ВВЕДЕНИЕ

Современные представления о подводной акустической сигнализации афалин: разработанность темы и актуальность дальнейших исследований

Афалины (Tursiops truncatus Montagu, 1821), как и другие представители подотряда зубатых китов (Odonticeti), произошли в результате длительного эволюционного процесса, позволившего наземным млекопитающим полностью приспособиться к жизни в водной среде. Большинство современных систематиков относят афалин к семейству настоящих дельфинов (Delphinidae), насчитывающему несколько десятков видов (Земский (ред.), 1980; Яблоков и др., 1972; Томилин, 1957; Norris (ed.), 1966). Сфера обитания представителей названного семейства -практически вся акватория Мирового океана, а также ряд пресноводных водоемов; они занимают высшие уровни пищевых цепей в море, являясь, как правило, консументами III - IV порядков.

Ареал афалины охватывает все теплые и умеренные воды северного и южного полушарий. Эти дельфины обитают, как правило, на локальных участках акватории вблизи берегов, локальные популяции состоят из групп относительно небольшой численности. Крупные агрегации могут образовываться время от времени в связи, например, с массовым ходом рыбы. Для вида характерны сложные формы поведения и коллективная деятельность (в частности - во время поиска рыбы и охоты) (Белькович (ред.), 1978, 1987). Афалины достаточно легко адаптируются к условиям содержания в неволе и быстро входят в контакт с людьми. В 1938-м году в Сент-Огастине (Флорида, США) был открыт первый стационарный дельфинарий; к настоящему времени в различных странах обитает уже несколько поколений афалин, родившихся в дельфинариях и постоянно там находящихся.

Начиная с середины ХХ века, число работ, посвященных дельфинам, значительно возросло; при этом изучались самые разные стороны их жизнедеятельности. Основными направлениями исследований стали:

7

- механизмы адаптации млекопитающих к жизни в водной среде: обеспечение дыхания и терморегуляции, передвижение в воде, рождение и вскармливание детенышей и т.д. (Мисюра, 1997; Романенко, 1997; Ожаровская, 1997; Яблоков и др., 1972);

- ориентация под водой: зрение, слух (в том числе - эхолокация), химическая чувствительность (Белькович, 2001; Белькович, Дубровский, 1976; Дубровский, 1997; Кузнецов, 1978; Яблоков и др., 1972);

- социальная структура популяций (Андрианов и др., 2009; Белькович, 2002; Белькович (ред.), 1978, 1987; Odell, Asper, 1990);

- типы поведенческой активности (Баранов и др., 2006; Беликов и др., 2004; Белькович (ред.), 1978, 1987; Белькович, Щекотов, 1990; Shane at al., 1990; Tavolga, Essapian, 1957);

- когнитивные способности (Крушинская, Лисицына, 1983; Стародубцев,

1992, 2000; Стародубцев и др., 2002; Herman, 1986);

- подводная акустическая сигнализация (Беликов, Белькович, 2006 а, 2006 б;

Белькович и др., 2009; Angiel, 1997; Caldwell, Caldwell, 1977; Faucher, 1988; Lilly,

1962; Sjare, Smith, 1986 a, 1986 b).

В начале 50-х годов прошлого века У. Келлог (Kellogg, Kohler, 1952)

обнаружил, что афалины способны воспринимать подводные звуки с частотой до

50 кГц. Позже Б. Лоуренс и Э. Шевилл (Schevill, Lawrence, 1953) экспериментально

установили диапазон их слухового восприятия - от 150 Гц до, как минимум, 120

кГц. Основываясь на этих фактах, Келлог вслед за А. Мак Брайдом (по: Вуд, 1979),

высказал предположение о способностях дельфинов к эхолокации, что позже было

подтверждено экспериментально (Kellogg et al., 1953; Sсhevill, Lawrence, 1956).

Ныне считается, что эхолокация свойственна, по-видимому, всем видам зубатых

китов; она играет огромную роль в жизнедеятельности этих животных.

Эхолокационное восприятие существенно отличается от других видов восприятия

возможностью произвольного, активного «сканирования» пространства;

фактически - это качественно новый анализатор, сформировавшийся на базе слухового. Для ориентации в пространстве дельфинами излучаются серии широкополосных щелчков (clicks); в зависимости от условий среды, дельфин

8

может произвольно менять их частотные характеристики, длительность, направленность излучения звука, структуру серий и др. (Белькович, Дубровский, 1976; Марков, Прохоров, 1978; Дубровский, 1997). Отражаясь от окружающих предметов, они уже в виде эха несут информацию о свойствах этих предметов. Эксперименты показали, что дельфины могут с большой точностью определять расстояние до объекта, направление и скорость его движения, а также - размер, форму, материал и внутреннюю структуру (Белькович, Дубровский, 1976; Белькович, 2001). Таким образом, это своеобразное «звуковидение» вполне компенсирует (и, видимо, в определенных условиях - дополняет) зрение, возможности использования которого под водой ограничены несколькими десятками метров.

В 60-х годах ХХ века было обнаружено, что помимо локационных щелчков, в вокальном репертуаре многих видов китообразных присутствует большое количество других звуков, как импульсного, так и тонального происхождения (Evans, Prescott, 1962; Lilly, Miller, 1961; Lilly, 1968). Так, в акустическом репертуаре афалин можно выделить три основных категории сигналов: а) широкополосные щелчки (и их серии), б) тональные сигналы (свисты), в) импульсно-тональные сигналы, представляющие собой последовательности импульсов с частотой следования от 150 до 700 имп/с, меняющейся за счет изменения длительности межимпульсных интервалов.

Важным этапом в процессе исследований подводной акустической сигнализации афалин стало открытие Д. и М. Колдуэллов, установивших, что в индивидуальном акустическом репертуаре каждой особи доминирует уникальный тип свиста, получивший название «автограф» («signature whistle») (Caldwell, Caldwell, 1965). За прошедшие полвека было показано, что «автограф» формируется у дельфина на протяжении первого года жизни; при этом у самцов он может быть похож на материнский, а у самок отличаются от такового (Sayigh et al., 1995). Есть данные о том, что «автограф» остается стабильным на протяжении более десяти лет (Sayigh et al., 1990). Считается, что в условиях дельфинария «автографы» продуцируются в основном при изоляции дельфинов от сородичей, при этом их доля в репертуаре составляет иногда более 90 % всех свистовых

9

сигналов (Janik, Slater, 1998). В природных условиях продуцирование «автографов» связано с разделением и объединением групп (Smolker et al., 1993).

В то же время, имеются данные, как будто бы противоречащие концепции «автографов», как индивидуально-специфичных сигналов. Был, например, открыт феномен «мимикрии», т.е. - имитации «автографов» одних особей другими (Tyack, 1986). Продемонстрировано также, что идентичные свисты, обладающие свойствами «автографа», могут продуцироваться несколькими особями в группе (Smolker, Pepper, 1999). Наконец, некоторые исследователи вообще отрицают существование «автографов» и считают, что одни и те же свисты могут продуцироваться разными особями, а идентификация членов сообщества происходит по индивидуальным признакам вокального аппарата (McCowan, Reiss, 1995 a, 2001).

Как уже сказано выше, помимо тональных сигналов, афалинами продуцируются еще и импульсно-тональные («burst pulses»). Следует отметить, что до настоящего времени функции импульсно-тональных сигналов остаются практически неизученными; ряд исследователей гипотетически относит их к эмоциональным, возможно связанным с агрессивным поведением (Blomqvist, Amundin, 2004 a; McCowan, Reiss, 1995 b; Overstrom, 1983).

Таким образом, несмотря на большой объем имеющихся 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 их сравнения с имеющимися данными с целью разработки целостной модели, описывающей вокальный репертуар данного вида, как структурированную сигнальную систему (или несколько систем).

Цели и задачи исследования

Целями настоящей работы являлись: 1) типологизация свистов и импульсно-тональных сигналов афалин на основании анализа их частотно-временных характеристик.

10

2) оценка потенциальных функциональных возможностей исследуемых

сигналов, как коммуникативных систем.

Для достижения заявленных целей было осуществлено сравнение собственных результатов, полученных в ходе проведения исследований, с имеющимися литературными данными; при этом 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.

Методы исследования

Сбор акустического материала осуществлялся как в дельфинариях, так и в естественной среде обитания; прослушивание акватории и аудиозаписи производились при помощи стандартных гидроакустических трактов. В 70-х - 80-х годах ХХ века для регистрации сигналов применялись пленочные и кассетные магнитофоны; сохранившийся материал в дальнейшем был оцифрован. В настоящее время для записи используются цифровые рекордеры Ritmix RR 900 (частота дискретизации 44,1 кГц) и ZOOM H4 (частота дискретизации до 96 кГц), а также цифровые видеокамеры разных марок (частота дискретизации 48 кГц). Обработка сигналов осуществляется в программах Adobe Audition 1.5 и Syrinx 2.1; статистическая обработка, а также построение графиков и диаграмм - в программе Statistica 6.0.

11

Используемая терминология

Термины, употребляемые в тексте (такие, как «свисты», «щелчки»,

«импульсно-тональные сигналы» и др.), в большинстве своем являются переводом

терминов, используемых в англоязычной литературе и соответствуют

общепринятым в работах, посвященных акустической сигнализации китообразных (Беликов, Белькович, 2006 а, 2006 б; Панова и др., 2012 а, 2012 б; Филатова и др., 2004, 2009; Faucher, 1988; Ford, 1989, 1991; Janik, Sayigh, 2013; Tyack, 1998; Van Parijs, Corkeron, 2001a, 2001b). Некоторые вопросы может вызывать термин «сигнал». У ряда авторов, исследующих коммуникацию животных, эта категория может трактоваться достаточно широко, выходя за рамки акустической сигнализации; кроме того, обычно имеется ввиду, что продуцирование сигналов связано с ответной двигательной реакцией воспринимающей особи (Фридман, 2012). В данной работе под «сигналами» подразумеваются любые звуки (и только звуки), продуцируемые дельфинами. Термины «свист-автограф» и «петля» являются переводами-кальками соответствующих понятий («signature whistle», «loop»), употребляемых в зарубежных публикациях (Caldwell, Caldwell, 1965, 1977; Janik, Sayigh, 2013) и имеют тот же самый смысл.

Научная новизна работы

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.

236. Основная часть репертуара свистов представляет собой систему персонифицированных (т.е. - специфичных для каждой конкретной особи) сигналов, большинством из которых являются «свисты-автографы».

237. Свисты афалин являются основой для создания «перманентного сигнального контекста» (некоторого аналога «биологического сигнального поля»

12

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.

Кроме того, в ходе исследования тональных сигналов был 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 системы акустической коммуникации 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

13

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.

В настоящее время разрабатывается методика акустической идентификации особей в естественной среде обитания по составляемому каталогу специфических индивидуально-опознавательных сигналов («свистов-автографов»). Ее внедрение позволит значительно увеличить точность учета численности и миграций дельфинов.

Материалы диссертации возможно включать 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 годах.

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.

Степень достоверности и апробация результатов

Материалы диссертации докладывались: - на 9-м съезде Териологического общества РАН (Москва, 2011);

14

- 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, Суздаль, 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).