



Промысловые виды и их биология

Исследования акустической активности белух в условиях вольерного содержания и возможности использования их сигналов для управления поведением рыб в процессе лова

М.Ю. Кузнецов, П.С. Гущеров, В.И. Шевцов

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), пер. Шевченко, 4, г. Владивосток, 690091

E-mail: mikhail.kuznetsov@tinro.ru

SPIN-коды: Гущеров П.С. – 7489-9317; Кузнецов М.Ю. – 7994-5900

Цель работы: выявление акустической активности белух в условиях вольерного содержания и обоснование возможности использования их сигналов в рыболовстве.

Материалом исследования послужили цифровые аудиозаписи гидроакустических сигналов белух, собранные с 2016 по 2018 гг.

Используемые методы: анализ гидроакустических данных, визуализация суточной акустической активности белух в различные сезоны, выявление стереотипов акустического поведения и характерных сигналов в условиях вольерного содержания и во время охоты на рыб.

Новизна: впервые дано обоснование возможности использования сигналов одного из видов зубатых китов – белух, зарегистрированных в условиях вольерного содержания, для воздействия на поведение гидробионтов и решения практических задач рыболовства и рыбозащиты.

Результаты: наибольшая акустическая активность белух в вольере наблюдается днём и заметно уменьшается в тёмное время суток с нарастанием и спадом в утренние и вечерние часы. Максимальная акустическая активность предшествует кормлению белух.

Наиболее часто встречаются тональные и импульсно-тональные сигналы, содержащие основную частоту и гармоники. Характерными признаками звуков являются высокая переменность длительности от 0,25 до 2,5 с, выраженные частотные составляющие в зонах спектра 500–2500 Гц, амплитудная и частотная модуляция от начала к концу сигнала, уровни звукового давления до 500 Па/1 м.

Акустическая активность белух во время охоты на рыб и в период, предшествующий кормлению в вольере, стереотипна. Типичными являются низкочастотные частотно-модулированные крики и свисты в диапазоне слуха рыб, а также завеса воздушных пузырьков и удары тела и хвоста. Предлагаются возможные способы применения сигналов белух для повышения эффективности промысла и рыбозащиты.

Практическая значимость: результаты исследования открывают возможности использования сигналов белух для дистанционного управления движением рыб, создания искусственных концентраций и удержания гидробионтов на намеченных акваториях.

Ключевые слова: белуха, акустическая активность, дельфины, сигналы, характеристики, сонограмма, слух, охота на рыб, стереотипы, поведение рыб.

Studies of the acoustic activity of white whales (in captive conditions and the possibility of their signals using to control behavior of fish in fishing process

Mikhail Yu. Kuznetsov, Pavel S. Gushcherov, Vasily I. Shevtsov

Pacific branch of «VNIRO» («TINRO»), 4, per. Shevchenko, Vladivostok, 690091, Russia

The purpose of the work: identification of acoustic activity of belugas in conditions of aviary keeping and justification of the possibility of using their signals in fishing.

The material of research was digital audio recordings of hydroacoustic signals of belugas collected from 2016 to 2018.

Methods used: analysis of hydroacoustic data, visualization of the daily acoustic activity of belugas in different seasons, identification of stereotypes of acoustic behavior and characteristic signals in captive conditions and during fish hunting.

Novelty: for the first time a substantiation for the possibility of using signals of one of the species of toothed whales – belugas registered in the captive conditions, to influence on the behavior of hydrobionts and solve practical problems of fishing and fish protection is given.

Results: the highest acoustic activity of white whales is observed during the day and noticeably decreases at night with increase and decrease in the morning and evening hours. Maximum acoustic activity precedes the feeding of dolphins.

The most common tones are those containing the fundamental frequency and harmonics. Characteristic features of the sounds are high variability of duration from 0.25 to 2.5 s, pronounced frequency components in the 500–2500 Hz spectrum zones, amplitude and frequency modulation, sound pressure levels of the signal up to 500 Pa /1 m.

Acoustic activity of belugas during fish hunting and in the period preceding feeding in captive conditions, stereotypical. Typical are low-frequency frequency-modulated calls and whistles in the hearing range of fish, as well as a curtain of air bubbles and body and tail slaps. Possible ways of using beluga whale signals to increase the efficiency of fishing are proposed.

Practical significance: the results of the study open up the possibility of using the signals of belugas to remotely control the movement of fish, create artificial concentrations and deterrent of hydrobionts in the intended areas.

Keywords: white whale, acoustic activity, dolphins, signals, characteristics, sonogram, hearing, fish hunting, stereotypes, behavior of fish.

ВВЕДЕНИЕ

Зубатые киты обладают совершенным звукоформирующим и слуховым аппаратом, позволяющим им генерировать и воспринимать в воде звуковые и ультразвуковые сигналы от десятков герц до сотен килогерц [Томилин, 1974]. Поскольку условия распространения звука в воде намного благоприятнее, чем в воздухе, акустический канал связи и соответствующий ему слуховой анализатор у морских млекопитающих и других животных во многих случаях является более значимым, чем зрительный или хеморецепторный, и основным, когда речь идёт о передаче информации на большие расстояния.

Издаваемые китообразными звуки по целевому назначению и параметрам традиционно разделяются на две большие группы [Томилин, 1974]: 1) эхолокационные, 2) коммуникационные.

Эхолокационные импульсные сигналы (щелчки) выполняют преимущественно функцию ориентации китообразных в пространстве, обнаружения подводных объектов, определения расстояния до цели (эхолокации) и её идентификации, а коммуникационные (или коммуникативно-эмоциональные) обеспечивают контакты между животными и их согласованное поведение в пределах группы [Белькович, Дубровский, 1976]. При этом все сигналы предположительно полифункциональны, т. е. одновременно решают задачи и коммуникации, и ориентации животных [Белькович, Щекотов, 1990].

В настоящее время наиболее исследованы широкополосные импульсные сигналы для целей эхолокации и две категории акустических сигналов, обладающих коммуникативными функциями: разнообразные по форме частотного контура и доминирующей частоте узкополосные свисты и крики (тональные сигналы) и импульсные или импульсно-тональные сигналы [Филатова, Шулежко,

2006]. Однако встречается множество переходных форм и типов сигналов, которые сложно отнести к какой-то одной категории. Например, комплексные звуки, начинающиеся как непрерывный свист, могут заканчиваться серией импульсов. Или длинные серии импульсов с высокой частотой следования, которые можно отнести к тональным свистам [Белькович, Щекотов, 1990; Панова, Агафонов, 2018]. Разнообразие форм акустических сигналов свидетельствует о высокой степени развития звукоформирующей и рецепторной систем китообразных и их физиологической пластичности, связанной с необходимостью пространственной ориентации, поддержания связи и добывания пищи при любых условиях внешней среды [Иванов, 2004].

Типизация звуков открывает возможности их машинного распознавания по выделенным параметрам стереотипных сигналов. В перспективе эти данные могут быть использованы для моделирования акустического поведения китообразных в естественных и искусственных условиях обитания, а также для дистанционного мониторинга состояния и двигательного поведения животных.

Наибольшей акустической активностью среди зубатых китов обладает белуха (*Delphinapterus leucas* Pallas, 1776). Исследованиям вокального репертуара белух в естественной среде обитания и в неволе посвящено множество публикаций [Faucher, 1988; Белькович, Щекотов, 1990; Karlsen et al., 2002; Белькович, Крейчи, 2004; Беликов, Белькович, 2006; Беликов и др., 2008; Vergara, Barrett-Lennard, 2008; Агафонов и др., 2010; Панова, Агафонов, 2018]. Практически все исследователи подчёркивают разнообразие сигналов с высокой вариабельностью даже однотипных звуков и сложность определения связи акустической активности с количеством особей в группах, поведением животных, изменяющимися условиями среды и т. д.

[Агафонов, 2008]. Издаваемые этими дельфинами¹ звуки описываются на слух как свисты, стоны, писки, лай, визг, мяуканье, щелчки, чириканье, крики, а также как скрип, хрюканье, ржание и т. п. С одной стороны, есть импульсные и импульсно-тональные сигналы – треск, скрип, хлопок, урчание, а с другой – множество тональных звуков, воспринимаемых как непрерывные свисты, визги и крики.

Выделяется больше трёх десятков классов (типов) коммуникативных сигналов белух по их фонетическому звучанию и спектрально-временным параметрам с большим диапазоном длительностей и доминантных частот внутри классов [Белькович, Щекотов, 1990]. Возможности визуализации и анализа внутренней структуры сигналов с помощью различных программных пакетов заметно облегчили задачу их систематизации и машинной обработки [Беликов, Белькович, 2006]. Добавились критерии типизации сигналов на основе их частотно-временных параметров и характера частотной модуляции, однако в целом система классификации вокального репертуара белух стала ещё более сложной, но при этом мало сопоставимой с результатами предшествующих работ и по-прежнему достаточно субъективной [Агафонов, 2008; Панова, Агафонов, 2018]. Несмотря на большое разнообразие производимых белухами сигналов, остаётся неясным функциональное значение большинства из них (кроме эхолокационных). В таком виде типология (классификация) звуков, хотя и даёт возможность увидеть сходство или различия вокальных репертуаров диалектов различных стад и популяций белух, но в практическом плане она может быть полезна лишь для их идентификации, определения степени близости между группами и, возможно, оценки численности и эмоционального состояния животных.

Более перспективной и актуальной в прикладном аспекте, на наш взгляд, представляется задача накопления и систематизации характерных звуков, связанных с определённым функциональным состоянием и соответствующим этому состоянию поведением малых зубатых китов. В наших исследованиях изучение акустического поведения зубатых китов связано, прежде всего, с возможностью использования их сигналов в рыболовстве, а именно, для управления поведением рыб, учитывая высокую эффективность охоты дельфинов и уникальные дистантные возможности подводного звука.

Целью данной работы является исследование акустической активности одного из видов зубатых ки-

тов – белух в условиях вольерного содержания, а также обоснование возможности использования их сигналов для воздействия на поведение гидробионтов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили аудиофайлы гидроакустических сигналов и шумов, записанные на научно-экспериментальной базе сектора проблем адаптации и содержания морских млекопитающих Тихоокеанского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО») (б. Средняя, зал. Восток, Японское море) в весенние, летние и осенние периоды 2016–2018 гг.

Объектом исследования являлись белухи, содержавшиеся в вольере понтонного типа размером 25×15×5 м, разделённом внутри сетным полотном на 3 изолированные части. В каждой части находилось от 4 до 6 белух в разные годы. Место проведения работ было оборудовано стационарным брызгозащищённым боксом с аппаратурой звукозаписи и источником автономного питания. Для измерений использовалась система из двух калиброванных гидрофонов CR1 с кабелем 15 и 50 м (©Cetacean Research Technology) и прецизионного двухканального интерфейса с усилителем (Precision Dynamic Signal Acquisition Interface) ST219-DAQ USB, связанного с портативным компьютером (ноутбуком). Гидрофоны размещались с внешней стороны вольера в толще воды вертикально на глубине около 3 м. Глубина моря в месте измерений – 6 м.

Цифровая аудиозапись акустических данных с гидрофонов производилась в формате wav с частотой дискретизации 44,1 кГц непрерывно в течение 3-х суток в различные сезоны. Из массива накопленных акустических данных выделялись естественные звуки гидробионтов и удалялись посторонние (технические) шумы. В качестве системы сбора, накопления, визуализации и постпроцессинговой обработки сигналов белух использовался программный анализатор спектра, реализующий алгоритм быстрого преобразования Фурье (FFT Spectral Analysis System) SpectraPLUS (©Pioneer Hill Software LLC, 1993–2008). Обработка аудиофайлов производилась при следующих установочных параметрах: частота дискретизации 44,1 кГц (предел по частоте 22,05 кГц); размер буфера БПФ (FFT size) 1024–4096 точек (разрешение по частоте от 43 до 11 Гц) в зависимости от длительности сигнала и наличия низкочастотных компонент; перекрытие по временной оси (overlap) – 90%; сглаживание (весовая функция) Хэмминга.

Измеряемыми параметрами сигналов являлись уровни звукового давления (в дБ относительно 1 мкПа), временная структура, диапазон излучаемых

¹ Здесь и ниже под термином «дельфины» – мы подразумеваем и собственно дельфинов, и белух, и каток.

частот, интервалы спектрального максимума, амплитудная и частотная модуляция. По усреднённым за 10 и 30 мин. значениям звукового давления и суммарной мощности строились графики их изменения в относительных единицах амплитуды в течение суток (суточной акустической активности белух) в различные сезоны. Для измерения частотно-временных параметров биосигналов использовались их амплитудно-временные представления (осциллограммы) и динамические спектры (сонограммы). Сонограмма представляет собой диаграмму распределения спектральной энергии звука в координатах частоты и времени. Выявлялись характерные спектрально-энергетические и временные параметры сигналов при различном состоянии белух и в различные сезоны.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основной спектр большинства сигналов и шумов, излучаемых белухами в течение суток, сосредоточен в диапазоне частот от 500 Гц до 2 кГц (рис. 1), но часто встречаются достаточно интенсивные компоненты за пределами этого диапазона: высокочастотные составляющие спектра до 6 кГц и выше и низкочастотные ком-

поненты шумового характера в области спектра ниже 500 Гц, особенно в утренние часы и в летний период.

Установлено, что в суточном распределении звуков существует определённая цикличность. Графики акустической активности китообразных в течение суток представлены в виде амплитудно-временных зависимостей измеряемого гидрофонами в точке регистрации уровней звукового давления, усреднённых за 10 мин. (рис. 2). Хорошо видно нарастание и спад звуковой активности в определённые периоды суток. Несмотря на то, что всплески вокализации иногда наблюдаются ночью, основная масса звуков у исследуемых зубатых китов приходится на светлое время суток. Наибольшая акустическая активность наблюдается днём и заметно уменьшается в тёмное время суток с постепенным нарастанием и спадом соответственно в утренние и вечерние часы.

В течение дня активность вокализации китообразных также существенно варьирует. Полученные данные явно указывают на связь интенсивности их звучания с определённым периодом времени и связанным с ним событием, которому соответствуют определённое биологическое состояние и поведение животных.

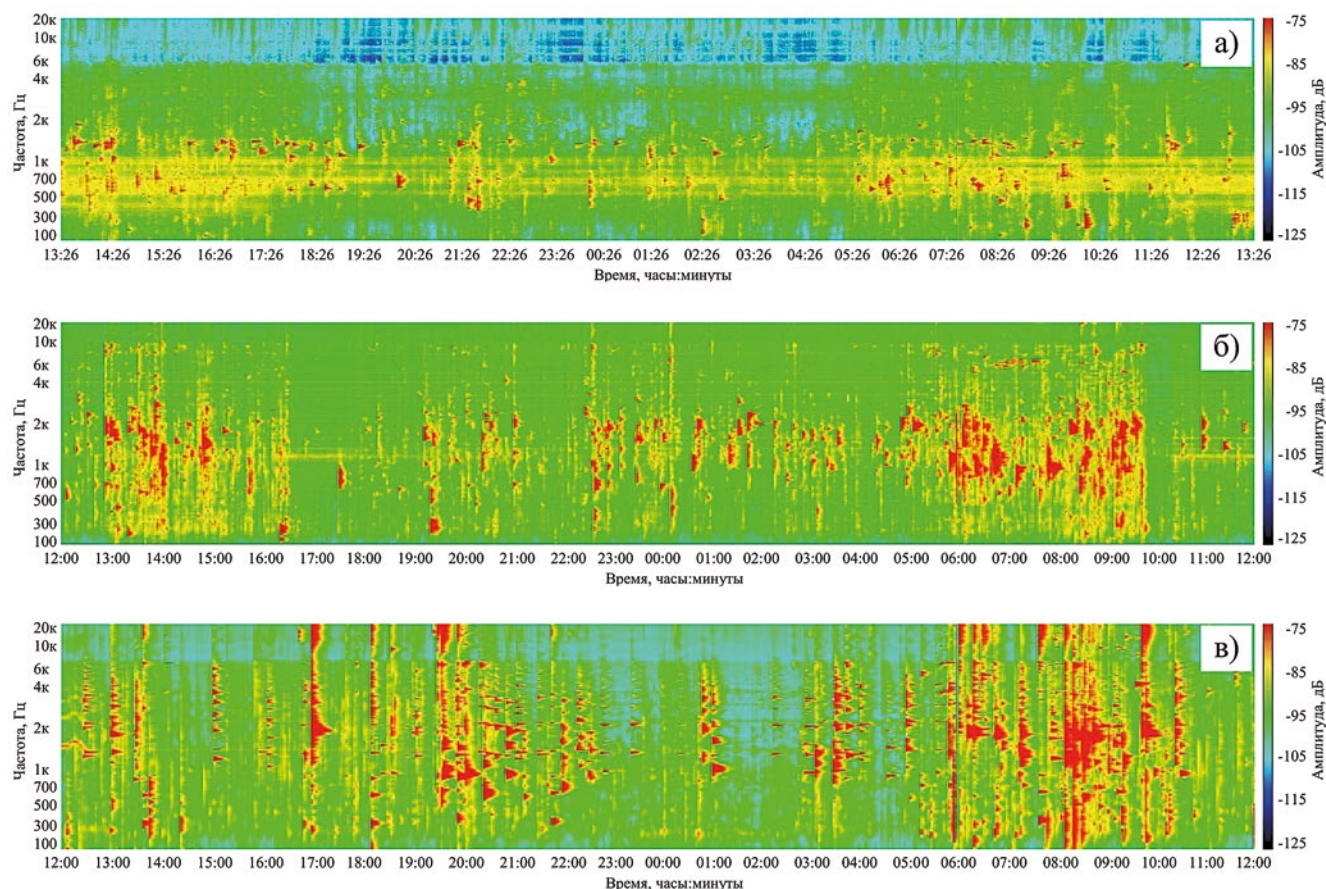


Рис. 1. Суточные сонограммы звукового поля в вольере с белухами: а) осень; б) весна; в) лето
Fig. 1. Daily sonograms of the sound field in a cage with belugas: а) autumn; б) spring; в) summer

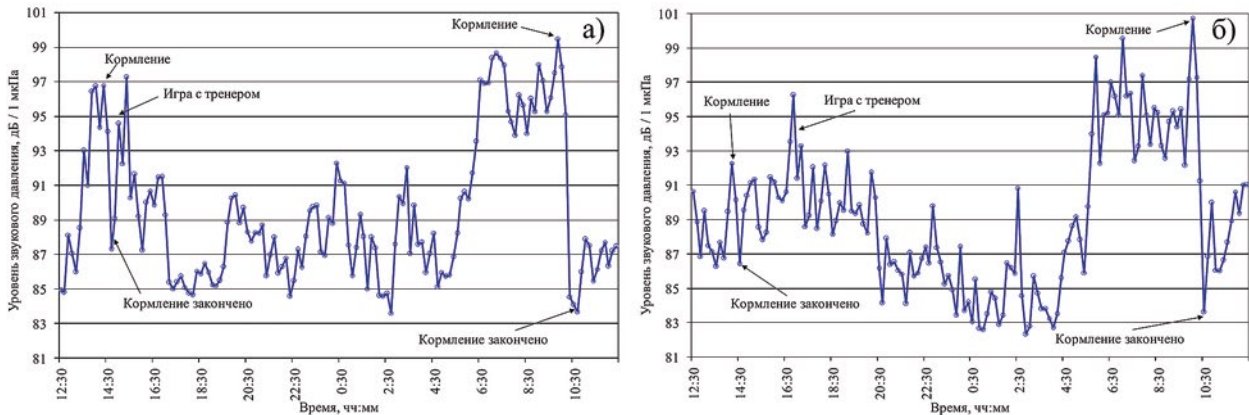


Рис. 2. Суточная акустическая активность белух по звуковому давлению: а – апрель, б – май

Fig. 2. The daily acoustic activity of white whales by sound pressure: а – April, б – May

В ходе наблюдения за дельфинами можно выделить четыре вида событий, которые вызывали изменение их акустической активности:

- 1 – кормление;
- 2 – игра (работа) с тренером;
- 3 – игра самостоятельно;
- 4 – работа с излучателями.

Максимальная акустическая и двигательная активность белух отмечается перед кормлением. Акустический фон, предшествующий их кормлению, напоминает какофонию звуков: сигналы излучаются хаотично и часто накладываются друг на друга. В начале кормления звуковая активность ещё высока, поскольку корм даётся не всем животным сразу, а поочерёдно. Во время кормления интенсивность излучения акустических сигналов и шумов постепенно снижается и по окончании подачи рыбы становится минимальной (рис. 1–2).

Игровое поведение дельфинов также сопровождается усилением звуковой активности (в основном, это свисты), но общий фон значительно ниже, чем перед кормлением. Игры с тренером увеличивают активность вокализации белух, но не всегда. По-видимому, это зависит от количества вовлечённых в игру особей.

Во время экспериментов с излучателями белухам предъявлялись два типа сигналов: частотно-модулированные сигналы дельфинов, излучаемыми ими во время охоты на рыб, и сигналы этих рыб. Акустическая активность белух при излучении сигналов дельфинов, как правило, существенно снижалась. На сигналы имитатора звуков рыб активность вокализации белух снижалась менее значительно, но тоже была невысокой. Такое акустическое поведение китообразных соответствует исследовательскому (поисковому), когда возрастает роль слуховых рецепторов и живот-

ные предпочитают использовать режим шумопеленгации (пассивной локации) для распознавания и идентификации источника сигналов. Излучение сигналов сопровождается приближением отдельных особей к источнику звука и лоцирующими движениями головой. В это время дельфины излучают, в основном, высокочастотные коммуникационные и эхолокационные сигналы в ультразвуковом диапазоне частот.

Графики суточной акустической активности белухи в различное время года (осень, весна, лето) представлены в виде амплитудно-временных зависимостей измеряемого гидрофонами уровня звукового давления в полосе частот, усреднённые за 30 мин. (рис. 3). Выявлены сходства и отличия в суточном распределении звуков в различные сезоны. Характерны нарастание и спад звуковой активности в определённые периоды суток. Осенью, в период, предшествующий утреннему кормлению, акустическая активность была невысокой, а во время кормления, и особенно после него, снижалась до минимально низкого уровня. Ко времени следующего кормления наблюдалось резкое увеличение уровня вокализации до максимального и далее в вечерние часы активность снова понижалась. В сумерки отмечалось возрастание интенсивности подачи акустических сигналов с последующим, довольно резким спадом в ночное время с чередованием периодов активности и затишья (рис. 3 а). В целом, в осенний период активность вокализации белух была ниже чем в другие сезоны.

Весной в суточном распределении звуков продолжает поддерживаться определённая цикличность (рис. 3 б). Несмотря на то, что небольшие всплески активности иногда наблюдаются ночью, подавляющее большинство звуков у белухи приходится на светлое время суток. Максимальная акустическая активность наблюдается днём и заметно уменьшается в тёмное

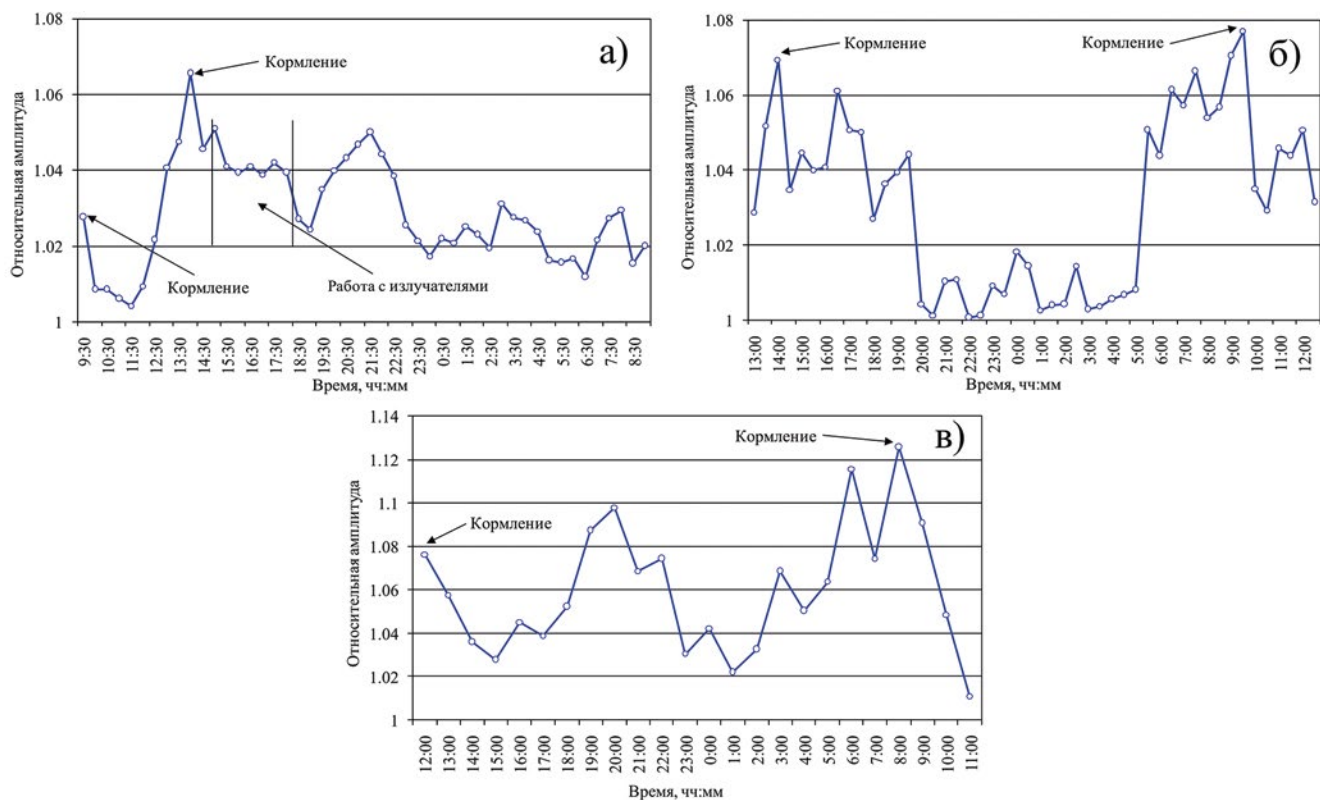


Рис. 3. Суточная акустическая активность белух по сезонам наблюдения: а) осень; б) весна; в) лето
Fig. 3. Daily acoustic activity of belugas by seasons of observation: a) autumn; б) spring; в) summer

время суток с постепенным нарастанием и спадом соответственно в утренние и вечерние часы. В течение дня звуковая активность белухи также существенно варьирует. Активность вокализации в периоды, предшествующие кормлению, высока. Во время кормления интенсивность излучения акустических сигналов и шумов постепенно снижается, а по окончании подачи рыбы снова увеличивается.

В летний период интенсивность звукоизлучения белухи в течение суток значительно выше, чем осенью и весной. При этом сохраняется цикличность её изменения в определённые периоды суток. Максимальная акустическая активность с постепенным нарастанием и спадом наблюдается в утренние и вечерние часы и заметно уменьшается в тёмное время суток. Летом, как и в другие сезоны, высока интенсивность звучания в период, предшествующий кормлению. При этом, в отличие от осени, она максимальна перед утренней подачей корма. Во время кормления акустическая активность снижается до минимальной, наблюдаемой в ночной период (рис. 3 в). По окончании подачи рыбы интенсивность излучения акустических сигналов снова постепенно увеличивается.

Акустический анализ показал, что в репертуаре белухи в условиях вольерного содержания присут-

ствуют звуковые сигналы трёх основных категорий: 1) серии широкополосных импульсов, используемые дельфинами для эхолокации (щелчки); 2) тональные сигналы с изменяющейся во времени формой контура частоты основного тона (частотно-модулированные свисты и крики); 3) импульсно-тональные сигналы (серии импульсов с различной скоростью следования и их комбинации с тональными).

Тональные сигналы различной длительности с разнообразной формой частотного контура (характера частотной модуляции) встречаются в основном в светлое время суток. Большинство из них имеют хорошо выраженную гармоническую структуру, содержащую основную частоту и кратные ей по частоте узкополосные гармоники, и на слух воспринимаются как свисты, визги и крики (рис. 4). Уровень звукового давления на доминирующей частоте может достигать 174 дБ/1мкПа/1 м.

Доминантными чаще всего являются низшие гармоники. Частота основного тона варьирует от 100 Гц до 2 кГц (реже – до 5 кГц), а также может плавно меняться и «перескакивать» на другую частоту в пределах длительности. Амплитудно-временная и спектральная характеристики такого сигнала приведены на правом фрагменте рис. 4.

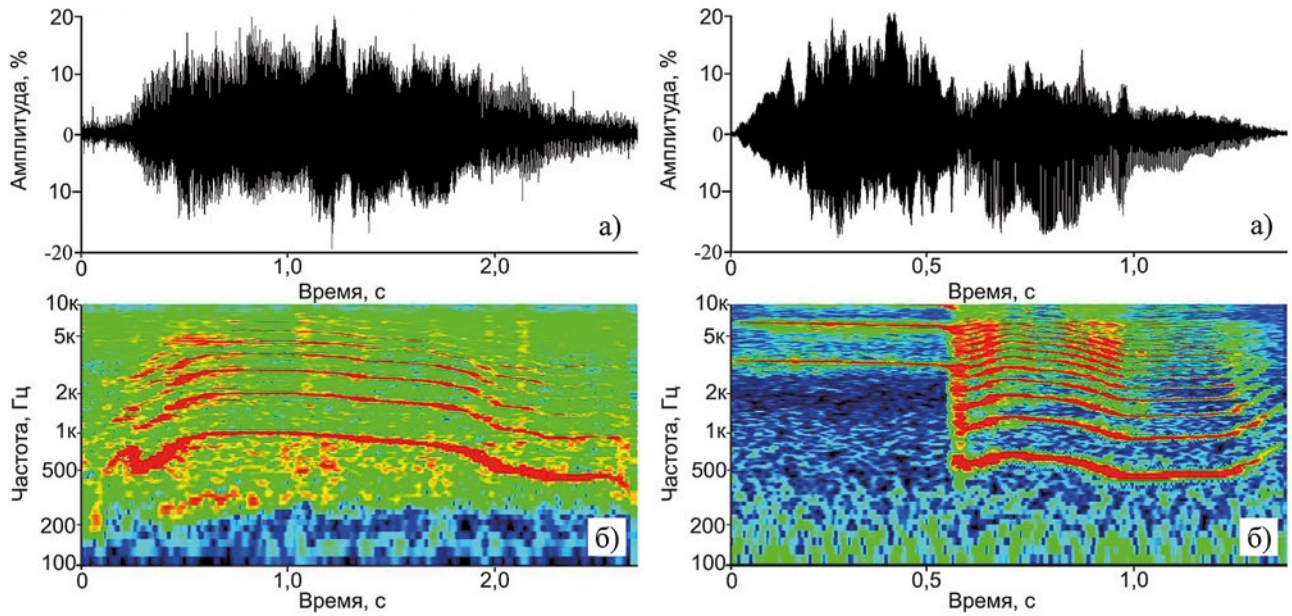


Рис. 4. Характеристики типовых акустических сигналов белух: а – аналоговый вид (осциллограмма); б – динамический спектр (сонограмма)

Fig. 4. Characteristics of typical beluga's acoustic signals: а – analog view (oscillogram); б – dynamic spectrum (sonogram)

Выделяются высокочастотные тональные сигналы (свисты) (рис. 5 а) и низкочастотные тональные сигналы (визги и крики) (рис. 5 б-д). И те и другие характеризуются в основном значительной изменчивостью частотного контура (рисунка частотной модуляции) и длительности. У одних (рис. 5 б) спектр характеризуется повышением частоты основного тона от начала к концу сигнала (в данном примере от 300 Гц до 1 кГц). Для других (рис. 5 в) характерно плавное понижение частоты основного тона от начала к концу сигнала (в представленном фрагменте от 1000 Гц до 500 Гц). В некоторых случаях высокочастотный свист во второй части сигнала сменяется низкочастотным криком (см. рис. 4).

Часть звуков сопровождается начальным повышением и понижением частоты во второй части сигнала с различной крутизной и глубиной модуляции (рис. 5 г). У других, наоборот, частота вначале снижается, затем следует её подъём и завершается звук понижающейся частотой (рис. 5 д). Характерными являются также сигналы, имеющие ступенчато-восходящий начальный участок, плоскую среднюю часть и нисходящий конечный участок (рис. 5 е).

Типовыми также являются сигналы с ярко-выраженной волнообразно восходящей или нисходящей формой частотного контура (рис. 6 а) и, наоборот – почти линейные гармонические сигналы с незначительной частотной модуляцией (рис. 6 б). Встречаются также сигналы с более сложными формами модуля-

ции. Примеры таких сигналов представлены на рис. 6 в-г. Практически всем сигналам этой категории присуща тенденция излучения в виде серий. Помимо основного низкочастотного компонента, в звуках могут присутствовать (накладываться) высокочастотные составляющие. Большинство сигналов сопровождается выраженной амплитудной модуляцией (изменениями амплитуды сигнала в пределах длительности). Подъём или спад амплитуды в начале, середине или в конце сигнала, видимо, является специфическим свойством звукопродуцирующего аппарата животных, но может быть следствием их высокой подвижности и влияния взаимного положения дельфинов и гидрофона.

Однако в «чистом» виде тональные сигналы в звуковой продукции белух встречаются довольно редко (менее 40% всех выделенных звуков). Чаще наблюдаются более сложные сигналы с частотно-временной структурой и модуляцией, отличными от тональных. Они составляют свыше 50% от общего числа излучаемых белухами звуков. В основном, это различные импульсные и импульсно-тональные звуки, представляющие собой серии импульсов с различной скоростью следования, а также их комбинации с непрерывными (тональными) сигналами. Такие звуковые сигналы занимают более широкий частотный диапазон и имеют более сложную и разнообразную спектрально-временную структуру. Например, на рис. 7 а приведены характеристики импульсно-тонального сигнала с высокой частотой следования импульсов. Эти сигнала-

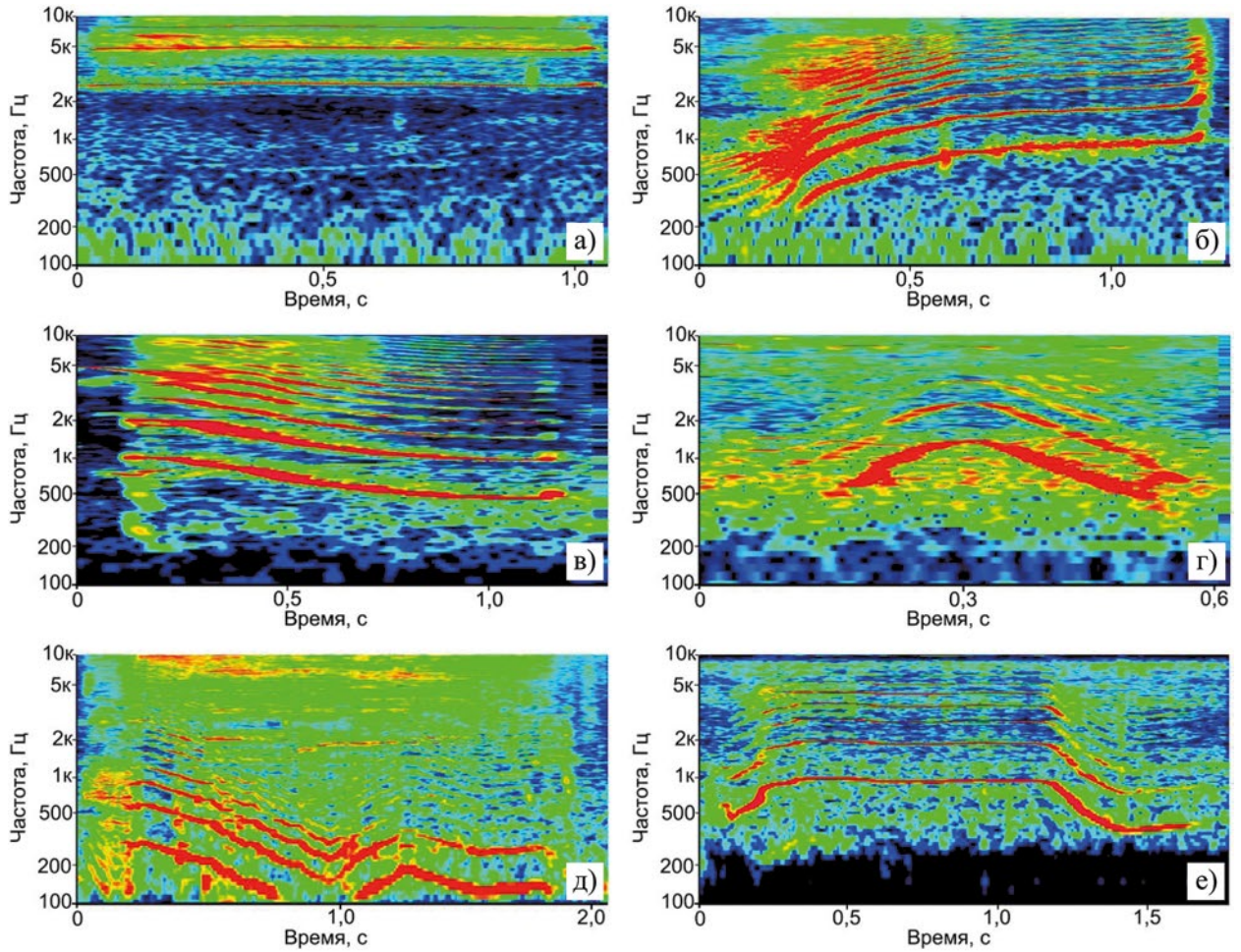


Рис. 5. Характеристики типовых тональных сигналов белух
 Fig. 5. Characteristics of typical beluga's tonal signals

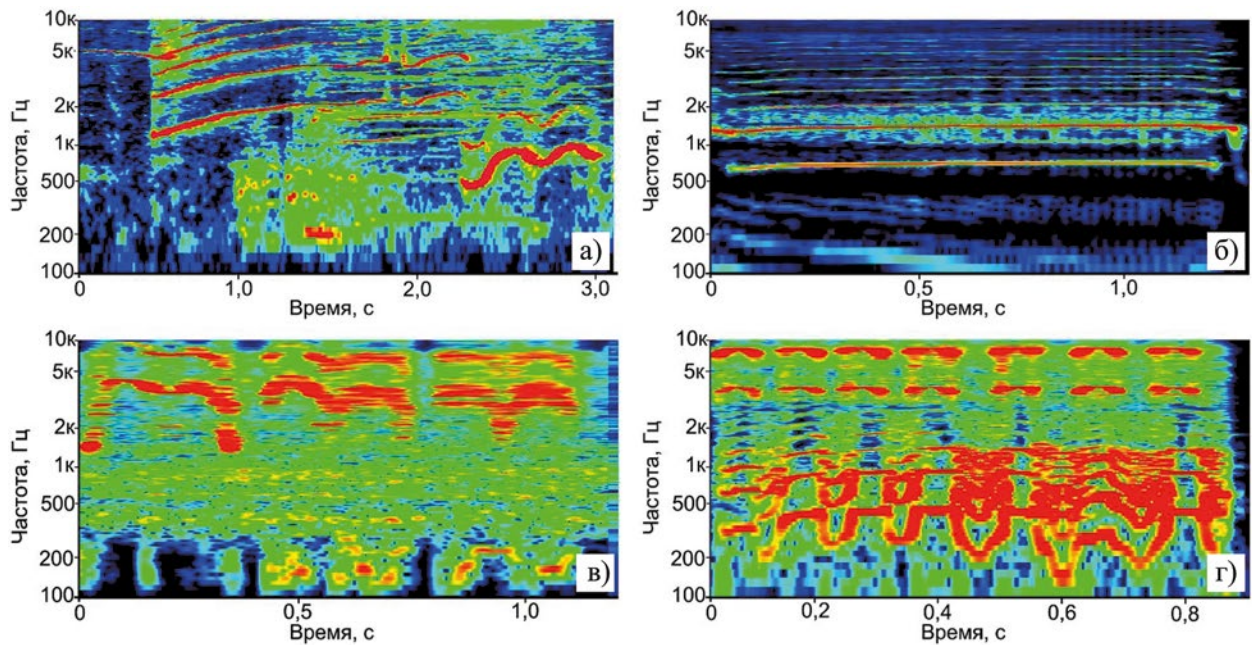


Рис. 6. Характеристики тональных сигналов белух
 Fig. 6. Characteristics of beluga whale tonal signals

лы звучат как бляение, ржание стоны, мычание, т. е. воспринимаются на слух как тональные и выглядят как непрерывные на сонограмме. Но, при анализе с большим временным разрешением они состоят из импульсов, следующих друг за другом с высокой частотой. На рис. 7 б представлен пример импульсно-тонального сигнала с низкой частотой следования импульсов (воспринимаются на слух как треск, скрип, урчание). Большинство таких сигналов

имеют достаточно высокую продолжительность (до 3 с) и обладают выраженной амплитудной модуляцией.

Значительная часть импульсных сигналов белух продуцируется в комбинации с тональными звуками (рис. 8). Как правило, сигнал начинается как импульсный. Этот участок сигнала может быть как с высокой, так и с низкой частотой следования импульсов. Заканчиваются импульсные серии тональным частотно-модулированным криком или свистом с восходящей,

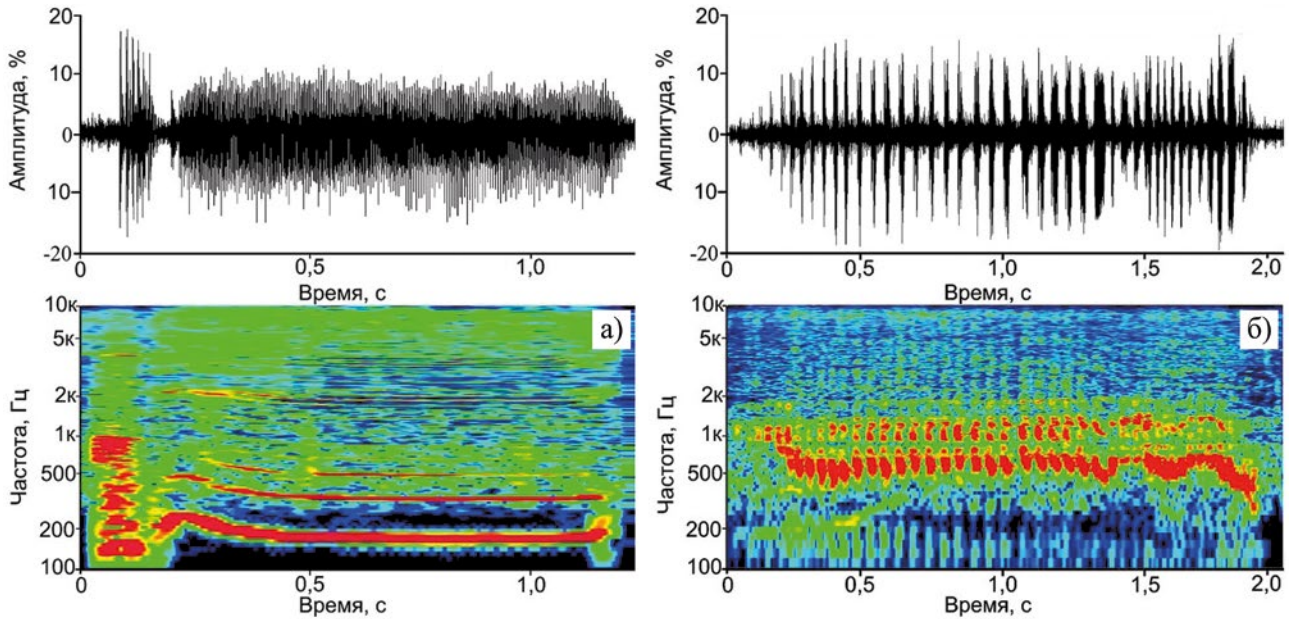


Рис. 7. Характеристики импульсно-тональных сигналов белух
 Fig. 7. Characteristics of pulsed tonal signals of beluga whales

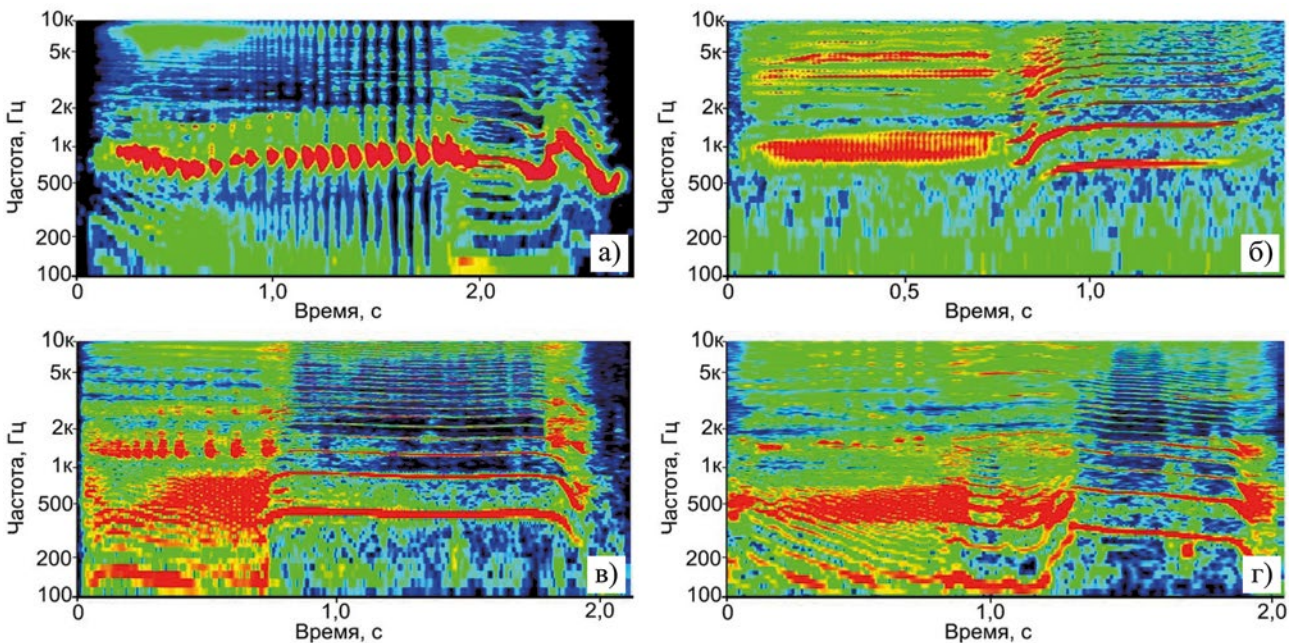


Рис. 8. Комбинации импульсных и тональных сигналов белух
 Fig. 8. Combinations of pulsed and tonal signals of belugas

нисходящей или плоской формой частотного контура и доминантными частотами ниже 2 кГц (рис. 8 а–б).

Основная энергия данного типа сигналов сосредоточена в диапазоне 0,1–2 кГц. Сигнал в импульсной части, как правило, имеет широкополосную (шумовую) зону. Характерным элементом является наличие низкочастотной составляющей спектра. Затем следует тональный компонент с различной глубиной модуляции и иногда накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 8 в–г). Длина этих двух участков может варьировать. Соответственно, общая длительность сигнала может изменяться в широких пределах: от 0,8 до 3 с. Встречаются и более сложные формы импульсно-тональных сигналов. На слух они воспринимаются как скрип, скрежет, бляение, урчание на фоне свистов и криков, что говорит о возможном участии в их генерации одновременно нескольких звукопроизводящих органов животных. Например, один из таких сигналов состоит из двух частей – непрерывного крика или свиста на фоне импульсного урчания с понижающейся частотой и последующего низкочастотного импульсного мычания с высокой частотой следования импульсов (рис. 9).

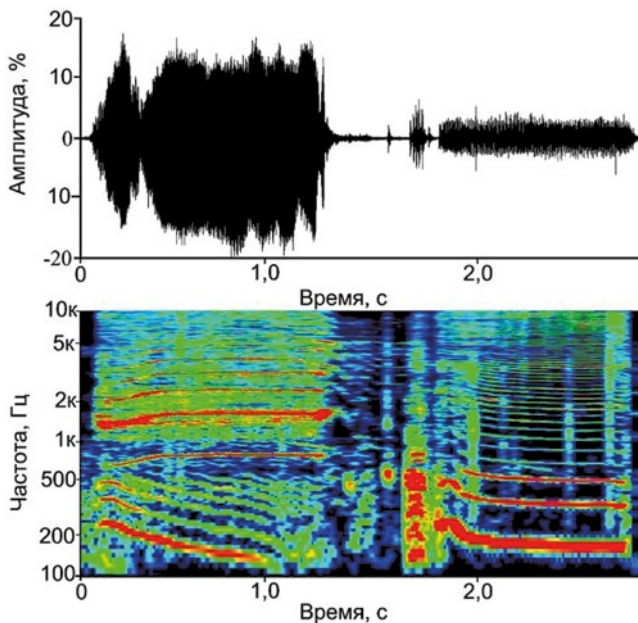


Рис. 9. Сложный сигнал белухи (весна, 2018 г.)

Fig. 9. Beluga's complex signal (spring, 2018)

Кроме этого, в спектре некоторых сигналов белух отмечаются интенсивные составляющие шумового характера на частотах ниже 500 Гц. Большая часть этого низкочастотного шума, как показали визуальные наблюдения, производится ударами тела и хвоста дельфинов, а также струями воздуха, выбрасываемыми

из дыхала, в периоды их высокой двигательной активности. Примеры таких сигналов представлены на рис. 10. Амплитудно-временная структура сигнала, вызванного ударами хвоста, общей длительностью 0,2–0,3 с состоит из множества импульсов (до 20), нестабильна и содержит аperiодические колебания среднего уровня 3–4 дБ (рис. 10 а). Спектр сигнала занимает широкую полосу и содержит спектральные максимумы в диапазоне частот 120–400 Гц. К этой же группе мы относим высокоамплитудные импульсы в широкой полосе частот от 50 Гц до 8 кГц длительностью 25–50 мс, вызванные ударами тела белух (рис. 10 б–в). Выброс воздуха из дыхала дельфинов сопровождается интенсивным низкочастотным шумом в области спектра от 100 до 600 Гц (рис. 10 г). Его источником является вырывающийся в водную среду воздушный поток, который трансформируется в акустическую энергию турбулентного шума. Иногда на фоне турбулентных пульсаций прослушиваются неустойчивые звуковые излучения в виде прерывистого свиста в высокочастотной области. Импульсные серии эхолокационных сигналов в вольере отмечались довольно редко, в основном – во время игр и включения излучателей.

Выделено 10 типов доминирующих (наиболее часто встречающихся) сигналов белух (рис. 11). Первые 6 типов сигналов относятся к тональным, остальные 4 – импульсные и импульсно-тональные звуки. Вариативности, в первую очередь, подвержены частотно-временная структура сигнала (наличие импульсной составляющей), значения частоты основного тона (основного компонента сигнала) и характер его частотной модуляции (форма частотного контура) – изменения частоты основного тона от низшей к высшей (или наоборот), число частотных максимумов, длительность и уровень сигнала.

Характерными признаками большинства тональных и импульсно-тональных звуков белухи являются:

- экспоненциальное нарастание и спад амплитуды в начале и в конце сигнала;
- высокая вариативность длительности от 0,25 до 2,5 с;
- выраженные частотные составляющие в зоне спектра 500–2500 Гц;
- частотная модуляция (девиация частоты) спектрального максимума от начала к концу сигнала в сторону увеличения (понижения);
- амплитудная модуляция (пульсации амплитуды сигнала);
- уровни звукового давления на доминирующих частотах до 500 Па/1 м.

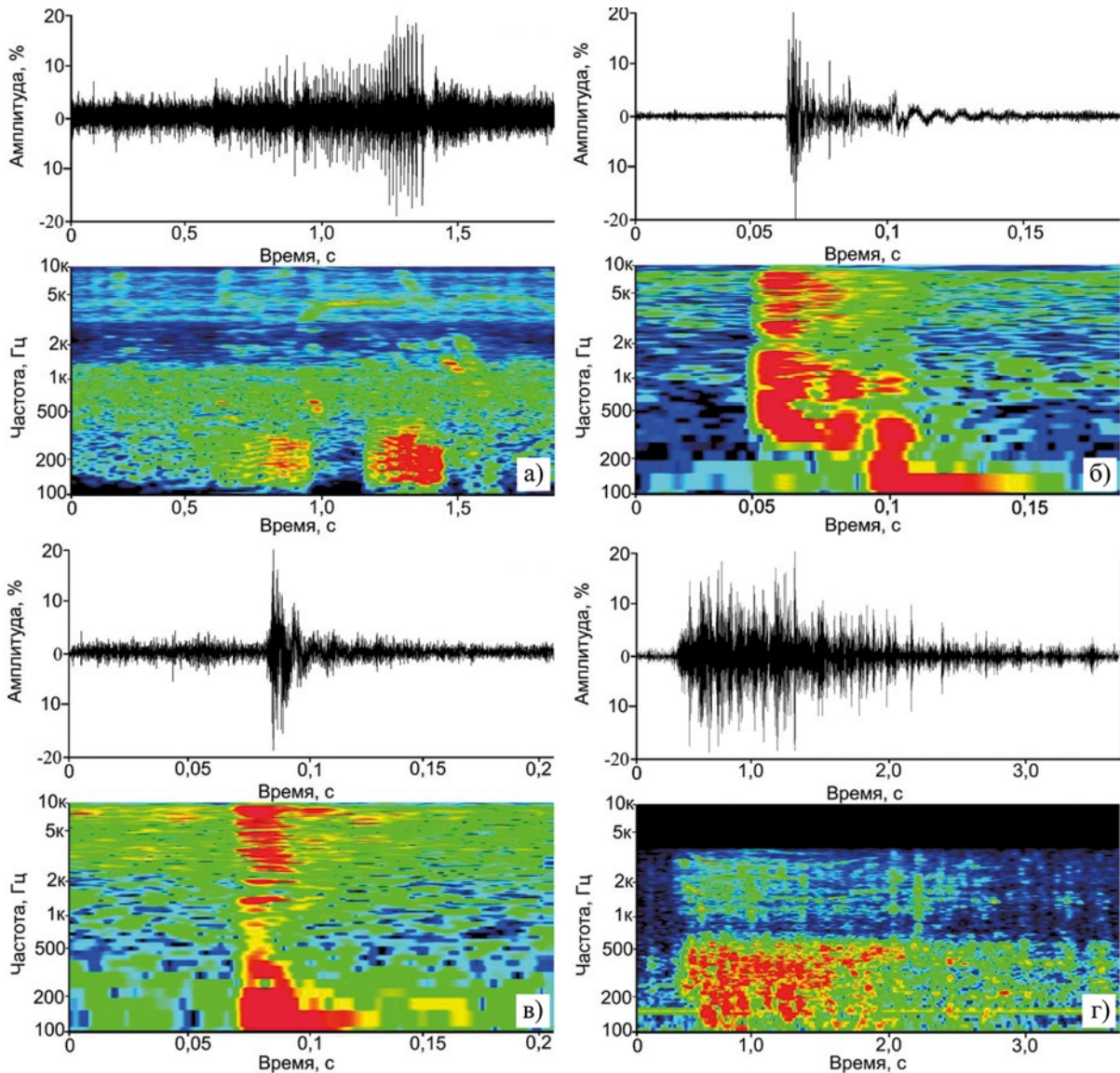


Рис. 10. Характеристики сигналов белух: а – удар хвостом; б, в – удар тела; г – выброс воздуха из дыхала

Fig. 10. Characteristics of beluga signals: а – tail slap; б, в – body blow; г – air ejection from blowhole

Летом и весной большинство сигналов белухи также имеют ярко выраженный тональный и импульсно-тональный характер, но с более низкой доминантной частотой (ниже 1000 Гц). Значительное место в репертуаре дельфинов перед кормлением занимали одиночные сигналы, классифицированные как «крик» и «протяжный крик». Характерным является более выраженная частотная и амплитудная модуляция сигналов.

Летом и осенью чаще встречаются сигналы со сложной спектрально-временной структурой модуляции, когда чередуются или присутствуют одновременно различные их типы или основная частота перескакивает на другую частоту в пределах одного сигнала. Уровень звукового давления достигает 168–172

дБ/1мкПа/1 м. Кроме этого, во все сезоны встречаются интенсивные низкочастотные сигналы на частотах ниже 500 Гц, производимые струями газа из дыхала дельфинов и ударами тела и хвоста.

Хотя дельфины при внутривидовой коммуникации признаются как «уважительные собеседники», в определённые периоды их жизнедеятельности эта закономерность, по-видимому, не соблюдается. Как отмечалось выше, перед кормлением уровень вокализации белух в вольере был самым высоким. Сигналы могут излучаться несколькими животными одновременно, создавая какофонию звуков. При этом белухи издают сигналы сериями, большинство из которых являются тональными и импульсно-тональными, в которых можно услышать крики, свист, визг, лай, бляние, скрип,

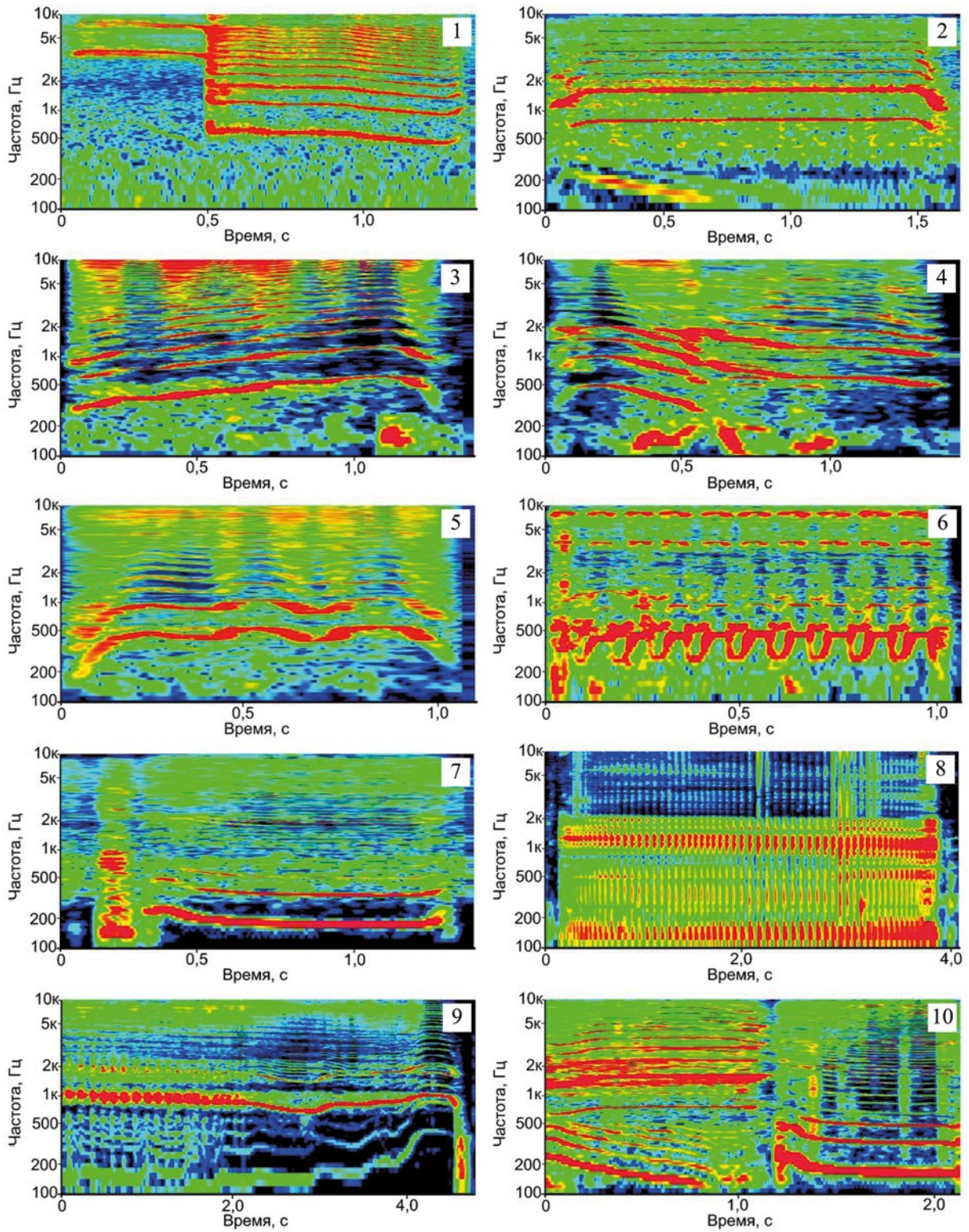


Рис. 11. Сонограммы типовых сигналов белух в вольере
Fig. 11. Sonograms of typical signals of belugas in cage

мычание и др. Продолжительность серий составляет от 5 до 30 с. В течение серии наблюдается разнообразная амплитудно-частотная форма сигналов и высокая вариабельность их длительности: от 0,05 до 2,5 с (рис. 12).

поскольку не имеют связи с поведением китообразных (лишены смысловой нагрузки), вариабельны по критериям типизации и крайне субъективны, а потому — малозначимы в прикладном аспекте.

Вместе с тем, проведённые нами исследования в вольере и анализ имеющихся литературных данных, позволили установить, что акустическая активность хищных китообразных, сопровождающая в процессе их жизнедеятельности определённые поведенческие акты, достаточно стереотипна. Например, во время охоты дельфины-белобочки на этапе поиска рыб излучают в основном эхолокационные сигналы и короткие импульсно-свистовые сигналы длительностью 50–250 мс в диапазоне частот 8–16 кГц, используемые для коммуникации между особями и недоступные слуху объекта добычи [Кузнецов, 1996; 2010]. Во время окружения рыб длительность свистовых сигналов дельфинов увеличивается до 2 с, а основная энергия смещается в низкочастотную часть спектра (ниже 2 кГц), соответствующую области слухового восприятия объекта охоты. На этапе поимки дельфины производят характерные частотно-модулированные свисты, визги и крики, а также завесу воздушных пузырьков и удары хвоста [Кузнецов, Кузнецов, 2009], которые мы наблюдали и в вольере. Частота основного тона свистов и криков варьирует от 500 Гц до 2 кГц, а длительность сигналов — от 0,5 до 2,5 с. Уровень звукового давления сигнала может достигать 170 дБ/1мкПа.

Аналогичное поисково-охотничье поведение имеют белухи. На этапе преследования и поимки рыб акустическое поведение этих зубатых китов сопровождается набором специфических сигналов: низкочастотные пронзительные крики длительностью до 1, с и основной частотой 0,5–0,75 кГц, модулированные на 10–20%, и удары хвостом — интенсивные широкополосные звуки. Характерными также являются последовательности тональных сигналов с доминантными частотами ниже 2 кГц и вариабельной формой частотного контура, а также серии низкочастотных импульсов («урчания») на заключительном этапе охоты. Считается, что часть сигналов имеет индивидуально-опознавательное назначение, другая — отражает эмоциональное состояние белух. Производство таких сигналов исследователи связывают с высоким уровнем возбуждения животных, сопутствующего их пищевой активности [Белькович, Щекотов, 1990]. Рост двигательной и акустической активности дельфинов-белух перед кормлением мы наблюдали и в вольере.

О стереотипности акустического поведения дельфинов во время охоты на рыб свидетельствуют и результаты исследования самых крупных представите-

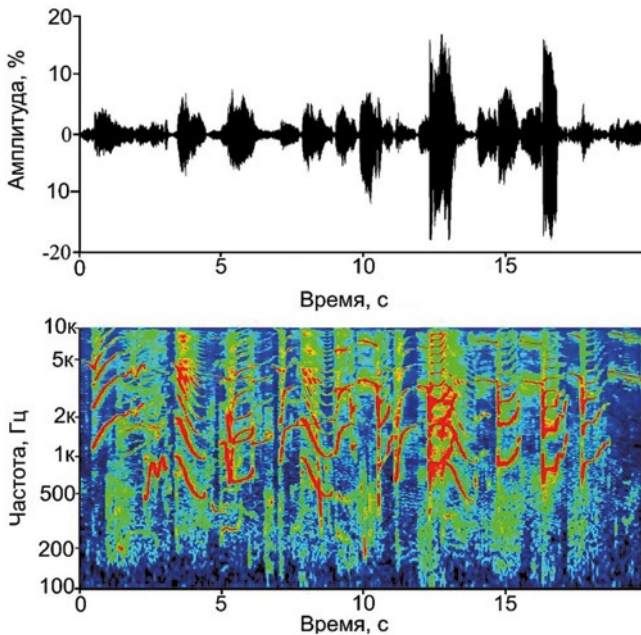


Рис. 12. Серия сигналов белух перед кормлением (лето, 2018 г.)

Fig. 12. A white whale call series before feeding (summer, 2018)

ОБСУЖДЕНИЕ

Подводная акустическая активность белух в условиях вольерного содержания, как и в естественной среде обитания, сильно варьирует и в определённые периоды суток и сезоны может быть довольно высокой. Сигналы белух тоже весьма многообразны как по фонетическому звучанию, так и по визуальному восприятию в режиме постобработки. Структура сигналов варьирует в широких пределах по частотному составу, глубине модуляции, продолжительности и уровню излучения.

Разнообразие форм и структуры акустических сигналов белух указывает на разнообразие форм поведения и соответствующей этому поведению коммуникативной активности животных. Исследования вокализаций морских млекопитающих следует проводить именно в этом контексте, одновременно фиксируя сопутствующее поведение объекта и условия внешней среды. Все дальнейшие усилия классифицировать сигналы в соответствии с их акустическими характеристиками, на наш взгляд, являются тупиковыми,

лей семейства дельфиновых – косаток (*Orcinus orca* L., 1758). Установлено, что в процессе охоты на сельдь косатки издают звуковые сигналы (крики) с нетипично низкой для внутривидовой коммуникации частотой основного тона (около 680 Гц по одним данным [Simon et al., 2006] и 400–1200 Гц по другим данным [Samarra, 2015]), значительной длительностью (около 3 с) и высокой интенсивностью (до 192 дБ/1мкПа/1 м). Кроме того, как и другие дельфины, для концентрации и ограничения подвижности рыб на завершающем этапе охоты косатки используют пузырьковую завесу [Similä, Ugarte, 1993] и удары хвоста [Simon et al., 2005].

Сигналы дельфинов во время поимки рыб отличаются по продолжительности и уровню излучения, а по частотному составу выходят за рамки их оптимального слухового восприятия. Зубатые киты лучше всего слышат на высоких звуковых и ультразвуковых частотах (от 10 до 100 кГц). На частотах ниже 1 кГц слуховые пороги большинства из них достаточно высоки. У белух в области максимальной чувствительности (около 30 кГц) слуховой порог составляет 40 дБ/1мкПа, около 100 дБ/1мкПа на частоте 1 кГц и лишь 120,6 дБ/1мкПа на 125 Гц [Awbrey et al., 1988]. У косатки диапазон максимальной слуховой чувствительности также начинается от 10 кГц и на частотах ниже 2 кГц слуховые пороги быстро растут: от 72 дБ/1мкПа до 105 дБ/1мкПа на частоте 1 кГц [Szymanski et al., 1999]. Таким образом, низкочастотный звуковой диапазон – не самый подходящий для внутривидовой коммуникации дельфинов.

С другой стороны, основная энергия «охотничьих» сигналов дельфинов находится в диапазоне максимальной слуховой чувствительности большинства видов рыб – объектов их охоты [Кузнецов, 2010]. Это означает, что рыбы способны отчетливо воспринимать такие сигналы, а их излучение во время охоты направлено именно на них. Цель такого воздействия – вызвать у рыб оборонительную (защитную) реакцию, которая обычно сопровождается уплотнением особей в стае и движением от источника звуков. Логично предположить и их назначение – концентрация и удержание рыб в плотном состоянии до прямого контакта с ними.

Кроме того, по имеющимся данным, дельфины целенаправленно перенастраивают частотный диапазон излучаемых сигналов в область слухового восприятия рыб – объекта охоты. Например, при нападении белобочек на скопления скумбрии (диапазон слуха 63–2800 Гц) были зарегистрированы свистовые сигналы с изменяющейся основной частотой 1,5–2 кГц и широкополосными шумами ниже 1 кГц [Кузнецов,

Кузнецов, 2009]. Во время охоты белух на лососей (диапазон слуха 30–380 Гц) доминируют частотно-модулированные крики с частотой основного тона от 100 до 800 Гц [Кузнецов и др., 1975]. Процесс кормления косаток сопровождается звуковыми сигналами частотой 550–800 Гц [Simon et al., 2006], которые также полностью попадают в аудиограмму объекта их охоты – сельди (диапазон максимальной чувствительности 80–1000 Гц). Такое акустическое поведение является примером приспособления (адаптации) охотничьей стратегии зубатых китов к характеристикам слуховой системы рыб, облегчающей их поимку.

Таким образом, хищные китообразные для дистанционного управления движением и удержания объекта добычи пользуются акустическими сигналами, которые выходят за пределы их оптимального слухового восприятия, но находятся в области максимальной слуховой чувствительности рыб и являются очень эффективным инструментом охоты зубатых китов [Кузнецов, Кузнецов, 2016]. Если не увлекаться внутритиповым разнообразием, эти сигналы обычно содержат основную частоту в диапазоне слуха рыб, имеют гармоническую структуру, обладают значительной продолжительностью (до 3 с) и высокой интенсивностью, как минимум на 80 дБ превышающей слуховые пороги рыб.

Частотная модуляция (изменение частоты основного тона) и амплитудная модуляция, видимо, также являются необходимыми компонентами стимула (манипулятора), усиливающими эффективность удержания рыб в плотном кольце и препятствующими адаптации объекта. Низкочастотные составляющие шумового характера, создаваемые струями газа из дыхала дельфинов и ударами тела и хвоста, по-видимому, тоже повышают эффективность охоты. Воздушно-пузырьковая завеса является дополнительной звуковой и оптической преградой для рыб [Кузнецов, 1969]. Удары (хлопки) хвостом вызывают эффекты кавитации, чем создают под водой широкополосные импульсные сигналы высокой интенсивности, которыми дельфины дезориентируют и ослабляют подвижность рыб на коротких расстояниях [Simon et al., 2005]. При этом очевидно, что частотно-модулированные крики являются дальнедистантными акустическими манипуляторами, направленными на увеличение плотности и удержание рыб в контролируемом хищниками пространстве. Удары хвостом и воздушно-пузырьковая завеса являются ближнедистантными средствами воздействия, используемыми при прямом контакте со скоплением рыб. Высокая плотность рыб, видимо, увеличивает эффективность ударов тела и хвоста дельфинов. Поэтому в фонограммах низкочастотные кри-

ки, как правило, предшествуют ударам хвоста [Simon et al., 2006].

Главными критериями значимости и, соответственно, эффективности акустического стимула принято считать сходство частотных диапазонов излучаемых звуков и слуховой чувствительности рыб и энергетические характеристики сигнала. Не менее важна внутренняя структура сигнала. К прерывистым сигналам и звукам с изменяющимися интенсивностью и частотой реакция рыб проявляется сильнее, а адаптация наступает медленнее [Протасов, 1978]. Чтобы вызвать у рыб адекватную двигательную реакцию (в данном случае избегание источника звуков), акустический стимул должен иметь биофизическое (информационное) содержание или обеспечивать высокоинтенсивное (энергетическое) воздействие [Кузнецов, 1996]. Информационное содержание ему придаёт определённая спектрально-энергетическая и временная структура, которую формируют доминантная частота, амплитудная и частотная модуляция, глубина модуляции, длительность и частота следования сигналов в серии. Какие из этих параметров являются ключевыми, пока не выяснено. Однако, экспериментально доказано, что рыбы способны отличать даже сходные по частотному составу, характеру модуляции и уровню излучения звуки биологического происхождения от звуков технического происхождения: например, сигналы питающихся косаток от сигналов военного гидролокатора [Doksæter et al., 2009]. Результаты экспериментов показали отсутствие реакции рыб на сигналы гидролокатора и реакцию избегания рыб на сигналы питающихся косаток на расстояниях до 1500 м от источника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По крайней мере, три приёма из охотничьего акустического поведения китообразных (характерные низкочастотные крики и свисты в диапазоне слуха рыб, а также пузырьковую завесу и удары хвоста) мы наблюдали и в вольере. Интенсивное акустическое поле, создаваемое дельфинами во время охоты, очень напоминает какофонию криков и свистов белух перед кормлением в неволе. О стереотипности акустического поведения дельфинов свидетельствуют результаты других исследований, где показано, что как в дельфинариях, так и в естественной среде обитания сигналы дельфинов по своим основным физическим характеристикам отличаются незначительно [Агафонов, Панова, 2018]. То же относится к различным популяционным группировкам дельфинов. Например, частотно-временные характеристики сигналов беломорской и амурской белух имеют большое сходство [Белькович, Щекотов, 1990].

Всё это даёт основание полагать что сигналы, сопровождающие охоту дельфинов, и сигналы со сходной спектрально-временной структурой, предшествующие кормлению белух в вольере, в равной степени являются информационными для рыб и могут быть применены в качестве акустических стимулов (репеллентов) для решения практических задач рыболовства и рыбозащиты. Одной из таких задач является разработка энергосберегающих и экологически безопасных технологий лова (тралового, кошелькового, сетного, ставного неводного), использующих возможности дистанционного (бесконтактного) управления движением, искусственной концентрации и удержания гидробионтов на намеченных акваториях сигналами малых зубатых китов для повышения результативности и стабильности промысла [Кузнецов, Кузнецов, 2016].

Другой задачей является использование «охотничьих» сигналов белух и гидроакустических средств их воспроизведения или имитации для защиты биоресурсов, например, для направления и удержания рыб на благоприятных для нагула и нереста участках водной акватории, ограждения заморных участков, селективности лова и др.

Для этого предусматривается излучение в водную среду характерных частотно-модулированных криков и свистов белухи в области слуха рыб – объектов воздействия и импульсных сигналов взрывного характера (удары тела и хвоста) в области низких и инфранизких частот. Данная последовательность сигналов формирует акустическое поле, имитирующее присутствие дельфинов и вызывающее оборонительную реакцию у рыб и других морских животных, имеющих в природе контакт с этими хищными китообразными. Обычно, это реакция избегания – перемещение животных от источника звука и уплотнение разреженных скоплений рыб. Воздушно-пузырьковая завеса также может быть использована в качестве звуковой и зрительной преграды для направления или ограничения подвижности рыб.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Тихоокеанского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО») по теме «Разработка принципов и методов использования гидроакустических полей для управ-

ления поведением водных биологических ресурсов в процессе лова» (2016–2018 гг.) и по теме «Исследование поведения и сопутствующей акустической активности при смене функциональных состояний у белухи» (2018 г.).

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В. 2008. Интерпретация смысловой нагрузки сигналов белухи (*Delphinapterus leucas*): возможные сложности и пути решения задач // Морские млекопитающие Голарктики. Одесса: Астропринт. С. 25–30.
- Агафонов А.В., Кириллова О.И., Белькович В.М. 2010. Редукция типового разнообразия подводного акустического репертуара белух (*Delphinapterus leucas*) при их содержании в условиях ограниченного пространства // Морские млекопитающие Голарктики. Калининград: Капрос. С. 22–27.
- Белькович В.М., Дубровский Н.А. 1976. Сенсорные основы ориентации китообразных. Л.: Наука. 204 с.
- Белькович В.М., Щекотов М.Н. 1990. Белуха. Поведение и биоакустика в природе. М.: АН СССР. 183 с.
- Белькович В.М., Крейчи С.А. 2004. Сравнительный анализ акустической активности беломорской белухи в различных районах обитания // Морские млекопитающие Голарктики. Москва: КМК. С. 45–47.
- Беликов Р.А., Белькович В.М. 2006. Акустический репертуар беломорских белух (*Delphinapterus leucas*) Соловецкого стада в репродуктивном скоплении // Фундаментальные исследования океанов и морей. М.: Наука. С. 299–337.
- Беликов Р.А., Белькович В.М. 2007. Свисты белух в репродуктивном скоплении у о. Соловецкий в Белом море // Акустический журнал. Т. 53. № 4. С. 601–608.
- Беликов Р.А., Быдзан Я.Я., Белькович В.М. 2008. Акустическая сигнализация и поведение содержащихся в неволе белух (*Delphinapterus leucas*) при взаимодействии с дайверами // Морские млекопитающие Голарктики. Одесса: Астропринт. С. 69–74.
- Иванов М.П. 2004. Эхолокационные сигналы дельфина при решении задач в сложных акустических условиях // Акустический журнал. Т. 50. № 4. С. 550–561.
- Кузнецов М.Ю. 1996. Биотехническое обоснование и разработка пневмоакустических систем для управления поведением рыб в процессе лова. Автореф. дисс. ... канд. техн. наук. Владивосток: Дальрыбвтуз (ТУ). 28 с.
- Кузнецов М.Ю. 2010. Стереотипы акустического поведения хищных китообразных во время охоты на рыб и способы их применения в рыболовстве // Рыбпром. № 3. С. 113–117.
- Кузнецов М.Ю., Кузнецов Ю.А. 2016. Гидроакустические методы и средства оценки запасов рыб и их промысла. Ч. 2. Методы и средства промысловой биоакустики // Известия ТИНРО. Т. 184. С. 264–294.
- Кузнецов Ю.А. 1969. Влияние воздушных завес на поведение рыб // Рыбное хозяйство. № 10. С. 48–50.
- Кузнецов Ю.А., Китлицкий В.С., Непрошин А.Ю., Шибков А.Н. 1975. Звуки белухи и влияние их на поведение лососей в реке Амур // Промышленное рыболовство. Владивосток: ТИНРО. Вып. 5. С. 36–40.
- Кузнецов Ю.А., Кузнецов М.Ю. 2009. Акустическое поведение дельфинов во время охоты на рыб // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: ИПЭЭ РАН. С. 55.
- Панова Е.М., Агафонов А.В. 2018. Белуха – «морская канарейка» // Природа. № 10. С. 38–45.
- Томилиן А.Г. 1974. В мире китов и дельфинов. М.: Знание. 208 с.
- Филатова О.А., Шулежко Т.С. 2006. Акустическая коммуникация зубатых китов // Успехи современной биологии. Т. 126. № 3. С. 310–317.
- Awbrey F.T., Thomas J.A., Kastelein R.A. 1988. Low-frequency underwater hearing sensitivity in belugas, *Delphinapterus leucas* // J. Acoust. Soc. Am. V. 84(6). P. 2273–2275.
- Castellote M., Fossa F. 2006. Measuring acoustic activity as a method to evaluate welfare in captive beluga whales (*Delphinapterus leucas*) // Aquatic Mammals. V. 32. P. 325–333.
- Doksæter L., Godo O.R., Handegard N.O., Kvadsheim P.H., Lam F.P.A., Donovan C., Miller P.J.O. 2009. Behavioral responses of herring (*Clupea harengus*) to 1–2 and 6–7 kHz sonar signals and killer whale feeding sounds // J. Acoust. Soc. Am. V. 125. P. 554–564.
- Ketten D.R. 2002. Marine mammal auditory systems: A summary of audiometric and anatomical data and implications for underwater acoustic impacts // Polarforschung. V. 72(2). P. 79–92.
- Morisaka T., Yoshida Y., Akune Y., Mishima H., Nishimoto S. 2013. Exchange of «signature» calls in captive belugas (*Delphinapterus leucas*) // Journal of Ethology. V. 31. P. 141–149. DOI: 10.1007/s10164–013–0358–0
- Panova E., Agafonov A., Belikov R., Melnikova F. 2017. Vocalizations of captive beluga whales, *Delphinapterus leucas*: Additional evidence for contact signature «mixed» calls in belugas // Marine Mammal Science. V. 33(3). P. 889–903.
- Samarra F.I.P. 2015. Variations in killer whale food-associated calls produced during different prey behavioural contexts // Behav. Processes. V. 116. P. 33–42. DOI: 10.1016/j.beproc.2015.04.013.
- Similä T., Ugarte F. 1993. Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway // Can. J. Zool. V. 71. P. 1494–1499.
- Simon M., Wahlberg M., Ugarte F., Miller L.A. 2005. Acoustic characteristics of underwater tail slaps used by Norwegian and Icelandic killer whales (*Orcinus orca*) to debilitate herring (*Clupea harengus*) // J. Exper. Biol. V. 208. P. 2459–2466.
- Simon M., Ugarte F., Wahlberg M., Miller L.A. 2006. Icelandic killer whales *Orcinus orca* use a pulsed call suitable for manipulating the schooling behaviour of herring *Clupea harengus* // J. Bioacoustics. V. 16. P. 57–74.
- Szymanski M.D., Bain D.E., Pennington S., Wong S., Henry K.R. 1999. Killer whale (*Orcinus orca*) hearing: Auditory brainstem response and behavioral audiograms // J. Acoust. Soc. Am. V. 106. P. 1134–1141.
- Vergara V., Barrett-Lennard G.L. 2008. Vocal development in a beluga calf (*Delphinapterus leucas*) // Aquatic Mammals. V. 34(1). P. 123–143.

REFERENCES

- Agafonov A.V. 2008. Interpretation of the semantic load of beluga (*Delphinapterus leucas*) signals: possible difficulties and ways to solve problems // Marine mammals of the Holarctic. Odessa: Astroprint. P. 25–30. (in Russ.).
- Agafonov A.V., Kirillova O.I., Belkovich V.M. 2010. Reduction of the typical diversity of the underwater acoustic repertoire of belugas (*Delphinapterus leucas*) when they are kept in a limited space // Marine mammals of the Holarctic. Kaliningrad: Kapros. P. 22–27. (in Russ.).
- Belkovich V.M., Dubrovsky N.A. 1976. Sensory bases of cetacean orientation. Leningrad: Nauka. 204 p. (in Russ.).
- Belkovich V.M., Shchekotov M.N. 1990. Belukha. Behavior and bioacoustics in nature. Moscow: USSR Academy of Sciences. 183 p. (in Russ.).
- Belkovich V.M., Kreychi S.A. 2004. Comparative analysis of acoustic activity of the Belomorian beluga in various habitat areas // Marine mammals of the Holarctic. Moscow: KMK. P. 45–47. (in Russ.).
- Belikov R.A., Belkovich V.M. 2006. Acoustic repertoire of Belomorian belugas (*Delphinapterus leucas*) Solovetsky herd in a reproductive cluster // Fundamental studies of oceans and seas. Moscow: Nauka. P. 299–337. (in Russ.).
- Belikov R.A. Belkovich V.M. 2007. Whistles of belugas in the reproductive cluster at Solovetsky Island in the White Sea // Acoustic Journal. V. 53. No. 4. P. 601–608. (in Russ.).
- Belikov R.A., Bydzan Ya. Ya., Belkovich V.M. 2008. Acoustic signaling and behavior of captive belugas (*Delphinapterus leucas*) in interaction with divers // Marine mammals of the Holarctic. Odessa: Astroprint. P. 69–74. (in Russ.).
- Ivanov M.P. 2004. Echolocation signals of a dolphin when solving problems in difficult acoustic conditions // Acoustic Journal. V. 50. No. 4. P. 550–561. (in Russ.).
- Kuznetsov M. Yu. 1996. Biotechnical substantiation and development of pneumoacoustic systems for controlling the behavior of fish during fishing. PhD abstr. in Technical Sciences. Vladivostok: Dalrybvtuz (TU). 28 p. (in Russ.).
- Kuznetsov M. Yu. 2010. Stereotypes of acoustic behavior of predatory cetaceans during fish hunting and ways of their application in fishing // Rybprom. No. 3. P. 113–117. (in Russ.).
- Kuznetsov M. Yu., Kuznetsov Yu.A. 2016. Hydroacoustic methods and means of assessing fish stocks and their fishery. Part 2. Methods and means of commercial biohydroacoustics // Izvestiya TINRO. V. 184. P. 264–294. (in Russ.).
- Kuznetsov Yu.A. 1969. The influence of air curtains on the behavior of fish // Fisheries. No. 10. P. 48–50. (in Russ.).
- Kuznetsov Yu.A., Kitlitsky V.S., Neproshin A. Yu., Shibkov A.N. 1975. Beluga sounds and their influence on the behavior of salmon in the Amur River // Industrial fishing. Vladivostok: TINRO. Iss. 5. P. 36–40. (in Russ.).
- Kuznetsov Yu.A., Kuznetsov M. Yu. 2009. Acoustic behavior of dolphins during fish hunting // Behavior and behavioral ecology of mammals. Moscow: IPEE RAS. P. 55. (in Russ.).
- Panova E.M., Agafonov A.V. 2018. Beluga whale is the “sea canary” // Nature. No. 10. P. 38–45. (in Russ.).
- Tomilin A.G. 1974. In the world of whales and dolphins. M.: Znanie. 208 p. (in Russ.).
- Filatova O.A., Shulezhko T.S. 2006. Acoustic communication of toothed whales // Successes of modern biology. Vol. 126. No. 3. P. 310–317. (in Russ.).
- Awbrey F.T., Thomas J.A., Kastelein R.A. 1988. Low-frequency underwater hearing sensitivity in belugas, *Delphinapterus leucas* // J. Acoust. Soc. Am. V. 84(6). P. 2273–2275.
- Castellote M., Fossa F. 2006. Measuring acoustic activity as a method to evaluate welfare in captive beluga whales (*Delphinapterus leucas*) // Aquatic Mammals. V. 32. P. 325–333.
- Doksæter L., Godo O.R., Handegard N.O., Kvadsheim P.H., Lam F.P.A., Donovan C., Miller P.J.O. 2009. Behavioral responses of herring (*Clupea harengus*) to 1–2 and 6–7 kHz sonar signals and killer whale feeding sounds // J. Acoust. Soc. Am. V. 125. P. 554–564.
- Ketten D.R. 2002. Marine mammal auditory systems: A summary of audiometric and anatomical data and implications for underwater acoustic impacts // Polarforschung. V. 72(2). P. 79–92.
- Morisaka T., Yoshida Y., Akune Y., Mishima H., Nishimoto S. 2013. Exchange of «signature» calls in captive belugas (*Delphinapterus leucas*) // Journal of Ethology. V. 31. P. 141–149. DOI: 10.1007/s10164–013–0358–0.
- Panova E., Agafonov A., Belikov R., Melnikova F. 2017. Vocalizations of captive beluga whales, *Delphinapterus leucas*: Additional evidence for contact signature «mixed» calls in belugas // Marine Mammal Science. V. 33(3). P. 889–903.
- Samarra F.I.P. 2015. Variations in killer whale food-associated calls produced during different prey behavioural contexts // Behav. Processes. V. 116. P. 33–42. DOI: 10.1016/j.beproc.2015.04.013.
- Similä T., Ugarte F. 1993. Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway // Can. J. Zool. V. 71. P. 1494–1499.
- Simon M., Wahlberg M., Ugarte F., Miller L.A. 2005. Acoustic characteristics of underwater tail slaps used by Norwegian and Icelandic killer whales (*Orcinus orca*) to debilitate herring (*Clupea harengus*) // J. Exper. Biol. V. 208. P. 2459–2466.
- Simon M., Ugarte F., Wahlberg M., Miller L.A. 2006. Icelandic killer whales *Orcinus orca* use a pulsed call suitable for manipulating the schooling behaviour of herring *Clupea harengus* // J. Bioacoustics. V. 16. P. 57–74.
- Szymanski M.D., Bain D.E., Pennington S., Wong S., Henry K.R. 1999. Killer whale (*Orcinus orca*) hearing: Auditory brainstem response and behavioral audiograms // J. Acoust. Soc. Am. V. 106. P. 1134–1141.
- Vergara V., Barrett-Lennard G.L. 2008. Vocal development in a beluga calf (*Delphinapterus leucas*) // Aquatic Mammals. V. 34(1). P. 123–143.

Поступила в редакцию 14.06.2023 г.
Принята после рецензии 07.07.2023 г.