

На правах рукописи

**АГАФОНОВ
Александр Владиславович**

**СВИСТЫ И ИМПУЛЬСНО-ТОНАЛЬНЫЕ СИГНАЛЫ:
ДВЕ СИСТЕМЫ АКУСТИЧЕСКОЙ КОММУНИКАЦИИ
АФАЛИН (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821)**

Специальность: 03.02.10 – гидробиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Москва - 2017

Работа выполнена в Лаборатории морских млекопитающих
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

Научный руководитель – доктор биологических наук **Флинт Михаил Владимирович**, член-корреспондент РАН, заместитель директора Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

Филатова Ольга Александровна – доктор биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории поведения позвоночных животных кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова.

Крюкова Наталья Владимировна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Лаборатории морских млекопитающих Федерального государственного бюджетного научного учреждения Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Защита состоится « ____ » 2018 г. в 12:00
на заседании диссертационного совета Д002.239.01 в ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН по адресу: 117997, Москва, Нахимовский проспект, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИО РАН и на сайте www.ocean.ru

Автореферат разослан « ____ » 2017 г.

Отзывы на автореферат, заверенные печатью и в 2-х экземплярах, направлять по адресу:
117997, г. Москва, Нахимовский проспект д. 36, ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, учёному секретарю диссертационного совета Щуке Татьяне Анатольевне.
Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

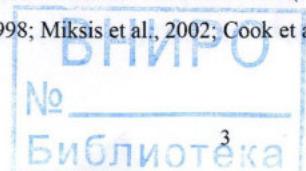
Т.А. Щука

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Акустическая сигнализация животных давно привлекает внимание исследователей; к середине XX века в рамках зоологии сформировалась специальная дисциплина, посвященная этой проблематике – биоакустика. Первые записи подводных звуков, продуцируемых китообразными (*Cetacea*), были осуществлены в 40-х гг. прошлого века; вскоре было обнаружено, что акустическая сигнализация распространена среди представителей отряда весьма широко (см. обзоры: Tyack, 1998; Matthews, Rendell, 1999). Наибольшее количество работ (проведенных как в естественной среде, так и в дельфинариях) посвящено акустической сигнализации трех видов: косаток (*Orcinus orca Linneaeus, 1758*) (Филатова и др., 2004, 2010, 2009; Bain, 1988; Ford, 1989, 1991; Ford et al., 1998), белух (*Delphinapterus leucas Pallas, 1776*) (Беликов, Белькович, 2006; Белькович, Крейчи, 2004; Белькович, Щекотов, 1987, 1990; Белькович и др., 2009, 2010; Панова и др., 2012 а, б; Faucher, 1988; Karlsen et al., 2002; Sjare, Smith, 1986 а, б; Vergara, Barrett-Lenard, 2008) и афалин (*Tursiops truncatus Montagu, 1821*) (см. обзоры: Caldwell et al., 1990; Janik, Sayigh, 2013).

Изучение акустической сигнализации последнего вида продолжается уже на протяжении более полувека (Панова, Агафонов, 2011; Janik, Sayigh, 2013). Еще в 60-х годах XX века было обнаружено, что в вокальном репертуаре афалин присутствуют звуковые сигналы трёх основных категорий: 1) серии широкополосных импульсов, используемые дельфинами для эхолокации (щелчки, clicks); 2) тональные сигналы с изменяющейся во времени формой контура частоты основного тона (систы, whistles); 3) импульсно-тональные сигналы, представляющие собой серии импульсов с высокой скоростью следования (burst pulses) (Evans, Prescott, 1962; Lilly, Miller, 1961; Lilly, 1968).

Важным этапом в процессе исследований стало открытие Д. и М. Колдуэллов, установивших, что каждая особь обладает своим собственным уникальным типом свиста, который был назван «автографом» («signature whistle») (Caldwell, Caldwell, 1965). Этот термин получил широкое распространение среди зарубежных авторов; в дальнейшем большинство работ, касающихся акустической сигнализации вида, были посвящены исследованию именно этих сигналов (Janik et al., 1994, 2006; Sayigh et al., 1995; Janik, Slater, 1998; Miksis et al., 2002; Cook et al., 2004).



Импульсно-тональные сигналы афалин по своей физической природе являются длительными (до нескольких секунд) последовательностями импульсов, модулированными за счет изменения межимпульсных интервалов; скорость следования импульсов может меняться в пределах 150 - 700 имп/с (Blomqvist, Amundin, 2004, a, b; Overstrom, 1983). До настоящего времени они исследованы очень слабо; ряд авторов относят их к категории эмоциональных, связанных, в частности, с агрессивным поведением (McCowan, Reiss 1995; Overstrom, 1983). М.П.Иванов на основании наблюдений, сделанных в ходе экспериментов, выдвинул предположение о том, что частотно-модулированные серии широкополосных импульсов афалин могут нести коммуникативную нагрузку (Иванов, 2009).

Несмотря на большой объем полученных материалов, современные представления об акустической сигнализации афалин остаются по-прежнему разрозненными и даже противоречивыми. В настоящее время весьма актуальной является задача обобщения результатов собственных исследований и сравнения их с имеющимися данными для разработки модели, описывающей вокальный репертуар данного вида, как структурированную коммуникативную систему (или несколько систем).

Цели работы: 1) Типологизация свистов и импульсно-тональных сигналов афалин на основании анализа их частотно-временных характеристик. 2) Оценка потенциальных функциональных возможностей исследуемых сигналов, как коммуникативных систем.

Для достижения заявленных целей были поставлены следующие задачи: а) уточнение частотно-временных характеристик и классификации исследуемых сигналов (в дельфинариях и в естественной среде обитания); б) выявление типов сигналов, доминирующих в индивидуальных репертуарах, определение их ключевых признаков и пределов вариабельности; г) анализ специфики акустических репертуаров дельфинов из разных популяций и групп; д) определение возможной связи продуцирования различных типов коммуникативных сигналов с поведенческим контекстом.

Научная новизна работы сформулирована в **положениях, выносимых на защиту:** 1) Афалины продуцируют две категории подводных акустических сигналов, потенциально обладающих коммуникативными функциями: свисты и импульсно-

тональные сигналы. 2) Основная часть репертуара свистов представляет собой систему персонифицированных (специфичных для каждой конкретной особи) сигналов, большинство из которых являются «свистами-автографами». 3) Свисты афалин являются основой для создания «перманентного сигнального контекста» (некоторого аналога «биологического сигнального поля» наземных млекопитающих), необходимого для обеспечения идентификации особей, организации взаимодействия между ними, и в целом - для поддержания социальной структуры сообщества. 4) Импульсно-тональные сигналы по своим частотно-временным характеристикам являются универсальными для всех особей и не сводятся к ограниченному количеству типов, в силу того, что представляют собой систему многоуровневых комбинаций элементарных единиц. 5) Благодаря такой структуре, сигналы данной категории представляются пригодными для кодирования информации любой степени сложности.

В ходе исследования тональных сигналов был также обнаружен ряд ранее не описанных феноменов: «автографы» некоторых особей могут претерпевать изменения в течение относительно непродолжительного (1 - 2 года) периода времени; явление «мимикрии» (продуцирование «чужих автографов»), видимо, носит иерархический характер: дельфины более высокого ранга воспроизводят «автографы» особей более низкого; иногда «автографы» могут существовать в виде схожих, но хорошо различимых дискретных подтипов; обнаружено существование категории «псевдоавтографов» (свистов с характерной формой контура, периодически появляющихся в репертуаре особей), а также явление «наследования автографов» (продуцирование другой особью «автографа» дельфина, изъятого из дельфинария).

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования раскрывают ряд особенностей структуры и функционирования акустической коммуникативной системы у одного из высокоразвитых в интеллектуальном смысле представителей морских млекопитающих. Таким образом, они представляют интерес как с общебиологической точки зрения (адаптация видов к специфической среде обитания), так и в более широком контексте проблем семиотики и теории информации.

Афалина считается наиболее вероятным «помощником» человека в освоении океана. В этой связи, в отдаленной перспективе полученные данные могут быть

применены в процессе установления более тесного взаимопонимания с представителями данного вида.

На основе результатов исследования разработана методика акустической идентификации особей в естественной среде обитания по составляемому каталогу специфических индивидуально-опознавательных сигналов («свистов-автографов»). Ее внедрение позволяет значительно увеличить точность учета численности и миграций афалин.

Материалы диссертации могут быть включены в учебные курсы по теме «биоакустика» для студентов биологических факультетов.

Личный вклад автора:

- сбор и обработка первичного акустического материала (в дельфинариях и естественной среде), в том числе – оцифровка архивных данных, собранных в экспедициях ИО АН СССР и МГУ в 1976 - 1980 гг.;
- разработка и применение методики «относительной изоляции» дельфинов для выявления индивидуальных акустических репертуаров;
- уточнение классификации акустических сигналов афалин, формулирование понятия «персонифицированные сигналы»;
- разработка концепции многоуровневой иерархической структуры импульсно-тональных сигналов.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались:

- на 9-м съезде Териологического общества РАН (Москва, 2011);
- на международных конференциях, проводимых European Cetacean Society (25-я ежегодная конференция, Кадис, Испания, 2011; 26-я ежегодная конференция, Голуэй, Ирландия, 2012);
- на международных конференциях «МОРСКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ГОЛАРКТИКИ» (6-я конференция, Калининград, 2010; 7-я конференция, Сузdalь, 2012; 8-я конференция, С.-Петербург, 2014; 9-я конференция, Астрахань, 2016);
- на 7-м заседании семинара по происхождению языка Института языкознания РАН (Москва, 2012);
- на семинарах и коллоквиумах в Лаборатории морских млекопитающих Института океанологии РАН (2012 - 2017);

- на Ученом совете Направления экологии морей и океанов ИО РАН (Москва, 2017).

Публикации по теме диссертации. Непосредственно по теме диссертации опубликовано около 20-ти научных работ, из них пять статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК и зарубежных и одна монография (см. раздел СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ).

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, первые три из которых представляют собой обзор работ, посвященных различным аспектам тематики исследования, заключения, выводов, благодарностей, списка работ, опубликованных по теме диссертации, списка литературы (всего 222 источника, из них 132 зарубежных), списка иллюстраций (128). Общий объем диссертации - 178 страниц.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В **Введении** рассматриваются степень разработанности темы и ее актуальность в настоящее время, формулируются цели и задачи исследования,дается краткое описание используемой терминологии. Обосновываются научная новизна работы, ее теоретическая и практическая значимость, а также формулируются положения, выносимые на защиту. Описаны личный вклад автора и апробация результатов исследования.

В **Главе 1** дается краткая характеристика биологии афалин, характерных типов их поведения в естественной среде, приводятся результаты экспериментальных исследований их когнитивных способностей. Кроме того, рассматриваются современные данные об акустической сигнализации различных представителей отряда китообразных, в том числе – о вокальном репертуаре афалин.

В **Главе 2** рассматриваются понятие «коммуникация» и связанные с ним категории. Сравниваются принципы организации и основные свойства акустических коммуникативных систем животных и речи человека; анализируются их сходство и различия.

Глава 3 посвящена целям, методам и результатам основных исследований подводных акустических сигналов афалин, трактуемых, как коммуникативные. Рассматривается история данного вопроса, далее подробно анализируются три применявшимся методических подхода: создание «языков-посредников», попытки

различными способами напрямую расшифровать зарегистрированные сигналы, а также оценка продуктивности потенциальной коммуникативной системы при помощи структурно-математических методов.

Глава 4 посвящена материалу и методам проведенных исследований.

Дельфины, участвовавшие в исследовании. Основная часть исследований была проведена в 2010 - 2014 гг. на базе дельфинария «Коктебель» (п. Коктебель, Крым). С момента открытия (2008 г.) по 2012 г. в нем постоянно находились следующие дельфины: **Зоя**, ♀, 8 лет (родилась в дельфинарии); **Марина**, ♀, 8 - 9 лет; **Дания**, ♂, старше 30-ти лет; **Ваня**, ♂, 25 - 30 лет (возраст у всех указан на 2010 г.). В декабре 2009 г. - январе 2010 г. в дельфинарии временно находился подросток (**«Дикий»**) (♂, ~ 2 года), спасенный из рыбакской сети и впоследствии выпущенный в море. В 2012 - 2013 г.г. в составе дельфинов произошли следующие изменения: осенью 2012 г., в связи с участившимися конфликтами между самцами, один из них (**Ваня**) был изъят из дельфинария; осенью 2013 г. в дельфинарий была помещена **Майя** (♀, ~ 1,5 - 2 года).

Кроме того, сбор акустических материалов для данной работы осуществлялся: в дельфинарии Карадагской биостанции (п. Курортное, Крым); в дельфинарии «Большой Утриш» (г. Анапа, Краснодарский край); в дельфинарии «Артбухта» (Севастополь); в дельфинарии г. Евпатория (Крым) и в его филиале на оз. Донузлав. Всего в исследовании использованы аудиозаписи сигналов, принадлежащих 30-ти дельфинам.

В 2010 - 2011 гг. при помощи цифрового рекордера ZOOM H4 была осуществлена оцифровка (формат WAV, частота дискретизации - 96 кГц) сохранившихся записей, сделанных в 1976 - 1980 гг. на биополигоне «Морское» (Тарханкутский п-ов, Крым).

С февраля 2014 г. проводится регулярная регистрация акустических сигналов свободноживущих дельфинов в районе Судак - Новый Свет (Крым).

Используемая аппаратура. Для осуществления аудиозаписей подводной акустической сигнализации (а также 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. Запись

сигналов производилась в цифровом формате WAV (PCM). В качестве звукозаписывающей аппаратуры использовались видеокамера и цифровые рекордеры различных марок с частотой дискретизации 96, 48 и 44,2 кГц.

Техника сбора данных. Большая часть акустического материала была собрана в дельфинарии Коктебель, состоящего из большого круглого бассейна диаметром 26 м с помостом для представлений и малого бассейна трапециевидной формы, соединяющихся между собой проходом размером в сечении 1 × 1 м. Общая продолжительность аудиозаписей (в разных режимах), сделанных в дельфинарии Коктебель составляет более 500 часов; всего зарегистрировано (по оценке) несколько сотен тысяч сигналов афалин.

Одной из задач, поставленных при проведении исследований, являлось выделение индивидуальных вокальных репертуаров каждой из особей; для ее решения были использованы естественные пространственные и акустические свойства дельфинария. При установке гидрофонов в двух бассейнах было обнаружено, что, в зависимости от расположения дельфинов, при стандартном уровне записи звуки из одного бассейна либо вообще не регистрируются в другом, либо регистрируются в значительно ослабленном виде. Это позволяло при синхронной двухканальной записи с большой степенью уверенности определять, в каком из бассейнов был произведен тот или иной звук.

Таким образом, был разработан метод, названный «методом относительной изоляции»: один из дельфинов по команде тренера заходил в малый бассейн, после чего проход перекрывался решеткой. Акустический контакт между бассейнами сохранялся, дельфины могли даже видеть друг друга при приближении к решетке с разных сторон. Всего было проведено 16 индивидуальных отсаживаний продолжительностью 40 - 50 мин (по 4 на каждого из дельфинов). Общая длительность акустических записей в ситуациях отсаживания (в двухканальном режиме) - примерно 15 часов, общее количество проанализированных свистов - около 2,5 тысяч.

Акустические записи в других дельфинариях осуществлялись в монофоническом (одноканальном) режиме, поскольку акустическая изоляция дельфинов в данных дельфинариях была технически невозможна. Общая продолжительность акустических записей: в дельфинарии Карадагской биостанции -

около 1,5 часов; в дельфинарии «Большой Утриш» (Анапа) - более 19-ти часов; в дельфинарии «Артбухта» (Севастополь) - около 24-х часов; в дельфинарии г. Евпатория - более 10-ти часов; в филиале «Донузлав» - 7,5 часов.

Акустические записи на биополигоне «Морское» (Тарханкутский п-ов, Крым) в 1976-м - 1980-м гг. производились при помощи стационарного гидроакустического тракта в одноканальном режиме, гидрофон при этом находился примерно в 400 м от берега. В качестве регистрирующих устройств использовались катушечные ультразвуковые магнитофоны (носитель - магнитная лента), частотный диапазон записи - до 100 кГц. Сохранившиеся записи были оцифрованы при помощи цифрового рекордера ZOOM H4 (частота дискретизации 96 кГц). Общая продолжительность оцифрованных записей - около 3-х часов.

Акустические записи в районе Судак - Новый Свет проводятся в монофоническом (одноканальном) режиме с береговых наблюдательных пунктов, а также - непосредственно в море, с использованием различных плавсредств.

Обработка и анализ собранных данных. 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. Программа позволяет визуализировать обрабатываемые сигналы в спектральном или волновом виде и производить точные замеры их частотно-временных параметров (рис. 1).

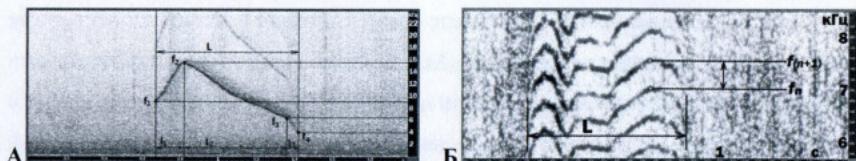


Рис. 1. А. Основные характеристики свистов: L - общая длительность сигнала, I_1 - I_3 - длительность отдельных элементов, f_1 - f_4 - частоты «ключевых точек» сигнала.

Б. Основные параметры импульсно-тональных сигналов: L - общая длительность, f_n - частота гармоники n на спектограмме в определенный момент времени, $f_{(n+1)}$ - частота гармоники $n+1$ на спектограмме в тот же момент времени. Разность между $f_{(n+1)}$ и f_n (Гц) соответствует скорости следования импульсов в данный момент времени.

Статистическая обработка полученного материала осуществлялась в программе Statistica 6.0. По выбранным характеристикам (длительность сигнала и его элементов, частотные характеристики «ключевых точек» и др.) при необходимости вычислялись такие параметры, как минимальные и максимальные значения, среднее значение, стандартное отклонение. Для оценки сходства и различия отдельных категорий сигналов применялся непараметрический критерий Манна-Уитни. Кроме того, при помощи соответствующих инструментов программы строились различные графики и диаграммы.

В Главе 5 излагаются результаты исследований и приводится их первичная интерпретация. При подсчете общего количества зарегистрированных сигналов и в их дальнейшем анализе учитывались только импульсно-тональные сигналы и свисты; анализ щелчков (и их серий) не входил в задачи данной работы, поскольку они выполняют, в основном, ориентационную функцию.

Репертуары свистов афалин дельфинария Коктебель (Крым). В индивидуальных репертуарах исследуемых дельфинов были выделены следующие основные типы свистов: «свисты-автографы», определяемые как сигналы, имеющие сходную форму контура и доминирующие в индивидуальном репертуаре особи; «вариабельные» свисты - сигналы большой длительности с ярко выраженной частотной модуляцией; «фрагментарные» свисты - короткие сигналы со слабо выраженной частотной модуляцией; «мимикрия» - случаи подражания «свисту-автографу» другого дельфина. Соотношение сигналов разных типов в репертуарах исследованных дельфинов представлено в таблице 1. Примеры спектрограмм «автографов» всех дельфинов дельфинария Коктебель представлены на рис. 2.

Таблица 1. Относительные доли сигналов разных типов в индивидуальных репертуарах афалин дельфинария Коктебель.

Тип сигнала	Количество сигналов разных категорий у каждого из исследованных дельфинов (%)			
	Зоя	Марина	Ваня	Даня
Импульсные тона	33	16	30	46
Свисты	67	84	70	54
Типы свистов (%)				
«Автографы»	86	84	32*	61
			32*	

«Фрагментарные»	8	6	15	14
«Вариабельные»	6	7	9	11
Мимикрия Зои	—	3	9	<1
Мимикрия Марины	0	—	3	2
Мимикрия Вани	0	0	—	11
Мимикрия Дани	0	0	0	—

*в репертуаре Вани было выделено два доминирующих свиста, названных «первым» и «вторым» автографами



Рис. 2. «Автографы», идентифицированные в дельфинарии Коктебель.

После определения индивидуальных репертуаров особей стало возможным с большой степенью достоверности проводить идентификацию «автографов» и в тех случаях, когда дельфины свободно перемещались по всему пространству дельфинария. В полученных результатах для нас наиболее важными являлись следующие факты: а) при проведении достаточно длительных аудиозаписей регистрируются автографы всех присутствующих дельфинов; б) подавляющее большинство свистов в репертуаре афалин, независимо от ситуационного контекста, представляют собой «свисты-автографы» (и их возможная мимикрия).

Форма частотного контура «автографов» может варьировать в достаточно широких пределах. Эта вариабельность относится к частоте «ключевых точек» сигнала (начальная, конечная, пиковая частоты и т.д.), его общей длительности и длительности отдельных элементов (в частности, - разное число «петель» (циклов) в «многопетельных» свистах). Какой-либо связи вариаций сигналов с поведенческим контекстом отмечено не было; «автографы» могут продуцироваться сериями, в которых присутствуют разные вариации. У двух дельфинов (Зои и Майи) были

обнаружены системные изменения «автографов», произошедшие на протяжении периода проведения исследования.

Достаточно большое число свистов, не являющихся «автографами» в их классическом понимании, были (несколько условно) названы «вариабельными». Среди них имеются сигналы со сложной формой контура, наблюдавшиеся однократно на протяжении всех проанализированных записей, однако встречаются и регулярно повторяющиеся.

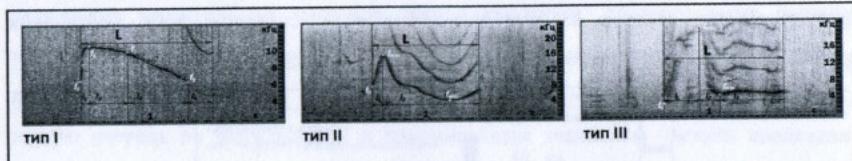


Рис. 3. Примеры «псевдоавтографов», зарегистрированных в дельфинарии Коктебель.

Для последних нами было предложено название «псевдоавтографы»; в репертуаре афалин дельфинария Коктебель к таковым могут быть отнесены три типа свистов, названные, соответственно, «тип I», «тип II» и «тип III» (рис. 3). Характерной чертой «псевдоавтографов» является их временное доминирование в репертуаре на протяжении относительно непродолжительных периодов времени. Для типов I и III отмечена их связь с определенным поведенческим контекстом.

Интересным феноменом оказалось то, что, несмотря на изъятие Вани из дельфинария в 2012 г., в записях регулярно регистрировался сигнал, похожий на его «первый автограф». После проведения серии отсаживаний дельфинов в малый бассейн (по три отсаживания Зои, Дани и Марины продолжительностью примерно по 50 минут каждое) было установлено, что продуцентами сигнала являлись Даня и Марина. Для обозначения подобного явления был предложен термин «наследование автографа»; при этом следует подчеркнуть, что количество таких свистов незначительно в общем объеме продуцируемых дельфинами сигналов (1 - 2 %).

Репертуары свистов афалин в других дельфинариях. Аудиозаписи, проведенные в других дельфинариях, показали, что в репертуаре свистов всегда можно выделить доминирующие типы. Их общая доля в репертуаре (при оценке записей продолжительностью не менее нескольких часов) составляет не менее 80% от всех свистов. Число доминирующих типов, как правило, соответствует числу особей, находящихся в дельфинарии.

Репертуар импульсно-тональных сигналов афалин. На основании анализа многочасовых акустических записей, проведенных в условиях дельфинария, можно отметить, что характер продуцирования двух исследуемых категорий сигналов существенно различался в разное время суток. В отдельные периоды интенсивность сигнализации составляла до 500 сигналов/час (совокупно для всех особей, находящихся в дельфинарии); доли в общем репертуаре составляли: свисты 36 – 70 %, импульсно-тональные 30 – 64 %. При этом отмечалась некоторая обратная взаимосвязь продуцирования свистов и импульсно-тональных сигналов: при увеличении продуцирования одной категории снижалось продуцирование другой (рис. 4).

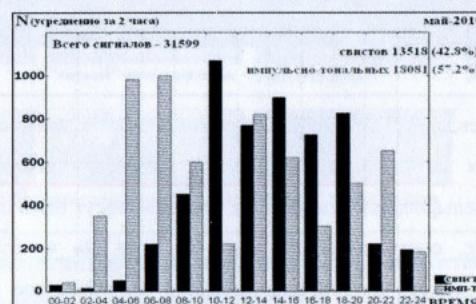


Рис. 4. Динамика акустической сигнализации в течение суток (май 2010 г.).

В отличие от свистов, импульсно-тональные сигналы не могут быть сведены к некоторому ограниченному числу типов. Для них характерно общее структурное сходство; характер распределения численных значений их основных частотно-временные характеристики (длительность сигнала, максимальная и минимальная частоты следования импульсов, а также отношение F_{\max}/F_{\min}) мало отличается у разных особей (таблица 2).

Таблица 2. Максимальные (Max), минимальные (Min) и средние (медианы, Med) значения основных характеристик импульсно-тональных сигналов.

	L, с	F _{max} , Гц	F _{min} , Гц	Q=F _{max} /F _{min}
Даня	Max= 3,68	Max= 779,7	Max= 557	Max= 4,76
	Min= 0,12	Min= 353	Min= 143	Min= 1,06
	Med= 0,51	Med= 507,9	Med= 330	Med= 1,51
Ваня	Max= 4,12	Max= 885	Max= 586,7	Max= 6,93
	Min= 0,1	Min= 227	Min= 73,3	Min= 1,05
	Med= 0,48	Med= 532	Med= 329	Med= 1,49

Марина	Max= 1,54 Min= 0,08 Med= 0,38	Max= 950,3 Min= 307,8 Med= 600,9	Max= 604,7 Min= 139 Med= 361,2	Max= 3,94 Min= 1,06 Med= 1,66
Зоя	Max= 3,37 Min= 0,12 Med= 0,41	Max= 818,5 Min= 359 Med= 576,1	Max= 640 Min= 165,5 Med= 353,6	Max= 4,31 Min= 1,09 Med= 1,6

При помощи критерия Манна-Уитни была произведена оценка сходства физических характеристик сигналов данной категории, продуцируемых разными особями в ситуациях «относительной изоляции». Можно отметить, что сигналы, продуцируемые самцами и самками, различаются по некоторым параметрам (в первую очередь по длительности и максимальным значениям частоты следования импульсов; кроме того, отчасти, по минимальным значениям частоты следования импульсов). У однополых продуцентов значимых различий не выявлено.

Результаты анализа приводятся в таблице 3.

Таблица 3. Результаты сравнения импульсно-тональных сигналов исследуемых дельфинов (приведено значение p , рассчитанное при помощи критерия Манна-Уитни).

Исследуемые дельфины	Длина сигнала L	Максимальная частота сигнала F _{max}	Минимальная частота сигнала F _{min}	Модуляция сигнала Q=F _{max} /F _{min}
Значение p при сравнении сигналов по данному параметру				
Ваня/Даня	0,41	0,60	0,71	0,93
Ваня/Марина	0,000*	0,000*	0,024	0,002*
Ваня/Зоя	0,000*	0,000*	0,007*	0,13
Даня/Марина	0,000*	0,000*	0,005*	0,000*
Даня/Зоя	0,000*	0,000*	0,006*	0,055
Марина/Зоя	0,17	0,023	0,84	0,075
Число сигналов, сравниваемых по данному параметру				
N Даня	494	80	180	180
N Ваня	291	180	180	180
N Зоя	208	144	144	144

*статистически значимые различия (уровень статистической значимости 0,008)

Импульсно-тональные сигналы возможно рассматривать, как комбинации простых элементов; примеры сходных элементов в сигналах разных особей представлены на рис. 5.

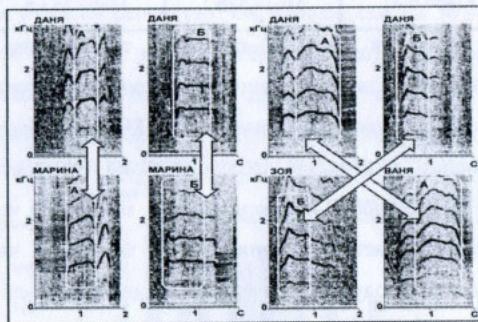


Рис. 5. Сходные элементы импульсно-тональных сигналов в репертуарах разных особей.

Акустическая сигнализация афалин в естественной среде обитания. Для получения более полного представления о репертуаре свистов афалин были проанализированы сигналы дельфинов, зарегистрированные в естественной среде обитания. В работе использовались оригинальные аудиозаписи, сделанные в 2014 - 2015 гг. в районе Судак - Новый Свет (Крым), а также оцифрованные аудиоматериалы, собранные в период работы комплексной экспедиции Института Океанологии и МГУ 1976 - 1980 гг. в районе Тарханкутского п-ва (Крым). Результаты анализа показывают, что качественно характер сигнализации афалин в море не отличается от такового в дельфинарии. Обнаружены все три категории сигналов, характерные для вида (серии щелчков, свисты и модулированные импульсно-тональные сигналы); большую часть репертуара свистов составляют достаточно четко определяемые доминирующие типы.

В Главе 6 проводится обсуждение полученных результатов и их сравнение с данными проведенных ранее исследований.

Типология тональных сигналов (свистов). Итогом проведенных работ стало получение достаточно большого количества фактов, описывающих свойства свистов афалин, ряд из которых соответствуют тем, что наблюдались в более ранних

исследованиях. Это, в первую очередь, - само существование категории свистов со специфичным контуром, доминирующих в репертуаре конкретной особи (т.е. тех, что получили название «свисты-автографы» («signature whistles»)).

Ранее уже были описаны такие явления, как «**мимикрия**» (имитация «чужого автографа») (Tyack, 1986) и **совместное использование «автографа»** несколькими особями (Watwood et al., 2004). Нами показано на примере афалин дельфинария Коктебель, что явление мимикрии, возможно, имеет иерархическую составляющую: так, в репертуаре Дани (доминанта) отмечена имитация «автографов» всех других дельфинов. В репертуаре Зои, имевшей (до появления Майи), по наблюдениям тренеров, самый низкий ранг, вообще не отмечено мимикрии, зато сигналы, похожие на ее «автограф» встречаются в репертуаре всех остальных особей. Феномену мимикрии близко явление совместного использования «автографа»; иногда между ними трудно провести границу. Характерным примером в этом смысле являются репертуары Дани и Вани (в период его пребывания в дельфинарии Коктебель), пересекающиеся между собой в весьма значительной степени. Сравнение характеристик «автографа-оригинала» и его «мимикрии», а также совместно используемых сигналов, продуцируемых разными особями при помощи критерия Манна-Уитни, показало их высокую степень сходства.

Существенные отличия имеет интерпретация условий продуцирования «автографов»: в зарубежных исследованиях постоянно подчеркивается, что «автографы» отмечаются преимущественно в ситуациях разделения или объединения групп (в море) (Smolker et al., 1993), или при изоляции особей (в дельфинарии) (Janik, 1998). Согласно же нашим данным, они являются доминирующими в репертуаре афалин во всех поведенческих контекстах, изменяется только общее количество продуцируемых свистов.

Ряд феноменов нами был описан впервые: а) явление **«наследования автографов»**, заключающееся в том, что после изъятия особи из дельфинария его доминирующий сигнал может сохраняться в репертуаре оставшихся дельфинов; б) существование некоторых «автографов» в виде нескольких хорошо различимых «подтипов»; в) возможность **«существенного изменения «автографа»** на протяжении достаточно короткого периода времени; г) наличие в репертуаре

«псевдоавтографов» (т.е. свистов, обладающих всеми свойствами «автографа», но не являющихся постоянно доминирующими).

Помимо вышеназванных категорий, в репертуаре афалин присутствуют также свисты, названные нами «вариабельными» и «фрагментарными». Первые представляют собой тональные сигналы большой длительности (до 3 с) с сильно выраженной частотной модуляцией, вторые - короткие элементы, которые могут рассматриваться как фрагменты более сложных сигналов. Эти категории свистов были отмечены в репертуарах всех исследуемых дельфинов; какой-либо функциональной закономерности в их использовании выявлено не было. Взаимоотношения свистов разных типов представлены на схеме в виде «пересекающихся репертуаров» двух абстрактных особей (рис. 6).



Рис. 6. Схема взаимоотношения репертуаров свистов двух дельфинов.

Характерной чертой большинства типов свистов афалин является их продуцирование только конкретными особями, однако это правило не является абсолютным; основная часть свистов связана с «автографами», но не сводится только к ним. Для общего наименования подобных сигналов нами предложен термин «персонифицированные свисты»; «автографы» в таком случае представляют собой наиболее характерные из них, своеобразные «ядра», основу системы. Вариабельность частотно-временных характеристик самого «автографа» может быть достаточно высокой, тем не менее, в его структуре выделяется «костяк», благодаря которому сигнал может быть идентифицирован именно как «автограф» данной особи. Для «автографа» характерна цельность, неразложимость на составляющие элементы. «Автограф» можно представить как совокупность сигналов, объединенных

структурным сходством, или как некое «поле», в центре которого находится «идеальный вариант».

Типология импульсно-тональных сигналов. В отличие от свистов, импульсно-тональные сигналы возможно интерпретировать, как комбинации неких простых элементов; эти элементы встречаются как в виде самостоятельных (простых) сигналов, так и в составе более сложных. По результатам анализа основных характеристик импульсно-тональных сигналов, можно отметить следующее:

- с одной стороны, эти сигналы имеют общее структурное сходство, характер распределения их основных частотно-временных характеристик близок у всех исследованных дельфинов;
- с другой стороны, импульсно-тональные сигналы характеризуются высокой вариабельностью, их невозможно свести к некому конечному числу типов;
- внутри сигналов можно выделить составляющие элементы, которые могут повторяться в разных комбинациях;
- сходные элементы могут встречаться как в составе сложных сигналов, так и в качестве самостоятельных простых сигналов;
- сходные сигналы (и их элементы) присутствуют в репертуарах разных особей.

Акустический репертуар афалин, как система коммуникации: возможная концепция структуры и основных функций двух исследованных категорий сигналов. По своим физическим свойствам «свисты-автографы» представляются весьма удобным инструментом для идентификации особей и определения их местоположения при диффузии группы дельфинов в пределах достаточно обширного пространства; также весьма вероятной представляется их роль, как социальных детерминантов.

В начале 70-х гг. XX века Н.П.Наумовым (Наумов, 1971; 1973; 1977) была сформулирована концепция «биологического сигнального поля», как пространства, на котором в виде следов (продуктов) жизнедеятельности организмов закреплены те или иные процессы этой жизнедеятельности. С определенной точки зрения, персонифицированные свисты афалин также могут рассматриваться, как составляющие элементы некоего «информационного пространства» данного вида. Разумеется, оно не может быть полным эквивалентом «сигнального поля» наземных животных в связи с тем, что акустические сигналы, как физические объекты,

существуют только в период их продуцирования и распространения. Его, скорее, можно охарактеризовать как «перманентный сигнальный контекст». Учитывая высокую скорость звука в воде (порядка 1500 м/с) и возможности его распространения на большие расстояния, легко представить себе, что группа дельфинов, даже разделившись, может ощущать себя, как единый социум, на акватории площадью в несколько десятков квадратных километров. Таким образом, постоянное продуцирование «автографов» представляется вполне закономерным процессом, закрепленным на протяжении миллионов лет эволюции.

Что касается импульсно-тональных сигналов, то коммуникативная функция этой категории сигналов до сих пор не является строго доказанной; речь скорее может идти об их потенциальных информационных возможностях, представление о которых, в свою очередь, основывается на анализе их системно-структурных свойств (Агафонов, Панова, 2012; Агафонов и др., 2016). По результатам анализа имеются основания рассматривать категорию импульсно-тональных сигналов афалин, как определенным образом организованную иерархическую систему, пригодную для кодирования достаточно сложной, внеконтекстной информации.

В **Заключении** представлено резюме концепции существования у афалин двух систем акустической коммуникации с разными структурами и функциональными свойствами. Основу репертуара тональных сигналов (свистов) составляют персонифицированные свисты, обладающие индивидуально-специфичной формой контура и доминирующие в репертуаре каждой особи. В таком случае, их основная нагрузка заключается в передаче информации о самом факте присутствия и местонахождении каждого члена группы; в более общем смысле - в создании некоего «сигнального контекста» социума. В целом подобная коммуникативная система может быть охарактеризована, как контекстно-ситуативная, или «**коммуникативная система открытого типа**».

Характерными свойствами импульсно-тональных сигналов являются их «универсальность», отсутствие индивидуальных особенностей в их продуцировании различными особями. Эти сигналы отличаются высокой вариабельностью, обуславливаемой тем, что они представляют собой комбинации элементов различной степени сложности. По ряду формальных признаков система импульсно-тональных

сигналов напоминает «**коммуникативную систему открытого типа**», т.е., пригодную для передачи внеконтекстной информации.

Выводы. В вокальном репертуаре афалин присутствуют две четко различающиеся категории сигналов, несущих коммуникативную нагрузку: тональные сигналы (свисты) и модулированные импульсно-тональные сигналы.

Основой репертуара свистов афалин являются сигналы, продуцируемые, в основном, только конкретными особями. Для обозначения такого рода свистов предложен термин «**персонифицированные**».

Продуцирование персонифицированных свистов происходит практически постоянно, в разных поведенческих контекстах; их доля в общем репертуаре свистов составляет более 80 %.

«Ядром» репертуара персонифицированных свистов является «автограф», представляющий собой частотно-модулированный свист с определенной формой контура, существенно отличающийся от «автографов» других особей. Наиболее очевидной функцией «автографов» является индивидуально-опознавательная; кроме того, эти сигналы, по-видимому, могут играть роль социально-статусных.

Система свистов афалин является важной составляющей «перманентного сигнального контекста», необходимого для нормальной жизнедеятельности вида.

Импульсно-тональные сигналы представляют собой структурированную иерархическую систему с несколькими уровнями сложности. Их физические характеристики мало отличаются у разных особей, сигналы этой категории отличаются высокой вариабельностью и не сводимы к ограниченному числу типов. В силу данных свойств импульсно-тональные сигналы представляются пригодными для кодирования сложной, внеконтекстной информации.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК и Web of Science

Панова Е.М., Агафонов А.В. (2011) Полевые исследования акустических сигналов дельфинов афалин. *Природа*, 12, 40 - 48.

Панова Е.М., Агафонов А.В. (2011) Возможности формирования и развития знаковых коммуникативных систем у животных (на примере дельфинов-афалин). *Эпистемология&философия науки*, т. XXX, 4, 149 - 160.

Агафонов А.В., Панова Е.М. (2012) Индивидуальный репертуар тональных (свистовых) сигналов афалин (*Tursiops truncatus*), содержащихся в дельфинарии в условиях относительной изоляции. *Известия РАН. Серия биологическая*, 5, 509 - 520.

Агафонов А.В., Панова Е.М. (2017) Тональные сигналы (свисты) афалин (*Tursiops truncatus*) как система персонифицированных акустических коммуникативных сигналов. *Журнал общей биологии*, т. 78, 1, 38 - 55.

Elena M. Panova, Alexandr V. Agafonov (2017) A beluga whale socialized with bottlenose dolphins imitates their whistles. *Animal Cognition*, v. 20, No 6 (DOI 10.1007/s10071-017-1132-4), 1153 - 1160.

Монография

Агафонов А.В., Панова Е.М., Логоминова Е.В. (2016) Типология тональных сигналов афалин (*Tursiops truncatus*). М.: СММ - ИО РАН, 143 с.

Публикации в сборниках статей, материалах конференций

Агафонов А.В. (1986) Ситуационное распределение сигналов афалины. В сб: *Тезисы докладов 9-го Всесоюзного совещания «Морские млекопитающие»*. Архангельск: Ротапринт ОБЛСТАТ, с. 5.

Агафонов А.В., Казнадзей В.В. (1987) Опыт этолого-акустического исследования локальной популяции черноморских афалин. В сб: *Поведение и биоакустика китообразных*, под ред. Бельковича В.М. М.: ИО АН СССР, с. 135 - 148.

Агафонов А.В. (1987) Анализ возможности существования у дельфинов развитой коммуникативной системы. В сб: *Поведение и биоакустика китообразных*, под ред. Бельковича В.М. М.: ИО АН СССР, с. 197 - 208.

Агафонов А.В., Панова Е.М., Баранов В.С. (2011) Подводная акустическая активность афалин (*Tursiops truncatus*) в условиях дельфинария: два типа коммуникативной системы? В сб: *Териофауна России и сопредельной территории. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН)*. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 12.

Agafonov A., Panova E., Baranov V. (2011) The underwater acoustic activity of captured bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): two kinds of the communicative systems? In: *25-th annual conference of the European Cetacean Society*. Cadiz, Spain: TIDAC, p. 110.

Agafonov A., Panova E. (2012) Signature whistles of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): reality, anomalies and artifacts. In: *26-th annual conference of the European Cetacean Society*. Galwey, Ireland, p. 98.

Агафонов А.В., Панова Е.М. (2012) Свисты и импульсно-тональные сигналы - две системы коммуникативных акустических сигналов афалин (*Tursiops truncatus*). В сб: *Сборник научных трудов по материалам седьмой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики»*, Сузdal. Т. 1, М.: РОО СММ, с. 20-26.

Agafonov A., Panova E. (2013) The burst-pulses sounds of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) as a structural-hierarchical system. In: *27-th annual conference of the European Cetacean Society*. Setubal, Portugal, p. 113.

Агафонов А.В., Панова Е.М. (2015) Взаимовлияние акустической сигнализации белух (*Delphinapterus leucas*) и афалин (*Tursiops truncatus*) при их совместном пребывании в дельфинарии. В сб: *Сборник научных трудов по материалам восьмой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики»*, Санкт-Петербург. Т. 1, М.: РОО СММ, с. 12 - 18.

Агафонов А.В., Панова Е.М. (2015) Свисты афалин (*Tursiops truncatus*), продуцируемые в условиях дельфинария: систематизация данных и новые феномены. В сб: *Сборник научных трудов по материалам восьмой международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики»*, Санкт-Петербург. Т. 1, М.: РОО СММ, с. 19 - 26.

Благодарности.

Выражаю глубокую признательность:

Пановой Елене Михайловне, н.с. Института океанологии РАН, главной сподвижнице и соратнице, - за активное участие во всех проводимых исследованиях, привнесение должного академизма в стиль изложения и творческую критику.

Флинту Михаилу Владимировичу, научному руководителю, члену-корреспонденту РАН, доктору биологических наук, заместителю директора Института океанологии РАН по направлению Экология морей и океанов, - за постоянное побуждение к написанию данной диссертации и всестороннюю помощь в процессе работы.

Шаповалову Александру Ивановичу, директору ООО «Дельфинарий Коктебель», - за предоставление оптимальных условий для проведения исследований, техническую и организационную помощь. **Крейчи Станиславу Антоновичу**, с.н.с. филологического факультета МГУ, - за предоставление для оцифровки аудиозаписей, сделанных в период работы Тарханкутской экспедиции 1976 - 1980 гг. **Малышеву Александру Сергеевичу** - за изготовление, ремонт и профилактику необходимого для проведения исследований гидроакустического оборудования. **Алле Азовцевой и Дарье Цветковой**, главным тренерам дельфинария «Коктебель», - за неоценимую помощь в работе с дельфинами. **Ирине Логоминовой**, м.н.с. Карадагской научной станции - природного заповедника РАН, - за активное участие в работах по регистрации акустической сигнализации афалин в акватории Судак - Новый Свет (Крым).

Людмиле Камаевой, директору Анапского дельфинария; **Владимиру Калиниболовскому**, директору дельфинария «Артбухта» (Севастополь); **Игорю Масбергу**, директору дельфинария гор. Евпатории; **Михаилу Полякову**, заведующему лабораторией морских млекопитающих Карадагской научной станции, - за

предоставленную возможность проведения работ в дельфинариях. Моим коллегам по лаборатории морских млекопитающих Института океанологии РАН: Ярославе Алексеевой, Владимиру Баранову, Роману Беликову, Веру Красновой, Ольге Кирилловой, Алексею Кузнецovу, Екатерине Прасоловой, Антону Чернецкому - за многолетнюю дружбу и поддержку всех начинаний. Александру и Ирине Холоденко - за моральную и финансовую поддержку исследований.