедеятельности, в том числе и акустическая сигнализация (см. раздел 4.1), исследованы в значительно меньшей степени.

1.3. Белуха

Белуха (поморск. белуга) (*Delphinapterus leucas* Pallas, 1776), англ. Beluga whale, или White whale, согласно современной классификации относится к семейству нарвалов (Monodontidae), представляя собой единственный вид рода *Delphinapterus*.

Максимальный размер тела белух достигает 6 м, вес – 1,5 т; при этом самцы в среднем на 25 % крупнее самок. Окраска тела однотонная (у взрослых особей белая, иногда с желтоватым оттенком, детеныши рождаются темными и светлеют с возрастом). Характерными особенностями анатомии белух является отсутствие спинного плавника и гибкость шейных отделов позвоночника (рис. 3). Предполагается, что эти свойства позволяют белухам достигать большей маневренности на мелководье вблизи берега, а также в зимний период среди льда.

По современным данным, продолжительность жизни белух может достигать 80 лет. Беременность длится 11–12 месяцев, половой зрелости большинство самок достигает в 4–6 лет, самцов – в 6–9 лет. Период спаривания и рождения детенышей в целом по ареалу растянут на 5–6 месяцев, пик приходится на наиболее теплые месяцы года (Perrin et al., 2009).



Рис. 3. Белуха (фото А. В. Агафонова)

Ареал вида охватывает (с небольшими разрывами) все моря Северного Ледовитого океана, Гудзонов залив, а также северные части Атлантического и Тихого океанов (включая Охотское и северные районы Японского моря). Отмечались встречи и в более южных акваториях (в частности – в Балтийском море).

В водах России традиционно выделяют три популяции (иногда – как подвиды): карскую, беломорскую и дальневосточную. Для белух характерны сезонные миграции, связанные, с изменением ледовой обстановки и миграцией объектов питания (Клейненберг и др., 1964; Белькович, 2004; Белькович, Щекотов, 1990; Belikov, Boltunov, 2002) а также заходы в реки, иногда на сотни километров от устья.

Спектр объектов питания белухи весьма разнообразен. По преимуществу, это различные виды рыб (лососевые, сельдь, навага, мойва, сиговые), при добыче которых животные демонстрируют разнообразные типы коллективной и индивидуальной охоты (Белькович, Щекотов, 1990). В некоторых районах обитания определенную роль в питании белух играют некоторые виды ракообразных, а также головоногих моллюсков.

Как и многие другие представители зубатых китов, белухи ведут социальный образ жизни, образуя сообщества различной численности (иногда

до нескольких сотен особей). Отечественными исследователями достаточно полно описана беломорская популяция белух. Так, было обнаружено, что часть популяции (в основном – самцы) в зимний период уходит из Белого моря, в то время как часть самок с детенышами остаются на зимовку. В летний период в данной акватории образуются восемь локальных репродуктивных скоплений, где происходит спаривание, рождение детенышей и их последующая социализация. Наиболее характерным (и наиболее хорошо изученным) является Соловецкое репродуктивное скопление (численностью в разные годы около 100 особей). Элементарной ячейкой сообщества белух является самка с детенышами, рожденными в течение нескольких последних лет (Андрианов и др., 2009; Белькович, 1995; Белькович, 2004; Белькович, Кириллова, 2000; Белькович и др., 2002; Белькович, Щекотов, 1990; Клейненберг и др., 1964; Огнетов, 2002; Чернецкий и др., 2002).

Белухи достаточно легко адаптируются в неволе и хорошо обучаются различным действиям; в связи с этим они наряду с афалинами содержатся во многих дельфинариях и океанариумах. У них впервые среди китообразных была зарегистрирована подводная акустическая сигнализация в естественной среде (Shevill, Lawtence, 1950). Дальнейшие исследования показали, что вокальный репертуар белух характеризуется необычайным богатством и разнообразием сигналов (см. раздел. 4.2).

1.4. Горбатый кит

Горбатый кит, горбач (*Megaptera novaeangliae*, Borowski, 1781), англ. Humpback whale, относится к семейству полосатиков (Balaenopteridae), входящему в подотряд усатых китов (Mysticeti) отряда китообразных (Cetacea). Является единственным представителем рода *Megaptera*. Средняя длина тела взрослой особи 12–13 м, максимальная – до 18 м (самки в среднем на 1–1,5 м длиннее самцов). Масса тела достигает 40 тонн. Характерной особенностью горбачей являются длинные (до 4 м) изогнутые грудные плавники, позволяющие им совершать высокие прыжки. Спинной плавник широкий и низкий (до 30 см), из-за чего, по-видимому, вид и получил свое название (рис. 4).

Горбачи распространены на всей акватории Мирового океана от тропических вод до высоких широт, внутри вида выделяется около 10 крупных стад и несколько изолированных популяций. Численность вида резко сократилась в период интенсивного китобойного промысла, в настоящее время она оценивается в пределах 30–60 тысяч особей. Для представителей вида характерным является совершение сезонных миграций (из районов летнего нагула в высоких широтах в теплые воды, где происходит спаривание и рождение детенышей). Биологические циклы китов, обитающих в северном и южном полушариях, отличаются примерно на шесть месяцев.

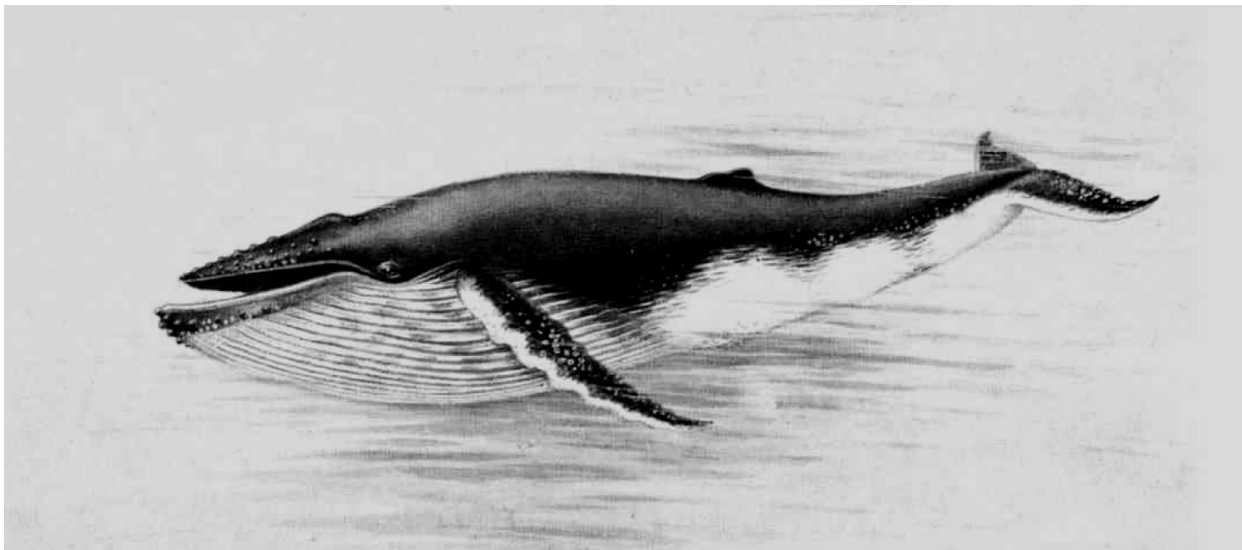


Рис. 4. Горбатый кит (рисунок Н. Н. Кондакова из: Земский (ред.), 1980)

Пищевой рацион горбатых китов весьма разнообразен, объектами питания являются не только пелагические, но и некоторые придонные виды рыб, ракообразных и головоногих моллюсков. Характерным типом пищевого поведения является создание животными «пузырьковых сетей» для окружения и добычи стайной рыбы (Hain et al., 1982; Juracz, Juracz, 1979). Обычное время пребывания горбачей под водой – 10–15 минут.

Горбатые киты могут ассоциироваться в небольшие нестабильные группы (Clarham, 2000). Половой зрелости животные начинают достигать в возрасте четырех-пяти лет. Беременность продолжается около 11 месяцев. Рождение детенышей происходит в теплых водах (в весенне-осенний период соответствующего полушария). В брачный период самцы продуцируют своеобразные «песни», имеющие сложную структуру и меняющиеся год от года (см. раздел 5.1).

1.5. Косатка

Косатка (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758), англ. Killer whale, относится к семейству Delphinidae, единственный вид рода *Orcinus*. Является наиболее крупным представителем семейства – длина тела самцов до 10 м, вес – до 8 т. У косаток хорошо выражен половой диморфизм – самцы значительно крупнее самок; кроме того, они отличаются высоким (до 150 см) и прямым спинным плавником. Окраска тела весьма характерна: темно окрашенная спина имеет резкую границу со светлым брюхом, кроме того – от брюха на спину заходят парные «языки», а над глазами имеются большие белые пятна (рис. 5).

Уже несколько десятков лет косаток содержат в океанариумах, что позволило провести исследования ряда сторон их жизнедеятельности. Так, установлено, что самцы становятся половозрелыми примерно в 15 лет, полной зрелости достигают к 21 году. Самки рожают первого детеныша в 12–14 лет,

продолжительность беременности 15–18 месяцев. Период родов в естественной среде растянут в течение теплого времени года, пик приходится на осенний период (соответствующих регионов обитания). Возможная продолжительность жизни косаток по современным представлениям – до 80–90 лет (для самок) (Perrin et al., 2009).

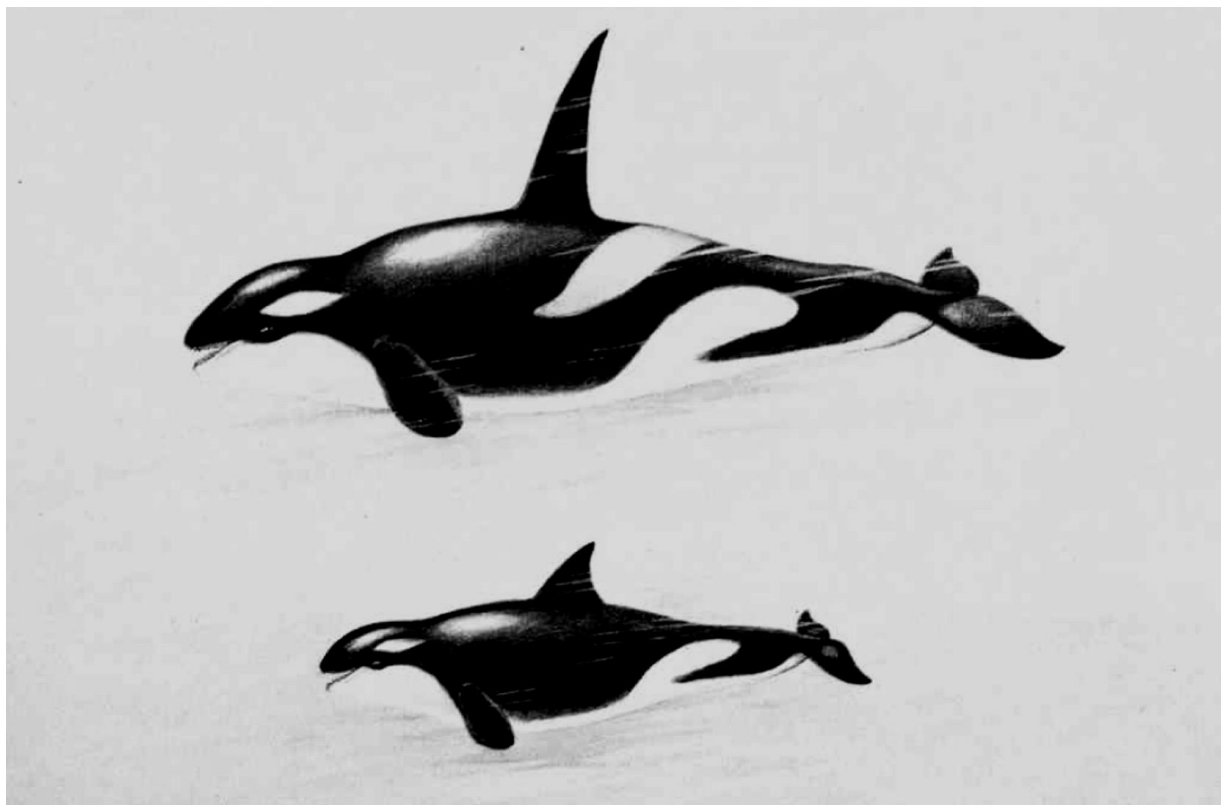


Рис. 5. Косатка, сверху – самец, внизу – самка
(рисунок Н.Н. Кондакова из: Земский (ред.), 1980)

Косатки распространены по всему мировому океану от арктических до антарктических вод (за исключением морей Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского, а также центральной части североамериканского арктического архипелага). Общая численность в природе неизвестна, но, по-видимому, существенно меньше, чем это представлялось ранее. Ассортимент объектов питания косаток весьма разнообразен и включает многочисленные виды рыб и головоногих моллюсков. Кроме того, косатки – это единственные из китообразных, регулярно охотящиеся на теплокровных животных (как на морских млекопитающих, так и на птиц). На основании результатов исследований, проведенных в течение нескольких десятилетий, сформировалось представление о существовании нескольких экотипов косаток, имеющих морфологические, генетические и поведенческие отличия. Наиболее глубоко эти отличия изучены у косаток, обитающих в северной части Тихого океана, в акваториях Канады, США и России (Филатова и др., 2014; Baird et al., 1992; Ford et al., 1998). Исследователями были выделены три

экотипа: прибрежные – «транзитные» и «резидентные», а также менее изученные пелагические, или «оффшорные» косатки. При этом плотоядными являются только «транзитные», в то время как объектами питания «резидентных» и, по всей видимости, «оффшорных» косаток являются, в основном, различные виды рыбы. Сходные экотипы выделены и у антарктических косаток: плотоядные типы **A** (охотящиеся на усатых китов вдали от берега) и **B** (охотящиеся на тюленей, находящихся на дрейфующих льдинах), а также **C** – рыбацкие (Pitman, Ensor, 2003 по: Филатова и др., 2014).

Сообщество косаток представляет собой сложную пространственно-временную структуру с многоступенчатой иерархией. Она описана более полно для резидентных косаток, обитающих недалеко от берега на относительно локальных участках. Основой является материнская группа (семья), возглавляемая самкой, куда входят ее потомки обоих полов. Поскольку, как уже сказано выше, продолжительность жизни самок может составлять до 90 лет, а первые роды происходят в возрасте около 15 лет, то подобные группы могут включать до четырех поколений. Материнские группы весьма стабильны, члены ее не разделяются более чем на несколько часов. Следующий уровень организации – это *под* (pod) (отечественными исследователями используется термин «племя»), куда входят несколько групп, имеющих между собой родственные связи, соответственно, несколько *подов* образуют *клан* (clan). И, наконец, вершиной структуры является *сообщество* (community), объединяющее несколько кланов (Perrin et al., 2009).

Вся эта сложная социальная структура поддерживается благодаря системе акустической сигнализации косаток, которая рассматривается в разделе 5.2.

1.6. Морской заяц

Морской заяц, или лахтак (*Erignathus barbatus* Erxleben, 1777), англ. Bearded seal, согласно традиционной систематике относится к отряду ластоногих (Pinnipedia), семейству настоящих тюленей (Phocidae), подсемейству настоящих, или десятирезцовых тюленей (Phocinae). Современная систематика, как уже отмечено выше, включает ластоногих в ранге двух надсемейств в отряд хищных (Carnivora). Морской заяц – единственный представитель рода *Erignathus* (выделяются два подвида – атлантический и тихоокеанский).

Один из самых крупных представителей настоящих тюленей, обитающих в морях России, средняя длина тела – 222 см, вес – 220–280 кг. Окраска спины взрослых особей однотонная, буровато-серая, переходящая в светло-серую на брюхе. На голове (и иногда на теле) имеются белесые пятна, половой диморфизм в окраске не отмечается (рис. 6).



Рис. 6. Морской заяц (фото А. В. Агафонова)

Распространен практически во всех арктических морях, а также в Охотском, Беринговом и в северной части Атлантического океана. Точная численность вида неизвестна, в период интенсивного промысла в конце 1960-х гг. она оценивалась в 200 тысяч особей. Морские зайцы ведут одиночный образ жизни и считаются относительно оседлыми (хотя отмечались их встречи в центральных районах Северного Ледовитого океана, что, возможно, объясняется дрейфом на плавучих льдах). Сведения о ледовом периоде жизни морского зайца довольно противоречивы. Большинство авторов считают его обитателем только дрейфующих льдов, хотя имеются сведения и о нахождении животных в зоне устойчивого припая (Попов, 1939; Федосеев, 1971; Kingsley et al., 1985). Представители вида являются типичными бентофагами, основные объекты питания – моллюски, черви, в меньшем количестве – различные виды рыб. Глубина ныряния морского зайца – до 100 м, продолжительность пребывания под водой – до 25 мин. (обычно – порядка 10 мин.).

Продолжительность жизни морских зайцев составляет 25–30 лет; половой зрелости все самки достигают к пяти годам, самцы – к семи. Период размножения (щёнки и последующего спаривания) – с марта по май (со сдвигом в ту или иную сторону на разных участках ареала). Эмбриональное развитие (включая латентный период) составляет 11 месяцев, рождение детенышей происходит преимущественно на льду. Молочное питание детенышей длится до одного месяца (при этом в период молочного кормления они примерно половину времени проводят в воде). Спаривание животных происходит под водой. Отмечено, что у самцов в этот период существуют индивидуальные локальные участки пребывания, сохраняющиеся на протяжении нескольких лет (Van Parijs et al., 2001). Зарубежные исследования 1960-х гг. (Ray et al., 1969) показали, что для представителей данного вида характерна интенсивная подводная акустическая активность в весенний период, причем было установлено, что продуцентами сигналов являются

половозрелые самцы. В дальнейшем вокальный репертуар вида (в разных участках ареала) был описан достаточно всесторонне (см. раздел 4.3).

1.7. Тюлень Уэдделла

Тюлень Уэдделла (*Leptonychotes weddellii*, Lesson, 1826), англ. Weddell seal относится к семейству настоящих тюленей (Phocidae), подсемейству восьмirezцовых тюленей, или тюленей-монахов (Monachinae), роду *Leptonychotes* (единственный представитель рода). Крупный тюлень, длина тела до 300 см, масса – до 500 кг. Окраска спины взрослых особей темная с белыми пятнами, брюха – светло-серая (рис. 7). Распространен циркумполярно у побережья материка Антарктиды и на антарктических островах. Единичные встречи отмечены у берегов Южной Африки, Австралии и Новой Зеландии. Преимущественные места обитания – припайный лед и небольшие острова. Общая численность оценивается в несколько сотен тысяч особей. Объектами питания тюленей Уэдделла являются мелкая рыба и придонные беспозвоночные (Plötz et al., 2001). Для добычи пищи совершают погружения на глубину до 600 м, оставаясь при этом под водой до 80 мин. (Harcourt et al., 2000).

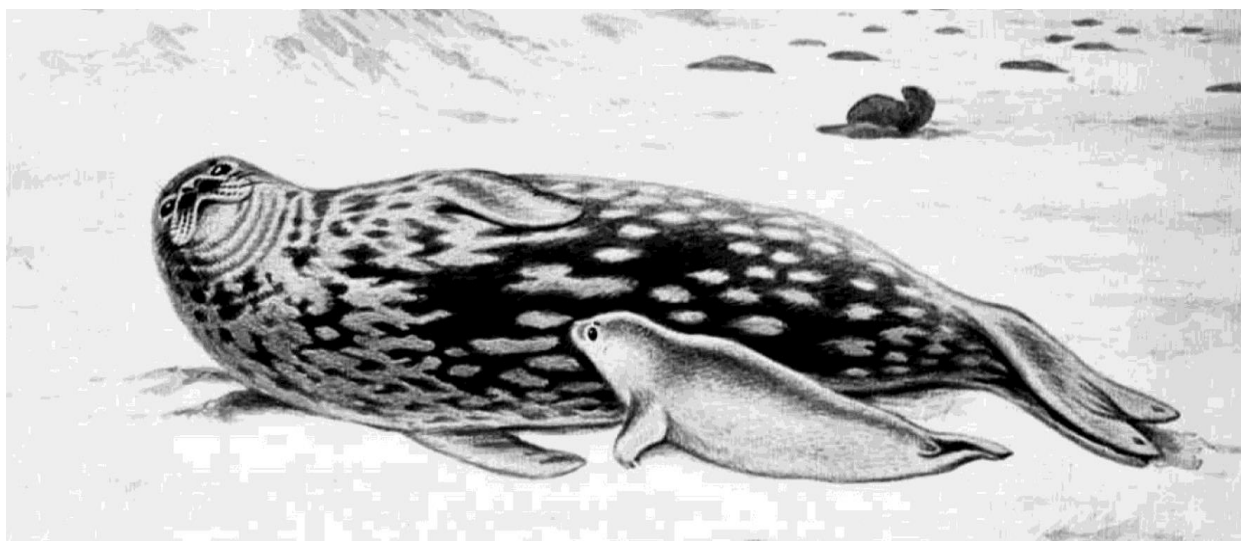


Рис. 7. Тюлень Уэдделла (рисунок Н.Н. Кондакова из: Земский (ред.), 1980)

Продолжительность жизни тюленей Уэдделла – около 30 лет, возраст наступления половой зрелости – шести–восемь лет. Рождение детенышей происходит на сплошном льду в период антарктической весны (сентябрь–ноябрь). В это время для представителей вида характерно образование крупных сообществ (репродуктивных скоплений), основу которых составляют гаремы. Детеныши начинают плавать в воде с двухнедельного возраста, молочное кормление продолжается около двух месяцев. Для представителей вида (и самцов, и самок) в брачный период характерна интенсивная акустическая активность (как подводная, так и на воздухе) (см. раздел 5.3).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Акустический материал, использованный в работе

Сбор акустических данных производился в течение 1976–2019 гг., как в естественной среде обитания животных, так и в дельфинариях. В представленной работе использованы материалы, собранные:

а) по афалине в естественной среде

- в районе Тарханкутского п-ова (Республика Крым) в 1976–1980 гг.;
- в районе г. Судак – пгт Новый Свет (Республика Крым) в 2014–2018 гг.;
- в районе ур. Батилиман – пгт Ласпи (г. Севастополь) в 2018 г.;
- в акватории Черноморского побережья Краснодарского края (в рамках программы «Дельфины Черного моря», финансируемой ПАО «Роснефть») в 2018–2019 гг.;
- в акватории южного побережья Крыма (в рамках проекта «Дельфинология»);
- в районе Морской станции «Малый Утриш» ИПЭЭ РАН (Краснодарский край) в 2019 г.;
- в акватории крымского побережья Керченского пролива в 2019 г.

б) по афалине в условиях неволи

В 2010–2019 гг. сбор акустических материалов для данной работы осуществлялся: в дельфинарии «Коктебель» (пгт Коктебель, Республика Крым), в дельфинарии Карадагской научной станции РАН (пгт Курортное, Республика Крым); в дельфинарии «Большой Утриш» (г. Анапа, Краснодарский край); в дельфинарии «Артбухта» (г. Севастополь); в дельфинарии г. Евпатория и в его филиале на оз. Донузлав (Республика Крым), в Геленджикском дельфинарии (г. Геленджик, Краснодарский край). Всего в исследовании использованы аудиозаписи сигналов, принадлежащих 37 особям.

в) по белобочке

- в районе г. Судак – пгт Новый Свет (Республика Крым) в 2016–2018 гг.;
- в акватории Черноморского побережья Краснодарского края (в рамках программы «Дельфины Черного моря», финансируемой ПАО «Роснефть») в 2018–2019 гг.

г) по белухе в естественной среде

- в районе п. Летняя Золотица (Онежский залив Белого моря) в 1980–1981, 1984, 1986 и 2012 гг.;
- в Амурском лимане в 1980 и 1983 гг.;
- в районе о-вов Мягостров – Сосновец – Роганка (Онежский залив Белого моря) в 2006 и 2008 гг.;
- в районе о-вов Мудьюг – Голая Кошка (Двинской залив Белого моря) в 2011, 2015 и 2017 гг.;

- в районе о-ва Соловецкий в 2013–2015 гг.,
- в устье р. Варзуги (Кандалакшский залив Белого моря) в 2019 г.

д) по белухе в условиях неволи

Записи производились в 2011 и 2014 гг. в вольерах на базе дайвинг-центра «Полярный Круг» (Нильмагуба, Кандалакшский залив Белого моря), в 2013–2017 гг. в дельфинарии «Коктебель» (пгт Коктебель, Республика Крым), в 2018 г. в дельфинарии Утришской Морской станции ИПЭЭ РАН (Краснодарский край). Всего в исследовании использованы аудиозаписи сигналов, принадлежащих восьми особям.

е) по морскому зайцу

- в районе Конюховой губы (Онежский залив Белого моря) в 1984–1985 и 1987 гг.;
- в районе Конюховой губы и п. Летняя Золотица (Онежский залив Белого моря) в 2014 г.;
- в районе Унской губы (Двинской залив Белого моря) в 2017 г.

2.2. Используемая аппаратура

Для осуществления прослушивания акватории, а также – последующей аудиозаписи использовались стандартные гидроакустические тракты, состоящие из пьезокерамического гидрофона (сфера, диаметр 50 и 70 мм), встроенного в гидрофон предварительного усилителя, герметичного кабеля и наземного усилителя-коммутатора с блоком питания и динамиком.

В качестве звукозаписывающей аппаратуры до конца 1990-х гг. применялись пленочные и кассетные магнитофоны отечественного производства (в том числе – и ультразвуковые). Впоследствии сохранившийся аудиоматериал был оцифрован в формате WAV (PCM). Начиная с 2000-х гг. запись сигналов производилась непосредственно в цифровом формате WAV (PCM); в зависимости от конкретной задачи для записи использовались:

– Видеокамера Panasonic NV-GS400GS (носитель информации – цифровая кассета mini DV). Синхронная запись аудио- и видео данных, формат аудиозаписи – PCM (WAV), 16 бит, частота дискретизации 48 кГц. Частотный диапазон записи – 20 Гц – 24 кГц.

– Цифровой аудио-видеорекордер IsonBIT HDR11L (носитель информации – жесткий диск). Синхронная запись аудио- и видеоданных (возможность многочасовой записи), формат аудиозаписи – WAV (PCM), 16 бит, частота дискретизации 48 кГц. Частотный диапазон записи – 20 Гц – 24 кГц.

– Цифровой аудиорекордер Ritmix RR-900 (носители информации – внутренняя память и карта памяти micro SD). Имеется возможность многочасовой записи с программированием времени включения/выключения. Формат записи – WAV (PCM), 16 бит, частота дискретизации 44.1 кГц. Диапазон звукозаписи – 20 Гц – 22.05 кГц.

– Цифровой аудиорекодер ZOOM H4 (носитель информации – карта памяти SD). Формат записи – WAV (PCM), 16 бит, частота дискретизации до 96 кГц. Диапазон звукозаписи – 20 Гц – 48 кГц.

– Цифровой аудиорекодер Tascam DR 60D (носитель информации – карта памяти SD). Формат записи – WAV (PCM), 16 бит, частота дискретизации до 96 кГц. Диапазон звукозаписи – 20 Гц – 48 кГц.

2.3. Техника сбора данных

2.3.1. Работа в дельфинариях

При проведении аудиозаписей в дельфинариях гидроакустические тракты устанавливались стационарно при помощи специальных пластиковых кронштейнов. Сам гидрофон располагался примерно на половине расстояния между дном бассейна и поверхностью воды, расстояние от гидрофона до стенки составляло около 0,5 м. В дельфинарии «Коктебель» гидрофоны размещались в двух соединенных между собой бассейнах, запись производилась на два канала. Это позволяло при необходимости выделять индивидуальные вокальные репертуары отдельных особей, используя метод «относительной изоляции» дельфинов в малом бассейне (Агафонов, Панова, 2012; 2017).

2.3.2. Исследования в естественной среде

Акустические записи при проведении наблюдений с береговых наблюдательных пунктов производились при помощи стационарных гидроакустических трактов в одноканальном режиме. Гидрофон размещался в толще воды (обычно на равном расстоянии от поверхности и дна) и фиксировался при помощи якоря и поплавка. Его расстояние от берега составляло, в зависимости от условий работы, от 20 до 400 м. При наблюдении с малых плавсредств гидрофон опускался с борта на глубину нескольких метров. Запись подводных акустических сигналов морского зайца производилась со сплошного льда, гидрофон погружался в специально пробуренные лунки.

2.4. Обработка и анализ аудиозаписей

Обработка акустических сигналов производилась в программе Adobe Audition при следующих установочных параметрах: весовая функция Хемминга, размер блока быстрого преобразования Фурье 256–2048 точек. Сигналы визуализировались в спектральном или волновом виде, далее производились замеры их частотно-временных параметров (рис. 8 и 9). При необходимости вычислялись среднее, минимальное и максимальное значения выбранных параметров, таких как длительность сигнала и его отдельных

элементов, частотные характеристики «ключевых точек» и др. (использовалась программа Statistica). При помощи соответствующих инструментов программы строились графики и диаграммы. В тех случаях, когда это имело функциональный смысл, оценивались сходство/различие отдельных категорий сигналов (по численным значениям выбранных параметров), для оценки применялся непараметрический критерий Манна-Уитни.

Для подготовки иллюстраций применялись программы Adobe Photoshop, ACD PhotoCanvas и Paint.

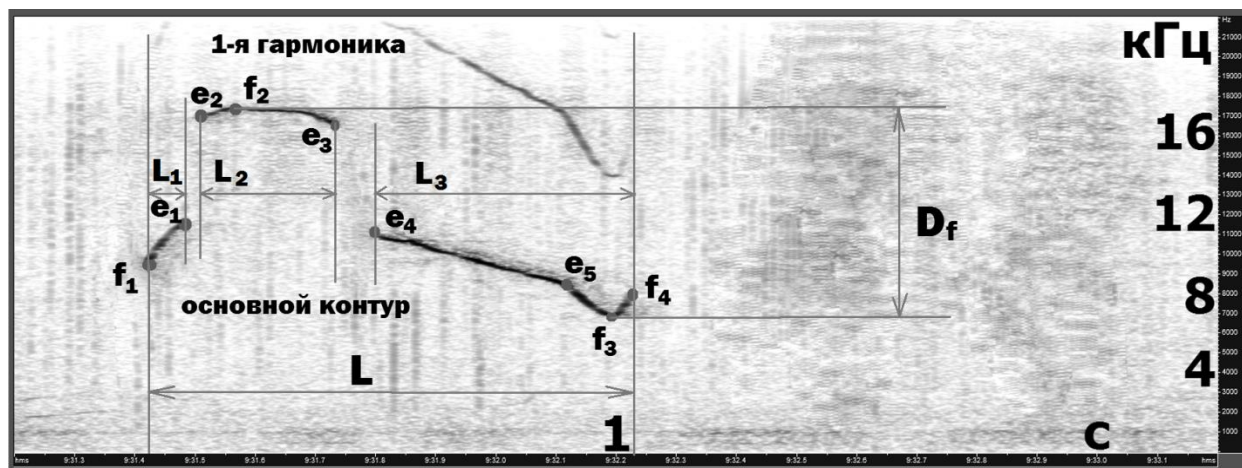


Рис. 8. Основные параметры тональных сигналов (свистов):

L – общая длительность, $L1-L3$ – длительность отдельных элементов, $f1$ – начальная частота сигнала, $f2$ – максимальная частота, $f3$ – минимальная частота, $f4$ – конечная частота сигнала, $e1-e5$ – частоты «ключевых точек» (экстремумов), Df – частотная полоса сигнала

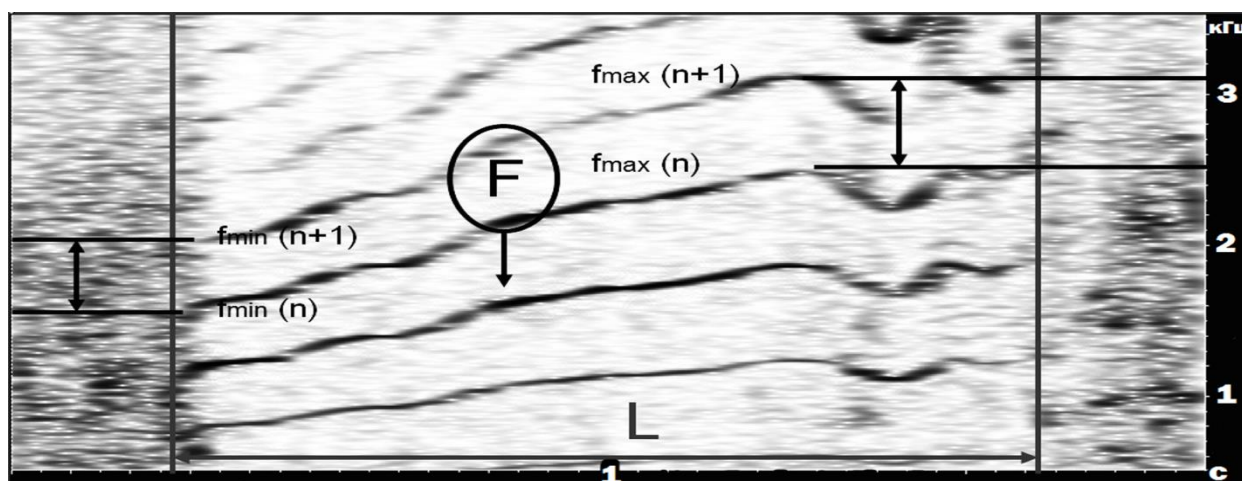


Рис. 9. Основные параметры импульсно-тональных сигналов:

L – общая длительность, $fmin(n)$ – минимальная частота гармоники n , $fmax(n+1)$ – максимальная частота гармоники $n+1$.
 F – частота следования импульсов в определенный момент времени (определяется как $f(n+1) - f(n)$ или $f(n)/n$)

ГЛАВА 3.

ПОДВОДНАЯ АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ АФАЛИНЫ

Изучение подводной акустической сигнализации афалин (в неволе и в естественной среде) ведется с середины XX века, за это время собран обширный материал (отчасти – неоднозначный и даже противоречивый). Исследования по данной тематике, проводимые нами на протяжении последних 10 лет, позволили, сравнив собственные результаты с имеющимися литературными данными, уточнить и упорядочить типологию сигналов, продуцируемых представителями вида, а также выявить ряд не отмечавшихся ранее феноменов (Агафонов и др., 2016, 2018; Агафонов, Панова, 2017). В результате, к настоящему времени структура и функции вокального репертуара вида могут быть интерпретированы достаточно адекватно и логично (не исключая, разумеется, того, что некоторые аспекты остаются по-прежнему малоизученными). На основании такой интерпретации можно говорить об определенной уникальности системы акустической сигнализации афалин, выделяющей ее из ряда вокальных репертуаров других видов.

3.1. Общие характеристики вокального репертуара афалин

В репертуаре афалин можно выделить три основные категории акустических сигналов, хорошо различающиеся по своим физическим характеристикам. Сигналы смешанного происхождения (например, бифональные) хотя и отмечаются в репертуаре, однако составляют в нем относительно небольшую долю (в отличие, например, от репертуара косаток и, в особенности, белух).

Импульсы (щелчки) и их серии. Широкополосные импульсы составляют существенную часть подводных акустических сигналов, продуцируемых афалинами; в настоящее время общепринято, что большинство из них используются дельфинами для ориентации в пространстве в качестве локационных. Хотя они и могут нести косвенную коммуникативную нагрузку (информируя других особей о факте наличия в обозримом пространстве продуцентов сигналов), подробный анализ данной категории не входил в задачи представленной работы. Примеры импульсных сигналов представлены на рис. 10.

По литературным данным, импульсы представляют собой широкополосные (до 200 кГц и выше) сигналы, длительностью 7–100 мкс. Обычно продуцируются сериями; скорость следования импульсов в серии обуславливается расстоянием до лоцируемого объекта (Белькович, Дубровский, 1976; Дубровский, 1997). Некоторыми авторами проводилась внутрикатегориальная дифференциация импульсных сигналов на несколько типов; при этом высказывались предположения о том, что при помощи определенных типов импульсов возможна передача достаточно сложной

информации (т. е. об их прямой коммуникативной функции) (Ryabov, 2011; Рябов, 2014).

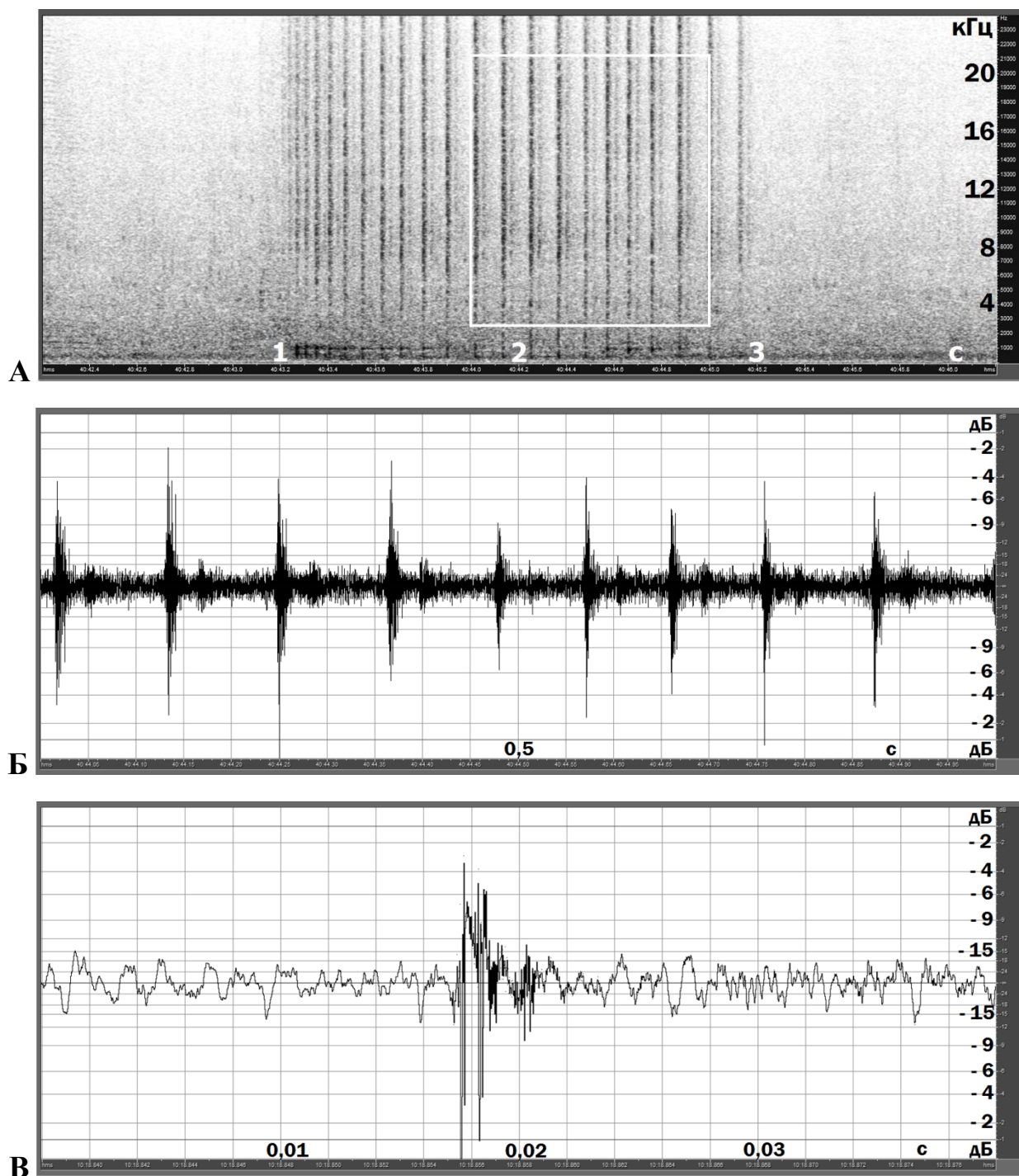


Рис. 10. А – спектрограмма серии импульсов, Б – осциллограмма выделенного фрагмента, В – осциллограмма отдельного импульса

Тональные сигналы (свисты). Тональные сигналы представляют собой узкополосные частотно-модулированные звуки длительностью до нескольких секунд. Частотный диапазон основного контура большинства из них находится в пределах от 3 до 25 кГц (хотя пиковая частота у некоторых

может заходить в ультразвуковой диапазон). На слух человека они воспринимаются как высокочастотные свисты с изменяющейся высотой звука (с чем и связано их название).

В 60-х гг. XX века было обнаружено, что в репертуаре каждого дельфина доминирует свист с характерной, свойственной только данной особи формой контура (Caldwell, Caldwell, 1965). В связи с этим сложилось представление (которого в настоящее время придерживается большинство исследователей) об индивидуально-опознавательной функции данных сигналов, как основной; сами же они получили наименование *signature whistles* («свисты-автографы») (Janik, Saygh, 2013). В то же время высказывались и предположения о том, что данное представление является ошибочным, а идентичные типы свистов могут продуцироваться разными особями (McCown, Reiss, 1995 а, 2001). Кроме того, ряд авторов считает возможным использование афалинами тональных сигналов для ориентации в пространстве (Иванов, 2009; Рябов, 2014, 2019). Примеры свистов приведены на рис. 11.

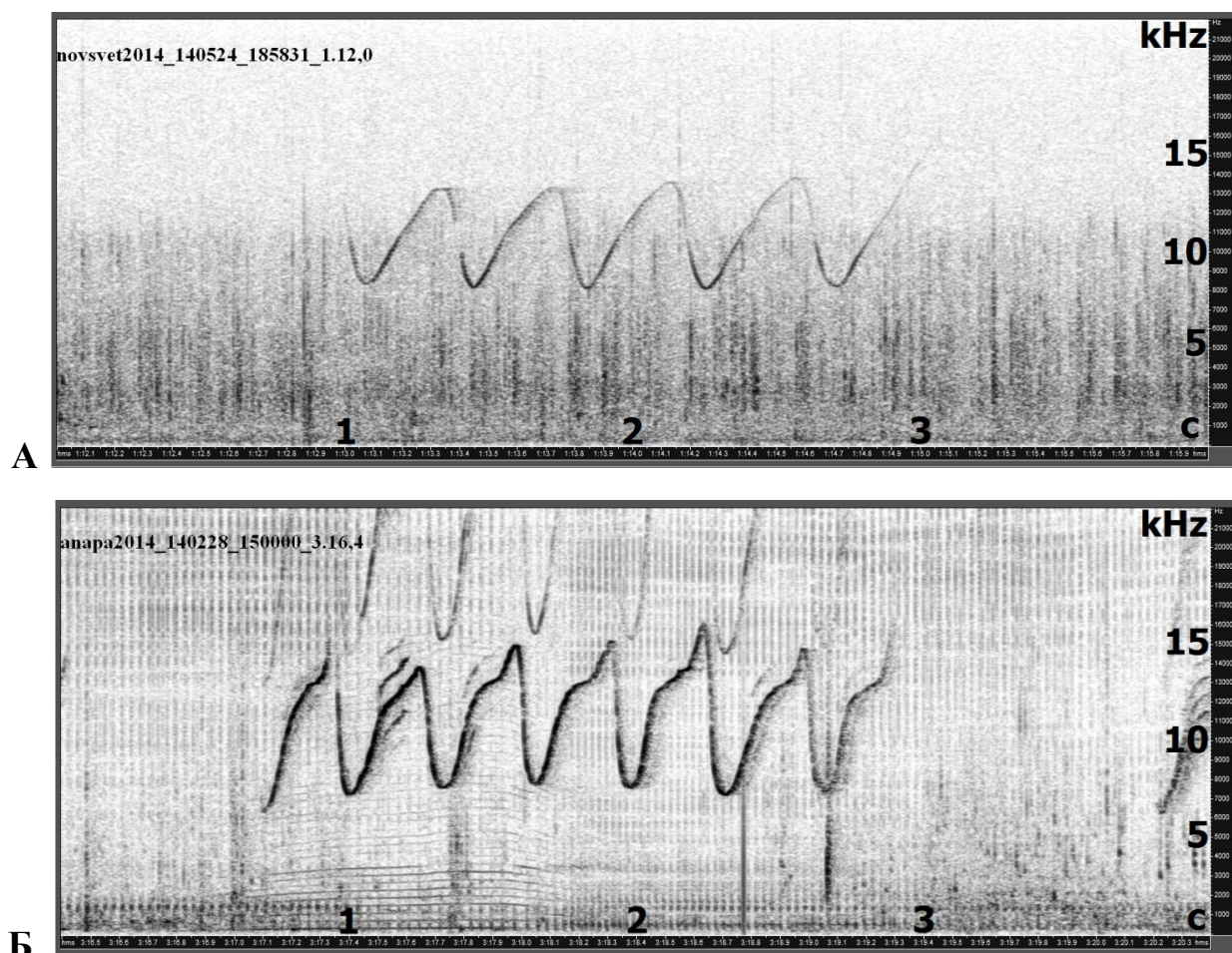


Рис. 11. Примеры спектрограмм тональных сигналов. А – зарегистрирован в море (р-н пгт Новый Свет, Республика Крым); Б – зарегистрирован в дельфинарии «Большой Утриш» (г. Анапа, Краснодарский край)

Импульсно-тональные сигналы. Данная категория звуков (burst pulses в англоязычной терминологии) является до настоящего времени наименее изученной; в то же время она вызывает наибольшие споры относительно типологии, структуры и функций. Сигналы представляют собой дискретные последовательности импульсов продолжительностью до нескольких секунд, модулированные за счет изменения длительности межимпульсных интервалов (т.е. скорости следования импульсов). Эта скорость может составлять от 150 до 700 имп/с. На слух человека они воспринимаются как вой или мяуканье с меняющейся высотой, на экране спектроанализатора сигналы выглядят как контуры с множеством гармоник (частота основного контура соответствует скорости следования импульсов). Экспериментальные исследования слуховых способностей афалин показали, что для надежного различения ими отдельных импульсов в серии величина межимпульсных интервалов должна составлять не менее 1000 мкс (Дубровский, 1997). Это значит, что самими дельфинами импульсно-тональные сигналы воспринимаются как импульсные последовательности.

Функции импульсно-тональных сигналов обычно связывают с эмоциональными проявлениями и агрессивным поведением (Blomqvist, Amundin, 2004; McCowan, Reiss, 1995 b; Overstrom, 1983). М. П. Ивановым (Иванов, 2009) на основании экспериментальных данных было высказано предположение об использовании афалинами таких сигналов (согласно терминологии автора, – «взрывоподобных длинных импульсов») для обмена информацией в ходе решения совместной задачи.

Весьма вероятным является то, что какие-то из импульсно-тональных сигналов служат для лоцирования объектов на сверхблизких дистанциях. Так, при проведении комплексных этолого-акустических исследований в 1970-е гг. в акватории Тарханкутского п-ова, короткие импульсно-тональные звуки («кряки») использовались как индикаторы захвата дельфином рыбы (Белькович и др., 1978; Агафонов, Казнадзей, 1987).

В качестве примера на рис. 12 представлена последовательность импульсно-тональных сигналов (продуценты – четыре особи, запись сделана в дельфинарии «Коктебель»).

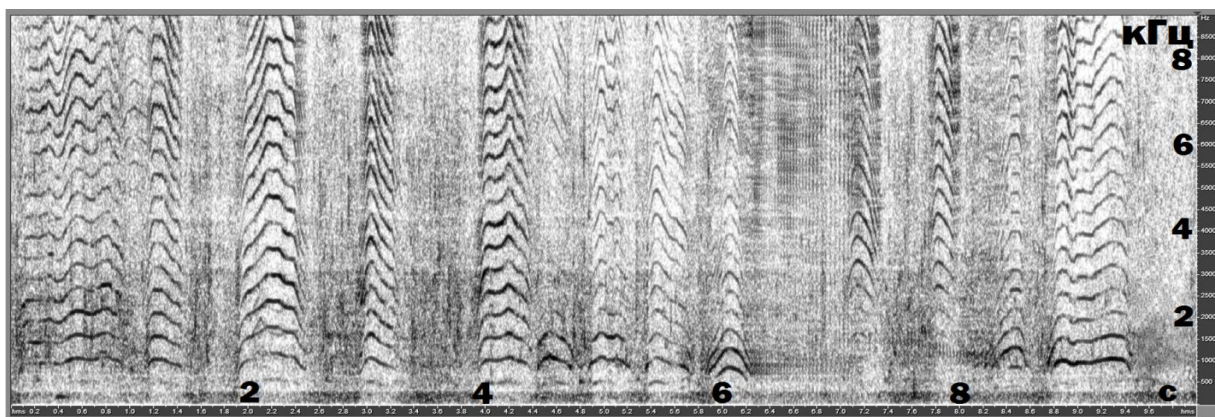


Рис. 12. Пример последовательности импульсно-тональных сигналов

3.2. Репертуар тональных сигналов (свистов)

Свисты, доминирующие в индивидуальных репертуарах. В 2010–2014 гг. нами исследовались вокальные репертуары восьми афалин, содержащихся в двух дельфинариях. Первоначальной задачей являлось выявление индивидуально-специфичных тональных сигналов, доминирующих в репертуарах особей. В ходе исследований применялись различные методические приемы, позволяющие достаточно надежно определять сигналы, продуцируемые конкретными особями.

Так, в 2010–2011 гг. в дельфинарии «Коктебель» (Республика Крым) производилась целенаправленная систематическая изоляция каждого из четырех находящихся в нем дельфинов в малом бассейне (акустически соединенном с большим, где в это время находились остальные особи). Примеры выделенных при этом доминирующих сигналов (интерпретируемых как «свисты-автографы» соответствующих особей) показаны на рис. 13–16.

В начале 2010 г. в том же дельфинарии с целью реабилитации непродолжительное время находился самец-подросток (возраст примерно 1,5 года, условно назван «Дикий»), запутавшийся в рыбацкой сети; после проведения необходимых медицинских процедур он был выпущен в море. Поскольку дельфин постоянно пребывал в малом бассейне, определить его доминирующий сигнал оказалось достаточно легко (рис. 17).

В 2013 г в дельфинарий Коктебель была помещена самка Майя (возраст 1,5–2 года); ее доминирующий сигнал был определен как новый, стабильно появившийся в общем репертуаре (рис. 18). Впоследствии это было подтверждено при ее отсаживании в малый бассейн.

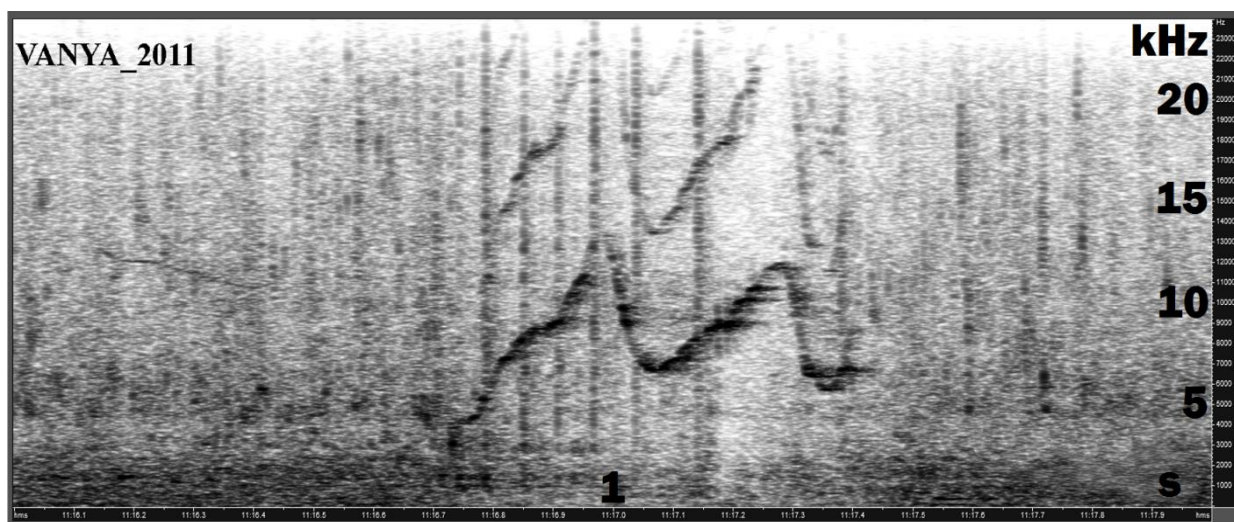


Рис. 13. «Свист-автограф» Вани (♂)

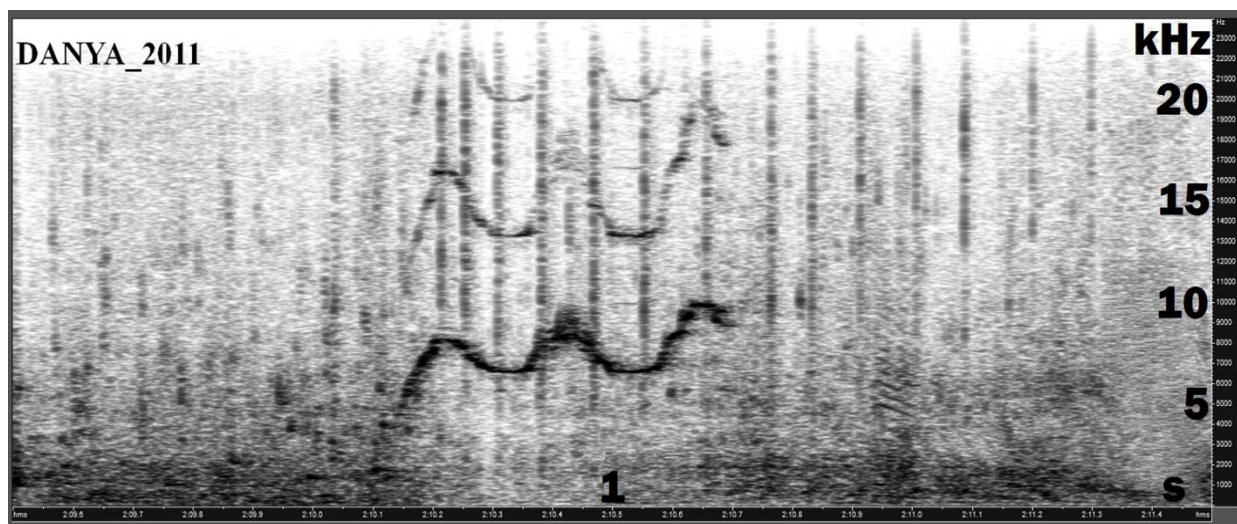


Рис. 14. «Свист-автограф» Дани (♂)

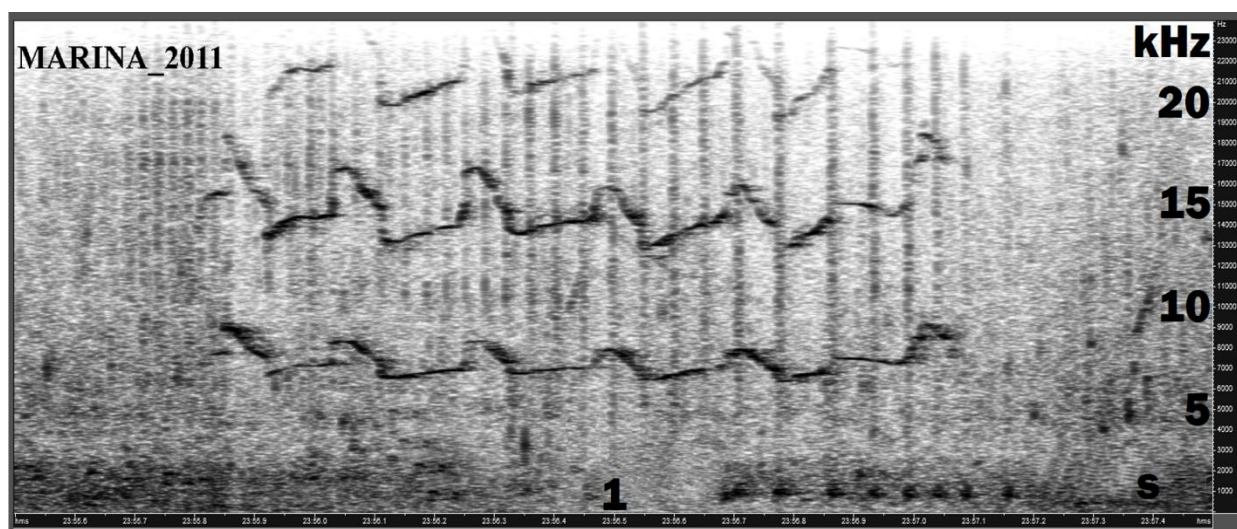


Рис. 15. «Свист-автограф» Марины (♀)



Рис. 16. «Свист-автограф» Зои (♀)

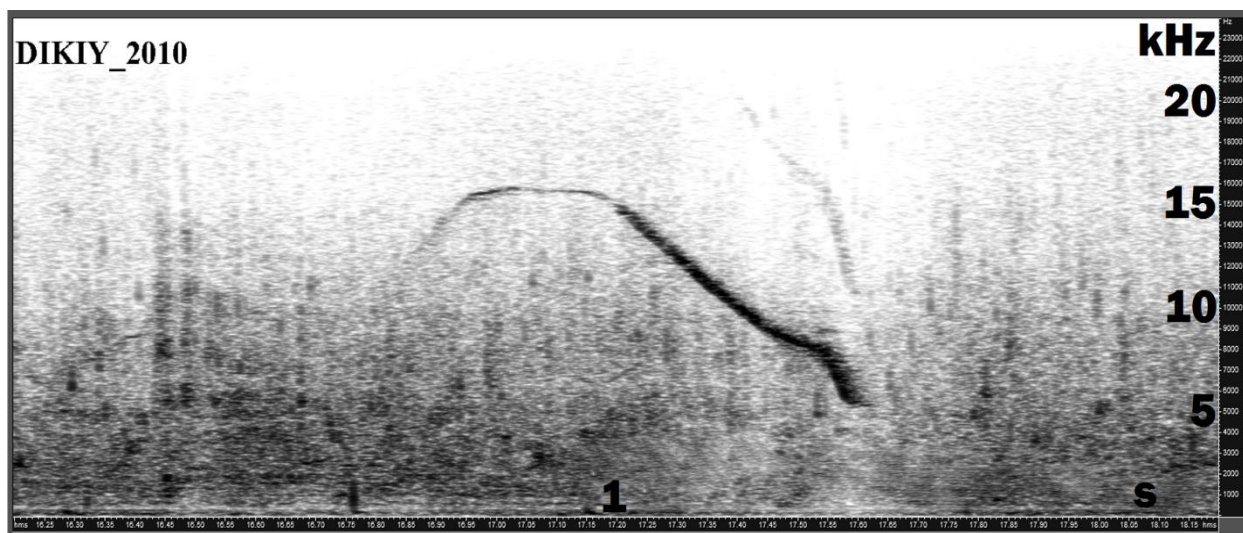


Рис. 17. «Свист-автограф» Дикого (♂)

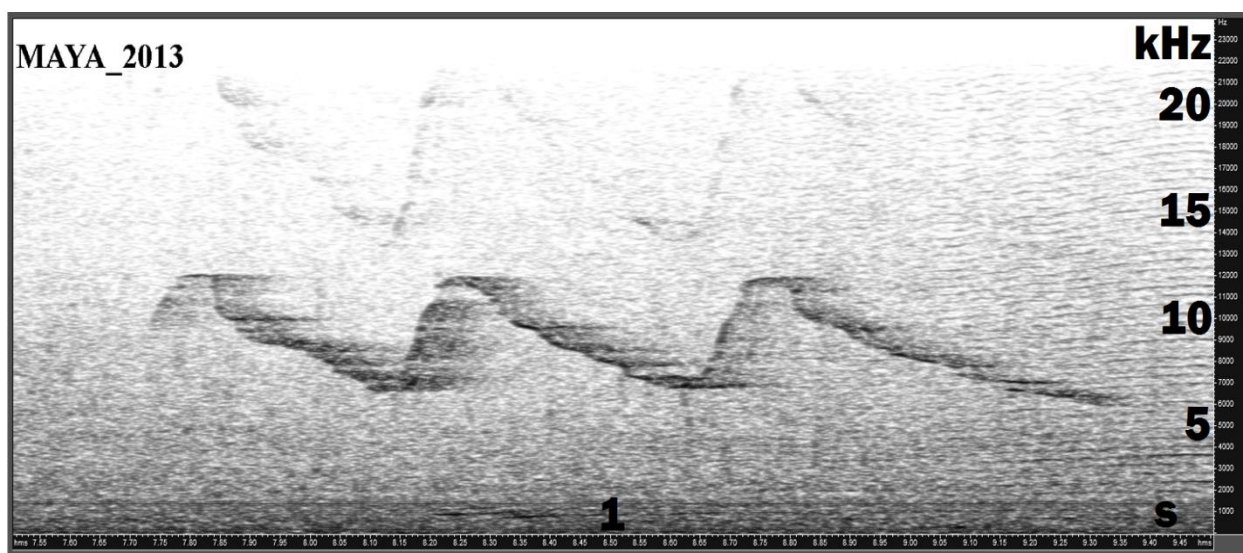


Рис. 18. «Свист-автограф» Майи (♀) в 2013 г.

В 2010 г. аудиозаписи были произведены в дельфинарии Карадагской научной станции (Республика Крым), где в одном бассейне содержались самка Яна и самец Яша. В записях были выделены два доминирующих свиста, однако осуществить их ассоциацию с продуцентами было технически невозможно.

В 2011 г. была опубликована статья В. А. Рябова, посвященная экспериментальным исследованиям импульсной сигнализации тех же самых дельфинов (Ryabov, 2011). Во время проведения экспериментов животные находились в фиксированной позиции, а записи осуществлялись при помощи пары специализированных высокочастотных гидрофонов, позволявших производить локализацию источника звука. Поскольку при этом регистрировались и тональные сигналы, при сравнении данных В. А. Рябова с собственными появилась возможность привязать к конкретным особям

продуцируемые ими «свисты-автографы». К сожалению, в тексте самой статьи имена дельфинов были перепутаны, и эта ошибка вошла в последующие публикации (Агафонов и др., 2016, 2018; Агафонов, Панова, 2017).

Уточнение было внесено В. А. Рябовым в устном сообщении; таким образом, в настоящей работе имена продуцентов сигналов обозначены правильно. Спектрограммы «свистов-автографов» афалин из дельфинария Карадагской научной станции приводятся на рис. 19–21. Как можно заметить, «автограф» Яши существует в виде двух вариантов; данный феномен будет рассмотрен далее.

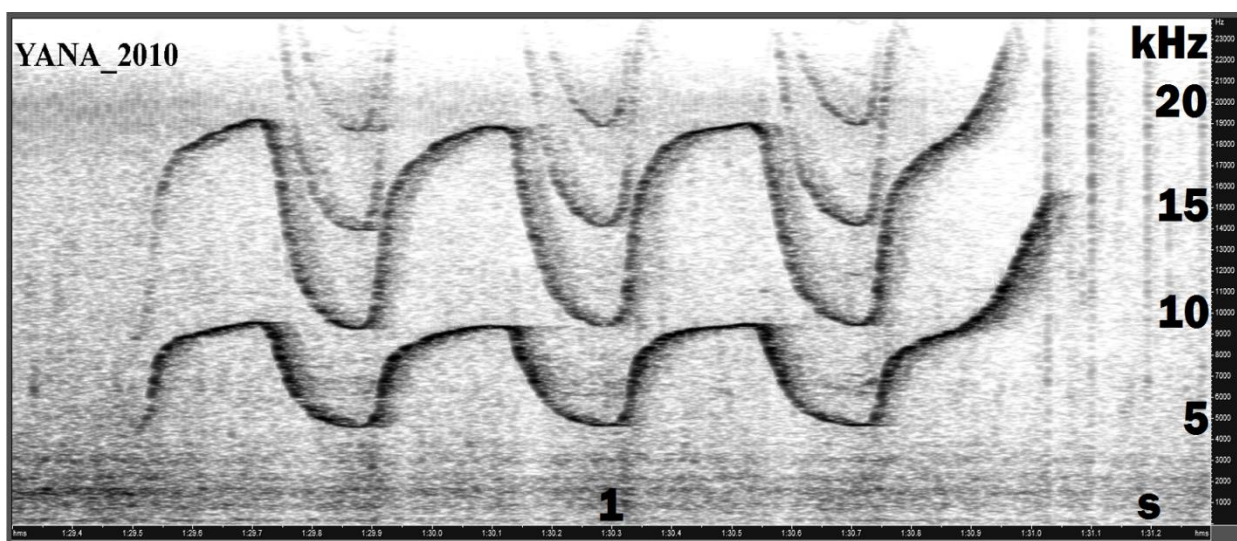


Рис. 19. «Свист-автограф» Яны (♀)

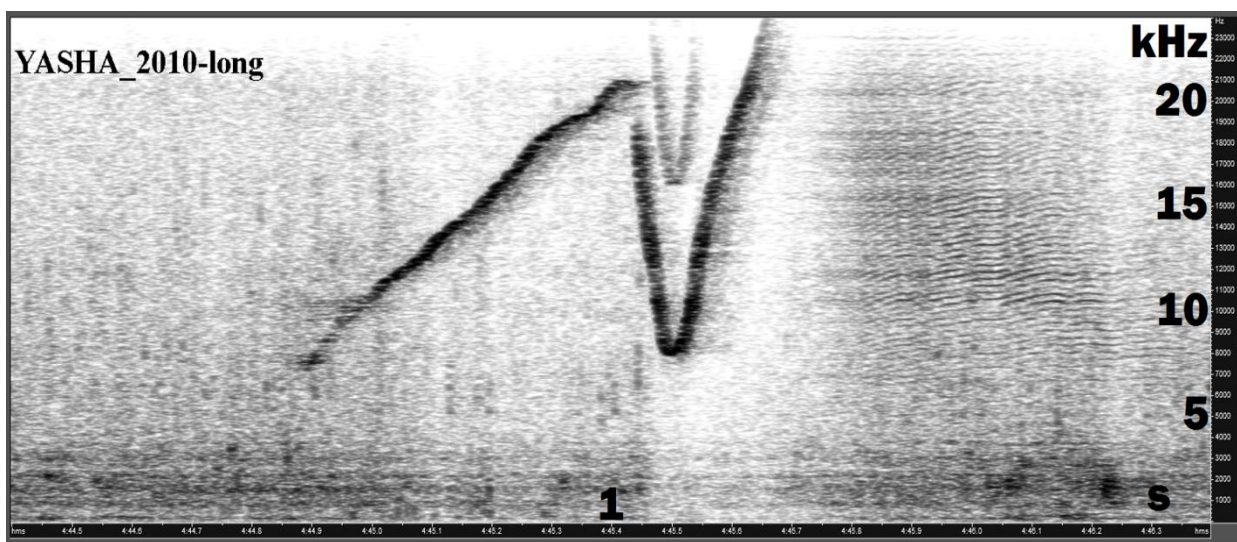


Рис. 20. «Свист-автограф» Яши (♂) – «длинный» вариант

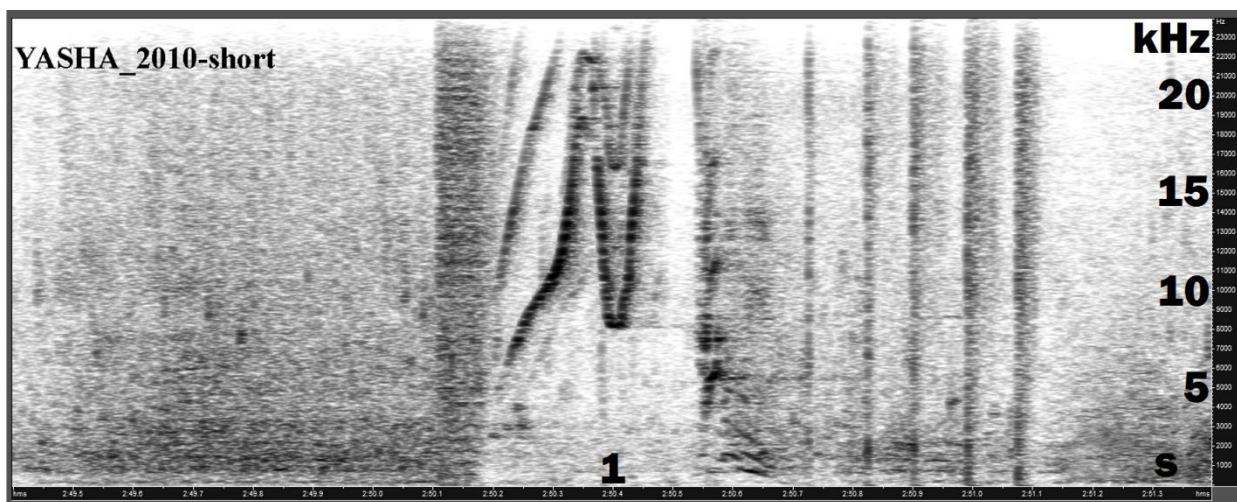


Рис. 21. «Свист-автограф» Яши (♂) – «короткий» вариант

Достаточно продолжительные аудиозаписи проводились в 2014–2019 гг. еще в пяти дельфинариях (общее количество находящихся там афалин – 29). Акустические пространства в них были единые, каким-либо образом разделять продуцентов сигналов не представлялось возможным. В целом число выделенных доминирующих свистов в некоторых дельфинариях соответствовало числу находящихся там дельфинов, а в других могло быть большим или меньшим. В качестве примеров на рис. 22 и 23 приводятся доминирующие сигналы в дельфинариях, где их число точно соответствовало количеству продуцентов.

Для уточнения классификации тональных сигналов афалин был произведен более детальный анализ записей, сделанных в дельфинарии «Коктебель», в результате которого был выявлен ряд феноменов и факторов, оказывающих влияние на формирование общих представлений о вокальном репертуаре вида.

Вариабельность «свистов-автографов». В ходе исследований было обнаружено, что, хотя форма контура «свиста-автографа» является индивидуально-специфичной у каждой особи и, соответственно, значительно отличается от таковой у других особей, частотно-временные характеристики продуцируемых «автографов» могут изменяться в некоторых пределах. Примеры подобных вариаций (продуцент Зоя, дельфинарий «Коктебель») показаны на рис. 24.

Какой-либо связи таких изменений с поведенческим контекстом или эмоциональным состоянием исследуемых дельфинов выявлено не было; даже при продуцировании «автографов» в виде серии они могли значительно отличаться друг от друга. На рис. 25 показан пример подобной серии.

Пределы variability «автографа» могут значительно различаться у разных особей. Так, «автограф» Дани (дельфинарий «Коктебель») характеризуется весьма высокой нестабильностью и изменчивостью (рис. 26).

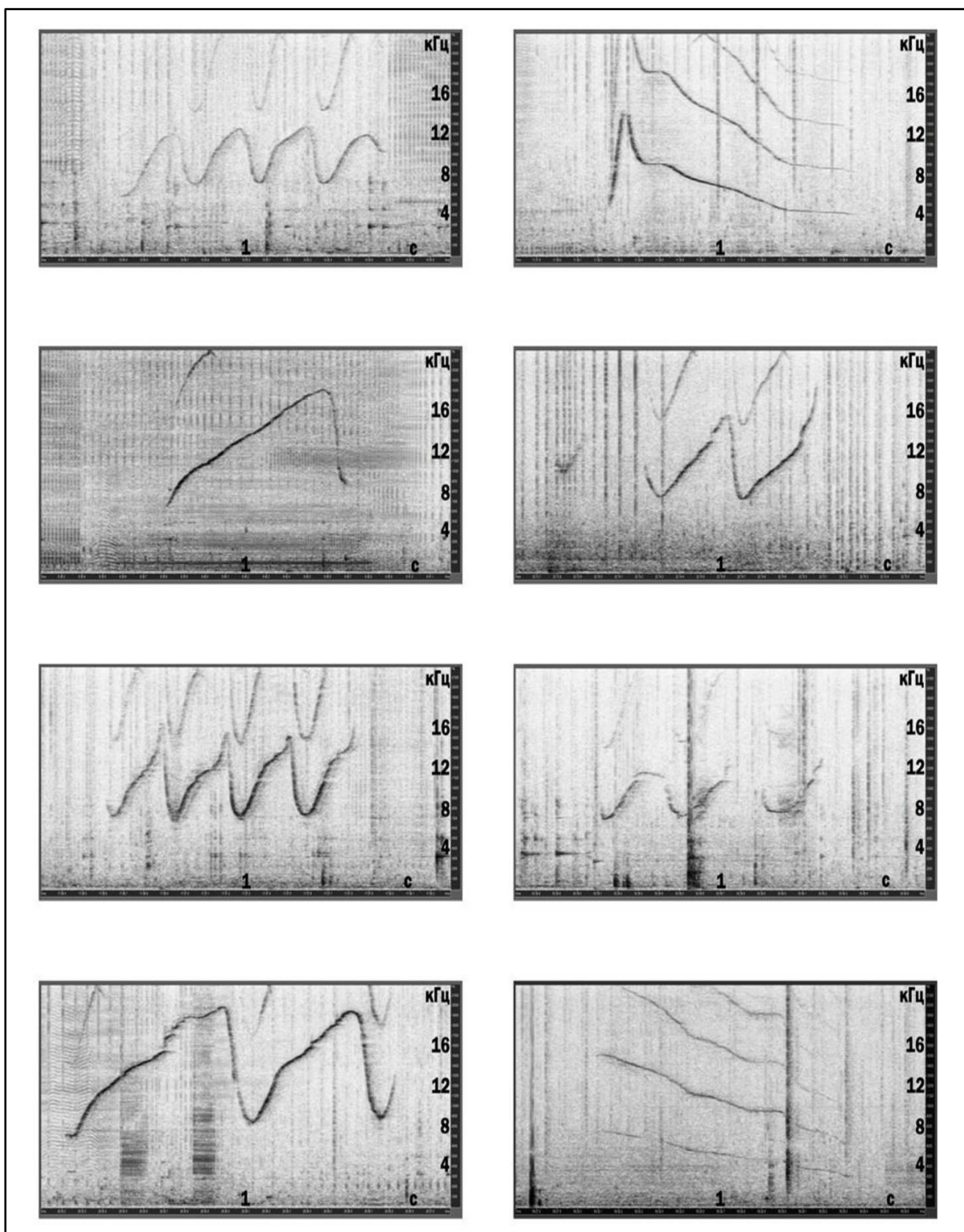


Рис. 22. Доминирующие свисты, зарегистрированные в дельфинарии «Большой Утриш» (г. Анапа, Краснодарский край). Число находящихся афалин – восемь

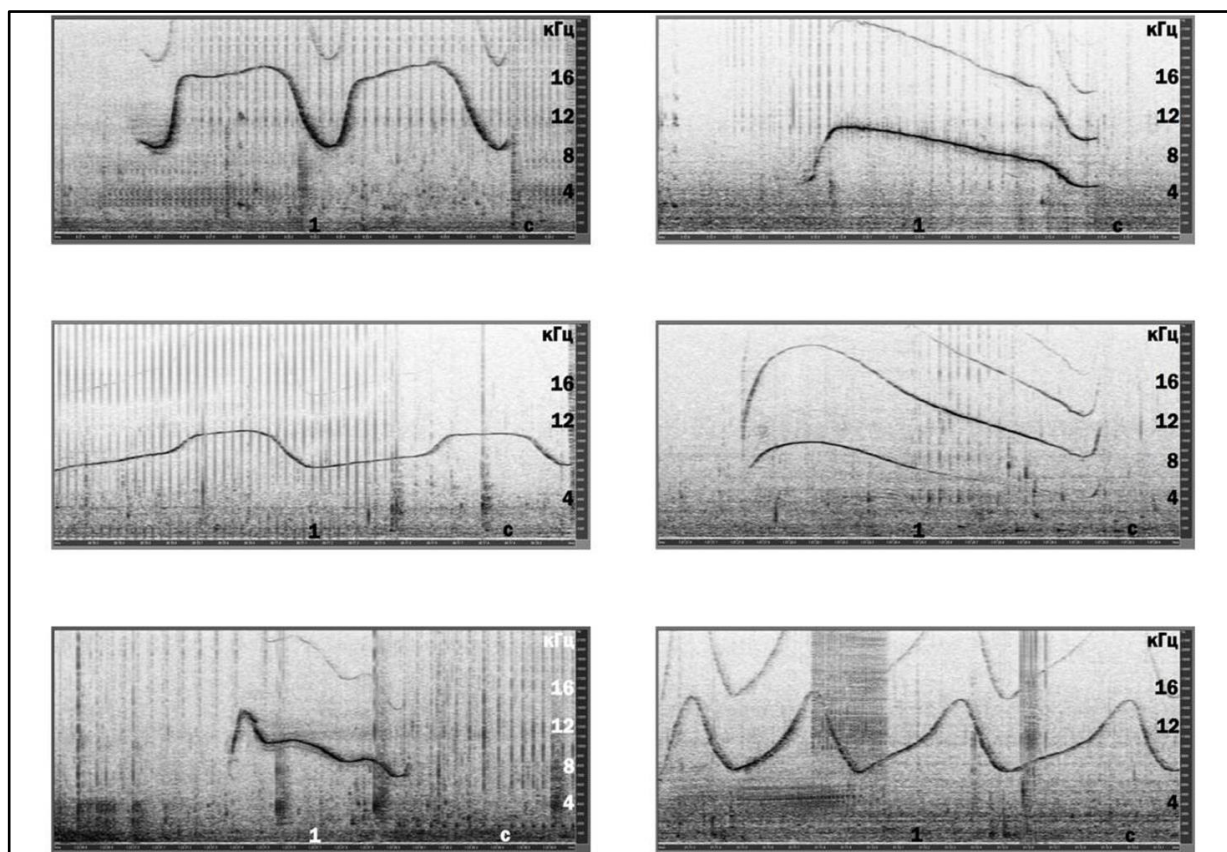


Рис. 23. Доминирующие свисты, зарегистрированные в дельфинарии «Артбухта» (г. Севастополь). Число находящихся афалин – шесть

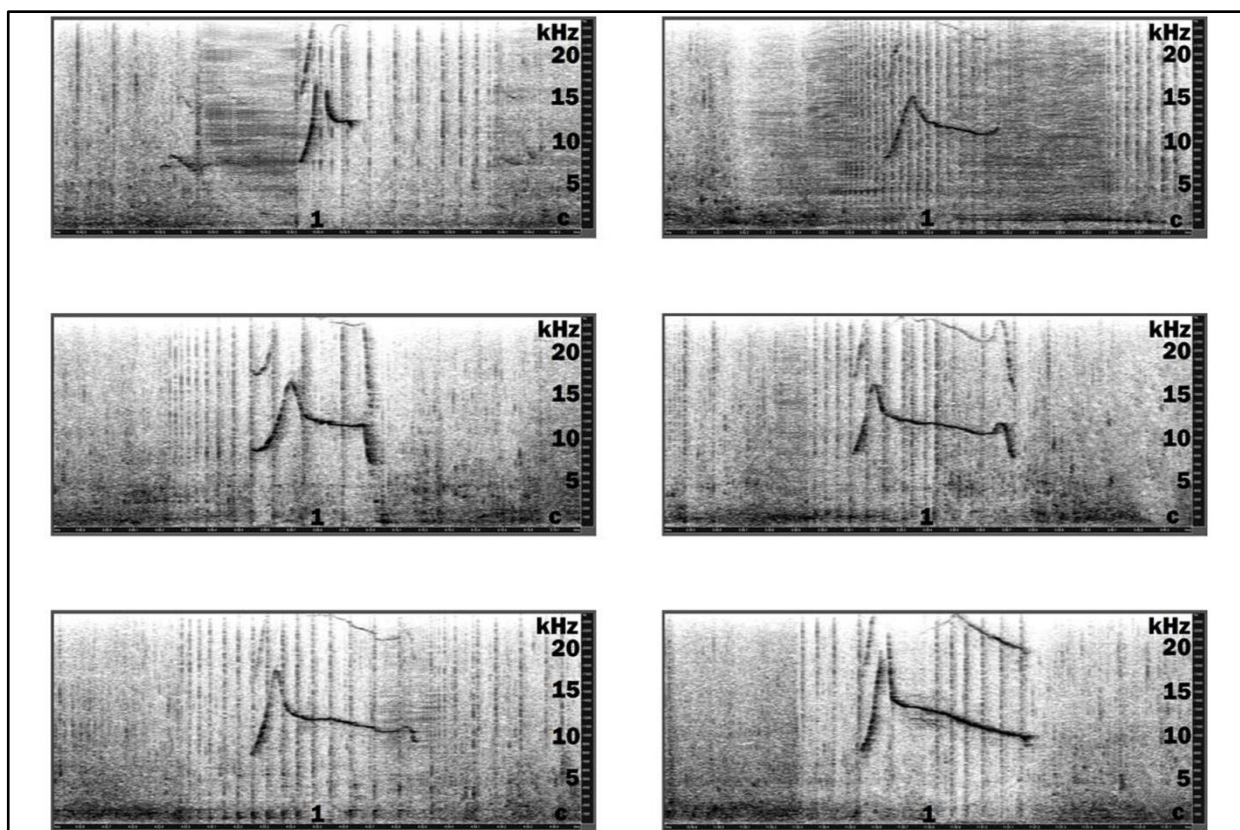


Рис. 24. Варианты «автографа» Зои

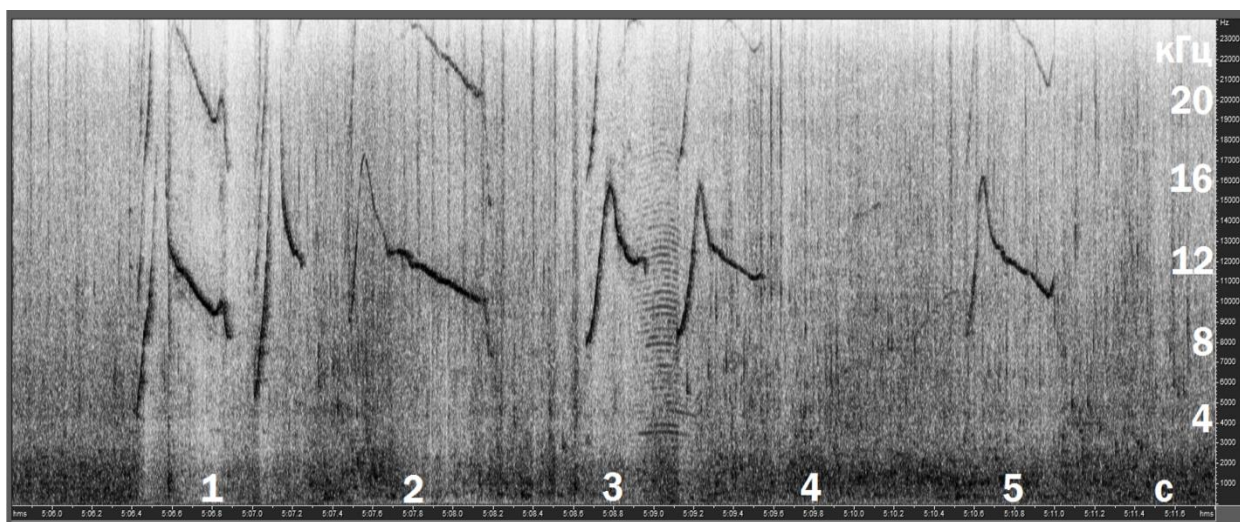


Рис. 25. Пример вариабельности «автографа» внутри серии (продуцент Зоя, дельфинарий «Коктебель»)

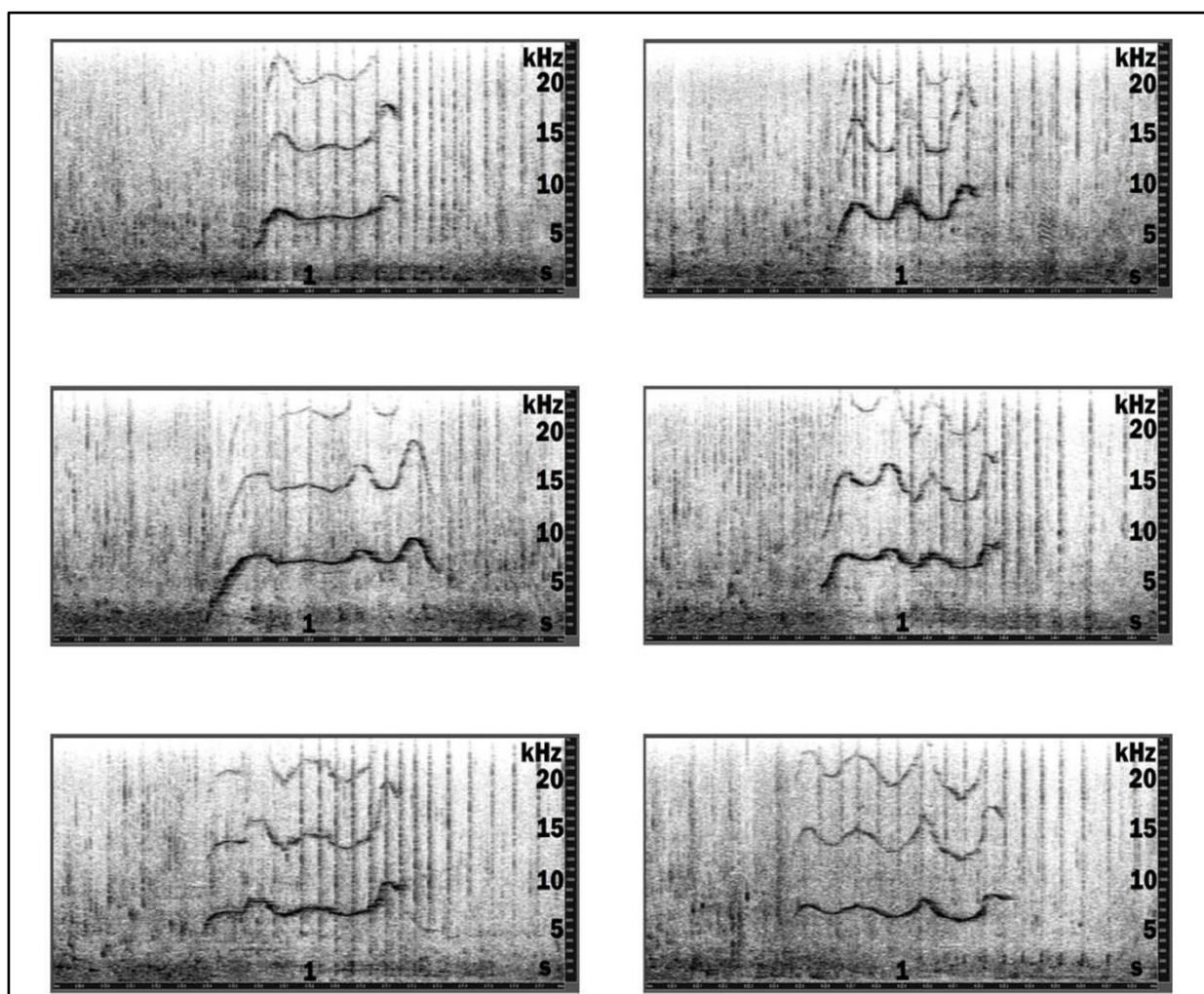


Рис. 26. Вариации «автографа» Дани

С другой стороны, «автограф» Яны (дельфинарий Карадагской научной станции) по основным частотно-временным характеристикам является

наиболее стабильным в сравнении с таковыми у других исследуемых дельфинов. Вариации проявлялись только в числе циклов («петель», loops) внутри сигнала (рис. 27).

В целом «автографы» можно рассматривать как совокупности сходных сигналов, обладающих некими «ключевыми признаками», по которым, видимо, и происходит идентификация их продуцентов. В качестве примера можно представить график, на котором спектрограммы нескольких вариантов «автографа» одной особи наложены друг на друга в одном частотно-временном масштабе (рис. 28).

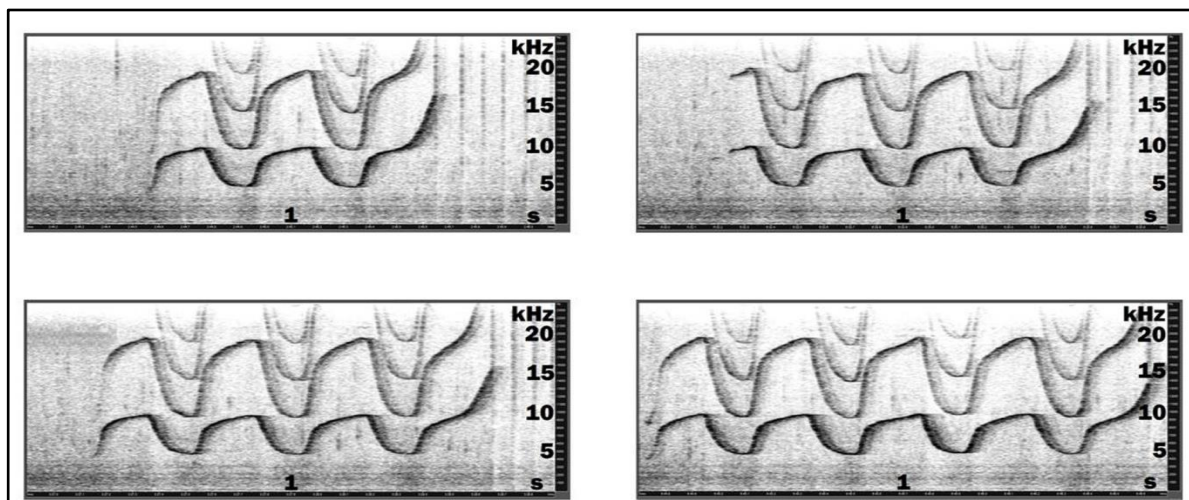


Рис. 27. Вариации «автографа» Яны

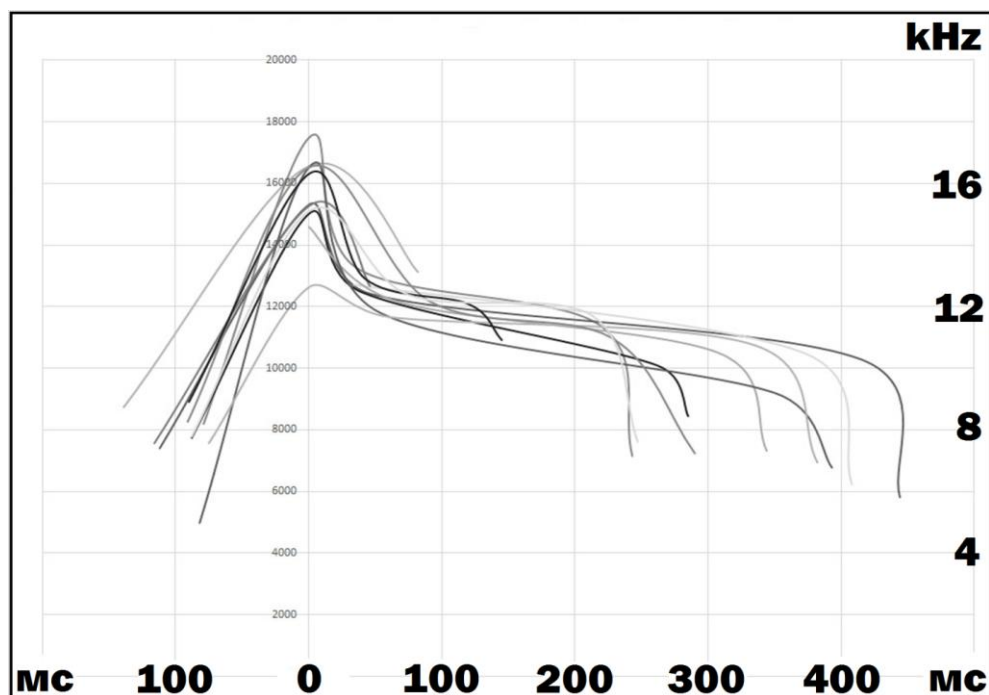


Рис. 28. Спектрограммы 10-и вариаций «автографа» в едином частотно-временном масштабе (продуцент – Зоя, дельфинарий «Коктебель»)

«Мимикрия» и совместное использование «автографов». Существенным аргументом против гипотезы о «свистах-автографах» как индивидуально-специфичных сигналах является продуцирование дельфинами «чужих автографов». Это явление, получившее название «мимикрия», было обнаружено довольно давно (Туаск, 1986); кроме того, было показано, что в естественной среде самцы афалин могут образовывать альянсы из нескольких особей, продуцирующих общий доминирующий сигнал (Smolker, Pepper, 1999).

Имитация дельфинами «чужих автографов» неоднократно отмечалось нами при анализе записей, сделанных в разных дельфинариях. В большинстве из них осуществить разделение продуцентов для выявления индивидуальных репертуаров было невозможно; явление «мимикрии» можно было отследить на спектрограммах как наложение сходных сигналов (рис. 29).

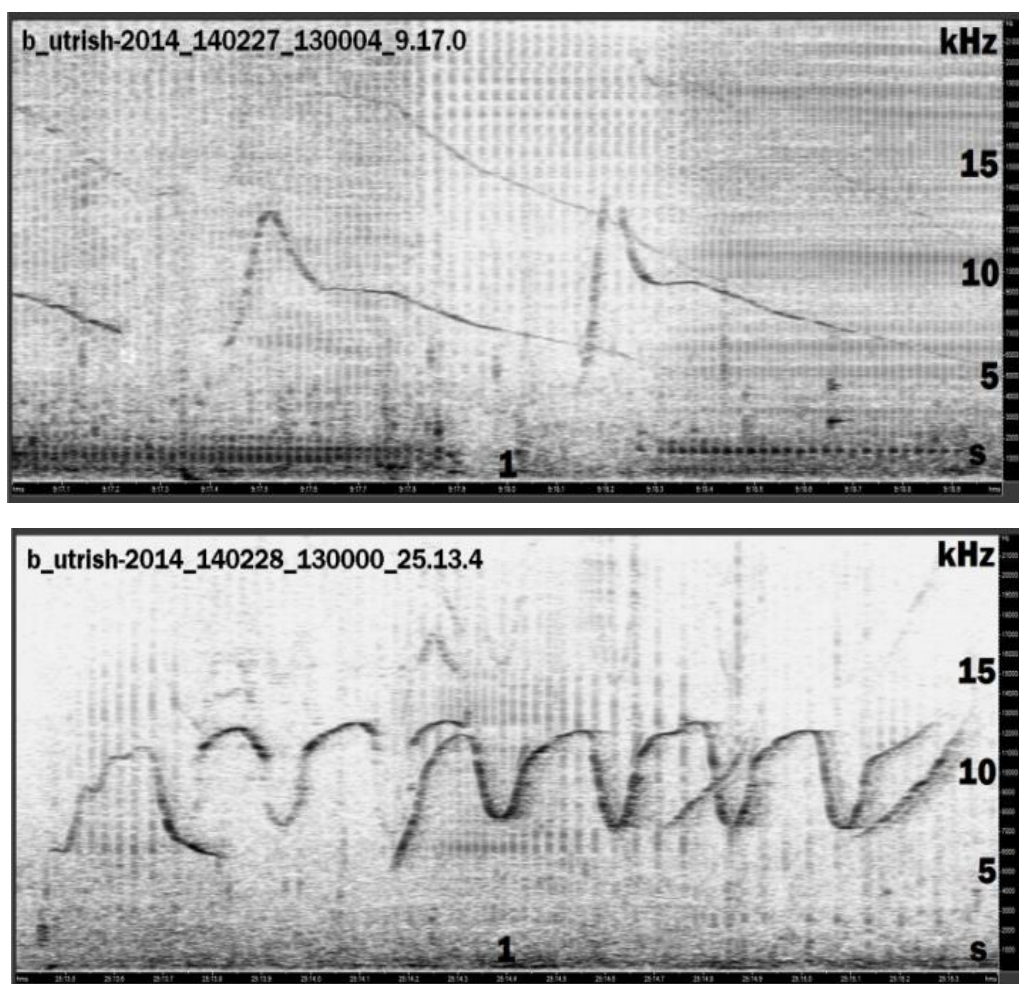


Рис. 29. Наложение сходных сигналов, которое можно объяснить «мимикрией «автографов». Дельфинарий «Большой Утриш» (г. Анапа), февраль 2014 г.

В записях, сделанных в дельфинарии «Коктебель» в ситуациях, когда один из дельфинов находился в малом бассейне, были обнаружены как

явление «мимикрии», так и (с некоторой долей условности) феномен «совместного использования» сигнала (Агафонов и др., 2016). При этом была отмечена зависимость «мимикрии» от иерархического положения дельфинов. По оценке тренеров дельфинария, доминантным в группе был Даня, статус Вани оценивался, как несколько более низкий, затем следовала Марина, а самый низший ранг занимала Зоя. Анализ записей показал, что самцы периодически продуцировали сигналы, схожие с «автографами» обеих самок, Марина могла имитировать «автограф» Зои, а в репертуаре последней «мимикрии» сигналов других особей не было отмечено.

В репертуарах каждого из самцов при доминировании собственного «автографа» в достаточно большом количестве встречался и «автограф» другого, что позволяет трактовать это явление как «совместное использование». Пример имитации «автографа» Зои приведен на рис. 30. На рис. 31 показана общая схема имитации «автографов» друг друга дельфинами в дельфинарии «Коктебель».

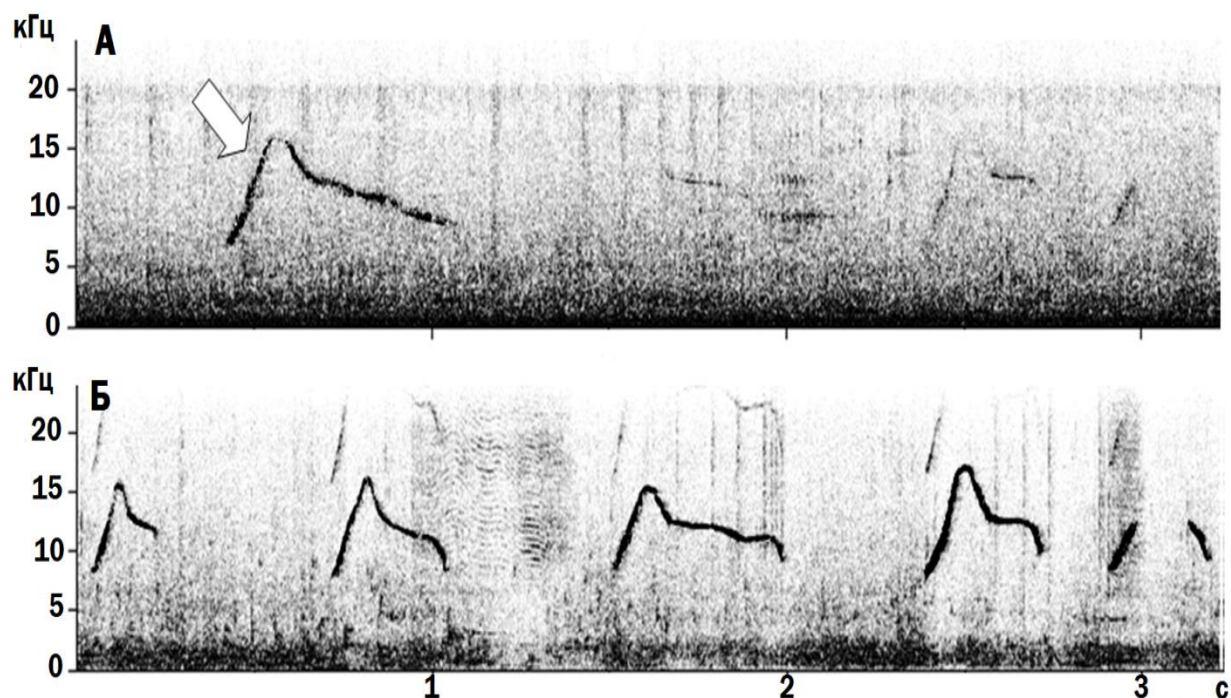


Рис. 30. Пример «мимикрии автографа» Зои другой особью.

А – запись в большом бассейне, где находятся Даня, Ваня и Марина.

Б – запись в малом бассейне, отсажена Зоя

Еще одно явление, получившее название «наследование автографа» было обнаружено осенью 2013 г. при следующих обстоятельствах. Летом, в связи с участвовавшими конфликтами между самцами, Ваня был перевезен в другой дельфинарий. В ноябре Марина для проведения ветеринарных процедур в течение двух недель была изолирована в малом бассейне, что позволяло достаточно легко определять ее индивидуальный репертуар. При анализе записей оказалось, что она периодически продуцирует свист, схожий

с «автографом» Вани, чего при его нахождении в дельфинарии никогда не наблюдалось (рис. 32).



Рис. 31. Взаимная имитация «автографов» дельфинами дельфинария «Коктебель»

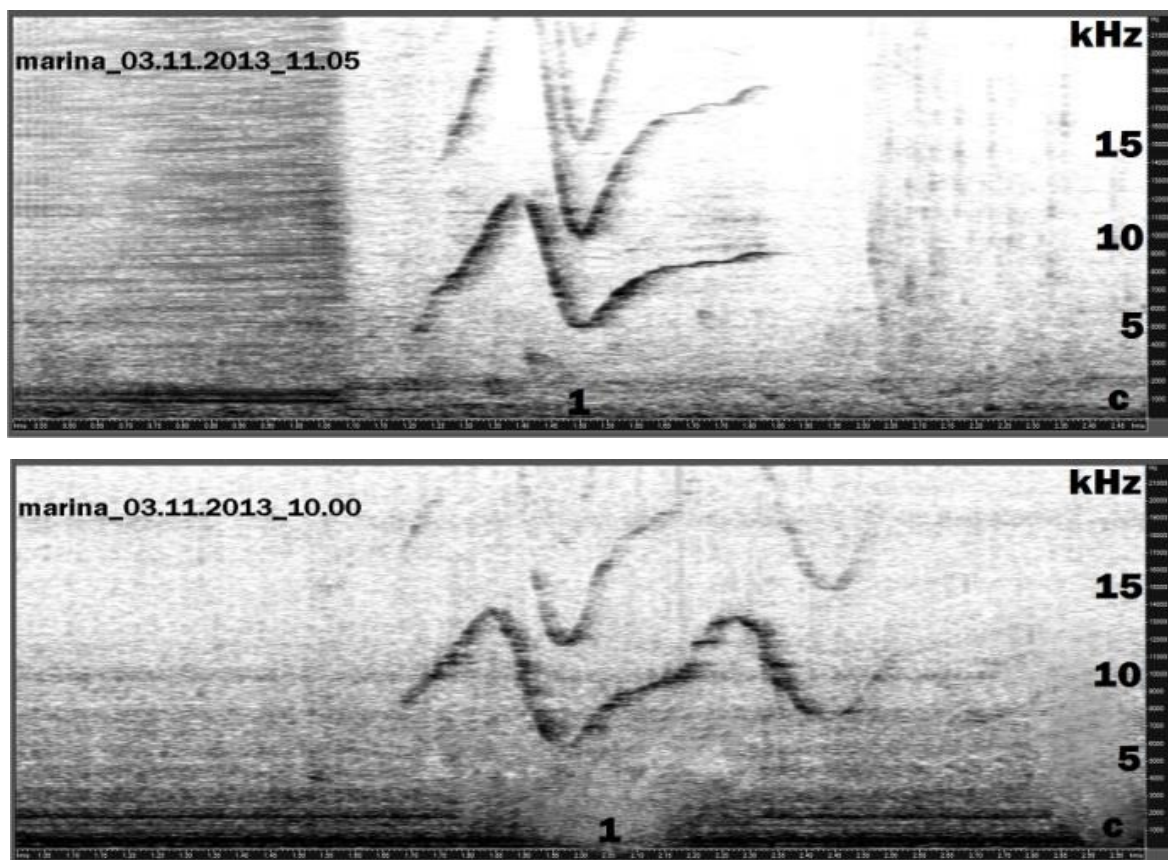


Рис. 32. Продуцируемые Мариной свисты, схожие с «автографом» Вани (см. рис. 13), после изъятия последнего из дельфинария

«Псевдоавтографы». При анализе записей, сделанных в дельфинарии «Коктебель» на протяжении нескольких лет, были обнаружены свисты, появляющиеся в репертуаре исследуемых дельфинов на какое-то время. Поскольку по формальным физическим характеристикам эти сигналы были схожи с типичными «свистами-автографами» и продуцировались в достаточно большом количестве, то они получили наименование «псевдоавтографы»; были выделены три типа подобных сигналов (рис. 33). Первый тип был зарегистрирован в мае 2010 г. в репертуаре Дани во время его изоляций в малом бассейне, далее было отмечено использование сигнала в определенном поведенческом контексте. В данный период самцы обычно пребывали в большом бассейне, а самки находились в малом. Тренеры периодически давали команду самкам выйти в большой бассейн, в малом же запирали самцов. После того, как решетка, перегораживающая проход между бассейнами, открывалась, самцы снова выходили в большой бассейн, а самки быстро скрывались в малом. В эти моменты происходило интенсивное продуцирование «псевдоавтографа I типа» причем, вероятнее всего, обоими самцами (судя по наложениям сигналов на спектрограмме) (рис. 34).

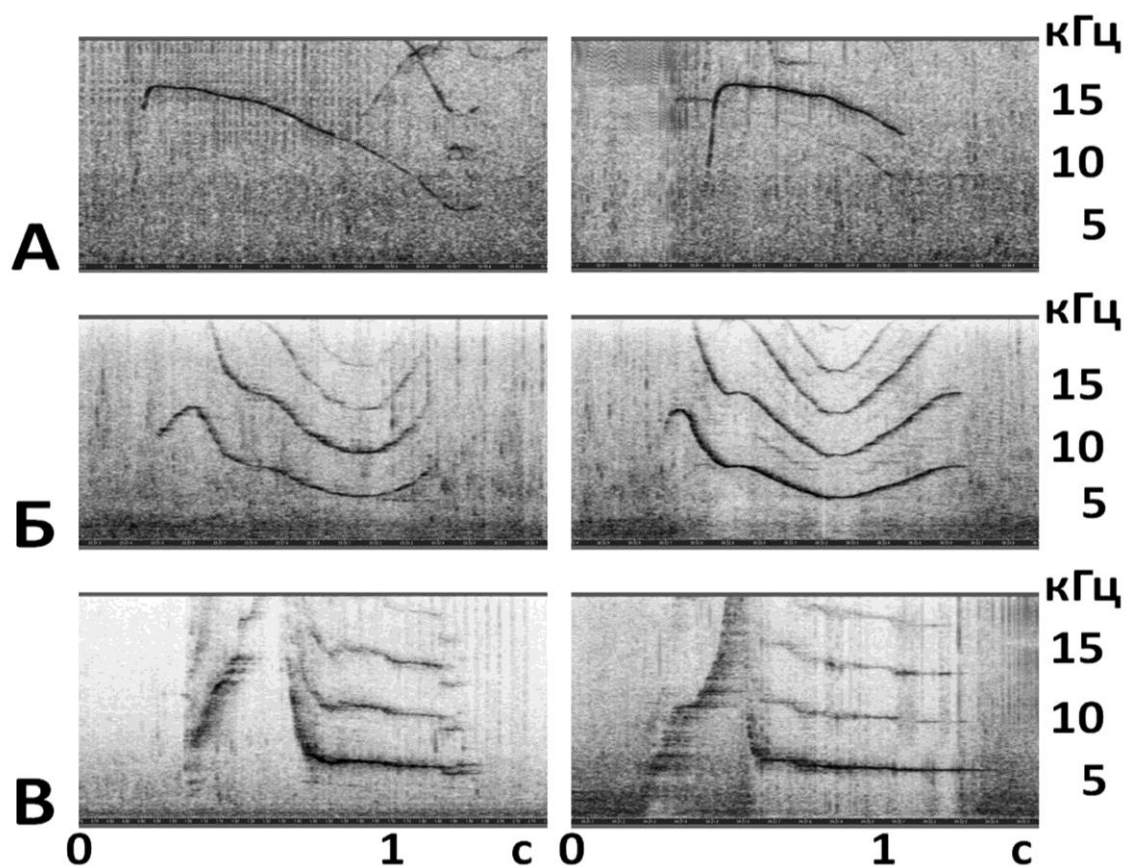


Рис. 33. Спектрограммы «псевдоавтографов», зарегистрированных в дельфинарии «Коктебель». А – I тип, Б – II тип, В – III тип

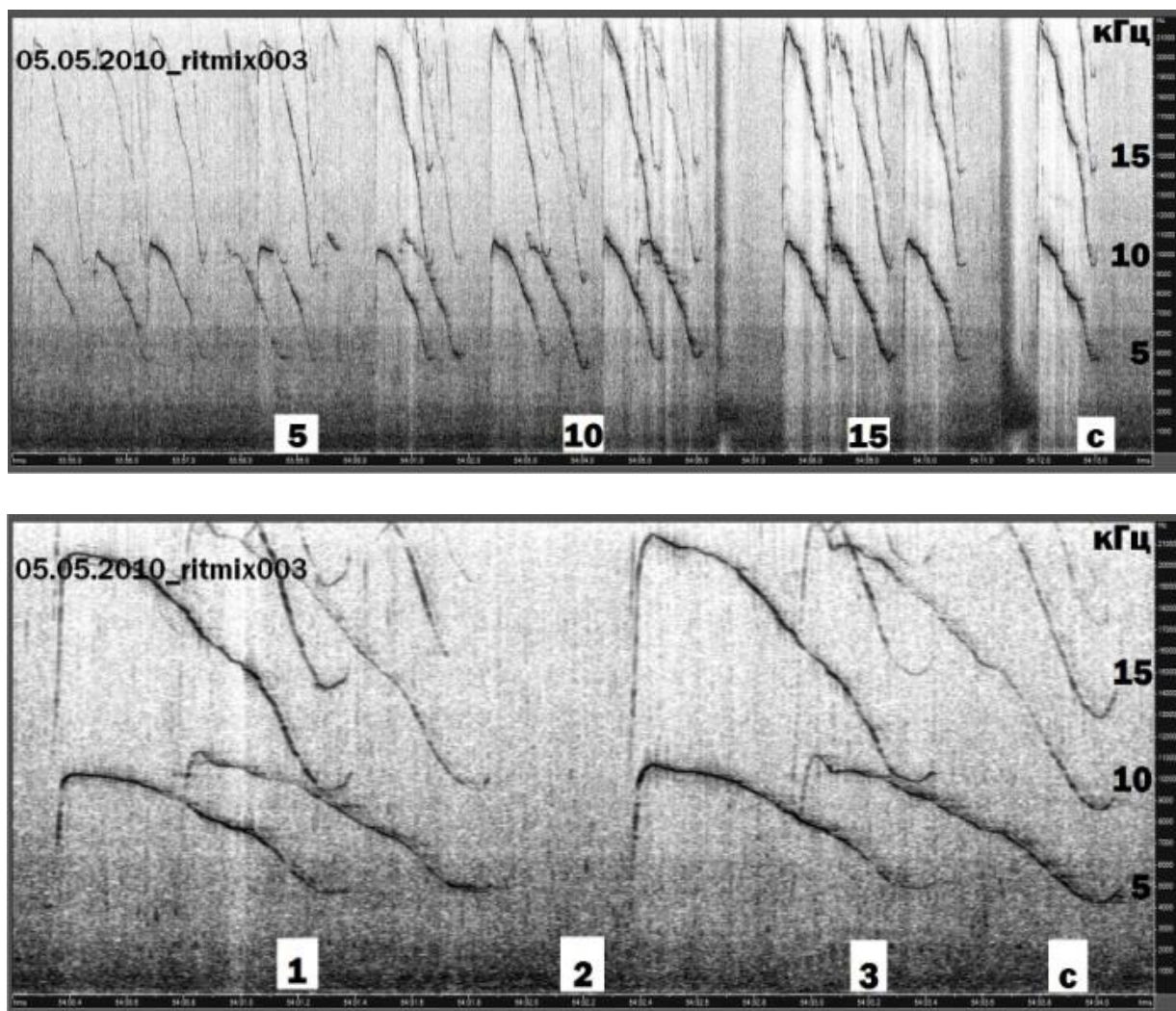


Рис. 34. Продуцирование «псевдоавтографа I типа» во время «загона» самок в малый бассейн. Представлены два фрагмента записи в разных временных масштабах

В дальнейшем ситуация в дельфинарии изменилась; все дельфины, как и раньше, свободно перемещались по всему пространству. В последующих записях данный тип сигнала встречался довольно редко.

Два других типа «псевдоавтографов» продуцировались только при совместном пребывании афалин в большом бассейне, поэтому установить их продуцентов было невозможно. Какой-либо привязки к поведению обнаружено не было. Впоследствии сигналы, сходные с типами II и III были зарегистрированы в других дельфинариях (рис. 35).

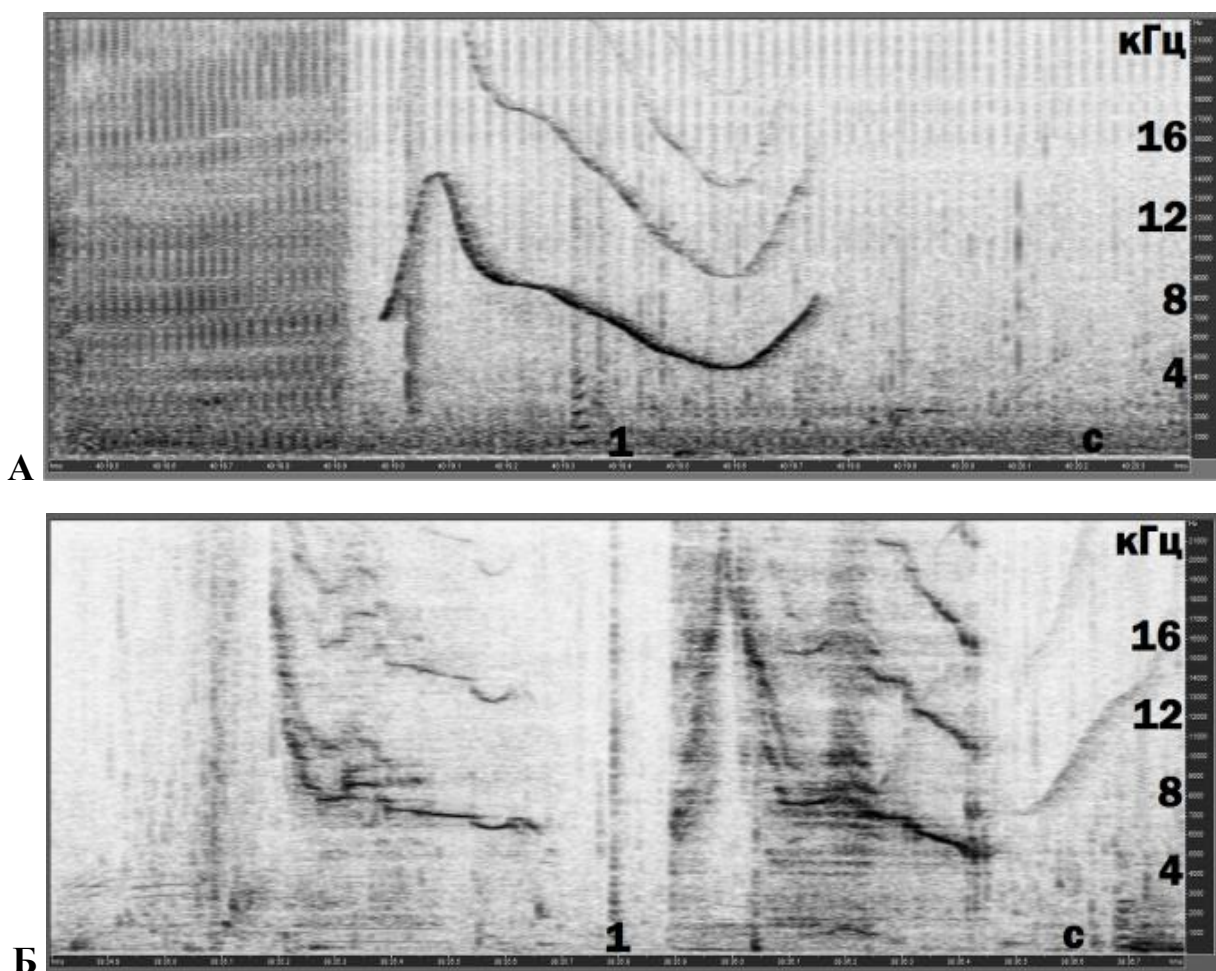


Рис. 35. А – сигнал, сходный с «псевдоавтографом II типа», записан в дельфинарии «Артбукта» (г. Севастополь).

Б – сигналы, сходные с «псевдоавтографом III типа», записаны в дельфинарии «Большой Утриш» (г. Анапа)

Изменения «автографов» во времени и подтипы «автографов».

Нами было обнаружено, что частотно-временные характеристики «свистов-автографов» афалин могут изменяться на протяжении определенного периода времени (по крайней мере, у молодых особей). Так, изменения «автографа» Майи произошли в течение первого года ее пребывания в дельфинарии «Коктебель» (рис. 36).

Изменения «автографа» Зои происходили в течение более длительного времени (на протяжении 2010–2016 гг.). За этот период он разделился на два подтипа – более короткий, с сильно выраженной модуляцией среднего элемента, и более длинный, в котором в среднем элементе, после резкого падения частоты происходит ее плавное снижение (рис. 37).

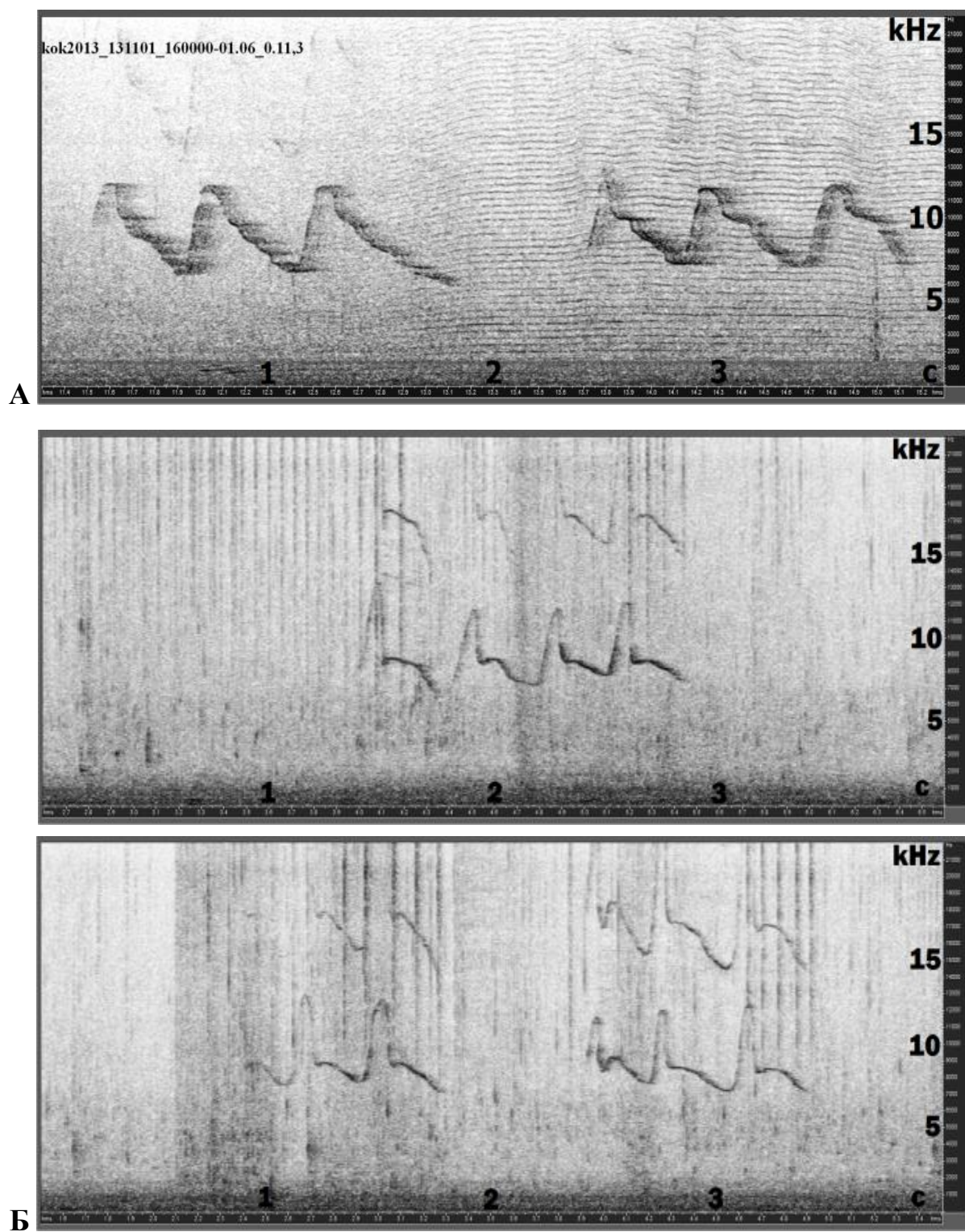


Рис. 36. **А** – «автограф» Майи в записях 2013 г., **Б** – в записях 2014 г.

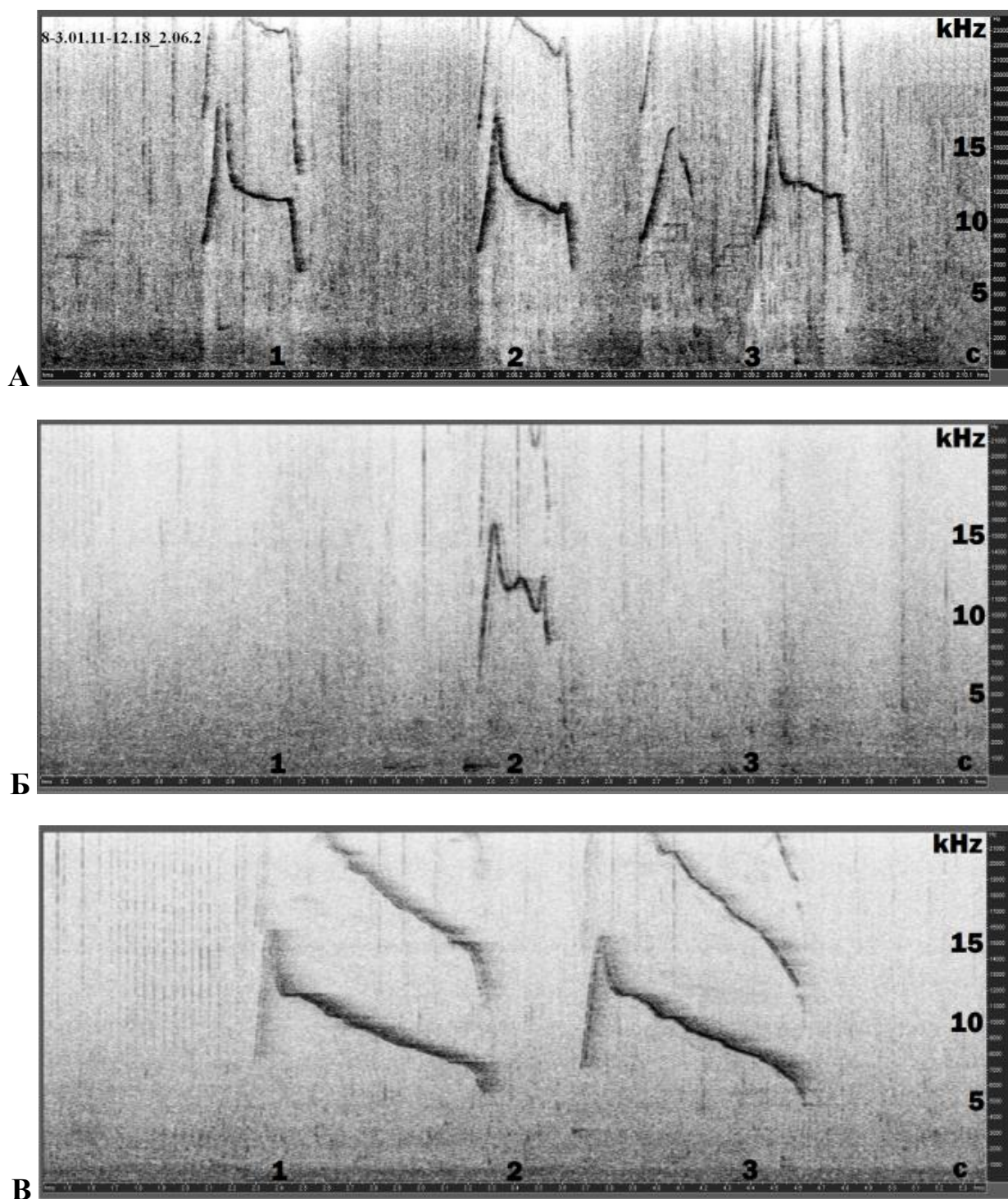


Рис. 37. Изменения «автографа» Зои: **А** – в начале исследований (2010–2011 гг.), **Б, В** – два подтипа «автографа», сформировавшиеся к 2016 г.

Как уже отмечалось выше, существование «автографа» у одной особи в виде двух дискретных подтипов, в каждом из которых частотно-временные характеристики варьируют в определенных пределах, было отмечено в репертуаре Яши (дельфинарий Карадагской научной станции РАН) (рис. 38, см. также рис. 20 и 21).

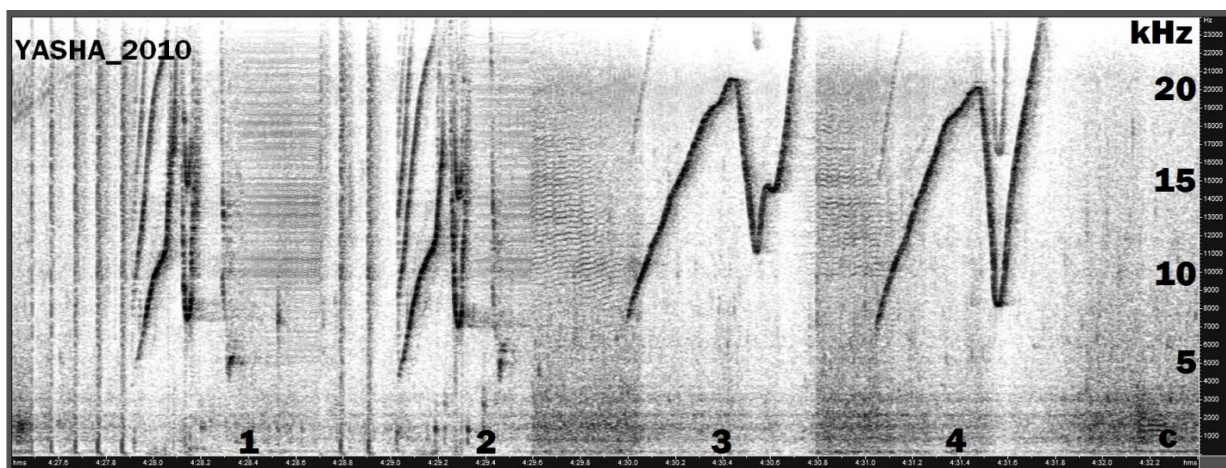


Рис. 38. Спектрограммы «короткого» и «длинного» подтипов «автографа» Яши, следующие последовательно в одной записи

При этом «короткий» вариант продуцировался, как правило, параллельно с излучением равномерной серии импульсов (бифонация); его доля в общем объеме продуцируемых Яшей «автографов» обоих подтипов составляла 15 %.

Продуцирование доминирующего сигнала в виде двух подтипов было обнаружено также в записях, сделанных в дельфинарии «Донузлав» (филиал дельфинария г. Евпатория, Крым); разница в вариациях состояла в наличии резкого всплеска частоты в начале одного из подтипов (рис. 39).

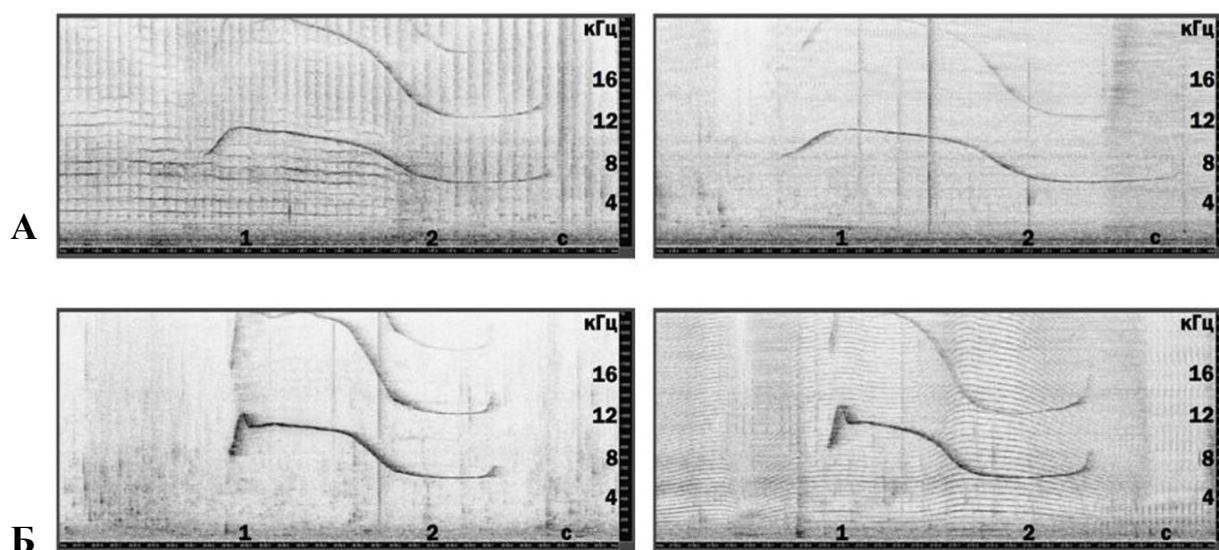


Рис. 39. А и Б – два варианта свиста-автографа» одной из особей в дельфинарии «Донузлав»

«Вариабельные» и «фрагментарные» свисты. Помимо доминирующих типов тональных сигналов (собственно, «свистов-автографов»), «мимикрии», а также «псевдоавтографов», в репертуарах всех исследованных особей были обнаружены еще две категории свистов,

названные нами «вариабельные» и «фрагментарные» (рис. 40). Первые представляют собой довольно продолжительные (до нескольких секунд) сигналы с хорошо выраженной модуляцией. Иногда они могут включать элементы «автографов». Продуцируются в виде единичных образцов, в связи с чем выделить в них какие-либо индивидуальные особенности особей-продуцентов не представляется возможным. «Фрагментарные», напротив, являются короткими сигналами, как правило, с линейным повышением или понижением частоты. Иногда напоминают отдельные элементы «автографов». В репертуарах тональных сигналов афалин из дельфинария «Коктебель» (по записям, сделанным в ситуациях изоляции особей) «вариабельные» составляют от 6 до 11 %, «фрагментарные» – от 6 до 15 %.

В целом репертуар тональных сигналов афалин представляет собой многообразную и динамичную структуру, его специфика зависит, по всей видимости, как от конкретных особей-продуцентов, так и от поведенческого контекста. Большая часть репертуара является индивидуально-специфичной у каждой особи. Для подчеркивания этой специфичности нами был предложен более широкий (по сравнению с понятием «свист-автограф») термин «персонифицированные сигналы». Таким образом, индивидуальные репертуары не сводятся исключительно к «автографам», хотя последние являются некими «ядрами», вокруг которых формируются другие типы сигналов. Ряд обнаруженных нами феноменов при определенных условиях может, по-видимому, маскировать тот факт, что основную часть репертуара особи составляют «свисты-автографы» (Агафонов и др., 2016, 2018).

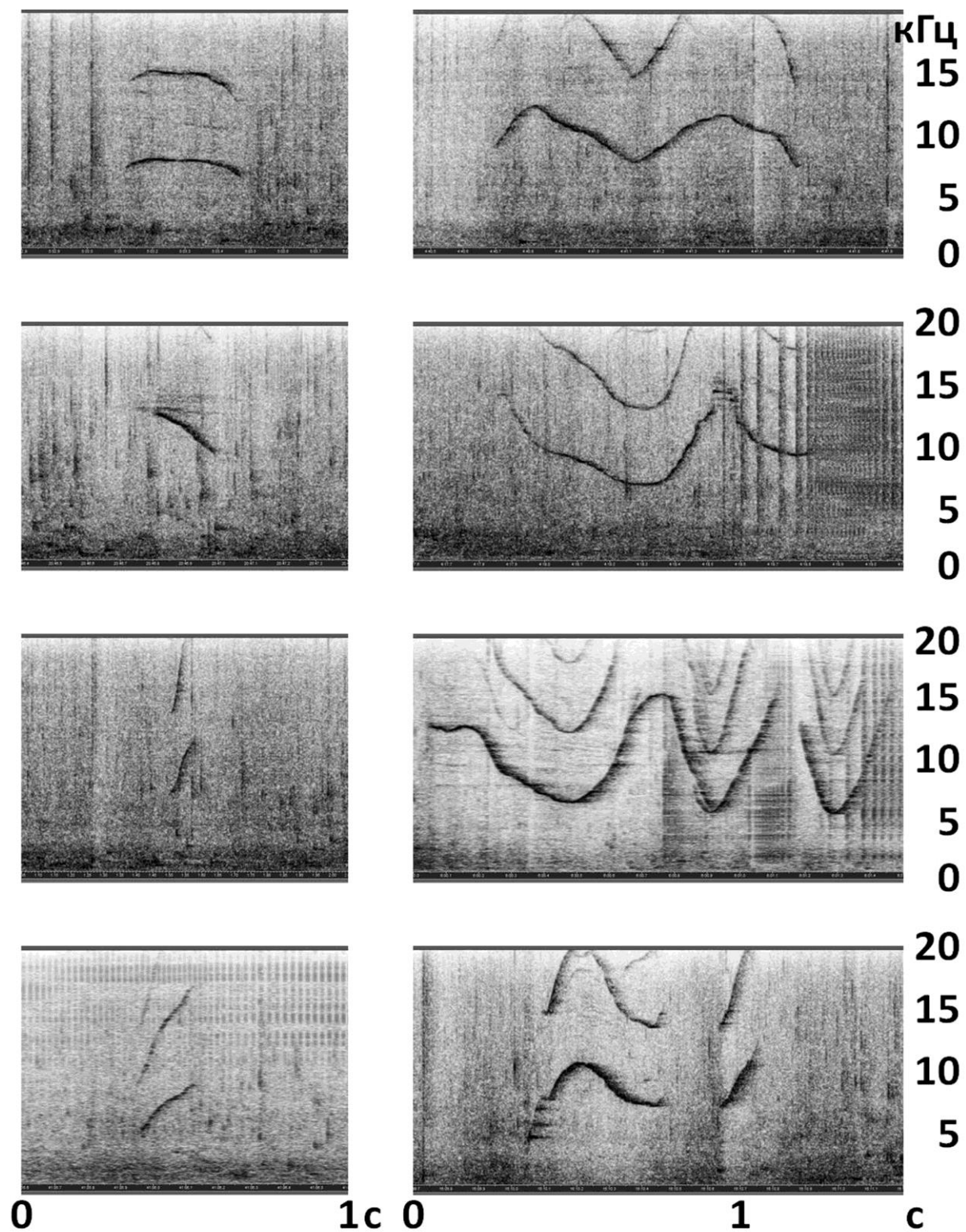


Рис. 40. Примеры «фрагментарных» (левый столбец) и «вариабельных» (правый столбец) свистов (дельфинарий «Коктебель»), пояснения в тексте

3.3. Репертуар импульсно-тональных сигналов

Как уже сказано выше, импульсно-тональные сигналы представляют собой дискретные последовательности широкополосных импульсов, модулированных за счет изменения длительности межимпульсных интервалов (рис. 41).

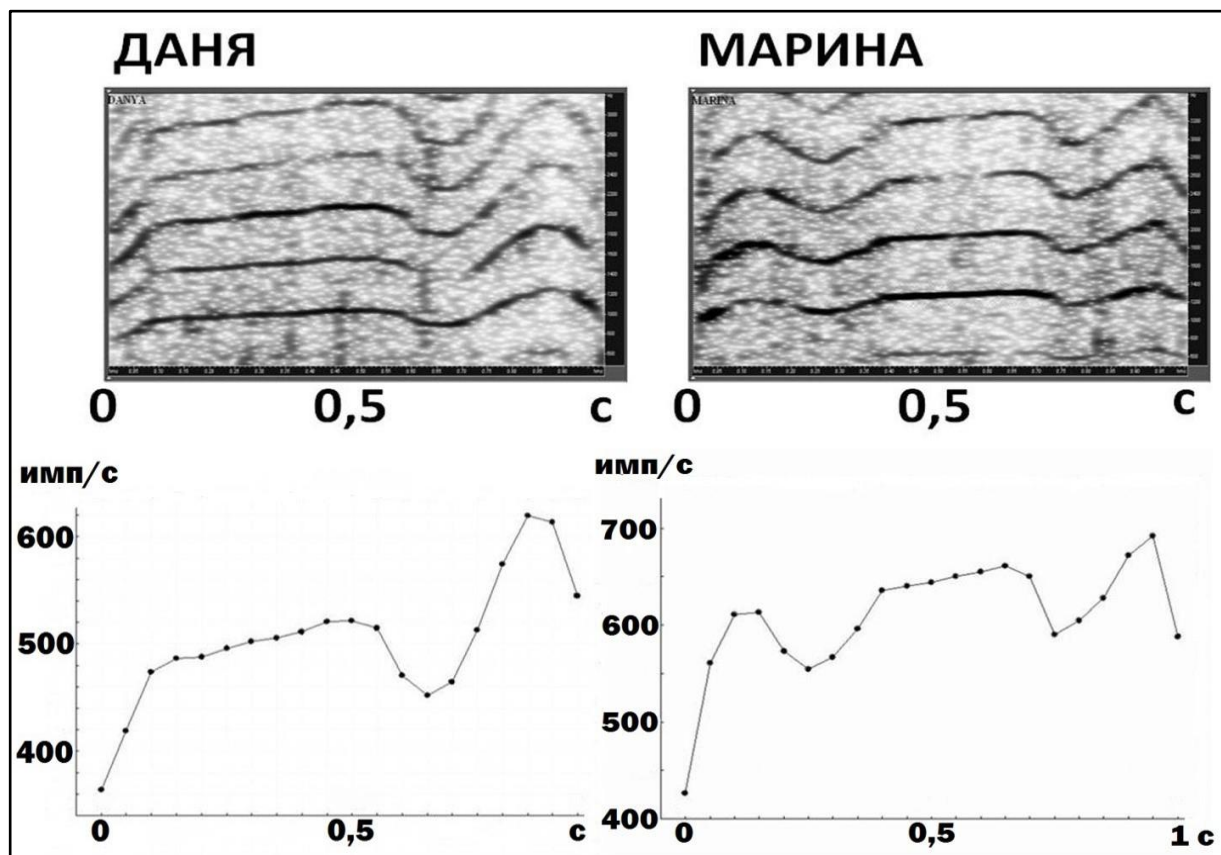


Рис. 41. Импульсно-тональные сигналы (производители Даня и Марина), представленные в виде спектрограмм (сверху) и графиков изменения скорости следования импульсов в сигнале (внизу)

На экране спектроанализатора (при установке соответствующего частотно-временного масштаба) импульсно-тональные сигналы выглядят как контуры с многочисленными гармониками; для проведения структурного анализа они могут быть представлены в виде графиков скорости следования импульсов. Эта скорость составляет обычно от 150 до 700 имп/с. Данная категория сигналов может быть охарактеризована как высокоградуальная многоуровневая система, в которой невозможно выделить конечное количество типов (рис. 42).

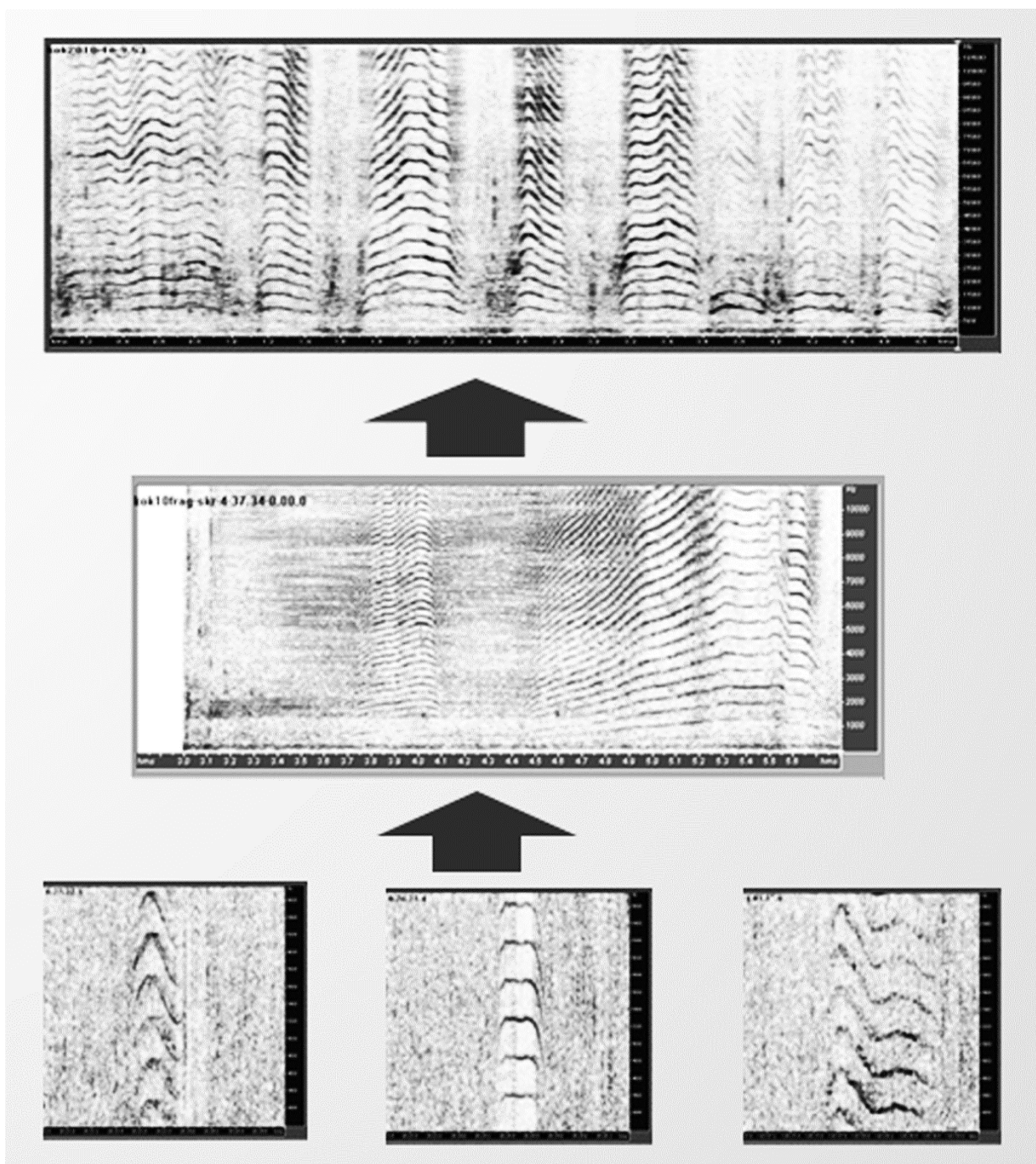


Рис. 42. Три уровня иерархической структуры импульсно-тональных сигналов: элементы, сложные сигналы, последовательности сигналов

Внутри импульсно-тональных сигналов возможно выделение некоторых «базовых» элементов, сходных у разных особей; в целом систему этих сигналов можно представить как некую иерархическую структуру, состоящую из комбинаций элементов различной степени сложности. Примеры «элементов», выделяемых в сигналах разных особей, представлены на рис. 43.

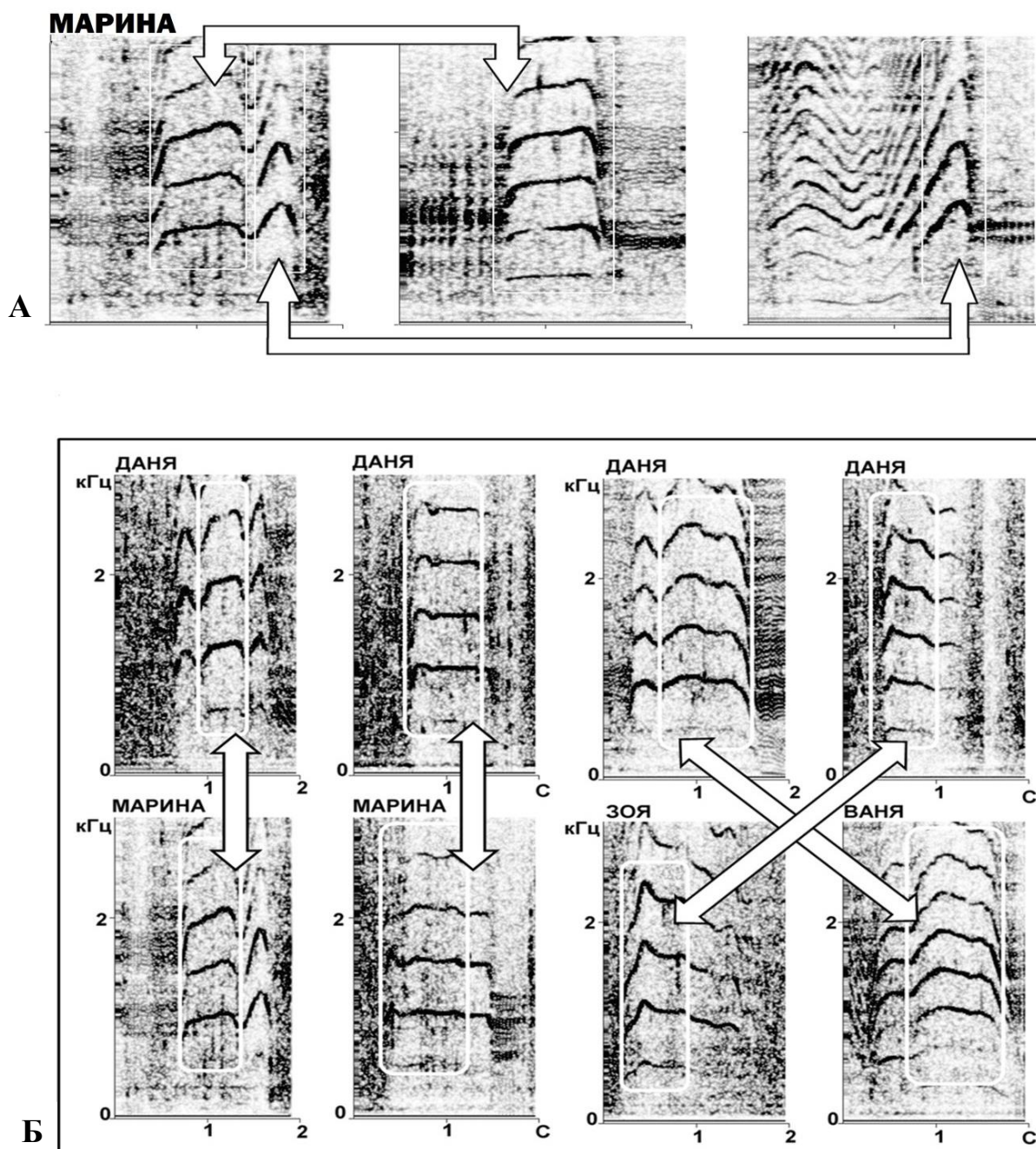


Рис. 43. Сходство элементов, составляющих более сложные импульсно-тональные сигналы. А – в репертуаре Марины, Б – в репертуарах разных особей (дельфинов «Коктебель»)

Целенаправленные исследования данной категории сигналов до настоящего времени остаются крайне немногочисленными (Luis et al., 2016), что, возможно, связано с трудностями их типологизации и анализа. Нами было проведено сравнение основных физических характеристик импульсно-тональных сигналов (общая длительность, минимальная и максимальная частота сигнала, коэффициент модуляции), продуцируемых двумя самцами и двумя самками, при помощи критерия Манна-Уитни. Результаты анализа показали, что отличия по некоторым параметрам имеются между сигналами

самцов и самок; в сигналах однополюх продуцентов значимых различий выявлено не было (Агафонов и др., 2018).

Относительная доля импульсно-тональных сигналов в общем репертуаре может существенно меняться, что было показано при проведении непрерывных аудиозаписей в течение длительных периодов времени (в условиях дельфинария). Для определения долей каждой из категорий акустических сигналов афалин в общем репертуаре, а также описания временной динамики их продуцирования, в дельфинарии периодически осуществлялись круглосуточные записи акустической активности. Доля свистов в общем репертуаре составляла 36–70 %; импульсно-тональных 30–64 % (табл. 1).

Таблица 1. Численные значения продуцирования импульсно-тональных сигналов (круглосуточные записи, дельфинарий Коктебель)

Период записи. Дельфины	Общее количество импульсно- тональных сигналов в течение суток	Доля импульсно- тональных сигналов в общем репертуаре со свистами (%)	Максимальное количество импульсно- тональных сигналов в час на особь (за двухчасовой интервал)
Май 2010 г. Дельфины: Даня, Ваня, Марина, Зоя	18081	57,2	122
Январь 2011 г. Дельфины: Даня, Ваня, Марина, Зоя	19014	63,2	117
Октябрь 2013 г. Дельфины: Даня, Марина, Зоя	2684	45,9	53
Декабрь 2013 г. Дельфины: Даня, Марина, Зоя, Майя	4563	30,6	120

График распределения интенсивности продуцирования сигналов двух категорий в одной из круглосуточных записей представлен на рис. 44.

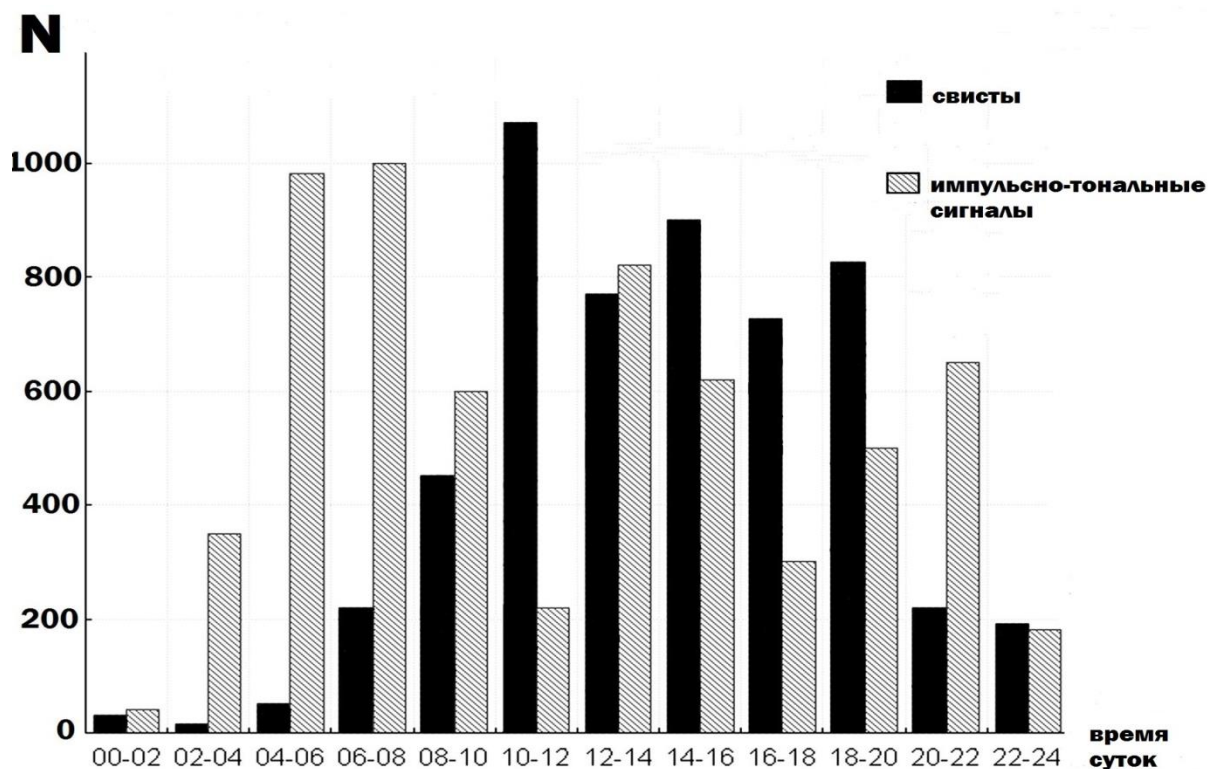


Рис. 44. Суточная динамика интенсивности продуцирования двух категорий акустических сигналов афалинами (май 2010 г, дельфинарий «Коктебель», четыре особи). N – число сигналов в течение 2-часового интервала

Всего в течение суток было зарегистрировано 31599 сигналов, из них свистов 13518 (42,8 %), импульсно-тональных – 18081 (57,2 %). Можно заметить, что в определенные периоды продуцирование импульсно-тональных сигналов значительно возрастает, достигая 500 сигналов/час. Косвенным образом это свидетельствует о важной роли данной категории в коммуникации афалин.

3.4. Акустическая сигнализация афалин в естественной среде

В нашей стране первые систематические записи подводных акустических сигналов афалин в море были проведены в 70-х гг. прошлого века в акватории северо-западного Крыма (Агафонов, Казнадзей, 1987; Крейчи и др., 1987; Белькович и др., 1978 (а, б); Белькович, Хахалкина, 1997). Технические возможности используемой в то время аппаратуры для записи и анализа звуков не позволяли выделять доминирующие типы сигналов. Исследователи могли осуществлять только самую общую привязку тех или иных категорий сигналов к различным поведенческим контекстам, или пытались проанализировать структуру отдельных свистов. Однако в 2000-х гг. сохранившиеся аудиозаписи были оцифрованы и визуализированы в виде спектрограмм. Их анализ продемонстрировал преобладание в репертуаре тональных сигналов характерных «свистов-автографов», причем

ряд выделенных типов наблюдался в записях, сделанных в разные сезоны (Агафонов и др., 2016).

Комплексные этолого-акустические исследования черноморских афалин в естественной среде были возобновлены в 2014 г. Они проводятся как с береговых наблюдательных пунктов, так и при помощи плавсредств. Основные районы береговых наблюдений в Крыму – акватория от м. Меганом до м. Агир (с 2014 г. по настоящее время), акватория Карадагского заповедника (периодически, с 2016 г.), бухта Ласпи (2018 г.), Керченский пролив (2019 г.). Кроме того, акустический материал собирался в ходе четырех яхтенных рейсов в рамках проекта «Дельфинология» (руководитель А. В. Голубцова) в 2017 и 2018 гг. (в целом охвачена акватория от оз. Донузлав в северо-западном Крыму до г. Анапы) и двух рейсов по программе «Дельфины Черного моря», финансируемой ПАО «НК «Роснефть» в 2018 и 2019 гг. Последние проводились в акватории от Адлера до Керченского пролива и включали прибрежный (в 12-мильной зоне) и морской (с удалением от берега до 100 миль) этапы работ.

Проведенные исследования продемонстрировали, что акустическая сигнализация афалин в естественной среде принципиально не отличается от таковой в условиях неволи. В достаточно большом объеме были зарегистрированы все три основных категории свойственных представителям вида акустических сигналов. Сравнение данных визуальных наблюдений и параллельных акустических записей показало, что в периоды проведения наблюдений число присутствующих в акватории животных примерно соответствует числу доминирующих типов свистов, что позволило отработать и в дальнейшем успешно применять методику «акустической идентификации» особей по продуцируемым ими «свистам-автографам». В частности, используя данную методику при исследовании сообщества афалин в районе г. Судак – пгт Новый Свет, удалось выявить «резидентную» и «транзитную» части сообщества (Логоминова и др., 2019).

В качестве примеров на рис. 45 и 46 представлены некоторые из «автографов», зарегистрированные в бухте Ласпи и в Керченском проливе.

Как и в условиях дельфинария, в море афалины продуцируют «автографы» практически постоянно; при больших скоплениях дельфинов «плотность» сигналов в единицу времени возрастает настолько, что они начинают накладываться друг на друга. Подобные ситуации отмечались в зонах работы рыболовецких траулеров, которые привлекают дельфинов разных видов легкостью добычи рыбы; число животных при этом может достигать нескольких сотен. Пример записи в подобной ситуации представлен на рис. 47.

Что касается других категорий сигналов, то импульсы и их серии присутствуют в записях постоянно; импульсно-тональные сигналы регистрировались на относительно небольшом расстоянии от дельфинов, обычно при совершении ими каких-либо активных действий (например, во время охоты).

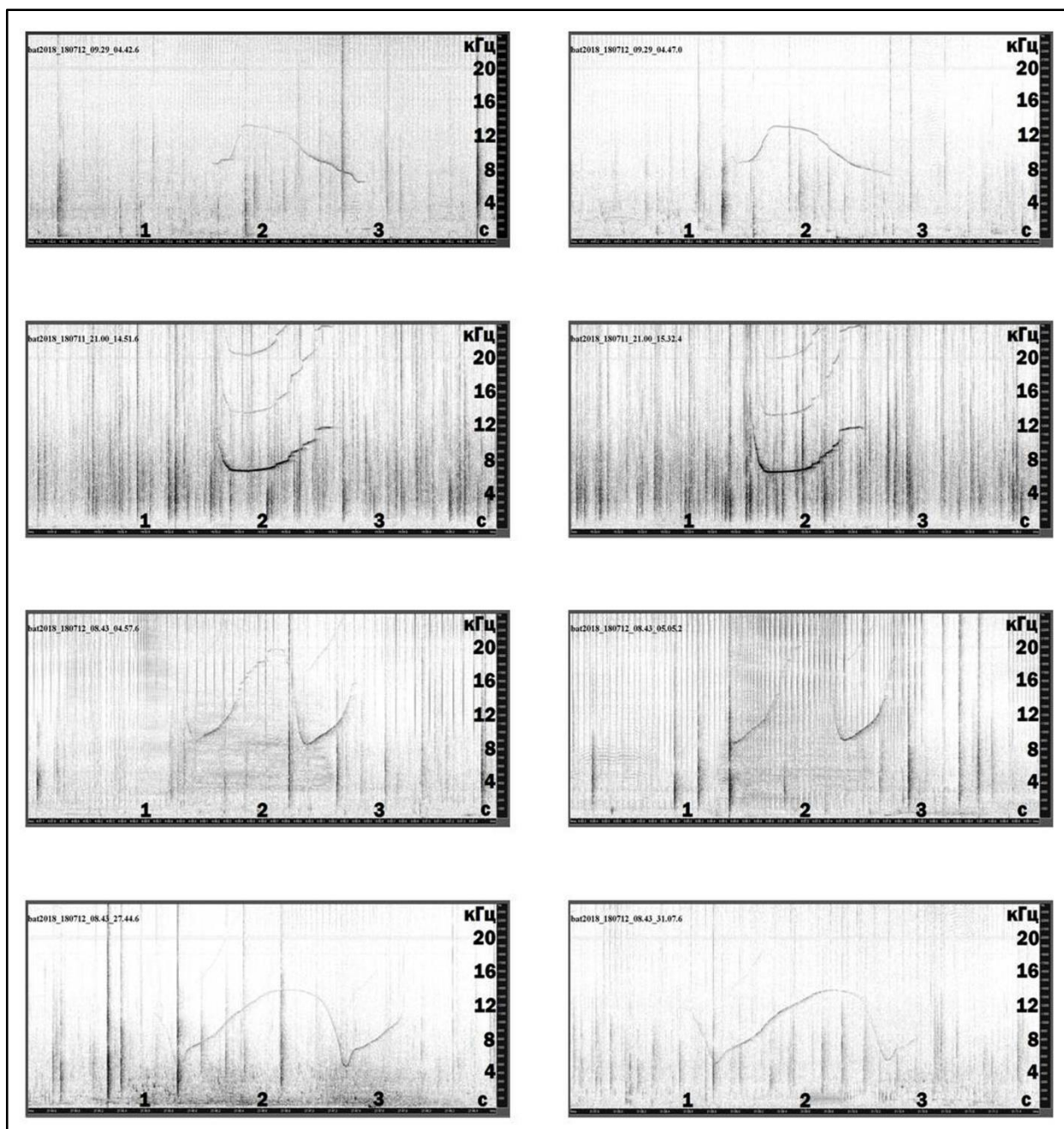


Рис. 45. Образцы некоторых из «автографов», зарегистрированных при проведении наблюдений в бухте Ласпи (Крым) в 2018 г.

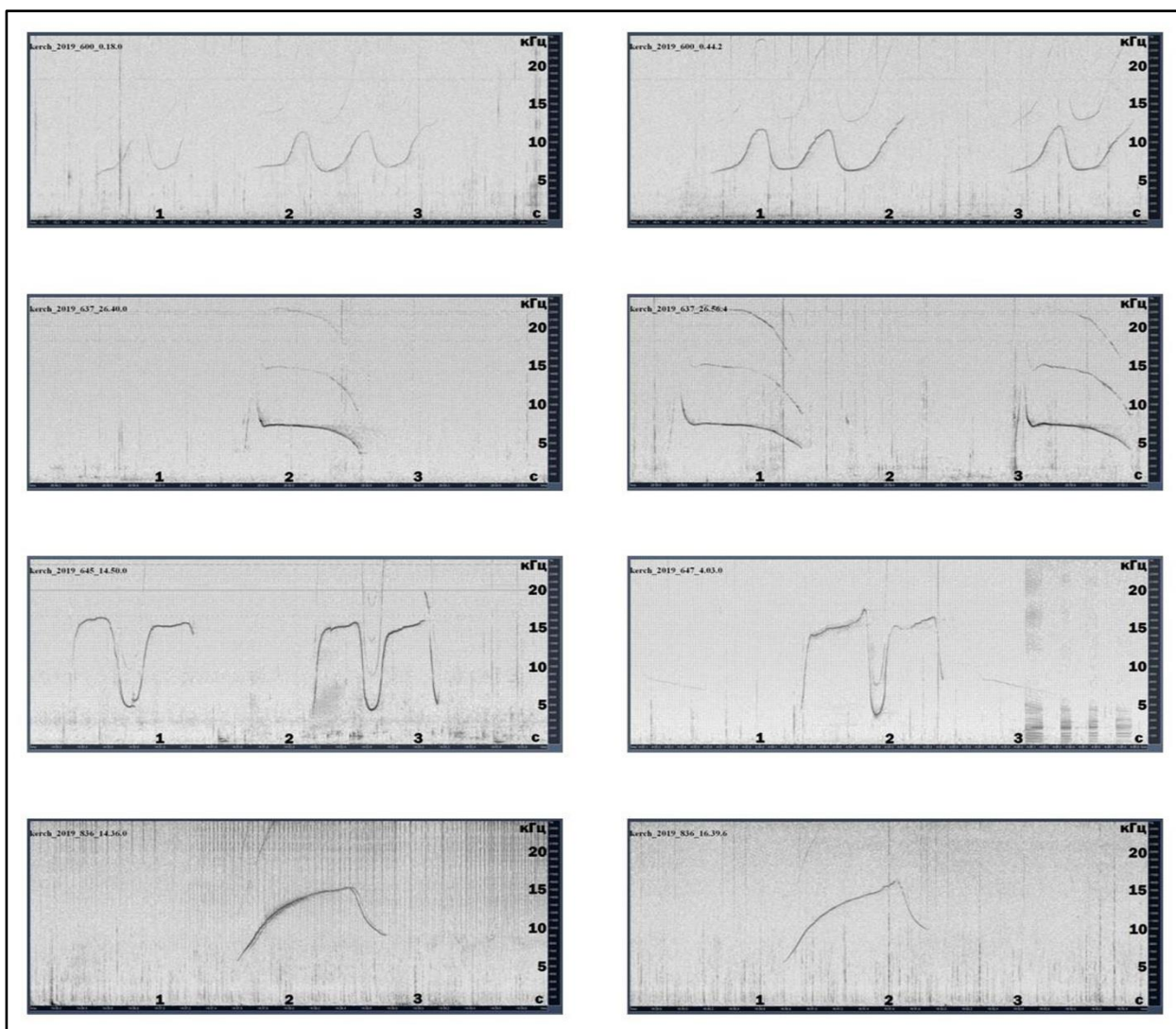


Рис. 46. Образцы некоторых из «автографов», зарегистрированных при проведении наблюдений на крымском побережье Керченского пролива в 2019 г.

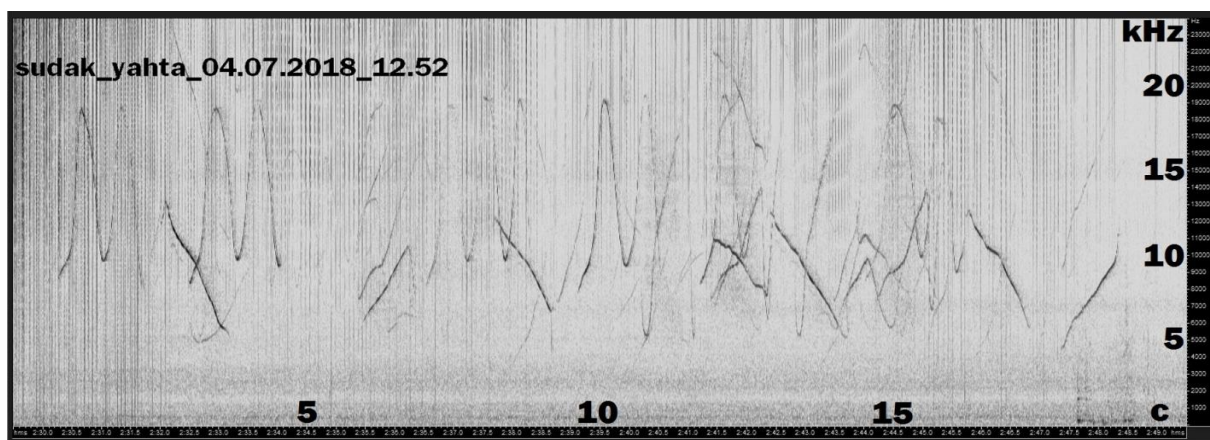


Рис. 47. Интенсивность продуцирования «свистов-автографов» при большой концентрации афалин. Запись сделана с яхты в Судакской бухте (в зоне работы траулера). Визуально наблюдалось не менее 100 особей

ГЛАВА 4. ИССЛЕДОВАНИЯ ВОКАЛЬНЫХ РЕПЕРТУАРОВ БЕЛОБОЧКИ, БЕЛУХИ И МОРСКОГО ЗАЙЦА

В данной главе изложены основные результаты, полученные **в ходе наших оригинальных исследований акустической сигнализации названных видов**. В ряде случаев, для соблюдения цельности стиля изложения, здесь же производится сравнение собственных результатов с результатами работ, проведенных зарубежными авторами.

4.1. Вокальный репертуар белобочки

Вокальный репертуар белобочек до настоящего времени изучен в значительно меньшей степени, чем сигнализация афалин; имеющиеся данные представляются довольно фрагментарными. Это объясняется тем, что дельфины данного вида ведут, в основном, пелагический образ жизни и редко наблюдаются вблизи берега. Кроме того, в отличие от афалин, содержание белобочек в условиях неволи является чрезвычайно сложной задачей. Систематических записей сигналов черноморских белобочек ранее вообще не проводилось.

В последнее время были отмечены достаточно регулярные подходы черноморской белобочки к берегу в акваториях Крыма и Кавказа, что позволило нам производить записи подводной акустической сигнализации представителей данного вида со стационарных НП и малых плавсредств в районе г. Судак – пгт Новый Свет (Республика Крым) в ходе круглогодичных наблюдений (Логоминова и др., 2018). В 2018 и 2019 гг. записи осуществлялись с яхты в акватории Черноморского побережья Краснодарского края (как в прибрежной зоне, так и в открытом море на удалении до 100 морских миль от берега) в рамках программы «Дельфины Черного моря», финансируемой ПАО «Роснефть».

Анализ сделанных записей показал, что по своим частотно-временным параметрам сигналы белобочек чрезвычайно похожи на сигналы афалин. В их репертуаре присутствуют те же три категории сигналов, что характерны и для афалин: импульсы (и их серии), импульсно-тональные сигналы и свисты (рис. 48).

Таким образом, при обработке и анализе записей акустических сигналов белобочек возникает необходимость отличать их от сигналов, продуцируемых афалинами, поскольку довольно часто в зоне наблюдений присутствовали представители обоих видов. Для данного исследования были проанализированы только записи, сделанные в открытом море (северо-восточный сектор Чёрного моря) на расстоянии более 100 км от берега, в ситуациях, когда афалины в зоне работ отсутствовали (работы проводились по программе «Дельфины Черного моря», финансируемой ПАО «Роснефть»).

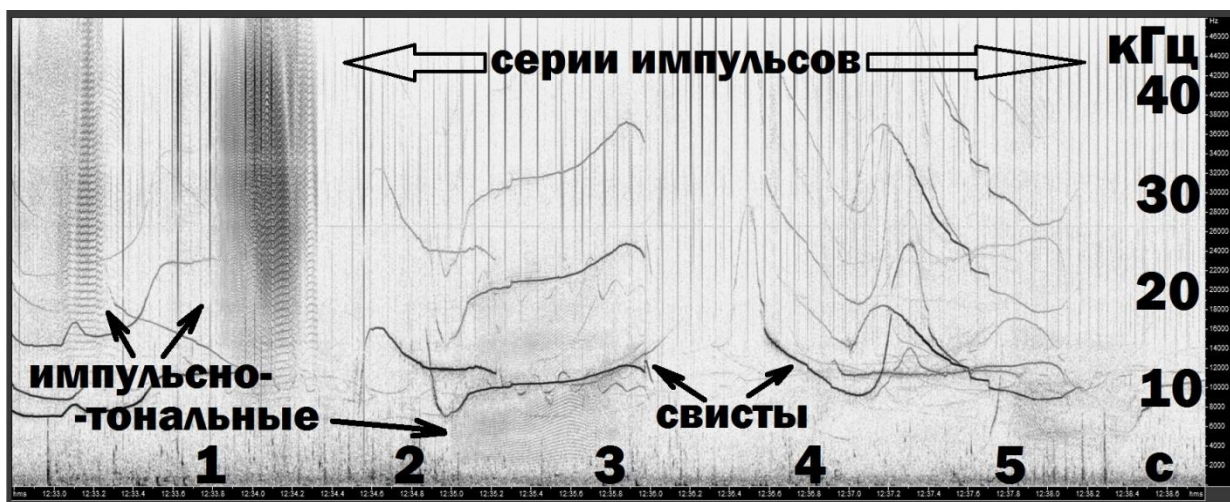


Рис. 48. Три категории акустических сигналов, присутствующие в репертуаре белобочек

В ходе проведения работ группы белобочек наблюдались регулярно, размер групп составлял от 10–12 до 50 особей. Акустическая активность всегда была очень высокой, достигая 70 сигналов/мин. Анализ репертуара тональных сигналов показал, что в нём можно выделить две подкатегории. К первой относятся умеренно-модулированные сигналы длительностью от 0,5 до 2 с; частота основного контура большинства из них лежит в пределах 8–16 кГц (рис. 49).

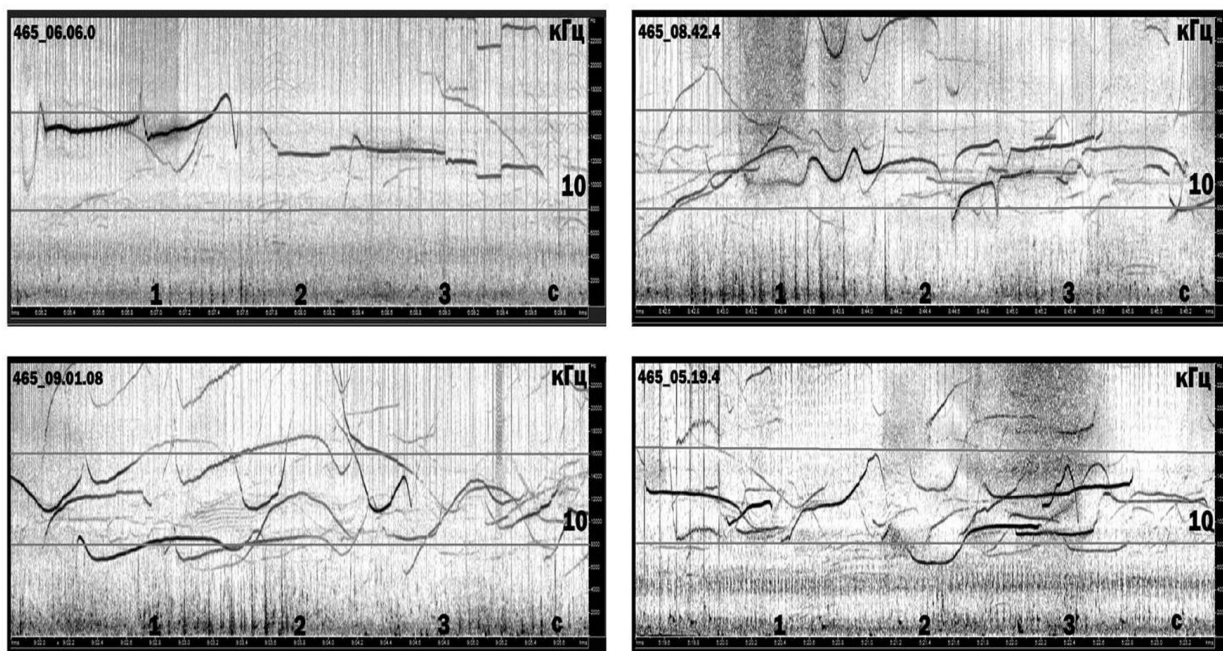


Рис. 49. Примеры тональных сигналов первой подкатегории (горизонтальными линиями выделена частотная полоса, в которой находится большинство из них)

Сигналы данной подкатегории характеризуются большим разнообразием форм контура; в них довольно часто присутствуют плоские и уплощенные элементы, а также нелинейные перепады частоты и разрывы контура. Были отмечены серии однотипных сигналов; наблюдаемые довольно часто наложения сигналов друг на друга позволяют предположить, что сходные сигналы могут продуцироваться разными особями (рис. 50). В целом сигналы, отнесенные к первой подкатегории, с большой долей вероятности могут быть отличаемы от типичных свистов афалин.

Однако было также обнаружено, что белобочками продуцируются еще и модулированные свисты (с частотой контура основного тона, изменяющейся в пределах 10–20 кГц), практически не отличимые от «свистов-автографов» афалин (рис. 51). Так же, как и у афалин, подобные свисты могут продуцироваться в виде последовательностей стереотипных сигналов.

Нами были проанализированы аудиозаписи сигналов белобочек, сделанные с яхты в открытом море в трех точках у побережья Краснодарского края:

2.09.2018 г. – I точка (координаты $43^{\circ} 13,33' \text{ СШ}$, $38^{\circ} 23,15' \text{ ВД}$), расстояние от берега примерно 150 км, продолжительность записи 59 мин;

3.09.2018 г. – II точка (координаты $43^{\circ} 49,27' \text{ СШ}$, $36^{\circ} 52,10' \text{ ВД}$), расстояние от берега примерно 170 км, расстояние от I точки около 200 км, запись проведена через 27 часов после записи на I точке, продолжительность записи 28 мин;

4.09.2018 г. – III точка (координаты $44^{\circ} 32,97' \text{ СШ}$, $36^{\circ} 41,52' \text{ ВД}$), расстояние от берега примерно 100 км, расстояние от II точки около 120 км, запись проведена через 18 часов после записи на II точке, продолжительность записи 66 мин.

Визуально во всех трех случаях наблюдалось до 30 особей белобочек (несколькими группами, некоторые из которых подходили к яхте), отмечено охотничье поведение.

Примеры зарегистрированных свистов второй подкатегории представлены на рис. 52–54.

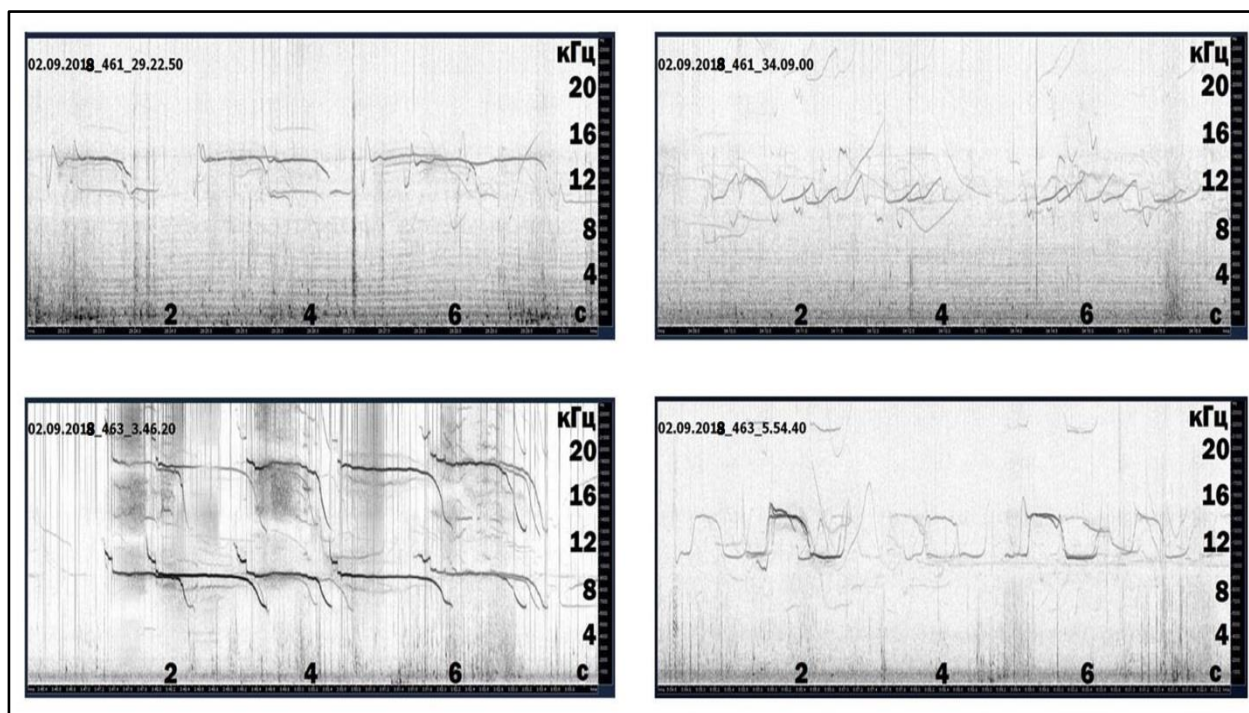


Рис. 50. Примеры серий однотипных сигналов первой подкатегории и их наложения во времени

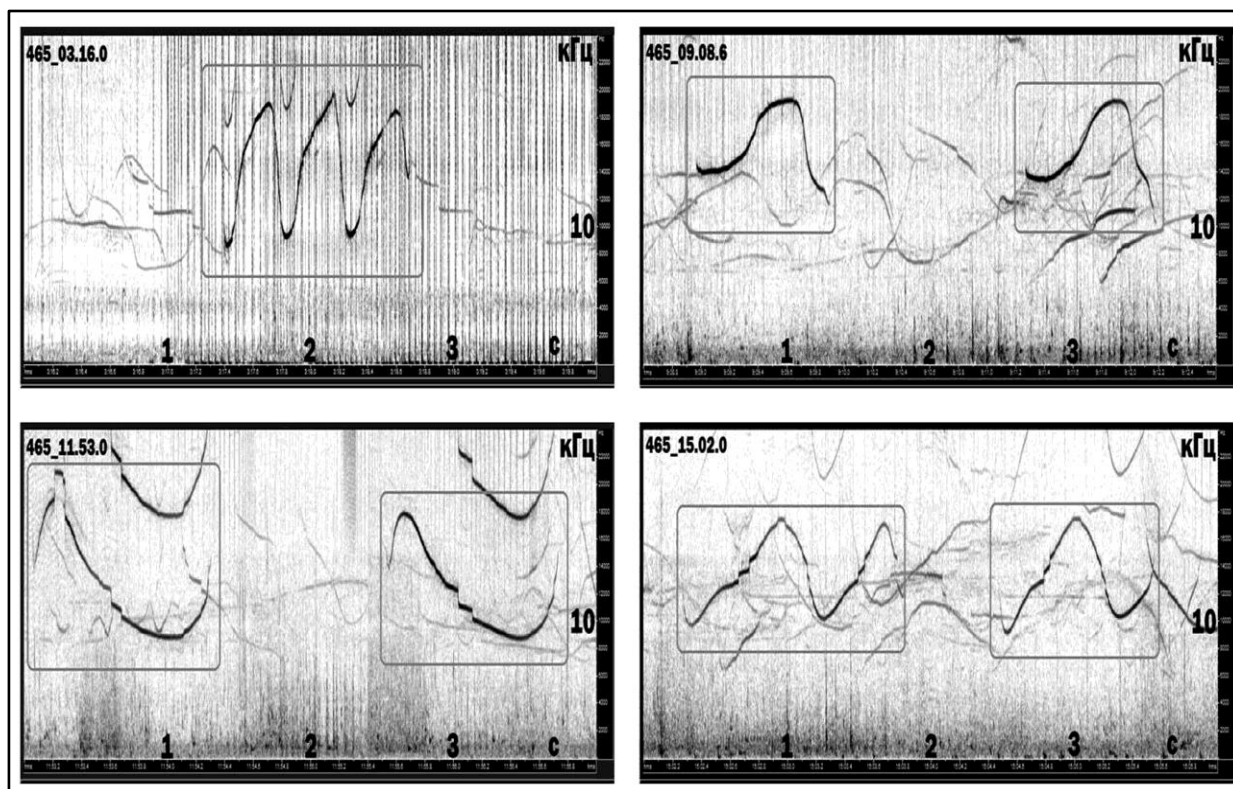


Рис. 51. Примеры тональных сигналов второй подкатегории (выделены рамками)

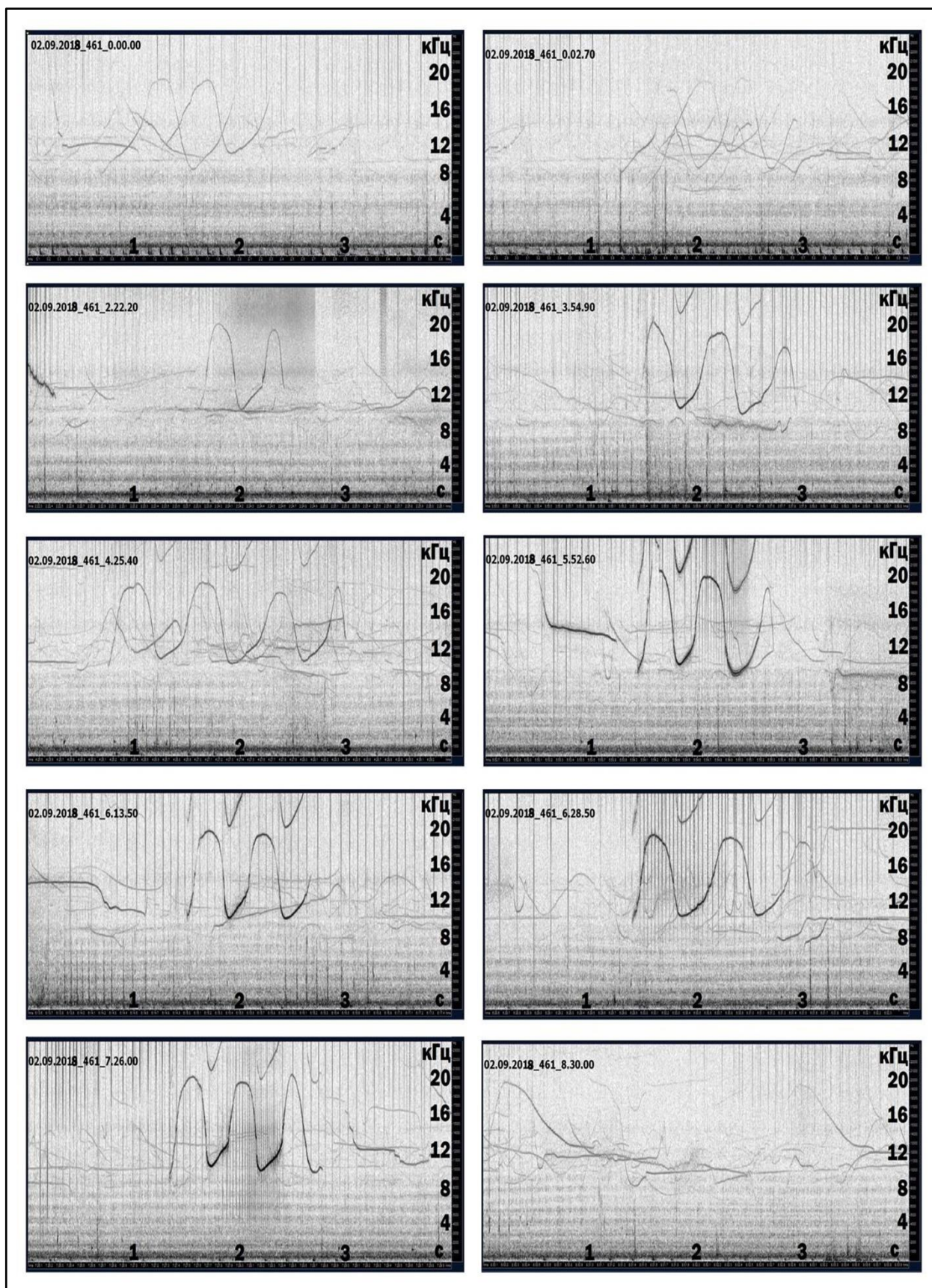


Рис. 52 (а). Сигналы, зарегистрированные 2.09.2018 г. (I точка)

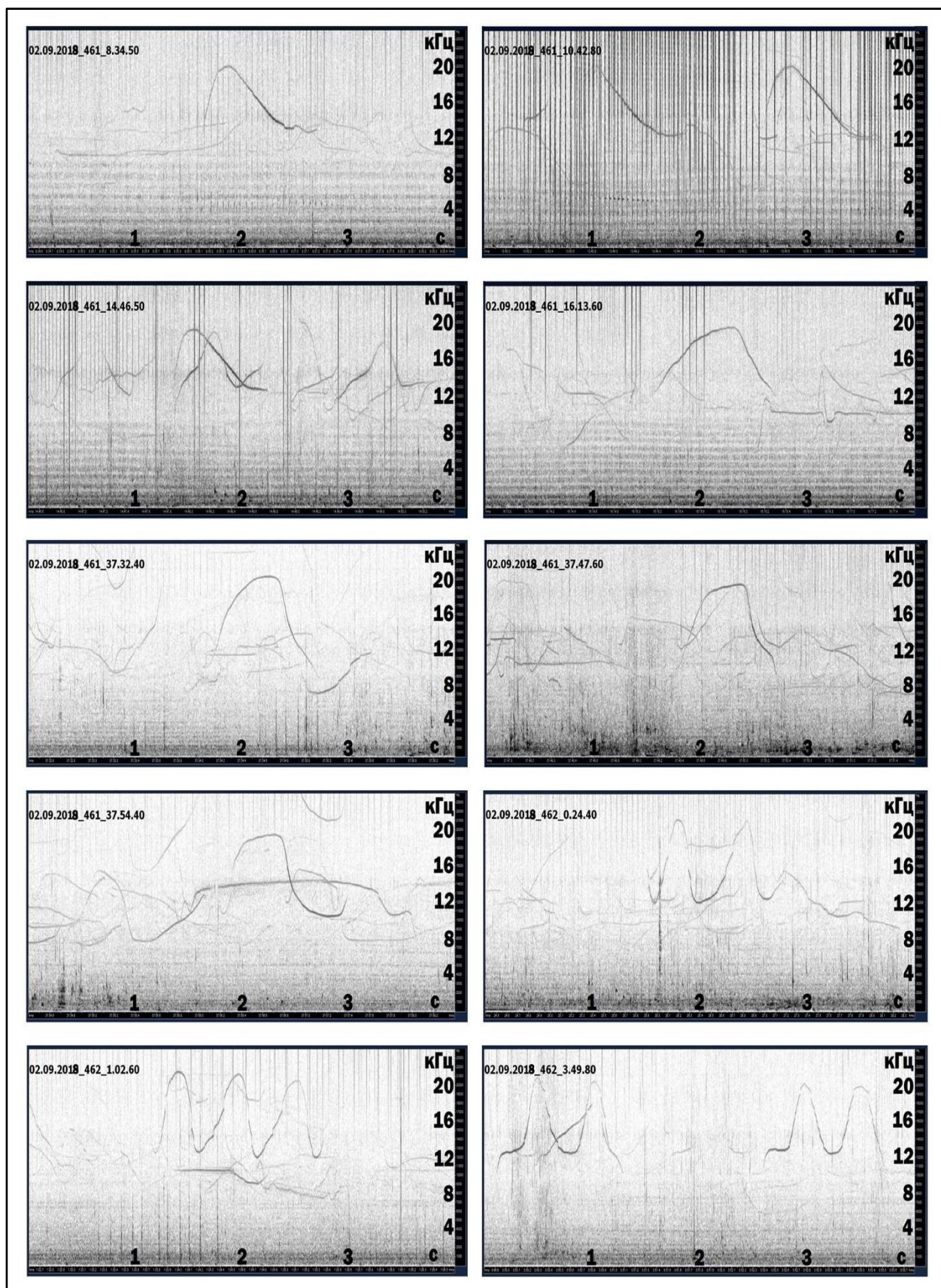


Рис. 52 (б). Сигналы, зарегистрированные 2.09.2018 г. (I точка)

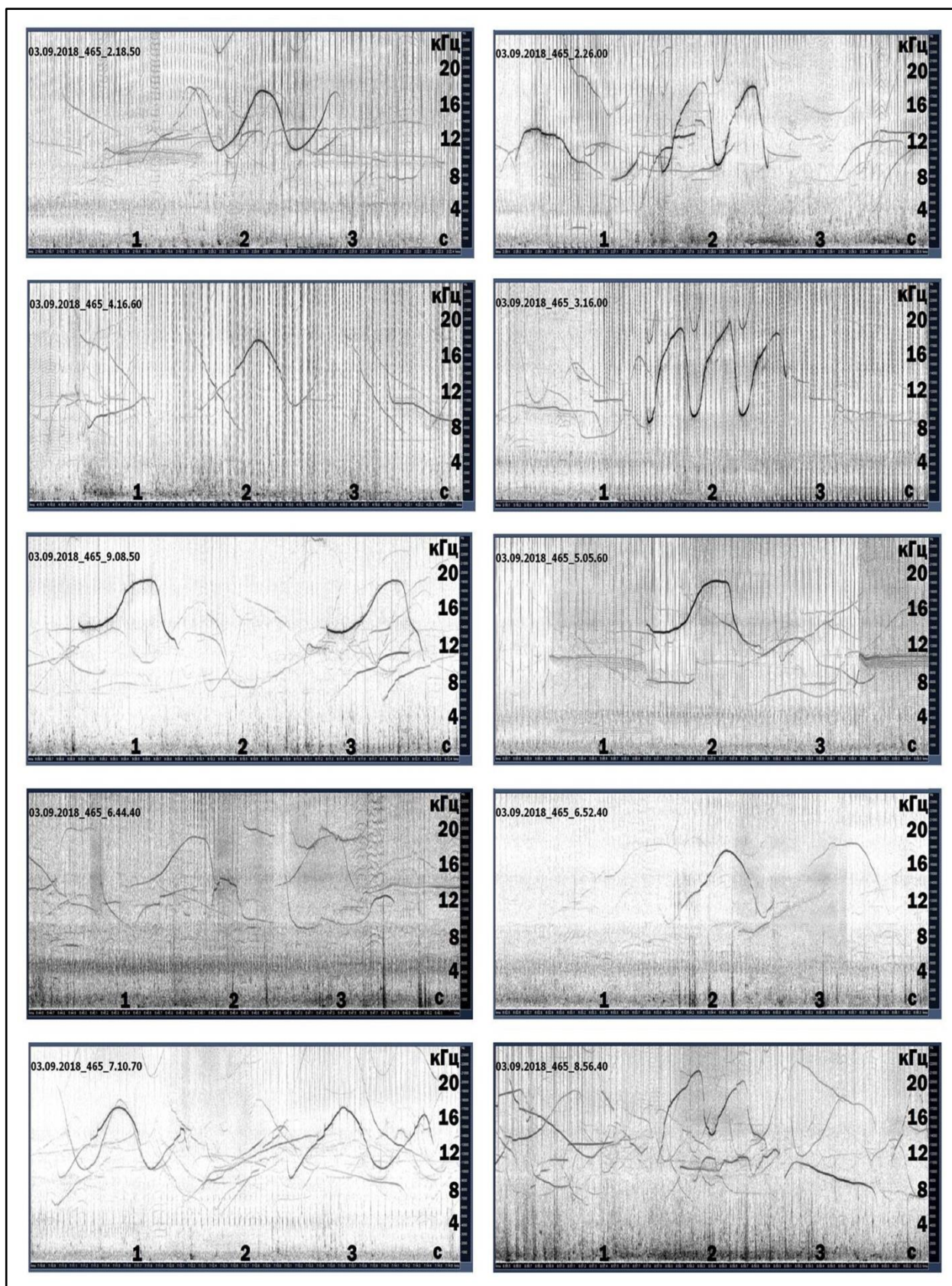


Рис. 53 (а). Сигналы, зарегистрированные 3.09.2018 г. (П точка)

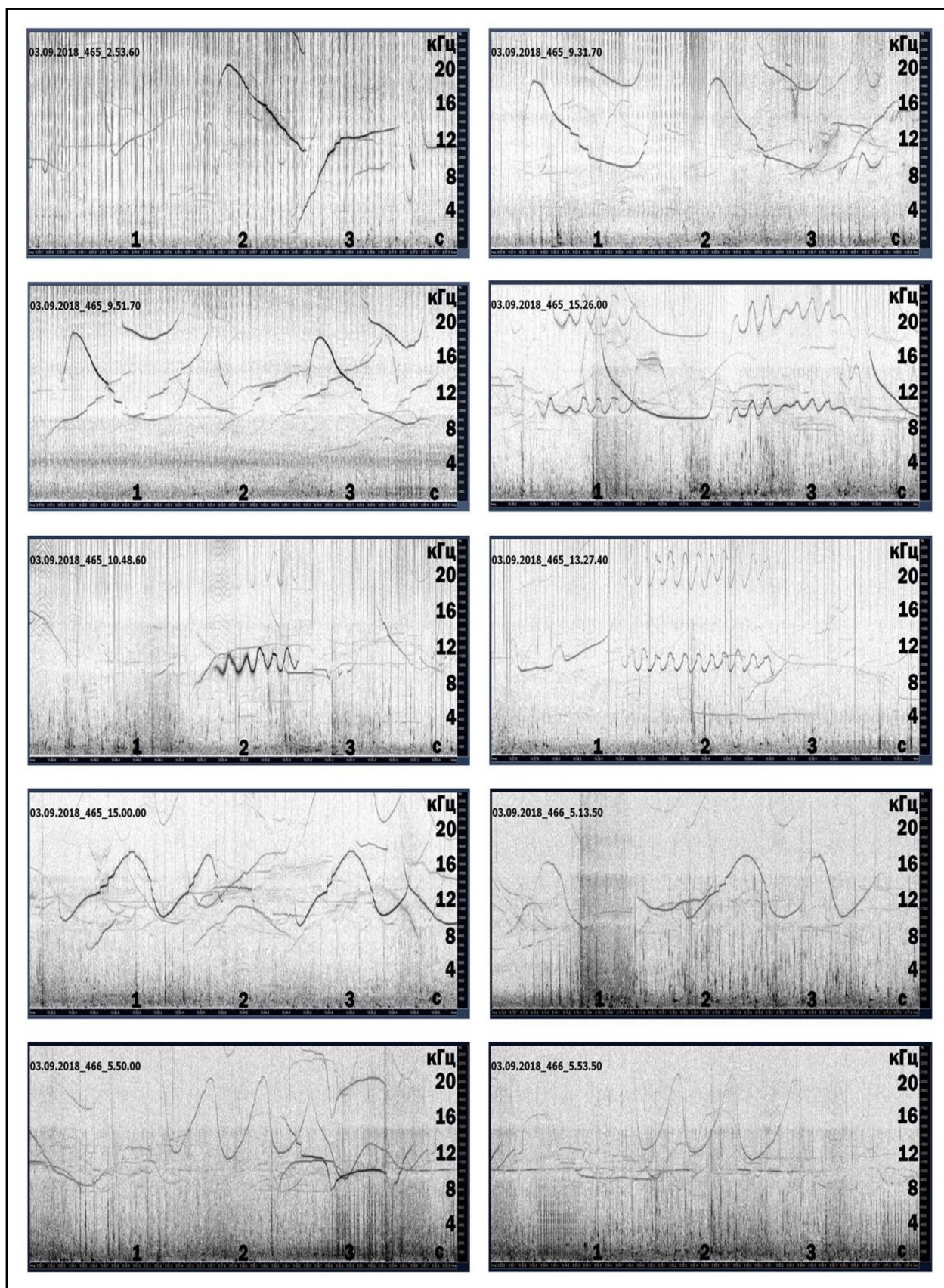


Рис. 53 (б). Сигналы, зарегистрированные 3.09.2018 г. (II точка)

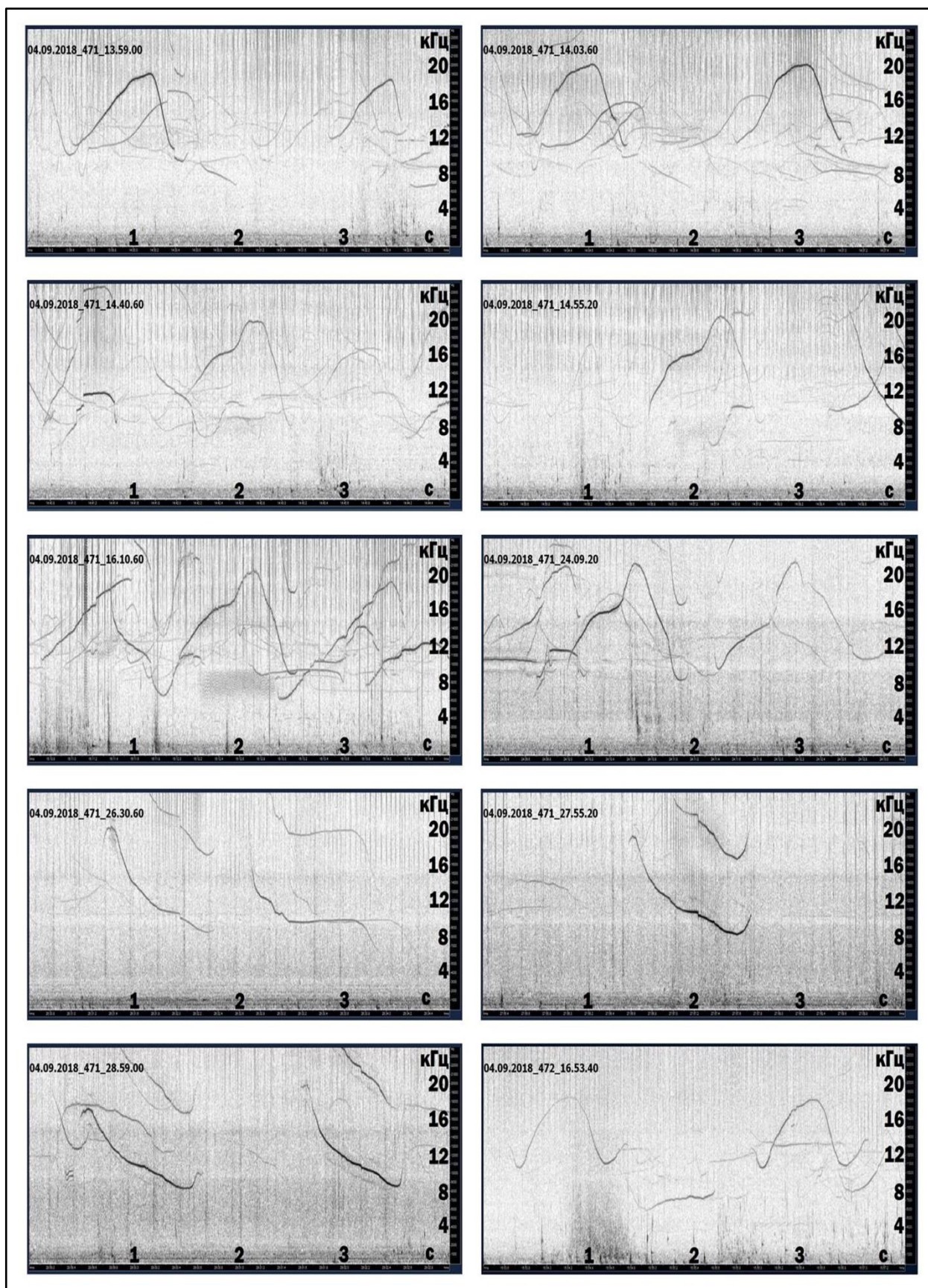


Рис. 54. Сигналы, зарегистрированные 4.09.2018 г. (III точка)

По результатам их анализа можно сделать следующие заключения.

Сходные типы свистов встречены в записях, сделанных в точках, находящихся на значительном удалении (более 100 км) друг от друга; присутствие одних и тех же дельфинов на них представляется маловероятным.

Неоднократно отмечались наложения сходных сигналов, что свидетельствует об их продуцировании разными особями.

В репертуаре свистов белобочек, имеющих сходство с «автографами» афалин, можно выделить не более 10 типов, регулярно повторяющихся на протяжении записи (что значительно меньше количества животных, наблюдаемых визуально). Вопрос о том, являются ли они настоящими индивидуально-опознавательными сигналами, несут какую-либо иную функцию, либо вообще являются звукоподражанием – остается открытым.

Зарубежные исследования, посвященные подводной акустической сигнализации белобочек, довольно немногочисленны. В качестве основных можно привести (в хронологическом порядке) следующие работы:

- Hohn, Benson, 1990 (тропическая зона восточной части Тихого океана);
- Moore, Ridgway, 1995 (воды южной Калифорнии);
- Ansmann et al., 2007 (Кельтское море и пролив Ла-Манш);
- Petrella et al., 2012 (залив Хаураки, о-в Северный, Новая Зеландия);
- Papale et al., 2014 (акватории Азорских и Канарских о-вов, Бискайский залив и западная часть Средиземного моря);
- Fearey et al., 2019 (воды ЮАР).

В целом данные, приведенные в названных работах, соответствуют результатам наших исследований. Все авторы отмечают высокую интенсивность акустической активности белобочек (зачастую затрудняющую выделение отдельных сигналов), многообразие типов тональных сигналов (большинство из которых находится в частотной полосе 6–16 кГц), продуцирование серий стереотипных свистов, а также наличие в репертуаре звуков импульсного и комбинированного происхождения. Примеры зарегистрированных сигналов приводятся на рис. 55–56.

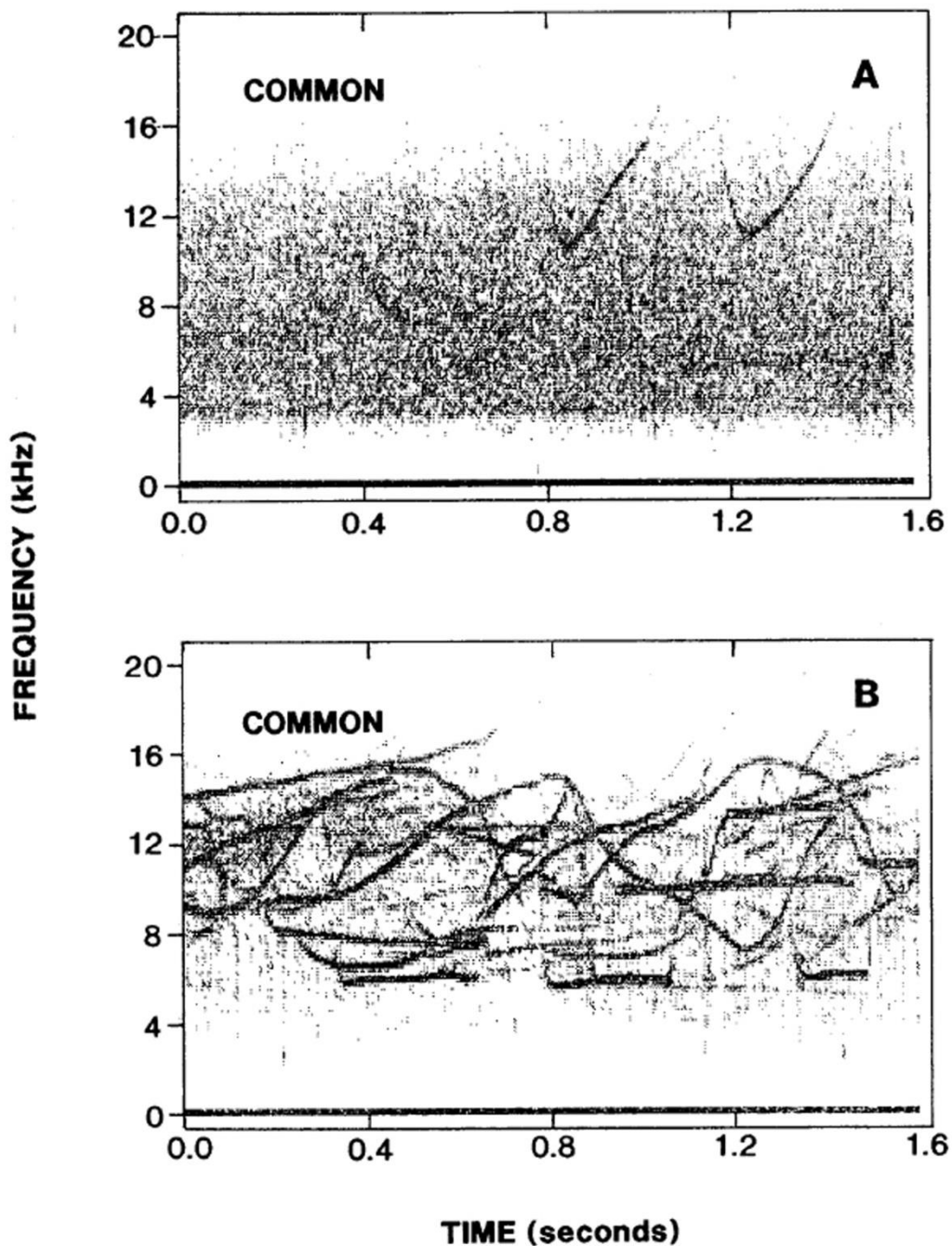


Figure 8. Examples of sonograms from recordings with interference. (A) Common dolphin whistle masked by noise from the ship. Although part of the whistle contour is easily visible, part is obscured. (B) Overlapping whistles from a large number of common dolphins. Individual whistle contours are difficult to discriminate.

Рис. 55. Примеры зарегистрированных свистов белобочек: **А** – сигнал на фоне шума корабля; **В** – наложение свистов, продуцируемых большим числом присутствующих дельфинов, затрудняющее выделение отдельных сигналов (по: Hohn, Benson, 1990)

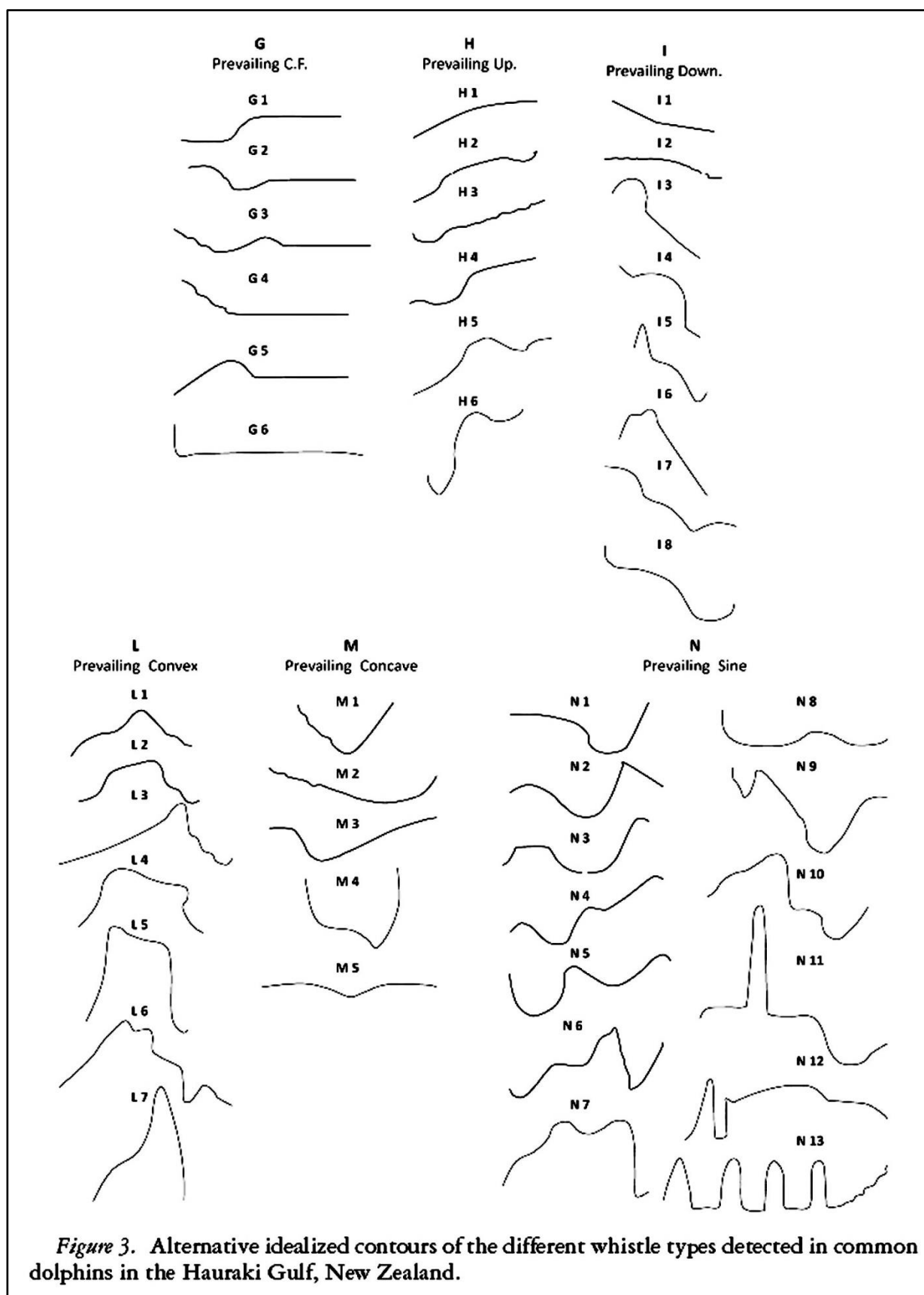


Рис. 56. Примеры разнообразия выделенных типов (и их вариаций) тональных сигналов (по: Petrella et al., 2012)

Заслуживают внимания результаты, полученные Moore и Ridgway. В ходе исследований ими сравнивались записи сигналов белобочек, собранные в естественной среде (воды Южной Калифорнии), с акустической сигнализацией двух особей, содержащихся в неволе (Военно-морской Центр океанических систем, Сан-Диего, США). В качестве «базовых» записей для сравнения авторами рассматриваются именно те, что сделаны в условиях дельфинария. Животные при этом могли находиться в одном бассейне, в разных бассейнах с сохранением акустического контакта и в полностью изолированных бассейнах. Авторам удалось выделить четыре доминирующих типа свистов, иногда комбинирующихся с импульсными компонентами (рис. 57). Сигналы продуцировались обеими особями (в разных процентных соотношениях); эти же типы были обнаружены и в записях, сделанных в море. Таким образом, на основании полученных данных авторы приходят к выводу об отсутствии у представителей вида индивидуально-специфичных сигналов.

Исследователи из Южной Африки (Fearey et al., 2019), напротив, придерживаются гипотезы о существовании у белобочек «свистов-автографов». В ходе работ, проведенных в течение трех сезонов, им удалось выделить 29 доминирующих типов сигналов, продуцируемых обычно в виде последовательностей. Внутри самих типов отмечена некоторая вариабельность их частотно-временных характеристик (рис. 58). В то же время, сами авторы сообщают, что общее количество дельфинов в районе проведения работ достигало 1000 особей, так что выделенное число потенциальных «автографов» представляется весьма незначительным.

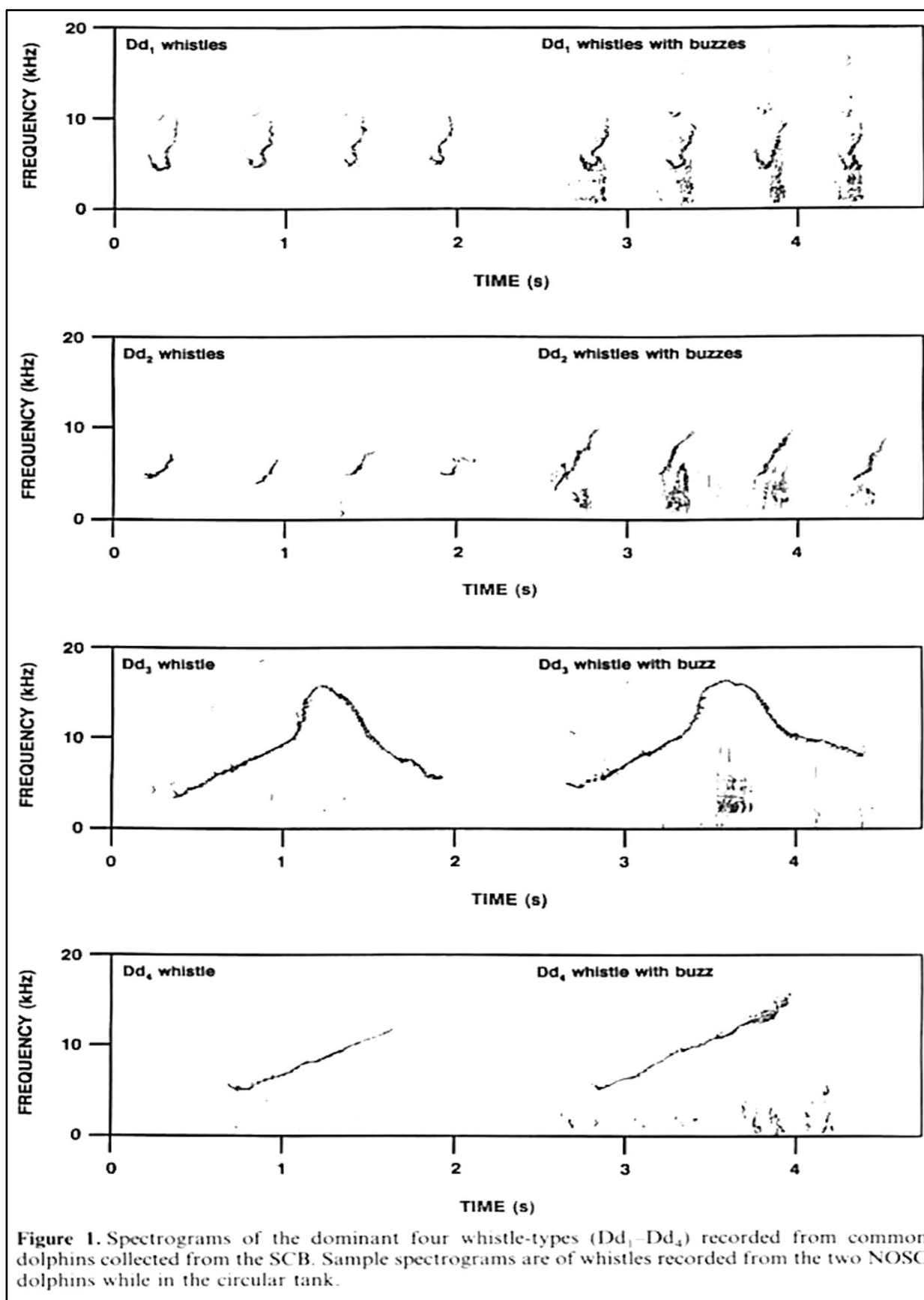


Рис. 57. Четыре доминирующих типа свистов (в том числе, комбинированные со скрипами). Продуценты – две особи, содержащиеся в неволе (по: Moore, Ridgway, 1995), пояснения в тесте

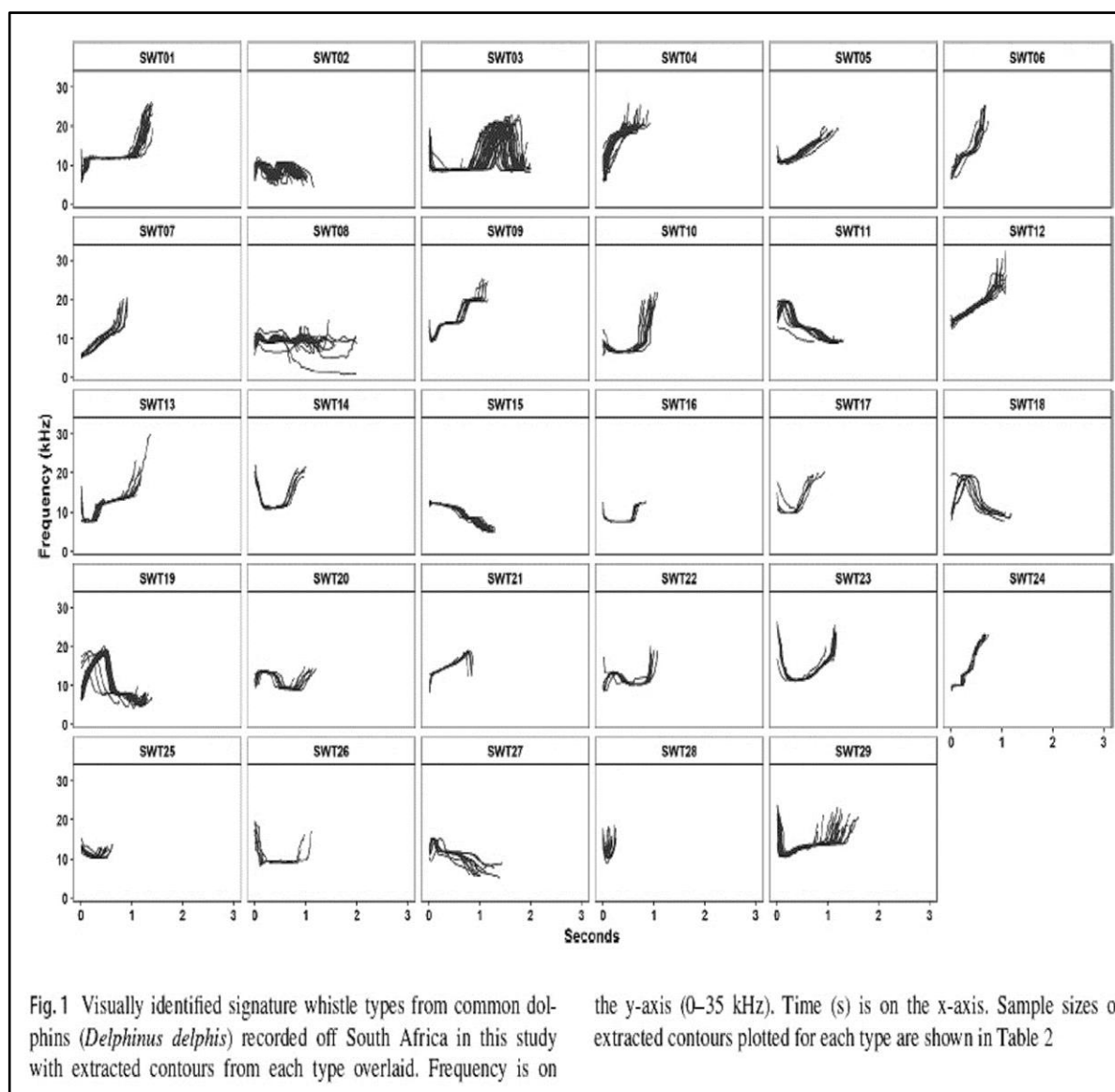


Рис. 58. Вариабельность выделенных типов тональных сигналов, являющихся, по мнению авторов, «автографами» разных особей (по: Fearey et al., 2019)

4.2. Вокальный репертуар белухи

Сигналы представителей данного вида в природе были записаны первыми среди других видов китообразных (Schevill, Lawrence, 1950); с тех пор записи осуществлялись практически во всех районах обитания белух, а также в условиях неволи. Исследования подводной акустической сигнализации белух (в рамках программы комплексного изучения вида) проводятся нами с 1979 г. Основным полигоном для сбора материала является Белое море, в 1980-х гг. прошлого века работы велись также в ряде регионов Дальнего Востока. Кроме того, с 2011 г. записи осуществляются в дельфинариях и вольерах.

Уже в 1980-е годы было отмечено необычайное богатство и разнообразие сигналов, входящих в репертуар вида (хотя в то время был возможен, в основном, только аудиторный анализ сигналов, основанный на словесном обозначении сигналов по ассоциации с теми или иными акустическими образами; спектрограммы делались выборочно и невысокого качества) (Агафонов, 1982; Белькович, Щекотов, 1990). В начале 2000-х гг. содержащийся на кассетах аудиоматериал был нами оцифрован и подвергнут сплошной обработке при помощи программы Adobe Audition, в результате чего с сигналами белух, записанными ранее, стало возможно работать современными методами (Агафонов, 2008). На рис. 59–61 показаны некоторые из сигналов, выделенные в ходе подобной обработки.

И в настоящее время описание и анализ вокального репертуара белухи представляет, пожалуй, наибольшую сложность в исследованиях акустической сигнализации китообразных. В качестве примера на рис. 62 представлена небольшая часть сигналов, присутствующих в репертуаре вида (современные записи).

Дискуссионными вопросами остаются не только интерпретация функций белушьях сигналов, но даже сами принципы их типологизации – разными авторами предлагаются различные схемы классификации, плохо сопоставимые друг с другом. Хотя в сигналах белухи присутствуют, как и у других китообразных, импульсные и тональные звуки, провести границу между этими категориями зачастую бывает достаточно сложно. Белухи часто продуцируют звуки одновременно несколькими источниками, создавая единый сигнал, состоящий из двух и более независимых компонентов (рис. 63); также было обнаружено множество типов сигналов, переходных между различными категориями.

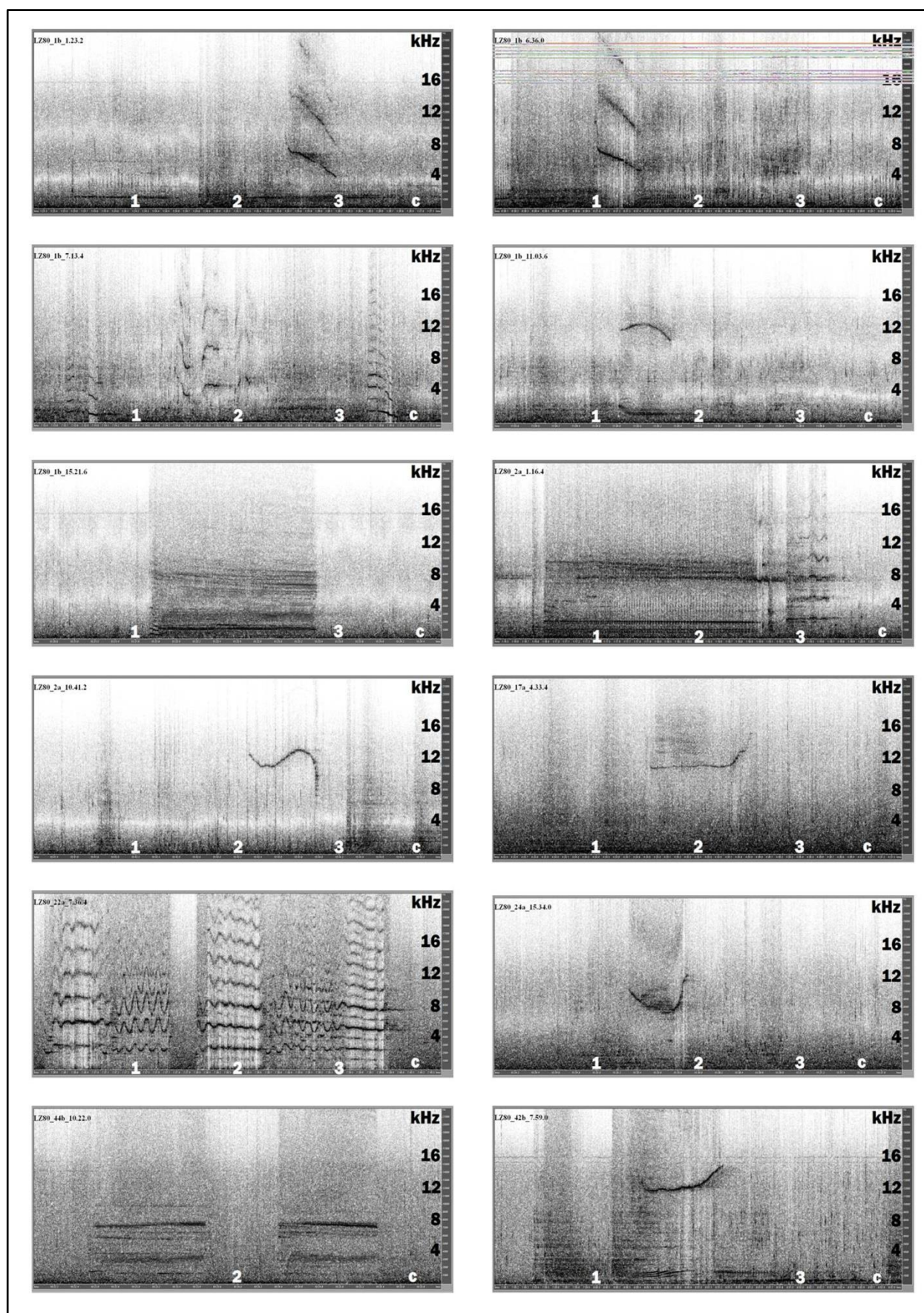


Рис. 59. Сигналы белух, зарегистрированные в районе Летней Золотицы (Белое море) в 1980–1981 гг. Современная оцифровка и обработка

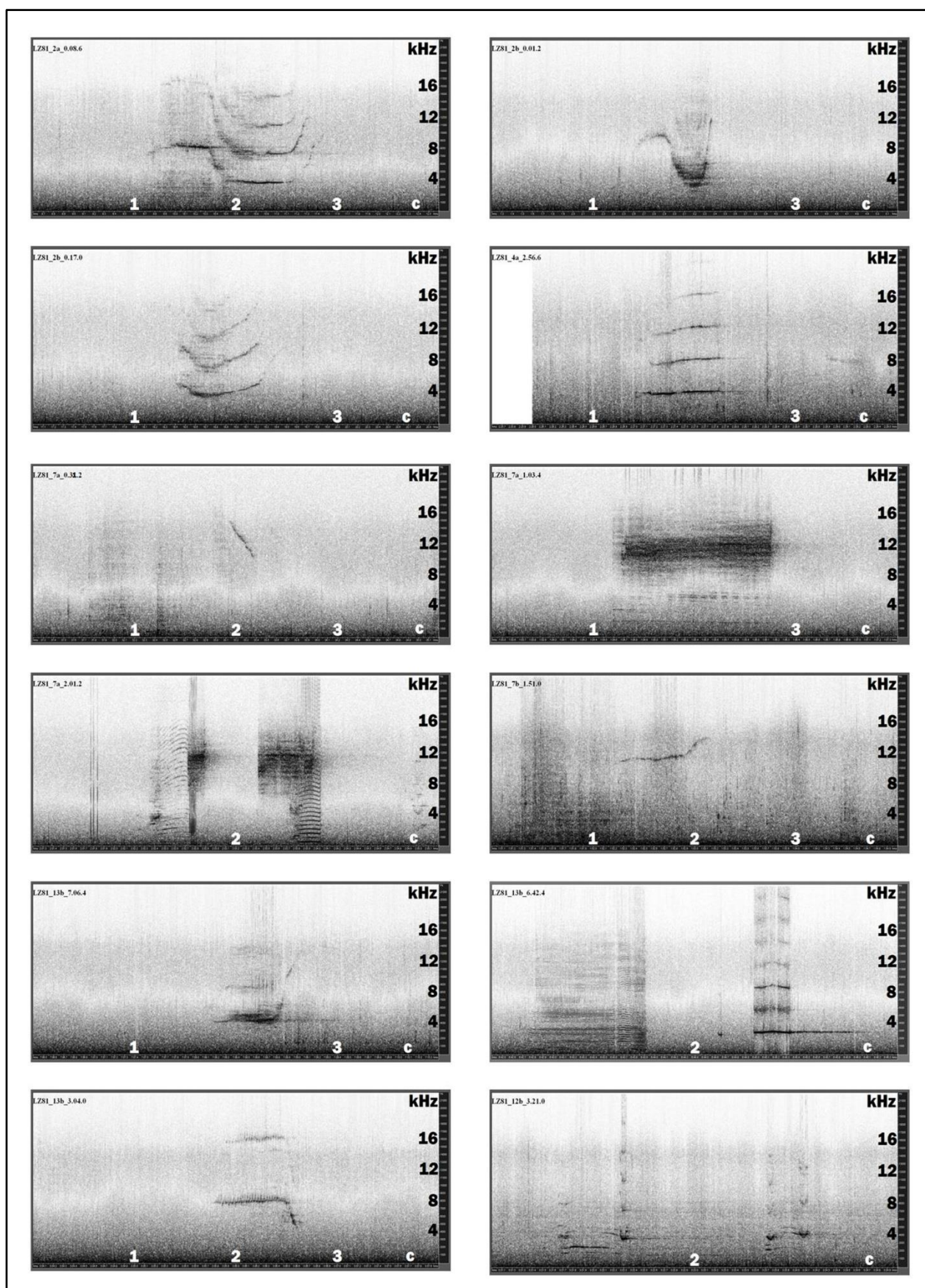


Рис. 60. Сигналы белух, зарегистрированные в районе Летней Золотицы (Белое море) в 1980–1981 гг. Современная оцифровка и обработка

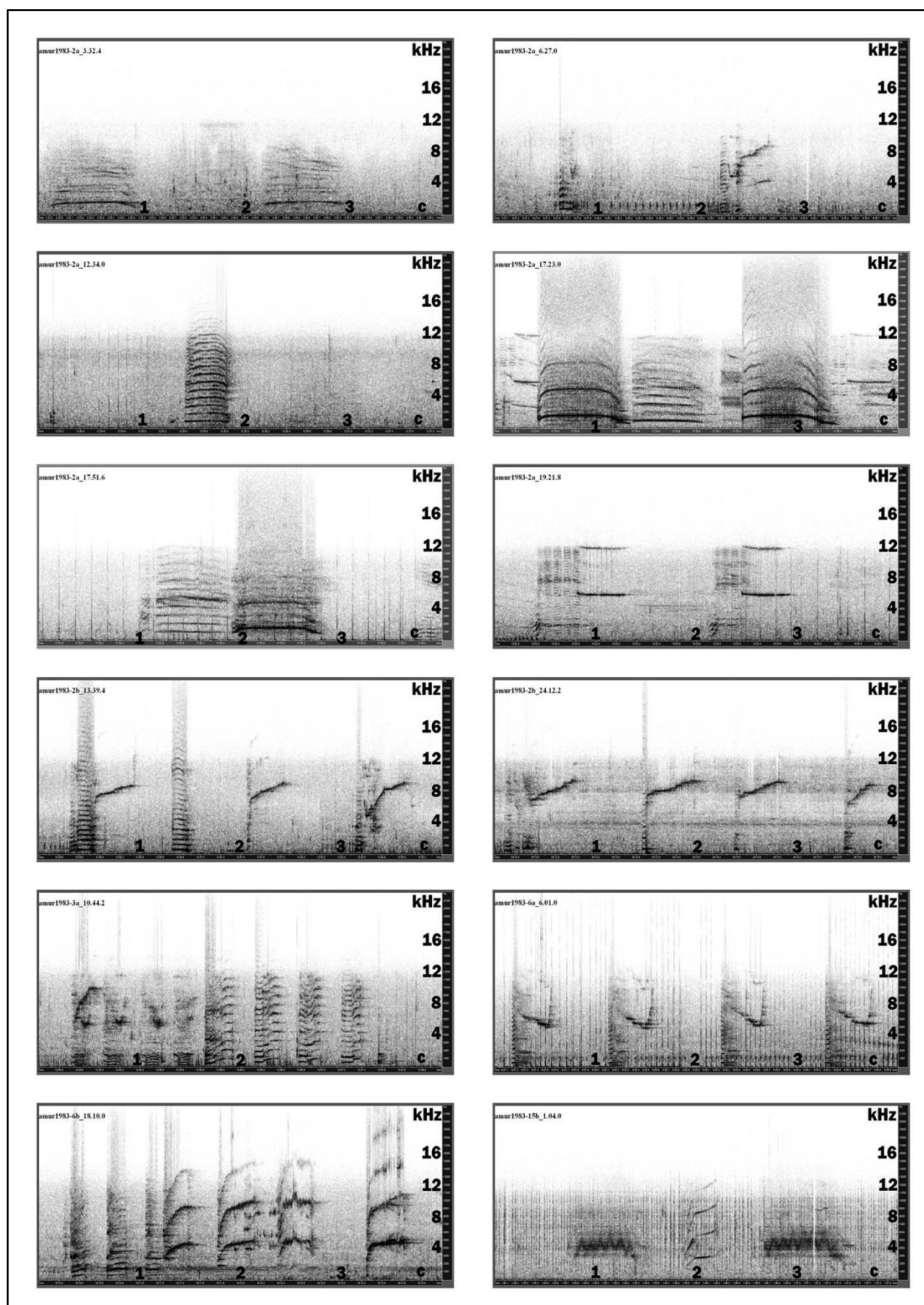


Рис. 61. Сигналы белух, зарегистрированные в районе Амурского лимана в 1983 г. Современная оцифровка и обработка

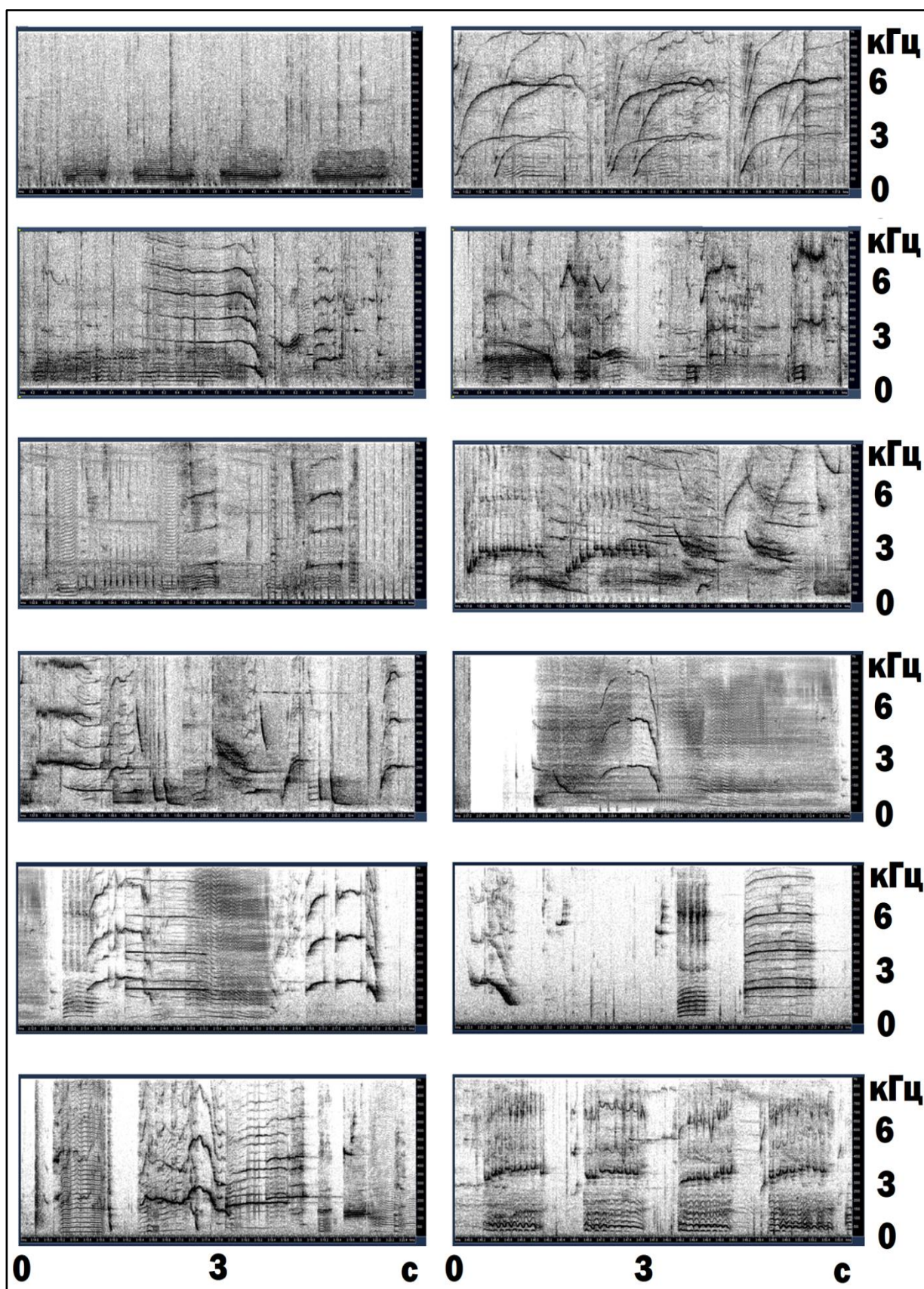


Рис. 62. Спектрограммы некоторых из сигналов, составляющих вокальный репертуар белух (записи сделаны в разных районах Белого моря в 2006–2019 гг.).

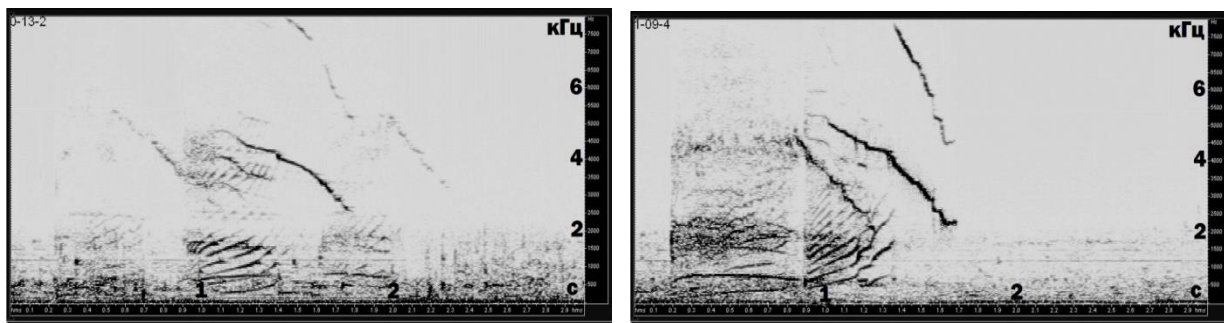


Рис. 63. Пример продуцирования белухой сигналов при помощи нескольких звуковых генераторов одновременно

Обработка и анализ данных показали, что типология сигналов может существенно различаться как в разных регионах обитания животных, так и на внутрирегиональном уровне (Белое море); некоторые из них вообще были зарегистрированы единично и только в определенных точках проведения работ. С другой стороны, нами были обнаружены сходные типы сигналов в записях, сделанных с интервалом в несколько десятков лет (рис. 64).

В то же время, на всем ареале вида регистрируются четыре «универсальных» категории сигналов, названные по ассоциации с соответствующими акустическими образами «писк», «щебет», «гласные» (нескольких типов) и «блеяние» (рис. 65).

Можно заметить определенную структурную взаимосвязь этих типов между собой. Так, «писк» и «щебет» являются как бы высокочастотными аналогами «гласных» и «блеяния»; с другой стороны, «щебет» можно рассматривать, как последовательности слитых между собой «писков», а «блеяние – «гласных». Довольно часто обнаруживается одновременное продуцирование высокочастотного и низкочастотного компонентов (рис. 66).

Совокупная доля этих типов в общем объеме репертуара составляет более 50 % (Панова и др., 2012а). У географически разделенных популяций, а также у белух, обитающих в разных заливах Белого моря, частотные характеристики «гласных» могут различаться (Panova et al., 2016, 2019).

Несомненно, что влияние на характер сигнализации белух оказывает поведенческий контекст (так, на Белом море наблюдения осуществлялись, в основном, в местах летних репродуктивных скоплений, а в Амурском лимане и в устье р. Анадырь – в районах нагула в период нереста различных видов лососевых рыб). Однако попытки выявить какие-либо однозначные этолого-акустические корреляции были в целом безуспешными – оказалось возможным лишь обозначить некую тенденцию продуцирования тех или иных категорий сигналов в определенных поведенческих ситуациях (Белькович, Щекотов, 1987, 1990 а; Панова и др., 2012а).

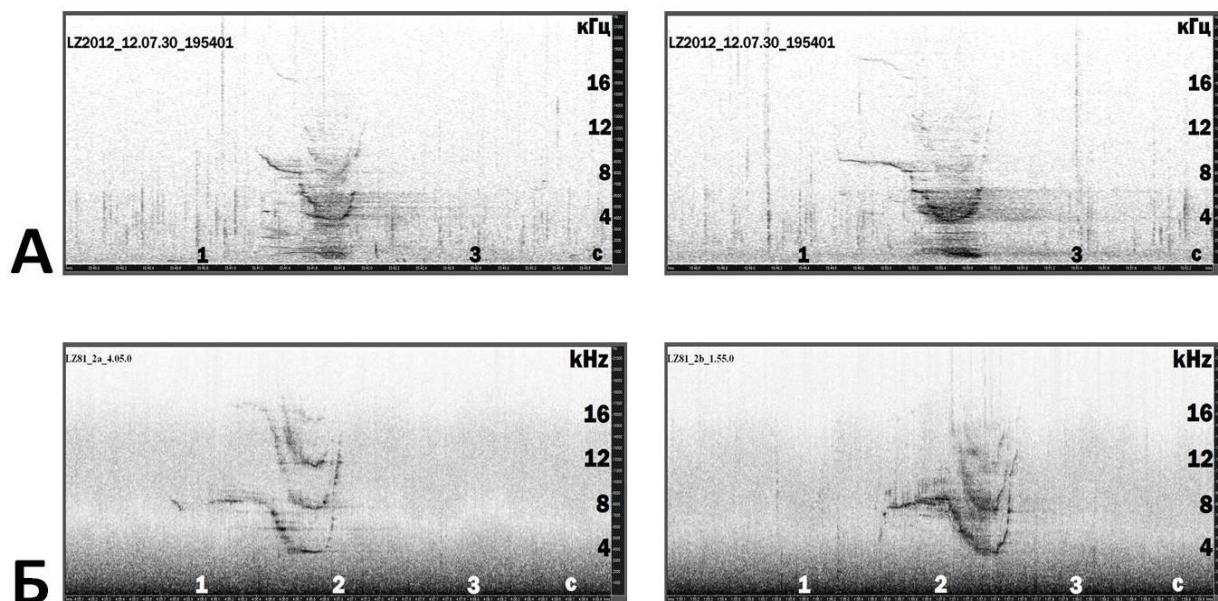


Рис. 64. Сходные типы сигналов, записанные в районе Летней Золотицы (Белое море). А – записи 2012 г., Б – записи 1981 г.

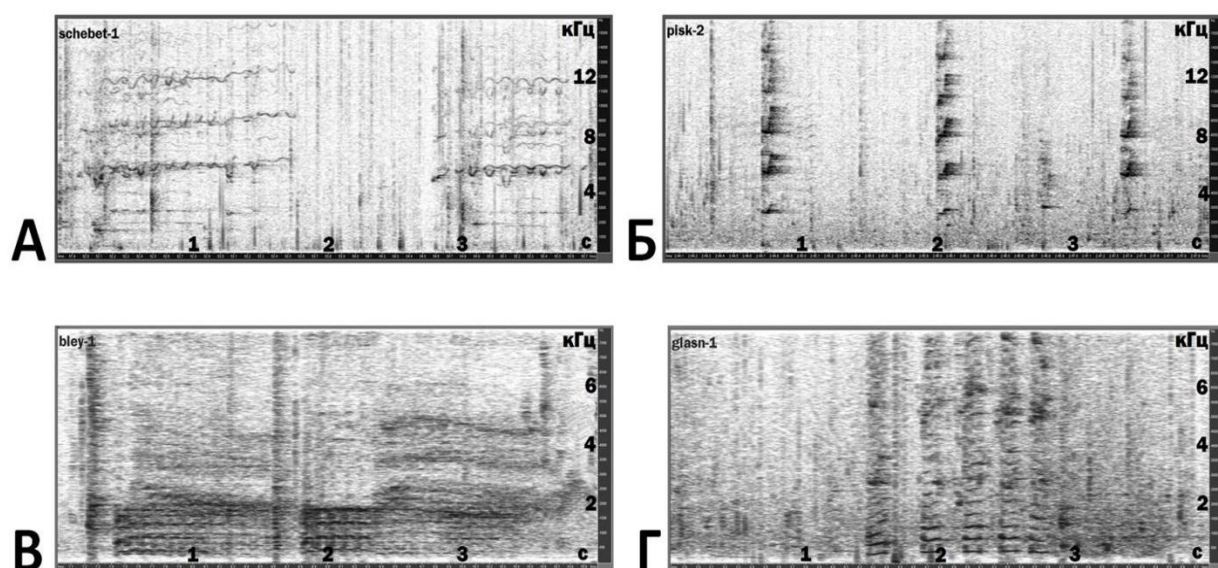


Рис. 65. Четыре характерных типа сигналов: А – «щебет», Б – «писк», В – «блеяние», Г – «гласные»

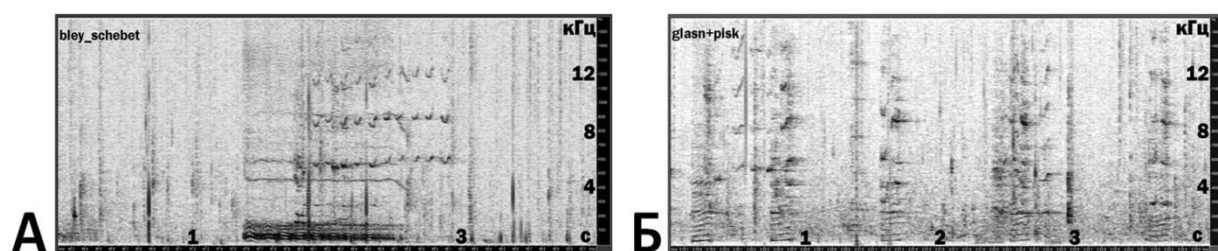


Рис. 66. А – одновременное продуцирование «щебета» и «блеяния», Б – одновременное продуцирование «писка» и «гласных»

Исследования, проводимые в дельфинариях, показали способность белух (как и некоторых других видов зубатых китов) к имитации звуков различного происхождения, включая человеческую речь и искусственно сгенерированные звуки (Murayama et al., 2014; Ridgway et al., 2012). Подобное явление было нами зарегистрировано в дельфинарии «Коктебель» (Rapova, Agafonov, 2017), где в период с 2013 по 2018 гг. находилась белуха Наоми (самка, возраст на момент помещения в дельфинарий около трех лет). Ранее она довольно длительное время пребывала в изолированном отсеке в дельфинарии «Артбукта» (Севастополь), где кроме неё находились несколько белух и афалин (акустический контакт при этом сохранялся). В дельфинарии «Коктебель» Наоми свободно перемещалась по обоим бассейнам и довольно быстро адаптировалась к совместному пребыванию с афалинами. По нашим наблюдениям (и мнению тренеров) она заняла низший уровень в сложившейся у дельфинов иерархической системе (см. раздел 3.2., подраздел **«мимикрия» и совместное использование «автографов»**). Вскоре было отмечено (при проведении записей в ситуациях отсаживания белухи в малый бассейн) появление в ее репертуаре сигналов, сходных с тональными сигналами афалин, в том числе – и с «автографами» присутствующих особей (Агафонов, Панова, 2015; Rapova, Agafonov, 2017). На рис. 67 приведены примеры подобной имитации.

Кроме того, было обнаружено, что, в отличие от афалин, разнообразие вокального репертуара, характерное для белух в естественной среде, в условиях неволи значительно редуцируется. Впервые это явление было отмечено нами в записях сигнализации шести молодых животных, отловленных на Сахалине (для последующей отправки в дельфинарии) и временно содержавшихся в лагуне, отделенной от моря узкой протокой (площадь около 2000 м², глубина 2–4 м). Акустическая активность белух была достаточно высокой, достигая в отдельные периоды 15–20 сигналов/мин. Анализ собранного материала показал, что доминирующими в репертуаре (более 80 %) являлись несколько типов сигналов, относящихся к одной категории. Все они представляли собой сложные комбинированные сигналы, по всей видимости, продуцирующиеся несколькими генераторами одновременно. Большинство сигналов имеют широкополосную (шумовую) зону и контурный элемент с нисходящей частотой в диапазоне от 3 до 2,2 кГц; во многих из них присутствует низкочастотная импульсно-тональная составляющая. Общая длительность – 0,8–1,8 с. (Агафонов и др., 2010). Примеры сигналов представлены на рис. 68.

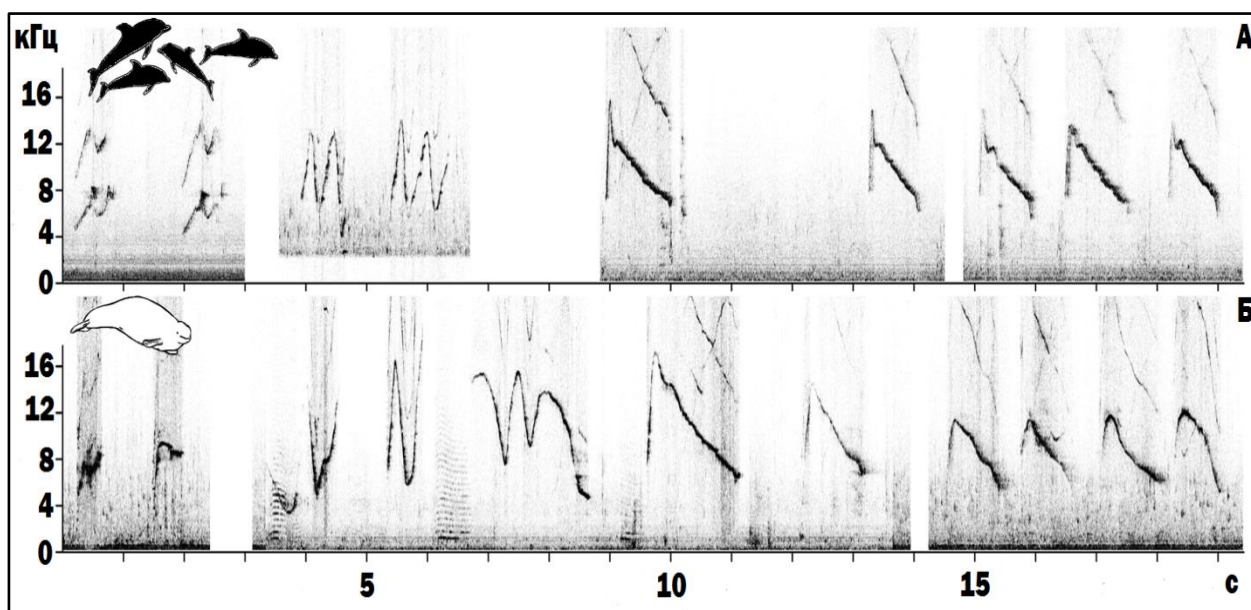


Рис. 67. Примеры имитации белухой сигналов афалин в ситуации совместного пребывания в дельфинарии. А – «автографы» афалин, Б – сигналы белухи, сходные с «автографами» (по: Рапова, Агафонов, 2017)

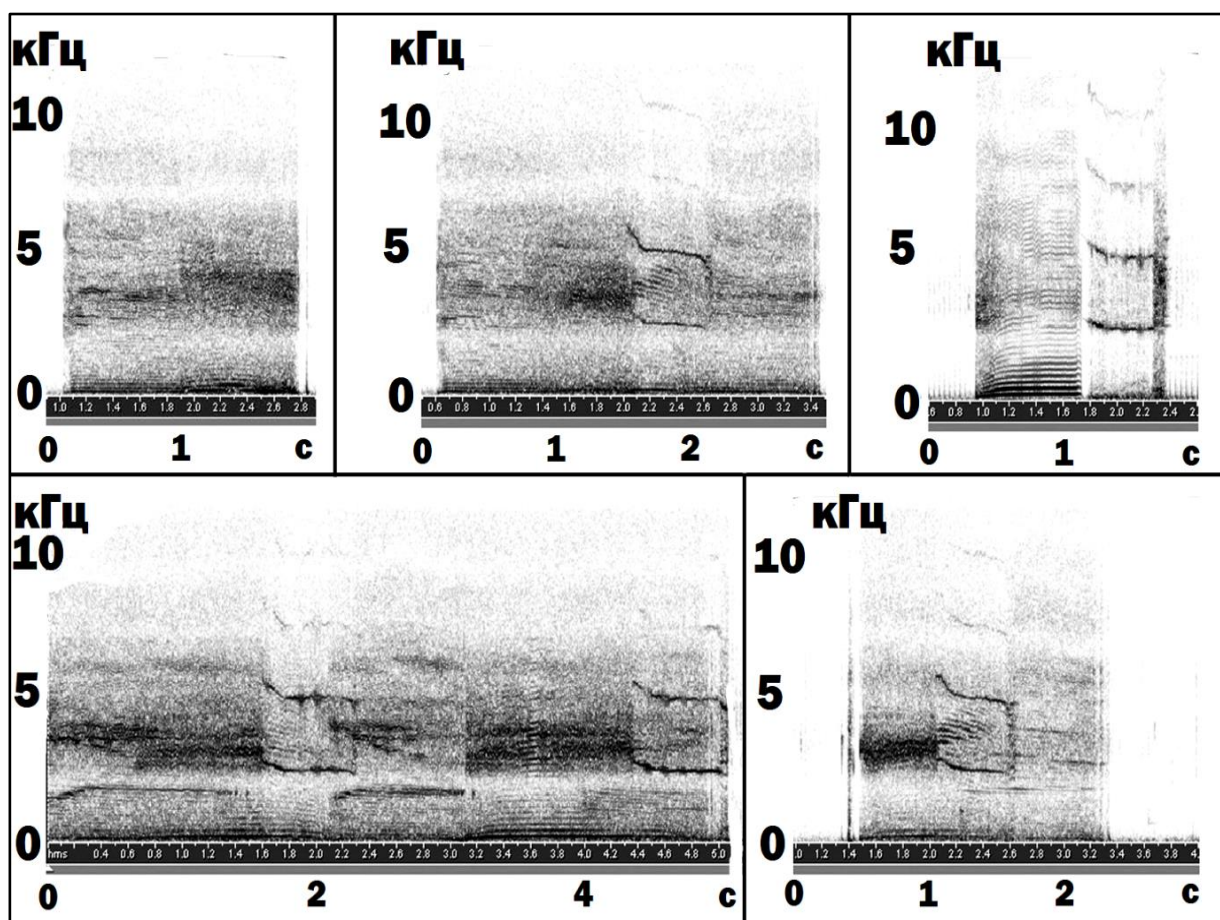


Рис. 68. Сигналы, зарегистрированные при содержании группы белух в замкнутой изолированной лагуне (записи сделаны О. И. Кирилловой в 1992 г.)

В дальнейшем сходная картина наблюдалась при проведении акустических записей в вольерах, находящихся в дайвинг-центре «Полярный Круг» (Нильмагуба, Кандалакшский залив Белого моря) в августе 2011 г. (три самца) и в июле 2014 г. (четыре самки). Доминирующими являлись комплексные сигналы, состоящие из широкополосных компонентов, слабомодулированных контуров, и иногда содержащие низкочастотные импульсно-тональные структуры. Примеры сигналов показаны на рис. 69 и 70.

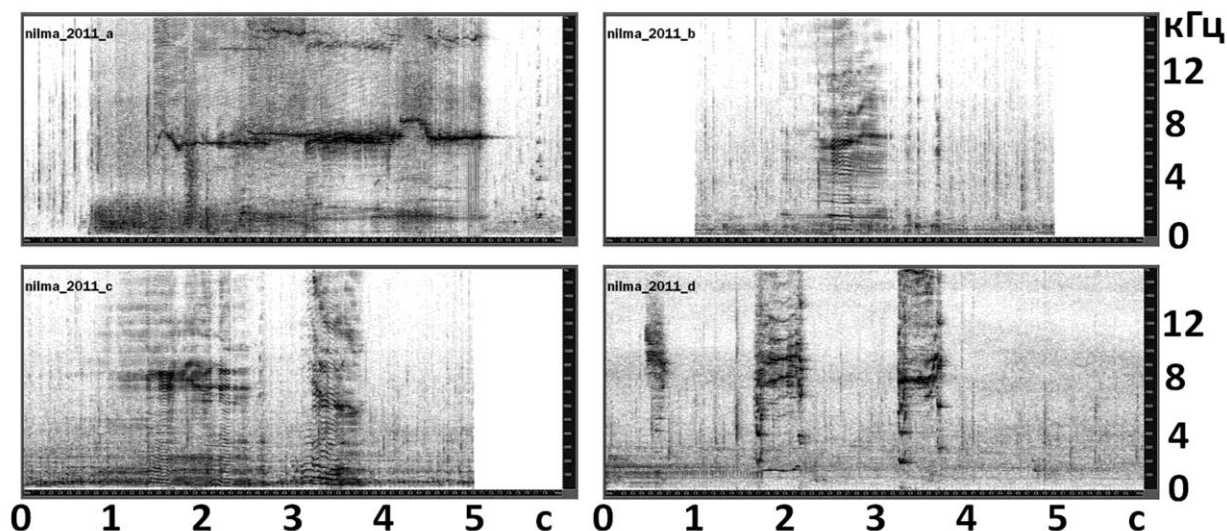


Рис. 69. Спектрограммы сигналов, доминирующие в репертуаре белух (♂♂, три особи), содержащихся в вольерах дайвинг-центра «Полярный круг» (август 2011 г.)

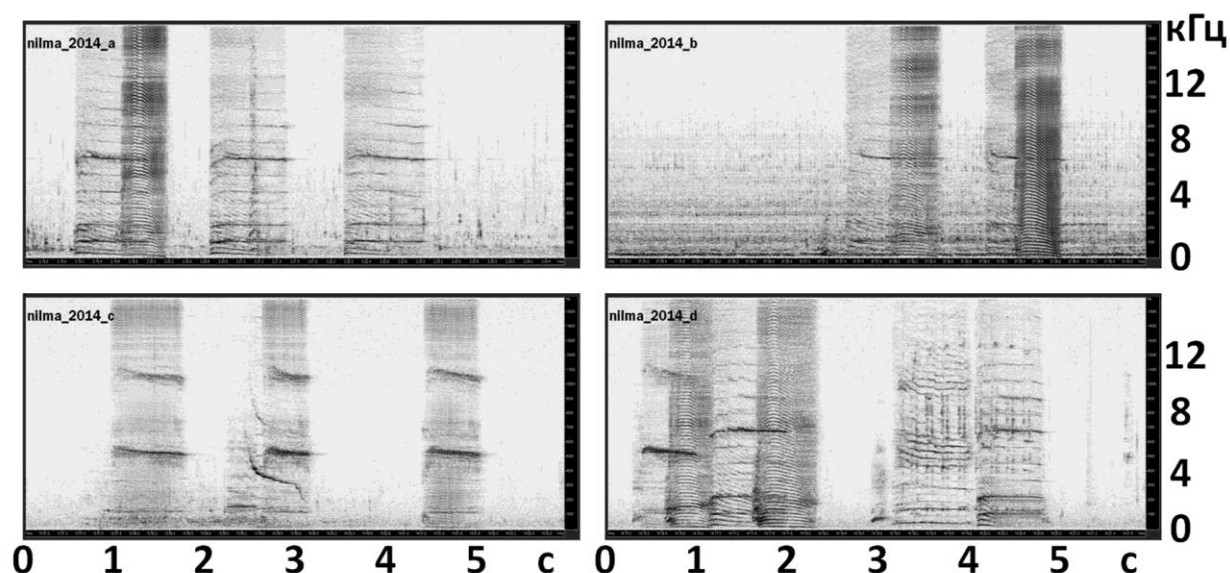


Рис. 70. Спектрограммы сигналов, доминирующие в репертуаре белух (♀♀, четыре особи), содержащихся в вольерах дайвинг-центра «Полярный круг» (июль 2014 г.)

В настоящее время для исследователей подводной акустической сигнализации белух весьма актуальным является вопрос о существовании у представителей вида индивидуально-опознавательных сигналов, аналогичных «свистам-автографам» афалин. Как показано выше, у последних «автографы» могут быть выделены достаточно легко; у белух же, в связи с необычайным разнообразием их вокального репертуара и отсутствием четко выраженных границ между разными категориями сигналов, данный вопрос остается по-прежнему не решенным. Наиболее обоснованной представляется гипотеза о том, что роль индивидуально-опознавательных могут играть широкополосные и комбинированные сигналы, подобные описанным нами выше (см. рис. 68–70) (Mishima et al., 2015; Morisaka et al., 2013; Vergara et al., 2010).

Достаточно веские аргументы, подтверждающие данную гипотезу, были получены Пановой с соавторстве (Panova et al., 2017) в ходе исследований подводной сигнализации белух, содержащихся в вольерах дайвинг-центра «Полярный круг», в июле 2014 г. Вольер был разделен на несколько отсеков перегородками из сетей, в двух из них попарно содержались белухи. Акустическое пространство было единым; таким образом, определить продуцентов конкретных сигналов не представлялось возможным. В период проведения работ две особи были изъяты из вольера для перевозки в другой дельфинарий, однако, из-за аварии транспортного средства, через несколько дней были возвращены обратно. Это дало возможность провести сравнительный анализ совокупного репертуара всех четырех особей и сигналов, продуцируемых парой, остававшейся в вольерах. Всего было выделено четыре доминирующих типа (рис. 71); в период отсутствия двух белух регистрировались только два из них, что подтверждает индивидуальность продуцирования выделенных типов (Panova et al., 2017).

В отличие от «автографов» афалин, являющихся типичными свистами с четко выраженной формой контура, индивидуальной у каждой особи, данные сигналы белух, представляющие собой импульсные серии или бифонические сигналы со слабо-модулированным тональным компонентом, достаточно сложны для классификации и идентификации (Panova et al., 2017). Кроме того, как уже сказано выше, эти сигналы доминируют в репертуаре при содержании белух в неволе. В природных же условиях доля подобных сигналов составляет порядка 5–10 % (напомним, что у афалин «автографами» являются более 80 % свистов).

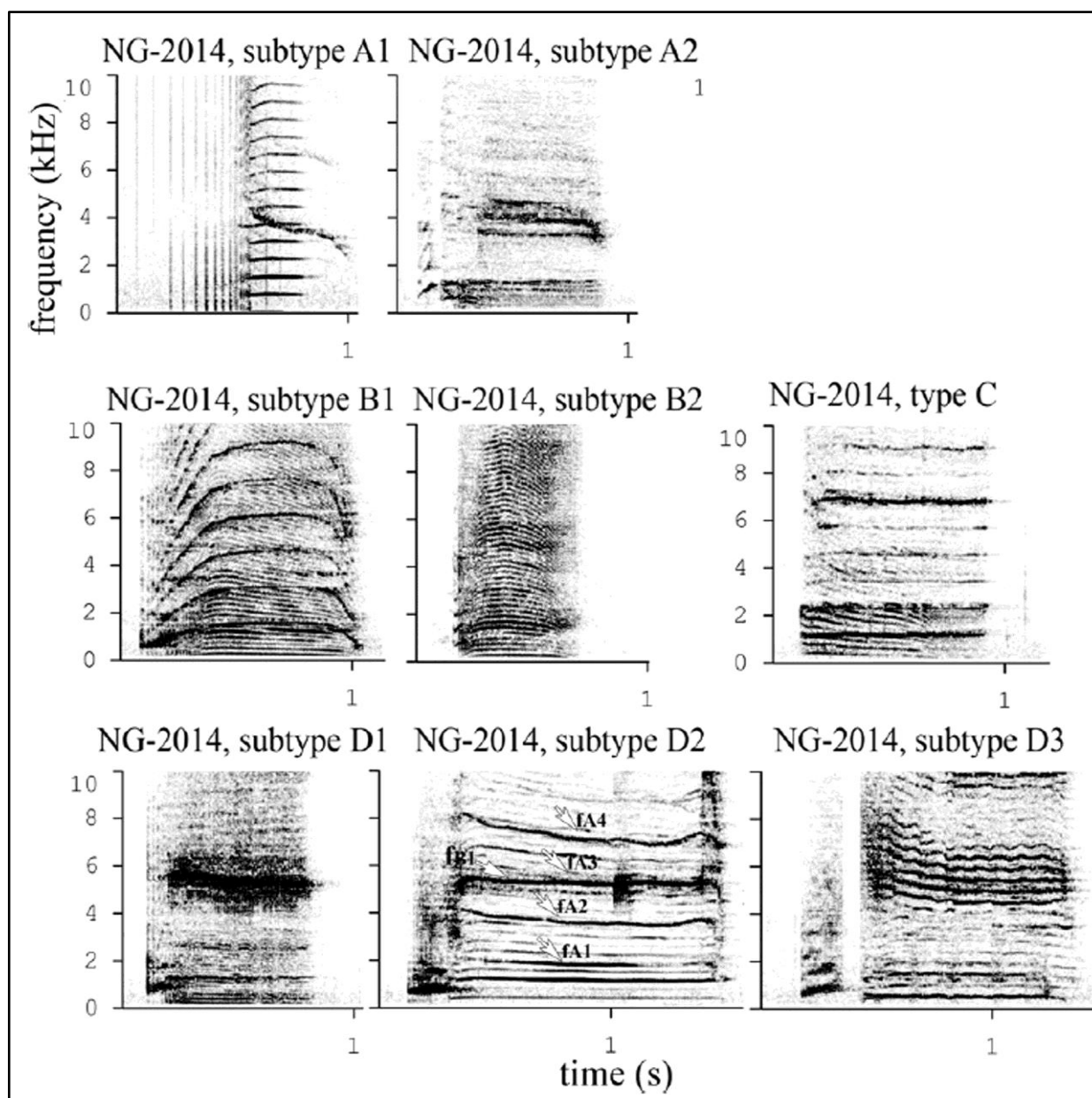


Рис. 71. Сигналы белух с предполагаемой индивидуально-опознавательной функцией, продуценты – четыре особи (♀♀).

A, B, C и D – четыре доминирующих типа, выделенные в ходе анализа записей (по: *Ranova et al.*, 2017), пояснения в тексте

4.3. Вокальный репертуар морского зайца

Исследования подводной акустической сигнализации морского зайца впервые были осуществлены нами на Белом море (Онежский залив, губа Конюхова) в феврале–апреле 1984 г., далее проводились в 1985 и 1987 гг. Изначальной целью этих работ являлось возможное обнаружение акустической сигнализации белух, остающихся на зиму в Белом море. Однако уже в первых записях было обнаружено большое количество тональных сигналов, абсолютно непохожих на те, что продуцируются белухами.

Поскольку работы осуществлялись со сплошного льда, визуально идентифицировать источники сигналов не представлялось возможным. Подтверждение того, что продуцентами являются морские зайцы, было получено после сравнения собранного материала с результатами исследований С. Ray (Ray et al., 1969), проведенных в 60-х годах XX в. в Беринговом море. Работы проходили в акваториях, частично свободных ото льда; таким образом, авторы могли достоверно идентифицировать продуцентов сигналов. Ими являлись половозрелые самцы, а сама акустическая активность регистрировалась в период рождения детенышей и последующего спаривания животных.

В исследованиях 1980-х гг. акустические записи осуществлялись нами на бытовой кассетный магнитофон «Весна – 202» в диапазоне 0,1–12,5 кГц, что для данного вида является вполне адекватным, поскольку частотный диапазон сигналов морского зайца находится в пределах 0,4–7 кГц. В течение каждого из сезонов было сделано примерно по 15 часов акустических записей. Далее они были подвергнуты сплошному аудиторному и выборочному спектральному анализу на имеющейся аппаратуре, после чего была осуществлена примерная классификация сигналов. Всего были выделены пять типов сигналов, а также описаны их частотно-временные характеристики (рис. 72).

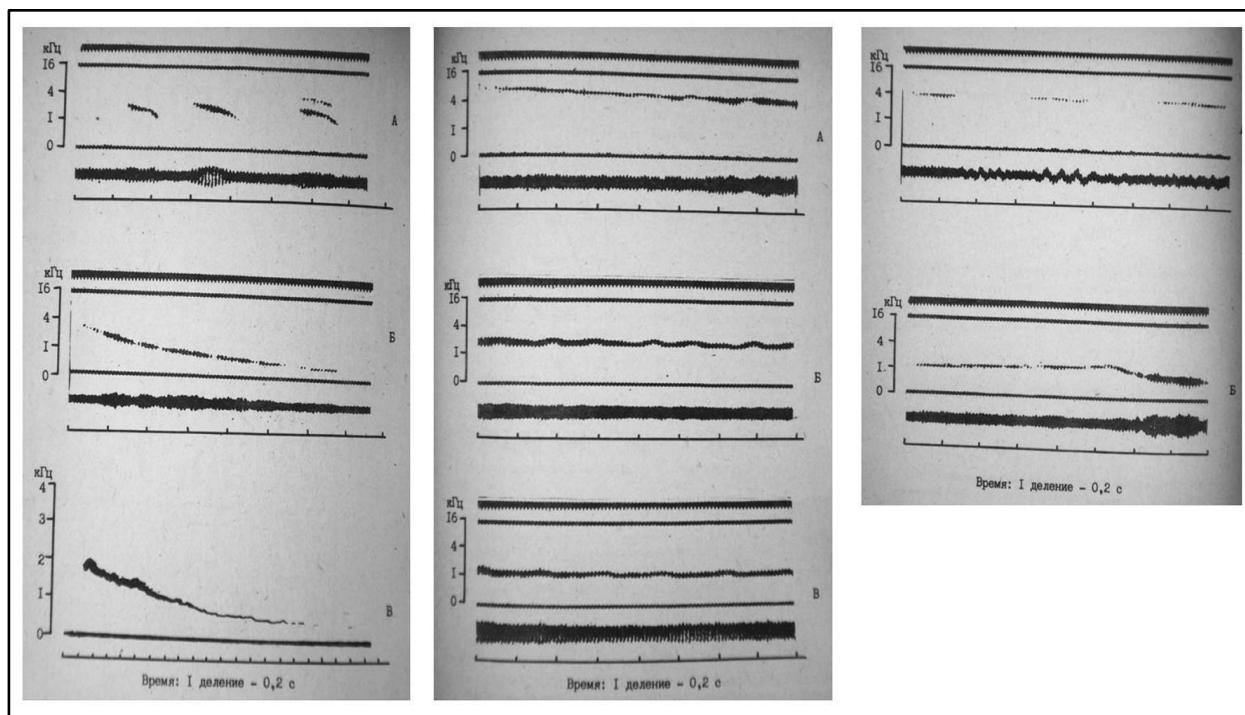


Рис. 72. Спектрограммы сигналов морского зайца
(по результатам обработки 1980-х гг.) (Белькович, Щекотов, 1990)

Проведение более детального анализа в то время было невозможно по техническим причинам (Белькович, Щекотов, 1990 б).

В начале 2000-х гг. весь имеющийся на аудиокассетах материал был нами оцифрован и обработан при помощи инструментов, имеющихся в программе AdobeAudition. В результате проведенного анализа было выделено семь типов акустических сигналов (рис. 73) и сделано их подробное описание.

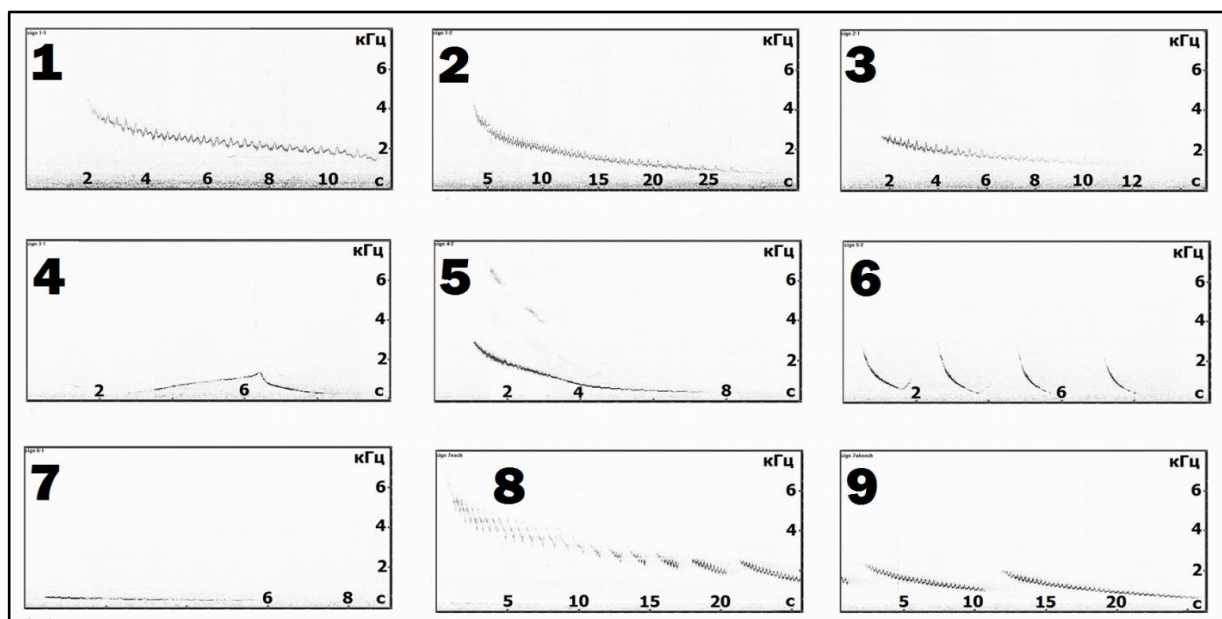


Рис. 73. Типы сигналов, выделенные в 2000-х гг.

1 – «тип 1» (короткий вариант), 2 – «тип 1» (длинный вариант), 3 – «тип 2», 4 – «тип 3», 5 – «тип 4», 6 – «тип 5» (серия), 7 – «тип 6», 8 – «тип 7» (начало сигнала), 9 – «тип 7» (окончание сигнала), подробное описание в тексте

Тип 1. Продолжительный сигнал, состоящий из двух фаз: нелинейного и линейного понижения частоты основного тона. Сама основная частота испытывает периодические колебания в пределах 300–500 Гц, которые становятся более редкими к концу сигнала. Частотный диапазон от 5 (начальная точка) до 0,5 (конечная точка) кГц. Внутри типа можно выделить два достаточно устойчивых варианта (подтипа), различающихся по длительности: «короткий» (5–15 с) и «длинный» (15–30 с).

Тип 2. Сигнал с понижением частоты основного тона, испытывающей периодические колебания. Напоминает завершающую фазу сигнала типа 2. Длительность сигнала 10–20 с, частотный диапазон от 2,5 (начальная точка) до 0,5 (конечная точка) кГц.

Тип 3. Сигнал, состоящий из двух фаз: повышение частоты основного тона до «пиковой точки» и последующего понижения. Колебаний частоты основного тона не происходит. Длительность сигнала от 3 до 6 с, частотный диапазон от 1,5 (пиковая точка) до 0,2 (начальная и конечная точки) кГц.

Тип 4. Сигнал с плавным нелинейным понижением частоты основного тона. Ее колебания незначительны или отсутствуют. Довольно часто в начале сигнала отмечаются гармоники. Длительность сигнала от 4 до 8 с, частотный диапазон от 3 (начальная точка) до 0,2 (конечная точка) кГц.

Тип 5. Сигнал с резким нелинейным понижением частоты основного тона. Ее колебания отсутствуют. В конце сигнала иногда отмечается небольшое повышение частоты. Обычно следуют сериями по 3–5 сигналов в серии. Длительность сигнала от 1 до 3 с, частотный диапазон от 2,5 (начальная точка) до 0,2 (конечная точка) кГц.

Тип 6. Низкочастотный сигнал, похожий на вой или стон. Понижение частоты очень незначительное, или вообще не происходит. Длительность сигнала от 3 до 6 с, частотный диапазон примерно 0,4–0,2 кГц.

Тип 7. Наиболее сложный по структуре из всех выделенных типов. Состоит из нескольких сегментов. Вначале следует фаза нелинейного понижения частоты основного тона с периодическими колебаниями. По мере понижения частоты амплитуда колебаний и расстояния между их пиками начинают увеличиваться; сигнал приобретает «пилообразную» форму. Затем происходит формирование «трелей» – участков с понижающейся и колеблющейся частотой основного тона, связанных между собой участками повышения частоты. Общая тенденция – понижение частоты основного тона. Наконец, происходит разделение непрерывного сигнала на отдельные трели. Частота основного тона каждой трели понижается, но начало следующей трели всегда выше, чем окончание предыдущей. Длительность трелей увеличивается, а амплитуда колебаний частоты основного тона в последних трелях серии уменьшается. Окончание последней трели обычно приобретает характер воя. Длительность сигнала в целом может превышать 1 мин, частотный диапазон составляет от 7 (начальная точка) до 0,2 (конечная точка последней трели) кГц. Доли сигналов каждого типа в общем репертуаре (по разным сезонам) представлены в табл. 2.

Таблица 2. Соотношение типов сигналов в разные сезоны

Сезон работ	тип 1	тип 2	тип 3	тип 4	тип 5	тип 6	тип 7	Всего сигналов за сезон
1984	174 8,5 %	412 20,1 %	214 10,4 %	150 7,3 %	811 39,5 %	108 5,3 %	182 8,9 %	2051
1985	152 6,3 %	603 25,0 %	129 5,3 %	229 9,5 %	988 40,9 %	29 1,2 %	285 11,8 %	2415
1987	165 12,8 %	302 23,4 %	76 5,9 %	121 9,4 %	405 31,4 %	82 6,4 %	137 10,6 %	1288
Всего сигналов данного типа	491 8,5 %	1317 22,9 %	419 7,3 %	500 8,7 %	2204 38,35 %	219 3,8 %	604 10,5 %	$\Sigma = 5754$

Выделенные типы сигналов представляются образующими некоторую единую структуру, элементы разных типов могут быть схожими между собой. Как уже отмечено выше, сигналы второго типа похожи на линейные участки сигналов первого типа, а также – напоминают заключительные трели седьмого типа. Похожи начальные фазы сигналов первого и седьмого типов, сигналы же четвертого и пятого типов имеют промежуточные формы. Иногда окончание продолжительного сигнала второго типа переходит непосредственно в сигнал третьего типа. Довольно часто вслед за коротким сигналом первого типа следует серия из трех-пяти сигналов пятого типа.

Интенсивность сигнализации была весьма высокой, достигая 10 сигналов/мин (всех типов в совокупности). На спектрограммах часто можно заметить наложение во времени нескольких сигналов, таким образом удавалось определить число особей, одновременно продуцирующих сигналы. Характерную картину этого явления можно видеть на рис. 74. Буквами А–Б обозначены особи-продуценты, стрелки указывают на продуцируемые сигналы (и их последовательности): А – серия сигналов 5-го типа; Б – сигнал 2-го типа, оканчивающийся сигналом 3-го типа; В – последовательные трели сигнала 7-го типа; Г – отдельный сигнал 3-го типа; Д – короткий сигнал 1-го типа со следующей за ним серией сигналов 5-го типа (достаточно часто встречающаяся устойчивая комбинация сигналов).

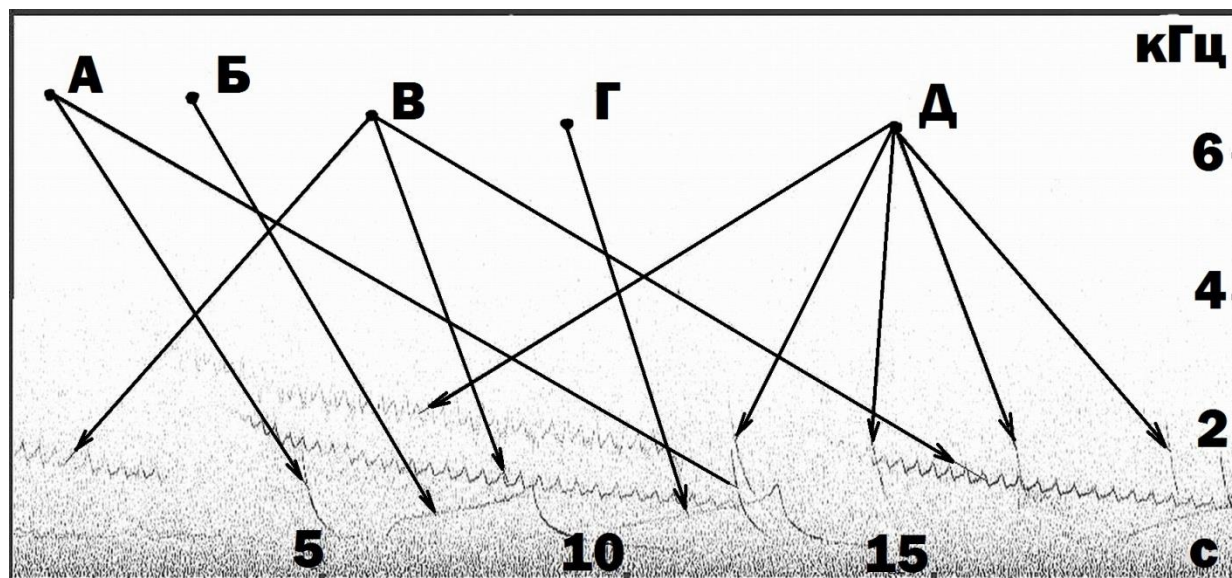


Рис. 74. Сигналы, продуцируемые одновременно пятью особями (пояснения в тексте)

Судя по наложению однотипных сигналов на спектрограммах, и исходя из того, что выделенных типов всего семь, следует признать, что одни и те же типы сигналов могут продуцироваться разными особями. Однако, по всей видимости, частотно-временные характеристики однотипных сигналов могут различаться у разных тюленей. Это было установлено при сравнительном

анализе сигналов, записанных с одной точки в течение ограниченного периода времени.

Для сравнения были выбраны сигналы 1-го типа. Как показано выше, основная частота контура данного типа испытывает периодические всплески, которые становятся более редкими к концу сигнала. Весь сигнал состоит из отдельных циклов, длительностью 0,3–0,5 с; всего таких циклов в сигнале может быть до 25 (рис. 75 А) Внутри каждого из циклов были выделены четыре характерных «ключевых» точки, обозначенные на рисунке буквами А, В, С и D (рис. 75 Б). Поскольку изменение частоты этих точек от цикла к циклу на протяжении одного сигнала происходит по одному и тому же закону, то для сравнения разных сигналов достаточно производить замер одной из них. Выбрана была точка D, как наиболее четко выделяемая в цикле, всего было проанализировано 10 сигналов. Замеры частоты проводились только для хорошо сформированных циклов (начиная с пятого-шестого цикла сигнала).

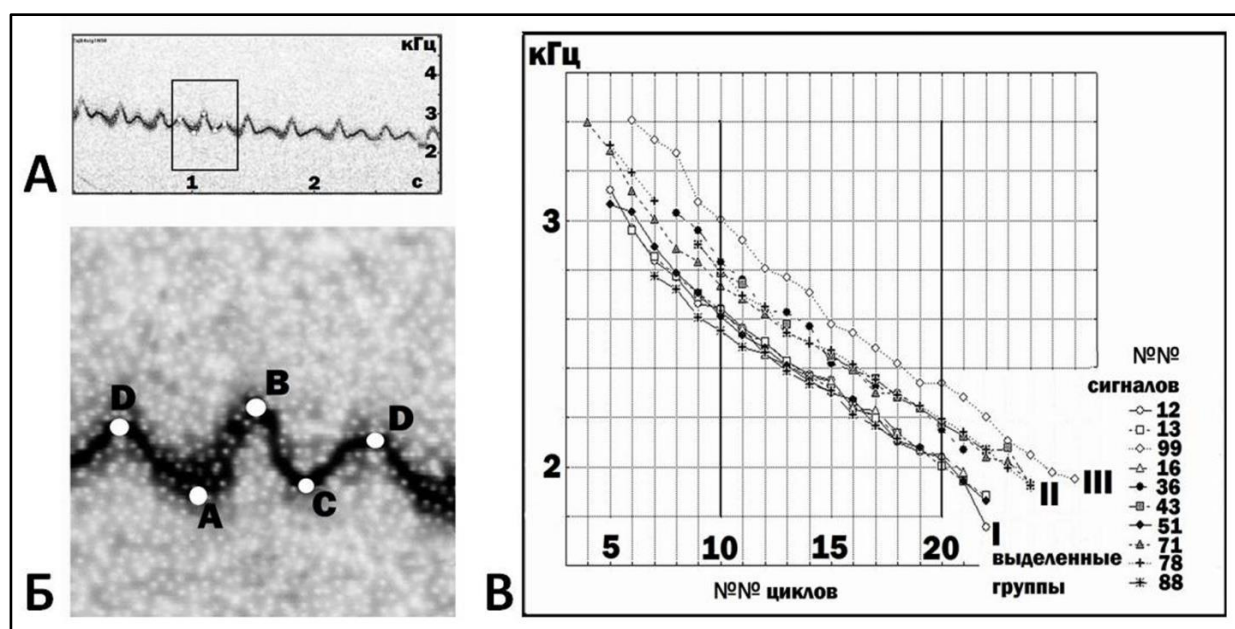


Рис. 75. Разделение однотипных сигналов на группы по их частотным характеристикам, пояснения в тексте

Далее, с помощью программы Statistica была построена двумерная гистограмма распределения частотных характеристик исследуемых сигналов (рис. 75 В, номера сигналов означают порядок их следования в журнале обработки записей). Анализируя полученный график, можно заметить, что обработанные сигналы разделились на три группы. К первой, наиболее «низкочастотной» относятся сигналы № 12, 13, 16, 51 и 88. Ко второй принадлежат сигналы № 36, 43, 71, 78. Наконец, сигнал № 99 – наиболее высокочастотный, представляет третью группу. Внутри каждой группы частотные показатели одних и тех же циклов очень близки (иногда практически идентичны в пределах погрешности замеров). В то же время

группы достаточно отличаются друг от друга (на 150–200 Гц для одинаковых циклов). Можно также отметить, что наиболее стабильными являются участки сигналов в пределах от 10-го до 20-го циклов. Таким образом, исходя из полученного результата, можно с известной долей осторожности предположить, что эти десять сигналов были произведены тремя разными особями.

Спустя 30 лет после проведения первых исследований подводной акустической сигнализации морского зайца на Белом море аналогичные работы были возобновлены. Их основными задачами являлись:

- проведение аудиозаписей сигналов исследуемого вида в течение длительных периодов времени с целью определения суточной динамики акустической активности;
- приблизительная оценка численности и пространственного распределения особей на исследуемой акватории;
- сравнение новых материалов с записями прошлых лет с целью выявления возможных временных изменений в сигналах;
- выявление возможных территориальных отличий в репертуаре.

Работы осуществлялись:

- в марте 2014 г. в Конюховой губе (там же, где проводились записи 1984–1987 гг.) и в районе Летней Золотицы;
- в феврале-марте 2017 г. в Унской губе (Двинской залив Белого моря).

Методика сбора данных была прежней (работа со сплошного льда), в качестве звукозаписывающей аппаратуры использовались цифровые рекордеры Ritmix RR 900 (частота дискретизации 44,1 кГц, диапазон звукозаписи 0,1–22 кГц). Технические возможности аппаратуры позволяли значительно увеличить объем собираемого материала (вплоть до проведения круглосуточных записей). Кроме того, при помощи спутниковых навигаторов определялись точные координаты точек сбора данных.

Анализ записей показал, что интенсивность продуцирования сигналов была достаточно высокой (в Конюховой губе до 10 сигналов/мин, в Унской губе – до 3,86 сигналов/мин, что, по-видимому, связано с меньшим количеством присутствующих особей). Кроме того, круглосуточные записи, проведенные в Конюховой губе в 2014 г., показали, что интенсивность сигнализации не зависит от времени суток.

Общая типология продуцируемых сигналов в целом очень мало отличается в записях, сделанных как в разные сезоны, так и в разных районах работ. Везде можно обнаружить те же семь основных типов сигналов (см. рис. 73), число новых типов крайне незначительно. Так, в акустических записях 2014 г. обнаружен новый сигнал (не внесенный пока в общую типологию ввиду его немногочисленности), представляющий собой элемент длительностью 2,5–3 секунды, с линейным повышением частоты основного тона в пределах от 0,6 до 1,5 кГц; при этом в большинстве зарегистрированных сигналов отмечены периодические всплески частоты (рис. 76).

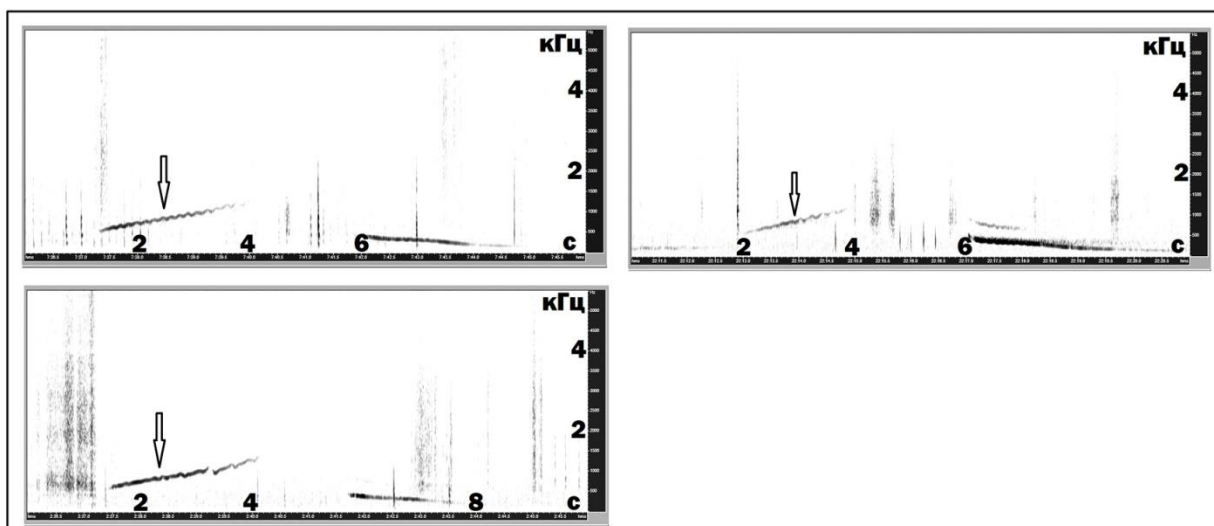


Рис. 76. Примеры нового типа сигнала, обнаруженного в записях 2014 г.

Кроме того, в записях 2017 г. (Унская губа) была зарегистрирована серия однотипных сигналов, не встречавшихся ни в одной из записей, сделанных ранее (рис. 77). В связи с единичностью сигнала трудно сделать выводы о его производителе; по ряду структурных характеристик он имеет некоторое сходство с сигналами морских зайцев.

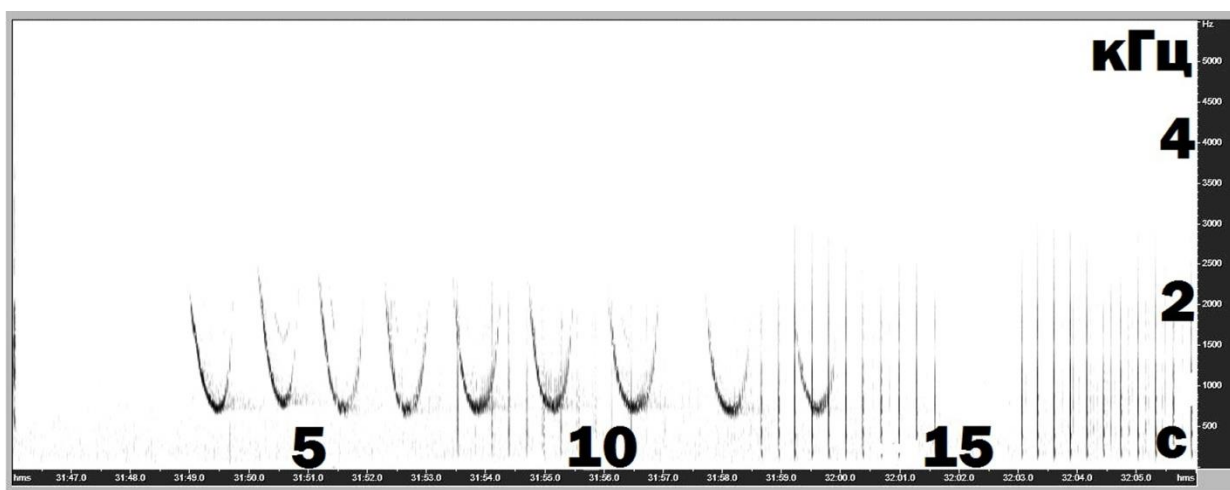


Рис. 77. Серия однотипных сигналов, зарегистрированная в 2017 г.
(Унская губа, Двинской залив Белого моря)

Аналогичные работы проводились группой зарубежных исследователей в течение многих лет на Аляске, в западном и северном секторах Канадской Арктики, а также на Шпицбергене (Свальбарде) (Rish et al., 2007). Авторы отмечают как сходство ряда типов сигналов, записанных в разных районах (удаленных друг от друга на расстояние нескольких тысяч километров), так и стабильность сигналов на протяжении нескольких лет. Представленные

спектрограммы сигналов позволяют провести их сравнение с нашими данными (рис. 78).

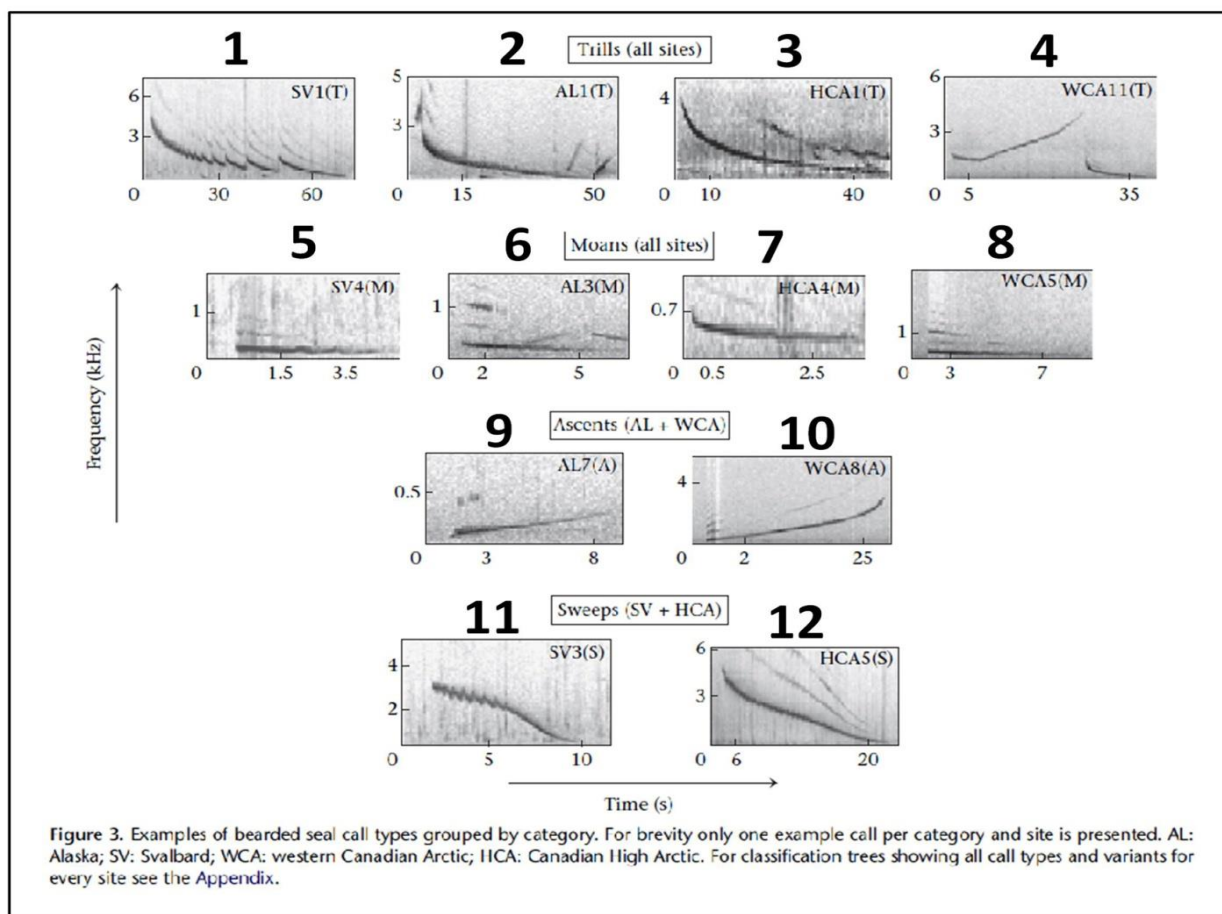


Рис. 78. Типы сигналов морского зайца, выделенные в ходе зарубежных исследований в различных районах Арктики (Rish et al., 2007), пояснения в тексте

Так, сигнал 1 (Шпицберген) соответствует «типу 7», сигналы 2 (Аляска) и 3 (северный сектор Канадской Арктики) – «типу 1» по нашей классификации. Сигналы 5 (Шпицберген), 6 (Аляска), 7 (северный сектор Канадской Арктики) и 8 (западный сектор Канадской Арктики) соответствуют «типу 6». Сигнал 12 (северный сектор Канадской Арктики) имеет сходство с некоторыми вариантами «типа 4». В то же время, ряд типов сигналов никогда не встречался в записях, сделанных на Белом море: 4 и 10 (западный сектор Канадской Арктики), 9 (Аляска), 11 (Шпицберген). Таким образом, сравнивая результаты наших и зарубежных исследований, можно заключить, что размеры Белого моря недостаточны для формирования существенных географических отличий в вокальном репертуаре исследуемого вида.

ГЛАВА 5.

ПОДВОДНАЯ АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ ГОРБАТОГО КИТА, КОСАТКИ И ТЮЛЕНЯ УЭДДЕЛЛА (по литературным данным)

С целью расширения номенклатуры видов морских млекопитающих, сравнительный анализ вокальных репертуаров которых предполагалось осуществить, **данные по трем из них были взяты из литературных источников.** Для сравнения были выбраны виды, относящиеся к разным таксонам – усатым и зубатым китам, а также, дополнительно, к ластоногим (хищным). Подводная акустическая сигнализация представителей данных видов характеризуется значительным типовым разнообразием и достаточно глубоко исследована на протяжении нескольких последних десятилетий.

5.1. Подводная акустическая сигнализация горбатого кита

Впервые записи подводных звуков, производимых горбатыми китами (без идентификации продуцентов) были сделаны в начале 50-х гг. XX века (Schreiber, 1952 по: Payne, McVay, 1971). Позже было установлено, что источниками сигналов являются именно представители данного вида (Schevill, 1964 по: Payne, McVay, 1971); в дальнейшем исследованиям вокального репертуара горбачей был посвящен целый ряд работ (Arraut, Viellard, 2004; Serchio et al., 2001; Chu, Harcourt, 1986; Darling et al., 2006; Eriksen et al., 2005; Green et al., 2007, Helweg et al., 1998; Maeda et al., 2000; Mercado et al., 2003, 2005; Mercado, Frazer, 2001; Mobley et al., 1988, Oviedo et al., 2008; Payne, McVay, 1971; Tyack, 1981, 1983; Winn et al., 1981; Winn, Winn, 1978 и др.).

В 1971 г. R. S. Payne и S. McVay представили первый подробный обзор вокального репертуара вида (использовался материал, собранный F. Watlington в районе Бермудских о-вов в течение 1953–1964 гг., а также записи, сделанные самими авторами в том же районе в 1967–1971 гг.) (Payne, McVay, 1971). Идентификация продуцентов сигналов подтверждалась визуальными наблюдениями за присутствующими на акватории горбачами. В ряде случаев звуки, идентичные записанным при помощи гидроакустического комплекса, были слышны наблюдателями непосредственно сквозь толщу воды при сопровождении китов на маломерных судах.

Частотный диапазон записанных сигналов находился, как правило, в полосе от 100 до 2000 Гц, редко выходя за ее пределы (впоследствии были обнаружены и более высокочастотные сигналы). Продолжительность последовательностей звуков (названных «песнями») могла составлять до нескольких десятков секунд. Первоначально материал представлялся исследователям набором звуков, варибельность которых безгранична,

однако, работая со спектрограммами сигналов, удалось построить систему их классификации в виде некой иерархической схемы (рис. 79).

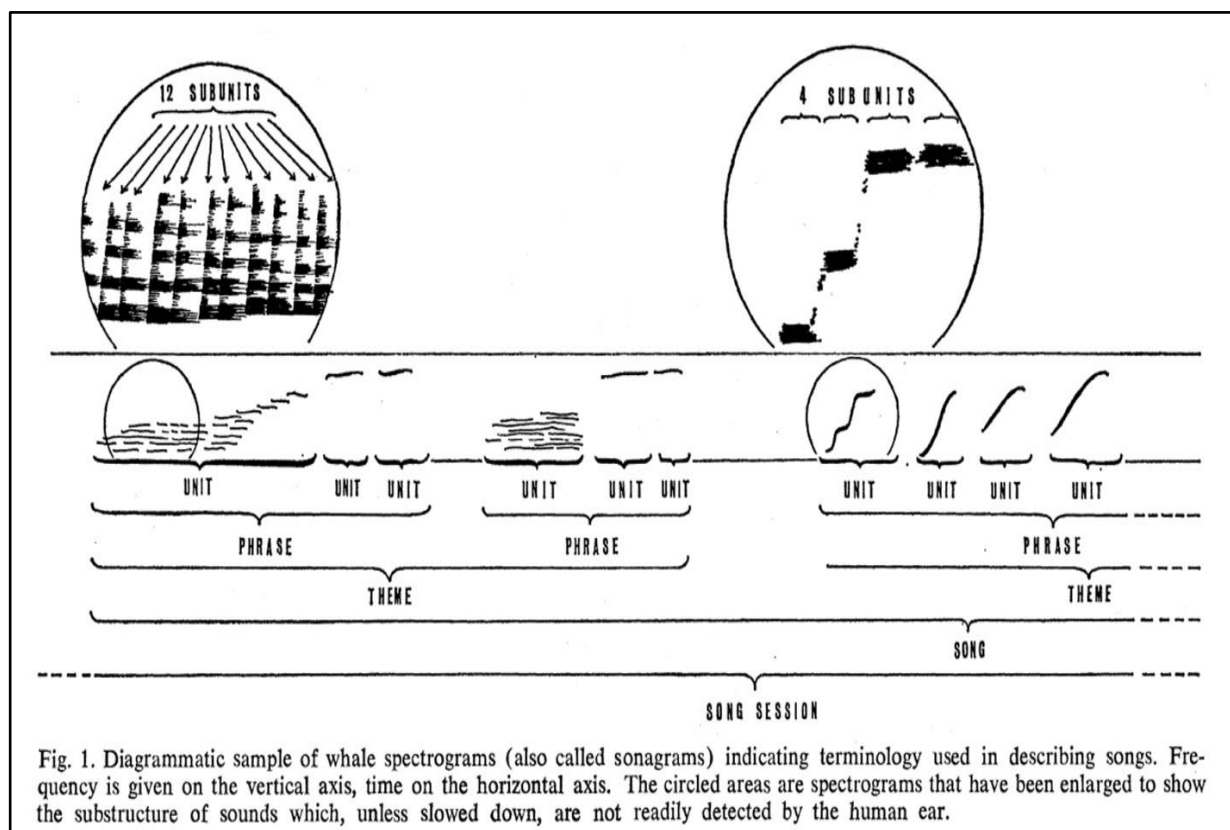


Рис. 79. Иерархическая система сигналов и их последовательностей, продуцируемых горбатыми китами (по: Payne, McVay, 1971), пояснения в тексте

Звуки, минимальные по длительности, были обозначены термином «unit» (в русскоязычной терминологии в данном случае нам представляется адекватным перевести данный термин как «тип сигнала»). В дальнейшем, при использовании инструментального анализа было обнаружено, что внутри некоторых типов можно выделить составляющие элементы (согласно терминологии авторов – «subunits»). Последовательности отдельных типов получили наименование «фраз» (phrase). Непрерывные серии сходных фраз были названы «темами» (theme); соответственно, комбинация нескольких тем является собственно «песней» (song). Наконец, комплекс из нескольких песен, интервал между которыми не превышает одной минуты, представляет собой «песенную партию» (song session). Продолжительность «песни» могла составлять от 7 до 30 минут, а длительность некоторых «партий» – до нескольких часов (Payne, McVay, 1971). Образцы спектрограмм «песен» (и их составляющих) представлены на рис. 80.

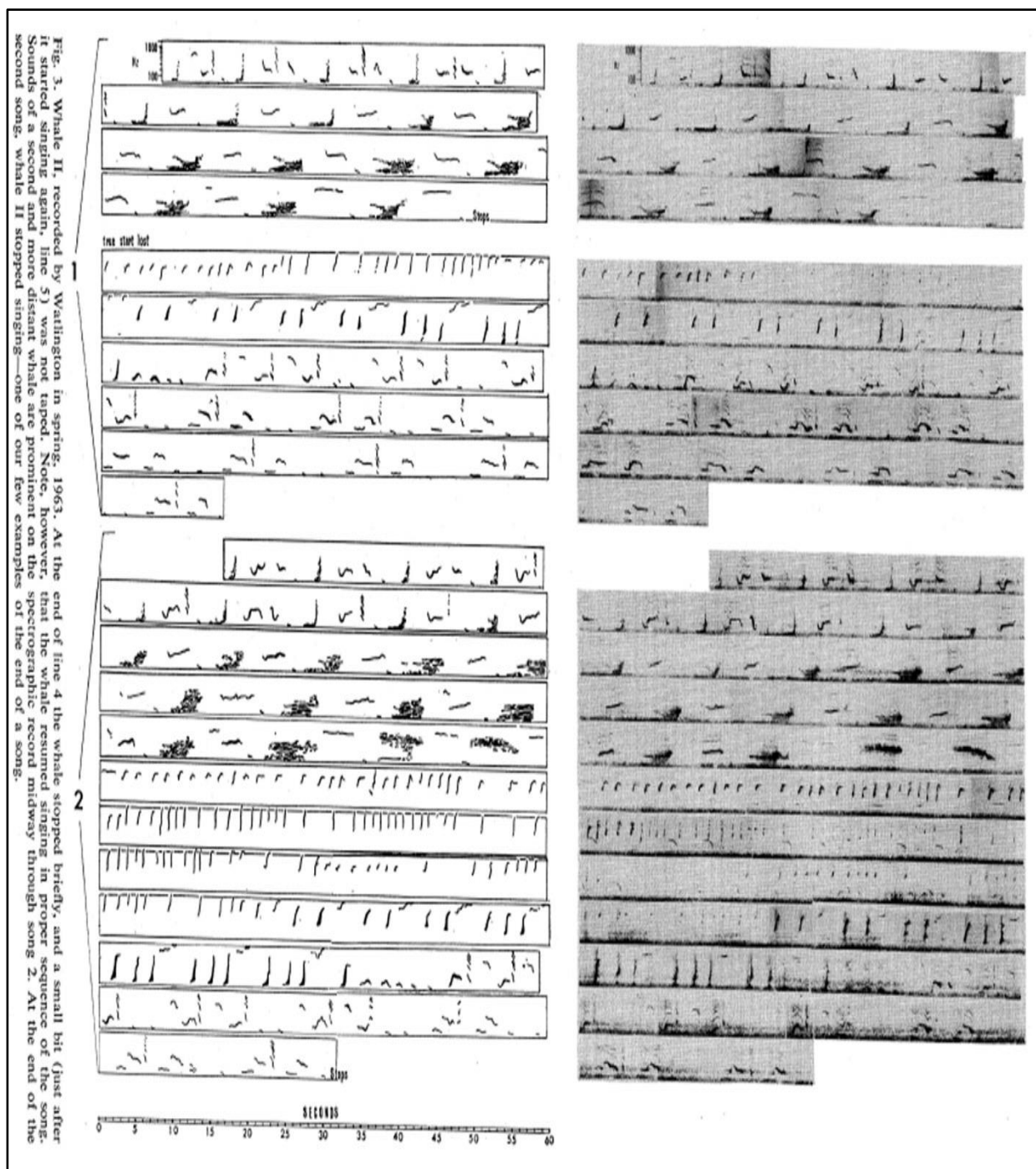


Рис. 80. Цифрами 1 и 2 обозначены последовательности сигналов, составляющие две полных «песни» одной особи (Whale II). Справа – оригинальные спектрограммы, слева – их схематичные изображения (с очисткой от шумов, эха, дальних сигналов и т.д.) (по: Payne, McVay, 1971)

На рис. 81 показана структура «песен» трех особей горбачей (Whale I, Whale II, Whale III).

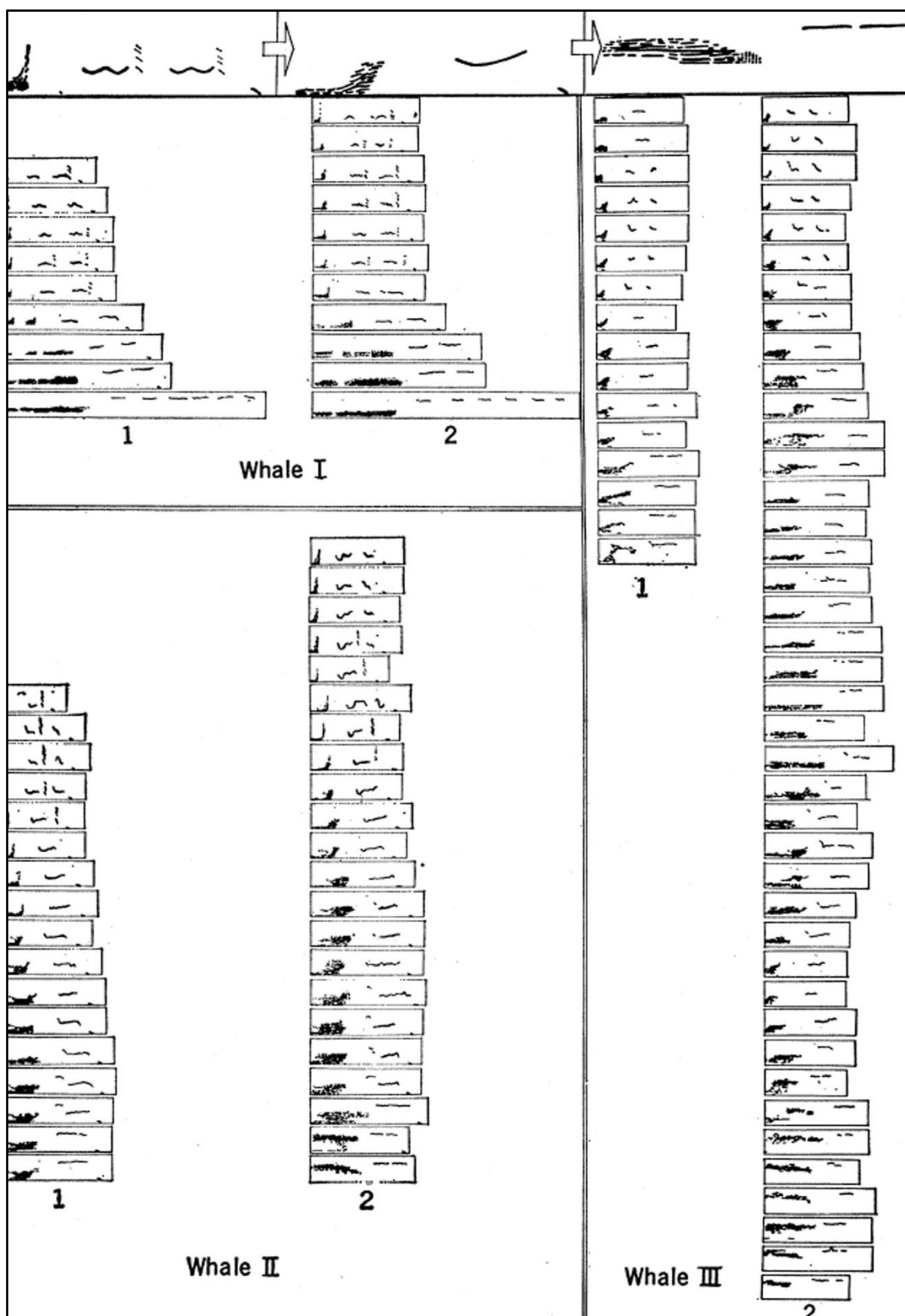


Рис. 81. Последовательности «фраз» в «песнях» трех разных особей (Whale I - III) (по: Payne, McVay, 1971), пояснения в тексте

В верхней части рисунка представлены увеличенные спектрограммы типичных «фраз», составляющих «тему». Под ними показано, как из «фраз» и «тем» складываются «песни», обозначенные номерами 1 и 2 (временная последовательность «фраз» на рисунке – сверху вниз). Можно отметить как изменение «фраз» на протяжении «песни», так и наличие сходных фрагментов в разных «песнях».

Авторы отмечали, что, хотя большинство сигналов были зарегистрированы в период брачной активности китов, их точная функция пока остается неизвестной (Payne, McVay, 1971).

Дальнейшие исследования вокального репертуара вида проводились в различных регионах Мирового океана. Их основными направлениями являлись: а) уточнение структуры вокального репертуара; б) географические отличия сигнализации; в) возможные временные изменения сигналов; г) их функции и связь с поведенческим контекстом. В 70-х гг. XX века Н. Е. Winn с соавторами проводили исследования подводной акустической сигнализации горбатых китов в районах островов Вест-Индии (Карибское море), островов Зеленого Мыса, Гавайских островов, тихоокеанского побережья Мексики, а также архипелага Тонга (Winn et al., 1981, Winn, Winn, 1978). Используемая авторами терминология для обозначения сигналов несколько отличалась от предложенной Payne и McVay (рис. 82). Минимальные элементы были названы «слогами» (syllables), последовательности из нескольких однотипных «слов» – «мотивами» (motif). Разные типы слогов получили собственные наименования по ассоциации с человеческими звуками (несколько типов «гласных», «стон» (groan), «вой» (moan), «крик» (cry), «чириканье» (chirp), «храп» (snore) и др.). Названия последовательностей сигналов более высоких порядков – «фраза» (phrase), «тема» (theme) – идентичны используемым Payne и McVay. В результате анализа записей, собранных на протяжении многих лет в разных популяциях китов, авторами были выделены три «диалекта» (примеры спектрограмм сигналов, составляющих несколько «тем» показаны на рис. 83).

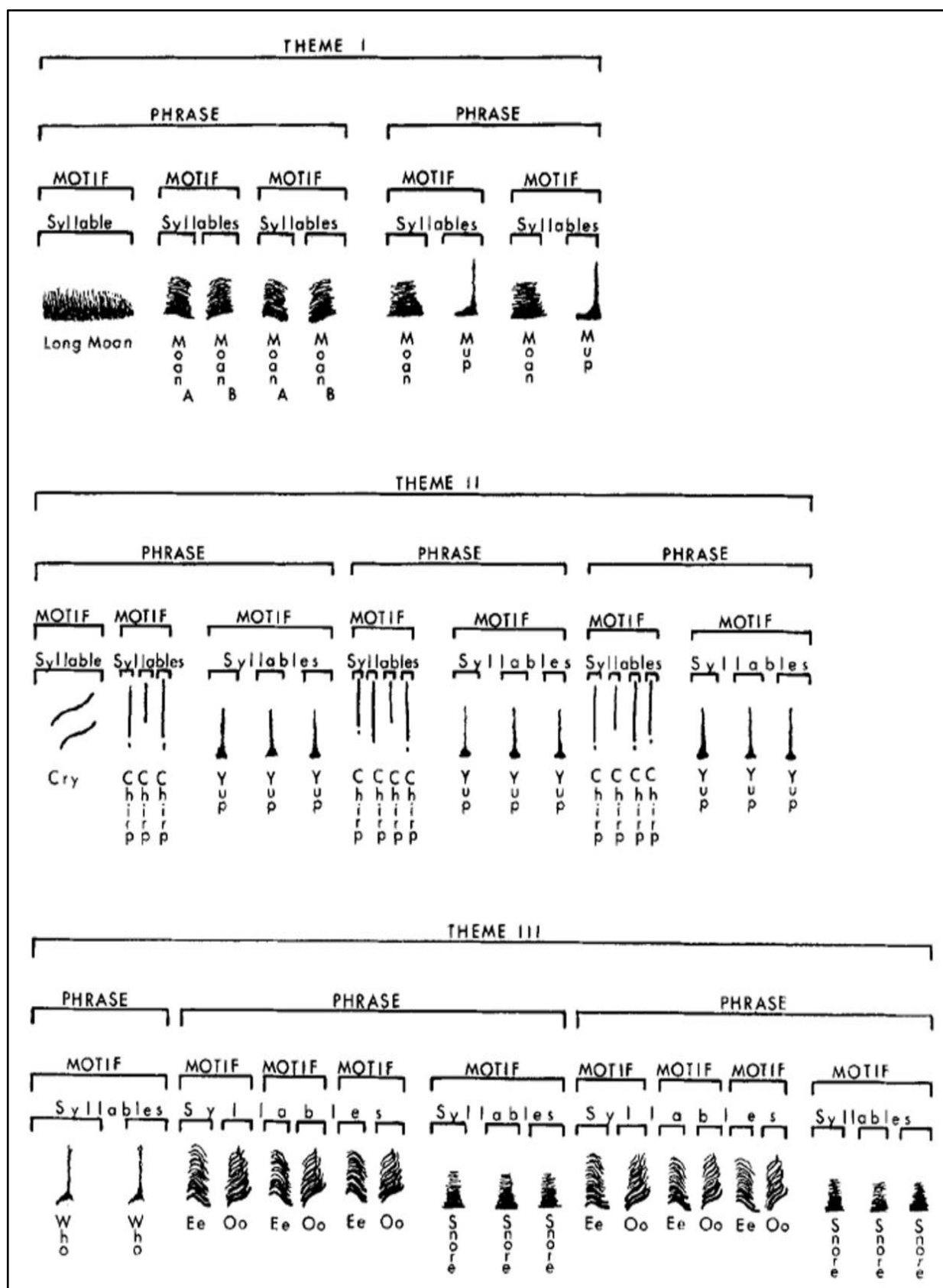


Рис. 82. Классификация сигналов, предложенная Н. Е. Winn
(по: Winn, Winn, 1978), пояснения в тексте

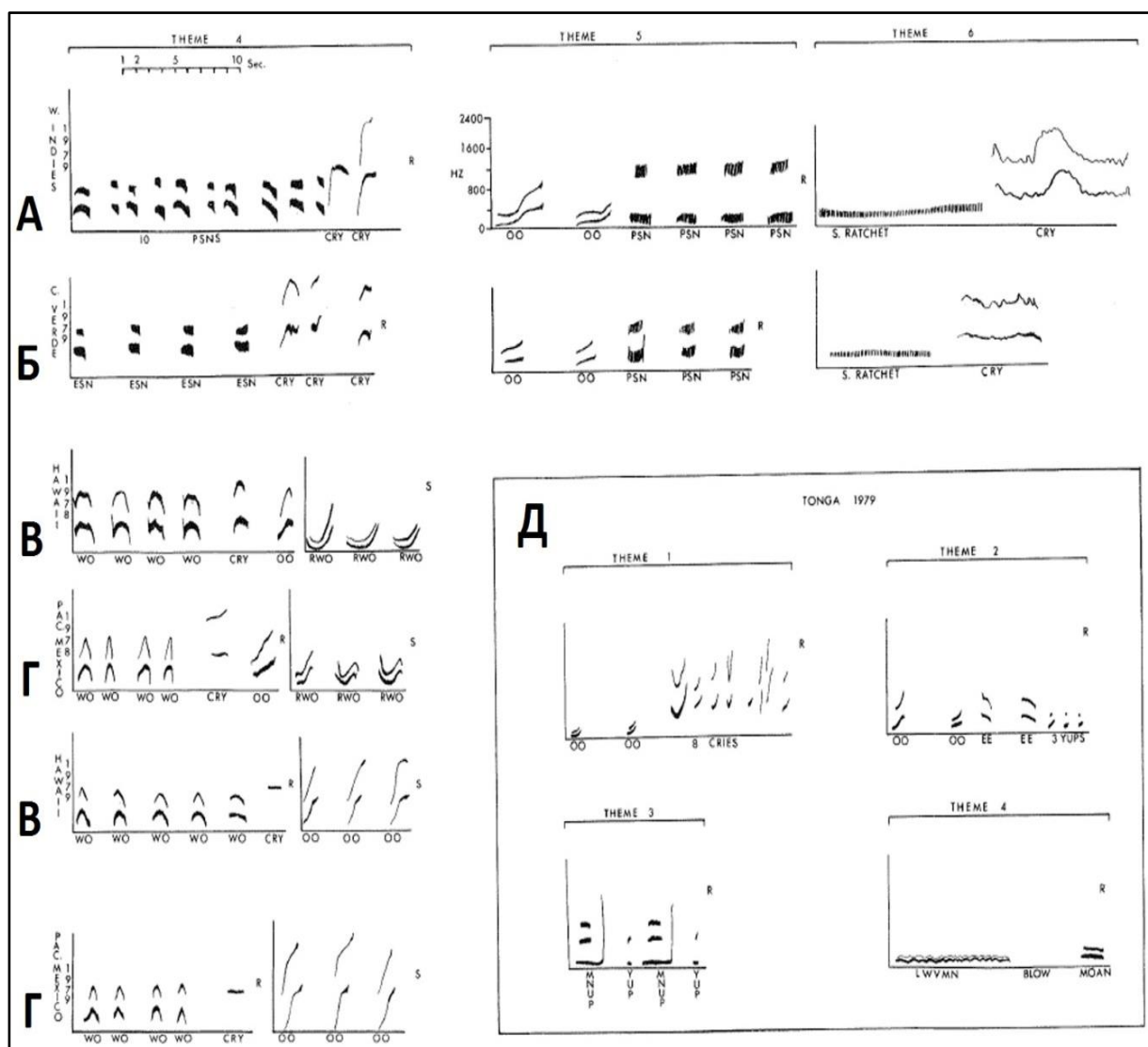


Рис. 83. Сходства и различия вокальных репертуаров горбачей из разных регионов. А – Вест-Индия, Б – о-ва Зеленого Мыса, В – Гавайские о-ва, Г – тихоокеанское побережье Мексики, Д – о-ва Тонга (по: Winn et al., 1981), пояснения в тексте

К первому «диалекту» были отнесены «песни» горбачей из северной части Тихого океана (побережье Мексики и Гавайские о-ва, расстояние около 5000 км); сигнализация в двух этих регионах была в значительной степени идентичной. Кроме того, сходство было обнаружено в «песнях», записанных в Вест-Индии и у о-вов Зеленого мыса (расстояние 4300 км). В то же время они существенно отличались от «песен» китов из Северной Пацифики и, таким образом, были определены как второй «диалект». К третьему была отнесена акустическая сигнализация животных, обитающих в районе о-вов Тонга.

Была также продемонстрирована изменчивость песен от сезона к сезону, наблюдавшаяся в разных популяциях; при этом отмечено, что происходящие изменения в «песнях» носят постепенный и фрагментарный

характер (рис. 84). По мнению авторов, это явление можно объяснить необходимостью того, чтобы новые вариации оставались бы узнаваемыми в целом для представителей данной популяции. Существенные же отличия репертуаров горбачей северной и южной частей Тихого океана, а также Северной Атлантики связаны, по-видимому, с их длительной географической изоляцией (Winn et al., 1981).

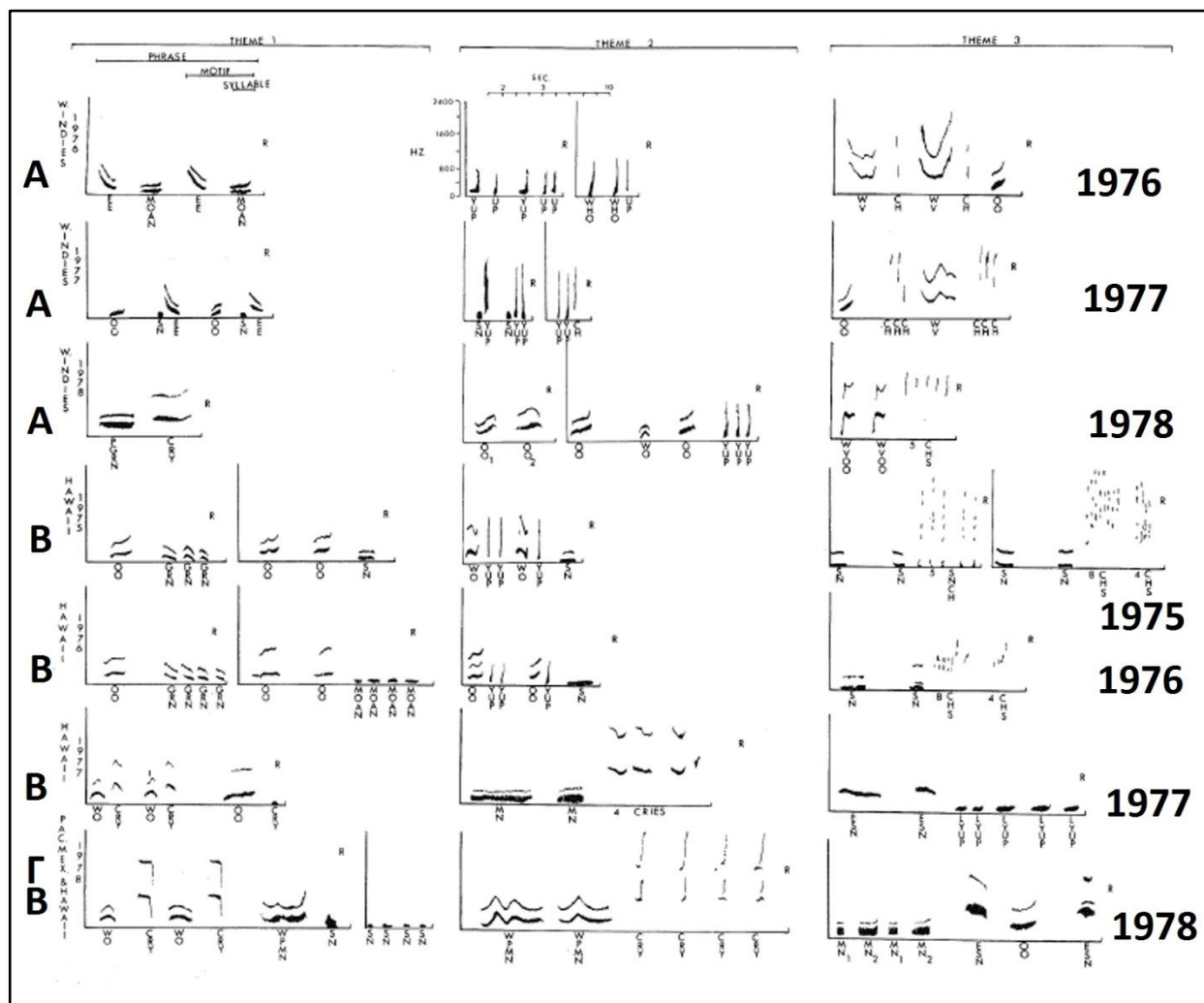


Рис. 84. Изменения в структуре «песен», происходящие от сезона к сезону; записи сделаны в регионах Вест-Индии (А), Гавайских о-вов (В) и тихоокеанского побережья Мексики (Г) (по: Winn et al., 1981)

Структурные изменения в «песнях» горбачей южной части Тихого океана были выявлены в ходе многолетних исследований, проводившихся N. Eriksen, L. A. Miller, J. Tougaard и D. A. Helweg в районе о-вов Тонга, где ежегодно в июле-сентябре формируется репродуктивное скопление части южно-тихоокеанской популяции (группа V) (Eriksen et al., 2005). Примеры изменений показаны на рис. 85–86.

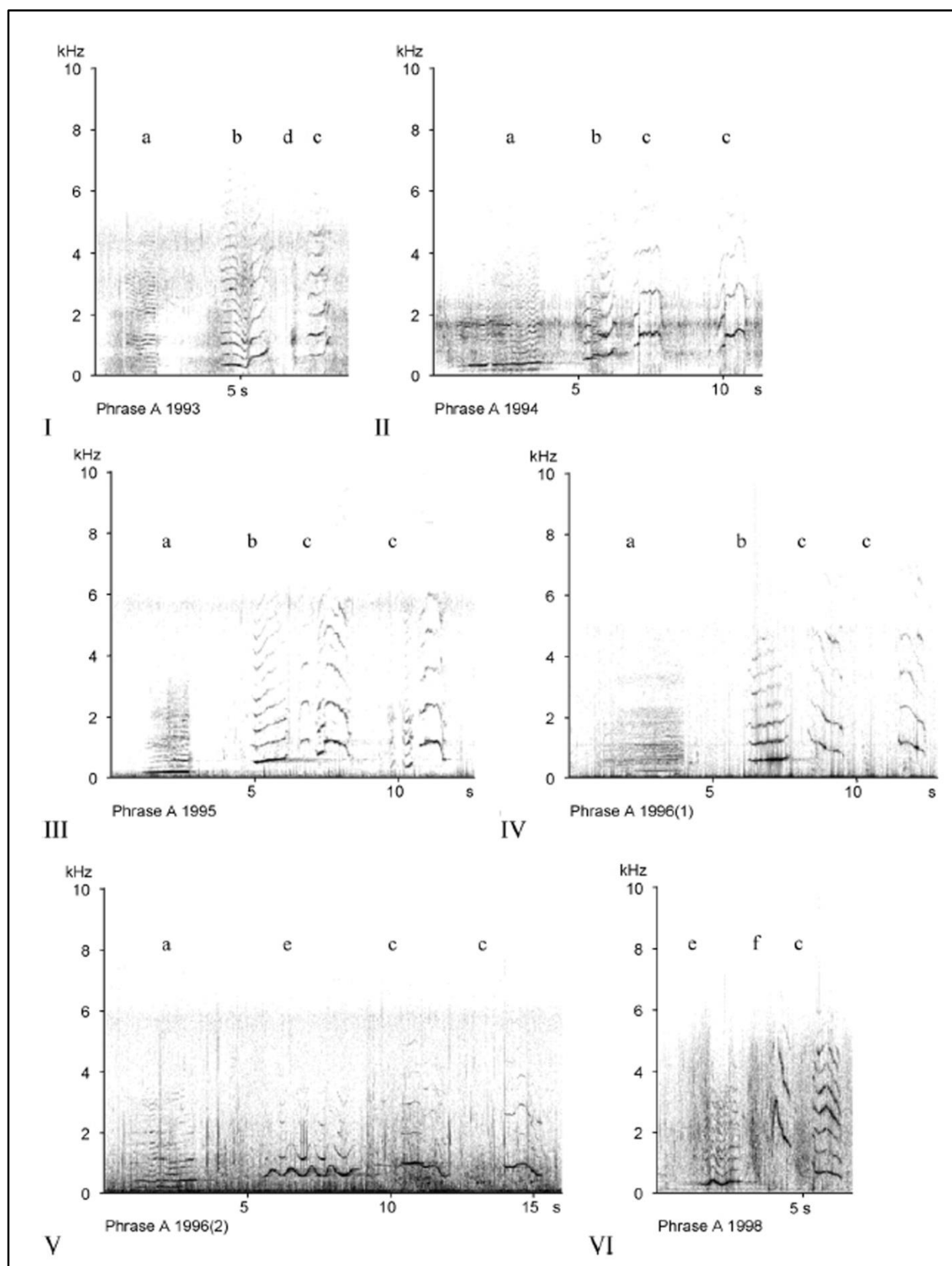


Рис. 85. Примеры структурных изменений сигнализации (фраза А) от сезона к сезону. **I** – 1993 г., **II** – 1994 г., **III** – 1995 г., **IV**, **V** – 1996 г., **VI** – 1998 г. (по: Eriksen et al., 2005)

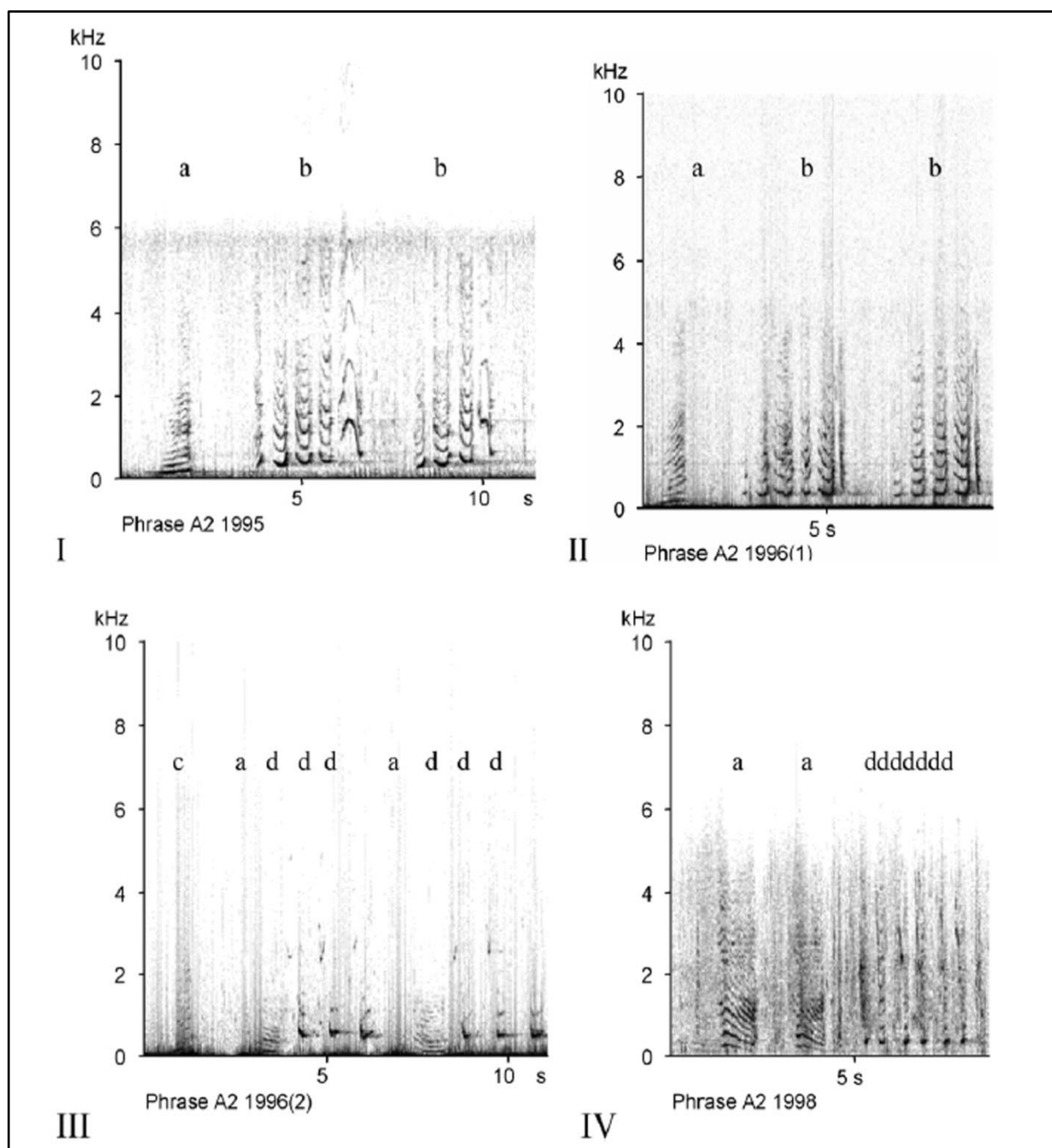


Рис. 86. Примеры структурных изменений сигнализации (фраза A2) от сезона к сезону. **I** – 1995 г., **II**, **III** – 1996 г., **IV** – 1998 г. (по: Eriksen et al., 2005)

Японскими исследователями Н. Maeda, Т. Koido и А. Takemura (Maeda et al., 2000) была проведена классификация типов сигналов на основании их физических характеристик (работы проводились на протяжении нескольких лет в районе о-вов Рюкю, Япония). Всего было проанализировано более 4,5 тыс. сигналов, в результате авторами выделены 32 их типа, которые были разделены на четыре категории: тональные (harmonic), амплитудно-

модулированные (amplitude modulated), импульсные (impulsive) и комбинированные (complex) (рис. 87).

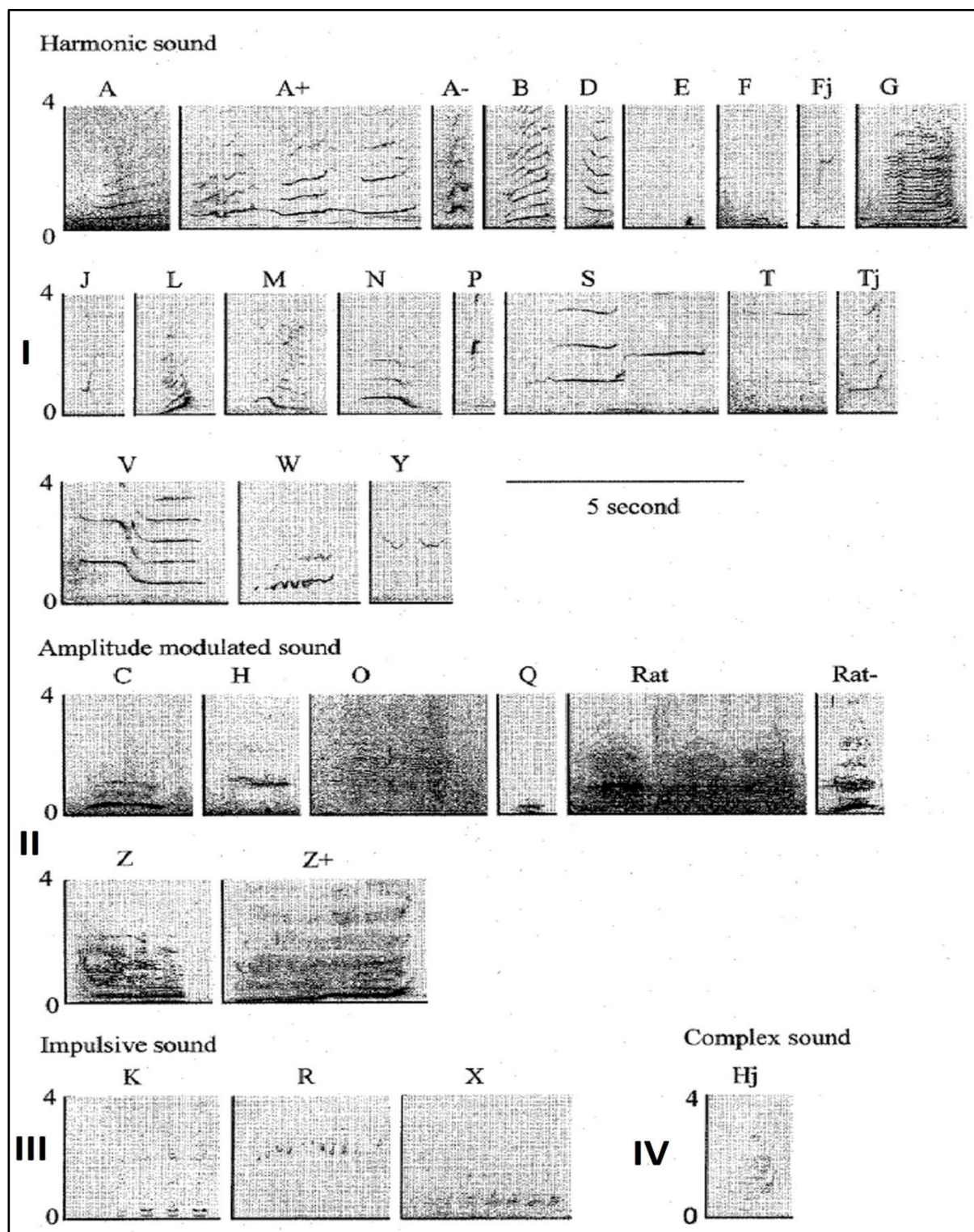


Рис. 87. Примеры спектрограмм типов сигналов (обозначены латинскими буквами) и их основных категорий (I – тональные, II – амплитудно-модулированные, III – импульсные, IV – комбинированные) (по: Maeda et al., 2000)

Сходные типы, в свою очередь, были объединены в девять групп (использовался метод главных компонент); четких границ между типами, входящими в одну группу, не существует. Взаимоотношения между группами сигналов и входящими в них типами показаны на рис. 88.

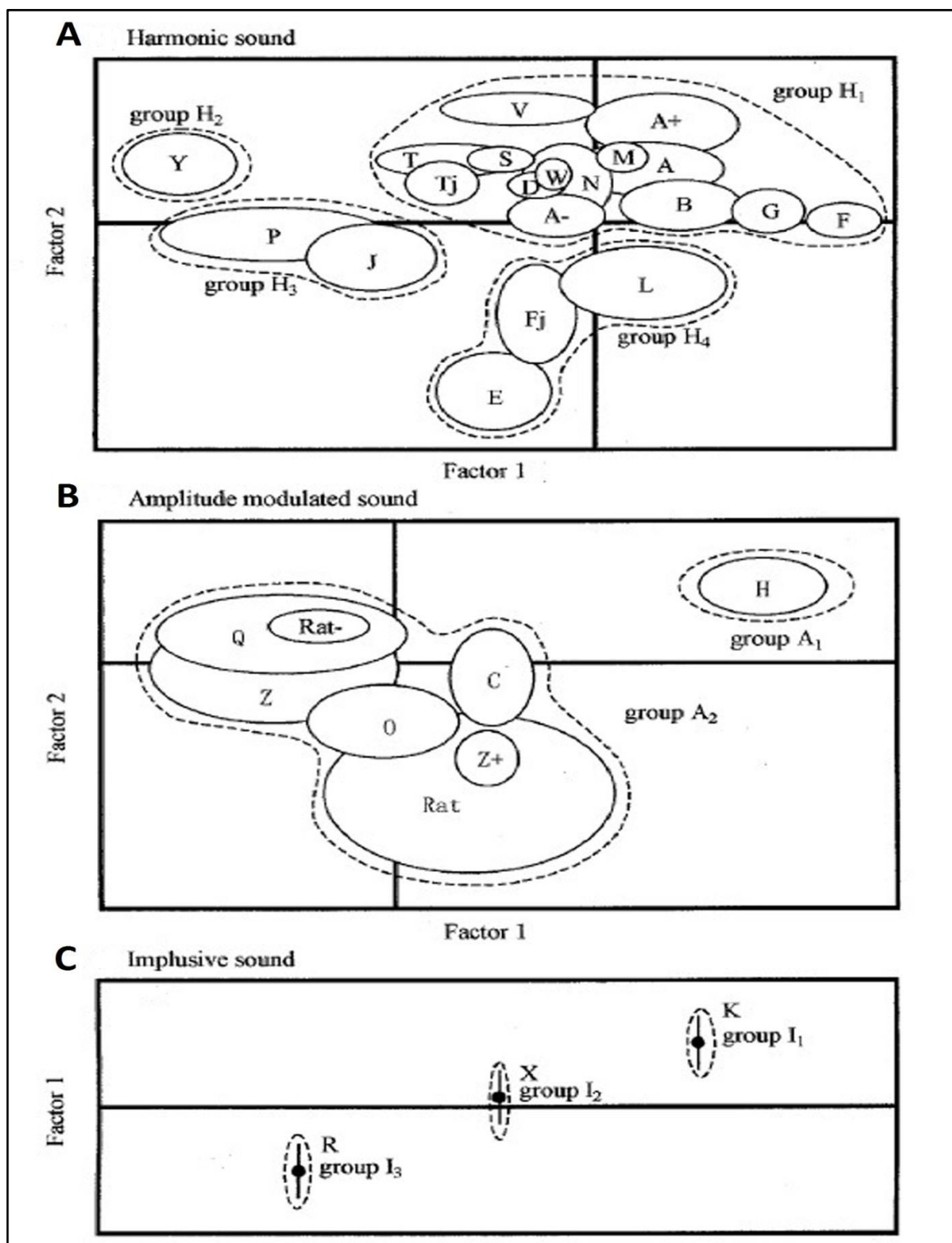


Рис. 88. Выделенные авторами группы и входящие в них типы сигналов (А – тональные сигналы, В – амплитудно-модулированные, С – импульсные) (по: Maeda et al., 2000)

Исследователями были также отмечены изменения количества групп, входящих в ту или иную «тему», на протяжении семи лет наблюдений (Maeda et al., 2000).

В работе E. M. Arrant и J. M. E. Villiard (Arrant, Villiard, 2004) были продемонстрированы индивидуальные различия в продуцировании сходных сигналов разными особями. Исследования проводились в популяции горбачей, концентрирующихся в репродуктивный период в акватории архипелага Абролхос (континентальный шельф Бразилии). В ходе анализа были выделены 24 элементарных типа сигналов, объединяющихся в пять тем. Пример индивидуальных различий в сигналах двух особей показан на рис. 89.

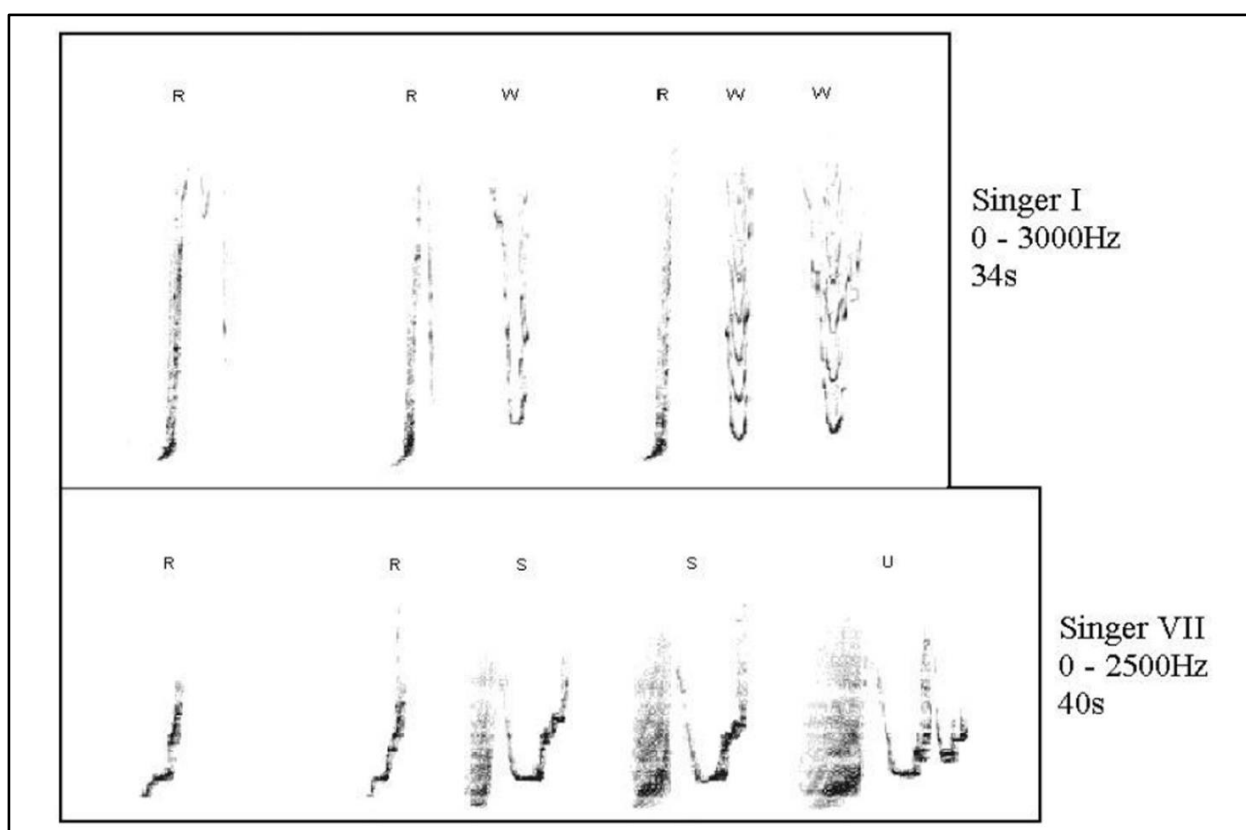


Рис. 89. Индивидуальные различия в сигналах V темы, продуцируемых двумя особями (**Singer I** и **Singer VII**) (по: Arrant, Villiard, 2004)

Интерпретация функциональной нагрузки акустических сигналов горбатых китов основывается на анализе интенсивности их продуцирования в различных поведенческих контекстах. Общеизвестно, что в целом акустическая активность горбачей привязана к периоду спаривания и рождения детенышей; продуцентами сигналов являются самцы (Chu, Harcourt, 1986; Darling et al., 2006; Eriksen et al., 2005; Green et al., 2007; Payne, McVay, 1971; Tyack, 1980, 1983; Winn et al., 1981; Winn, Winn, 1978). Таким образом, по аналогии с другими видами, для представителей которых характерна акустическая сигнализация в брачный период, наиболее логичным представляется использование «песен» китами в целях коммуникации (для

локализации потенциальных партнеров, демонстрации их преимуществ, определения индивидуальных участков и т. д.).

Кроме того, рядом исследователей высказывались предположения о том, что теоретически некоторые из продуцируемых сигналов могут использоваться животными для дальней эхолокации (в таком случае размер лоцируемых объектов должен быть сопоставим с размерами самих китов) (Mercado, Frazer, 2001). При этом авторы подчеркивают, что данная гипотеза требует строгой экспериментальной проверки.

5.2. Подводная акустическая сигнализация косатки

Первые записи подводной акустической сигнализации косаток (в условиях неволи) были сделаны в 60-х гг. XX века (Singleton, Poulter, 1967 по: Ford, 1989); регулярные исследования в естественной среде обитания проводятся с 1970-х гг. Общую классификацию сигналов косаток впервые предложил J. K. B. Ford (по результатам анализа данных, собранных в акватории тихоокеанского побережья Канады) (Ford, 1989, 1991; Ford, Fisher, 1983). В вокальном репертуаре вида им были выделены следующие категории сигналов:

- щелчки (clicks) – короткие импульсы продолжительностью 0,1–25 мс. Щелчки обычно продуцируются сериями, частота следования от единиц до 300 в секунду. Как и представителями других видов зубатых китов, вероятнее всего, используются косатками для эхолокации.

- свисты (whistles) – модулированные узкополосные сигналы неимпульсной природы. Частотный диапазон – от 1,5 до 18 кГц (большинство – от 6 до 12 кГц). Продолжительность – от 50 мс до 10–12 с.

- импульсные сигналы (pulsed calls). Эти сигналы (в русскоязычной терминологии называемые также «криками») являются наиболее характерными для вокального репертуара вида и отличаются большим разнообразием. Частота следования импульсов внутри сигнала изменяется и может составлять от 250 до 2000 имп/с, длительность большинства сигналов – от 0,5 до 1,5 с. Внутри категории исследователи выделяют три типа импульсных сигналов: дискретные (discrete calls), переменные (variable calls) и абберрантные (aberrant calls). Дискретные сигналы отличаются четко выраженной структурой и повторяемостью продуцирования сходных типов; для переменных, напротив, характерны градуальность и отсутствие повторяемости. К абберрантным относят сигналы, типологически сходные с дискретными, но имеющие существенные изменения в структуре.

Примеры сигналов, относящихся к разным категориям, показаны на рис. 90–92.

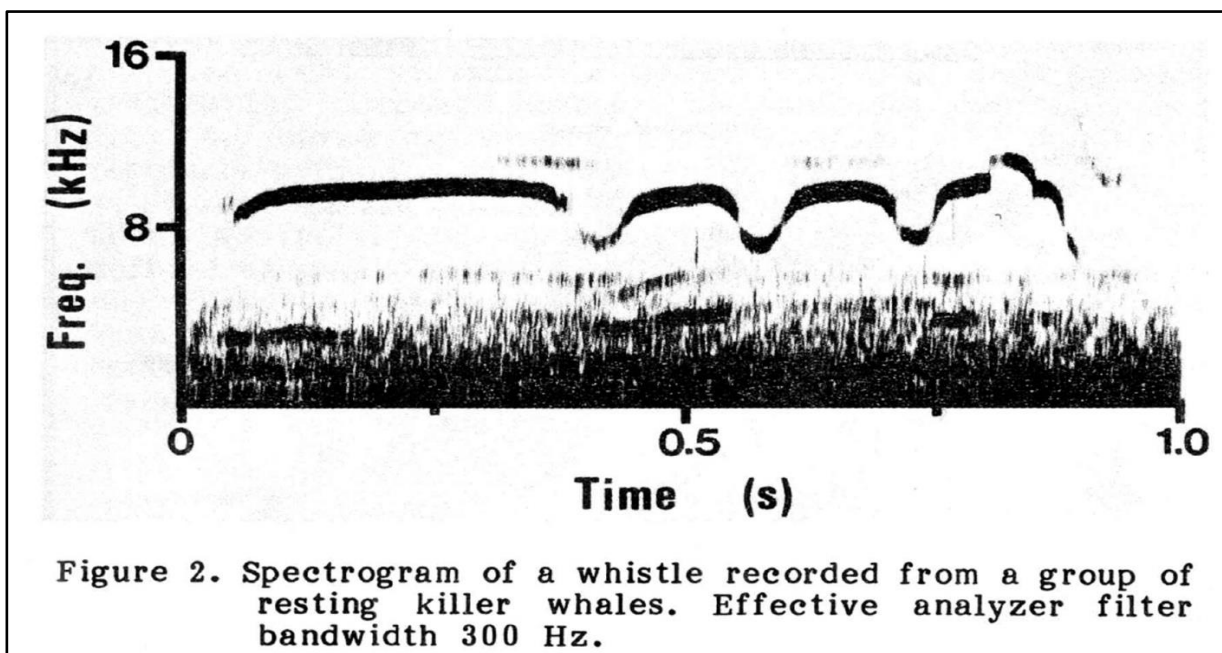


Рис. 90. Пример спектрограммы свиста (по: Ford, Fisher, 1983)

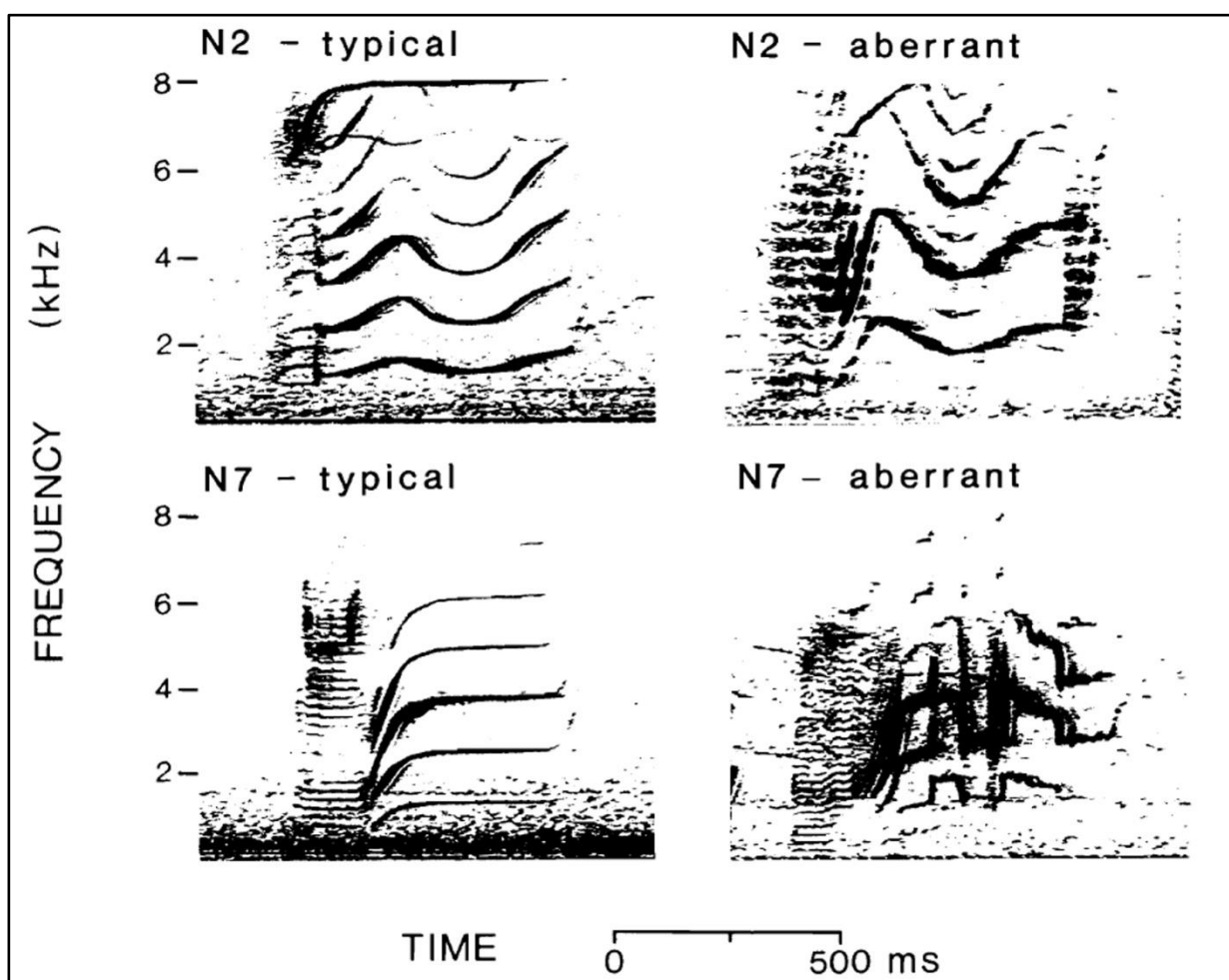


Рис. 91. Примеры aberrантных сигналов (справа) в сравнении со сходными типами дискретных сигналов (слева) (по: Ford, 1989)

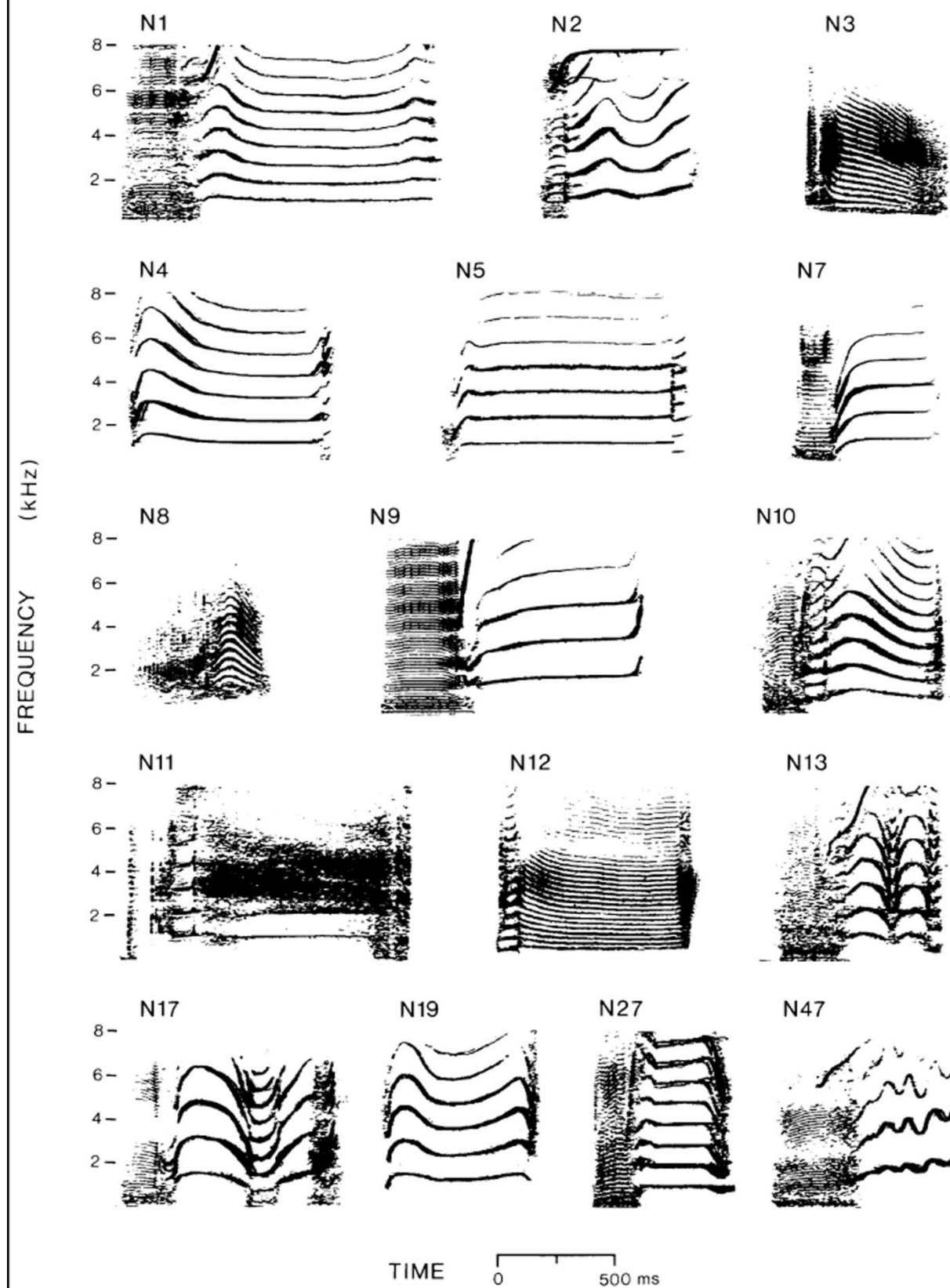


Рис. 92. Примеры спектрограмм разных типов дискретных сигналов
(по: Ford, 1989)

Впоследствии исследования вокального репертуара касаток проводились в различных частях ареала вида, как территориально близких, так и достаточно удаленных друг от друга – в частности, у тихоокеанского побережья штата Вашингтон (США) (Hoelzel, Osborne, 1986), у южного побережья Аляски (США) (Yurk et al., 2002), в акваториях Исландии и Норвегии (Moore et al., 1988), в Антарктике (Awbrey et al., 1982) и др. С начала 2000-х гг. акустическая сигнализация касаток активно изучается группой отечественных исследователей в районе п-ова Камчатка и Командорских о-вов (Филатова и др., 2004, 2009, 2010, 2014).

Большинство исследований проведены в популяциях резидентных («рыбоядных») касаток и в основном посвящены анализу дискретных импульсных сигналов («криков»). Различные типы таких сигналов являются периодически повторяющимися; таким образом, они наиболее доступны для формализации, структурного и статистического анализа. Исследователями выявлены несколько феноменов, характеризующих данную категорию сигналов. Так, было обнаружено наличие **вокальных диалектов**, выражающихся в том, что касатки из разных материнских групп (семей), продуцируют **определенные наборы дискретных криков, специфичные для каждой группы**. Сходные типы сигналов, продуцируемые касатками из разных *подов* одного *клана*, могут иметь некоторые отличия в структуре (Ford, 1989, 1991; Miller, Bain, 2000). Примеры подобного сходства и различий сигналов показаны на рис. 93 (исследования J. К. В. Ford у тихоокеанского побережья Канады).

Было показано, что животными одного *пода* продуцируется от 7 до 17 характерных дискретных криков. У *подов*, входящих в один *клан*, могут быть общие сигналы; в разных *кланах* общих сигналов не обнаружено. При росте численности *пода* происходит его разделение, при этом разделяется и соответствующий набор сигналов. Таким образом, более близкие по происхождению группы обладают и более схожими вокальными репертуарами (Ford, 1991). Формирование группового репертуара происходит путем научения – усвоения детенышами сигналов, продуцируемых взрослыми особями («вертикальный перенос вокальных традиций»), причем такой перенос идет по материнской линии. Генетическими исследованиями установлено, что мать и отец касатки, как правило, относятся к разным *подам* (*племенам*), иногда даже и к разным *кланам* (Barett-Lennard, 2000 по: Филатова и др., 2010). Детеныш начинает продуцировать только сигналы из репертуара собственной группы (и, соответственно, *пода*), которые он слышит от матери. Этот факт является существенным аргументом в пользу того, что репертуар формируется именно путем научения, а не передается генетически. Происхождение диалектов разных групп связывают с тем, что при усвоении сигналов детенышами происходит накопление случайных ошибок в копировании звуков, что в свою очередь, приводит к изменению типов сигналов на протяжении ряда поколений (Ford, 1991; Филатова и др., 2010).

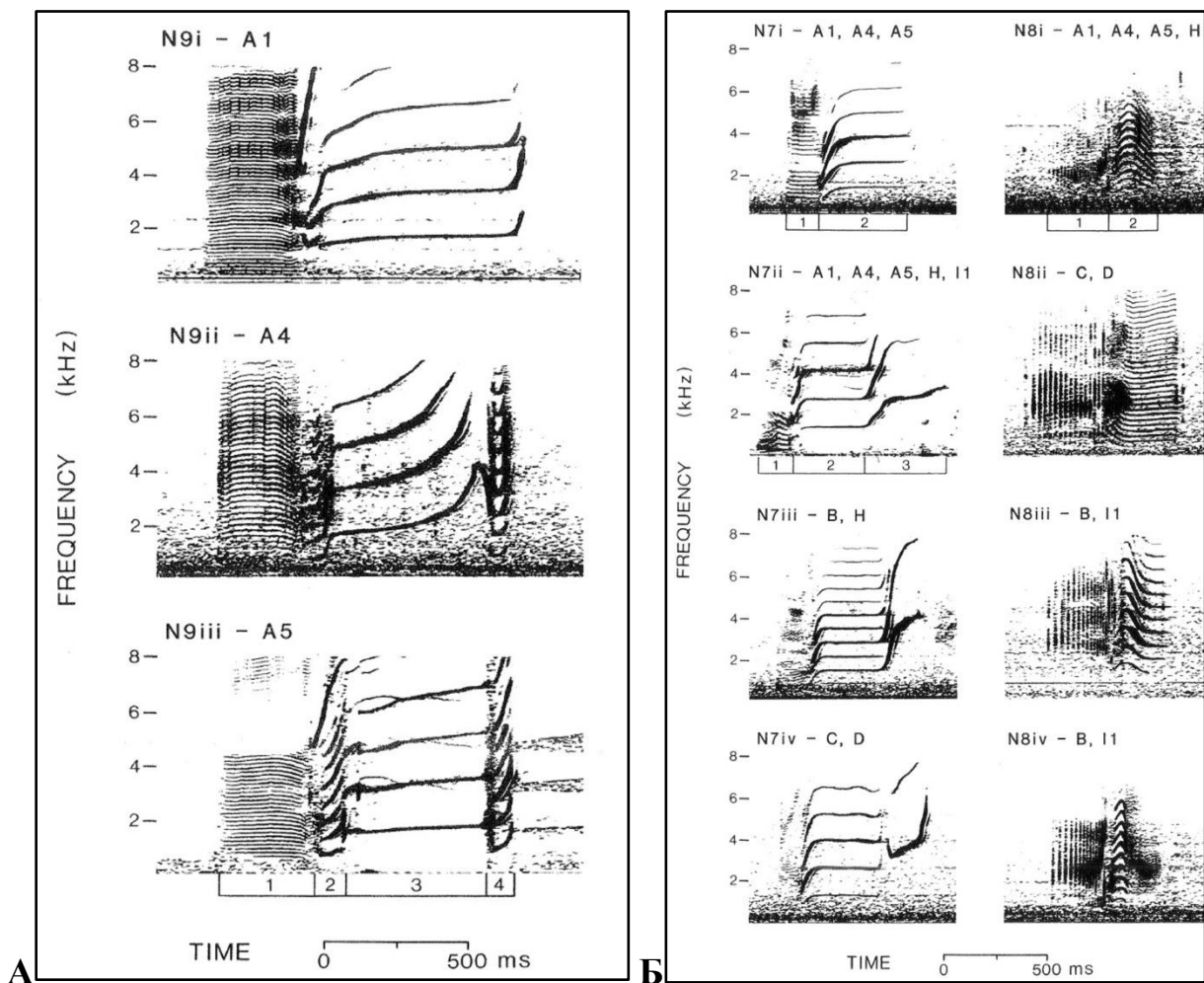


Рис. 93. **А** – вариации сигнала N9, зарегистрированные в *подах* A1, A4 и A5 клана А. **Б** – вариации сигналов N7 и N8, зарегистрированные в *подах* A1, A4, A5, B, C, D, H и I1 клана А (по: Ford, 1991)

Сходные результаты были получены на материале, собранном отечественными исследователями в популяциях косаток северо-западной части Тихого океана (Филатова и др., 2004, 2009, 2010; Шулежко, Бурканов, 2008). Авторы при этом подчеркивают, что в связи с тем, что сигналы характеризуются вариабельностью и изменениями во времени, их типологизация представляет определенную методическую трудность, а применяемые системы классификации имеют некоторые элементы субъективности. Так, например, в работе Филатовой и др. (2004) было выделено 19 типов и 10 подтипов сигналов, характерных для косаток Авачинского залива, а в работе Шулежко и Бурканова (2008) – восемь типов сигналов, общих для **всех** популяций касаток от Чукотки до Сахалина (что явно противоречит концепции системы группо-специфичных репертуаров). Таким образом, методика классификации акустических сигналов представителей данного вида требует существенной доработки и

комбинирования качественных и формально-статистических методов анализа (Филатова и др., 2009).

Примеры дискретных криков, выделенных в ходе исследований, показаны на рис. 94 и 95.

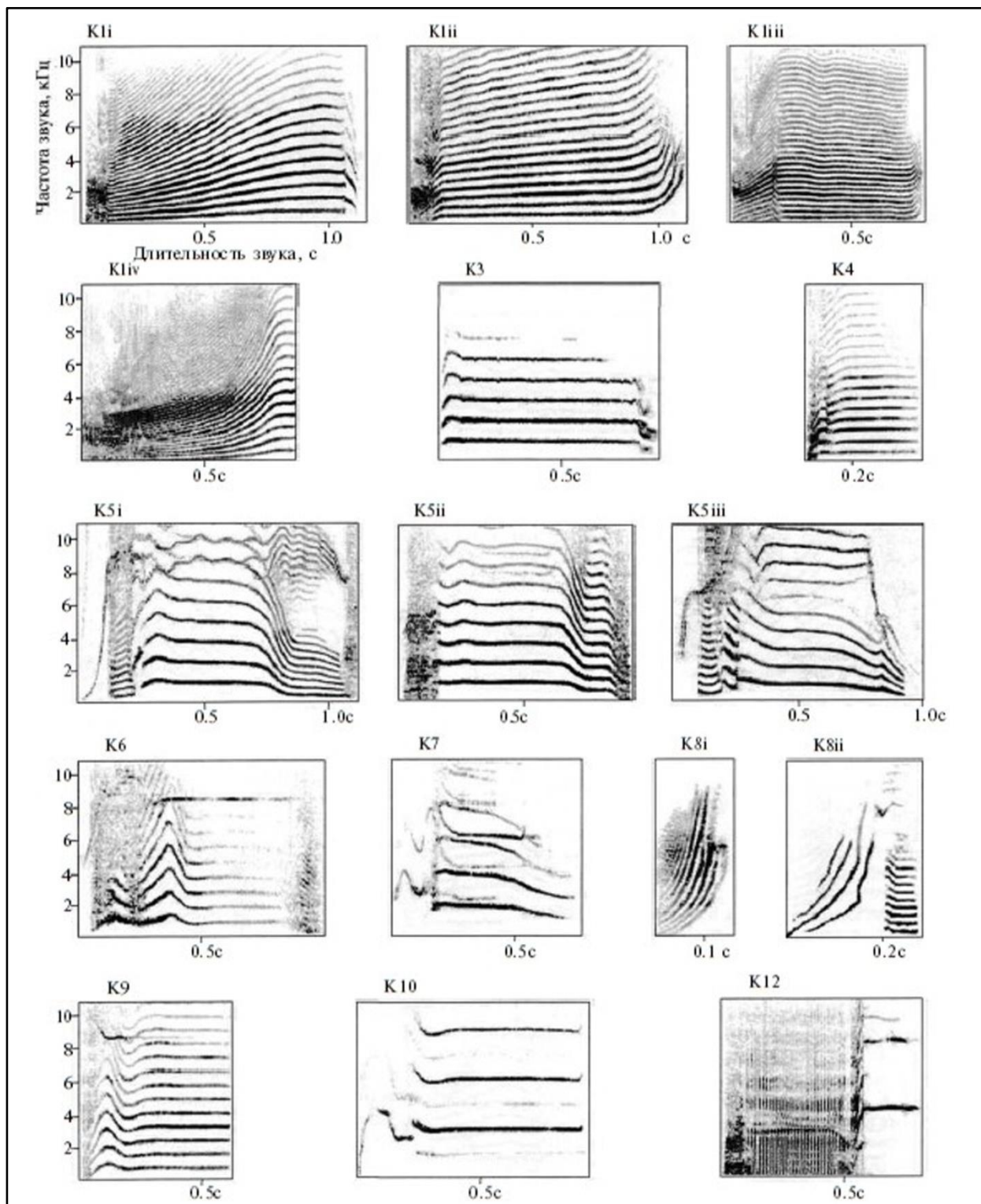


Рис. 94. Примеры спектрограмм дискретных криков косаток Авачинского залива (п-ов Камчатка) (по: Филатова и др., 2004)

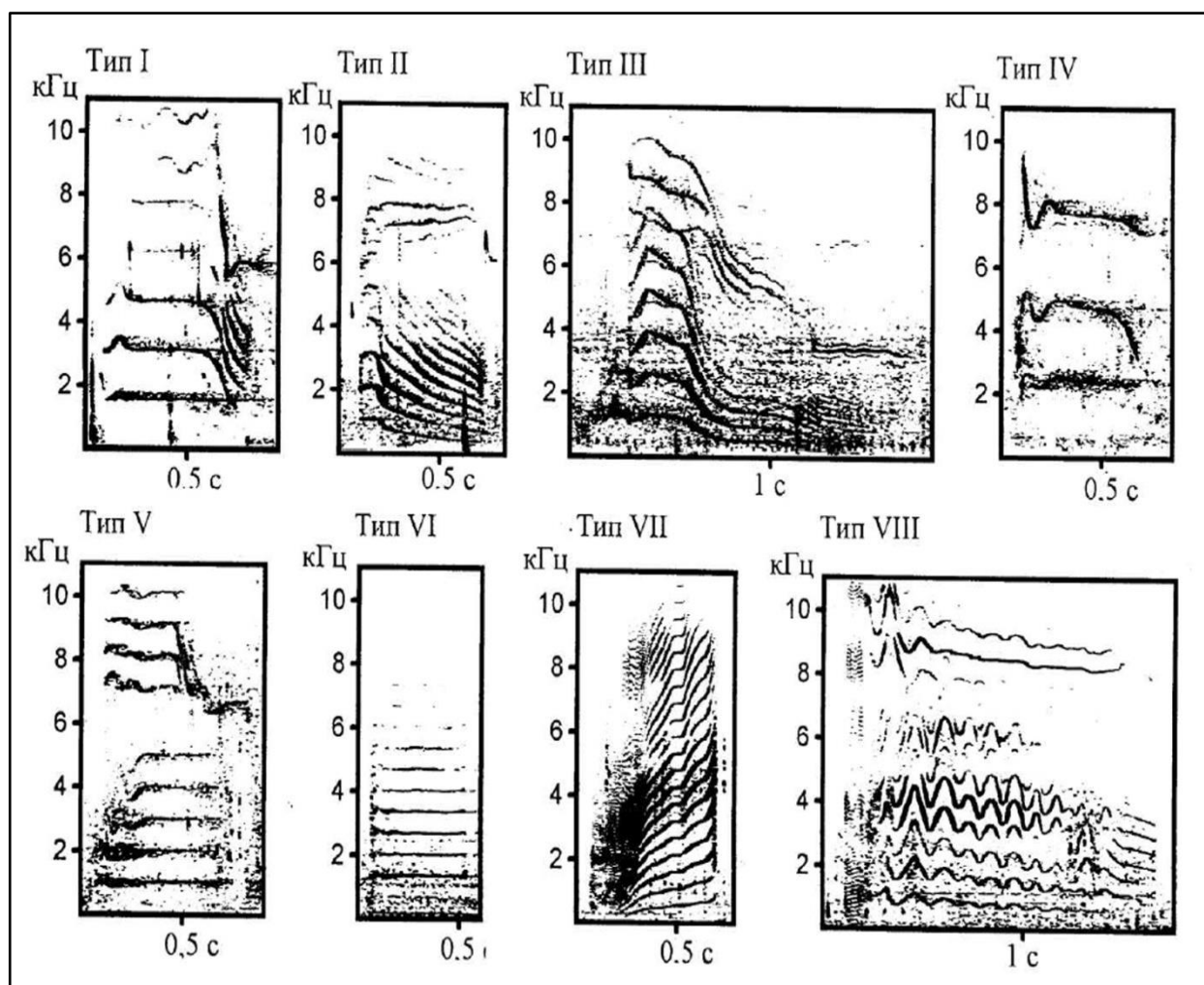


Рис. 95. Спектрограммы восьми типов сигналов, общих для всех популяций касаток, обитающих в акваториях Анадырского залива (Чукотка), тихоокеанского побережья Камчатки, а также Командорских и Курильских о-вов (по: Шулежко, Бурканов, 2008)

Отечественными авторами было также исследовано явление «горизонтального переноса вокальных традиций», т. е. от одних взрослых особей к другим (Филатова и др., 2010). Возможность такого переноса предполагалась в более ранних работах (Ford, 1991; Deecke et al., 2000). Для анализа были проведены сравнения типов К1 и К5, присутствующих в репертуарах всех 11 племен (подов) касаток Авачинского залива (Камчатка). Для определения степени сходства сигналов проводилось сравнение частотно-временных характеристик их ключевых структурных элементов. Всего было проанализировано 165 звуков обоих типов.

Примеры сравниваемых типов сигналов (записанных в разных племенах) приведены на рис. 96.

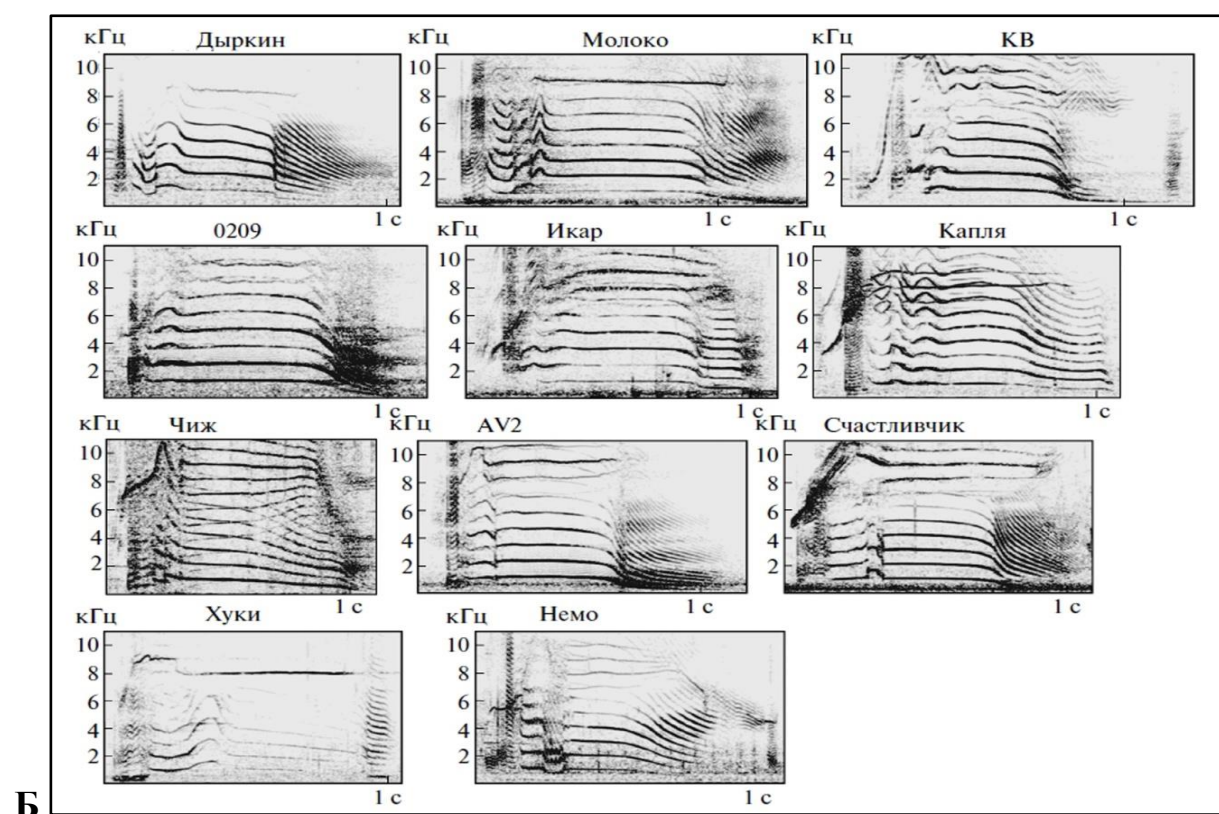
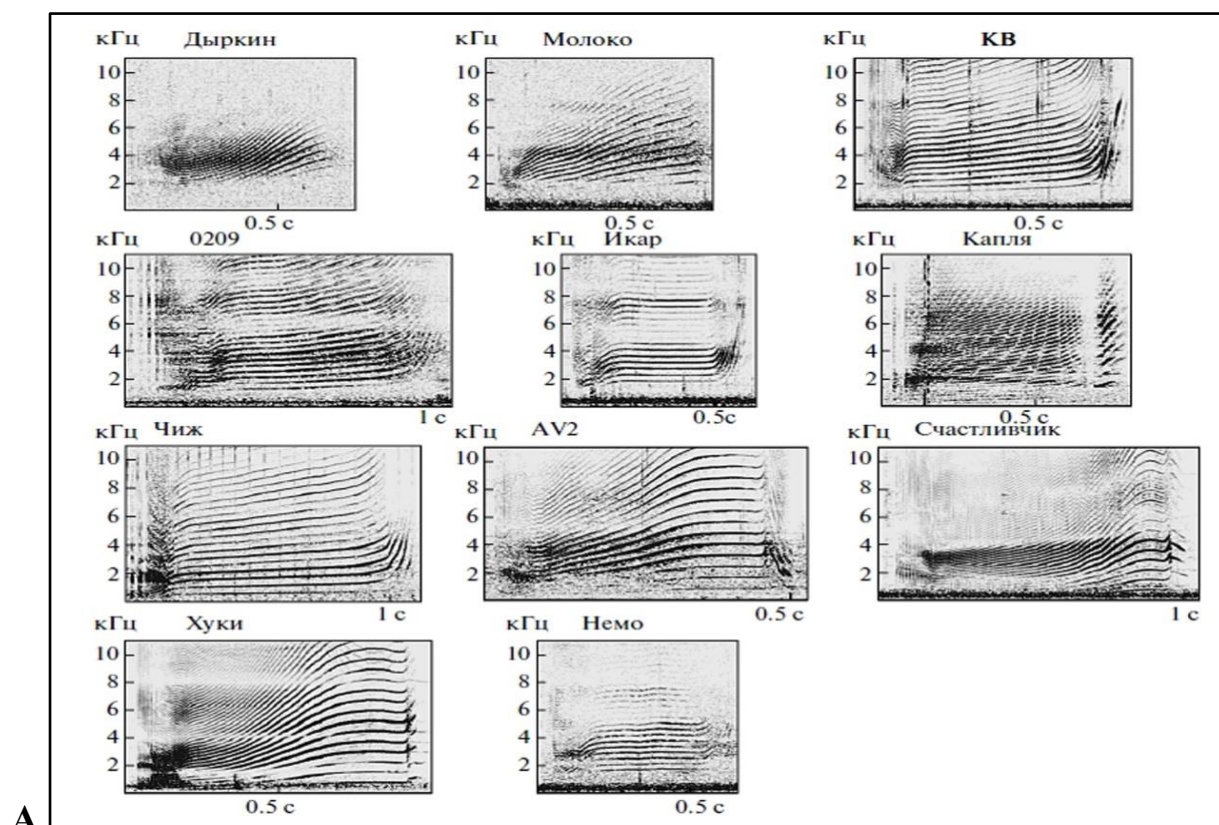


Рис. 96. Примеры спектрограмм сравниваемых сигналов К1 (А) и К5 (Б), продуцируемых особями из разных племен (понов). Название племен – сверху от спектрограммы (по: Филатова и др., 2010)

Проведенный анализ показал, что степень сходства двух сравниваемых типов сигналов, продуцируемых представителями разных *племен*, может существенно отличаться. В некоторых из них могут быть весьма близкие вариации сигнала K1 и различные вариации сигнала K5, в других – наоборот. По мнению авторов, это может происходить в двух случаях: если скорость изменения однотипных звуков различна в разных *племенах*, или – если происходит межплеменное заимствование элементов звуков (т. е. – именно то, что называется «горизонтальным переносом культурных традиций»). Однако, исходя из того, что в вокальном репертуаре косаток каждый тип звука имеет свою функцию, авторы считают, что эволюция звуков должна происходить в разных племенах примерно с одинаковой скоростью, и, следовательно, более вероятно вторая гипотеза (Филатова и др., 2010).

Другие категории акустической продукции вида до настоящего времени описаны значительно хуже; в качестве примера можно привести работу F. Thomsen, D. Franck и J. K. B. Ford, посвященную свистам (Thomsen et al., 2002). Акустический материал был собран в акватории о-ва Ванкувер (Британская Колумбия, Канада), где обитало сообщество резидентных косаток численностью 216 особей. Работы осуществлялись при помощи маломерного моторного судна; всего были проанализированы 87 акустических записей достаточного качества, в которых выделены 7202 сигнала (4856 дискретных криков, 1457 переменных криков и 889 свистов). Пример типичного свиста показан на рис. 97.

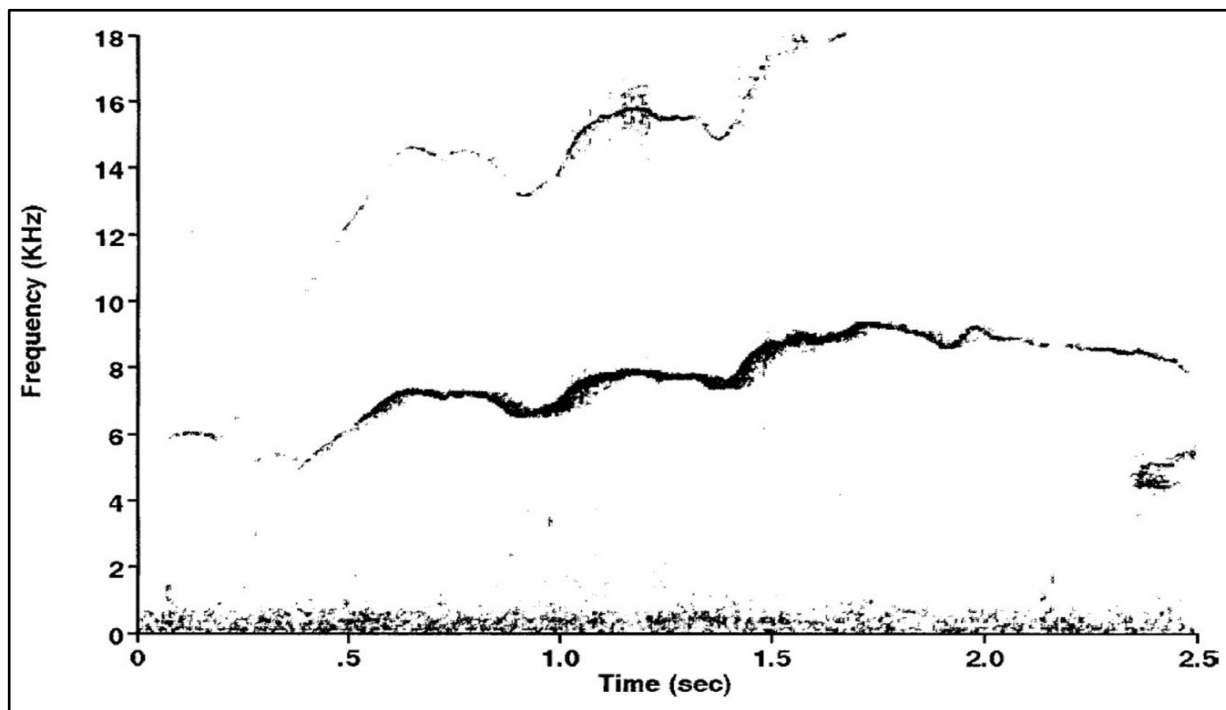


Рис. 97. Спектрограмма свиста (по: Thomsen et al., 2002).

Авторами было проведено сравнение интенсивности продуцирования косатками свистов в различных поведенческих ситуациях. Для анализа были выделены следующие категории поведения:

а) «Дальнедистантные» (long-range)

- кормежка (foraging) – животные распределены на большой площади, совершают перемещения со сменой направления и скорости движения, периодические заныры;

- кормежка нескольких групп (mixed foraging) – в случае, если на акватории присутствуют более чем одна группа (matriline);

- медленная миграция (slow-travelling) – перемещение в определенном направлении одной рассредоточенной группы со скоростью 3–6 км/ч;

- групповая медленная миграция (mixed slow-travelling) – то же самое несколькими группами;

- миграция (travelling) – косатки движутся одной или несколькими группами в определенном направлении со скоростью более 6 км/ч.

б) «Ближнедистантные» (short-range)

- миграция с элементами социального поведения (social-travelling) – перемещение в определенном направлении со скоростью 3–6 км/ч, при этом отмечаются социальные взаимодействия (касания телами, шлепанье плавниками и т.д.);

- социальное поведение (socializing) – группы косаток постоянно демонстрируют социальные взаимодействия (шлепанье плавниками, преследования друг друга, кружение, сексуальные взаимодействия).

Авторы отмечают, что интенсивность продуцирования свистов резидентными косатками увеличивается при их ближнедистантных взаимодействиях по сравнению с дальнедистантными. Это особенно характерно для социального поведения, когда свисты становятся доминирующей категорией в вокальном репертуаре. При этом общий характер продуцирования свистов косатками отличается от продуцирования «свистов-автографов» афалинами – последние чаще отмечаются в ситуациях, когда дельфины рассредоточиваются на большие расстояния (Thomsen et al., 2002).

Диаграмма интенсивности продуцирования свистов в разных поведенческих ситуациях показана на рис. 98.

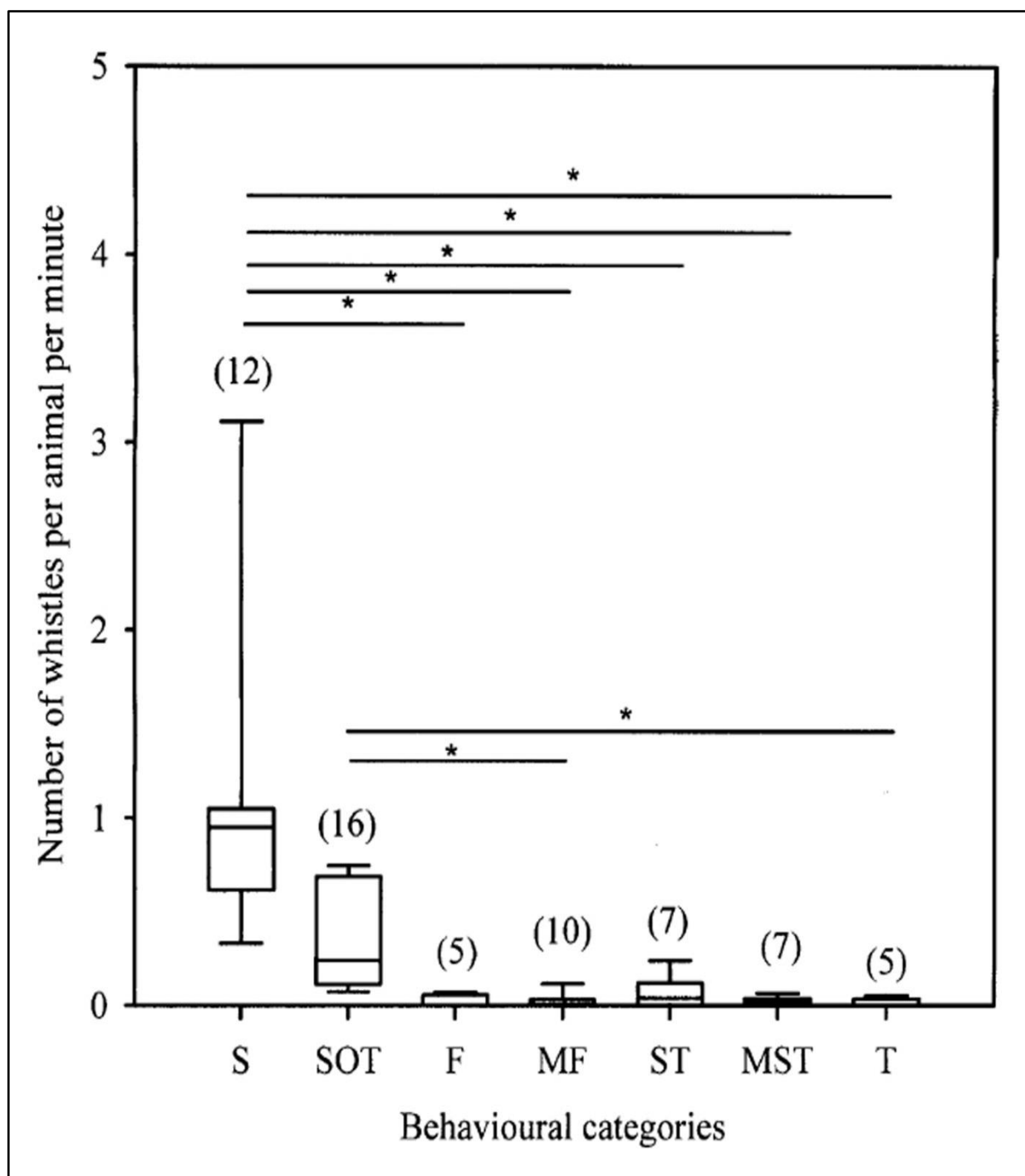


Рис. 98. Интенсивность продуцирования свистов в различных поведенческих ситуациях. По вертикальной оси – количество сигналов на одну особь в минуту. По горизонтальной оси – поведенческие категории: **S** – социальное поведение, **SOT** – миграция с элементами социального поведения, **F** – кормежка, **MF** – кормежка нескольких групп, **ST** – медленная миграция, **MST** – групповая медленная миграция, **T** – миграция (по: Thomsen et al., 2002)

5.3. Подводная акустическая сигнализация тюленя Уэдделла

Способность тюленя Уэдделла производить звуки («песни») была обнаружена еще самим его первооткрывателем Дж. Уэдделлом (J. Weddell) в 20-х гг. XIX века (Green, Burton, 1988 b; Thomas, Kuechle, 1982). В середине прошлого века у представителей данного вида была открыта подводная акустическая сигнализация (Schevill, Watkins, 1965, по: Green, Burton, 1988 b), исследованиям которой посвящено значительное число работ (Abgrall et al., 2003; Evans et al., 2004; Green, Burton, 1988 a, b; Hayes, Terhune, 2007; Moors, Terhune, 2004; Rouget et al., 2007; Terhune et al., 1994, 2008; Terhune, Dell'Ara, 2006; Thomas, Kuechle, 1982; Thomas, Stirling, 1983).

Впервые анализ частотно-временных характеристик подводных акустических сигналов тюленей Уэдделла и их типологизация были сделаны J. A. Thomas и V. B. Kuechle в начале 80-х гг. XX века. Аудиозаписи проводились в весенне-летний период в районах стабильных репродуктивных скоплений животных в заливе Мак-Мердо (море Росса, Антарктида). Исследователями были поставлены следующие задачи: а) провести классификацию подводного репертуара тюленей, выделив их дискретные категории; б) описать частотные, временные и амплитудные характеристики выделенных категорий сигналов; в) стандартизировать терминологию, использующуюся при описании репертуара; г) измерить мощность источника звуков; д) проверить различия в использовании сигналов самцами и самками (Thomas, Kuechle, 1982).

На основании частотно-временных и структурных характеристик зарегистрированных сигналов авторами была предложена система их классификации в виде иерархического кластера (рис. 99), впоследствии данная классификация (или принципы ее построения) использовалась и другими исследователями. Примеры спектрограмм некоторых типов сигналов представлены на рис. 100.

Во всем вокальном репертуаре животных были выделены «независимые» (основные) сигналы (independent calls) и ассоциированные с ними «вспомогательные звуки» (auxiliary sounds). Calls были разделены на две группы – «длинные» (продолжительностью более 1 с) и «короткие». Затем «длинные сигналы», в свою очередь, разделили на «непрерывные» (continuous) и «импульсные» (pulsating). На основании структурных различий сигналов определили несколько их категорий (vocalizations), которым были присвоены буквенные обозначения. В дальнейшем, по результатам измерений частоты и длительности сигналов, внутри категорий при помощи t-критерия были выделены типы (types), которые были дополнительно пронумерованы арабскими цифрами.

«Вспомогательные звуки» были разделены на предшествующие (pre-auxiliary) основным сигналам и последующие (post-auxiliary). Для обозначения их пронумеровали римскими цифрами (от I до V «предшествующие» и от VI до IX – «последующие»). Таким образом, всего в

результате обработки и анализа собранного акустического авторами были выделены:

- шесть категорий «длинных сигналов» (Т, R, G, E, М и L), которые были разделены на 19 типов;
- шесть категорий «коротких сигналов» (С, Р Z, К, А и Н), разделившиеся на 15 типов;
- пять категорий «предшествующих» и четыре категории «последующих» вспомогательных звуков, ассоциированных с основными сигналами.

Было обнаружено, что все категории «коротких сигналов» продуцируются животными в виде последовательностей (серий). Определены типы calls, с которыми преимущественно ассоциируются «вспомогательные»: так, 88% из них предшествуют только одному типу (Ts). Длительность зарегистрированных сигналов составила от 0,6 с («вспомогательные») до 95 с («длинные» основные), частота – от 0,2 до 12,8 кГц. Ряд сигналов (К, М, Н и Z) продуцировались как самцами, так и самками, но большинство из них (Т, и, по-видимому, R, E, G и A) – только самцами.

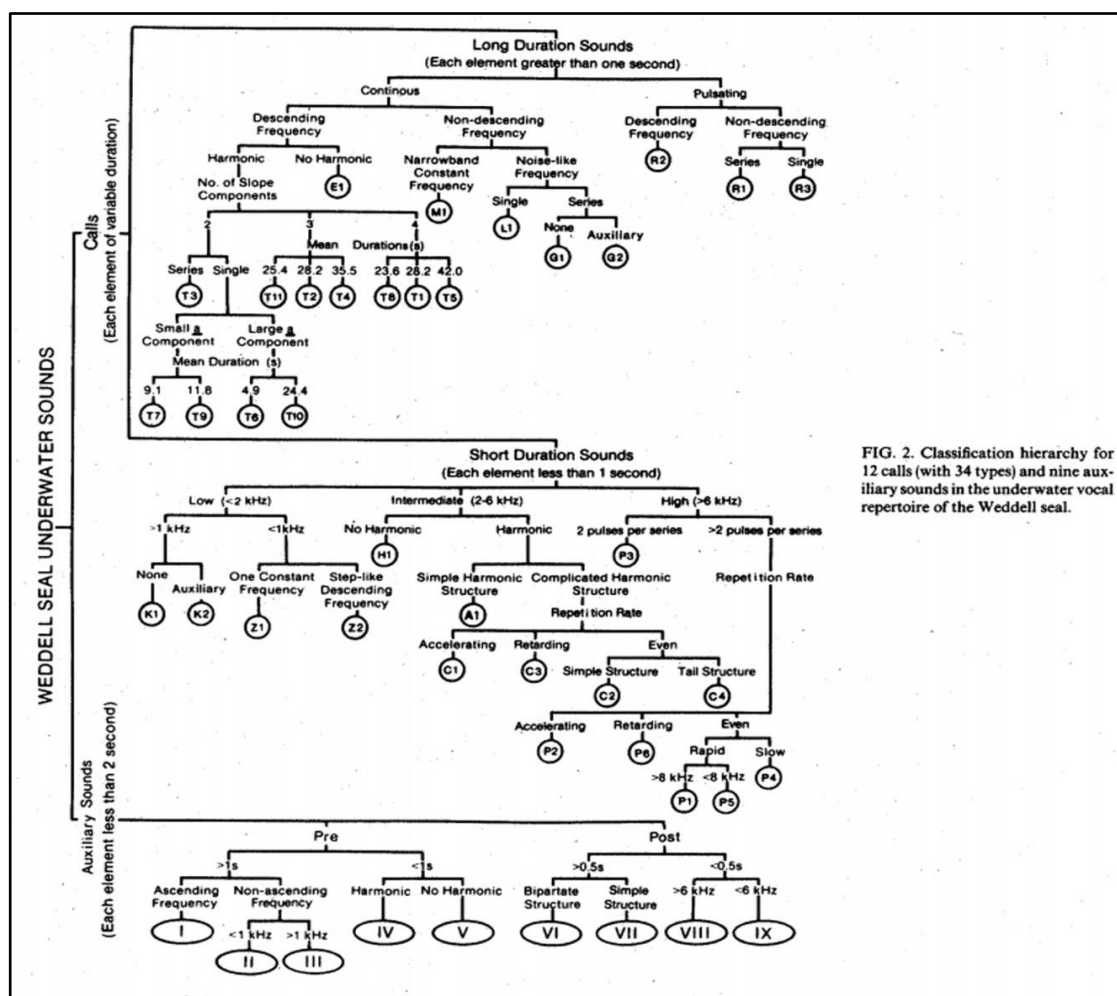


FIG. 2. Classification hierarchy for 12 calls (with 34 types) and nine auxiliary sounds in the underwater vocal repertoire of the Weddell seal.

Рис. 99. Система классификации сигналов тюленя Уэдделла, предложенная Thomas и Kuechle (по: Thomas, Kuechle, 1982), пояснения в тексте

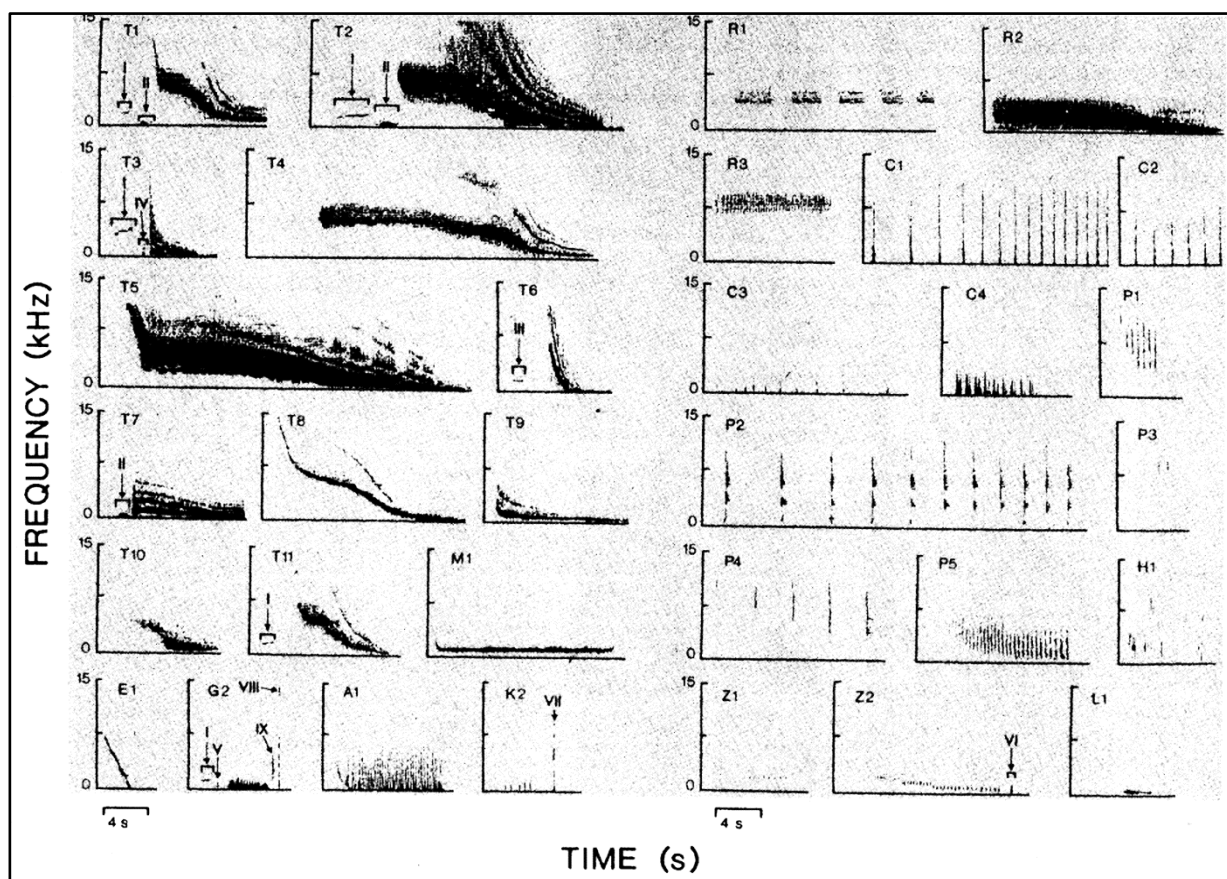


Рис. 100. Спектрограммы некоторых типов сигналов
(по: Thomas, Kuechle, 1982)

Характерной чертой акустической сигнализации тюленя Уэдделла является продуцирование серий однотипных сигналов (Green, Burton, 1988 a; Moors, Terhune, 2004; Terhune, Dell'Apa, 2006) (рис. 101).

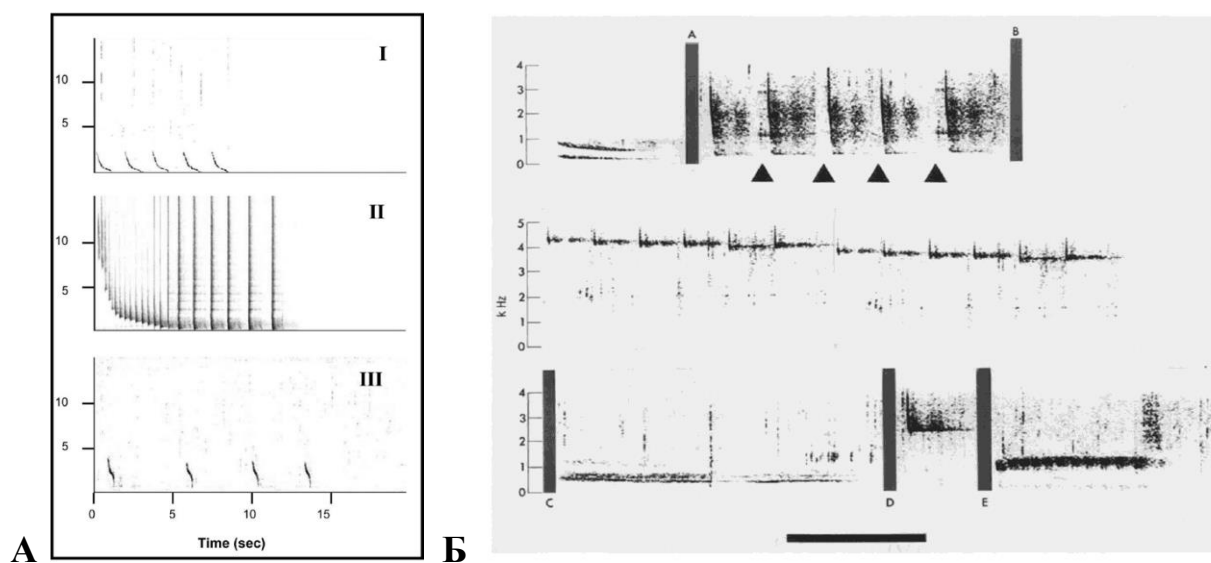


Рис. 101. Примеры последовательностей (серий) сигналов разных типов
(по: А – Moors, Terhune, 2004; Б – Green, Burton, 1988 a)

Ряд исследований был посвящен географической изменчивости вокального репертуара вида. Так, в работе J. A. Thomas и I. Stirling, данные, полученные по заливу Мак-Мердо, сравнивались с записями, сделанными в репродуктивных скоплениях тюленей в районе п-ова Палмер (современное официальное название – Антарктический п-ов) (Thomas, Stirling, 1983). Районы проведения исследований удалены друг от друга на расстояние нескольких тысяч километров. При анализе сигналов, авторами в принятые наименования категорий добавлялись буквы **М** (Мак-Мердо) и **Р** (Палмер).

При анализе акустического материала, собранного в двух регионах, было показано, что сигналы некоторых категорий (Т, Р, С и К) практически идентичны в обоих районах работ (рис. 102). В то же время были обнаружены и географические различия в сигнализации. В частности, ряд сигналов был зарегистрирован только в одном из регионов (при этом для сигналов, записанных в районе Антарктического п-ова, были введены новые буквенные обозначения) (рис. 103). Кроме того, оказалось, что сигналы, записанные на Антарктическом п-ове, в среднем короче по длительности (0,5–21,4 с) и ниже по частоте (0,2–4,6 кГц).

Так же, как и в записях, сделанных в заливе Мак-Мердо, в районе Антарктического п-ова было отмечено продуцирование тюленями импульсных сигналов (категории Р, С, К, Z и А) в виде серий; помимо них, «серийность» характерна для «длинного сигнала» типа ТЗ. Общее число выделенных типов сигналов в записях, сделанных на Антарктическом п-ове (21), меньше, чем в заливе Мак-Мердо (34); кроме того – отмечена и меньшая интенсивность их продуцирования. В целом, по мнению авторов, существенные различия в сигнализации тюленей из разных регионов позволяет говорить о двух разных репертуарах, что, по-видимому, обусловлено географической изоляцией исследованных популяций (Thomas, Stirling, 1983).

Географические различия в репертуарах были обнаружены даже в популяциях, находящихся на меньшем расстоянии друг от друга (Abgrall et al., 2003). Исследования проводились в течение нескольких лет на восточном побережье Антарктиды в районах расположения австралийских исследовательских станций Моусон, Дейвис и Кейси. Расстояния между ними составляли (по береговой линии) примерно 600 км от Моусона до Дейвиса и 1400 км от Дейвиса до Кейси. При обозначении сигналов использовалась система классификации, разработанная Thomas и Kuehle. Сравнение репертуаров производилось по следующим характеристикам: а) наличие/отсутствие категорий или типов сигналов, зарегистрированных только в определенных популяциях; б) относительно количество различных категорий (типов) сигналов в разных популяциях; в) различия в структуре сигналов (число элементов, начальная частота, изменение частоты и длительность сигнала).

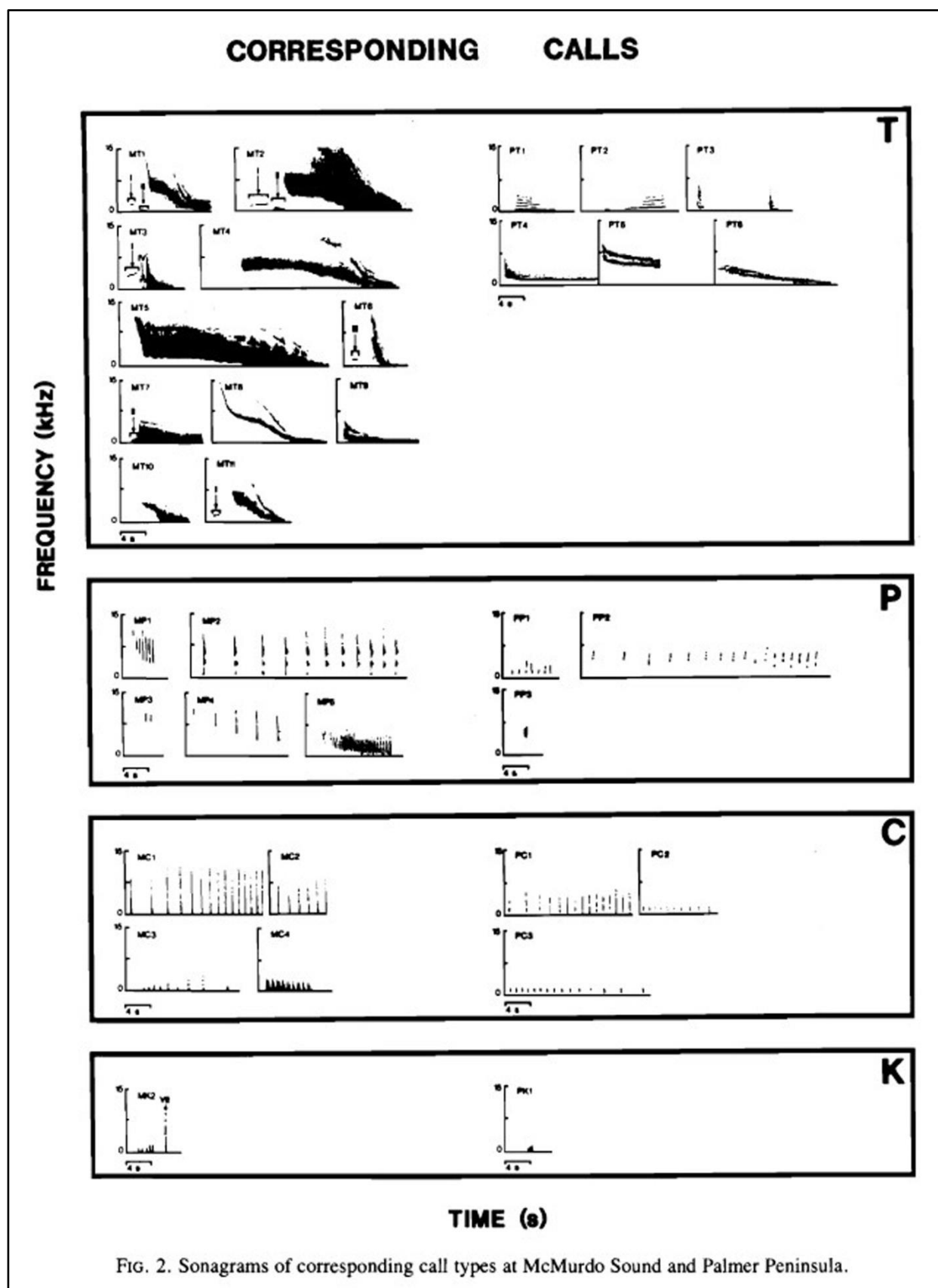


Рис. 102. Спектрограммы схожих сигналов в записях, сделанных в заливе Мак-Мердо и на Антарктическом п-ове (по: Thomas, Stirling, 1983)

Дейвис и по одному – для Моусона и Кейси. Статистически значимые различия в количестве продуцируемых сигналов различных типов в разных акваториях были продемонстрированы для 23 из 26 типов, общих для всех станций, а также в целом для 11 общих категорий. Были также отмечены различия в частотных и временных характеристиках сигналов, зарегистрированных в разных районах (Abgrall et al., 2003).

Исследовалась также временная динамика продуцирования тюленями Уэдделла акустических сигналов (как годовичная, так и на протяжении суток в разные сезоны). На протяжении 1984 г. К. Green и Н. R. Burton (Green, Burton, 1988 а) производили записи на основном репродуктивном скоплении в районе станции Дейвис. Записи осуществлялись один раз в две недели, круглосуточно, в течение 10 минут каждые два часа. При обработке собранного материала для оценки годичной динамики акустической активности вычислялось среднее количество звуков, продуцируемых тюленями в течение часа. При описании суточной динамики количество продуцируемых сигналов подсчитывалось для трехчасовых интервалов (рис. 104).

Были продемонстрированы как общее увеличение числа тюленей, находящихся в исследуемом районе на протяжении антарктической весны (сентябрь–ноябрь), так и резкое возрастание интенсивности их акустической активности. Именно в этот период у животных происходит рождение детенышей и последующее спаривание.

В декабре количество зарегистрированных сигналов начинает резко падать, достигая нулевых значений к маю–июню (что объясняется отсутствием тюленей в данном районе). Первые животные наблюдались в июле, соответственно – начинался новый рост акустической активности. В июле-августе подавляющее большинство сигналов (65 %) регистрировалось в период с 17.00 до 01.00, в сентябре–октябре – днем, с 05.00 до 19.00 (73 %). В ноябре и декабре большинство (62 %) сигналов вновь продуцировались в ночные часы (с 20.00 до 07.00) (Green, Burton, 1988 а). Сходная картина суточной динамики продуцирования тюленями Уэдделла акустических сигналов в репродуктивный период была отмечена R. A. Rouget, J. M. Terhune и Н. R. Burton в районе станции Моусон (Rouget et al., 2007) (рис. 105).

Исследователями было отмечено резкое увеличение числа продуцируемых сигналов в период с конца зимы до весны (с пиком в разгар сезона размножения). В те месяцы, когда происходит смена дня и ночи, сигнализация возрастает в темное время суток; по мере наступления полярного дня разница в продуцировании сигналов в разное время суток сглаживается.

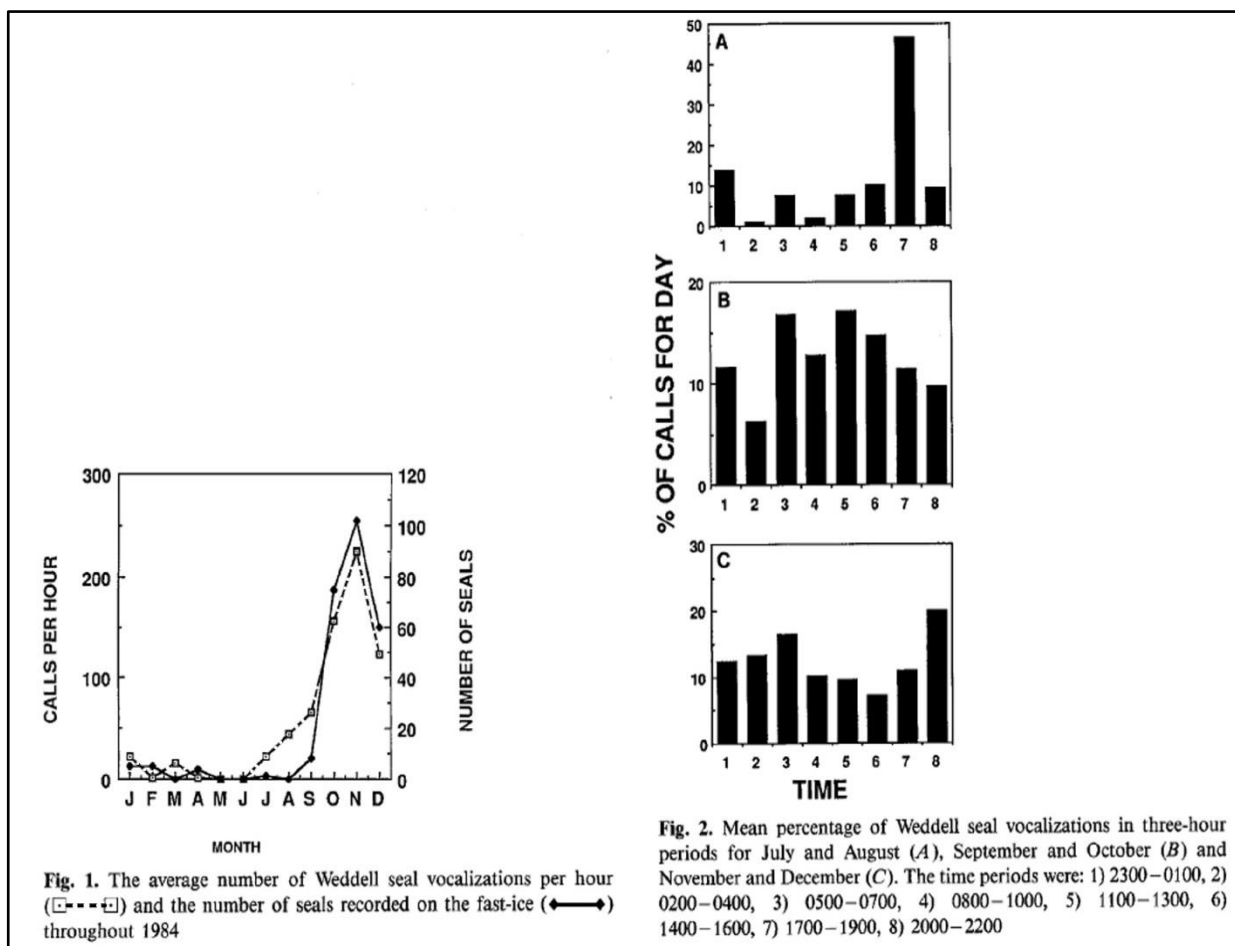


Рис. 104. Слева – график зарегистрированного числа особей в районе наблюдений (сплошная линия) и среднее количество сигналов в течение часа (пунктирная линия) по месяцам. Справа – среднее число продуцируемых тюленьями сигналов за трехчасовые интервалы на протяжении суток.

А – июль-август, В – сентябрь-октябрь, С – ноябрь-декабрь
(по: Green, Burton, 1988 а)

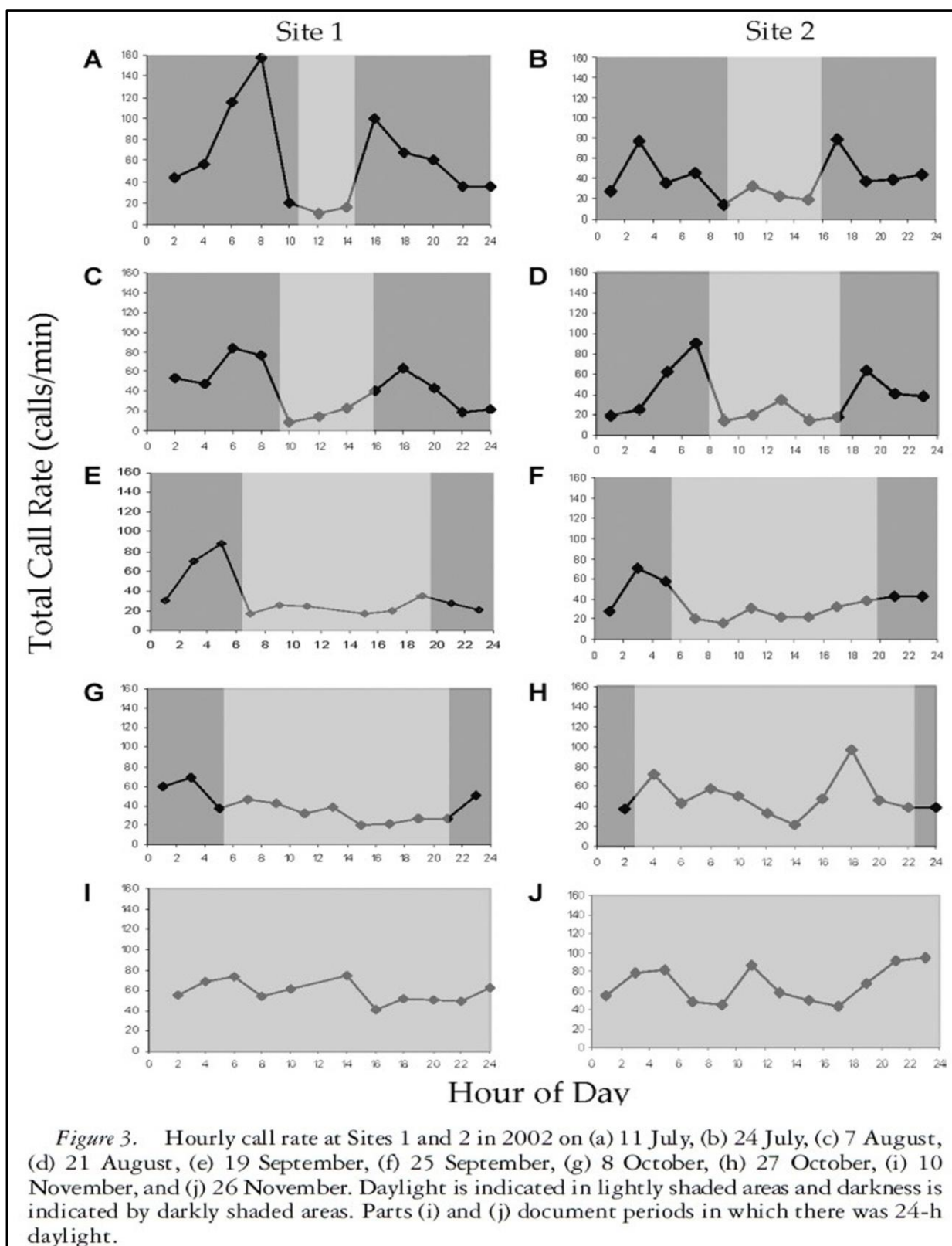


Рис. 105. Динамика продуцирования тюленями Уэдделла акустических сигналов в двух репродуктивных скоплениях (site 1 и site 2) в районе станции Моусон в 2002 г.

A – 11.07, **B** – 24.07, **C** – 07.08, **D** – 21.08, **E** – 19.09, **F** – 25.09, **G** – 08.10, **H** – 27.10, **I** – 10.11, **J** – 26.11. (по: Rouget et al., 2007)

ГЛАВА 6.

СПЕЦИФИКА ПОДВОДНОЙ АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ АФАЛИН В СРАВНЕНИИ С ВОКАЛЬНЫМИ РЕПЕРТУАРАМИ ДРУГИХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

6.1. Подводная акустическая сигнализация морских млекопитающих в контексте концепции «биологического сигнального поля»

Методология исследований коммуникативных систем животных зачастую требует разработки и применения общетеоретических моделей, позволяющих, в идеале, наиболее полно и логично интерпретировать результаты исследований (т. е. предполагаемые структуру и функции вокальных репертуаров исследуемых видов). При формулировании задач данного исследования, в качестве общей парадигмы нами была принята трактовка описываемых сигналов как коммуникативных (хотя бы в самом широком смысле), т. е. служащих для передачи определенной информации от одних особей другим. Кроме того, нам представляется достаточно перспективным подходом рассматривать подводную акустическую сигнализацию морских млекопитающих в качестве своеобразного аналога «биологического сигнального поля» наземных млекопитающих, теория которого разрабатывалась Н. П. Наумовым в 70-х гг. прошлого века (Наумов, 1971; 1973; 1977). Согласно Наумову, биологическое сигнальное поле является некоторым пространством, где те или иные процессы жизнедеятельности организмов отражены в виде следов (продуктов) этой жизнедеятельности, каковые, таким образом, выступают в роли своеобразных знаков: *«...совокупность оптических, акустических и иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в данном месте организмами; они определённым образом сочетаются во времени и в пространстве и имеют биологическое (сигнальное) значение, т. е. несут определённую информацию...»* (Наумов, 1971). Элементами, создающими структуру сигнального поля наземных животных, являются тропы, норы, экскременты, различные метки, оставляемые животными и т. д. Особое значение Н. П. Наумов придавал «долгоживущим» сигналам, сохраняющимся на протяжении нескольких поколений (таким, как например, бобровые плотины), считая, что с помощью их происходит передача опыта предшествующих поколений новым. Их совокупность приобретает важную информационную (сигнальную) нагрузку, сообщая о видовом составе обитателей данной территории, их численности, перемещениях, поведенческой активности, гормональном статусе и пр. В дальнейшем эти идеи получили развитие в виде более общего представления об «информационно-знаковом поле животных»: *«...знаковое поле представляет собой информационно-коммуникативный процесс взаимодействия млекопитающих с окружающей средой; при этом получение информации, её*

перекодирование, накопление и хранение изучаются с учётом специфики получателя знаковой информации...» (Мозговой, 2004).

Для гидробионтов создание подобного предметного «сигнального поля» является достаточно сложной задачей в силу относительной нестабильности среды обитания. Однако, с нашей точки зрения, в качестве информационного эквивалента могут рассматриваться перманентно продуцируемые акустические сигналы. Звуки в воде распространяются с гораздо большей скоростью, чем в воздухе (порядка 1500 м/с), в значительно меньшей степени подвержены затуханию и в определенных условиях могут передаваться на тысячи километров. Таким образом, водная среда является весьма удобным пространством для формирования «акустических информационных полей» (Агафонов и др., 2016, 2018; Агафонов, Чернецкий, 2018).

6.2. Общие характеристики вокальных репертуаров исследуемых видов

6.2.1. Афалина

В представленной работе исследования подводной акустической сигнализации афалин занимают особое место: вокальный репертуар представителей вида, его специфические особенности являются «эталоном» при сравнении с другими описываемыми видами. В репертуаре афалин хорошо различаются сигналы трех основных категорий: импульсные, тональные и импульсно-тональные; комбинированные и промежуточные сигналы не составляют существенной доли в общем объеме акустической продукции. Подавляющее большинство тональных сигналов представляют собой индивидуально-специфичные «свисты-автографы», постоянно продуцируемые дельфинами в самых разных поведенческих ситуациях (включая и содержание в условиях неволи). С «автографами» связаны еще несколько категорий тональных сигналов (такие, как «мимикрия», «псевдоавтографы», «наследуемые автографы»), объединяемые нами в понятие «персонифицированные сигналы» (рис. 106).

Формирование «автографа» происходит у детенышей в течение первого года жизни; очевидно, что их пребывание с самого рождения в среде, наполненной «автографами» других членов группы, способствует более успешной социализации. Эти сигналы в первую очередь несут информацию о самом факте нахождения продуцента на данной акватории и его местоположении. Результаты наших исследований, проведенных в дельфинариях, показывают, что функции «автографов» могут быть шире, чем простая идентификация их носителей. Обнаружена, в частности, зависимость «мимикрии» (продуцирования «чужих автографов») от внутригруппового статуса особи. Более гипотетичным (и требующим дальнейших исследований) является встречающееся у зарубежных авторов предположение об изменении «автографа» под влиянием эмоционального

состояния продуцента. Кроме того, вполне допустимо (хотя однозначно и не доказано) существование сигналов, являющихся командами для выполнения каких-либо определенных индивидуальных, либо коллективных действий.

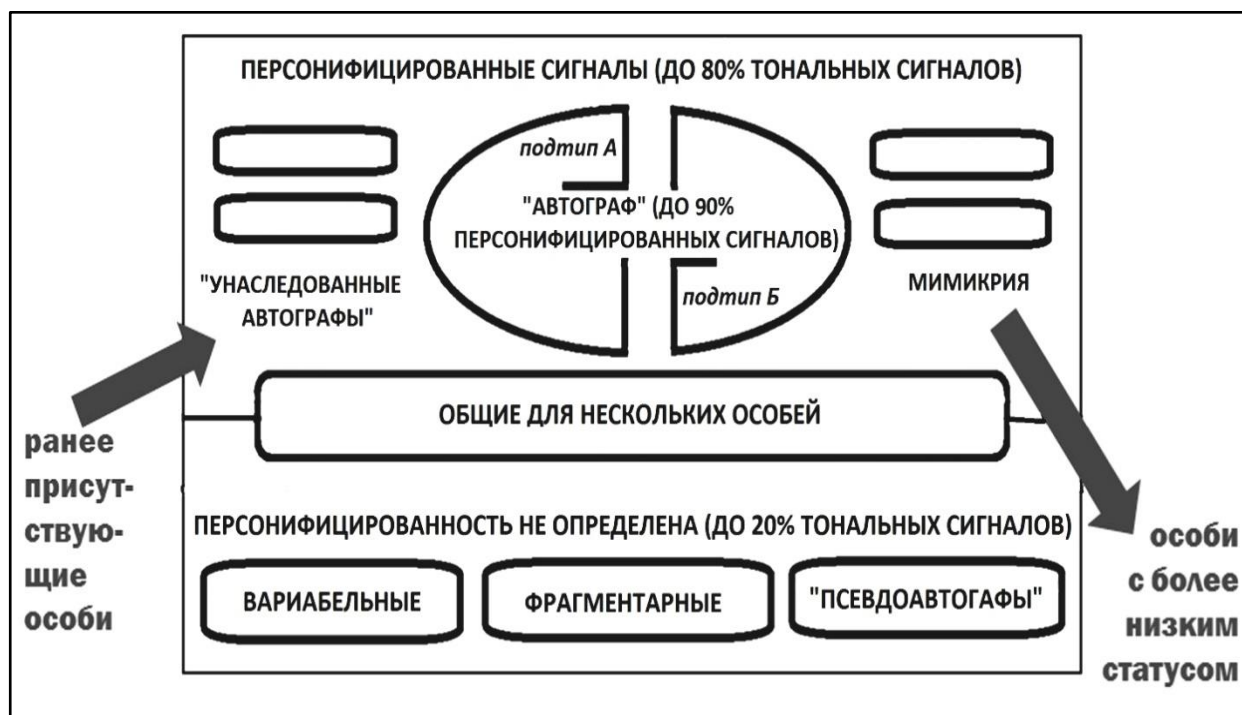


Рис. 106. Общая схема репертуара тональных сигналов особи

«Свисты-автографы» в наибольшей степени соответствует нашим представлениям об «акустическом информационном поле». Учитывая возможности распространения звука в воде, а также чувствительность слуховой системы афалин, легко представить, что в море площадь такого «поля» у группы дельфинов может составлять несколько десятков квадратных километров.

Импульсно-тональные сигналы афалин изучены в значительно меньшей степени, нежели тональные. Наши данные показывают, что в определенные периоды их продуцирование дельфинами может быть весьма интенсивным. По своим частотно-временным характеристикам они очень мало отличаются у разных особей. В совокупности эти сигналы представляют собой высокоградуальную систему с неисчислимым количеством типов, по-видимому представляющую собой иерархическую структуру с многоуровневой комбинацией составляющих элементов. Теоретически подобная структура может быть использована для кодирования достаточно сложной информации. Как уже указывалось выше, в экспериментах (Иванов, 2009; Eskelinen et al., 2016) было показано, что эти сигналы интенсивно продуцировались дельфинами в ситуации совместного решения поставленной перед ними задачи. Так или иначе, данная категория сигналов требует дальнейшего углубленного изучения.

6.2.2. Белобочка

Анализ записей акустических сигналов белобочек, сделанных нами за последнее время, и сравнение полученных результатов с данными зарубежных исследований говорят о том, что в целом акустическая сигнализация представителей вида весьма сходна с сигнализацией афалин (а, возможно, и некоторых других видов дельфинов). В репертуаре белобочек достаточно четко выделяются локационные импульсы (и их серии), импульсно-тональные и тональные сигналы (свисты); последние можно разделить на две подкатегории. К первой относятся умеренно-модулированные сигналы (у большинства из которых частота основного тона варьирует в пределах 8–16 кГц), продуцируемые весьма интенсивно и хаотично.

Наряду с ними зарегистрированы свисты, контуры которых практически идентичны «свистам-автографам» афалин (и соответствуют им по частотно-временным характеристикам). Они часто продуцируются в виде серий однотипных сигналов, но, в отличие от «автографов», не являются доминирующими в репертуаре. Число выделяемых типов подобных сигналов невелико по сравнению с количеством животных, наблюдаемых во время записей. Кроме того, судя по наложению сходных сигналов во времени, а также исходя из того факта, что похожие типы сигналов были записаны в течение небольших промежутков времени в районах, достаточно удаленных друг от друга, идентичные сигналы могут продуцироваться разными особями. Недостаточное количество данных, собранных в природе, а также сложность проведения экспериментальных исследований в дельфинарии (белобочек чрезвычайно трудно содержать в неволе) не позволяют пока сделать однозначные выводы о функциональной нагрузке обеих подкатегорий тональных сигналов. Возможно, что они (или часть из них), как и у афалин, являются индивидуально-опознавательными, однако, нельзя исключить и того, что они могут быть звукоподражанием. Представители двух видов часто встречаются на одних акваториях; способность же дельфинов и других зубатых китообразных копировать как сигналы других видов, так и звуки искусственного происхождения является хорошо известным явлением (Miksis, 2002; Murayama et al., 2014; Panova, Agafonov, 2017; Rigway et al., 2012).

6.2.3. Белуха

Вокальный репертуар белух выделяется среди репертуаров других видов морских млекопитающих наибольшим разнообразием категорий и типов продуцируемых сигналов; при этом границы между типами могут быть размыты, а сами сигналы являться комбинацией из нескольких компонентов, излучаемых разными источниками (Панова и др., 2012б). С другой стороны, выделены четыре взаимосвязанных категории сигналов, продуцирование

которых зарегистрировано во всех исследованных популяциях. Совокупная доля этих четырех категорий составляет более 50% от всех продуцируемых сигналов, на примере одного из них показана географическая изменчивость их физических характеристик даже в пределах относительно небольшой акватории Белого моря (Панова и др., 2012; Panova et al., 2016).

В целом набор продуцируемых белухами сигналов может меняться в зависимости от географических условий обитания животных, поведенческого контекста, возрастно-полового состава групп и т.д. При содержании в неволе для них характерно значительное редуцирование разнообразия репертуара, а также имитация сигналов находящихся вместе с ними представителей других видов (например, афалин). В последнее время было показано, что в репертуаре белух присутствуют индивидуально-специфичные сигналы (Morisaka et al., 2013; Mishima et al., 2015; Panova et al., 2017). В отличие от «свистов-автографов» афалин, их продуцирование более характерно при содержании животных в неволе; в общем объеме вокальной продукции подобные сигналы составляют порядка 5–10 %.

6.2.4. Горбатый кит

Акустическая сигнализация горбатых китов приурочена к репродуктивному периоду, продуцентами сигналов являются половозрелые самцы. По этой причине, а также из-за структуры самих сигналов, исследователи обычно называют их «брачными песнями». Было обнаружено, что продуцируемые горбачами акустические сигналы представляют собой иерархическую систему, достаточно динамичную во времени и пространстве. В ее основе лежат звуковые элементы, имеющие несложную форму контура с гармониками, продолжительностью 0,5–1,5 с, диапазон частоты основного тона обычно не превышает 3 кГц. Комбинации этих элементов составляют «фразы», из которых формируется собственно «песня». Ее общая продолжительность может составлять от 6 до 30 минут. Набор элементов, из которых складываются песни, называется «темой». В свою очередь, совокупность «песен» составляют «песенную партию» (рис. 107).

Были выявлены следующие общие закономерности продуцирования горбатыми китами акустических сигналов:

- в одном районе в течение сезона всеми самцами-продуцентами «песен» используются примерно одни и те же «темы»;
- в районах, достаточно удаленных друг от друга, «темы» отличаются друг от друга;
- от сезона к сезону в «темах» иногда появляются изменения;
- новые элементы в «темах» могут заимствоваться продуцентами друг у друга.

Таким образом, система «песен» горбачей также может рассматриваться в качестве примера «акустического информационного поля», регулирующего взаимоотношения между представителями вида во время одного из

важнейших периодов в их жизни. На основании данных о мощности продуцируемых китами сигналов площадь такого «поля» можно оценить, как минимум, в несколько сотен квадратных километров.

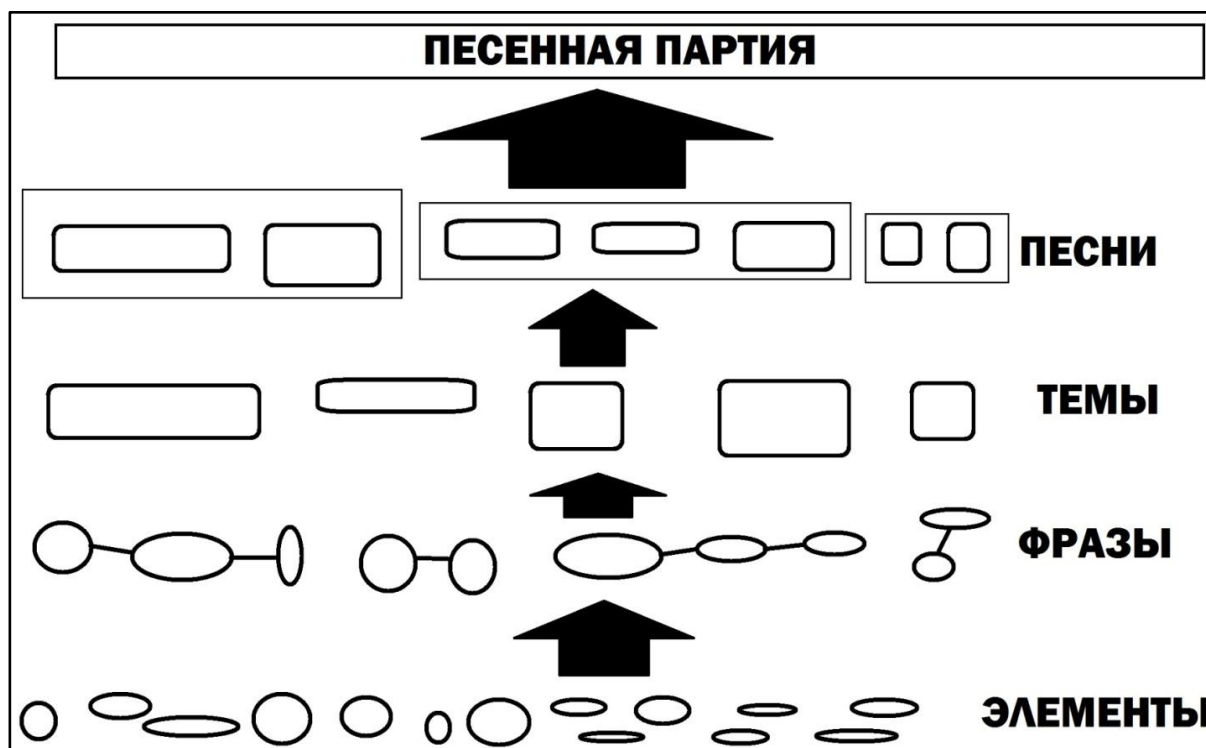


Рис. 107. Схема структуры вокального репертуара горбатого кита

6.2.5. Косатка

В вокальном репертуаре косаток так же, как и у многих других видов дельфинов, присутствуют звуки как импульсного, так и тонального происхождения (и их комбинации). Хотя число разных категорий сигналов не столь велико, как в репертуаре белух, их типология до сих пор вызывает вопросы у исследователей. Отдельные импульсы и их серии служат у косаток (как и у других зубатых китов), в основном, для эхолокации. Модулированные последовательности импульсов с высокой скоростью их следования (применительно к косаткам называемые «криками»), а также свисты, считаются коммуникативными сигналами (с различной функциональной нагрузкой). Исследователями выделено несколько категорий «криков»:

- «дискретные», которые достаточно четко разделяются на конечное число типов (с внутритиповой вариабельностью),
- «вариабельные», не поддающиеся разделению на определенные типы, и являющиеся, таким образом, высокоградуальной системой,
- «аберрантные», напоминающие сильно трансформированные «дискретные крики».

Большая часть работ по акустической активности косаток посвящены «дискретным крикам», остальные их категории до настоящего времени

изучены очень мало. Практически не исследованы и свисты, существуют только предположения об их использовании косатками в различных поведенческих контекстах в качестве средства ближнедистантной коммуникации (Thomsen et al., 2002).

Важным фактором, влияющим на характер акустической активности косаток, является их принадлежность к тому или иному экотипу. В настоящее время большинство исследователей выделяют три экотипа, разделившиеся несколько десятков тысяч лет назад и различающиеся морфологически, генетически и поведенчески: «прибрежные резидентные», «прибрежные транзитные» и «офшорные». Считается, что популяции, относящиеся к разным экотипам, являются репродукционно изолированными. Наиболее изучены представители резидентного экотипа, наименее, соответственно, — «офшорные». У резидентных косаток выявлена довольно сложная иерархическая структура популяций, состоящая из элементарных групп, «семей», «кланов» и т. д. Объектом питания представителей данного экотипа являются различные виды рыб; транзитные косатки охотятся на морских млекопитающих и птиц. С этим связывают значительно меньшую акустическую активность транзитных косаток: предполагается, что для того, чтобы не вспугивать потенциальную добычу, они больше сориентированы на восприятие звуков, исходящих от жертв.

Результаты проведенных исследований показывают, что членами социумов различных уровней, в совокупности составляющих, как уже сказано выше, сложную иерархическую структуру популяции, продуцируются определенные, группо-специфичные наборы «дискретных криков». Таким образом, «дискретные крики» можно рассматривать как систему своеобразных «коллективных автографов», позволяющую группе косаток создавать «акустическое информационное поле» на достаточно большой акватории. При этом исследователями подчеркивается, что для освоения подобной системы у косаток существуют такие феномены, как «вокальная обучаемость», «наследование вокальных традиций», а также «горизонтальный (межгрупповой) перенос» акустических элементов вокального репертуара.

6.2.6. Морской заяц

В целом подводный акустический репертуар морского зайца представляется весьма стабильной и даже консервативной системой. Общее число выделенных типов сигналов (учитывая зарубежные данные) составляет не более десяти-двенадцати. Большинство из них встречаются на всем пространстве ареала вида (у представителей беломорской популяции нами выделено семь типов сигналов). Существенных изменений в сигнализации на протяжении нескольких десятилетий не обнаружено. На примере одного из типов нам удалось продемонстрировать возможные индивидуальные особенности их продуцирования в виде отличий частотно-временных характеристик сигналов.

Акустическая активность морских зайцев связана со вполне определенным поведенческим контекстом – зимне-весенним периодом размножения (в записях, сделанных нами в другие сезоны, сигнализация практически отсутствует). Продуцентами сигналов являются половозрелые самцы. В рамках применяемой нами парадигмы это означает, что перманентное продуцирование морскими зайцами акустических сигналов является основной составляющей «информационного поля», которое становится важным фактором, регулирующим жизнедеятельность популяции в репродуктивный период.

Известно, что период молочного кормления у морских зайцев составляет порядка одного месяца, после чего детеныш переходит к самостоятельной жизни. Сам процесс продуцирования сигналов обусловлен, по всей видимости, генетическими механизмами. С другой стороны, поскольку в целом период щенки и спаривания продолжается несколько месяцев, детеныши с самого рождения (а, возможно, и ранее) попадают в специфическую акустическую обстановку, которая в дальнейшем повторяется ежегодно.

6.2.7. Тюлень Уэдделла

Для представителей данного вида также характерна интенсивная подводная акустическая активность в период щенки и последующего спаривания, с чем связывают основную функциональную нагрузку сигналов. Ряд из них могут продуцироваться как самцами, так и самками. Сами сигналы довольно разнообразны, среди них отмечены и тональные, и импульсные. Частотный диапазон – до 20 кГц, продолжительность сигналов разных типов может составлять от нескольких миллисекунд («щелчки») до 1 минуты («трели»). Наличие в репертуаре импульсных серий, а также тот факт, что представители вида в поисках добычи совершают погружения в трещины во льду на глубину до 600 м, позволяет предположить, что часть звуков может использоваться для эхолокации.

В составе репертуара разными исследователями выделяются от 13 до 16 категорий сигналов, некоторые из которых разделяются на типы. Общее количество типов составляет порядка 30. Как правило, сигналы продуцируются в виде последовательностей различной длительности (называемых некоторыми авторами «песнями»). У особей из разных популяций обнаружены территориальные отличия в репертуарах.

6.3. Сравнение подводной акустической сигнализации исследуемых видов

При сравнении между собой вокальных репертуаров рассматриваемых видов можно обозначить три уровня, на которых обнаруживаются сходство и различия продуцируемых животными акустических коммуникативных сигналов. Первый уровень – «физический», на котором сравниваются

частотно-временные параметры сигналов. Второй – «структурный», где рассматриваются общие принципы организации вокального репертуара, как системы. Третий уровень – «функциональный» (использование сигнализации в тех или иных процессах жизнедеятельности).

6.3.1. Уровень физических параметров

Частотно-временные характеристики акустических сигналов в значительной степени зависят от строения и, соответственно, акустических свойств, имеющих у представителей вида звукопроизводящих органов; сходство в сигнализации у разных видов обуславливается, отчасти, их эволюционной близостью. Так, весьма схожие сигналы (как импульсные, так и тональные) присутствуют в репертуарах всех четырех рассматриваемых видов зубатых китообразных. Как уже отмечалось выше, такое сходство (вплоть до полной идентичности) особенно характерно для ряда тональных сигналов афалин и белобочек (рис. 108).

Сходные между собой сигналы встречаются также в репертуарах белух и косаток (рис. 109). Наконец, сигналы, весьма схожие с импульсно-тональными сигналами афалин, присутствуют также в репертуарах всех остальных исследуемых видов (рис. 110). Возможные причины подобного сходства будут рассмотрены в следующих разделах.

Сигналы тюленей, а также горбатых китов, в целом существенно отличаются от сигналов зубатых китов за одним исключением: в репертуаре тюленя Уэдделла обнаружены импульсные серии, напоминающие локационные импульсы дельфинов.

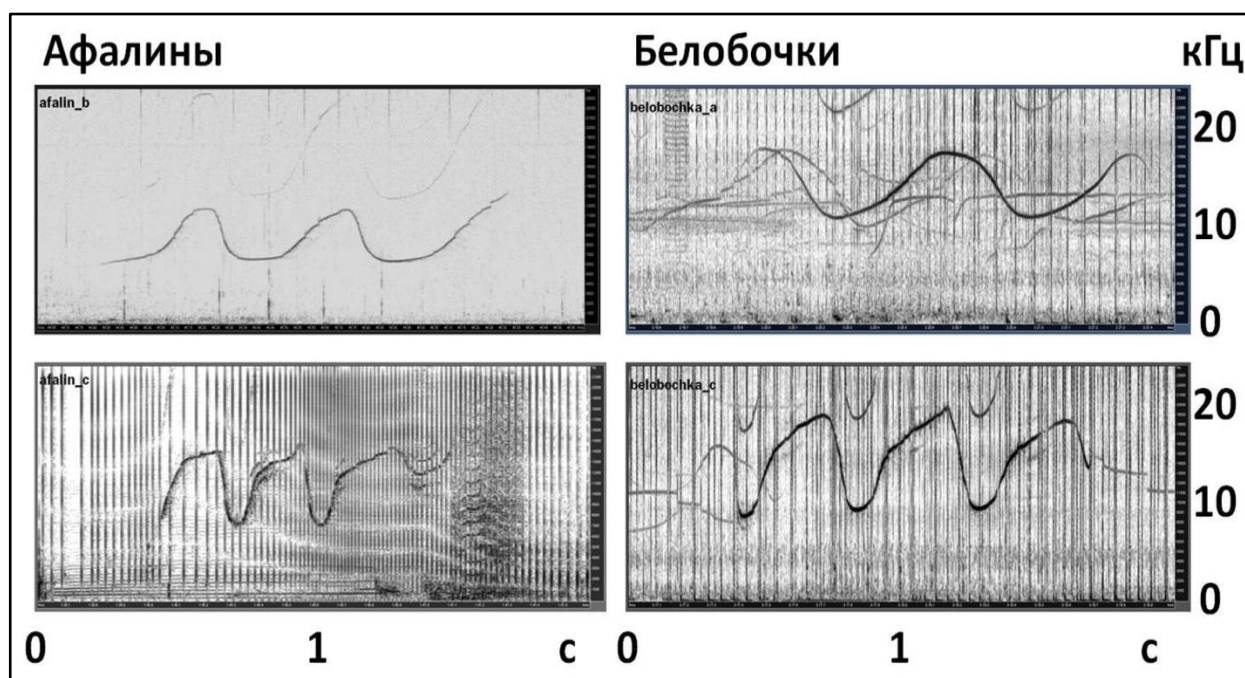


Рис. 108. Сходство некоторых тональных сигналов афалин и белобочек

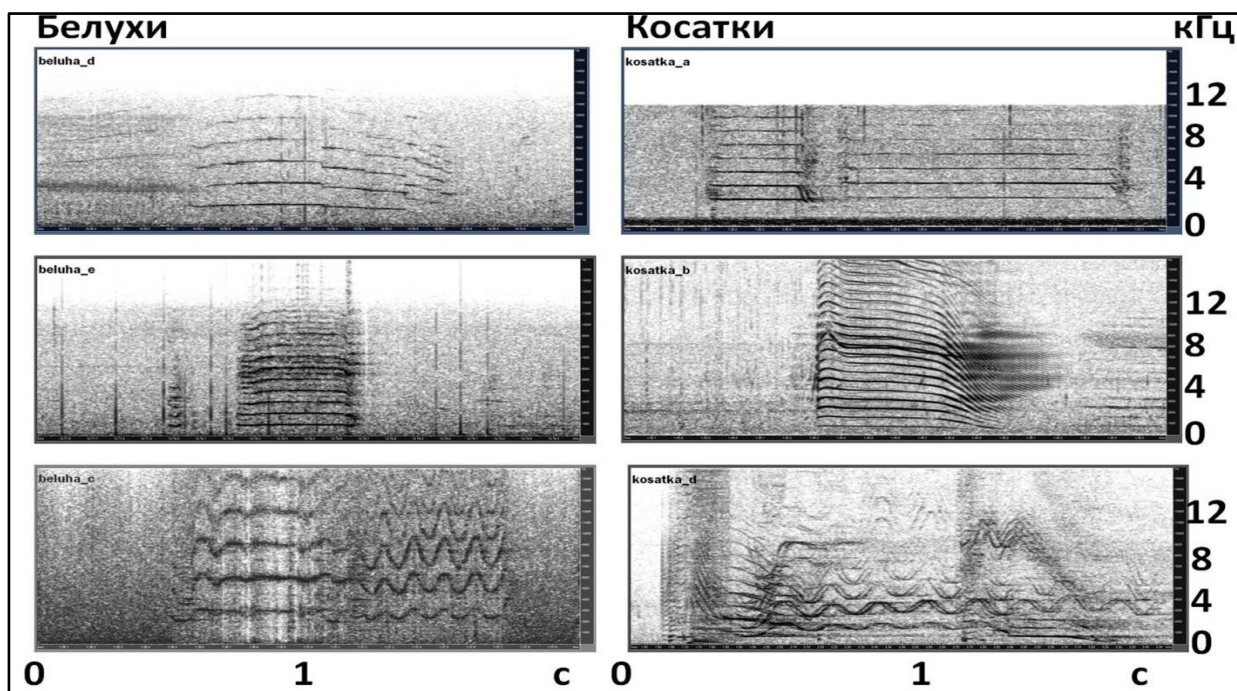


Рис. 109. Сходство некоторых сигналов белух и косаток (записи сигналов косаток предоставлены О. А. Филатовой)

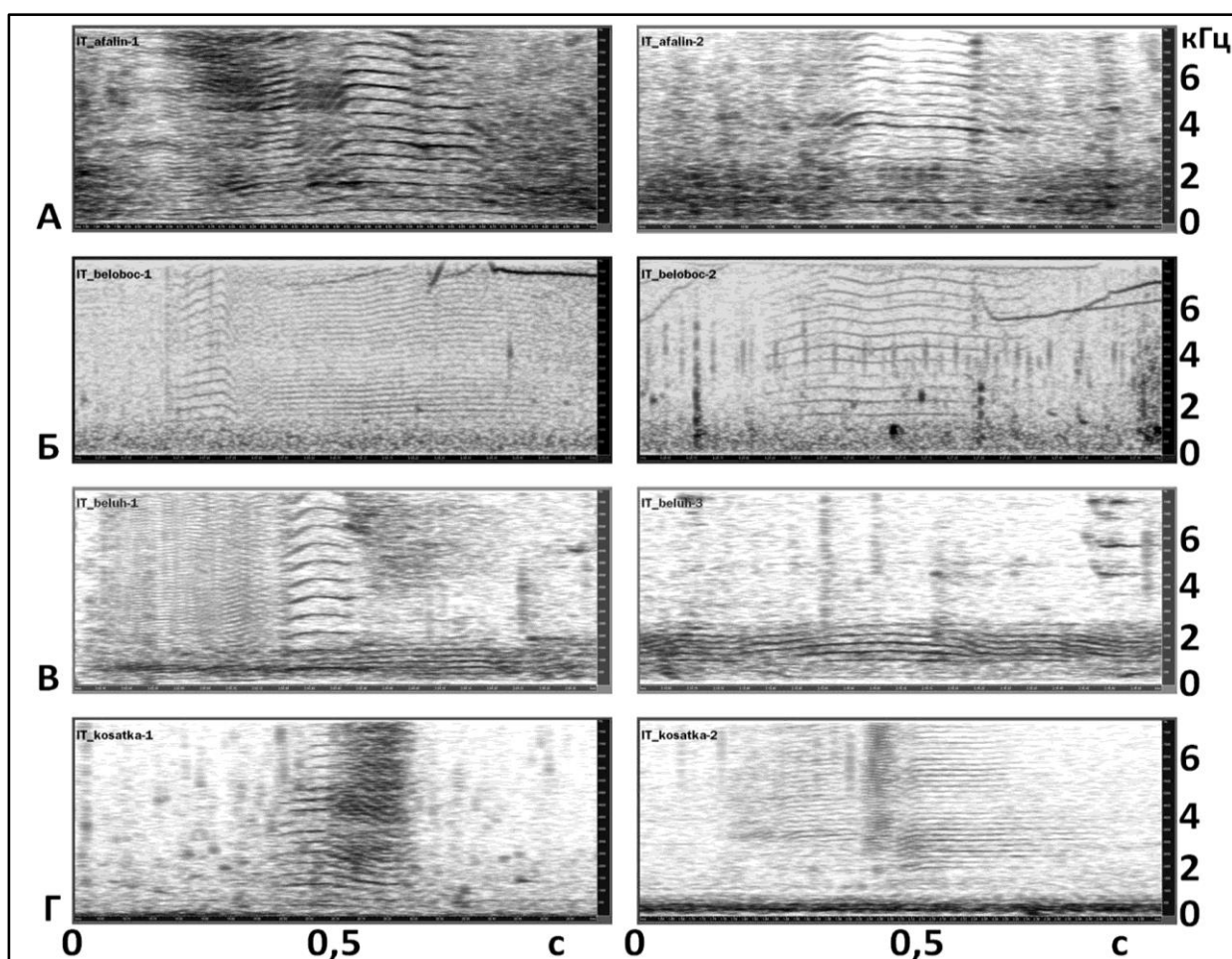


Рис. 110. Сходство импульсно-тональных сигналов исследуемых видов.
А – афалины, Б – белобочки, В – белухи, Г – косатки

6.3.2. Структурный уровень

Среди рассматриваемых видов морских млекопитающих наиболее ярко выраженной иерархической структурой обладает подводная акустическая сигнализация горбачей. В их репертуаре выявлено несколько уровней («элементы», «фразы», «песни»), на каждом из которых происходит комбинирование единиц более низкого порядка (см. рис. 107). Согласно имеющимся данным, уже на уровне «фраз» проявляются географические отличия репертуаров разных популяций, а также изменения сигнализации от сезона к сезону (Eriksen et al., 2005; Winn et al., 1981).

Тюлени Уэдделла также продуцируют комбинированные последовательности элементарных сигналов (общее количество которых порядка 30), называемые некоторыми исследователями «песнями». В репертуаре морских зайцев общее количество типов сигналов невелико (10–12 по всему ареалу), какие-либо сложные их комбинации не обнаружены (хотя устойчивые объединения нескольких типов сигналов отмечаются довольно часто). С некоторой долей условности в качестве аналога «песни» может рассматриваться сигнал № 7 (по нашей классификации), представляющий собой последовательность трелей нарастающей длины.

Вокальные репертуары представителей рассматриваемых видов зубатых китов характеризуются гораздо бóльшим разнообразием, поэтому сформулировать какие-то общие представления об их структурах довольно сложно. В качестве характерной тенденции, свойственной представителям всех четырех видов, можно отметить продуцирование последовательностей стереотипных сигналов определенных категорий (рис. 111).

У афалин и, возможно, у белобочек такими сигналами являются «свисты-автографы» и «псевдоавтографы», у касаток – «дискретные крики». У белух в виде стереотипных последовательностей могут продуцироваться звуки, относящиеся к нескольким категориям.

Ряд категорий сигналов рассматриваемых видов зубатых китообразных могут быть охарактеризованы как «дискретные» (отдельные типы сигналов внутри категории выделяются достаточно четко, а их общее число ограничено), а другие – как «вариабельные», представляющие собой высокоградуальные совокупности, где общее количество типов сигналов определить невозможно. Данная терминология была разработана исследователями акустической сигнализации косаток (Филатова и др., 2004, 2009; Ford, 1989) применительно к репертуару представителей вида, в котором были выделены «дискретные» и «вариабельные» крики, а также свисты, представляющие собой, по всей видимости, высокоградуальную систему. Но подобный принцип классификации возможно применить и к репертуарам других видов. Так, например, у афалин имеется система тональных сигналов, состоящая из достаточно большого (но не бесконечного) числа дискретных типов, внутри которой можно провести определенную

классификацию (см. рис. 106), и высокоградуальная система импульсно-тональных сигналов (см. рис. 41–43).

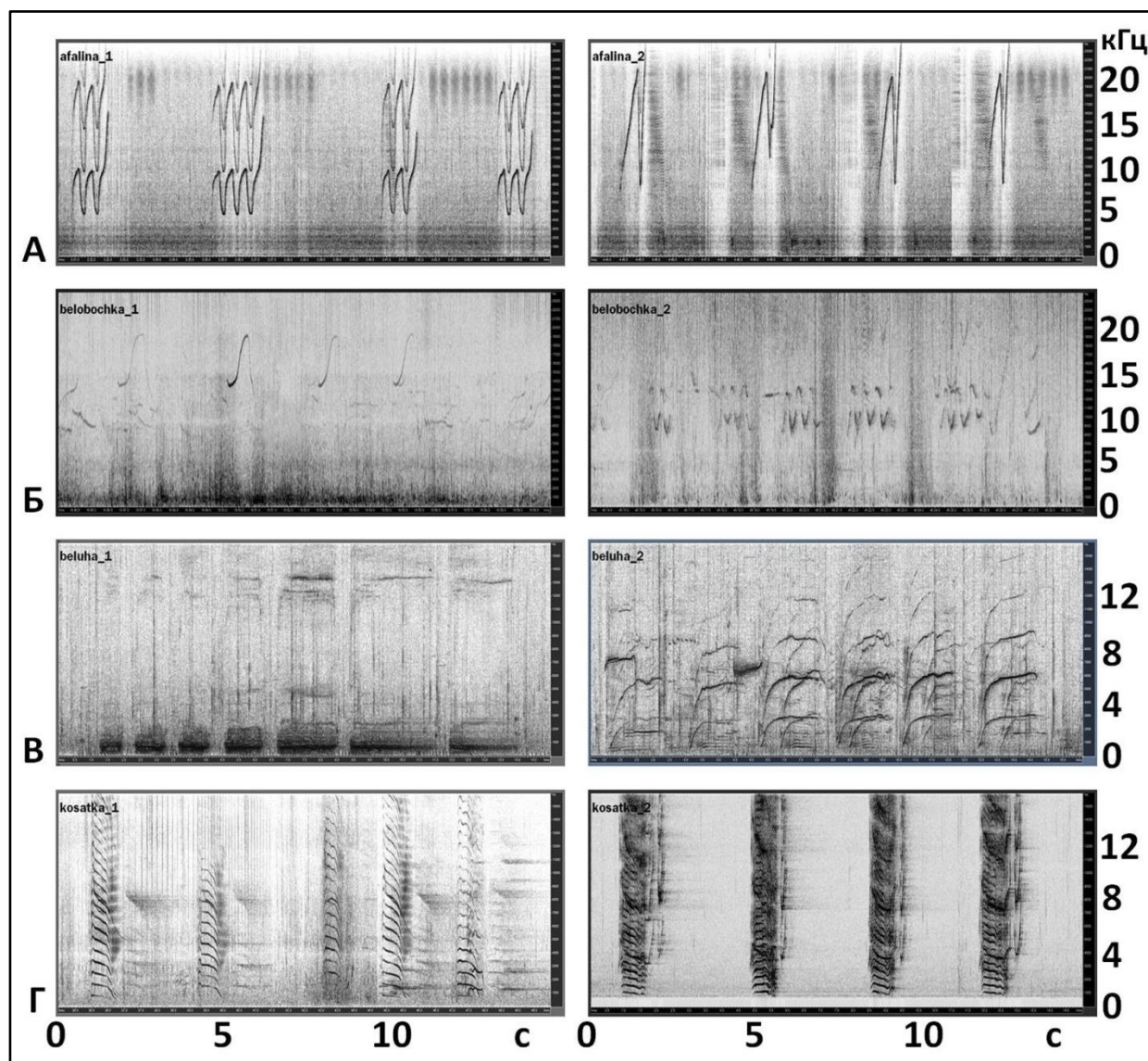


Рис. 111. Серии стереотипных сигналов в репертуарах разных видов.

А – афалины, Б – белобочки, В – белухи, Г – косатки
(записи сигнализации косаток предоставлены О. А. Филатовой)

Как уже неоднократно отмечалось выше, сигнализация белобочек чрезвычайно похожа (по крайней мере, по внешним признакам) на сигнализацию афалин, однако, вполне возможно, что свисты, отнесенные нами к первой подкатегории (см. раздел 4.1.), являются, согласно используемой терминологии, «вариабельными». Что касается сигнализации белух, то в настоящее время большинство категорий сигналов, присущих данному виду, можно охарактеризовать, как высокоградуальные, т. е. «вариабельные».

6.3.3. Функциональный уровень

При анализе акустических коммуникативных систем следует учитывать, что их структура и функции взаимосвязаны самым тесным образом. Коммуникативные системы любого типа подразумевают структурирование – очевидно, что при помощи хаоса невозможно передать какую-либо информацию, кроме, разве что, самого факта продуцирования сигналов. Чем сложнее передаваемая информация, тем сложнее должна быть и структура, при помощи которой эта передача происходит (Гавра, 2011; Назарчук, 2009; Почепцов, 2001; Степанов, 1971). Наиболее совершенная из известных нам коммуникативных систем, характеризующаяся как коммуникативная система открытого типа, – это человеческая речь, реализуемая в форме нескольких тысяч языков. Несмотря на чрезвычайное разнообразие синтаксиса, все человеческие языки обладают одним общим свойством – иерархичностью структуры. Из ограниченного набора элементарных единиц (фонем) складываются их комбинации разных уровней; число комбинаций практически бесконечно, что и позволяет кодировать любую информацию (Касевич, 1977; Солнцев, 1971; Фитч, 2013). Аналогичным образом, анализируя коммуникативные системы животных, логично предположить, что по уровню сложности системы сигналов, используемых для коммуникации, можно судить и об их потенциальных информационных возможностях.

Следует помнить, что интерпретация функциональной нагрузки вокальных репертуаров животных всегда представляла определенную трудность для исследователей; в еще большей степени это относится к акустической сигнализации гидробионтов, поскольку значительную часть времени они проводят под водой и скрыты от наблюдателя. Зачастую приходится прибегать к аналогиям из жизнедеятельности наземных млекопитающих, общебиологическим закономерностям и логическим построениям.

У трех из рассматриваемых нами видов (морской заяц, тюлень Уэдделла и горбатый кит) акустическая активность приурочена ко вполне определенному периоду жизни – рождению детенышей и спариванию, а продуцентами сигналов являются, в основном, половозрелые самцы. Следовательно, с большой долей вероятности, функциями сигналов могут являться привлечение самок, охрана индивидуальных акваторий, демонстрация конкурентоспособности и т. п. Однако структурные характеристики репертуаров у представителей данных видов имеют существенные различия. Так, вокальный репертуар морского зайца представляется наиболее бедным с точки зрения разнообразия сигналов (10–12 типов для всего ареала); кроме того – он мало отличается у представителей разных популяций и практически не меняется на протяжении, по крайней мере, нескольких десятков лет. В репертуаре тюленя Уэдделла выделено гораздо больше типов сигналов, кроме того – показаны

существенные территориальные отличия. Наконец, репертуар горбатых китов имеет многоуровневую иерархическую структуру, существенные отличия в сигналах, зарегистрированных в разных популяциях («диалекты»), а также – постепенно изменяется от сезона к сезону.

Для адекватного объяснения подобных различий следует, во-первых, учитывать уровень развития психики субъектов коммуникации. Очевидно, что более развитые когнитивные способности подразумевают использование и более сложных систем коммуникации; более того, как показали эксперименты на высших приматах, потенциальные интеллектуальные возможности позволяют животным освоить системы общения такого уровня, который не достигается в процессе их естественной жизнедеятельности (Зорина, Смирнова, 2006). Разумеется, проведение корректного сравнения уровня психического развития достаточно большого количества видов морских млекопитающих представляется нереальной задачей. Тем не менее, за последние десятилетия был собран обширный материал, касающийся поведения этих животных в естественной среде; интеллектуальные способности некоторых видов исследовались в ходе экспериментов в дельфинариях. В целом к настоящему времени сложилось представление о том, что уровень психического развития ластоногих соответствует таковому у типичных хищных (напомним, что в последнее время систематики объединяют эти две группы в один отряд). Что касается китообразных, то их когнитивные способности (в особенности – у представителей зубатых китов) считаются более высокими по сравнению с ластоногими, достигая (по крайней мере, у некоторых из них) уровня высших приматов (Herman, 2010).

С другой стороны, развитию систем коммуникации способствует социальный образ жизни субъектов, стимулирующий процессы общения. С таких позиций достаточно легко объясняется, например, относительная простота вокального репертуара морского зайца по сравнению с тюленем Уэдделла: для первого всегда характерен одиночный образ жизни, второй же образует репродуктивные скопления, на которых формируются группы гаремного типа.

Функциональной нагрузке акустических сигналов зубатых китов вообще труднее дать однозначную трактовку, поскольку они продуцируются в самых разных поведенческих ситуациях и характеризуются значительно большим разнообразием. В репертуарах рассматриваемых видов более или менее адекватно возможно интерпретировать только функции некоторых категорий сигналов у афалин и косаток. У первого вида – это тональные сигналы, большая часть которых является индивидуально-специфичными. Следует признать, что по своим информационным возможностям такая система не позволяет передавать какую-либо слишком сложную информацию, а наиболее очевидной функцией этой категории сигналов является индивидуально-опознавательная. Однако в такой роли они представляются идеальным средством для «дальнедистантной» коммуникации в море, создавая «информационное поле», позволяющее

членам сообщества определять местоположение друг друга. Судя по нашим данным, вполне возможно, что эти сигналы используются также для демонстрации иерархического статуса особей в группах. Гипотетически можно представить, что какие-то из них (например – «псевдоавтографы») могут использоваться для подачи простых команд, однако подобные предположения требуют получения подтверждений в ходе дальнейших исследований.

Аналогичное «информационное поле» создают и косатки при помощи «дискретных криков». Однако, в отличие от афалин, передаваемая таким образом информация предназначена для идентификации не отдельных особей, а групп того или иного иерархического уровня. Такая разница в функциях может быть объяснена разницей в структуре сообществ: у косаток она значительно более жесткая и иерархичная.

Определение функциональной нагрузки сигналов белобочек и белух представляет гораздо бóльшую проблему – у первых из-за относительно небольшого объема имеющихся к настоящему времени данных об их акустической активности и поведении, у вторых – из-за необычайного разнообразия категорий и типов продуцируемых ими сигналов.

Как уже неоднократно отмечалось выше, сигнализация белобочек весьма схожа с таковой у афалин. «Типичные» свисты (первой подкатегории) продуцируются белобочками весьма интенсивно и хаотично; сигналы разных особей налагаются друг на друга, отчасти напоминая звуковую картину, производимую стаей птиц (так называемый «стадный клёкот»); анализ показывает, что значительное число сходных сигналов может продуцироваться разными особями. Свисты же, идентичные «автографам» афалин, не являются доминирующими в репертуаре; количество выделяемых типов при наблюдениях в природе всегда оказывалось существенно меньше, чем число наблюдаемых особей. Исходя из этого, свисты второй подкатегории «автографами» (в том смысле, как они определяются у афалин) скорее всего не являются.

Большинство категорий сигналов белух до сих пор не имеют функциональной привязки к определенному поведенческому контексту. Обнаруженные же в репертуаре «индивидуальные» сигналы составляют лишь незначительную долю в общем объеме продуцированных сигналов; таким образом, в настоящее время неясно, играют ли они такую же определяющую роль в жизнедеятельности, как «свисты-автографы» у афалин.

Следует отметить, что в последнее время за рубежом появился ряд публикаций, в которых авторы описывают сигналы, похожие на «автографы» афалин, присутствующее в репертуарах разных видов дельфинов. Исследования в природе показали наличие подобных сигналов у большелобых стенелл *Stenella frontalis* (Bebus, Herzing, 2015), гвианских соталий *Sotalia guianensis* (Duarte de Figueiredo, Simão, 2009; Lima, Le Pendu, 2014), китайских белых дельфинов *Sousa chinensis* (Cheng et al., 2017; Van

Parijs, Corseron, 2001 a, b) и некоторых других видов. Речь идет о том, что эти дельфины продуцируют (зачастую в виде серий) стереотипные тональные сигналы с выраженной формой контура. Однако определение «свистов-автографов» требует, чтобы данные сигналы доминировали в индивидуальных репертуарах продуцентов, а это, строго говоря, можно подтвердить только длительном содержании животных в дельфинарии, что для большинства видов является невозможным. Таким образом, в настоящее время мы можем определенно говорить о существовании «автографов» только у афалин.

Обобщая и систематизируя результаты проведенного сравнительного анализа вокальных репертуаров нескольких видов морских млекопитающих, выделенные черты их сходства (на разных уровнях) мы можем представить в виде таблицы (табл. 3).

Таблица 3. Сходство сигналов, продуцируемых представителями исследуемых видов

Виды	Физический уровень			Структурный уровень		Функциональный уровень		
	Импульсы и их серии	Тональные сигналы	Импульсно-тональные сигналы	Иерархическая структура сигналов	Продуцирование последовательностей стереотипных сигналов	Преимущественное продуцирование сигналов в репродуктивный период	Установленное (или возможное) продуцирование индивидуально-опознавательных сигналов	Продуцирование сигналов, демонстрирующих принадлежность к определенной группе
Афалина	***	***	***	***	***		***	
Белобочка	***	***	***		***		***	
Белуха	***	***	***		***		***	
Косатка	***	***	***		***			***
Горбатый кит				***		***		
Морской заяц		***				***		
Тюлень Уэделла	***			***		***		

6.4. Специфика вокального репертуара афалин по сравнению с акустической сигнализацией других рассмотренных видов

Специфические особенности вокального репертуара афалин позволяют, на наш взгляд, выделить его из ряда репертуаров других рассмотренных видов. Структура и функции коммуникативных сигналов этих дельфинов в настоящее время большинством исследователей интерпретируются в общих чертах вполне определенно. Напомним, что их можно достаточно четко разделить на две категории: тональные (свисты) и импульсно-тональные сигналы. Рассматриваемые в данной работе тональные сигналы (свисты) наиболее полно соответствуют нашим представлениям об «акустическом информационном поле» данного вида. Большинство свистов являются индивидуально-специфичными (персонифицированными), наиболее характерные из них – это «свисты-автографы», формирующиеся у детеныша афалины на протяжении первого года жизни (Frippe et al., 2005) и остающиеся (иногда – с небольшими изменениями) в репертуарах особей на протяжении многих лет. «Автографы» являются доминирующими сигналами; по нашим наблюдениям, они постоянно продуцируются дельфинами, как при содержании в неволе, так и в естественной среде в различных поведенческих контекстах. Следует отметить, что, хотя так называемые «контактные» сигналы встречаются в репертуарах многих видов млекопитающих, индивидуальные «позывные» в столь выраженной форме, как «автографы» афалин, к настоящему времени у других видов не отмечены. Одной из предпосылок для подобной «индивидуальности» является, по-видимому, специфика присущей виду социальной структуры. Многочисленные полевые исследования показали, что сообщества афалин представляют собой весьма динамичную (в пространстве и во времени) систему. В ней, судя по всему, отсутствует такая строгая, основанная на родственных связях иерархия, как, например, в сообществах косаток. Элементарной единицей у афалин является «ядро», состоящее из двух-трех родственных особей. Из них формируются более крупные группы, однако их состав может довольно легко меняться – «ядра» переходят из одной группы в другую, во время питания члены групп легко разобщаются (Белькович и др., 1978; Затевахин, Белькович, 1987; Odell, Asper, 1990; Scott et al., 1990). Таким образом, передача дельфинами информации о местонахождении каждой отдельной особи (что и считается основной функцией индивидуальных «свистов-автографов»), представляется вполне логичной.

Другой предпосылкой для продуцирования «автографов» может являться высокий интеллектуальный уровень афалин. Как уже отмечалось выше, в многочисленных экспериментах была продемонстрирована способность этих дельфинов к абстрагированию, экстраполяции (Крушинский и др., 1972; Стародубцев, 2000; Стародубцев и др., 2002, Adler, Adler, 1982), и даже – к усвоению искусственного «языка жестов» (Herman, 1986, 1987; Herman et al., 1984, 1993). Соответственно, и существование у каждой особи индивидуально-специфического сигнала, отличающегося от таковых у других

особей, свидетельствует не просто о высоком уровне психического развития представителей вида. В данном случае речь может идти, вероятно, об их способности к самоидентификации, каковая, кроме человека, подтверждена только для высших приматов.

Важным показателем исключительности данной категории сигналов является онтогенез «автографа». По наблюдениям в дельфинариях известно, что он формируется у детеныша в самом раннем возрасте. Как уже отмечалось выше, помимо генетической обусловленности продуцирования тех или иных звуков, многим видам зубатых китов свойственно вокальное обучение (а также звукоподражание). Однако формирование «автографов» у афалин должно происходить каким-то более сложным образом, чем, например, усвоение косатками «дискретных криков», характерных для собственной группы. Ведь детеныш косатки, попадая в соответствующую «акустическую среду», должен усвоить звуки, **периодически продуцируемые другими членами группы**. Детеныш же афалины, прежде всего, должен научиться издавать свой индивидуальный, специфический сигнал, **не похожий** на «автографы» окружающих дельфинов. Механизмы такого научения пока неизвестны; для их понимания необходимо проведение достаточно сложных экспериментальных исследований.

Структура и функции импульсно-тональных сигналов, как уже неоднократно отмечалось выше, до настоящего времени остаются практически неисследованными. В немногочисленных работах, проведенных в дельфинариях, авторами указывалось на связь этой категории сигналов с агрессивным и агрессивно-игровым поведением дельфинов (Overstrom, 1983; McCowan, Reiss 1995; Blomqvist, Amundin, 2004). Относительно недавнее исследование Луис и др. (Luis et al., 2016) посвящено анализу физических характеристик импульсно-тональных сигналов свободноживущих афалин в эстуарии реки Садо, Португалия. Авторами были проанализированы 930 сигналов, среди которых, на основании статистического анализа выделено четыре крупных типа. Связи тех или иных типов с различными формами поведения выявлено не было; впрочем, такой задачи, по-видимому, и не ставилось. Ни в одном из проведенных ранее исследований не приводится данных о существенной доле импульсно-тональных сигналов в общем вокальном репертуаре, а также об их сложной внутренней структуре – что является главными результатами нашего исследования данной категории сигналов. Отчасти, это может быть объяснено особенностями методики и методологии проведения работ. Так, для получения полноценного представления о структуре импульсно-тональных сигналов требуется соответствующий выбор частотного диапазона звукозаписи, а также адекватная задаче настройка окна спектрального отображения. Например, в вышеупомянутой работе Луис и др. (2016), записи (и, соответственно, просмотр спектрограмм) производились в диапазоне до 96 кГц, в результате чего зарегистрированные сигналы представлялись уплощенными, мало отличающимися друг от друга.

Основная информация о свойствах импульсно-тональных сигналов была собрана нами в ходе анализа круглосуточных записей, а также записей, сделанных во время «относительной изоляции» исследуемых особей. Полученные данные говорят о том, что в общем объеме тональных и импульсно-тональных сигналов, продуцируемых дельфинами в течение суток, последние могут составлять до 60 %; интенсивность их продуцирования может достигать более 120 сигналов/час на особь, что косвенно свидетельствует о функциональной важности этих сигналов для их продуцентов.

Динамика акустической активности афалин в дельфинарии (в том числе, продуцирование импульсно-тональных сигналов) существенно различается в разные периоды и зависит от многих факторов. Основными из них являются: состав исследуемых дельфинов, время проведения записей, наличие или отсутствие людей в дельфинарии во время записи, а также характер деятельности дельфинов в период проведения записей. Как показано выше (рис. 71), при увеличении продуцирования свистов, как правило, снижается продуцирование импульсно-тональных сигналов. Интересным феноменом является также то, что при появлении в дельфинарии людей и, в особенности, при их активном взаимодействии с дельфинами, последними продуцировались, в основном, свисты. Таким образом, само присутствие исследователя во время записи может существенно влиять на акустическую картину. В природных условиях нами наблюдалось увеличение интенсивности продуцирования импульсно-тональных сигналов во время коллективных охот.

В целом импульсно-тональные сигналы афалин представляют собой высокоградуальную систему; они не сводимы к определенному числу типов, и, по-видимому, являются комбинациями простых элементов, которые могут встречаться также и в виде самостоятельных сигналов, причем сходные сигналы (и их элементы) присутствуют в репертуарах разных особей. По своим основным физическим характеристикам (длительность, максимальная и минимальная частота следования импульсов, коэффициент модуляции) импульсно-тональные сигналы отличаются у разных особей весьма незначительно (или не отличаются вовсе). Благодаря вышеуказанным свойствам, эта система обладает признаками «коммуникативной системы открытого типа» (к каковой относится человеческая речь).

Необходимо признать, что до настоящего времени коммуникативная функция импульсно-тональных сигналов не является строго доказанной. Речь скорее может идти об их потенциальных информационных возможностях, представление о которых основывается на анализе их системно-структурных свойств и доле в общем вокальном репертуаре. Однако демонстрируемый афалинами в экспериментах высокий уровень когнитивных способностей, их социальный образ жизни и наблюдаемые в естественной среде сложные формы поведения, позволяют допустить то, что они обладают коммуникативной системой, значительно превосходящей по своим возможностям существующие у других видов млекопитающих.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представители видов, вокальные репертуары которых были проанализированы в данной работе, относятся к консументам высшего порядка в морских экосистемах, по способам добычи пищи они являются типичными хищниками. Им свойственны сложные формы пищевого поведения – такие, как коллективные охоты у афалин, белух и косаток, или создание «пузырьковых сетей» горбатыми китами. Большинство из рассмотренных нами видов в той или иной форме ведут социальный образ жизни. Эти животные характеризуются высоким уровнем развития центральной нервной системы, что обуславливает и соответствующий уровень развития когнитивных способностей. Все эти факторы определяют необходимость поддержания общения между особями, причем наиболее оптимальным средством коммуникации для обеспечения такого общения в условиях водной среды представляется акустическая сигнализация. В целом, по аналогии с «биологическим сигнальным полем» наземных млекопитающих, подводную акустическую сигнализацию морских млекопитающих можно рассматривать как «акустическое информационное поле», являющееся важным фактором в регуляции процессов жизнедеятельности.

В ходе проведенного нами сравнительного анализа вокальных репертуаров тюленя Уэдделла, морского зайца, горбатого кита, косатки, афалины, белухи и белобочки были выделены и систематизированы их структурные и функциональные сходство и отличия. Сходство физических характеристик сигналов связано, как правило, с таксономической близостью видов и, соответственно, сходством строения звукопроизводящих органов. Сложность структуры вокального репертуара морских млекопитающих, как системы в целом, а также его функциональной нагрузки у отдельных видов обуславливается, с одной стороны, уровнем развития психических функций представителей видов, а с другой – особенностями структуры их сообществ и поведения.

Наибольший интерес представляет система акустической сигнализации афалин. Она к настоящему времени относительно хорошо изучена и интерпретирована. В целом вокальный репертуар афалин характеризуется несколькими специфическими чертами, позволяющими говорить о его уникальности по сравнению с репертуарами других видов морских млекопитающих.

В сигналах афалин выделяются две категории, обозначаемые нами как тональные сигналы (свисты) и импульсно-тональные сигналы. «Ядром» системы тональных сигналов являются доминирующие (до 80 %) в репертуаре каждой особи индивидуально-специфичные «свисты-автографы»; их постоянное продуцирование позволяет членам групп определять местоположение друг друга в пространстве на достаточно обширной акватории, а также иерархический статус продуцентов. При этом само

существование в репертуаре афалин сигналов подобного рода говорит о высоком уровне самоидентификации особей. Сложным психическим процессом является формирование «свистов-автографов» у детенышей в течение первого года жизни, происходящее, несомненно, в процессе общения с другими членами сообщества и при их активном влиянии.

«Импульсно-тональные» сигналы представляют собой высокоградуальную иерархическую систему, не сводимую к конечному числу типов и по ряду формальных признаков напоминающую «коммуникативную систему открытого типа». С точки зрения информационных возможностей, эта категория сигналов потенциально имеет большее значение, чем тональные сигналы (свисты), основной функцией которых является индивидуально-опознавательная.

Таким образом, по своим свойствам вокальный репертуар афалин представляется явлением исключительным. Для более глубокого представления об акустической коммуникативной системе этих дельфинов, а также об их психических способностях, требуется проведение дальнейших исследований, комбинирующих наблюдения в естественной среде и постановку экспериментов в дельфинариях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов А. П., Голубков А. Г., Ершова И. В. (1972) Исследование способности дельфинов к дифференцировке объемных предметов по линейным размерам и материалам // Некоторые проблемы биологической кибернетики. Л.: Наука, 1972. С. 101–104.
2. Агафонов А. В. Характеристика акустической активности белухи по результатам аудиторного анализа // Тезисы докладов 8-го Всесоюзного совещания «Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих». Астрахань: ротاپринт ЦПКТБ «Каспрыба», 1982. С. 3.
3. Агафонов А. В. Интерпретация смысловой нагрузки сигналов белух (*Delphinapterus leucas*): возможные сложности и пути решения задачи // Сборник научных трудов по материалам пятой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики». Одесса, 2008. С. 25–30.
4. Агафонов А. В., Казнадзей В. В. Опыт этолого-акустического исследования локальной популяции черноморских афалин // Поведение и биоакустика китообразных / Ред. Белькович В. М. М.: ИО АН СССР, 1987. С. 55–67.
5. Агафонов А. В., Кириллова О. И., Белькович В. М. Редукция типового разнообразия подводного акустического репертуара белух (*Delphinapterus leucas*) при их содержании в условиях ограниченного пространства // Сборник научных трудов по материалам шестой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики». Калининград: Капрос, 2020. С. 22–27.
6. Агафонов А. В., Логоминова И. В., Панова Е. М. Две системы акустических коммуникативных сигналов афалин (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821): характеристики, структура, функции. Симферополь, ИТ «АРИАЛ», 2018. 164 с.
7. Агафонов А. В., Панова Е. М. Индивидуальный репертуар тональных (свистовых) сигналов афалин (*Tursiops truncatus*), содержащихся в дельфинарии в условиях относительной изоляции // Известия РАН. Серия биологическая. 2012. № 5. С. 509–520.
8. Агафонов А. В., Панова Е. М. Взаимовлияние акустической сигнализации белух (*Delphinapterus leucas*) и афалин (*Tursiops truncatus*) при их совместном пребывании в дельфинарии // Сборник научных трудов по материалам восьмой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики». Санкт-Петербург, М.: РОО СММ, 2015. Т. 1. С. 12–18.
9. Агафонов А. В., Панова Е. М. Тональные сигналы (свисты) афалин (*Tursiops truncatus*) как система персонифицированных акустических коммуникативных сигналов // Журнал общей биологии. 2017. 78, № 1. С. 38–55.

10. Агафонов А. В., Панова Е. М., Логоминова И. В. Типология тональных сигналов афалин (*Tursiops truncatus*). М.: СММ – ИО РАН, 2016. 143 с.
11. Агафонов А. В., Чернецкий А. Д. Подводная акустическая сигнализация морского зайца (*Erignatus barbatus*) в Белом море // Океанология. 2018. Т. 58, № 4 Приложение, S3–S11.
12. Айрапетянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л.: Наука, 1974. 512 с.
13. Андрианов В. В., Беликов Р. А., Белькович В. М. Распределение белухи (*Delphinapterus leucas*) в Онежском заливе Белого моря в летний период // Океанология, 2009. Т. 40, № 1. С. 1–11.
14. Беликов Р. А., Белькович В. М. Акустический репертуар беломорских белух (*Delphinapterus leucas*) Соловецкого стада в репродуктивном скоплении // Фундаментальные исследования океанов и морей / Ред. Лаверов Н.П. М.: Наука, 2006 а. С. 299–337.
15. Беликов Р. А., Белькович В. М. Высокочастотные тональные сигналы белух (*Delphinapterus leucas*) в летнем скоплении у острова Соловецкий в Белом море // Акустический журнал, 2006 б. Т. 52, № 2. С. 156–164.
16. Поведение и биоакустика дельфинов [Сб. ст.] / АН СССР, Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова; отв. ред. В. М. Белькович. М.: ИОАН, 1978. 199 с.
17. Поведение и биоакустика китообразных [Сб. ст.] / АН СССР, Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова; Отв. ред. В. М. Белькович. М.: ИОАН, 1987. 217 с.
18. Белькович В. М. Ориентация дельфинов. Механизмы и модели. М.: ИЦССХ, 2001. 210 с.
19. Белькович В. М. Белуха Европейского Севера: новейшие исследования // Рыбное хозяйство. 2004. № 2. С. 31–32.
20. Белькович В. М., Чернецкий А. Д., Кириллова О. И. Биология белух *Delphinapterus leucas* южной части Белого моря // Морские млекопитающие (Результаты исследований, проведенных в 1995–1998 гг.) / Ред. А. А. Аристов и др. М., 2002. С. 114–126.
21. Белькович В. М., Дубровский Н. А. Сенсорные основы ориентации китообразных. Л.: Наука, 1976. 204 с.
22. Белькович В. М., Крейчи С. А. Особенности гласноподобных сигналов белухи // Акустический журнал. 2004. Т. 50, № 3. С. 1–8.
23. Белькович В. М., Хахалкина Э. Н. Этоголог-акустические корреляты черноморских афалин // Черноморская афалина *Tursiops truncatus ponticus*: Морфология, физиология, акустика, гидродинамика / Ред. Соколов В. Е. и Романенко Е. В. М.: Наука, 1997. С. 513–544.
24. Белькович В. М., Щекотов М. Н. Некоторые особенности акустической активности беломорской и дальневосточной белухи // Поведение и биоакустика китообразных / Ред. Белькович В. М. М.: ИО АН СССР, 1987. С. 93–109.

25. Белькович В. М., Щекотов М. Н. Белуха. Поведение и биоакустика в природе. М.: ИО АН СССР, 1990 а. 184 с.
26. Белькович В. М., Щекотов М. Н. Поведение и биоакустика ластоногих в естественной среде. М.: ИО АН СССР, 1990 б. 157 с.
27. Быть дельфином / Ред. сост.: Б. Ващенко, Г. Чернявский; фото В. Лягушкина. М.: РНОТОТЕАМ^О, 2014. 160 с.
28. Гавра В. П. Основы теории коммуникации. СПб.: Питер, 2011. 288 с.
29. Млекопитающие Советского Союза / Ред. В. Г. Гептнер и Н. П. Наумов. М.: Высш. школа, 1976. Т. 2, часть 3. 718 с.
30. Гладилина Е. В., Сербин В. В., Гольдин П. Е. Афалины (*Tursiops truncatus*) у траулерных судов при ловле шпрота в водах восточного и юго-восточного Крыма // Материалы седьмой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики». Суздаль, 2012. С. 165–166.
31. Дубровский Н. А. Эхолокационный анализатор черноморской афалины // Черноморская афалина *Tursiops truncatus ponticus*: Морфология, физиология, акустика, гидродинамика / Ред. Соколов В. Е., Романенко Е. В. М.: Наука, 1997. С. 544–574.
32. Затевахин И. И., Белькович В. М. Биология и социальная экология черноморской афалины // Поведение и биоакустика китообразных / Ред. Белькович В. М. М.: ИО АН СССР, 1987. С. 68–93.
33. Атлас морских млекопитающих СССР / Ред. Земской В. А. М.: Пищевая промышленность, 1980. 184 с.
34. Зорина З. А., Смирнова А. А. О чем рассказали «говорящие» обезьяны. М.: Языки славянских культур, 2006. 424 с.
35. Иванов М. П. Помехозащищенность акустической системы дельфина (эхолокация, ориентация, коммуникация) // Научная сессия памяти академика Л. М. Бреховских и профессора Н. А. Дубровского. М.: ГЕОС, 2009. С. 127–145.
36. Касевич В. Б. Элементы общей лингвистики. М.: Наука, 1977. 184 с.
37. Клейненберг С. Е. Млекопитающие Черного и Азовского морей. М.: АН СССР, 1956. 288 с.
38. Клейненберг С. Е., Яблоков А. В., Белькович В. М., Тарасевич М. Н. Белуха. М.: Наука, 1964. 456 с.
39. Крейчи С. А., Хахалкина Э. А., Белькович В. М. Корреляционный анализ сигнализации диких дельфинов афалин методом этолого-акустических текстов // Поведение и биоакустика китообразных / Ред. Белькович В. М. М.: ИО АН СССР, 1987. С. 26–54.
40. Крушинская Н. Л., Лисицына Т. Ю. Поведение морских млекопитающих. М.: Наука, 1983. 336 с.
41. Крушинский Л. В., Дашевский Б. А., Крушинская Н. Л., Дмитриева И. Л. Исследование способности дельфинов к оперированию эмпирической мерностью фигур // Доклады Академии наук СССР. 1972. Т. 204, № 3. С. 755–758.

42. Леонтьев А. Н. Избранные психологические произведения. М.: Педагогика, 1983. Т. 1. 392 с.
43. Лилли Дж. Человек и дельфин. М.: Мир, 1965. 160 с.
44. Логоминова И. В., Агафонов А. В., Горбунов Р. В. Этолого-акустические исследования белобочек (*Delphinus delphis ponticus* Barabash-Nikiforov, 1935) в акваториях юго-восточного побережья Крыма // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН, 2018. Вып. 3 (7). С. 35–42.
45. Логоминова И. В., Агафонов А. В., Горбунов Р. В. Пространственно-временная динамика локальной популяции черноморской афалины (*Tursiops truncatus ponticus* Barabash, 1940): визуальные и акустические методы описания // Океанология. 2019. Т. 59, № 1. С. 108–115.
46. Марков В. И., Прохоров И. С. О работе локатора дельфина в процессе распознавания подводных предметов // Морские млекопитающие. Результаты и методы исследований / Ред. Соколов В. Е. М.: Наука, 1978. С. 124–142.
47. Марков В. И. Продуктивность коммуникативной системы дельфина афалины: к проблеме внечеловеческих языковых систем // Язык в океане языков. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1993. С. 86–146.
48. Мозговой Д. П. Установки, перспективы и теории информационно-знакового поля млекопитающих // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2004. Т. 6, № 2, с. 341–349.
49. Назарчук А. В. Теория коммуникации в современной философии. М.: Прогресс-традиция, 2009. 320 с.
50. Наумов Н. П. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журнал общей биологии. 1971. Т. 32, № 6, С. 651–666.
51. Наумов Н. П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журнал общей биологии. 1973. Т. 34, № 6. С. 808–817.
52. Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 93–110.
53. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. М-Л: Гос. издательство биологической и медицинской литературы, 1935. Т. III. 752 с.
54. Огнетов Г. Н. Белуха. Запасы, распределение и условия обитания в западном районе российской Арктики // Рыбное хозяйство. 2002. № 1. С. 44–45.
55. Ожаровская Л. В. Размножение черноморской афалины // Черноморская афалина *Tursiops truncatus ponticus*: Морфология, физиология, акустика, гидродинамика / Ред. Соколов В. Е., Романенко Е. В. М.: Наука, 1997. С. 114–145.
56. Панов Е. Н. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и мире людей. М.: КМК, 2005. 496 с.
57. Панова Е. М., Агафонов А. В. Возможности формирования и развития знаковых коммуникативных систем у животных (на примере дельфинов-

- афалин) // Эпистемология & философия науки. 2011. Т. XXX, № 4. С. 149–160.
58. Панова Е. М., Беликов Р. А., Агафонов А. В., Белькович В. М. Зависимость акустической сигнализации белух (*Delphinapterus leucas*) от поведенческого контекста // Океанология. 2012 а. Т. 52, №1. С. 85–94.
59. Панова Е. М., Беликов Р. А., Агафонов А. В., Белькович В. М. Тональные сигналы белух (*Delphinapterus leucas*) мягостровского стада (Белое море, онежский залив) // Зоологический журнал. 2012 б. Т. 91, № 4. С. 1–13.
60. Попов П. Н. Промысловые млекопитающие восточного побережья Таймырского полуострова // Труды НИИ Полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. 1939. Вып. 8. С. 87–123.
61. Почепцов Г. Г. Теория коммуникации. М.: Рефл-бук, 2001. 652 с.
62. Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М.: Наука, 1965. 208 с.
63. Рябов В.А. Акустические сигналы и эхолокационная система дельфина // Биофизика. 2014. Т. 59, № 1. С. 169–184.
64. Рябов В. А. Некоторые аспекты отражения ЧМ-сигналов (свистов) дельфинов в экспериментальном бассейне // Акустический журнал. 2019. Т. 65, № 6. С. 853–860.
65. Соколов В. Е. Черноморская афалина *Tursiops truncatus ponticus*: Морфология, физиология, акустика, гидродинамика / Ред. В. Е. Соколов, Е. В. Романенко. М.: Наука, 1997. 672 с.
66. Солнцев В. М. Язык как системно-структурное образование. М.: Наука, 1971. 294 с.
67. Стародубцев Ю. Д. Способность дельфинов афалин к обобщению // Материалы международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики». Архангельск, 2000. С. 367–371.
68. Стародубцев Ю. Д., Кулагин В. В., Надолишняя А. П. О способности дельфинов афалин к выбору раздражителей по относительному признаку одинаковости при предъявлении стимулов в разных средах и при увеличении их числа // Тезисы докладов второй международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики». М., 2002. С. 244–245.
69. Степанов Ю. С. Семиотика. М.: Наука, 1971. 168 с.
70. Терво О., Миллер Л., Нильсен Т. Г. Вокализация гренландских китов (*Balaena mysticetus*) в заливе Диско (западная Гренландия) в зависимости от вертикального распределения планктона // Сборник научных трудов по материалам четвертой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики». Санкт-Петербург, 2006. С. 521–524.
71. Томилин А. Г. Звери СССР и прилежащих стран. Китообразные. М.: АН СССР, 1957. Т. 9. 756 с.
72. Томилин А. Г. Китообразные фауны морей СССР. М.: АН СССР, 1962. 218 с.

73. Федосеев Г. Ф. Распространение и численность тюленей на детных и линных залежах в Охотском море // Труды АтлантНИРО. 1971. Вып. 39. С. 87–99.
74. Филатова О. А., Борисова Е. А., Шпак О. В., Мещерский Г. И., Тиунов А. В., Гончаров А. А., Федутин И. Д., Бурдин А. М. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 11. С. 1345–1353.
75. Филатова О. А., Бурдин А. М., Хойт Э., Сато Х. Каталог дискретных типов звуков, издаваемых резидентными косатками (*Orcinus orca*) Авачинского залива п-ова Камчатка // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, № 9. С. 1169–1180.
76. Филатова О. А., Федутин И. Д., Бурдин А. М., Хойт Э. Подходы к классификации вокальных репертуаров на примере бифонических стереотипных звуков рыбоядных косаток (*Orcinus orca*) юго-восточной Камчатки // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 9. С. 1–10.
77. Филатова О. А., Бурдин А. М., Хойт Э. «Горизонтальный» перенос вокальных традиций в диалектах косаток (*Orcinus orca*). Зоологический журнал. 2010. Т. 89, № 11. С. 1–8.
78. Фридман В. С. От стимула к символу: Сигналы в коммуникации позвоночных. Ч. 1. М.: Либроком, 2013. 560 с.
79. Фитч У. Т. Эволюция языка. М.: Языки славянской культуры, 2013. 768 с.
80. Цалкин В. И. Некоторые наблюдения над биологией дельфинов Азовского и Чёрного морей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 1940. Т. 49, вып. 1. С. 61–68.
81. Чернецкий А. Д., Белькович В. М., Краснова В. В. Новые данные о структуре популяции белухи в Белом море // Материалы международной конференции Морские млекопитающие Голарктики. М.: КМК, 2002. С. 279–282.
82. Шулежко Т. С., Бурканов В. Н. Стереотипные акустические сигналы косатки *Orcinus orca* (Cetacea: Delphinidae) из северо-западной части Тихого океана // Биология моря. 2008. Т. 34, № 2. С. 132–138.
83. Щекотов М. Н., Агафонов А. В. Характеристика акустической активности, распределения и численности морского зайца и кольчатой нерпы Конюховой губы Белого моря // Проблемы современной океанологии. М.: ИО АН СССР, 1988. С. 106–108.
84. Abgrall P., Terhune J. M., Burton H.R. (2003) Variation of Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) underwater vocalizations over mesogeographic ranges. Aquatic Mammals, 29.2, pp. 268–277.
85. Adler L. L., Adler H. E. (1982) Cognitive functioning in Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). In: Evolution and determination of animal and human behavior, H. Schmidt and G. Tembrock (eds.). NY, 18 p.
86. Amundin M. (1991) Click repetition rate patterns in communicative sounds from the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*. Chapter in Ph.D. thesis. University of Stockholm.

87. Ansmann I. C., Goold J. C., Evans P. J. H. et al. (2007) Variation in the whistle characteristics of short-beaked common dolphins, *Delphinus delphis*, at two locations around the British Isles. *J. Mar. Biol. Ass.*, 87, pp. 19–26.
88. Arraut E. M., Viellard J. M. E. (2004) The song of the Brazilian population of Humpback whale *Megaptera novaeangliae*, in the year 2000: individual song variations and possible implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76 (2), pp. 373–380.
89. Awbrey F. T., Thomas J. A., Ewans W. E., Leatherwood S. (1982) Ross Sea killer whale vocalizations: preliminary description and comparison with those of some northern hemisphere killer whales. *Int. Whaling Comm. Rep. Comm.*, 32, pp. 667–670.
90. Bain D. E. (1986) Acoustic behavior of *Orcinus*: sequences, periodicity, behavioral correlates and an automated technique for call classification. In: *Behavioral Biology of Killer Whales*, New York, pp. 335–371.
91. 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, pp. 125–132.
92. Barrett-Lennard L. G. (2000) Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis. PhD thesis, Vancouver, University of British Columbia, 111 p.
93. Bazua-Duran C., Au W. L. (2004) Geographic variations in the whistles of spinner dolphins (*Stenella longirostris*) of the Main Hawaiian Islands. *J. Acoust. Soc. Am.*, v. 116 (6), pp. 3757–3769.
94. Bebus S. E., Herzing D. L. (2015) Mother-offspring signature whistle similarity and patterns of association in Atlantic Spotted dolphins (*Stenella frontalis*). *Anim. Behav. And Cogn.*, 2 (1), pp. 71–87.
95. Belikov S. E., Boltunov A. N., (2002) Distribution and migrations of cetaceans in the Russian Arctic according to observations from aerial ice reconnaissance. *NAMMCO Sci. Publ.*, v. 4, pp. 69–86.
96. Bjørgesæter A., Ugland K. I. (2004) Geographic variation and acoustic structure of the underwater vocalization of harbor seal (*Phoca vitulina*) in Norway, Sweden and Scotland. *J. Acoust. Soc. Am.*, v. 116 (4), pp. 2459–2468.
97. Blomqvist C., Amundin M. (2004) Hi-frequency burst-pulse sounds in agonistic/aggressive interaction in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). In: J. A. Thomas, C. F. Moss, M. Vater (eds.) *Echolocation in Bats and Dolphins*, Chicago, pp. 425–431.
98. Caldwell M. C., Caldwell D. K. (1965) Individualized whistle contours in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Nature*, v. 207, pp. 434–435.
99. Caldwell M. C., Caldwell D. K., Tyack P. L. (1990) Review of the signature-whistle hypothesis for the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In: *The Bottlenose Dolphin*, San Diego, pp. 199–234.
100. Cerchio S., Jacobsen J. K., Norris T. F. (2001) Temporal and geographical variation in songs of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*:

Synchronous change in Hawaiian and Mexican breeding assemblages. *Animal behavior*, 62 (3), pp. 313–329.

101. Cheng Zh., Wang D., Wu H. et al. (2017) Stereotyped whistles may be first evidence to suggest the possibility of signature whistles in an injured Indo-Pacific Humpback dolphin (*Sousa chinensis*). *Aquatic Mammals*, 43 (2), pp. 185–192.
102. Chu K., Harcourt P. (1986) Behavioral correlations with aberrant patterns in humpback whale songs. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19, pp. 309–312.
103. Clapham P. J. (2000) The humpback whale: Seasonal feeding and breeding in a baleen whale. In: “Cetacean Societies” (eds. J. Mann, P. L. Tyack, R. Connor, H. Whitehead), University of Chicago Press, pp. 173–196.
104. Corkeron P. J., Van Parijs S. M. (2001) Vocalizations of eastern Australian Risso’s dolphins, *Grampus griseus*. *Can. J. Zool*, v. 79/1, pp. 160–164.
105. Darling J. D., Jones M. E., Nicklin Ch. P. (2006) Humpback whale songs: Do they organize males during the breeding season? *Behaviour*, 143, pp. 1051–1101.
106. Deecke V. B., Ford J. K. B., Spong. P. (2000) Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour*, 60, pp. 629–638.
107. Eriksen N., Miller L. A., Tougaard J., Helweg D. A. (2005) Cultural change in the songs of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) from Tonga. *Behaviour*, 142, pp. 305–328.
108. Eskelinen H. C., Winship K. A., Jones B. L. et al. (2016) Acoustic behavior associated with cooperative task success in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal Cognition*, DOI 10.1007/s10071-016-0978-1.
109. Evans, W. E., Thomas, J. A., Davis, R. W. (2004) Vocalizations from Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) during diving and foraging. In: J. A. Thomas, C. F. Moss, M. Vater (Eds.), *Echolocation in bats and dolphins*, Chicago: University of Chicago Press, pp. 541–547.
110. Everest F. A., Young R. W., Johnson M. W. (1948) Acoustical characteristics of noise produced by snapping shrimp. *The Journal of the Acoust. Soc. of America*, 20, 137 p., (abstract).
111. Faucher A. (1988) The vocal repertoire of the St. Lawrence Estuary population of beluga whale (*Delphinapterus leucas*) and its behavioral, social and environmental contexts. MSc Thesis. Dalhousie University, 102 p.
112. Fearey J., Elwen S. H., James B. S., Gridley T. (2019) Identification of potential signature whistles from free-ranging common dolphins (*Delphinus delphis*) in South Africa. *Animal Cognition*, published online: 08 June 2019, <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01274-1>.
113. De Figueiredo L. D., Simão S. M. (2009) Possible occurrence of signature whistles in a population of *Sotalia guianensis* (*Cetacea, Delphinidae*) living in Sepetiba Bay, Brazil. *J. Acoust. Soc. Am.*, v. 126, 3, pp. 1563–1569.
114. Ford J. K.B. (1989) Acoustic behavior of resident killer whales (*Orcinus orca*) of Vancouver Island, British Columbia. *Can. J. Zool*, v. 67, pp. 727–745.

115. Ford J. K. B. (1991) Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Can. J. Zool*, v. 69, pp. 1454–1483.
116. Ford J. K. B., Ellis G. M., Barrett-Lennard L. G., Morton A. B., Palm R. S. and 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. 69, pp. 1456–1471.
117. Ford J. K. B., Fisher H. D. (1983) Group-specific dialects of killer whales (*Orcinus orca*) in British Columbia. In: R. Payne (ed.) *AAAS Sel. Symp Communication and behavior of whales*, pp. 129–161.
118. Fripp D., Owen C., Quintana-Rizzo E. et al. (2005) Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) appear to model their signature whistles on the signature whistles of community members. *Anim. Cognition*, 8, pp. 17–26.
119. Gazda S. K., Connor R. C., Edgar B. K., Cox F. (2005) A division of labor with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of Cedar Key, Florida // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 272, pp. 135–140.
120. Gol'din P., Gladilina E. (2015) Small dolphins in a small sea: age, growth and life-history aspects of the Black Sea common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Aquatic Biology*, v. 23, pp. 159–166.
121. Green K., Burton H. R. (1988 a) Annual and diurnal variations in the underwater vocalizations of Weddell Seals. *Polar Biol.*, 8, pp. 161–164.
122. Green K., Burton H. R. (1988 b) Do Weddell Seals sing? *Polar Biol.*, 8, pp. 165–166.
123. Green S. R., Mercado E., Pack A. A., Herman L. M. (2007) Characterizing patterns within Humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) songs. *Aquatic Mammals*, 33 (2), pp. 202–213.
124. Hain J. H. W., Carter G. R., Kraus S. D. et al. (1982) Feeding behaviour of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the western North Atlantic. *Fish. Bull.*, 80, pp. 259–268.
125. Hayes V. J., Terhune J. M. (2007) Underwater Call Sequences of Weddell Seals (*Leptonychotes weddellii*) at the Vestfold Hills, Antarctica. *Aquatic Mammals*, 33 (3), pp. 305–314.
126. Harcourt, R. G., Hindell, M. A., Bell, D. G., Waas, J. R. (2000) Three-dimensional dive profiles of free-ranging Weddell seals. *Polar Biology*, 23, pp. 479–487.
127. Helweg D. A., Cato D. H., Jenkins P. F., Garrigue C., McCauley R. D. (1998) Geographic variation in South Pacific humpback whale songs. *Behaviour*, v. 135, pp. 1–27.
128. Herman L. M. (1986) Cognition and language competencies of bottlenosed dolphins. In: *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. Hilladale NJ, pp. 221–252.
129. Herman L. M. (1987) Receptive competences of language-trained animals. *Advances in the Study of Behavior*, v. 17, Petaluma CA, pp. 1–60.

130. Herman L. M. (2010) What laboratory research has told us about dolphin cognition. *International Journal of Comparative Psychology*, 23, pp. 310–330.
131. Herman L. M., Arbeit W. R. (1972) Frequency difference limens in the bottlenose dolphin. *Journal of Auditory Research*, 2, pp. 109–120.
132. Herman L. M., Gordon J. A. (1974) Auditory delayed matching in the bottlenosed dolphin. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 21, pp. 19–26.
133. Herman L. M., Pack A. A., Morrel-Samuels P. (1993) Representational and conceptual skills of dolphins. In: *Language and Communication: Comparative Perspectives*, Hillside NJ, pp. 273–298.
134. Herman L. M., Peacock M. F., Yunker M. P., Madsen C. (1975) Bottlenosed dolphin: Double-slit pupil yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity. *Science*, 139, pp. 650–652.
135. Herman L. M., Richards D. G., Wolz J. P. (1984) Comprehension of sentences by bottlenosed dolphins. *Cognition*, 16, pp. 129–219.
136. Herman L. M., Uyeyama R. K. (1999) The dolphin's grammatical competency: Comments on Kako. *Animal Learning & Behavior*, 27, pp. 18–23.
137. Herschkovitz P. (1966) Catalog of living whales. *Bull. US Nat. Mus.*, v. 246, pp. 1–259.
138. Herzing D. L. (1996) Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals*, 22, 2, pp. 61–79.
139. Hoelzer A. L., Osborne R. W. (1986) Killer whale call characteristics: implications for cooperative foraging strategies. In: H. E. Winn, B. L. Olla (Eds.) *Behavior of marine animals: current perspectives in research*, NJ, pp. 33–44.
140. Hohn A. A., Benson S. R. (1990) Bioacoustics of Odontocetes in the ETP: project description, preliminary results, and recommendations for future work. Administrative report LJ-90-23, 27 p.
141. Holder M. D., Herman L. M., Kuczaj S. A. (1993) Bottlenosed dolphin's responses to anomalous gestural sequences expressed within an artificial gestural language. In: *Language and Communication: Comparative Perspectives*, Hillsdale, NJ, pp. 299–388.
142. Honacki J. H., Kinman K. E., Koappl J. W. (eds.). (1982) *Mammal species of the world*, Lawrence, KS, 694 p.
143. Janik V. M., Sayigh L. S. (2013) Communication in bottlenose dolphins: 50 years of signature whistle research. *J. Comp. Physiol. A*, v. 199, pp. 479–489.
144. Jefferson T. A., Leatherwood S., Webber M. A. (1993) *Marine mammals of the world*. Roma: FAO and UNEP, 320 p.
145. Jurasz C. M., Jurasz V. P. (1979) Feeding modes of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in southeast Alaska. *Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo*, 31, pp. 69–83.

146. Karlsen J. D., Bisther A., Lyndersen C., Haug T., Kovacs K. M. (2002) Summer vocalizations of adult male white whales (*Delphinapterus leucas*) in Svalbard, Norway. *Polar. Biol.*, v. 25, pp. 808–817.
147. Kellogg W. N., Kohler R. (1952) Reactions of the porpoise to ultrasonic frequencies. *Science*, v. 16, pp. 250–252.
148. Kellogg W. N., Kohler R., Morris N. H. (1953) Porpoise sounds as sonar signals. *Science*, v. 117, pp. 239–243.
149. Kingsley M. S., Stirling J., Calvert W. (1985) The distribution and abundance of seals in the Canadian High Arctic, 1980–1982. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, v. 42, pp. 1189–1210.
150. Lammers M. O., Schotten M., Au W. W. L. (2006) The spatial context of free-ranging Hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*) producing acoustic signals. *J. Acoust. Soc. Am.*, 119, 2, pp. 1244–1250.
151. Lima A., Le Pendu Y. (2014) Evidence for signature whistles in Guiana dolphins (*Sotalia guianensis*) in Ilhéus, northeastern Brazil. *J. Acoust. Soc. Am.*, 136 (6), pp. 3178–3185.
152. Luis A. R., Couchiho M. N., dos Santos M. E. (2016) A quantitative analysis of pulsed signals emitted by wild Bottlenosed dolphins. *PLOS ONE*, 11 (7), pp. 1–11.
153. Madsen C. J., Herman L. M. (1980) Social and ecological correlates of vision and visual appearance. *Cetacean behavior: Mechanisms and functions*, Herman L. M. (ed.) New York Wiley Interscience, pp. 101–147.
154. Maeda H., Koido T., Takemura A. (2000) Principal component analysis of song units produced by Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Ryukyu region of Japan. *Aquatic Mammals*, 26.3, pp. 202–211.
155. Marcoux M., Auger-Methe M., Humphries M. M. (2012) Variability and context specificity of narwhal (*Monodon monoceros*) whistles and pulsed calls. *Marine mammal science*, 28 (4), pp. 1748–1769.
156. McCowan B., Reiss D. (1995 a) Quantitative comparison of whistle repertoires from captive adult bottlenose dolphins, Delphinidae: *Tursiops truncatus*: a re-evaluation of the signature whistle hypothesis. *Ethology*, v. 100, pp. 193–209.
157. McCowan B., Reiss D. (1995 b) Maternal aggressive contact vocalizations in captive Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*): wide-band, low-frequency signals during mother/aunt-infant interactions. *Zoo Biology*, 14, p. 293–309.
158. McCowan B., Reiss D. (2001) The fallacy of «signature whistles» in bottlenose dolphins: a comparative perspective of «signature information» in animal vocalizations. *Animal Behaviour*, v. 62, pp. 1151–1162.
159. Mead J. G., Brownell R. L. (1993) Order Cetacea. In: *Mammal species of the World*, Wilson, Reeder, (eds.) Washington, London, pp. 349–364.
160. Mercado E., Frazer N. (2001) Humpback whale song or Humpback whale sonar? A reply to Au et al. *IEEE Jour. of ocean. engineering*, v. 26, No. 3, pp. 406–415.

161. Mercado E., Herman L. M., Pack A. A. (2003) Stereotypical sound patterns in Humpback whale songs: Usage and function. *Aquatic Mammals*, 29.1, pp. 37–52.
162. Mercado E., Herman L. M., Pack A. A. (2005) Song coping by Humpback whales: Themes and variations. *Animal cognition*, 8(2), pp. 93–102.
163. Miksis J. L., Tyack P. L., Buck J. R. (2002) Captive dolphins, *Tursiops truncatus*, develop signature whistles that match acoustic features of human-made model sounds. *J. Acoust. Soc. Am.*, v. 112, 2, pp. 728–739.
164. Miller P. J. O., Bain D. E. (2000) Within-pod variation in the sound production of a pod of Killer whales, *Orcinus orca*. *Animal behaviour*, 60, pp. 617–628.
165. Mishima Y., Morisaka T., Itoh M. et al. (2015) Individuality embedded in the isolation calls of captive Beluga whales (*Delphinapterus leucas*). *Zoological Letters*, 1:27, pp. 1–13.
166. Mobley J. R., Herman L. M., Frankel A. S. (1988) Responses of wintering Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to playback of recordings of winter and summer vocalizations and of synthetic sounds. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23, pp. 211–223.
167. Moore S. E., Francine J. K., Bowles A. E., Ford J. K. B. (1988) Analysis of calls of killer whales, *Orcinus orca*, from Iceland and Norway. *Rit Fiskideildar*, v. 11, pp. 225–250.
168. Moore S. E., Ridgway S. H. (1995) Whistles produced by Common dolphins from the Southern California Bight. *Aquatic mammals*, 21 (1), pp. 55–63.
169. Morisaka, T., Yoshida Y., Akune Y. et al. (2013) Exchange of “signature” calls in captive belugas (*Delphinapterus leucas*). *Journal of Ethology*, 31, pp. 141–149.
170. Moors H. B., Terhune J. M. (2004) Repetition patterns within Harp seal (*Pagophilus groenlandicus*) underwater calls. *Aquatic mammals*, 29.2, pp. 278–288.
171. Murayama T., Iijima S., Katsumata H., Arai K. (2014) Vocal imitation of human speech, synthetic sounds and beluga sounds, by a beluga (*Delphinapterus leucas*). *Int. J. Comp. Psychol.*, 23, pp. 369–384.
172. Nowacek D. P. (2002) Sequential foraging behavior of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay. *Behavior*, 139 (9), pp. 1125–1145.
173. Odell D. K., Asper E. D. (1990) Distribution and movements of freeze-branded bottlenose dolphins in the Indian and Banana rivers, Florida. In: *The Bottlenose Dolphin*, Leatherwood, Reeves, (eds.) San Diego, New York, pp. 354–365.
174. Overstrom N. A. (1983) Association between burst-pulse sounds and aggressive behavior in captive atlantic bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Zoo Biology*, 2, pp. 93–103.
175. Oviedo L., Guzman H. M., Florez-Gonzales L. et al. (2008) The song of the Southeast Pacific Humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) off Las Perlas archipelago, Panama: preliminary characterization. *Aquatic Mammals*, 34 (4), pp. 458–463.

176. Pack A. A., Herman L. M. (1995) Sensory integration in the bottlenosed dolphin: Immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 98, pp. 722–733.
177. Panova E.M., Agafonov A.V. (2017) A beluga whale socialized with bottlenose dolphins imitates their whistles. *Animal Cognition*, v. 20, No 6, pp. 1153–1160
178. Panova E., Agafonov A., Belikov R., Mel'nikova F. (2017) Vocalizations of captive beluga whales, *Delphinapterus leucas*: Additional evidence for contact signature “mixed” calls in beluga. *Marine mammal science*, DOI: 10.1111/mms.12393.
179. Panova E., Agafonov A., Belikov R., Melnikova F. (2019) Characteristics and microgeographic variation of whistles from the vocal repertoire of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) from the White Sea. *J. Acoust. Soc. Am. (JASA)*, 146 (1), pp. 681–692.
180. Panova E. M, Belikov R. A., Agafonov A. V. et al. (2016) Intraspecific variability in the “vowel”-like sounds of beluga whales (*Delphinapterus leucas*): Intra- and interpopulation comparisons. *Marine mammal science*, v. 32, 2, pp. 452–465.
181. Papale E., Azzolin M., Cascão I. et al. (2014) Macro- and micro- geographic variation of short-beaked common dolphin's whistles in the Mediterranean Sea and Atlantic Ocean. *Ethology Ecology&Evolution*, 26, No. 4, pp. 392–404.
182. Payne R. S., McVay S. (1971) Songs of Humpback whales. *Science*, New Series v. 173, is. 3997, pp. 585–597.
183. Perrin W. F., Würsig B., Thewissen J. G. M. (2009) *Encyclopedia of marine mammals*. San Diego: Academic Press, 1319 p.
184. Petrella V., Martinez E., Anderson M. G., Stockin K. A. (2012) Whistle characteristics of common dolphins (*Delphinus sp.*) in the Hauraki Gulf, New Zealand. *Marine mammal science*, 28 (3), pp. 479–496.
185. Pilleri G., Gahr M. (1972) On the record and taxonomy of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908, of the Playa Coronolla, Uruguay. *Invest. Cetacea*, v. 4, pp. 173–181.
186. Pitman R. L., Ensor P. (2003) Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *Journal of Cetacean Research and Management*, v. 34, pp. 131–140.
187. Plötz J., Borneman H., Knust R. et al. (2001) Foraging behaviour of Weddell seals, and its ecological implications. *Polar Biology*, 24, pp. 901–908.
188. Rasmussen M. H. (2009) Characteristics of burst-pulses produced by free-ranging white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*) in Icelandic waters. In: *The 5th Animal Sonar Symposium*, Doshisha Univ. Kyoto, Japan, p. 52.
189. Ray C. G., Watkins W. A., Burns J. J. (1969) The underwater song of *Erignathus* (Bearded seal). *Zoologica*, v. 54, № 2, pp. 79–83.

190. Rice D. W., Scheffer W. B. (1968) A list of the marine mammals of the world. In: US Fish Wildlife Service, Special Scientific Report Fisheries, 579, pp. 1–16.
191. Ridgway S., Carder D., Jeffries M., Todd M. (2012) Spontaneous human speech mimicry by a cetacean. *Curr. Biol.*, 22, pp. 860–861.
192. Rish D., Clark C. W., Corkeron P. J. et al. (2007) Vocalisation of male Bearded Seals, *Erignatus barbatus*: Classification and geographical variation. *Animal Behaviour*, v. 73 (5), pp. 747–762.
193. Rouget P. A., Terhune J. M., Burton H. R. (2007) Weddell seal underwater calling rates during the winter and spring near Mawson station, Antarctica. *Marine mammal science*, 23 (3), pp. 508–523.
194. Ross G. J. B., Cockcroft V. G. (1990) Comments of Australian bottlenose dolphins and they taxonomic status of *Tursiops aduncus* (Ehrenberg, 1832). In: *The Bottlenose Dolphin*, Leatherwood, Reeves (eds.) San Diego, New York, pp. 101–128.
195. Rossong M. A., Terhune J. M. (2009) Sours levels and communication range models for Harp seal (*Pagophilus groenlandicus*) underwater calls in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Can. J. Zool.*, 87, pp. 609–617.
196. Ryabov V. (2011) Some aspects of analysis of dolphins' acoustical signals. *Open Journal of Acoustics*, v. 1, pp. 41–54.
197. Sargeant B. L., Mann J., Berggren P., Kritzen M. (2005) Specialization and development of beach hunting, a rare forage behavior, by wild bottlenose dolphins. *Canad. J. Zool.*, 83 (11), pp. 1400–1410.
198. Schevill W. E., Lawrence B. (1953) Auditory response of the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* to frequencies above 100 kHz. *J. Exp. Zool.*, v. 124, 1, pp. 147–165.
199. Schevill W. E., Lawrence B. (1956) Food-finding by a captive porpoise (*T. truncatus*). *Breviora Mus. Nat. Hist.*, v. 52, pp. 1–15.
200. Schevill W. E., Watkins W. A. (1965) Underwater calls of *Leptonychotes* (Weddell seal). *Zoologica*, 50, pp. 45–47.
201. Schreiber O. W (1952) *J. Acoust. Soc. Am.*, 24, 116 p.
202. Scott M. D., Wells R. S., Irvine A. B. (1990) A long-term study of bottlenose on the West coast of Florida. In: *The Bottlenose Dolphin*, Leatherwood, Reeves (eds.), San Diego, New York, pp. 235–244.
203. Serrano A., Terhune J. M. (2001) Within-call repetition may be an anti-masking strategy in underwater calls of Harp seals (*Pagophilus groenlandicus*). *Can. J. Zool.*, 79, pp. 1410–1413.
204. Serrano A., Terhune J. M. (2002) Stability of the underwater vocal repertoire of Harp seals (*Pagophilus groenlandicus*). *Aquatic Mammals*, 28.1, pp. 93–101.
205. Shane S. H., Wells R. S., Würsig B. (1986) Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review. *Mar. Mamm. Sci.*, 2 (1), pp. 34–63.

206. Shapiro A. D. (2006) Preliminary evidence for signature vocalizations among free-ranging narwhals (*Monodon monoceros*). J. Acoust. Soc. Am., v. 120 (3), pp. 1695–1705.
207. Singleton R. S., Poulter T. C. (1967) Spectral analysis of the call of the male Killer whale. IEEE Trans. Audio Electroacoust, AU-15 (2), pp. 104–113.
208. Sjare B. L., Smith T. G. (1986 a) The vocal repertoire of white whales, *Delphinapterus leucas*, summering in Cunningham Inlet, Northwest Territories. Can. J. Zool., v. 64, 2, pp. 407–415.
209. Sjare B. L., Smith T. G. (1986 b) The relationship between behavioral activity and underwater vocalizations of the white whale, *Delphinapterus leucas*. Can. J. Zool., v. 64, 12, pp. 2824–2831.
210. Smith J. N., Goldizen A. W., Dunlop R. A., Noad M. J. (2008) Songs of male humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, are involved in sexual interactions. Animal Behav., 76 (2), pp. 467–477.
211. Smolker R., Pepper J. W. (1999) Whistle convergence among allied male bottlenose dolphins (*Delphinidae*, *Tursiops* sp.). Ethology, v. 105, 7, pp. 595–617.
212. Stirling I., Siniff D. B. (1979) Underwater vocalizations of Leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) and Crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*) near the South Shetland Islands, Antarctica. Can. J. Zool., v. 57, 2, pp. 1244–1248.
213. Taruski A. G. (1979) The whistle repertoire of the North Atlantic pilot whale (*Globicephala melaena*) and its relationship to behavior and environment. In: Behavior of marine animals, Winn, Olla (eds.) v. 3: Cetaceans, New York, pp. 345–368.
214. Tavalga M. C., Essapian F. S. (1957) The behavior of the bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*): Mating, pregnancy, parturition and mother-infant behavior, Zoologica, v. 42, 1, pp. 1–13.
215. Terhune J. M., Dell' Apa A. (2006) Stereotyped calling patterns of a male Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*), Aquatic Mammals, 32 (2), pp. 175–181.
216. Terhune J. M., Grandmaitre N. C., Burton H. R. (1994) Weddell seals lengthen many underwater calls in response to conspecific vocalizations, The Int. Journ. of Animal Sound and its Recording, v. 5, pp. 223–226.
217. Terhune J. M., Quin D., Dell' Apa A. et al. (2008) Geographic variations in underwater male Weddell seal trills suggest breeding area fidelity, Polar Biology, 31, pp. 671–680.
218. Thomas J. A., Kuechle V. B. (1982) Quantitative analysis of Weddell seal (*Leptonychotes Weddelli*) underwater vocalizations at McMurdo Sound, Antarctica. The Journal of the Acoust. Soc. of America, v. 72, 6, pp. 1730–1736.
219. Thomas J. A., Stirling I. (1983) Geographic variation in the underwater vocalizations of Weddell seals (*Leptonychotes weddelli*) from Palmer Peninsula and McMurdo Sound, Antarctica. Can. J. Zool., 61, pp. 2203–2212.

220. Thompson R. K. R., Herman L.M. (1975) Underwater frequency discrimination in the bottlenosed dolphin (1–140 kHz). *J. Acoust. Soc. Amer.*, 57, pp. 943–948.
221. Thompson R. K. R., Herman L. M. (1977) Memory for lists of sounds by the bottlenosed dolphin: Convergence of memory processes with humans? *Science*, 195, pp. 501–503.
222. Thompson R. K. R., Herman L. M. (1981) Auditory delayed discriminations by the dolphin: Nonequivalence with delayed matching performance. *Animal Learning and Behavior*, 9, pp. 9–15.
223. Thomsen F., Franck D., Ford J. K. B. (2002) On the communicative significance of whistles in wild Killer whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften*, 89, pp. 404–407.
224. Tyack P. (1981) Interactions between singing hawaiian Humpback whales and conspecifics nearby. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, v. 8, pp. 105–116.
225. Tyack P. (1983) Differential response of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, to playback of song or social sounds. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, v. 13, pp. 49–55.
226. Tyack P. (1986) Whistle repertoires of two bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*: mimicry of signature whistles? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, v. 18, pp. 251–257.
227. Tyack P. (1991) Use of a telemetry device to identify which dolphin produces a sound. In: *Dolphin Societies: discoveries and puzzles*, Pryor, Norris (eds.) Berkeley, pp. 319–344.
228. Tyack P. (1998) Acoustic communication under the sea. In: *Animal acoustic communication - sound analysis and research methods*, Hopp et al. (eds) NY, pp. 123–143.
229. Tyack P. L. (2000) Dolphins whistle a signature tune. *Science*, v. 28, pp. 1310–1311.
230. Tyson R. B., Nowacek D. P., Miller P. J. O. (2007) Nonlinear phenomena in the vocalizations of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) and killer whales (*Orcinus orca*), *J. Acoust. Soc. Am.*, v. 122 (3), pp. 1365–1373.
231. Van Parijs S. M., Corkeron P. J. (2001 a) Evidence for signature whistle production by a pacific humpback dolphin, *Sousa chinensis*. *Mar. Mamm. Sci.*, v. 17, pp. 944–949.
232. Van Parijs S. M., Corkeron P. J. (2001 b) Vocalization and behavior of pacific humpback dolphins *Sousa chinensis*. *Ethology*, v. 107, pp. 701–706.
233. Van Parijs S. M., Kovacs K. M., Lindersen Ch. (2001) Spatial and temporal distribution of vocalizing male bearded seals – implications for male mating strategies. *Norv. Pol. Inst. Acc.* v. 19, VI, pp. 905–922.
234. Van Parijs S. M., Parra G. J., Corkeron P. J. (2000) Sound produced by Australian Irrawaddy dolphins, *Orcaella brevirostris*. *J. Acoust. Soc. Am.*, v. 108, 4, pp. 1938–1940.
235. Vergara V., Barrett-Lennard L. G. (2008) Vocal Development in a Beluga Calf (*Delphinapterus leucas*). *Aquatic Mammals*, 34 (1), pp. 123–143.

236. Vergara, V., Michaud R., Barrett-Lennard L. (2010) S What can captive whales tell us about their wild counterparts? Identification, usage, and ontogeny of contact calls in belugas (*Delphinapterus leucas*). *International Journal of Comparative Psychology*, 23, pp. 278–309.
237. Watkins W. A. (1996) Fin whale sounds. In: *European research cetaceans. 9-th annual conference of ECS, Lugano*, pp. 11–13.
238. Watkins W. A., Schevill W. E., Ray C. (1971) Underwater sounds of Monodon (Narwhal). *J. Acoust. Soc. Amer.*, v. 49, pp. 595–599.
239. Watkins W. A., Schevill W. E. (1977) Sperm whale codas. *J. Acoust. Soc. Amer.*, v. 62, pp. 1373–1386.
240. Winn H. E., Thompson T. J., Cummings W. C. et al. (1981) Song of the *Humpback whale* – population comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8, pp. 41–46.
241. Winn H. E., Winn L. K. (1978) The song of the Humpback whale *Megaptera novaeangliae* in the West Indies. *Marine Biology*, 47, pp. 97–114.
242. Yunker M. P., Herman L. M. (1974) Discrimination of auditory temporal differences by the bottlenosed dolphin (1–140 kHz). *Journ. Acoust. Soc. Amer.*, 56 (6), pp. 1870–1875.
243. Yurk H., Barrett-Lennard L., Ford J. K. B., Matkin C. O. (2002) Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Anim. Behav.*, 63, pp. 1103–1119.
244. Zelick R., Mann D. A., Popper A. N. (1999) Acoustic communication in fishes and frogs. In: *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*, Ray and Popper (eds.) NY Springer-Verlag, pp. 363–411.

ОЧЕРКИ ИЗ БИОГРАФИИ АЛЕКСАНДРА АГАФОНОВА (11.01.1957–01.09.2023)

Как любил рассказывать о себе Александр, с самого раннего детства он мечтал стать ученым, поэтому интенсивно занимался самообразованием. В 1974 г. Александр становится студентом факультета психологии МГУ им. М. В. Ломоносова, где изучает психолингвистику и зоопсихологию. В 1976–1980 гг., принимает участие в экспедициях Института Океанологии АН СССР по изучению поведения и акустической коммуникации черноморских дельфинов в естественной среде обитания, в районе м. Тарханкут, западное побережье Крыма, под руководством доктора биологических наук В. М. Бельковича. В 1980–1988 гг. Александр работает в лаборатории морской биоакустики Института Океанологии АН СССР. Тематика его исследований – поведение и подводная акустическая активность китообразных и ластоногих в естественной среде обитания, районы работ: Черное, Белое, Баренцево, Берингово, Охотское моря; озеро Байкал; океаны Атлантический и Тихий (прибрежные воды Азии, Африки, Южной Америки и Антарктиды). К этому периоду жизни относится начало занятий фотографией. В 1987 г. Александр впервые принял участие во всероссийской фотовыставке «Беломорье-87».

В 1988 г., резко сменив сферу деятельности в связи с недостаточными техническими возможностями используемой аппаратуры в области исследований акустической активности морских млекопитающих, он переходит на работу в отдел фотоискусства Государственного российского Дома народного творчества, которой посвящает 20 лет. Принимает участие в создании Союза Фотохудожников России (1990–1991 гг.), а с 1998 по 2009 г. являлся секретарем Союза. Своими учителями и вдохновителями в области фотографии считал С. В. Донина, Р. А. Агасьянца, С. Г. Пожарскую и А. И. Баскакова.

Собственный фотографический стиль Александр называл «гипореализмом», определяя его как «...некоторое «недоотягивание» до стопроцентной реальности изображаемого при полном невмешательстве в объект съемки, усматривание элементов иррациональности в реализме происходящего». Публикации Александра, посвященные различным аспектам художественной фотографии, выходили в журналах «Советское фото», «Фотография», «Фотомагазин» и др. Совместно с С. Г. Пожарской является автором иллюстрированного учебника для начинающих фотографов «ФОТОБУКВАРЬ», который вышел в 1993 г. тиражом 300 тыс. экземпляров. В 1990-е – начале 2000 гг. Александр создает несколько крупных фотоциклов, становится призером и лауреатом многочисленных выставок. Его работы представлены в фондах Министерства культуры РФ, а также в коллекциях ряда художественных музеев и галерей России, Германии, Франции, США, Латвии и Литвы. С 2004 г. Александр постепенно возвращается к исследованиям подводной акустической сигнализации морских

млекопитающих, первоначально совмещая этот процесс с работой в Государственном российском доме народного творчества, Союзе фотохудожников России, а позже (в 2008–2013 гг.) – с преподаванием фотографии в Технологическом колледже № 14. Исследовательскую деятельность ведет в Институте Океанологии им. П. П. Ширшова РАН, где работает в должности научного сотрудника.

С 2013 г. Александр полностью посвящает себя науке. Он участвует в полевых работах по программе «Беломорская белуха», проводит долгосрочные эксперименты в коктебельском дельфинарии по исследованию когнитивных способностей афалин, возвращается к исследованиям подводной акустической сигнализации морского зайца, а также возрождает экспедиции по крымскому побережью, посвященные исследованию подводной акустической активности афалин в естественной среде обитания. С 2017 г. научная биография Александра Агафонова связана с Карадагской научной станцией им Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН, где он трудился научным сотрудником, совмещая эту деятельность с работой в Институте Океанологии им. П. П. Ширшова РАН. Александр Агафонов – автор более 60-ти публикаций по поведению и акустической сигнализации морских млекопитающих и нескольких монографий.



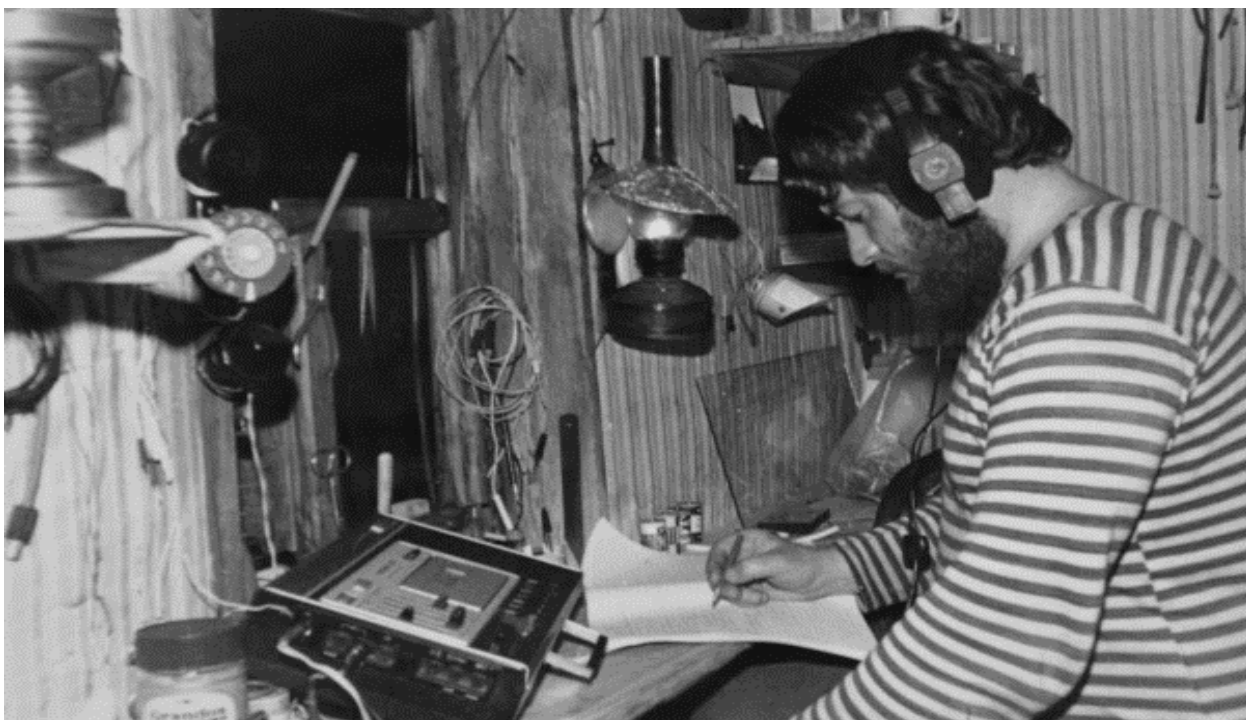
Тарханкутская экспедиция. Александр Агафонов – студент факультета психологии МГУ им. В. И. Ломоносова (1977 г.)



Киносъёмка группы дельфинов с яхты «Гольфстрим» (1978 г.)



Исследования подводной акустической сигнализации морского зайца в весенний период (Конюхова губа, Белое море, 1984–1987 гг.)



Исследования подводной акустической сигнализации морского зайца в весенний период (Конюхова губа, Белое море, 1984–1987 гг.)



Фоторабота А. Агафонов из цикла «Прошедшее время» (1984–1992 гг.)



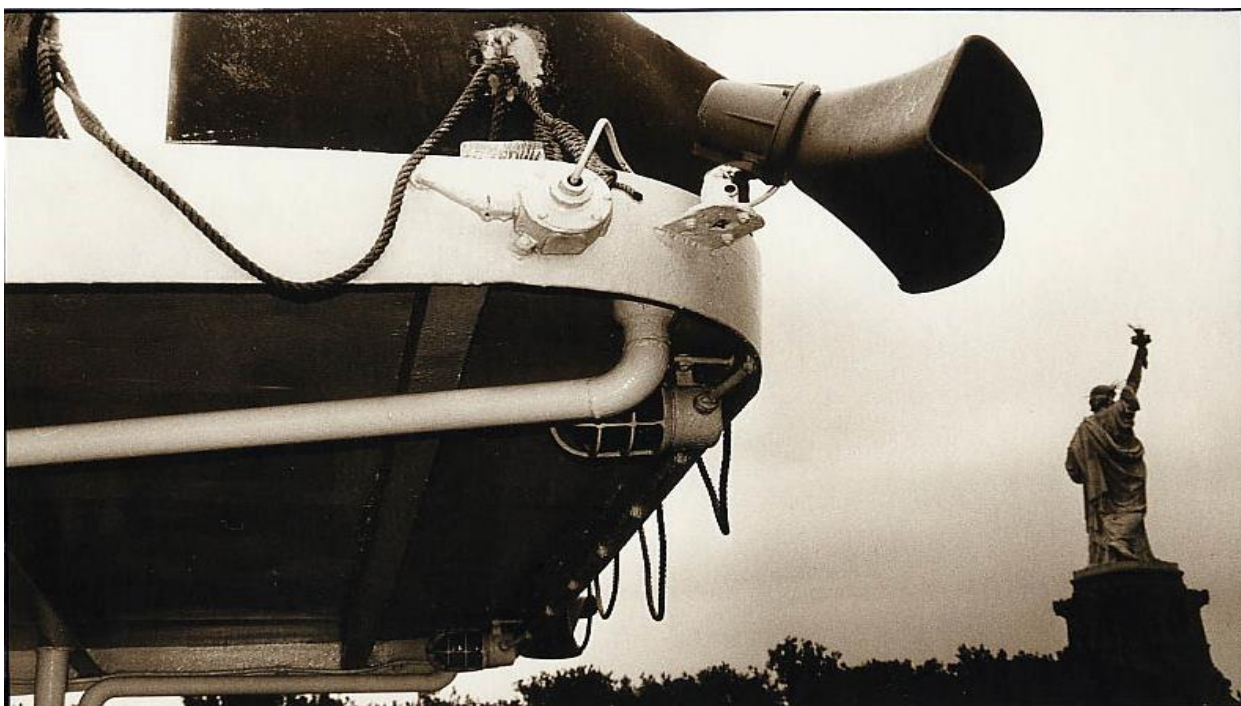
Фоторабота А. Агафонова из цикла «Прошедшее время» (1984–1992 гг.)



Фоторабота А. Агафонова из цикла «Париж как Париж» (1994–1996 г.)



Фоторабота А. Агафонова из цикла «Неизведанная Америка» (1998 г.)



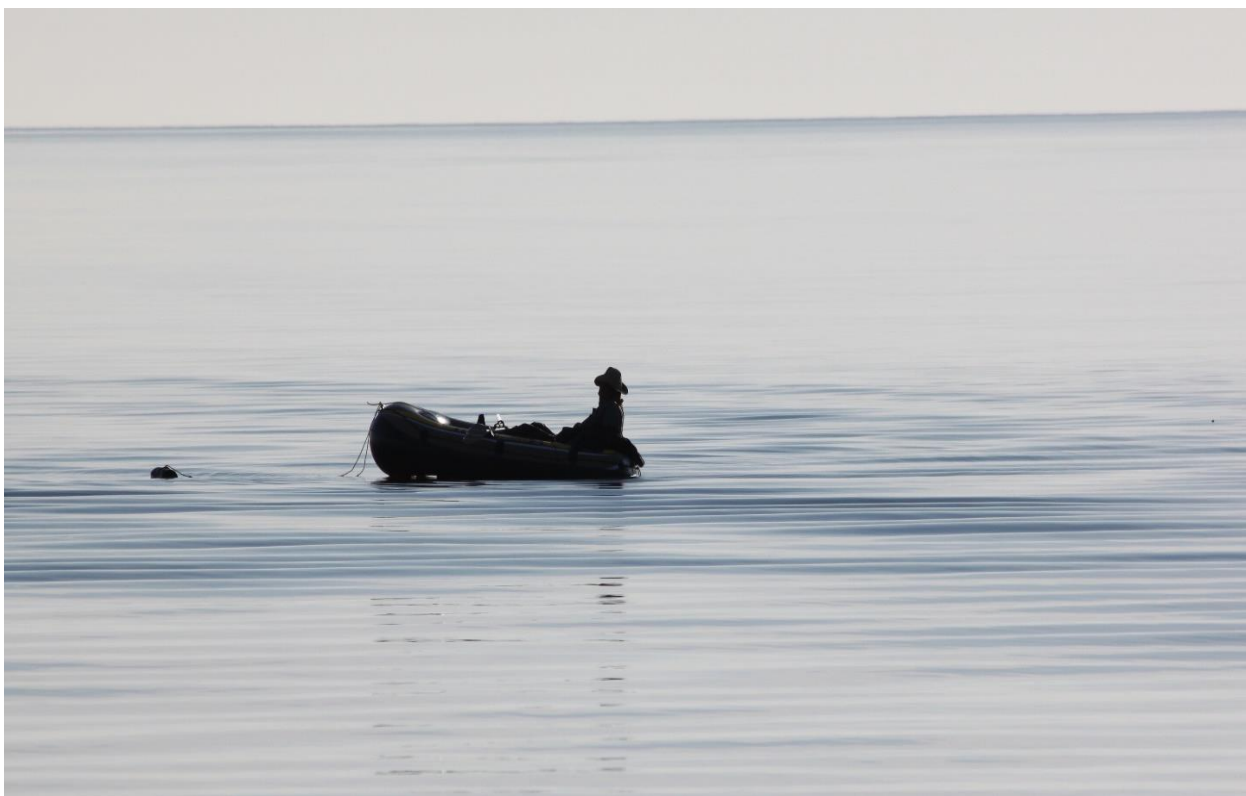
Фоторабота А. Агафонова из цикла «Неизведанная Америка» (1998 г.)



А. Агафонов (Белое море, 2009 г.)



А. Агафонов (Белое море, 2009 г.)



А. Агафонов (Белое море, 2011 г.)



Морской Заяц, фото А. Агафопова (Белое море, 2012 г.)



Морской Заяц, фото А. Агафонова (Белое море, 2012 г.)



Белуха, фото А. Агафонова (Белое море 2013 г.)



Белуха, фото А. Агафонова (Белое море 2013 г.)



Белуха, фото А. Агафонова (Белое море 2013 г.)



Белуха, фото А. Агафонова (Белое море 2013 г.)



А. Агафонов (Белое море, 2014 г.)



А. Агафонов преподаёт фотографию в Технологическом колледже (2008 г.)



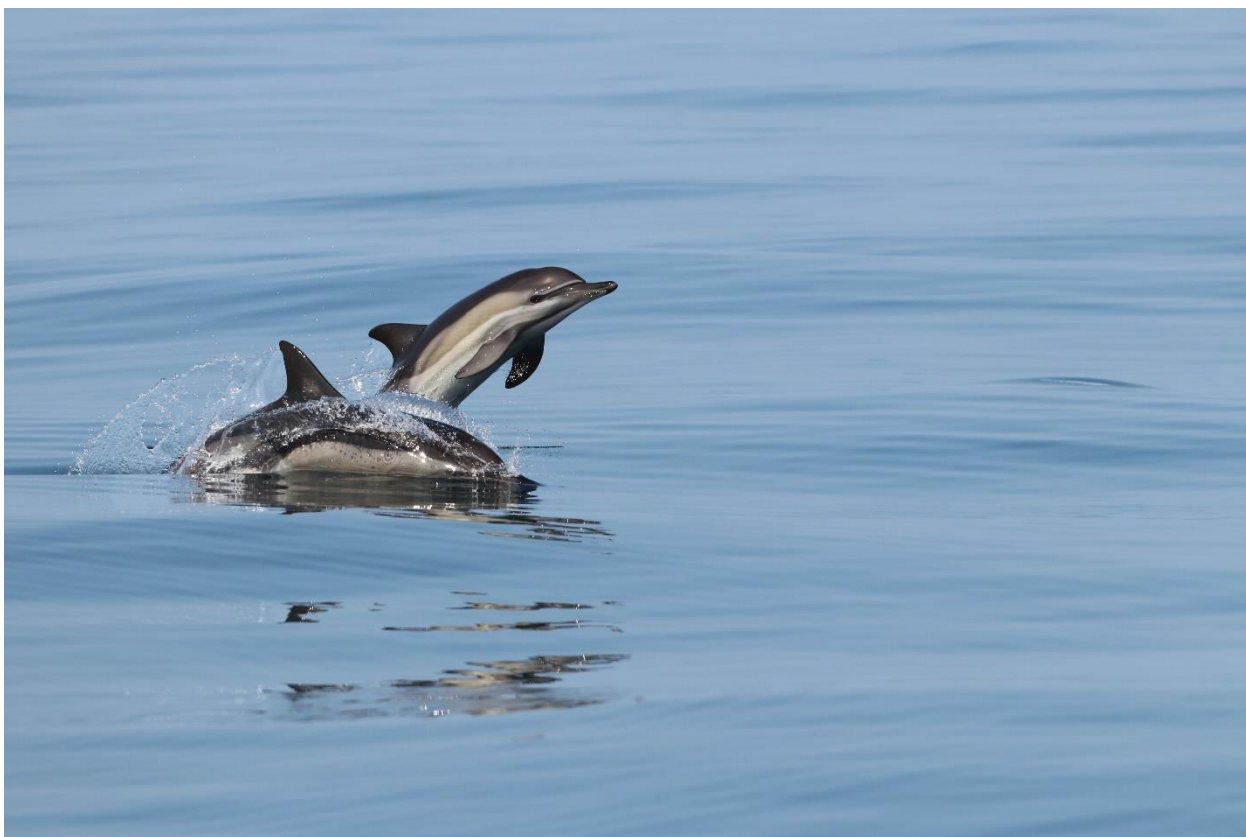
А. Агафонов в Коктебельском дельфинарии



А. Агафонов (Крым, 2016 г.)



А. Агафонов. Проект «Дельфины Черного моря» (2019 г.)



Дельфины белобочки, фото А. Агафонова



Дельфины белобочки, фото А. Агафонова



Дельфин белобочка, фото А. Агафонова



Дельфин белобочка, фото А. Агафонова

Для заметок

Для заметок

Научное издание

АГАФОНОВ Александр Владиславович

**СПЕЦИФИКА ПОДВОДНОЙ АКУСТИЧЕСКОЙ
СИГНАЛИЗАЦИИ АФАЛИНЫ
(*Tursiops truncatus* Montagu, 1821)
В СРАВНЕНИИ С ВОКАЛЬНЫМИ РЕПЕРТУАРАМИ
ДРУГИХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

Монография

Дизайн, макет и верстка — Агафонов А. В., Знаменская Л. В.

Фото на обложке: Дельфины афалины
(2018 г.; фото А.В. Агафонова)

В авторской редакции

Формат 70х100/16. Усл. печ. л. 14,95. Тираж 300 экз. Заказ № 03А/24.

ИЗДАТЕЛЬСТВО ТИПОГРАФИЯ «АРИАЛ».
295015, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Севастопольская, зд. 31а,
тел.: +7 978 71 72 901, e-mail: it.arial@yandex.ru, сайт: arialprint.ru

Отпечатано с оригинал-макета в типографии «ИТ «АРИАЛ».
295015, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Севастопольская, зд. 31а,
тел.: +7 978 71 72 901, e-mail: it.arial@yandex.ru, сайт: arialprint.ru