

УДК 599.537:591.582.2

ТОНАЛЬНЫЕ СИГНАЛЫ (СВИСТЫ) В ВОКАЛЬНЫХ РЕПЕРТУАРАХ АФАЛИНЫ (*TURSIOPS TRUNCATUS* MONTAGU, 1821) И БЕЛОБОЧКИ (*DELPHINUS DELPHIS* LINNAEUS, 1758)

© 2024 г. **А. В. Агафонов**^{1,2,*}, **П. К. Мельникова**³, **Е. М. Панова**¹,
И. В. Логоминова², **В. А. Литвин**²

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
РФ, Москва, Нахимовский пр-т, 36

² Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН –
филиал ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН,
РФ, респ. Крым, пгт. Курортное, ул. Науки, 24

³ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
РФ, Москва, Ленинские горы, 1
* e-mail: agafonov.57@mail.ru

Поступила 09.11.22 г.

После доработки 01.03.23 г.

Принята к публикации 27.03.23 г.

Статья посвящена сравнительному анализу подводных акустических сигналов двух симпатрических видов дельфинов, обитающих в Черном море, – афалины и белобочки. Основное внимание было уделено тональным сигналам (свистам) обоих видов. В ходе обработки и анализа акустических сигналов применялась специальная программа папoCAD 22. Показаны как сходство физических параметров сигналов обоих видов, так и ряд специфических особенностей свистов, свойственных каждому из них. Обнаружен и проанализирован феномен продуцирования белобочками некоторых типов свистов, имеющих значительное сходство (вплоть до практической идентичности) со “свистами-автографами” афалин.

Ключевые слова: афалина, белобочка, подводная акустическая сигнализация, тональный сигнал, свист
DOI: 10.31857/S0030157424030095, **EDN:** QCCBDM

ВВЕДЕНИЕ

В процессе жизнедеятельности сообществ животных весьма важную роль играет взаимодействие их членов между собой, которое регулируется при помощи коммуникативных систем различных типов. Широко распространенным видом коммуникации является акустическая сигнализация, она обнаружена у представителей многих видов, относящихся к различным классам и типам [16, 18, 31, 61]. Для гидробионтов обмен акустическими сигналами (здесь и далее термин “сигнал” является обобщенным эквивалентом по отношению к любым звукам, продуцируемым дельфинами, и соответствует английскому термину call, широко используемому зарубежными исследователями) представляется предпочтительным средством дальнедистантного общения в силу того, что звук в воде распространяется в пять раз быстрее, чем в воздухе, и значительно менее подвержен затуханию.

Подводная акустическая активность морских млекопитающих интенсивно изучается с 50-х гг. прошлого века [38, 39, 55]; исследования проводятся 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, а также ряда видов ластоногих. Акустическая сигнализация характерна для многих представителей семейства настоящих дельфинов (Delphinidae) [24, 25, 29, 32, 33, 35, 40, 44, 51, 52, 53, 58, 59, 60]. Сравнение акустической сигнализации дельфинов, относящихся к разным видам, показывает как сходство физических характеристик и структуры продуцируемых сигналов, так и различия (иногда весьма значительные) видовых вокальных репертуаров.

Для расширения представлений о роли акустической сигнализации в жизнедеятельности

дельфинов нам представляется целесообразным провести сравнение вокальных репертуаров близких видов, таких, как афалина и белобочка. В Черном море данные виды являются симпатрическими. Симпатрия определяется как значительное перекрывание ареалов разных видов, при этом считается, что для успешной жизнедеятельности они должны занимать разные экологические ниши [19]. С экологической точки зрения афалина рассматривается как прибрежный вид, а белобочка — как пелагический, однако в Черном море в последние годы отмечены регулярные подходы белобочек к берегу у побережья Крыма [14].

Систематические наблюдения в естественной среде, начатые в 70-х гг. прошлого века, показали, что афалины предпочитают прибрежные акватории, дальних миграций не совершают, их сообщества обитают на относительно локальных участках. Особи определенного пола и возраста объединяются в группы, наиболее типичными являются группы самок с детенышами. Обычный размер группы — от пяти до десяти особей, при этом регулярно происходят как “обмены” членами групп, так и объединения групп в более крупные, но менее устойчивые образования — стада [6, 7, 46, 56].

В естественной среде афалинам свойственны сложные формы поискового и охотничьего поведения, в которых отмечается своеобразное “разделение труда” между участвующими особями [6, 7, 34, 45, 54, 57]. С середины прошлого века было проведено большое количество экспериментальных работ, показавших наличие у афалин высоких интеллектуальных способностей (обзор исследований, сделанных в конце 60-х — начале 80-х годов XX века см.: [12]).

Акустическая сигнализация афалин исследуется уже на протяжении более полувека (см. обзор [17, 37]). В 60-х годах XX века было обнаружено [42, 30, 41], что в вокальном репертуаре афалин присутствует большое количество разнообразных звуков как импульсного, так и тонального происхождения. Важным этапом в процессе изучения подводной сигнализации афалин стало открытие Д. и М. Колдуэллов, установивших, что каждая особь обладает своим собственным уникальным типом свиста, получившим название “автограф” (signature whistle) [27].

В настоящее время считается, что вся совокупность “акустической продукции” афалин может быть разделена на три основные категории [28].

1. Щелчки (clicks) — широкополосные импульсы частотой до 200 кГц и выше [8], зачастую излучаемые сериями и используемые дельфинами, в основном, для эхолокации.

2. Тональные сигналы, или свисты (whistles) — узкополосные частотно-модулированные сигналы, длительностью 0.1–2 с; частота основного тона большинства из них лежит в пределах 3–30 кГц. Подавляющее большинство тональных сигналов (до 80%) 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 видов сигналов (такие, как “мимикрия”, “псевдоавтографы”, “наследуемые автографы”), объединяемые нами в понятие “персонифицированные сигналы” [3, 4].

3. Импульсно-тональные сигналы (burst-pulses), являющиеся длительными (до нескольких секунд) сериями импульсов, модулированными за счет изменения продолжительности межимпульсных интервалов. В физике подобный тип модуляции называется “частотно-импульсная модуляция”. Скорость следования импульсов в серии может изменяться в пределах от 150 до 700 имп/с. По своим частотно-временным характеристикам они очень мало отличаются у разных особей [4, 3]. Функции импульсно-тональных сигналов обычно связывают с эмоциональными проявлениями и агрессивным поведением [26, 43, 47]. Весьма вероятным является то, что некоторые импульсно-тональные сигналы служат для лоцирования объектов на сверхблизких дистанциях [6, 1]. М.П. Ивановым [10] 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.

Белобочки обычно обитают вдали от берега, для них характерно формирование агрегаций в несколько десятков и даже сотен 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 минут [20]. Основным объектом питания черноморских белобочек, по данным исследований, проводившихся в период их промысла [11, 20, 23], являются хамса и шпрот, реже — пелагическая игла, ставрида, пикша и пелагида.

Акустическая сигнализация белобочек исследована в значительно меньшей степени, чем сигнализация афалин. Это связано с особенностями их образа жизни (пребывание, по большей

части, вдали от берега), а также с тем, что представителей вида практически невозможно содержать в неволе. В качестве основных исследований можно привести (в хронологическом порядке) следующие работы: [36] (тропическая зона восточной части Тихого океана); [44] (воды южной Калифорнии); [24] (Кельтское море и пролив Ла-Манш); [51] (залив Хаураки, о-в Северный, Новая Зеландия); [50] (акватории Азорских и Канарских о-вов, Бискайский залив и западная часть Средиземного моря); [32] (воды ЮАР). Несколько лет назад нами были начаты комплексные этолого-акустические исследования черноморских белобочек [14]; в 2020 году впервые сделано описание их вокального репертуара [49].

Все авторы отмечают высокую интенсивность акустической активности белобочек (зачастую затрудняющую выделение отдельных сигналов), многообразие типов тональных сигналов, продуцирование серий стереотипных свистов, а также наличие в репертуаре звуков импульсного и комбинированного происхождения. Дискуссионным до настоящего времени остается вопрос о существовании в репертуаре белобочек персонифицированных сигналов, аналогичных “свистам-автографам” афалин и имеющих, соответственно, индивидуально-опознавательные функции.

Целью данной работы является проведение единообразного структурного анализа подводных акустических сигналов, продуцируемых афалинами и белобочками, с последующим определением степени сходства и различий вокальных репертуаров исследуемых видов. Основная категория анализируемых сигналов – тональные (свисты).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

Акустический материал, собранный за время проведения исследований

В данной работе был использован составленный с 2014 г. каталог “свистов-автографов” афалин, обитающих в акватории Крыма [15, 13], а также записи сигналов белобочек, сделанные в 2018 г. у побережья Краснодарского края (работы проводились Институтом океанологии РАН совместно с ПАО “Роснефть” в рамках программы “Дельфины Чёрного моря”). Для анализа акустических сигналов белобочек были отобраны шесть фрагментов аудиозаписей, сделанных в 2018 г., записи производились на трех точках в открытом море (табл. 1), при этом в зоне видимости наблюдались только белобочки.

Таблица 1. Данные точек, где осуществлялись записи сигналов белобочек

Номер точки	Координаты	Дата и время записи	Расстояние от берега (км)	Расстояние от предыдущей точки (км)	Общая длительность записи (мин)
1	43° 13.33' СШ 38° 23.15' ВД	02.09.2018 08.19–09.05	150	–	59
2	43° 49.27' СШ 36° 52.10' ВД	03.09.2018 12.47–13.05 13.26–13.36	170	200	28
3	44° 32.97' СШ 36° 41.52' ВД	04.09.2018 07.55–08.41 08.45–09.05	100	120	66

Значительные расстояния между районами проведения записей позволяют утверждать, что индивидуальный состав продуцентов сигналов отличался от точки к точке. Во всех трех случаях в пределах 1.5 км видимости (и соответствующей дальности приема гидрофона) наблюдалось от 30 до 50 особей (несколькими группами по 10–20 дельфинов, некоторые из которых подходили к яхте и сопровождали ее). В группах, находящихся на удалении от яхты, регулярно отмечалось охотничье поведение.

Используемая аппаратура и техника сбора данных

Для осуществления аудиозаписей, а также для прослушивания акватории применялись стандартные гидроакустические тракты, состоящие из пьезокерамического гидрофона (сфера, диаметр 50 мм), встроенного в гидрофон предварительного усилителя, герметичного кабеля и наземного усилителя-коммутатора с блоком питания. В качестве звукозаписывающей аппаратуры в данной работе использовались цифровые аудиорекордеры Tascam DR60D (носитель информации – карта памяти SD). Формат записи – WAV (PCM), 16 бит, частота дискретизации до 96 кГц. Диапазон звукозаписи – 20 Гц – 48 кГц.

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 100 м. При наблюдении

с малых плавсредств гидрофон опускался с борта на глубину нескольких метров.

Обработка и анализ аудиозаписей

Обработка акустических сигналов производилась в программе Adobe Audition 1.5 при следующих установочных параметрах: весовая функция Хемминга, размер блока быстрого преобразования Фурье 256–2048 точек. Сигналы визуализировались в спектральном виде, далее производились замеры их основных физических параметров, таких как общая длительность и длительность отдельных элементов, а также частотных характеристик “ключевых точек” (начала и окончания сигнала, максимальной и минимальной частоты и др.). При необходимости вычислялись их среднее, минимальное и максимальное значения (использовалась программа Statistica 8.0). При помощи соответствующих инструментов программы строились графики и диаграммы. В тех случаях, когда это имело функциональный смысл, по численным значениям выбранных параметров оценивались сходство/различие отдельных категорий сигналов, для оценки применялся непараметрический критерий Манна–Уитни.

Первичная типологизация сигналов осуществлялась на основании визуального сравнения их спектрограмм. Более детальная обработка проводилась с использованием процедуры построения контуров, позволяющей выделять и сравнивать формы частотно-временных параметров спектрограмм. В данной работе использовалась программа napoCAD22 (разработка ООО “Нанософт”, Россия). Скриншоты спектрограмм свистов помещались на рабочее пространство в виде растровых изображений и группировались по выделенным типам. Для каждого скриншота откладывались два векторных опорных отрезка – горизонтальный длиной в одну секунду и вертикальный, обозначающий частоту от 10 до 20 кГц (шкалы частот и времени из программы Adobe Audition 1.5 на скриншотах сохранялись). Далее при помощи инструмента “полилиния” контуры свистов отмечались на отдельных рабочих слоях. После разметки проводилась нормализация по опорным отрезкам, то есть сведение всех изображений к одному масштабу относительно временной шкалы и шкалы частот с помощью функции *bionormalize*. При помощи функции *bioblockify* векторный контур свиста (“полилиния”) закреплялся относительно шкалы частот (т. е. создавался “блок”). Таким образом, появлялась возможность перемещать по рабочему пространству контуры свистов без потери данных об их длительности и частоте. Свисты,

отнесенные ранее к одному типу, налагались друг на друга для визуализации и подтверждения их сходства. В той же программе осуществлялся и вывод основных частотно-временных параметров анализируемых сигналов.

Метод наложения контуров (передвижение по рабочему пространству созданных блоков) был использован для нахождения похожих контуров свистов в репертуарах белобочек и афалин.

При анализе и сравнении контуров свистов, относящихся к разным типам, был предложен универсальный обобщенный параметр, получивший название “средняя частота сигнала” (F_{cp}). Его вычисление происходило по следующему алгоритму:

1. Контур основного тона сигнала на спектрограмме делился на прямолинейные сегменты с необходимой точностью аппроксимации.
2. В середине каждого сегмента замерялась частота центра сегмента ($F_{сегм}$).
3. $F_{сегм}$ умножалась на длительность сегмента $L_{сегм}$.
4. Суммировалась $F_{сегм} \times L_{сегм}$ по всем сегментам.
5. Итоговая сумма делилась на общую продолжительность сигнала (сумму длительностей всех сегментов) (рис. 1).

Формула для вычисления средней частоты сигнала:

$$F_{cp} = \frac{\sum_{i=1}^n (F_i \times L_i)}{\sum_{i=1}^n L_i},$$

где L_i – длительность прямолинейного сегмента i , F_i – частота центра сегмента i , n – общее количество прямолинейных сегментов, на которые был разделен контур основного тона сигнала.

Для максимально обобщенного отображения анализируемых сигналов у каждого свиста определялся “код с позицией пика” в кодировках ABCDE и LMR. Данный код отражает количество экстремумов, порядок восходящих (обозначается “+”) и нисходящих (“–”) элементов, а также положение экстремума относительно двух соседних экстремумов (пиков). Для первого и последнего экстремумов также определялось их положение относительно начальной и конечной точки свиста соответственно. Расстояние между двумя соседними пиками в кодировке ABCDE делится на пять равных частей. Если кодируемый экстремум (пик) попадал в первую область (часть), ему присваивался код “А”, если во вторую – “В”, и так далее. Аналогично определялась кодировка

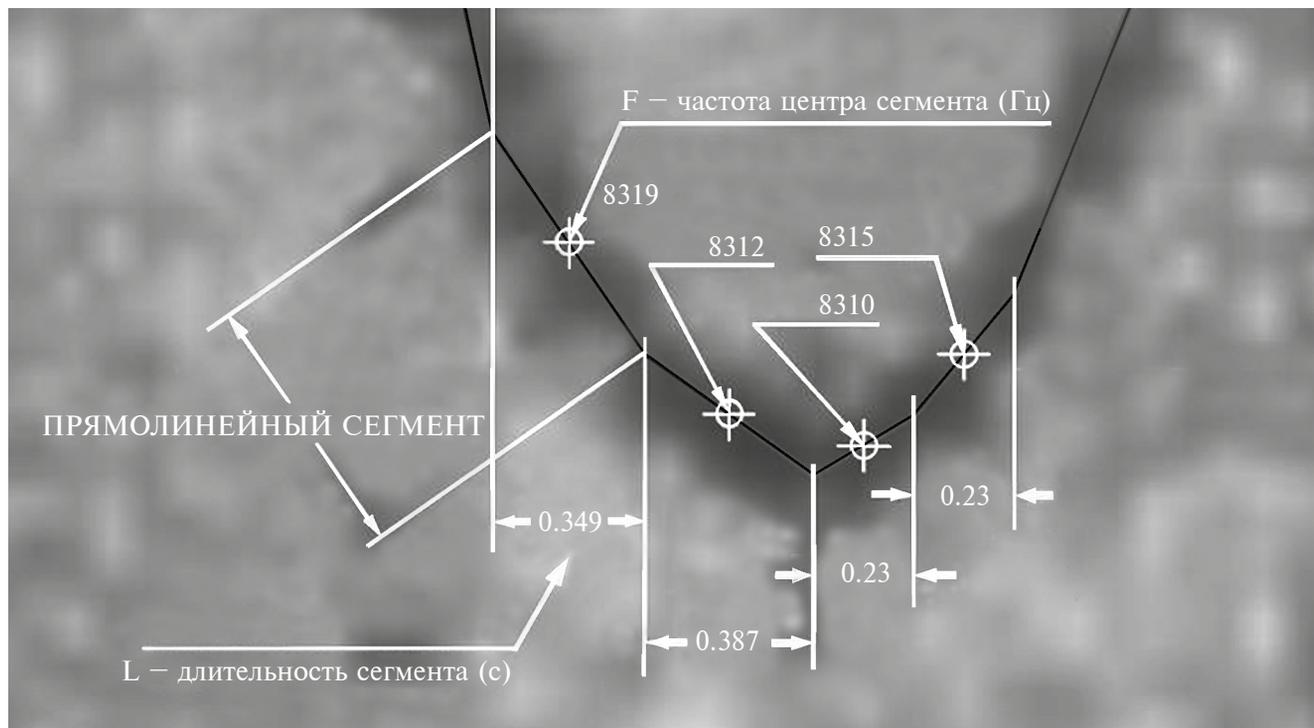


Рис. 1. Спектрограмма фрагмента сигнала. Контур основного тона разбит на прямолинейные сегменты для вычисления параметра “средняя частота сигнала” (подробности в тексте).

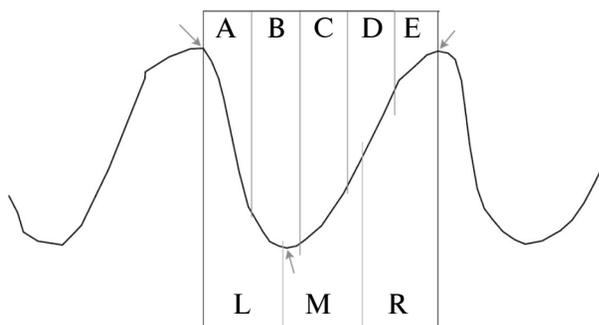


Рис. 2. Кодировка контуров сигналов. A, B, C, D, E и L, M, R — обозначения участков, на которые разбивается контур при разных системах кодировки (подробности в тексте).

LMR, только расстояние между пиками делилось уже на три части (рис. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Вокальный репертуар афалины

Основные категории акустических сигналов афалин были неоднократно описаны нами ранее [Агафонов и др., 2016, 2018; Агафонов, Панова, 2017], в данной работе анализировались тональные сигналы, относимые нами к категории “свисты-автографы”. Для определения свистов в качестве “автографов” нами применялись следующие критерии:

1. Стереотипные (в пределах некоторой вариативности частотно-временных характеристик) тональные сигналы, систематически повторяющиеся на протяжении записи, т. е. — доминирующие в репертуаре.

2. Число выделенных типов примерно соответствует количеству наблюдаемых особей.

3. Отсутствуют или крайне редки наложения сходных типов сигналов на спектрограммах (что свидетельствует о том, что определенные типы продуцируются преимущественно конкретными особями).

4. В разных группах дельфинов (как в естественной среде, так и в дельфинариях) типы доминирующих сигналов существенно отличаются.

Примеры спектрограмм типичных “автографов” представлены на рис. 3.

Вокальный репертуар белобочки

По своим физическим характеристикам зарегистрированные сигналы черноморских белобочек оказались весьма схожими с сигналами афалин. Подавляющее их большинство можно отнести к тем же трем основным категориям — широкополосные импульсы (шелчки) и их серии, тональные сигналы (свисты), а также импульсно-тональные сигналы. На рис. 4 представлены примеры всех трех категорий сигналов.

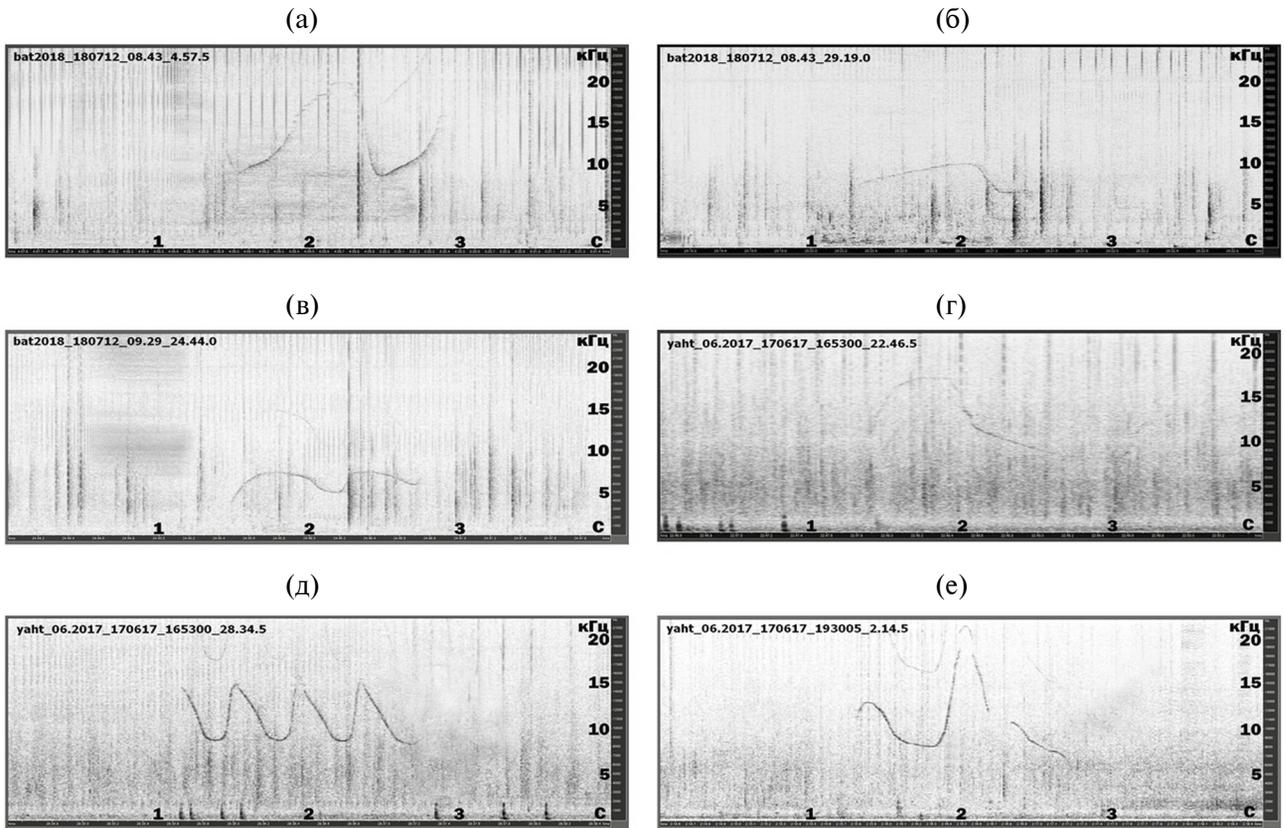


Рис. 3. А – Е – Спектрограммы типичных “автографов” афалин. Записи сделаны в разных точках проведения работ.

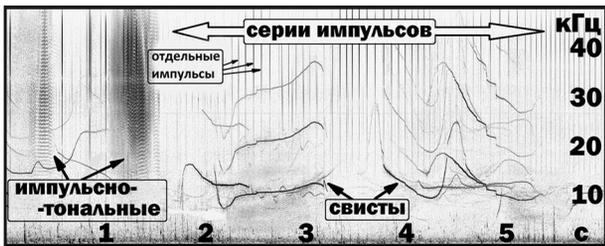


Рис. 4. Три категории акустических сигналов белобочек, зарегистрированные в ходе исследований.

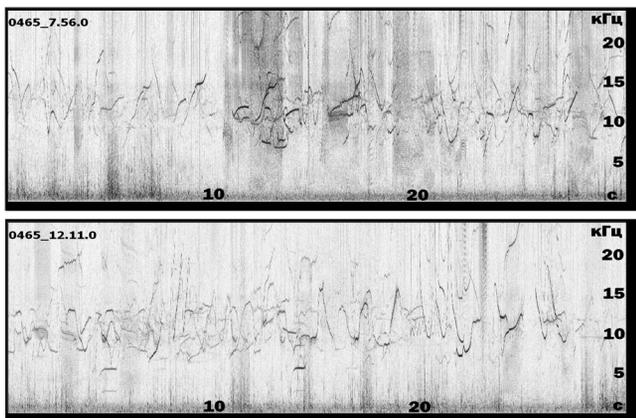


Рис. 5. Спектрограммы последовательностей тональных сигналов белобочек.

Для проведения корректного сравнения вокальных репертуаров двух видов в данной работе основное внимание было уделено тональным сигналам белобочек (свистам). Они характеризуются огромным разнообразием форм контура и продуцируются весьма интенсивно (до 100 сигналов в минуту), зачастую несколькими особями одновременно, представляя собой непрерывный хаотичный поток. Спектрограммы, демонстрирующие типичную картину продуцирования тональных сигналов, представлены на рис. 5.

Первичный (качественный) анализ репертуара тональных сигналов белобочек показал, что в нём можно выделить две подкатегории. К первой (условно названной “типичные”) относятся умеренно-модулированные свисты длительностью от 0.5 до 2 с; частота контура основного тона большинства из них лежит в пределах 8–16 кГц (рис. 6).

В этих свистах часто присутствуют плоские и уплощенные элементы, а также нелинейные перепады частоты и разрывы контура. Были отмечены серии однотипных сигналов, довольно часто наблюдались их наложения друг на друга (что позволяет предположить продуцирование сходных сигналов разными особями).



Рис. 6. Спектрограмма свистов белобочек, отнесенных к категории “типичные”.

Было также обнаружено, что белобочками продуцируются еще и модулированные свисты (с частотой контура основного тона изменяющейся в пределах 10–20 кГц), практически неотличимые от типичных “свистов-автографов” афалин. Данные сигналы были нами условно названы квазиавтографами. На основании визуального сравнения спектрограмм сигналов, записанных на трех точках, всего было выделено около 20 типов подобных сигналов (рис. 7), ср. с рис. 3.

На рис. 8 представлены спектрограммы 18 типов свистов обеих категорий. В таблице 2 даны статистические показатели распределения

численных значений стандартных частотно-временных параметров 90 свистов (по пять каждого из 18 типов).

Сравнение сигналов двух подкатегорий по величине частотной модуляции (разнице между максимальной и минимальной частотой сигнала) с использованием критерия Манна–Уитни (Mann–Whitney U Test, $p=0.017$) показало их значимые различия. Характер распределения данного параметра показан на рис. 9.

Для выделенных 18 типов свистов была построена кладограмма (рис. 10), из которой видно, что только два типа из 18 не попадают в какую-либо из подкатегорий, определенных визуально. Это типы 14 и 15, которые находятся на границе между категориями. Тип 15 имеет достаточно продолжительный уплощенный участок и основная часть сигнала достаточно слабо модулирована, однако разница между максимальной и минимальной частотой высокая. Тип 14 можно отнести к спорным, так как в некоторых вариациях уплощенный участок присутствует, а в других – нет.

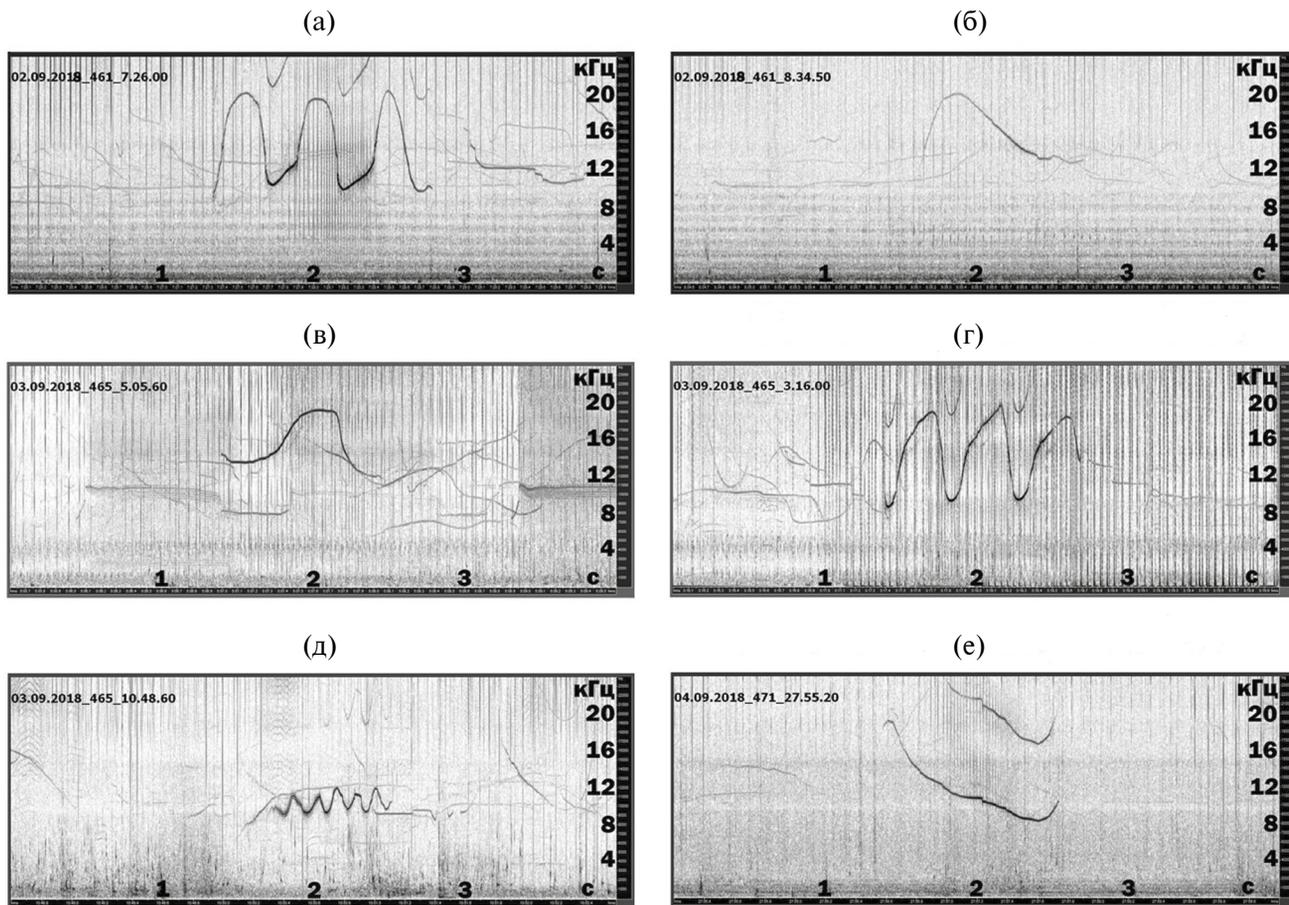


Рис. 7. А – Е – Спектрограммы свистов белобочек, отнесенных к категории “квазиавтографы”. Записи сделаны в разных точках проведения работ.

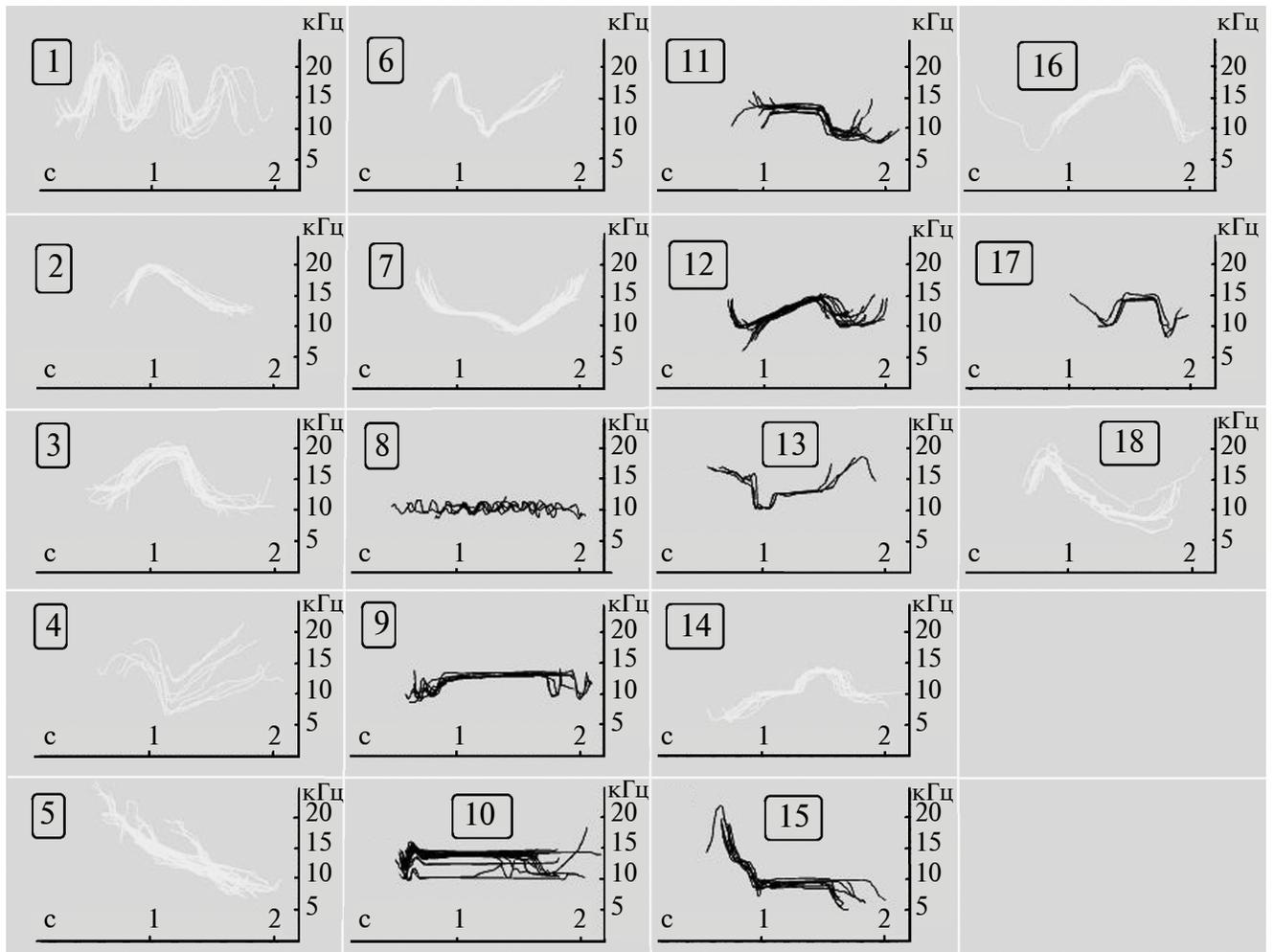


Рис. 8. Свисты белобочек, визуально сгруппированные в 18 типов. Темным цветом выделены сигналы, отнесенные к типичным, светлым – к квазиавтографам.

Таблица 2. Показатели распределения численных значений основных частотно-временных параметров двух категорий свистов белобочек

Категория 1 (типичные свисты)					
	$f_{нач}$ (кГц)	$f_{кон}$ (кГц)	$f_{мин}$ (кГц)	$f_{макс}$ (кГц)	Длительность (с)
Среднее	12.48	11.54	9.05	15.62	1.05
Медиана	11.88	12.01	9.31	14.93	1.03
Станд. откл.	3.27	3.09	1.55	3.04	0.29
Дисперсия	10.72	9.58	2.4	9.52	0.09
Мин.	6.77	5.2	5.2	11.49	0.53
Макс.	22.25	18.81	11.84	23.94	1.61
Категория 2 (квазиавтографы)					
	$f_{нач}$ (кГц)	$f_{кон}$ (кГц)	$f_{мин}$ (кГц)	$f_{макс}$ (кГц)	Длительность (с)
Среднее	13.7	13.47	8.69	18.27	1.11
Медиана	13.9	12.8	9.3	12.59	1.07
Станд. откл.	4.25	3.28	3.08	3.54	0.32
Дисперсия	18.1	10.78	9.49	12.52	0.1
Мин.	5.92	7.86	1.19	9.43	0.49
Макс.	23.7	19.95	13.27	23.7	2.27

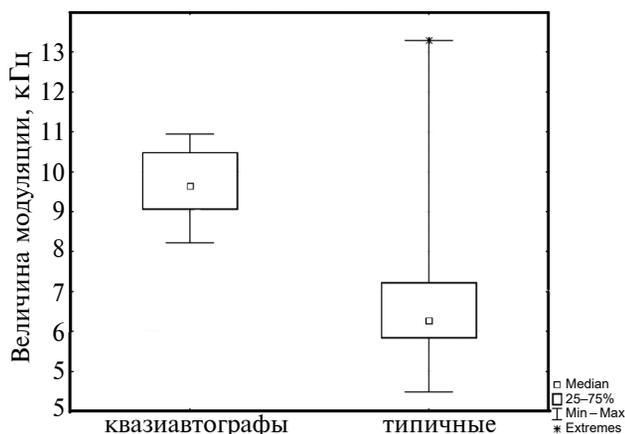


Рис. 9. Диаграммы разброса величины частотной модуляции сигналов двух выделенных категорий свистов белобочек.

Сходство и различия тональных сигналов двух видов дельфинов

Поскольку в ходе сравнительного анализа были выявлены существенные структурные различия двух подкатегорий свистов белобочек, методологически корректным являлось сравнение “автографов” афалин со свистами белобочек 2-й категории (квазиавтографами). Так, на основании визуального сравнения сигналов были вы-

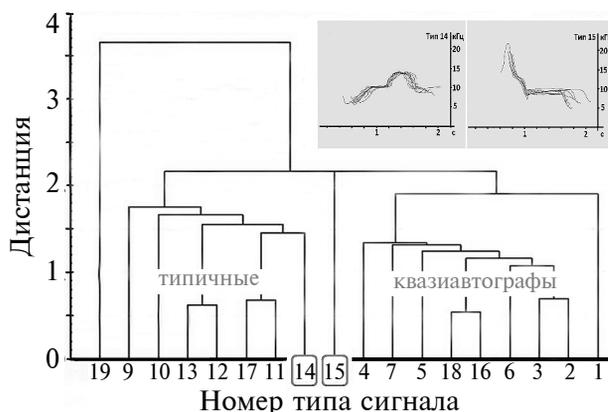


Рис. 10. Кладограмма, иллюстрирующая классификацию двух категорий свистов белобочек. В правом верхнем углу – спектрограммы двух спорных типов (14 и 15).

явлены “автографы” афалин, контуры которых практически идентичны типам 1, 2, 3 и 5 свистов белобочек (рис. 11); при этом следует отметить, что свисты белобочек продуцируются в несколько более высокочастотном диапазоне, чем “автографы” афалин.

Для сравнения свистов двух видов по показателю “средняя частота сигнала” были проведены замеры длительности сегментов, на которые

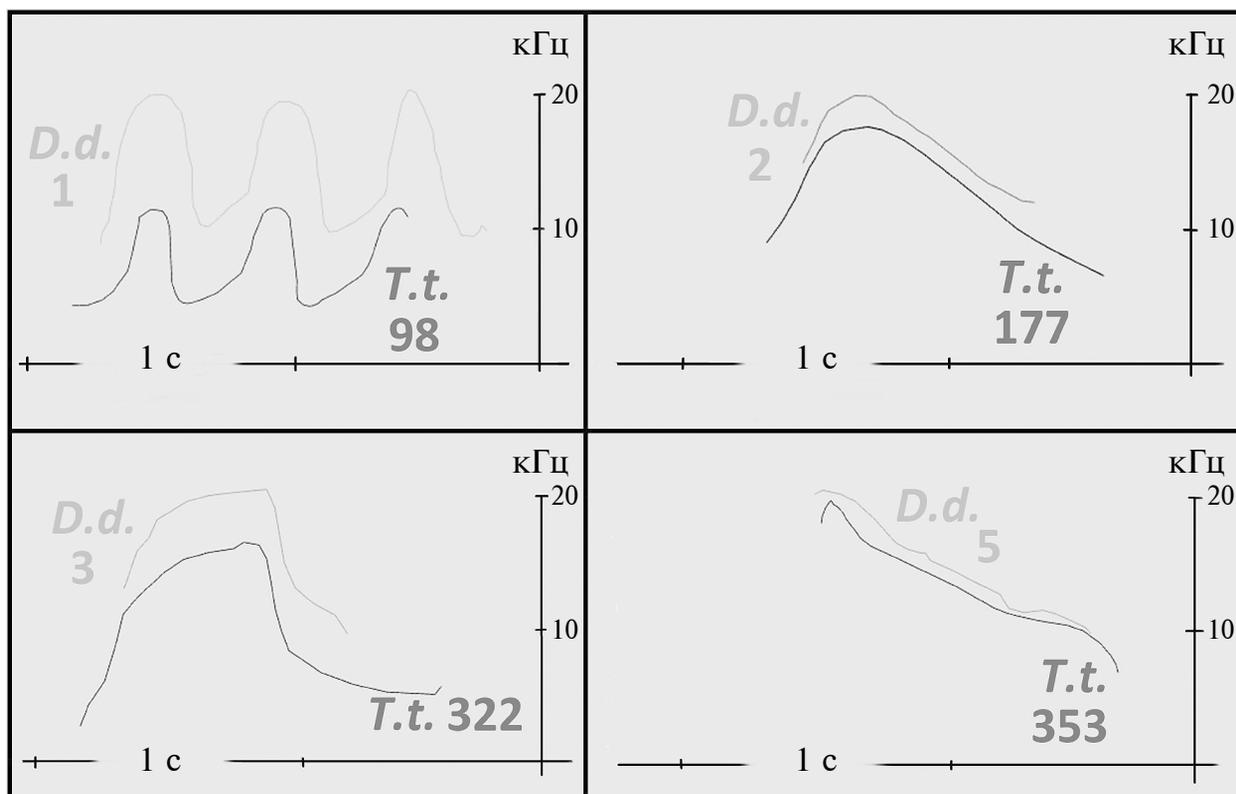


Рис. 11. Сходство “автографов” афалин (T.t.) и “квазиавтографов” белобочек (D.d.). Цифры у сокращенных названий видов обозначают номера выделенных типов свистов белобочек и номера “автографов” афалин из используемого каталога.

Таблица 3. Показатели распределения средних частот свистов (кГц) двух исследуемых видов

Параметры	Среднее	Медиана	Стандартное отклонение	Дисперсия	Минимум	Максимум
Автографы афалин	9.97	9.86	1.81	32.7	5.9	14.6
Квазиавтографы белобочек	14.31	14.27	1.64	27.01	7.88	17.76

разбивался контур сигнала и частоты центров сегментов. Далее на основании полученных данных была вычислена средняя частота сигнала. После этого было проведено сравнение средних частот сигналов двух видов. Статистические показатели распределения средних частот сигналов двух видов показаны в таблице 3.

Значимые различия в распределении средних частот сигналов были выявлены при помощи критерия Манна–Уитни (Mann–Whitney U Test, $p < 0.05$), диаграммы размаха показаны на рис. 12.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В представленной работе продемонстрировано значительное сходство (вплоть до полной идентичности) частотно-временных характеристик тональных сигналов, продуцируемых афалинами и белобочками. Это особенно характерно для одной из подкатегорий свистов белобочек – квазиавтографов. Поскольку частотно-временные характеристики акустических сигналов в значительной степени зависят от анатомического строения звуковоспроизводящих органов продуцентов, сходство физических параметров сигналов у разных видов может обуславливаться их эволюционной близостью.

В качестве структурного сходства сигнализации исследуемых видов можно отметить наличие в репертуарах стереотипных сигналов, а также их продуцирование в виде серий. У афалин это,

в первую очередь, относится к “автографам”; у белобочек стереотипные сигналы отмечены как в 1-й, так и во 2-й подкатегориях.

В то же время в структуре репертуаров имеются и существенные различия. Так, типичные свисты белобочек характеризуются значительно бóльшим разнообразием форм контура, чем свисты афалин (с учетом даже “вариабельных”), в них довольно часто присутствуют плоские и уплощенные элементы, а также нелинейные перепады частоты и разрывы контура. Отличается характер продуцирования свистов представителями двух видов. Афалины (даже если количество одновременно наблюдаемых особей достигает 20–25) продуцируют тональные сигналы достаточно разреженно (обычно до нескольких сигналов в минуту), случаи одновременного продуцирования сигналов разными особями редки и носят, по-видимому, случайный характер. Бóльшая плотность сигналов отмечалась нами только в ситуациях нахождения афалин в зоне работы рыболовецких сейнеров, когда число одновременно наблюдаемых особей могло составлять несколько сотен.

Белобочки продуцировали сигналы весьма интенсивно (до 100 сигналов в минуту) во всех сделанных записях. Судя по наложению сигналов (в том числе – и однотипных) на спектрограммах, они продуцировались одновременно несколькими особями в виде непрерывного хаотичного потока.

В настоящее время, с точки зрения исследователя, функции большинства акустических сигналов афалин можно интерпретировать вполне однозначно. Импульсы и их серии используются дельфинами для эхолокации, причем, в зависимости от ситуации, характер продуцирования импульсов может существенно отличаться [5, 8]. В то же время, в какой-то степени эти сигналы являются и коммуникативными, поскольку информируют, по крайней мере, о присутствии их продуцентов.

Импульсно-тональные сигналы могут, по мнению разных авторов, использоваться для эхолокации на минимальных дистанциях [6, 1], в качестве эмоциональных (в том числе – агрессивных) [26, 43, 47], или даже передавать достаточно

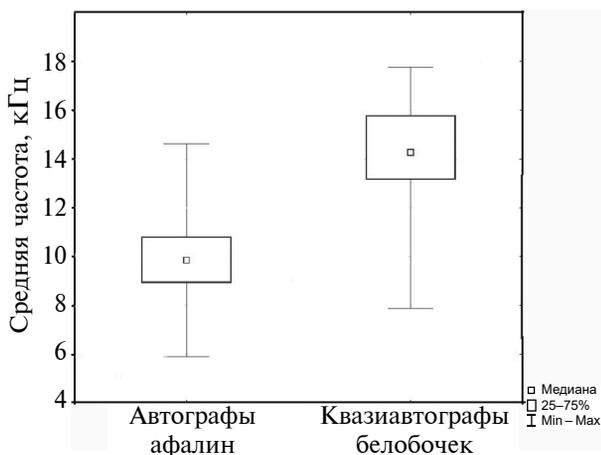


Рис. 12. Диаграммы разброса средней частоты “свистов-автографов” афалин и квазиавтографов.

сложную информацию [10] — но, в любом случае, они являются информативными для всех особей, присутствующих в данном акустическом пространстве.

Среди тональных сигналов подавляющее большинство составляют индивидуальные “свисты-автографы”. Их наиболее очевидная функция — идентификация продуцента и его местонахождения на акватории. Такая функциональная нагрузка может объясняться социальной структурой сообществ данного вида, основу которой составляют “ядра” из двух-трех особей, объединяющиеся в более крупные образования [6, 9, 46, 56]. Это объединение не является жестким, особи могут периодически переходить из одной группы в другую, группы укрупняться и уменьшаться и т. д. Таким образом, для афалин, вероятнее всего, функционально важным является идентификация именно отдельных индивидов — в отличие, например, от косаток, с их более жесткой социальной структурой популяций, и соответственно, продуцирующих сигналы, специфичные для определенных групп [21, 22].

Что касается сигнализации белобочек, то несомненно, что щелчки и их серии используются так же, как и аналогичные сигналы у афалин — для ориентации в пространстве (эхолокация), импульсно-тональные сигналы вида остаются совершенно неисследованными.

Наиболее актуальным является вопрос о функциях тональных сигналов белобочек, и, в частности, о наличии в репертуаре индивидуально-опознавательных сигналов, подобных “свистам-автографам” афалин. Мнения зарубежных авторов по этому поводу расходятся. Так, Мур и Риджуэй в ходе исследований сравнивали 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) [44]. В качестве базовых записей для сравнения авторами рассматривались именно те, что сделаны в условиях дельфинария. Авторам удалось выделить четыре доминирующих типа свистов, иногда комбинирующихся с импульсными компонентами. 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 [32], 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 варибельность их частотно-временных характеристик. 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.

Согласно нашим результатам, на роль индивидуально-опознавательных могут претендовать свисты обеих подкатегорий, поскольку среди них выделяются явно доминирующие, регулярно повторяющиеся сигналы. Однако, на наш взгляд, характер их продуцирования делает такую функцию маловероятной. Сигналы 1-й подкатегории (“типичные”) продуцируются в виде сплошного потока (на фоне которого отмечаются сигналы 2-й подкатегории), что затрудняет выделение отдельных сигналов. Формы контура у схожих сигналов характеризуются большой варибельностью, объединение их в обобщенные типы является достаточно сложной задачей. Наконец, на спектрограммах очень часто отмечается наложение однотипных сигналов, что свидетельствует о продуцировании их разными особями. Сигналы 2-й подкатегории (квазиавтографы) настолько сходны с “автографами” афалин, что предположение об их использовании в том же качестве напрашивается само собой. Однако необходимо помнить, что в процессе анализа записей, сделанных на трех точках, нами выделено не более 20 типов свистов, в то время как количество наблюдаемых дельфинов могло в совокупности составлять от 100 до 150 особей. Впрочем, не следует забывать, что мы интерпретируем результаты с человеческой точки зрения; окончательный же ответ на вопрос о наличии у белобочек индивидуально-опознавательных сигналов требует проведения дальнейших исследований.

Необъясненным пока остается сам феномен существования в репертуаре белобочек сигналов 2-й категории (квазиавтографов). Тут возможно выдвижение нескольких гипотез, в том числе вполне допустимым является предположение об имитации белобочками свистов афалин при нахождении на одной акватории. Способность дельфинов имитировать звуки самого разного происхождения хорошо известна; нами,

в частности, описано продуцирование белухой сигналов, сходных с сигналами афалин при их совместном пребывании в дельфинарии [3, 48].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Афалина и белобочка являются консументам высшего порядка, по способам добычи пищи они являются типичными хищниками. Они ведут социальный образ жизни, им свойственны сложные формы поведения — такие, например, как коллективные охоты. Как и другие представители семейства дельфинов, данные виды характеризуются высоким уровнем развития центральной нервной системы, что обуславливает и соответствующий уровень развития когнитивных способностей. Все эти факторы предопределяют необходимость поддержания общения между особями, причем оптимальным средством коммуникации для обеспечения такого общения в условиях водной среды представляется акустическая сигнализация.

В ходе проведенного нами сравнительного анализа тональных сигналов двух видов были систематизированы их структурные и функциональные сходство и отличия. Наиболее интересным результатом нам представляется обнаружение в репертуаре белобочек двух категорий свистов, имеющих существенные структурные отличия. Сигналы одной из категорий (условно названные квазиавтографами) имеют значительное сходство со “свистами-автографами” афалин. Объяснение данного феномена, как и вопрос о наличии в репертуаре белобочек индивидуально-опознавательных сигналов остаются открытыми и требуют проведения дальнейших исследований.

Работа выполнена по темам государственных заданий Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН № 0149-2019-0009 и Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского — природного заповедника РАН — филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН” № 124052000059-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов А.В., Казнадзей В.В. Опыт этолого-акустического исследования локальной популяции черноморских афалин // Белькович В.М. (ред.). Поведение и биоакустика китообразных. М.: ИО АН СССР, 1987. С. 56–67.
2. 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.

3. 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. Т. 1, М.: РОО СММ, 2015. С. 12–18.
4. Агафонов А.В., Панова Е.М., Логоминова И.В. Типология тональных сигналов афалин (*Tursiops truncatus*). М.: СММ – ИО РАН, 2016, 143 с.
5. Белькович В.М. Ориентация дельфинов. Механизмы и модели. М.: Издательство НЦССХ им. А.Н. Бакулева РАМН, 2001, 240 с.
6. Белькович В.М. (ред.). 1978. Поведение и биоакустика дельфинов. М.: ИО АН СССР, 199 с.
7. Белькович В.М. (ред.). Поведение и биоакустика китообразных. М.: ИО АН СССР, 1987, 218 с.
8. Белькович В.М., Дубровский Н.А. Сенсорные основы ориентации китообразных. Л.: Наука, 1976, 204 с.
9. Затевахин И.И. Биология и социальная экология черноморских афалин // Белькович В.М. (ред.). Поведение и биоакустика китообразных. М.: ИО АН СССР, 1987. С. 68–93.
10. 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.
11. Клейнберг С.Е. Млекопитающие Чёрного и Азовского морей. М.: АН СССР, 1956, 288 с.
12. Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М.: Наука, 1983, 336 с.
13. Логоминова И.В., Агафонов А.В. Локальное сообщество афалин (*Tursiops truncatus ponticus* Varabash, 1940) в акватории юго-восточного Крыма: численность и формирование ассоциаций особей в группах // Океанология, 2021. Т. 61, № 5. С. 769–779.
14. Логоминова И.В., Агафонов А.В., Горбунов Р.В. Этолого-акустические исследования белобочек (*Delphinus delphis ponticus* Varabash-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.
15. Логоминова И.В., Агафонов А.В., Горбунов Р.В. Пространственно-временная динамика локальной популяции черноморской афалины (*Tursiops truncatus ponticus* Varabash, 1940): визуальные и акустические методы описания // Океанология, 2019. Т. 59, № 1. С. 108–115.
16. Панов Е.Н. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и мире людей. М.: КМК, 2005, 496 с.

17. Панова Е.М., Агафонов А.В. Полвека исследований акустической коммуникативной системы афалин // Природа, 2011, № 12. С. 40–48.
18. Протасов В.Р. Биоакустика рыб. М.: Наука, 1965, 208 с.
19. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, 280 с.
20. Томлин А.Г. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 9. Китообразные. М.: АН СССР, 1957, 756 с.
21. Филатова О.А., Бурдин А.М., Хойт Э. и др. Каталог дискретных типов звуков, издаваемых резидентными косатками (*Orcinus orca*) Авачинского залива п-ова Камчатка // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 9. С. 1169–1180.
22. Филатова О.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М. и др. Подходы к классификации вокальных репертуаров на примере бифонических стереотипных звуков рыбацких косаток (*Orcinus orca*) юго-восточной Камчатки // Зоол. журн., 2009. Т. 88. № 9. С. 1–10.
23. Цалкин В.И. Некоторые наблюдения над биологией дельфинов Чёрного и Азовского морей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 1940. Т. 49. Вып. 1. С. 61–68.
24. Ansmann I.C., Goold J.C., Evans P.J.H. et al. Variation in the whistle characteristics of short-beaked common dolphins, *Delphinus delphis*, at two locations around the British Isles // J. Mar. Biol. Ass., 2007, 87. P. 19–26.
25. Bazua-Duran C., Au W.L. Geographic variations in the whistles of spinner dolphins (*Stenella longirostris*) of the Main Hawaiian Islands // J. Acoust. Soc. Am., 2004. V. 116(6). P. 3757–3769.
26. Blomqvist C., Amundin M. Hi-frequency burst-pulse sounds in agonistic/aggressive interaction in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // J.A. Thomas, C.F. Moss, M. Vater (eds.). Echolocation in Bats and Dolphins, Chicago, 2004. P. 425–431.
27. Caldwell M.C., Caldwell D.K. Individualized whistle contours in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // Nature, 1965. V. 207. P. 434–435.
28. Caldwell M.C., Caldwell D.K., Tyack P.L. Review of the signature-whistle hypothesis for the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) // Leatherwood S., Reeves R.R. (eds). The Bottlenose Dolphin. Academic Press, San Diego, 1990. P. 199–234.
29. Corkeron P.J., Van Parijs S.M. Vocalizations of eastern Australian Risso's dolphins, *Grampus griseus* // Can. J. Zool., 2001. V. 79/1. P. 160–164.
30. Evans W.E., Prescott J.F. Observations of the sound production capabilities of the bottlenosed porpoise: A study of whistles and clicks // Zoologica, 1962. V. 47, 3. P. 121–128.
31. Everest F.A., Young R.W., Johnson M.W. Acoustical characteristics of noise produced by snapping shrimp // The Journal of the Acoust. Soc. of America, 1948, 20, 137, (abstract).
32. Fearey J., Elwen S.H., James B.S., Gridley T. 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>
33. De Figueiredo L.D., Simão S.M. Possible occurrence of signature whistles in a population of *Sotalia guianensis* (Cetacea, Delphinidae) living in Sepetiba Bay, Brazil // J. Acoust. Soc. Am., 2009. V. 126, 3. P. 1563–1569.
34. Gazda S.K., Connor R.C., Edgar B.K., et al. 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., 2005, 272. P. 135–140.
35. Herzog D.L. Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus* // Aquatic Mammals, 1996, 22, 2. P. 61–79.
36. Hohn A.A., Benson S.R. Bioacoustics of Odontocetes in the ETP: project description, preliminary results, and recommendations for future work. Administrative report LJ-90–23, 1990, 27 p.
37. Janik V.M., Sayigh L.S. Communication in bottlenose dolphins: 50 years of signature whistle research // J. Comp. Physiol., 2013. V. 199. P. 479–489.
38. Kellogg W.N., Kohler R. Reactions of the porpoise to ultrasonic frequencies // Science, 1952. V. 16. P. 250–252.
39. Kellogg W.N., Kohler R., Morris N.H. Porpoise sounds as sonar signals // Science, 1953. V. 117. P. 239–243.
40. Lammers M.O., Schotten M., Au W.W.L. The spatial context of free-ranging Hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*) producing acoustic signals // J. Acoust. Soc. Am., 2006, 119, 2. P. 1244–1250.
41. Lilly J.C. Sound production in *Tursiops truncatus* (bottlenose dolphin) // Annals of the New York Academy of Sciences, 1968. V. 155, 1. P. 321–340.
42. Lilly J.C., Miller A.M. Vocal exchanges between dolphins // Science, 1961. V. 134. P. 1873–1876.
43. McCowan B., Reiss D. Maternal aggressive contact vocalizations in captive Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*): wide-band, low-frequency signals during mother/aunt-infant interactions // Zoo Biology, 1995, 14. P. 293–309.
44. Moore S.E., Ridgway S.H. Whistles produced by Common dolphins from the Southern California Bight // Aquatic mammals, 1995, 21(1). P. 55–63.
45. Nowacek D.P. Sequential foraging behavior of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay // Behavior, 2002, 139(9). P. 1125–1145.
46. Odell D.K., Asper E.D. Distribution and movements of freeze-branded bottlenose dolphins in the Indian and Banana rivers, Florida // Leatherwood, Reeves (eds.). The Bottlenose Dolphin. San Diego, New York, 1990. P. 354–365.
47. Overstrom N.A. Association between burst-pulse sounds and aggressive behavior in captive atlantic bottlenosed

- dolphins (*Tursiops truncatus*) // Zoo Biology, 1983, 2. P. 93–103.
48. *Panova E.V., Agafonov A.V.* A beluga whale socialized with bottlenose dolphins imitates their whistles // Animal Cognition, 2017. V. 20, 6. P. 1153–1160. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1132-4>
49. *E. Panova, A. Agafonov & I. Logominova.* First description of whistles of Black Sea shortbeaked common dolphins, *Delphinus delphis ponticus* // Bioacoustics, 2020. P. 1–18. <https://doi.org/10.1080/09524622.2020.1842245>
50. *Papale E., Azzolin M., Cascão I. et al.* Macro- and micro- geographic variation of short-beaked common dolphin's whistles in the Mediterranean Sea and Atlantic Ocean // Ethology Ecology & Evolution, 2014, 26, 4. P. 392–404.
51. *Petrella V., Martinez E., Anderson M.G. et al.* Whistle characteristics of common dolphins (*Delphinus sp.*) in the Hauraki Gulf, New Zealand // Marine mammal science, 2012, 28(3). P. 479–496.
52. *Rankin S., Oswald J., Barlow J., Lammers M.* Patterned burst-pulse vocalizations of the northern right whale dolphin, *Lissodelphis borealis* // J. Acoustic. Soc. Am., 2007. V. 121(2). P. 1213–1218.
53. *Rasmussen M.H.* Characteristics of burst-pulses produced by free-ranging white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*) in Icelandic waters // The 5th Animal Sonar Symposium, Doshisha Univ. Kyoto, Japan, 2009. P. 52.
54. *Sargeant B.L., Mann J., Berggren P. et al.* Specialization and development of beach hunting, a rare forage behavior, by wild bottlenose dolphins // Canad. Journ. Zool., 2005, 83(11). P. 1400–1410.
55. *Schevill W.E., Lawrence B.* Auditory response of the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* to frequencies above 100 kHz // J. Exp. Zool., 1953. V. 124, 1. P. 147–165.
56. *Scott M.D., Wells R.S., Irvine A.B.* A long-term study of bottlenose on the West coast of Florida // In: *Leatherwood, Reeves (eds.)*. The Bottlenose Dolphin. San Diego, New York, 1990. P. 235–244.
57. *Shane S.H., Wells R.S., Würsig B.* Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review // Mar. Mamm. Sci., 1986, 2(1). P. 34–63.
58. *Taruski A.G.* Characteristics of burst-pulses produced by free-ranging white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*) in Icelandic waters // *Winn, Olla (eds.)*. Behavior of marine animals. V. 3: Cetaceans. New York, 1979. P. 345–368.
59. *Van Parijs S.M., Corkeron P.J.* Vocalization and behavior of pacific humpback dolphins *Sousa chinensis* // Ethology, 2001. V. 107. P. 701–706.
60. *Van Parijs S.M., Parra G.J., Corcoran P.J.* Sound produced by Australian Irrawaddy dolphins, *Orcaella brevirostris* // J. Acoust. Soc. Am., 2000. V. 108, 4. P. 1938–1940.
61. *Zelick R., Mann D.A., Popper A.N.* Acoustic communication in fishes and frogs // *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*, Ray and Popper (eds.) NY Springer-Verlag, 1999. P. 363–411.

WHISTLES IN VOCAL REPERTOIRES OF BOTTLENOSE DOLPHINS (*TURSIOPS TRUNCATUS* MONTAGU, 1821) AND COMMON DOLPHINS (*DELPHINUS DELPHIS* LINNAEUS, 1758)

A. V. Agafonov^{a,b,*}, P. K. Melnikova^c, E. M. Panova^a, I. V. Logominova^b, V. A. Litvin^b

^a *Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences*

^b *Federal Research Center "A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS"*

^c *T.I. Vyzemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS Lomonosov Moscow State University*

*e-mail: agafonov.57@mail.ru

The article is devoted to the comparative analysis of underwater sounds of two sympatric dolphin species living in the Black Sea, the Bottlenose dolphin and the Common dolphin. During processing and analysis of sounds were used a special program nanoCAD22. Both the similarity of the physical parameters of the sounds of two species and a number of specific features of whistles characteristic of each of them were shown. The phenomenon of production by Common dolphins some types of whistles that have significant similarities (sometimes almost identical) to the signature-whistles of Bottlenose dolphins was detected and analyzed.

Keywords: bottlenose dolphin, common dolphin, underwater acoustic communication, tonal call, whistle