Московский Государственный Университет

имени М.В. Ломоносова

Биологический факультет

На правах рукописи

ФИЛАТОВА Ольга Александровна

АКУСТИЧЕСКИЙ РЕПЕРТУАР И ВОКАЛЬНЫЕ ДИАЛЕКТЫ КОСАТОК (*Orcinus orca*) АКВАТОРИИ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Специальность: 03.00.08 - зоология
03.00.16 - экология

Д и с с е р т а ц и я

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научные руководители:

д.б.н. Е.П. КРУЧЕНКОВА

к.б.н. А.М. БУРДИН

Москва

2004

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

- Особенности биологии косаток в различных точках земного шара
- Особенности акустической коммуникации косаток
- Вокальное обучение у млекопитающих

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

- Материал
- Методика записи
- Акустический анализ
- Классификация дискретных типов звуков
- Статистический анализ

ГЛАВА 1. КЛАССИФИКАЦИЯ ДИСКРЕТНЫХ ТИПОВ ЗВУКОВ КОСАТОК ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ.

1.1. Результаты

1.1.1. Каталог дискретных типов звуков

1.1.2. Классификация звуковых сигналов

1.2. Обсуждение

ГЛАВА 2. ВОКАЛЬНЫЕ ДИАЛЕКТЫ У КАМЧАТСКИХ КОСАТОК

2.1. Результаты

2.2. Обсуждение

ГЛАВА 3. ЗАВИСИМОСТЬ АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ КОСАТОК ОТ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО КОНТЕКСТА.

3.1. Результаты

3.1.1. Зависимость используемых категорий звуков от типа активности группы

3.1.2. Зависимость используемых категорий звуков от структуры группы

3.1.3. Зависимость используемых категорий звуков от степени дисперсности группы

3.1.4. Зависимость использования дискретных типов звуков с накладывающейся высокочастотной составляющей от типа активности

3.1.5. Использование акустических сигналов отловленной косаткой при транспортировке

3.2. Обсуждение

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ДИСКРЕТНЫХ ТИПОВ ЗВУКОВ ГРУПП КОСАТОК, ЗАПИСАННЫХ В РАЙОНЕ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И О-ВА САХАЛИН.

4.1. Результаты

4.1.1. Каталог дискретных типов звуков групп косаток, записанных в районе Курильских островов

4.1.2. Классификация дискретных типов звуков косаток, записанных в районе Курильских островов

4.1.3. Каталог дискретных типов звуков групп косаток, записанных в районе о-ва Сахалин

4.1.4. Классификация дискретных типов звуков косаток, записанных в районе о-ва Сахалин

4.1.5. Сравнение репертуаров дискретных типов звуков косаток из прибрежных вод Курильских островов, Камчатки и Сахалина

4.2. Обсуждение

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

ВЫВОДЫ

БЛАГОДАРНОСТИ

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

ВВЕДЕНИЕ

Косатка - самый крупный представитель семейства дельфиновых и единственный в отряде китообразных настоящий хищник, охотящийся и на теплокровных животных. Крупные размеры, яркая окраска и групповой образ жизни делают косатку одним из самых заметных морских млекопитающих Дальнего Востока России, однако численность, популяционная структура, особенности биологии и поведения этих животных в наших водах до недавнего времени оставались абсолютно неизученными. Информация, собранная во времена китобойного промысла в середине 20 века, ограничивалась в основном данными по морфологии и исследованием содержимого желудков добытых животных (Слепцов, 1955; Томилин, 1957, 1962; Бетешева, 1961; Иванова, 1961). Недавние исследования (Владимиров, 1993; Шунтов, 1993) касались преимущественно оценки общей численности косаток в дальневосточных морях.

В настоящее время камчатская популяция косаток представляет повышенный интерес для международных океанариумов. Отсутствие достоверной научной информации не дает возможности оценить влияние отлова на благополучие вида в регионе, в связи с чем исследования различных аспектов биологии косаток приобретают особенную актуальность.

Среда обитания накладывает свой отпечаток на экологию и поведение каждого вида. Под водой акустический канал является основным способом передачи информации, и изучение социальной и популяционной структуры и других особенностей биологии косаток, коммуникация которых осуществляется прежде всего посредством звуковых сигналов, должно базироваться на понимании основных аспектов их акустического поведения.

Функциональное значение звуковых сигналов косаток привлекало внимание многих исследователей (Bain, 1986; Ford, 1991; Thomsen et al.,

2002), однако однозначной зависимости вокализаций от контекста показать так и не удалось. По-видимому, различные категории звуков используются для дальне- и близкодистантной коммуникации (Ford, 1991; Thomsen et al., 2002), кроме того, возможно, что различные типы звуков используются для обмена информацией внутри и между группами (Ford, 1991). Так как поведение, вокальный репертуар и условия работы различаются в разных регионах, было бы интересно в дальневосточных водах провести аналогичные исследования, которые, возможно, прольют свет на некоторые аспекты поведения косаток и позволят по-новому интерпретировать результаты, полученные исследователями в других районах.

Косатки обитают практически во всех морях и океанах от Арктики до Антарктики, однако степень изученности этого вида в различных географических районах крайне неоднородна. Наиболее полно этот вид изучен в северо-восточной части Тихого океана (тихоокеанское побережье Канады и США). Североамериканские исследователи установили, что в Британской Колумбии и на Аляске существует как минимум три экологических типа косаток: резидентные, транзитные и мористые (оффшорные) (Bigg et al., 1990; Ford et al., 1994), различающихся многими параметрами, в том числе и акустическим репертуаром (Ford, 1984). Транзитные косатки питаются морскими млекопитающими, а резидентные (и, по-видимому, оффшорные) – преимущественно рыбой, с чем и связаны различия в использовании акустических сигналов. Морские млекопитающие слышат как крики, так и эхолокационные щелчки косаток и стремятся избежать встречи с хищниками, поэтому транзитные косатки кричат только во время игры либо сразу после удачной охоты, в то время как резидентные издают крики при любых типах активности (Morton, 1990). Кроме того, при поиске добычи резидентные косатки активно эхолоцируют, в то время как транзитные преимущественно полагаются на пассивное прослушивание звуков моря.

Кроме того, было выяснено, что каждая группа косаток имеет

собственный вокальный диалект, то есть специфический репертуар дискретных типов звуков, передающийся из поколения в поколение посредством обучения (Ford, 1984, 1991; Yurk et al., 2002). Шестнадцать семейных групп резидентных косаток Британской Колумбии делятся на 4 клана, каждый из которых использует уникальный набор дискретных криков, практически не изменяющийся на протяжении многих лет (Ford, 1984). Семейные группы внутри клана могут иметь общие типы звуков, но репертуары различных кланов не перекрываются. Звук, общий для нескольких семейных групп, может использоваться каждой из них в слегка видоизмененной форме, специфической для данной группы или нескольких групп (Ford, 1991).

Подробные акустические исследования, помимо Британской Колумбии и Аляски, проводились только в Норвегии и Исландии. Было показано, что для норвежских и исландских косаток, как и для североамериканских, характерна система групп-специфических вокальных диалектов (Moore et al., 1988; Strager, 1995).

Вокальные диалекты косаток являются следствием вокального обучения, широко распространенного среди птиц, но крайне редко встречающегося у млекопитающих (Janik and Slater¸ 1997). Таким образом, косатки являются одним из немногих возможных объектов среди млекопитающих для изучения вокальных диалектов и эволюционных механизмов, лежащих в основе их образования. Для корректного описания вокальных диалектов необходима четкая и недвусмысленная классификация репертуара дискретных типов звуков исследуемой популяции. Понимание системы вокальных диалектов, характерной для данной популяции, дает возможность разрешить ряд как чисто теоретических, так и прикладных задач – от выяснения истории формирования различных групп косаток в данном регионе до дистантного акустического мониторинга групп с известным акустическим репертуаром.

Изменчивость акустических репертуаров групп косаток проявляется не

только среди групп, входящих в одну популяцию, но и между популяциями. Таким образом, сравнивая репертуары групп косаток из разных регионов, мы можем выявить степень родства этих групп, то есть относятся ли они к одной или к недавно разделившимся популяциям либо к абсолютно различным, неродственным популяциям. Это может пролить свет на историю формирования популяций косаток в регионе и в целом на стратегию расселения и механизмы адаптации этого вида к различным условиям обитания.

Кроме того, изучение акустического репертуара дает возможность определить экотип встреченных нами групп косаток в условиях, когда невозможны длительные наблюдения с целью выяснения пищевой специализации. Так как резидентные (рыбоядные) и транзитные (плотоядные) косатки четко различаются частотой и контекстом использования звуков, то, как правило, одной записи бывает достаточно для того, чтобы отнести встреченную группу к тому или иному экотипу.

Таким образом, цель данного исследования - описание акустического репертуара косаток Авачинского залива и сравнение его с репертуарами групп косаток, обитающих в сопредельных регионах (Курильские о-ва и о-в Сахалин).

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- составить каталог дискретных типов звуков косаток Авачинского залива
- проанализировать репертуары индивидуально различимых групп косаток и сравнить вокальные диалекты этих групп
- описать изменчивость акустических сигналов косаток Авачинского залива в зависимости от поведенческого контекста
- сравнить дискретные типы звуков, записанные от групп косаток из других регионов (Курильские о-ва и о-в Сахалин) с каталогом дискретных типов звуков косаток Авачинского залива

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Особенности биологии косаток в различных точках земного шара

Косатка (*Orcinus orca* L.) - самый крупный представитель семейства дельфиновых (Delphinidae) подотряда зубатых китов (Odontoceti) (Соколов, 1979). Длина тела до 10 м, масса тела до 8 тонн. Самцы крупнее самок, кроме того, они имеют значительно более длинный спинной плавник, достигающий у некоторых представителей 1,7 м.

Косатки распространены практически во всех морях и океанах, однако предпочитают воды умеренного пояса обоих полушарий (Leatherwood, Dahlheim, 1978). В России встречаются в Балтийском, Баренцевом и Белом морях и на восток до северо-западной и западной части Карского моря. В морях Лаптевых и Восточно-Сибирском не обнаружены. На востоке встречаются на юг от побережья Чукотского п-ова в Беринговом, Охотском и Японском морях и с восточной стороны Курильских островов (Гептнер, 1976).

Косатка - единственный в отряде китообразных настоящий хищник, охотящийся и на теплокровных животных. Из рыб поедает сельдь, треску, корюшку, мойву, макрель, палтуса, тунца, пеламиду, скатов, акул и др. Также питается головоногими моллюсками, иногда различными морскими птицами. Нападает на большинство усатых китов, дельфинов и ластоногих (Гептнер, 1976). Однако не описано ни одного достоверного случая, чтобы косатки в природе убили или ранили человека, хотя они вполне способны это сделать (Дозье, 1980).

Косатки не имеют индивидуальной территории, защищаемой от вторжения чужаков, но держатся, как правило, в течение сезона в одном и том же районе. Единицей социальной структуры косаток является семейная группа (pod) - стабильная ассоциация животных разного возраста и пола. В семейную группу обычно входит от 5 до 20 косаток, хотя это количество может колебаться от 2 до 50 животных. Низкая рождаемость и смертность косаток приводит к высокой стабильности их социальной структуры. Считается, что средняя продолжительность жизни этих животных составляет 50 лет для самцов и 75-100 лет для самок. Минимальное время, проходящее

между рождением двух детенышей - 2 года, но большинство самок рожает еще реже - в среднем раз в 5 лет (Baird, 2000).

Степень изученности косаток в различных географических районах крайне неоднородна. В настоящее время существуют только отрывочные сведения о численности, распределении и других особенностях биологии косаток. Наиболее полно этот вид изучен в северо-восточной части Тихого океана (тихоокеанское побережье Канады и США). Североамериканские исследователи установили, что в Британской Колумбии и на Аляске существует как минимум три экологических типа косаток: два прибрежных – резидентные и транзитные, и мористые, или оффшорные (offshore), обычно держащиеся поодаль от берегов (Bigg et al., 1990; Ford et al., 1994). Эти экологические типы различаются морфологией, экологией, генетикой и поведением (Ford, 1984; Baird, Stacey, 1988; Baird et al., 1992; Hoelzel et al., 1998). Общая численность косаток в этом районе – около 1200 животных, однако они разбиты на небольшие нескрещивающиеся между собой популяции численностью от 75 до 325 животных (за исключением популяции AT1, насчитывающей всего 9 членов и находящейся на грани исчезновения). В настоящее время выделяют семь популяций: три резидентных (северные и южные канадские и аляскинские), три транзитных (AT1, транзитники залива Аляска и транзитники Западного Берега) и одна оффшорная (рис. 1).

Рис. 1. Районы обитания различных популяций косаток северо-восточной части Тихого океана.

Основной добычей резидентных косаток является рыба, транзитные же охотятся преимущественно на морских млекопитающих, а также на морских птиц (Ford et al., 1998). Различия в питании определяют другие различия между этими экологическими типами. Группы резидентных косаток состоят, как правило, из пяти и более животных, транзитных - обычно менее пяти (Morton, 1990). Это связано с тем, что косяки рыбы удобнее загонять большой группой, в то время как морских млекопитающих косатки ловят по одному, а затем делят между членами группы, и наиболее эффективный размер группы при такой стратегии равен трем индивидуумам (Baird, Dill, 1996). Кроме того, акустическая активность транзитных косаток значительно ниже, чем у резидентных, в связи с тем, что морские млекопитающие слышат как крики, так и эхолокационные щелчки косаток и стремятся избежать встречи с хищниками. Поэтому транзитные косатки кричат только во время игры либо сразу после удачной охоты, в то время как резидентные издают крики при любых типах активности (Morton, 1990). Кроме того, при поиске добычи резидентные косатки активно эхолоцируют, в то время как транзитные преимущественно полагаются на пассивное прослушивание звуков моря (Barrett-Lennard et al., 1996).

Резидентные косатки живут в стабильных социальных группах, организация которых основана на родстве по материнской линии (Ford, 1991). Элементарная единица их социальной структуры представляет собой материнскую группу (matrilineal unit), включающую в себя до четырех поколений потомков одной ныне живущей самки. Более крупная структурная единица – семья (subpod) – состоит из одной или нескольких материнских групп, связанных тесным родством и, как правило, передвигающихся совместно. Как самки, так и самцы всю жизнь остаются в родной семье. Связь самки с матерью несколько ослабевает, когда у нее появляются собственные детеныши, но самец сохраняет прочную связь с матерью на всю жизнь. Спаривание происходит между косатками из разных семей (Barrett-Lennard, 2000). Одна или несколько семей составляют семейную группу

(pod), члены которой проводят вместе большую часть времени, но иногда могут разделяться на несколько дней или даже месяцев. Семьи, которые чаще держатся отдельно, могут впоследствии сформировать новую семейную группу, однако этот процесс происходит на протяжении многих лет (Ford, 1991).

Группы транзитных косаток, как правило, состоят из самки и одного или двух ее детенышей. Некоторые самцы и, реже, самки сохраняют прочную связь с матерью и во взрослом состоянии. Другие самцы с возрастом уходят из группы и живут в одиночку, время от времени присоединяясь к группам, содержащим репродуктивных самок. Самки, разорвавшие связь с матерью, с рождением детеныша образуют свою собственную группу (Baird, Whitehead, 2000).

Популяция оффшорных косаток изучена слабо, и о социальной структуре этих животных практически ничего не известно. Генетически оффшорные косатки ближе к резидентным (Hoelzel et al., 1998), они встречаются в больших группах до 30 животных, по-видимому, питающихся рыбой (Matkin et al., 1999).

Резидентные и транзитные косатки репродуктивно изолированы уже на протяжении тысяч лет, несмотря на то, что они обитают и кормятся в одних и тех же водах (Hoelzel et al., 1998). Никакой социальной активности при встречах групп резидентных и транзитных косаток, как правило, не отмечается; видимо, транзитные косатки стараются не пересекаться с резидентами и ради этого меняют направление своего передвижения (Hoyt, 1995). В то же время и агрессивные взаимодействия между транзитными и резидентными косатками крайне редки. За 25 лет исследования канадской популяции косаток был достоверно зарегистрирован только один случай нападения резидентных косаток на транзитных, который, по-видимому, был вызван присутствием в группе резидентов новорожденного детеныша (Ford and Ellis, 1999).

По-видимому, разделение косаток на экотипы характерно не только

для Северной Америки. Похожее явление зарегистрировано в Антарктике, где различия между популяциями были столь велики, что позволили даже выделить одну из них в новый вид - *Orca glacialis* (Берзин, Владимиров, 1982). Тело этих косаток покрыто пленкой диатомовых водорослей, из-за чего они получили название «желтые» косатки в отличие от обычных «белых». «Желтые» косатки держались группами по 150-200 голов у ледовой кромки и крупнобитого разреженного льда, «белые» – в чистой воде группами по 10-15 особей. Желудки «желтых» косатки на 98,5% были заполнены рыбой, «белых» косаток – на 89,7% остатками китов и ластоногих. Существуют значительные и достоверные различия всех крупных промеров тела косаток. Зубы «желтых» косаток вдвое меньше в высоту и ширину и вчетверо меньше по весу, у них раньше закрывается полость пульпы зубов (при одном физическом возрасте «желтые» косатки оказывались физиологически старше).

Особенности биологии косаток в других точках земного шара изучены значительно хуже, чем в Британской Колумбии и на Аляске. Наибольшее количество данных получено по питанию различных популяций косаток. Преимущественно рыбой (сельдь) кормятся косатки Норвегии и Исландии. Для многих популяций характерна смешанная диета из рыбы и морских млекопитающих: такие данные были получены для островов Крозе и Принс-Эдвард (южная часть Индийского океана), Новой Зеландии, Мексики, Северной Патагонии, Аргентины и Бразилии. Для некоторых популяций косаток описаны специфические охотничьи стратегии – так, в Аргентине и на островах Крозе косатки выбрасываются на берег во время охоты за ластоногими (Lopez, Lopez, 1985; Guinet, Bouvier, 1995), в Норвегии группы косаток используют специальную тактику окружения и удержания на месте косяка сельди (Domenici et al., 2000), а в Новой Зеландии – особый метод охоты на донных скатов (Visser, 1999).

В России детальные исследования косаток были начаты только в 1999 году (Burdin et al., 2001). Информация, собранная во времена китобойного

промысла в середине 20 века, ограничивалась в основном данными по морфологии и исследованием содержимого желудков добытых животных (Слепцов, 1955; Томилин, 1957, 1962). Желудки косаток, добытых в дальневосточных водах, содержали остатки головоногих моллюсков и рыб, остатки морских млекопитающих в них отсутствовали (Бетешева, 1961; Иванова, 1961). Недавние исследования (Владимиров, 1993; Шунтов, 1993) касались преимущественно общей численности косаток в дальневосточных морях.

Особенности акустической коммуникации косаток

Косатка, как и большинство видов дельфиновых, обладает обширным вокальным репертуаром. Все издаваемые косатками звуки можно разделить на три основных класса: эхолокационные щелчки, свисты и импульсные крики (Ford, 1989). Щелчки представляют собой короткие звуковые импульсы, обычно издаваемые сериями и используемые в основном для эхолокации. Осциллограмма импульсного сигнала имеет вид набора пульсов (рис. 2), что может быть следствием как импульсной природы источника звука, так и перераспределения энергии с нижележащих гармоник на более высокие за счет фильтрации.

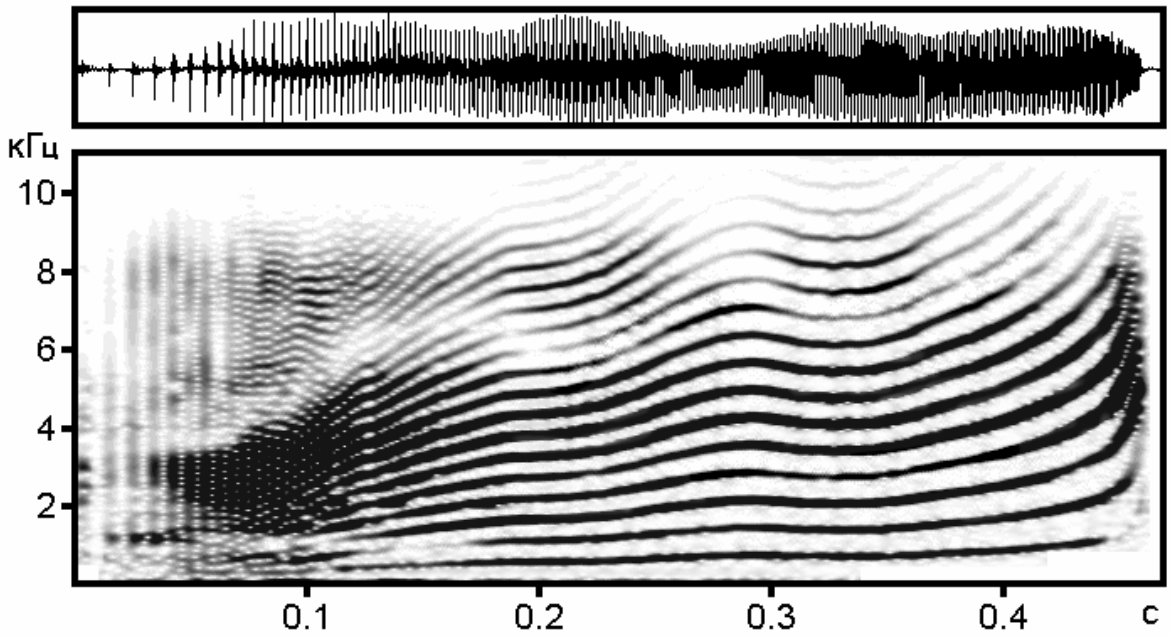


Рис. 2. Сонограмма и осциллограмма импульсного сигнала.

В первом случае частотные полосы, видимые на сонограмме, можно трактовать как сайдебанды, расстояние между которыми будет соответствовать частоте пульсации; во втором случае частоте пульсации будет соответствовать основная частота звука. В литературе чаще встречается первая трактовка (Ford 1984, 1989, 1991; Yurk et al., 2002), хотя без детального исследования механизмов звукопродукции китообразных все эти теории остаются не более чем спекуляциями. Свистовые сигналы характеризуются отсутствием импульсной структуры, что отражается на спектрограмме в виде простого тонального звука со слабо выраженными гармониками или без них. Существует ряд промежуточных звуков, не имеющих ярко выраженной импульсной структуры, но в то же время с отчетливым гармоническим строением, причем у многих таких звуков также происходит перенос энергии на вышележащие гармоники. В импульсных звуках часто встречаются резкие скачки частоты, многие из них также содержат накладывающуюся свистовую составляющую, возникающая в результате бифонации – продукции звука двумя независимыми источниками (Никольский, 1975; Никольский, Фроммольт, 1989; Wilden et al., 1998).

Большинство импульсных сигналов косаток распадается на несколько различимых на слух дискретных типов, внутри которых наблюдается большая или меньшая изменчивость в структуре звуков (Ford, 1984). Однако в их репертуаре существуют также так называемые «вариабельные» крики, не разделяемые на четкие категории, и «аберрантные», то есть сильно видоизмененные варианты дискретных криков (Ford, 1984).

По-видимому, дискретные типы звуков используются для поддержания контакта между членами группы, особенно когда они находятся на большом расстоянии друг от друга, например во время кормления (Ford, 1989). Увеличение доли вариабельных и аберрантных криков наблюдается во время социального поведения (Ford, 1989). Свисты также, как правило, связаны с социальными взаимодействиями (Ford, 1989), и, видимо, используются как близкодистантные аффилиативные сигналы (Ford 1989; Thomsen et al., 2002).

Многолетние исследования акустического поведения косаток в различных точках земного шара (Канада (Ford, 1984, 1991), Аляска (Yurk et al., 2002), Норвегия (Moore et al., 1988; Strager 1995)) показали, что каждая группа косаток имеет специфический репертуар дискретных типов звуков. Шестнадцать семейных групп резидентных косаток Британской Колумбии делятся на 4 акустических клана, каждый из которых использует уникальный набор дискретных криков, практически не изменяющийся на протяжении многих лет (Ford, 1984). Семейные группы внутри клана могут иметь общие типы звуков, но репертуары различных кланов не перекрываются. Звук, общий для нескольких семейных групп, может использоваться каждой из них в слегка видоизмененной форме, специфической для данной группы или нескольких групп (Ford, 1991).

Специфический репертуар группы передается из поколения в поколение не генетически, а посредством обучения. Об этом свидетельствует в первую очередь тот факт, что детеныши наследуют репертуар только материнской группы, хотя мать и отец относятся, как правило, к разным группам, что было доказано детальными молекулярно-генетическими исследованиями (Barrett-Lennard, 2000). Кроме того, было показано наличие изменений в параметрах одного типа звука за период 12-13 лет, причем изменения происходили параллельно у всех членов группы независимо от возраста и пола (Deecke et al., 2000). Бэйн (Bain, 1986) описал случай, когда молодая самка косатки, пойманная в Исландии, после нескольких лет совместного содержания стала имитировать крики самки из Британской Колумбии, не входившие прежде в ее репертуар, что также говорит о способности косаток к вокальному обучению.

Вокальное обучение у млекопитающих

Термин «вокальное обучение» используется для описания влияния обучения на различные аспекты вокальной коммуникации. Обучение может влиять на продукцию звуков, их использование и восприятие. В соответствии

с этим в вокальном обучении животных можно выделить два аспекта - контекстуальный и продукционный (Janik, Slater, 2000). Контекстуальное обучение имеет место, когда уже существующий в репертуаре особи сигнал в результате опыта начинает использоваться в новом контексте. Причем, это может быть как результатом индивидуального опыта, так и опыта использования этого сигнала другим индивидуумом. Вокальное обучение такого типа широко распространено у млекопитающих (Janik, Slater, 1997).

Другой вид вокального обучения - обучение производству звуков или продукционное обучение (Janik, Slater, 2000). При продукционном обучении изменяется сама форма сигнала в результате опыта взаимодействия с сигналами других животных. Происходящие в результате приобретения нового опыта изменения в продукции звуков можно описать как обучение звукам, в то время как изменения в использовании и восприятии звуков представляют собой совершенно другое явление, которое можно описать как обучение «о звуках». Поэтому под вокальным обучением мы будем рассматривать только обучение производству звуков. Такой тип вокального обучения распространен среди птиц (Kroodsma, Miller, 1996), но редко встречается среди млекопитающих. Географические вариации в акустических репертуарах, характерные для многих наземных млекопитающих, являются, как правило, следствием географической изоляции и передаются из поколения в поколение генетически, а не посредством вокального обучения (Никольский, 1980; Ford, 1984). Наличие вокального обучения среди млекопитающих показано только для китообразных, настоящих тюленей (Phocidae), некоторых летучих мышей (Janik, Slater, 1997) и человека.

Летучие мыши. У многих видов летучих мышей крики изоляции детенышей представляют собой индивидуальные "автографы", которые мать использует для поиска своего детеныша, когда она возвращается в колонию покормить его. Различия в криках изоляции детенышей большого бурого кожана *Eptesicus fuscus* одинаково велики внутри и между колониями и

между близнецами и менее близкими родственниками (Rasmuson, Barclay, 1992). У бледного копьеноса *Phyllostomus discolor* мать и детеныш обмениваются криками при воссоединении, и крик изоляции детенышей приобретает большее сходство с криком матери в течение первых нескольких недель жизни (Esser, Schmidt, 1989). Наиболее убедительное доказательство наличия вокального обучения у летучих мышей - развитие эхолокационных криков у большого подковоноса *Rhinolophus ferrumequinum* (Jones, Ransome, 1993). Основная частота этих криков у взрослых животных снижается с возрастом. Когда молодое животное начинает охотиться самостоятельно, частота их криков четко скореллирована с частотой криков матери. Детеныши обоих полов от матерей старше пяти лет имели достоверно более низкие крики, чем от молодых матерей.

У взрослых летучих мышей вокальное обучение описано, например, для обыкновенного копьеноса *Phyllostomus hastatus* (Boughman, 1998). Самки этого вида живут в больших неродственных группах и используют громкие широкополосные крики для координации движений членов социальной группы во время охоты. Групповая охота выгодна для всех членов группы. Крики различаются между социальными группами и колониями из разных пещер, и с помощью экспериментов по проигрыванию криков было доказано, что мыши воспринимают эти различия. Различия в структуре криков между группами достигается путем вокального обучения. С изменением структуры группы самки меняют структуру криков таким образом, чтобы она была более похожа на структуру криков новых членов группы.

Настоящие тюлени. Наиболее убедительное доказательство наличия вокального обучения у настоящих тюленей – имитация речи человека животными, содержащимися в неволе. Два взрослых обыкновенных тюленя *(Phoca vitulina)*, содержащихся в «Аквариуме Новой Англии» («New England Aquarium»), научились имитировать звуки человеческой речи (Ralls et al., 1985). Один из них спонтанно имитировал различные фразы, часто произносимые посетителями аквариума, а также свое имя и человеческий

смех. Второй тюлень научился произносить только свое имя. В природе Моррис с соавт. (Morrice et al., 1994) сравнивали вокальные репертуары двух колоний тюленей Уэдделла (*Leptonychotes weddelli*), расположенных на расстоянии 20 км друг от друга. Несмотря на такую близость, только 5 из описанных 44 типов вокализаций у них были общими. Кроме того, тип песни, записанный в одном из фьордов в 1984 году, более не встречался в 1989-90 гг.

Китообразные: зубатые киты. Наибольшее количество экспериментальных доказательств вокального обучения получено для афалины (*Tursiops truncatus*) - вида, чаще всего содержащегося в неволе. Они издают свисты, щелчки и импульсные звуки, и все три эти категории могут модифицироваться с опытом. Кадвелл и Кадвелл (Caldwell, Caldwell, 1972) описали случай спонтанной свистовой мимикрии, когда изучаемое ими животное стало имитировать свист, который использовался для изучения его способностей к локализации звука. Рейсс и МакКован (Reiss, McCowan, 1993) также обнаружили спонтанное имитирование свистов у афалины. Двум молодым самцам был предоставлен контроль над стимулами с помощью подводной клавиатуры, нажимание определенного символа на которой вызывало предъявление соответствующего ему звука и, одновременно, предмета или активности, например мяча или почесывания тренером. Дельфины научились имитировать звуки и впоследствии часто издавали их без нажимания клавиатуры, причем часто во время игры с объектом или активности, с которой этот звук был связан. Ричардс с соавт. (Richards et al., 1984) обучали дельфинов имитировать искусственные звуки, генерируемые компьютером, и животные научились издавать большое разнообразие звуков, сильно отличающихся от тех, что они использовали до эксперимента. В некоторых случаях они издавали довольно похожие копии после первого же предъявления нового звука. В дальнейших экспериментах животные обучались издавать определенные звуки в зависимости от предъявляемого им объекта, что также научились проделывать с высоким уровнем

достоверности. Мур и Павловски (Moore, Pawloski, 1990) показали, что дельфины также могут изменять характеристики эхолокационных щелчков. Они научили дельфина менять доминантную частоту своих широкополосных ультразвуковых эхолокационных щелчков. Также существуют данные о попытках дельфинов имитировать человеческую речь посредством импульсных звуков (Janik, Slater, 1997).

Вокальное обучение, по-видимому, встречается также у самых крупных представителей зубатых китов – кашалотов (*Physeter macrocephalus*). Самки кашалотов живут группами, основанными на родстве по материнской линии, и в социальном контексте используют так называемые «коды» - последовательности щелчков с четкой временной структурой (Watkins, Schevill, 1977). Вокальные диалекты, представленные использованием в разных пропорциях более 30 типов «код», являются характерным признаком социальных групп (Rendell, Whitehead, 2001).

Усатые киты. По-видимому, лучший пример вокального обучения среди китов - песни самцов горбачей (*Megaptera novaengliae*) со сложной структурой и длительностью до 20 минут (Payne, McVay, 1971). Записи песен этого вида у Бермудских островов за период 19 лет показали, что они изменяются со временем, но в каждый конкретный момент все киты данной популяции поют одну и ту же песню (Payne, Payne, 1985). Детальное исследование песен, записанных в районе Гавайских островов, продемонстрировало прогрессивное изменение песен в течение сезона, с небольшими различиями между концом одного сезона и началом следующего, то есть за период, когда киты откочевывают на север на кормовые территории, где поют мало (Payne et al., 1983). Это позволяет предположить, что изменение песни со временем представляет собой активный процесс, а не забывание звуков с течением времени. Параллельные изменения в песне у всех индивидов данной популяции могут быть достигнуты только в том случае, если они копируют песни друг друга. Похожее явление было обнаружено у гренландских китов, песня которых

состоит из повторяющихся фраз и длится около одной минуты. Как и горбачи, все гренландские киты в изучаемой популяции в районе Аляски пели одну и ту же песню, но песня изменялась от сезона к сезону (Wursig, Clark, 1993).

Что же общего у этих представителей класса млекопитающих, почему именно у них, в отличие от всех прочих, развилась способность к вокальному обучению? Одно из возможных объяснений – высокая мобильность всех этих животных (Janik, Slater, 1997). В отличие от наземных животных, как минимум часть своей жизни они проводят, плавая или летая в трехмерной среде. Высокая мобильность животных, обитающих в воздухе или в воде - фундаментальный фактор, влияющий на различные аспекты их жизнедеятельности. В таких условиях самцам труднее овладеть самками, а членам группы легче потерять контакт.

Другая гипотеза затрагивает связь между эхолокацией и вокальным обучением. Крудсма и Кониши (Kroodsma, Konishi, 1991) предположили, что для развития вокального обучения требуются специальные моторные связи между слуховым входом и вокальным моторным выходом, которые существуют у птиц, выучивающих песню, и отсутствуют у птиц с врожденной песней. Для эхолокации также необходима способность модифицировать звуки в зависимости от того, что животное слышит. Как минимум, издаваемые эхолокационные импульсы не должны пересекаться с эхом от предыдущих. Летучие мыши, которым необходимо компенсировать допплеровский эффект, должны модифицировать свои крики, чтобы достигнуть нужной частоты эхолокационного сигнала. Наличие нейронных связей между слухом и вокальным моторным выходом было доказано для некоторых видов летучих мышей (Covey, Casseday, 1995). Если эти связи делают возможным вокальное обучение, то эволюция вокального обучения для эхолокации могла подготовить почву для использования вокального обучения в целях коммуникации. Как эхолокация, так и способность произвольно модифицировать коммуникативные сигналы редки среди

млекопитающих, однако у млекопитающих с развитой эхолокацией отмечается также способность к вокальному обучению. Как правило, в таких случаях говорят о летучих мышах и зубатых китах. Однако, хотя наличие эхолокации и не доказано для усатых китов, предполагается, что они могут использовать эхо от издаваемых ими звуков для получения информации об окружающей среде, например о глубине, расстоянии до берега и других китов (Frazer, Mercado, 2000). То же может быть верно и для тюленей. Впрочем, не исключено, что для этих двух таксонов решающую роль в развитии вокального обучения сыграл половой отбор, так как вокализации используются ими преимущественно для репродуктивных целей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал

Материал, использованный для описания акустического репертуара косаток Юго-Восточной Камчатки, был собран в 1999-2003 годах в районе острова Старичков в Авачинском заливе п-ова Камчатка совместной экспедицией Камчатского Филиала Тихоокеанского Института Географии ДВО РАН и МГУ им. М.В.Ломоносова. Также была использована запись звуков, полученная во время отлова косатки в сентябре 2003 года фирмой «Пацифик Аква-Трэйдинг» для Утришского дельфинария. Отлов был произведен в районе бухте Саботажной в 15 км южнее о-ва Старичков.

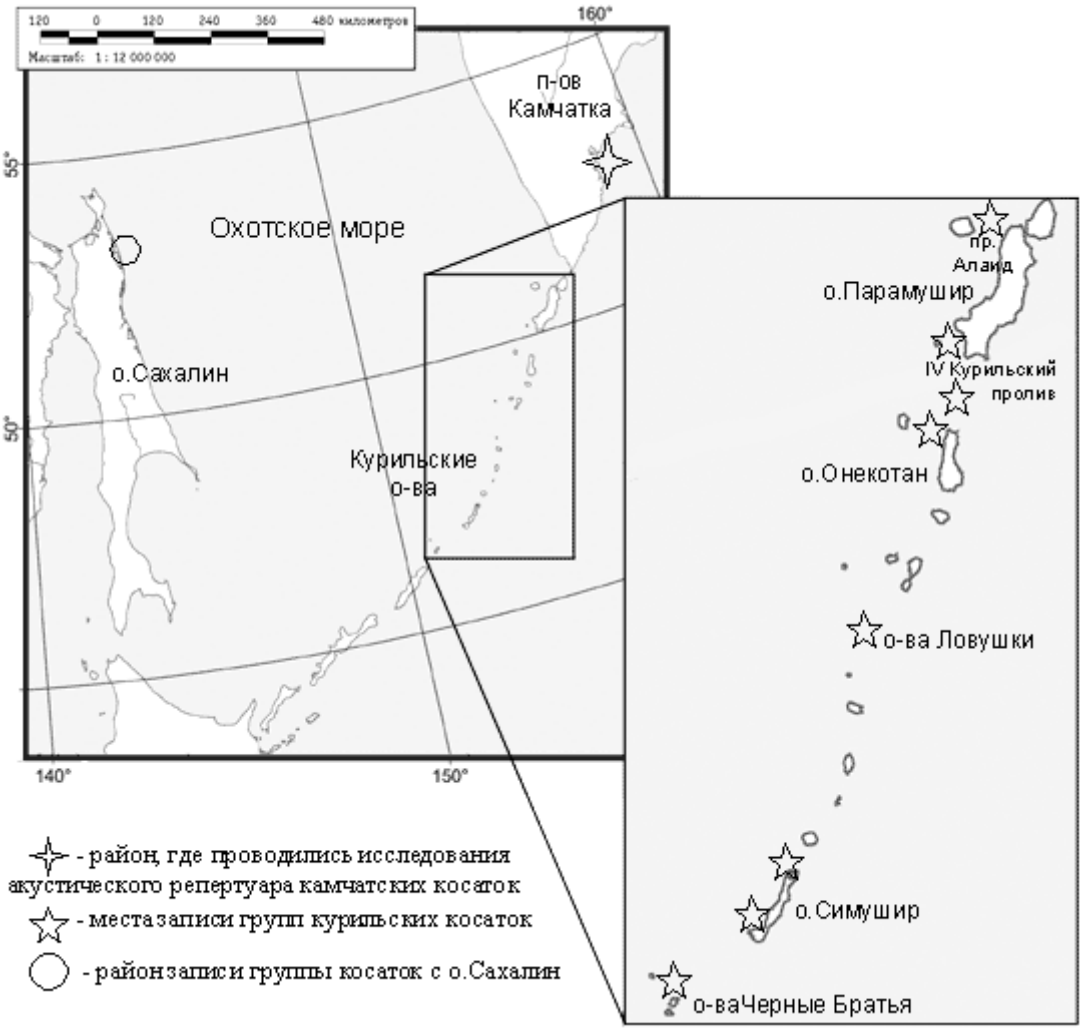


Рис. 3. Районы записи групп камчатских, курильских и сахалинских косаток.

Для анализа акустических сигналов косаток из других регионов был использован материал, собранный в сентябре 1999 года в районе залива Пильтун о-ва Сахалин экспедицией Института биологии моря (г.

Владивосток) и в мае – июле 2003 года в течение трех экспедиций в район Курильской гряды у островов Парамушир, Онекотан, Ловушки, Симушир, Черные Братья и в IV Курильском проливе (рис. 3).

Общая длительность записей, период работ, число встреченных групп и количество проанализированных звуков приведены в табл. 1.

Таблица 1. Общий объем собранного и проанализированного материала по трем географическим районам исследования.

	Камчатка	Курильские о-ва	Сахалин
Период работ	сентябрь1999-2000 август-сентябрь 2001-2002 июнь-сентябрь 2003	май-июль 2003	сентябрь 1999
Общая длительность записей, мин	3588	193	76
Число групп	33	8	1
Проанализировано звуков	1926	399	149

Даты и длительность записей семи групп камчатских косаток, использованных для анализа групповых репертуаров, приведены в табл. 2.

Таблица 2. Даты и длительность записей групп, использованных для анализа групповых репертуаров.

Группа	Дата	Длительность записи, мин.	Всего, мин
0209	09.08.02 25.08.02 08.07.03	34 8 52	94
0128c	10.08.02 29.08.02	4 63	67
02811b	11.08.02	29	29
9929b	12.08.02	22	22
KB	02.09.01 05.09.01 09.09.01 10.09.01 11.09.01 12.09.01 17.08.02 31.08.02	25 40 10 13 12 9 24 46	179
0106	06.09.01	22	22
0017a	04.09.03 07.09.03	64 6	70

Было показано, что для полного описания репертуара дискретных звуков группы косаток достаточно одной или двух 10-минутных записей в периоды высокой вокальной активности животных, при этом в запись попадают почти все основные типы криков (Ford, 1989). Это позволяет предположить, что объем собранных нами материалов в достаточно полной степени характеризует репертуар дискретных звуков встреченных групп косаток.

Методика записи

Запись звуков производили с надувной моторной лодки при помощи цифрового магнитофона Sony DAT TCD-D100 с монофоническим гидрофоном «Offshore Acoustics» с диапазоном частот от 10 Гц до 40 кГц. Запись производили с частотой дискретизации 44,1 кГц. Параллельно проводили фотографирование животных для индивидуального распознавания методом фотоидентификации (Bigg et al., 1983). Для описания репертуаров отдельных групп косаток были использованы записи индивидуально различимых групп в ситуации, когда записываемая группа находилась в одиночестве или на достаточном расстоянии от других групп, позволявшем надежно идентифицировать ее крики.

Запись звуков косатки, отловленной для Утришского дельфинария, производили на воздухе при транспортировке косатки на палубе судна с помощью видеокамеры Sony DCR-TRV33. К сожалению, нам удалось получить лишь отрывок аудиозаписи длительностью две минуты.

Подводная запись звуков с помощью ненаправленного гидрофона не позволяет определить направление на звук, так что мы не могли установить, какому животному принадлежал каждый конкретный крик. При определении поведенческого контекста фиксировали тип активности группы в целом. Запись звуков производили в следующих поведенческих контекстах:

а) перемещение – все животные движутся в одном направлении тесной группой, несколькими подгруппами (кластерами) или дисперсно

б) кормление – «карусель», когда группа окружает косяк рыбы, кормление тесной группой хаотическими заныриваниями в разных направлениях и дисперсное кормление, когда животные кормятся по одному или небольшими группами на большом расстоянии друг от друга

в) социальное поведение – выпрыгивание из воды, удары по воде хвостом и грудными плавниками, плавание на боку и спине

г) отдых – дрейф на поверхности воды либо медленное перемещение с редкими заныриваниями.

Форд (Ford, 1991) показал, что хотя доля разных типов звуков различна при разных типах активности, в целом практически все типы звуков встречаются в любых поведенческих контекстах, поэтому при описании репертуаров групп тип активности животных во время записи не учитывался.

Акустический анализ

Спектрографический анализ производили с помощью цифрового сонографа Avisoft-SasLab Pro. Для анализа выбирали звуки хорошего качества. Спектральный анализ проводили при следующих установочных параметрах: частота дискретизации 22.05 кГц; перекрывание по временной оси (overlap) – 87.5 %; длина Быстрого Преобразования Фурье (FFT-length) 512 точек; окно Хэмминга; перекрывание по частотной оси (frame) 50%.

Звуки классифицировали на следующие категории: эхолокационные щелчки, свисты, дискретные крики, вариабельные крики, аберрантные (то есть видоизмененные дискретные) крики (согласно Ford, 1984). Также регистрировали удары хвостом под водой, предположительно связанные с кормлением (Domenici et al., 2000). Для анализа изменчивости акустических сигналов в зависимости от поведенческого контекста записи разбивали на 10-секундные отрезки, в каждом из которых фиксировалось количество звуков каждой категории (количество эхолокационных щелчков оценивалось в баллах от 0 до 3), а также тип активности и структура группы. Для того, чтобы проследить зависимость акустических сигналов от структуры группы, мы разбили кормление на кормление «каруселью», тесной группой

хаотическими заныриваниями и дисперсное и перемещение на перемещение тесной группой, подгруппами (кластерами) и дисперсно.

Классификация дискретных типов звуков

Большинство импульсных сигналов косаток может быть классифицировано на дискретные типы в соответствии с их структурными особенностями. Звуки классифицировали на типы – категории, легко отличимые друг от друга на слух. Некоторые типы включали в себя звуки, достаточно разнообразные по своей структуре и позволявшие выделить внутри типа несколько подтипов.

Структура звуков косаток очень разнообразна, в них часто встречаются резкие модуляции и скачки частоты, разделяющие звук на несколько компонентов. Помимо основной низкочастотной составляющей в звуке может присутствовать высокочастотная составляющая, возникающая в результате бифонации – продукции звука двумя независимыми источниками (Никольский, 1975; Никольский, Фроммольт, 1989; Wilden et al., 1998). Измерения частотно-временных параметров производили по низкочастотной составляющей, за исключением типа K21, в котором в большинстве звуков низкочастотная составляющая выражена так слабо, что измерить ее не представляется возможным. В случае, если низкочастотная составляющая включала несколько компонентов, измерения производили по компоненту с наибольшей длительностью («основному компоненту»). Общую длительность звука измеряли от начала первого до конца последнего компонента.

На сонограмме измеряли следующие параметры: общую длительность звука; расстояние между частотными полосами в начале, середине и в конце звука (основного компонента), в точке с минимальной и в точке с максимальной частотой; число частотных максимумов; наличие или отсутствие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 4). По этим значениям вычисляли такие параметры как глубина частотной

модуляции (разность между расстоянием между частотными полосами в точках с максимальной и минимальной частотой), интервал от начала звука до точки максимума и от начала звука до точки минимума.

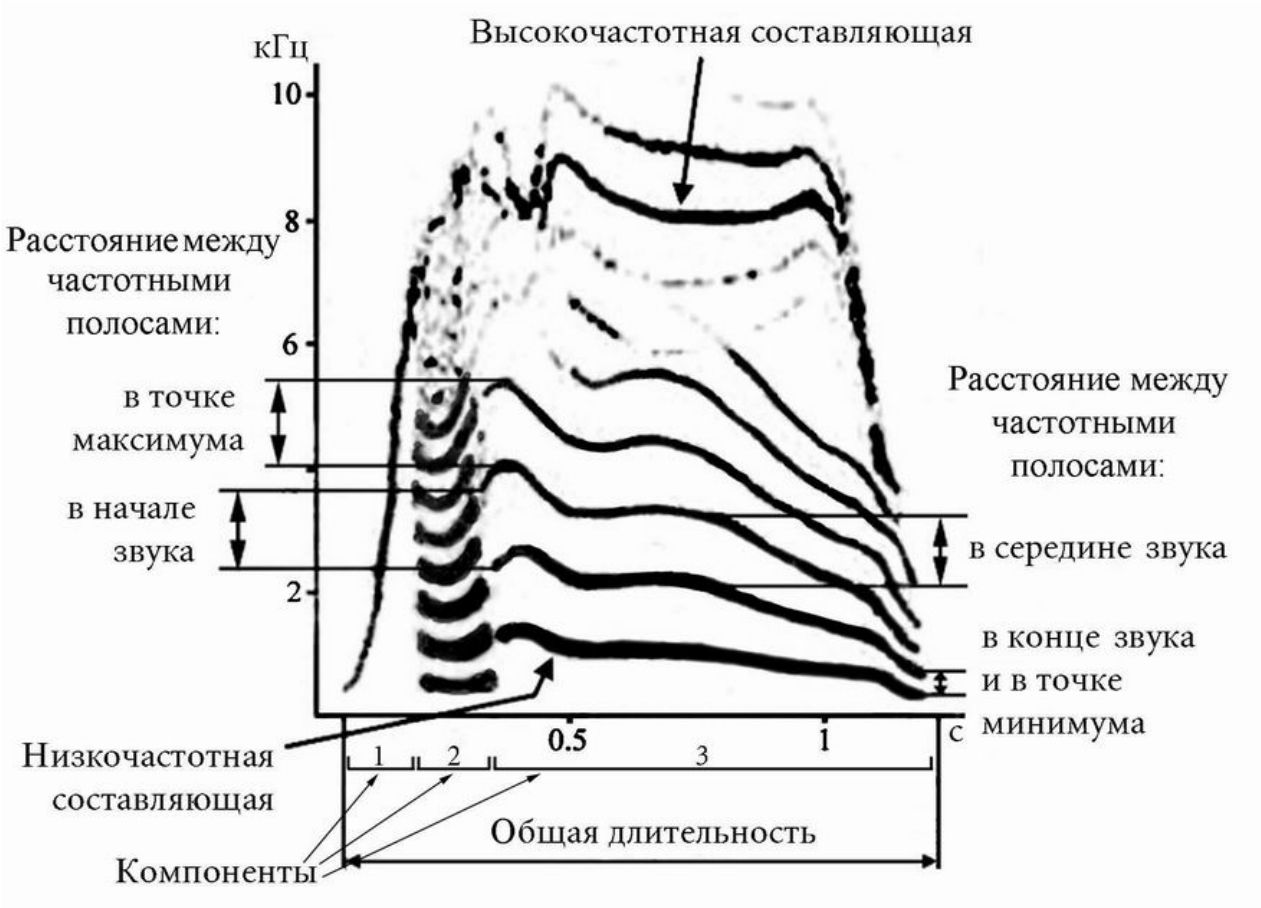


Рис. 4. Частотно-временные параметры дискретных типов звуков, измерявшиеся на сонограмме.

Статистический анализ

Статистический анализ проводили в программе Statistica 6.0. При классификации дискретных типов звуков по таким параметрам, как длительность звука, интервал между частотными полосами в начале, середине и конце звука (или основного компонента звука) и в точках минимума и максимума, число частотных максимумов, были вычислены средние и величина стандартного отклонения для каждого типа и подтипа звуков.

Для сравнения изменчивости внутри и между типами и подтипами звуков был использован однофакторный дисперсионный анализ.

Дисперсионный анализ позволяет сравнить, как варьирует каждая отдельная переменная в зависимости от типа и подтипа звука.

Для классификации звуков по комплексу акустических переменных мы использовали дискриминантный анализ. Дискриминантный анализ определяет комбинацию переменных, которая наилучшим образом разделяет заданные группы. Он используется в случае, когда одной переменной недостаточно для разделения выборки на категории, либо вклад разных параметров в классификацию различается для разных типов (Hammerschmidt, Todt, 1995). Например, тип 1 от типа 2 может хорошо отличаться по длительности и глубине частотной модуляции, а тип 1 от типа 3 – по расстоянию между частотными полосами в начале звука и числу частотных максимумов. Дискриминантный анализ предназначен для компенсации подобных различий.

Дискриминантный анализ успешно использовался для анализа вокализаций как китообразных (McCowan, Reiss, 1995; McCowan, Reiss, 2001; McCowan et al., 1998), так и многих других животных, например приматов (Gouzoules, Gouzoules, 1989; Hammerschmidt, Todt, 1995; Fischer et al., 2001), домашних собак (Yin, McCowan, 2004), гусей (Hausberger et al., 1994) и наземных беличьих (Owings, Leger, 1980).

Для звуков камчатских косаток мы провели дискриминантный анализ отдельно по типам и по подтипам звуков. Для звуков курильских и сахалинских косаток мы не выделяли категорию подтипа, поэтому дискриминантный анализ проводился только по типам звуков.

Для дискриминантного анализа по типам звуков камчатских и сахалинских косаток случайным образом выбирали по 20 звуков каждого типа (кроме типа К6, для которого удалось измерить только 14 звуков). Для дискриминантного анализа по подтипам звуков камчатских косаток и типам курильских случайным образом выбирали по 10 звуков каждого подтипа. Звуки камчатских косаток типов К2 и К11 и курильских косаток типов Kr2, Kr12, Kr13, Kr15, Kr16, Kr17 и Kr18 не вошли в дискриминантный анализ, так

как количество пригодных для измерения звуков оказалось недостаточным. Звуки подтипа K12ii не вошли в анализ ввиду отсутствия в них компонентов, пригодных для измерения частотных параметров.

Для расчета величины случайного причисления при дискриминантном анализе типов и подтипов звуков была использована процедура рандомизации. Суть этой процедуры состоит в том, что исходная выборка случайным образом разбивается на число групп, равное числу классификационных групп при дискриминантном анализе, и затем проводится дискриминантный анализ на вероятность правильного причисления к этим рандомизационным группам. Полученная в результате этой процедуры вероятность правильного причисления к рандомизационным группам считалась величиной случайного причисления при анализе данной выборки.

Для проверки принадлежности звуков камчатских и курильских косаток к одному типу была использована процедура кросс-валидации. При этом звуки курильских косаток были классифицированы по ключам, вычисленным в результате дискриминантного анализа звуков камчатских косаток.

Сравнение репертуаров групп

Количественное измерение сходства репертуаров для каждой пары групп производили путем расчета индекса сходства. Этот индекс основан на коэффициенте ассоциации Дайса (Morgan et al., 1976; McGregor, Krebs, 1982), который нормализует данные для учета различий в размерах репертуаров:

$$\text{индекс сходства} = \frac{2(N_c+N_s)}{R_1 + R_2}$$

где N_c и N_s – количество общих для двух данных групп типов и подтипов, а R_1 и R_2 – размеры репертуаров (то есть суммарное количество типов и подтипов) этих групп (Ford, 1989). Полученные индексы были использованы

для расчета иерархической структуры акустического сходства, которая отображалась в виде дендрограммы, построенной с использованием кластерного анализа методом ближнего соседа.

Анализ связи акустических сигналов с типом активности

При анализе связи акустических сигналов с типом активности в каждом 10-секундном отрезке записи рассчитывали количество звуков каждой категории. Для каждого типа активности количество звуков каждой категории суммировали. Так как длительность проанализированных записей для разных типов активности различалась, то мы вычислили среднее число звуков каждой категории в 10-секундном отрезке. Для этого мы делили общее число звуков данной категории при данном типе активности на количество пришедшихся на данный тип активности 10-секундных отрезков. Для наглядного сравнения среднего числа звуков каждой категории в 10-секундном отрезке при разных типах активности были построены гистограммы.

Затем проводили сравнение полученного распределения частоты встречаемости различных категорий звуков при разных типах активности со случайным, то есть пропорциональным числу 10-секундных отрезков, пришедшихся на данный тип активности. Расчет производился по формуле

$$n_{зв} = N_{зв} t_{10} / T_{10},$$

где $n_{зв}$ – число звуков данной категории во время данного типа активности при случайном распределении, $N_{зв}$ – суммарное число звуков данной категории при всех типах активности, t_{10} – число 10-секундных отрезков, пришедшихся на данный тип активности, T_{10} – общее число 10-секундных отрезков при всех типах активности.

Затем рассчитывали доли от общего числа звуков данной категории для реального и теоретического (случайного) распределений, которые сравнивались по критерию Уайта.

ГЛАВА 1.
КЛАССИФИКАЦИЯ ДИСКРЕТНЫХ ТИПОВ ЗВУКОВ КОСАТОК ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ.

В этой главе представлена классификация звуковых сигналов косаток, записанных в Авачинском заливе п-ва Камчатка в 1999-2003 гг. Большая часть звуков может быть разделена на несколько различимых на слух дискретных типов, внутри которых наблюдается большая или меньшая изменчивость в структуре звуков, что позволяет выделить от 1 до 4 подтипов. Помимо этого, регистрируются так называемые «аберрантные» крики, представляющие собой сильно видоизмененные дискретные сигналы, и вариабельные звуки, которые нельзя отнести ни к одному из дискретных типов. Такие различия в структуре звуков являются, по-видимому, следствием разнообразия их функций.

1.1. Результаты.

1.1.1. Каталог дискретных типов звуков.

Параметры перечисленных ниже типов и подтипов звуков приведены в табл. 3.

Таблица 3. Значения *(M±SD)* частотно-временных параметров для типов и подтипов звуков.

Тип звука	Число звуков	Расстояние между частотными полосами, кГц					Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность, с	Число пиков
		в начале звука	в середине звука	в конце звука	в точке максимума	в точке минимума			
K1i	206	0.26±0.08	0.52±0.14	0.76±0.15	0.77±0.15	0.26±0.08	0.51±0.14	0.71±0.19	1.09±0.29
K1ii	106	0.28±0.06	0.44±0.06	0.79±0.19	0.79±0.19	0.28±0.06	0.51±0.18	0.80±0.15	1.02±0.14
K1iii	42	0.28±0.05	0.41±0.05	0.59±0.10	0.59±0.10	0.27±0.05	0.32±0.10	0.71±0.16	1.05±0.22
K1iv	22	0.18±0.02	0.32±0.06	0.65±0.11	0.66±0.12	0.18±0.02	0.47±0.12	0.84±0.25	1.00±0.00
K3	86	1.37±0.26	1.36±0.21	1.17±0.26	1.43±0.24	1.15±0.25	0.28±0.18	0.53±0.24	1.29±0.51
K4	160	0.53±0.09	0.63±0.09	0.62±0.10	0.66±0.09	0.52±0.10	0.14±0.07	0.43±0.13	1.78±0.48
K5i	344	1.22±0.17	1.10±0.15	0.41±0.16	1.38±0.14	0.41±0.16	0.97±0.17	0.94±0.18	1.07±0.25
K5ii	23	1.16±0.16	1.25±0.13	0.46±0.18	1.30±0.15	0.46±0.18	0.84±0.15	0.95±0.05	2.26±1.14
K5iii	70	1.30±0.14	1.00±0.10	0.45±0.15	1.36±0.11	0.45±0.15	0.91±0.20	0.94±0.17	1.03±0.17
K6	14	0.81±0.10	1.12±0.25	1.03±0.30	1.34±0.37	0.80±0.11	0.53±0.31	0.85±0.14	1.36±0.50
K7	276	1.99±0.26	1.89±0.12	1.33±0.25	2.15±0.18	1.31±0.23	0.84±0.29	0.92±0.20	1.14±0.35
K8i	25	0.44±0.20	1.65±0.78	3.57±1.76	3.47±1.87	0.56±0.53	2.91±2.06	0.19±0.05	1.04±0.20
K8ii	10	0.52±0.14	0.74±0.40	1.25±1.22	1.25±1.22	0.46±0.09	0.80±1.26	0.21±0.04	1.70±0.48
K9	20	0.97±0.12	0.78±0.10	0.78±0.10	1.11±0.12	0.74±0.09	0.37±0.09	0.63±0.05	1.85±0.37
K10	25	3.60±0.20	3.12±0.10	3.15±0.14	3.59±0.21	3.05±0.09	0.55±0.20	0.69±0.18	1.92±0.28
K12	30	3.52±0.57	4.13±0.31	4.37±0.75	4.45±0.71	3.47±0.55	0.98±1.02	0.69±0.12	1.07±0.25
K13i	34	0.69±0.25	2.07±0.47	0.95±0.51	2.38±0.55	0.64±0.24	1.74±0.51	0.73±0.12	1.15±0.44
K13ii	16	0.70±0.25	2.02±0.75	0.85±0.35	2.08±0.73	0.66±0.23	1.41±0.60	0.30±0.08	1.00±0.00
K14i	41	1.08±0.17	1.34±0.25	1.24±0.52	1.66±0.35	0.90±0.26	0.76±0.42	1.49±0.40	6.20±15.34
K14ii	21	1.12±0.23	1.58±0.41	1.45±0.60	1.92±0.55	0.98±0.29	0.94±0.55	0.83±0.24	4.57±1.29
K15	49	1.10±0.24	0.96±0.13	0.48±0.23	1.33±0.19	0.47±0.18	0.86±0.28	1.13±0.32	5.84±1.75
K16i	24	0.84±0.11	1.06±0.08	1.13±0.10	1.21±0.13	0.81±0.12	0.40±0.15	0.60±0.12	3.04±0.20
K16ii	20	0.78±0.10	1.12±0.19	0.71±0.18	1.47±0.14	0.68±0.15	0.79±0.15	0.57±0.07	2.45±0.51
K17	42	1.41±0.47	0.67±0.14	0.39±0.10	1.43±0.49	0.39±0.10	1.04±0.45	0.88±0.21	1.52±0.51
K18i	53	1.13±0.08	0.65±0.26	0.26±0.10	1.22±0.10	0.26±0.11	0.96±0.09	0.70±0.12	1.43±0.69
K18ii	20	0.91±0.19	0.66±0.02	0.35±0.07	1.00±0.34	0.37±0.11	0.63±0.31	0.60±0.11	1.15±0.37
K19	49	0.88±0.18	0.72±0.13	0.33±0.06	0.93±0.16	0.33±0.07	0.59±0.13	0.94±0.12	1.63±0.49
K20	75	1.17±0.21	0.92±0.19	0.70±0.08	1.19±0.21	0.69±0.08	0.49±0.20	0.46±0.12	1.28±0.45
K21	23	5.83±2.85	6.43±0.30	6.35±0.19	8.99±1.39	4.53±2.00	4.47±3.00	0.95±0.17	2.17±0.78

K1. Низкочастотные звуки, на слух напоминающие урчание либо скрип двери. Для большинства характерно увеличение частоты от начала к концу звука. Включает четыре подтипа, различающихся в основном рисунком частотной модуляции (рис. 5.).

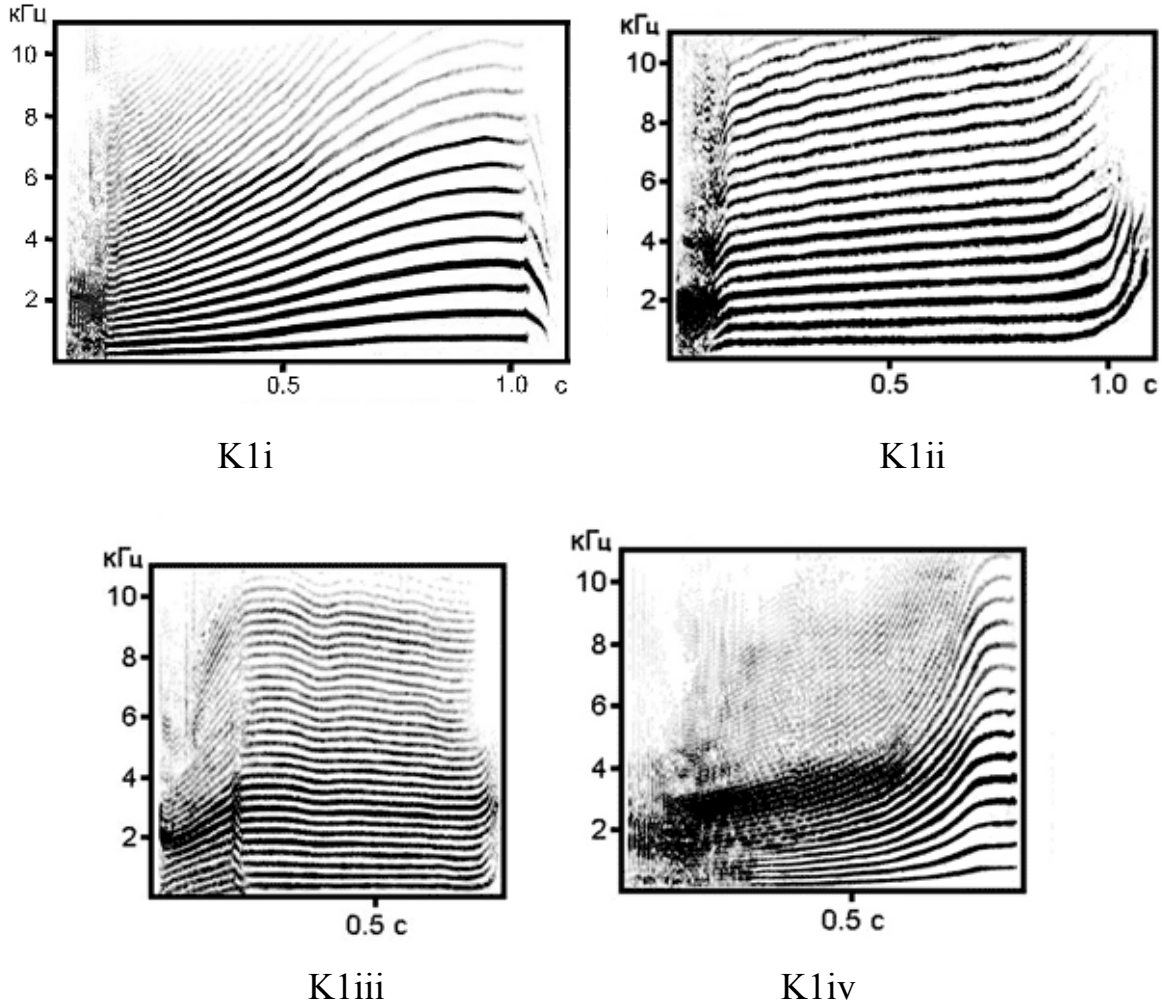


Рис. 5. Сонограммы звуков типа K1.

K2. На слух напоминает сдвоенное чавканье. Начинается с низкочастотного компонента, затем следует короткая пауза и два высокочастотных компонента с накладывающейся высокочастотной составляющей, завершает звук низкочастотный компонент, понижающийся к концу звука (рис. 6).

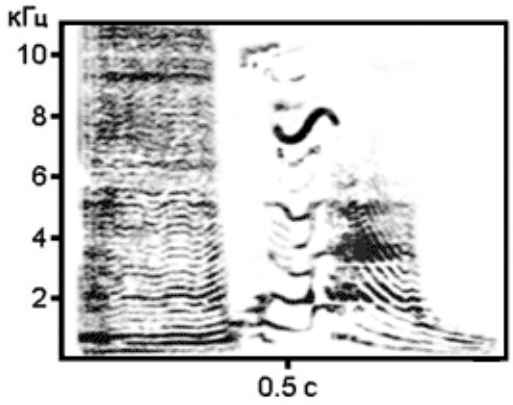


Рис. 6. Сонограмма звука типа К2.

К3. Низкий металлический свист (рис. 7). Характеризуется простой структурой и отсутствием либо небольшой глубиной частотной модуляции.

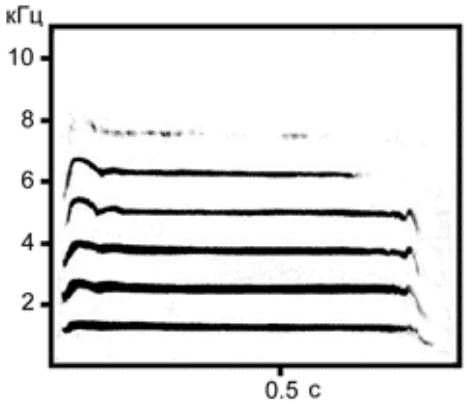


Рис. 7. Сонограмма звука типа К3.

К4. На слух напоминает жалобный крик «а». У большинства звуков в начале присутствует пик частоты, за которым следует спад, после чего частота выходит на плато (рис. 8).

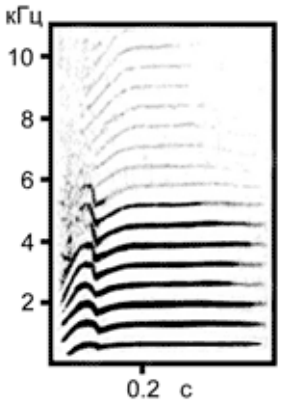


Рис. 8. Сонограмма звука типа К4.

K5. Наиболее часто встречающийся и самый распространенный тип звука для исследуемой популяции. На слух напоминают крики «ау». Включает три подтипа (рис. 9). Для этих звуков характерна сложная структура с резкими частотными скачками, в большинстве звуков присутствует высокочастотная составляющая. Структура звуков подтипа K5i включает до пяти компонентов. Основное отличие подтипа K5ii заключается в более высокой частоте конца основного компонента. Для подтипа K5iii характерно более плавное снижение частоты в конце основного компонента.

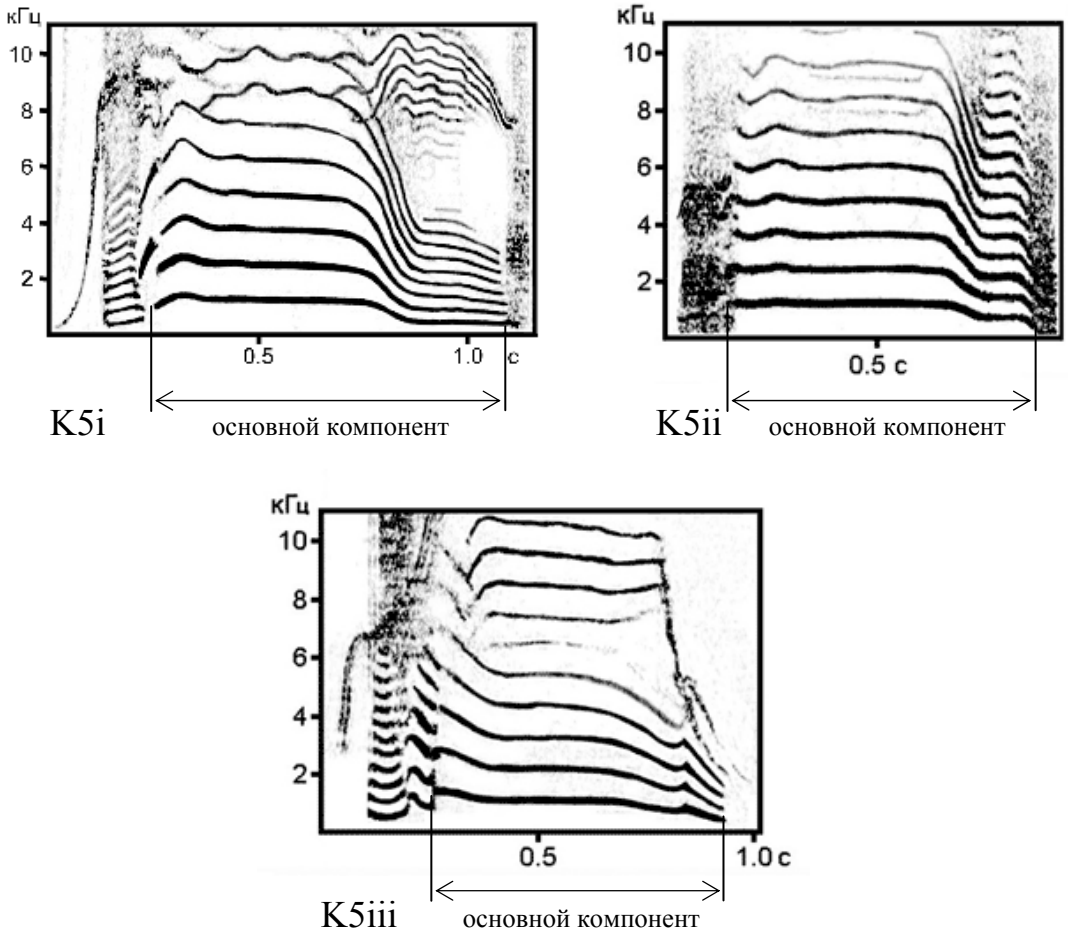


Рис. 9. Сонограммы звуков типа K5.

K6. Растянутый взвизг с наложенным высоким свистом (рис. 10). Первые два компонента очень короткие, между ними происходит резкий скачок частоты вверх. Затем следует сильно модулированный основной компонент с накладывающейся высокочастотной составляющей. Завершается звук коротким низкочастотным компонентом с понижающейся частотой.

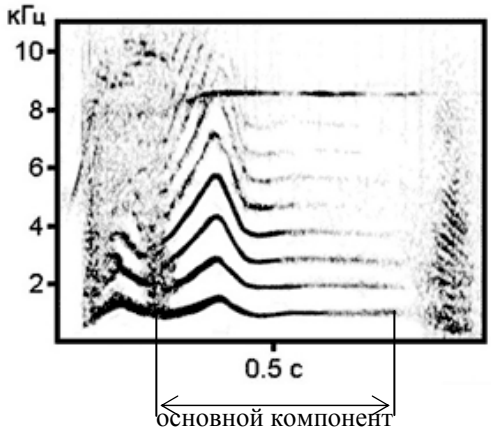


Рис. 10. Сонограмма звука типа K6.

K7. По звуку напоминает длинный свист. Характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей. Во многих звуках этого типа перед основным компонентом появляется сильно модулированный дополнительный компонент (рис. 11).

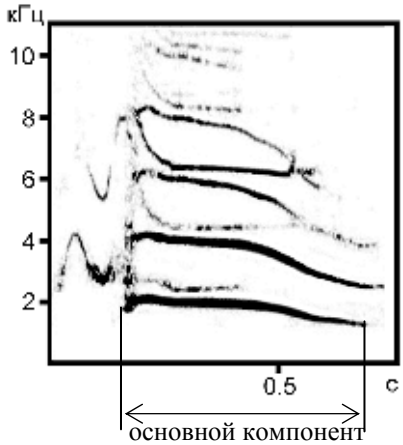
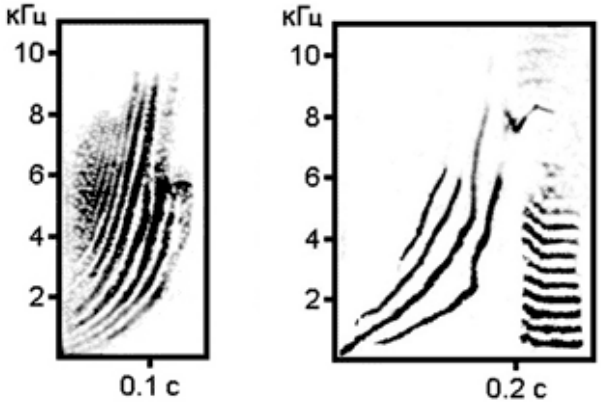


Рис. 11. Сонограмма звука типа K7.

K8. Резкий короткий свист. Включает два подтипа (рис. 12). Очень короткие звуки, характерен резкий подъем частоты. Подтип K8ii отличается наличием второго компонента, представляющего собой немодулированный низкочастотный звук.



K8i K8ii

Рис. 12. Сонограммы звуков типа K8.

K9. На слух напоминает крик «оа». Характерен пик частоты в начале звука, затем частота понижается и выходит на плато, в большинстве звуков присутствует накладывающаяся высокочастотная составляющая (рис. 13).

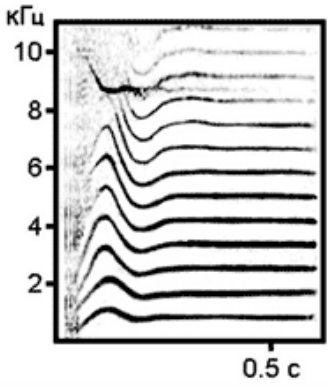


Рис. 13. Сонограмма звука типа K9.

K10. Простой высокочастотный звук, на слух напоминающий немодулированный свист. Во многих звуках этого типа перед основным компонентом появляется сильно модулированный дополнительный компонент (рис. 14).

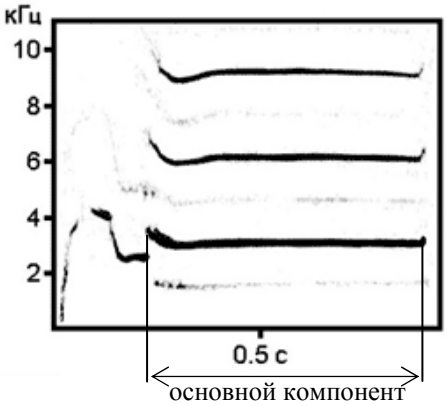


Рис. 14. Сонограмма звука типа K10.

K11. Высокий свист с резко восходящим ходом частотной модуляции в начале, плавным в середине и резко нисходящим в конце (рис. 15).

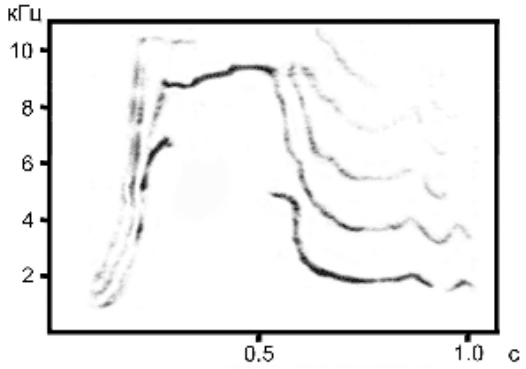


Рис. 15. Сонограмма звука типа K11.

K12. Включает два подтипа. Звуки подтипа K12i состоят из двух частей – низкочастотного урчания и следующего за ним короткого высокочастотного свиста, звуки подтипа K12ii включают только урчание (рис. 16).

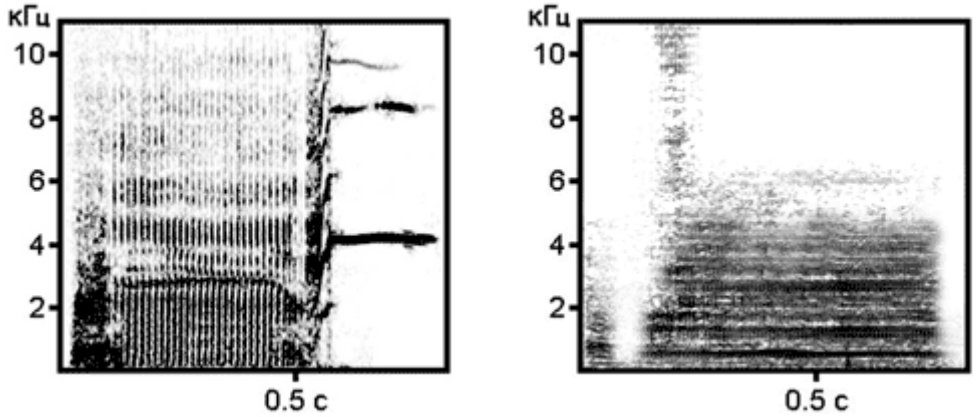
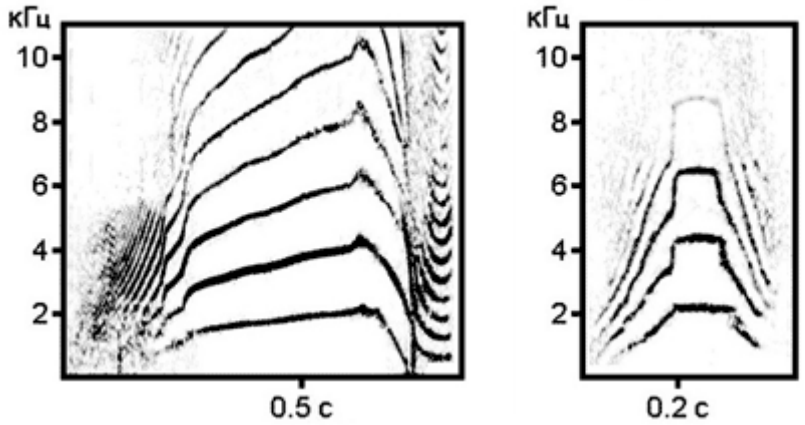


Рис. 16. Сонограммы звуков типа K12.

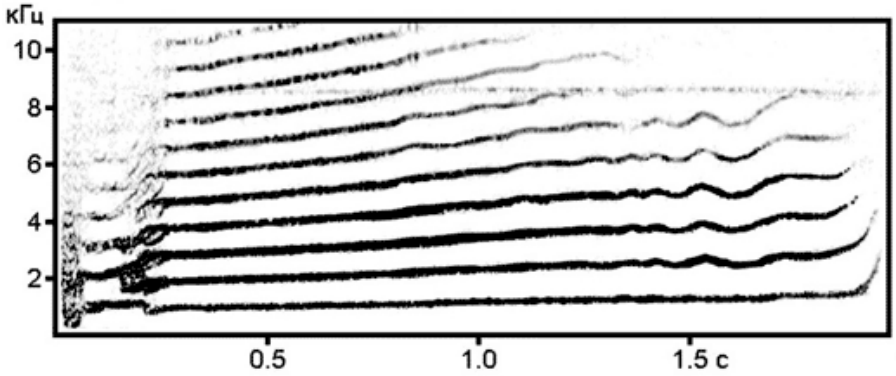
K13. Характерен резкий подъем частоты в начале звука и падение в конце. По звучанию напоминает резкий взвизг. Включает два подтипа (рис. 17). Подтип K13i отличается от подтипа K13ii большей длительностью и смещением пика частоты к концу звука.



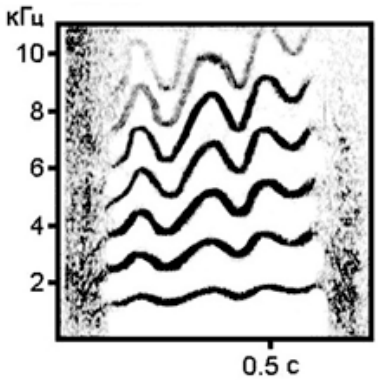
K13i K13ii

Рис. 17. Сонограммы звуков типа K13.

K14. Длинные модулированные крики. Характерен волнообразный подъем частоты. Включает два подтипа (рис. 18). Звуки подтипа K14i отличаются большей длительностью, а у звуков подтипа K14ii волнообразный характер подъема частоты выражен более сильно.



K14i



K14ii

Рис. 18. Сонограммы звуков типа K14.

К15. На слух напоминает блеяние. Частотная модуляция имеет волнообразный характер с понижением к концу звука (рис. 19).

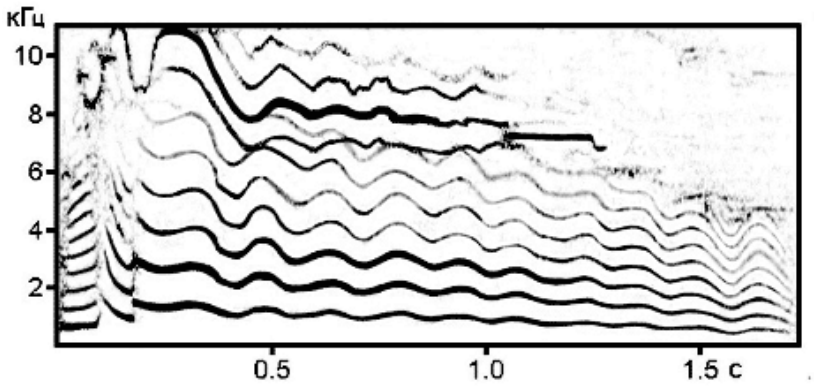
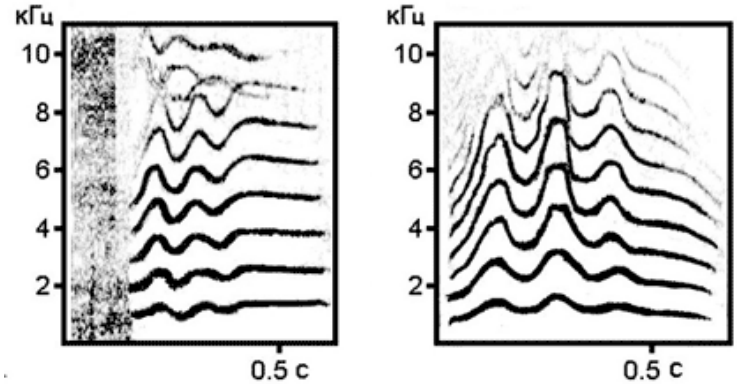


Рис. 19. Сонограмма звука типа К15.

К16. Более короткий крик, также напоминающий блеяние. Характеризуется волнообразной частотной модуляцией. Включает два подтипа, различающихся рисунком частотной модуляции (рис. 20).



К16i К16ii

Рис. 20. Сонограммы звуков типа К16.

К17. На слух напоминают крики «иу». Перед основным компонентом иногда присутствует короткий восходящий свист. Как правило, звуки этого типа заканчиваются сильно модулированным свистом. Характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 21).

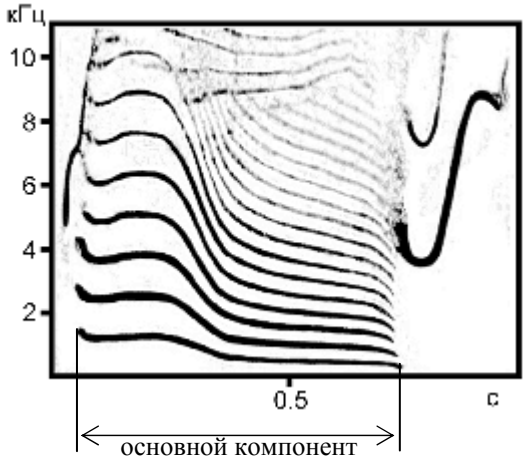


Рис. 21. Сонограмма звука типа К17.

К18. По звуку похож на слог «виу». Включает два подтипа (рис. 22), различающихся количеством и формой частотной модуляции компонентов. Характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей.

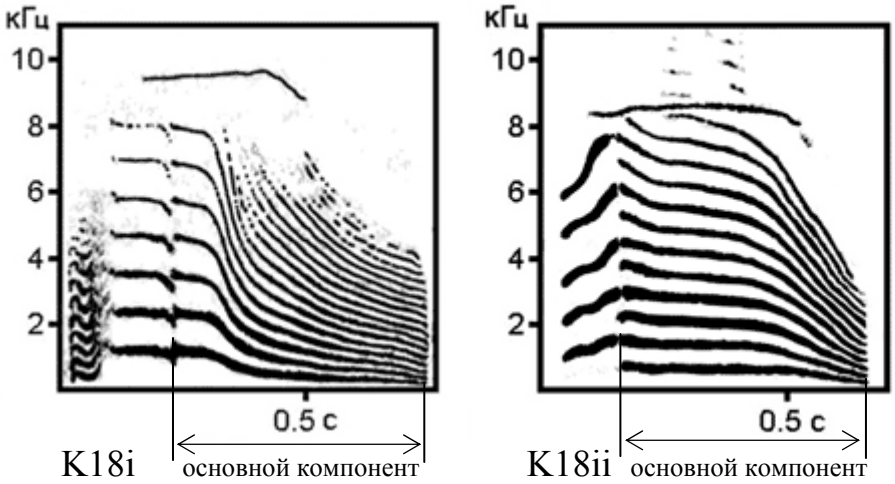


Рис. 22. Сонограммы звуков типа К18.

К19. Гнусавый крик «уау». Перед основным компонентом иногда присутствует короткий восходящий свист. Характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 23).

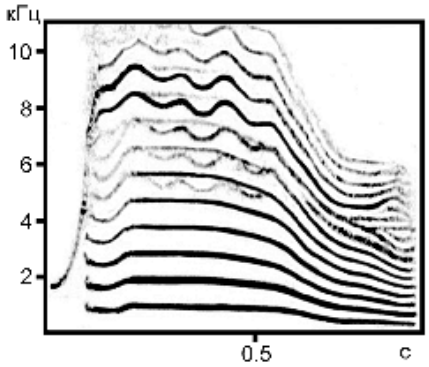


Рис. 23. Сонограмма звука типа К19.

К20. Крик, по звуку напоминающий «ау». Частота понижается к концу звука. Присутствует высокочастотная составляющая (рис. 24).

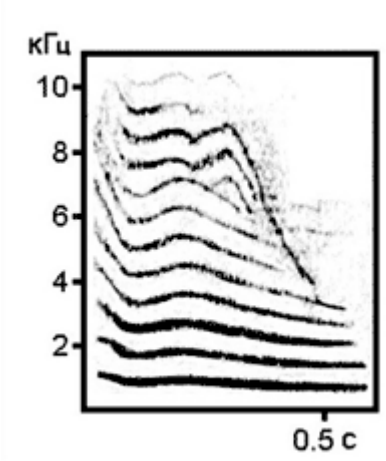


Рис. 24. Сонограмма звука типа К20.

К21. Высокий свист. В целом похож на тип К7 со слабо выраженной низкочастотной составляющей (рис. 25).

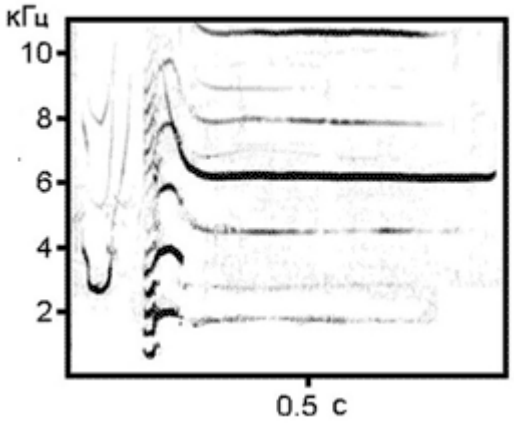


Рис. 25. Сонограмма звука типа К21.

В целом по всем типам высокочастотная составляющая присутствовала в 43.32% *(SD=0.49)* звуков.

Дискретные крики преобладают в акустической коммуникации косаток. Однако в их репертуаре существуют также так называемые «вариабельные» крики (Ford, 1984), не разделяемые на четкие категории. Эти звуки представляют собой непрерывный типологический ряд вокализаций от низкочастотных урчаний и скрипов до высокочастотных криков различной длительности (рис. 26). Возможно, также, что к ним зачастую относятся

сильно видоизмененные, так называемые «аберрантные» варианты дискретных криков.

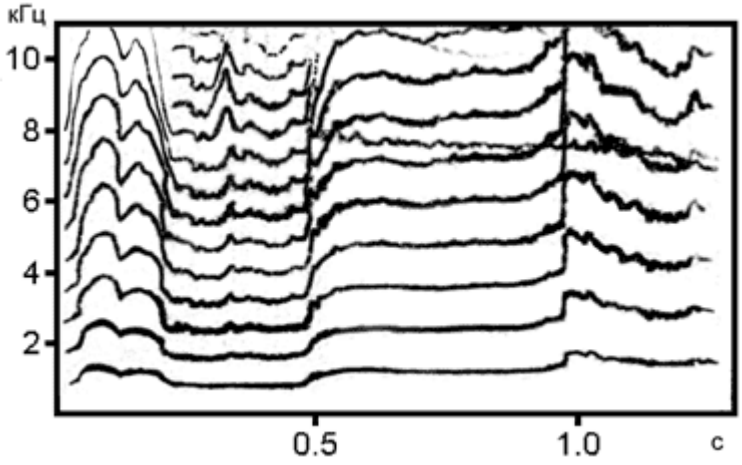


Рис. 26. Сонограмма вариабельного звука.

1.1.2. Классификация звуковых сигналов

Однофакторный дисперсионный анализ выявил достоверные различия между типами и подтипами дискретных криков по таким частотно-временным параметрам, как длительность звука, интервал между частотными полосами в начале, середине и конце звука и в точках минимума и максимума, глубина частотной модуляции и число пиков частоты. По таким параметрам, как интервал от начала звука до точек с максимальной и минимальной частотой и наличие высокочастотной составляющей достоверных различий обнаружено не было (табл. 4).

Таблица 4. Результаты одномерного дисперсионного анализа по типам и подтипам звуков косаток.

Параметр		F	p
Расстояние между частотными полосами, кГц	в начале звука	10.640	<0.001
	в середине звука	24.908	<0.001
	в конце звука	21.52	<0.001
	в точке максимума	14.12	<0.001
	в точке минимума	17.28	<0.001
Глубина частотной модуляции звука, кГц		10.058	<0.001
Длительность звука, с		15.955	<0.001
Интервал от начала звука до точки максимума, с		0.738	0.5293
Интервал от начала звука до точки минимума, с		2.832	0.0591
Число частотных пиков		15.952	<0.001
Наличие высокочастотной составляющей		2.6	0.1049

В таблице 5 показан процент правильного причисления на основе дискриминантного анализа, проведенного по 19 типам звуков. Средний процент правильного причисления составил 86.4%. Для отдельных типов процент правильного причисления варьировал от 70 до 100%. Случайный процент правильного причисления в тесте на рандомизацию составил 10.7% и варьировал от 0 до 25%.

Таблица 5. Причисление звуков к типам К1-К21 на основе дискриминантного анализа

Тип звука	Число звуков	Причисление к предсказанному типу																			Процент правильного причисления
		K1	K3	K4	K5	K6	K7	K8	K9	K10	K12	K13	K14	K15	K16	K17	K18	K19	K20	K21	
K1	20	18	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90
K3	20	1	15	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	75
K4	20	2	0	15	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	75
K5	20	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	85
K6	14	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
K7	20	0	1	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	95
K8	20	0	0	4	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80
K9	20	0	0	2	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	75
K10	20	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
K12	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
K13	20	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	1	0	80
K14	20	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	18	0	1	0	0	0	0	0	90
K15	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	1	0	1	0	0	0	90
K16	20	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	17	0	0	0	0	0	85
K17	20	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	2	0	1	0	80
K18	20	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	14	0	2	0	70
K19	20	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	95
K20	20	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	16	0	80
K21	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	100
Всего	374	21	21	23	20	16	20	16	18	20	20	17	18	18	20	20	20	24	22	20	86.4

В результате дискриминантного анализа по подтипам средний процент правильного причисления составил 78.6% (табл. 6). Для отдельных подтипов процент правильного причисления варьировал от 50 до 100%, причем большинство неправильно классифицированных звуков были отнесены к другим подтипам того же типа. Половина звуков подтипа K1iii была отнесена к подтипам K1i и K1iv, а половина звуков подтипа K1iv были отнесены к подтипам K1ii и K1iii. Половина звуков подтипа K5i была отнесена к подтипам K5ii и K5iii.

Случайный процент правильного причисления в тесте на рандомизацию составил 14.2% и варьировал от 0 до 50%.

Таблица 6. Причисление звуков к подтипам К1i-К21 на основе дискриминантного анализа

Тип звука	Причисление к предсказанному подтипу																												% правильного причисления
	К1i	К1ii	К1iii	К1iv	К3	К4	К5i	К5ii	К5iii	К6	К7	К8i	К8ii	К9	К10	К12	К13i	К13ii	К14i	К14ii	К15	К16i	К16ii	К17	К18i	К18ii	К19	К20	К21	
К1i	6	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60
К1ii	1	7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70
К1iii	3	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50
К1iv	0	3	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50
К3	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	70
К4	1	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	70
К5i	0	0	0	0	0	0	5	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50
К5ii	0	0	0	0	0	0	2	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60
К5iii	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	70
К6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
К7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
К8i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90
К8ii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80
К9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	80
К10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
К12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
К13i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
К13ii	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90
К14i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60
К14ii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90
К15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	100
К16i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	0	0	0	0	0	0	90
К16ii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	90
К17	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	1	0	0	1	0	70
К18i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	2	0	1	0	60
К18ii	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	6	0	0	0	60
К19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	100
К20	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	7	0	70
К21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	100
Всего	11	11	8	10	9	8	8	7	16	12	11	11	10	9	10	10	10	10	6	12	10	9	10	8	13	8	12	11	10	78.6

Звуки типов К2 и К11 не вошли в дискриминантный анализ, так как количество пригодных для измерения звуков оказалось недостаточным, однако эти звуки обладают ярко выраженными структурными характеристиками, позволяющими с уверенностью отделить их от звуков других типов.

1.2. Обсуждение.

В результате проведенного анализа было обнаружено, что большая часть импульсных сигналов камчатских косаток может быть разделена на несколько различимых на слух дискретных типов, внутри каждого из которых наблюдается большая или меньшая изменчивость в структуре звуков, позволяя выделить от одного до четырех подтипов.

Статистический анализ в целом подтвердил предложенную нами классификацию. Дискриминантный анализ по подтипам в нескольких случаях относил большинство или даже все звуки какого-либо подтипа к другому подтипу того же типа. Этот факт свидетельствует о неоднородности репертуара камчатских косаток: подтипы, относящиеся к одному типу, характеризуются различной степенью сходства и могут как хорошо отличаться друг от друга, так и образовывать непрерывный ряд переходов от одного подтипа к другому. Наличие промежуточных звуков значительно затрудняет классификацию внутри типов, однако их количество невелико по сравнению с типичными, что и позволило нам выделять категорию подтипа.

Подобная структура акустического репертуара, по-видимому, является результатом того, что репертуар косаток не запрограммирован генетически, а передается посредством социального обучения (Bowles, 1988; Deecke et al., 2000; Miller, Bain, 2000). Обучение является основным механизмом распространения возникающих с течением времени изменений в структуре звуков среди членов семейной группы. Вероятно, возникновение диалектов у косаток является результатом подобных изменений в структуре звуков, накапливающихся с течением времени и ведущих к появлению новых подтипов, а в дальнейшем и типов звуков (Miller, Bain, 2000). Очевидно, что подтипы, только еще начавшие выделяться из «родительского» типа, будут иметь большее сходство и тенденцию к образованию промежуточных звуков, чем разошедшиеся давно. Именно эту картину мы и видим в репертуаре дискретных криков камчатских косаток.

Что касается функционального значения дискретных криков, Форд (Ford, 1991) предположил, что они предназначены для поддержания

структуры группы и координации ее действий. Действительно, в большинстве дискретных криков косаток присутствуют такие структурные элементы, как частотная модуляция и частотные скачки, очевидно предназначенные для облегчения восприятия сигнала на расстоянии и ориентации по нему, так как частотно модулированный звук воспринимается на расстоянии значительно лучше, чем монотонный. Во многих дискретных криках также присутствует накладывающаяся высокочастотная составляющая, роль которой, по-видимому, состоит в облегчении определения направления движения вокализирующего животного (Miller, 2002). Высокочастотные звуки значительно более направлены, так что по соотношению выраженности в сигнале высокочастотной и низкочастотной составляющих можно примерно определить направление, в котором движется животное. Чем ближе ориентация тела животного к направлению на приемник звука, тем сильнее будет выражена высокочастотная составляющая (Miller, 2002).

В целом по всем типам высокочастотная составляющая присутствовала в 43.32% измеренных нами звуков камчатских косаток, что хорошо согласуется с данными по канадской (45%), норвежской (40%) и исландской (33%) популяциям (Strager, Ugarte, 1995). Такое сходство наводит на мысль о том, что доля звуков с высокочастотной составляющей в репертуаре косаток не является случайной величиной. По-видимому, для эффективной координации действий группы косаткам необходимо получать информацию о расположении и перемещении сородичей через определенные промежутки времени, скорее всего, различные для разных типов активности, но в среднем сходные для разных популяций. Звуки без высокочастотной составляющей могут иметь другие функции, например, нести информацию об эмоциональном состоянии и типе активности животных либо служить маркером данной группы и также могут издаваться в определенной пропорции по отношению к другим элементам вокального репертуара. Таким образом, в соответствии со своей структурой разные типы звуков могут нести различную функциональную нагрузку, которая и определяет долю данного типа в вокализациях косаток.

ГЛАВА 2.
ВОКАЛЬНЫЕ ДИАЛЕКТЫ У КАМЧАТСКИХ КОСАТОК

В этой главе было проведено сравнение акустических репертуаров семи групп. Размер репертуаров варьировал от 5 до 12 типов звуков. Все семь групп имели как минимум два общих типа звука, что означает, что они относятся к одному акустическому клану, то есть происходят от одной и той же материнской линии. На основании количества общих типов звуков и размера репертуаров для каждой пары групп был рассчитан индекс сходства акустических репертуаров. Полученные индексы были использованы для расчета иерархической структуры акустического сходства, которая отображалась в виде дендрограммы, построенной с использованием кластерного анализа методом ближнего соседа. Исследованные группы разбились на два больших кластера. Ближе всего оказались репертуары групп 0209 и 9929b. Мы предполагаем, что эти две группы относятся к одной и той же семейной группе. Все остальные исследованные нами группы имели различия в вокальных репертуарах, достаточные, чтобы отнести их к различным семейным группам. Так как все члены одной семейной группы имеют один и тот же вокальный репертуар, то степень сходства репертуаров этих групп, по-видимому, отражает степень близости между семейными группами, к которым они относятся.

2.1. Результаты

Было проведено сравнение акустических репертуаров семи групп. Размер репертуаров варьировал от 5 до 12 типов звуков (в среднем 7). Все семь групп имели как минимум два общих типа звука (K5i и K7). Распределение дискретных типов звуков среди семи исследованных групп показано в табл. 7.

Таблица 7. Распределение дискретных типов звуков среди семи исследованных групп.

Тип звука \ Группа	0209	0128c	02811b	9929b	KB	0106	0017a
K1i		+					
K1ii					+	+	+
K1iii	+		+	+			
K1iv					+		
K2						+	
K4					+	+	+
K5i	+	+	+	+	+	+	+
K5iii					+		+
K7	+	+	+	+	+	+	+
K8i					+		
K8ii					+		
K11			+				
K12i	+			+			
K12ii		+			+		+
K13i					+	+	
K14i					+		
K14ii	+	+					
K15							+
K17	+		+	+			
K18i						+	+
K18ii		+			+		

Группа 0209. Репертуар дискретных типов звуков этой группы включает 6 типов звуков (рис. 27). Помимо звуков K5i и K7, общих для всех исследованных групп, группа имеет один общий звук (K14ii) с группой 0128c, два общих звука (K1iii и K17) с группой 02811b и три общих звука (K1iii, K12i и K17) с группой 9929b.

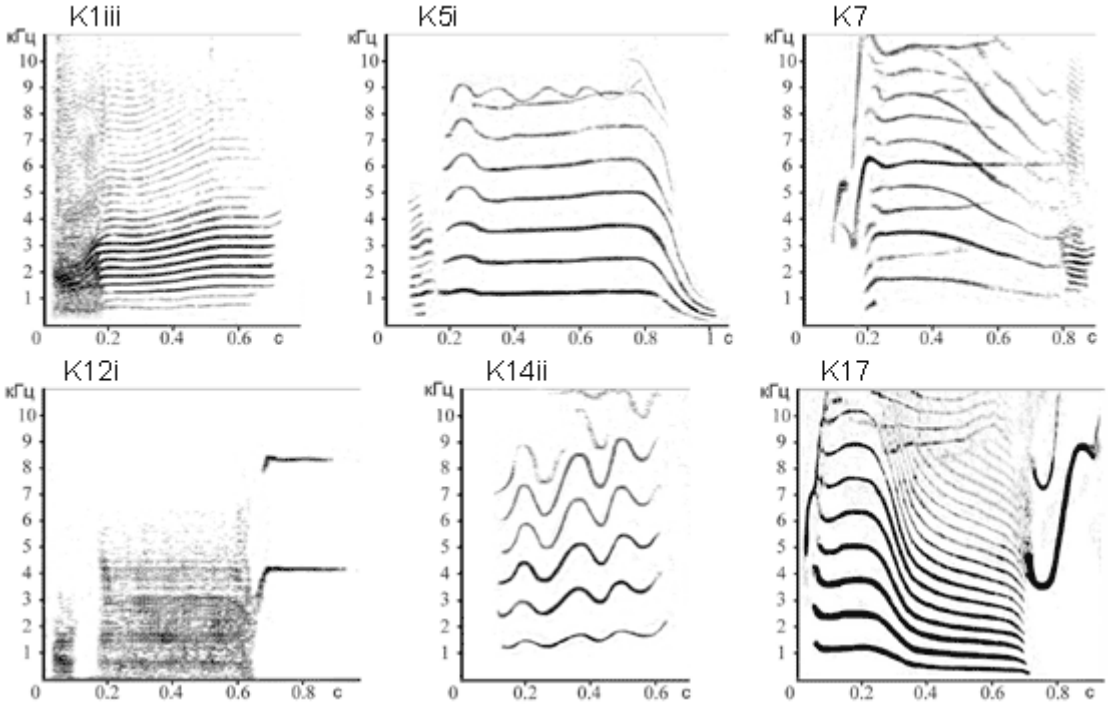


Рис. 27. Сонограммы дискретных типов звуков, входящих в репертуар группы 0209.

Группа 0128с. Репертуар дискретных типов звуков этой группы включает 6 типов звуков (рис. 28). Помимо звуков K5i и K7, общих для всех исследованных групп, группа имеет один общий звук (K14ii) с группой 0209, два общих звука (K12ii и K18ii) с группой KB и один общий звук (K12ii) с группой 0017а.

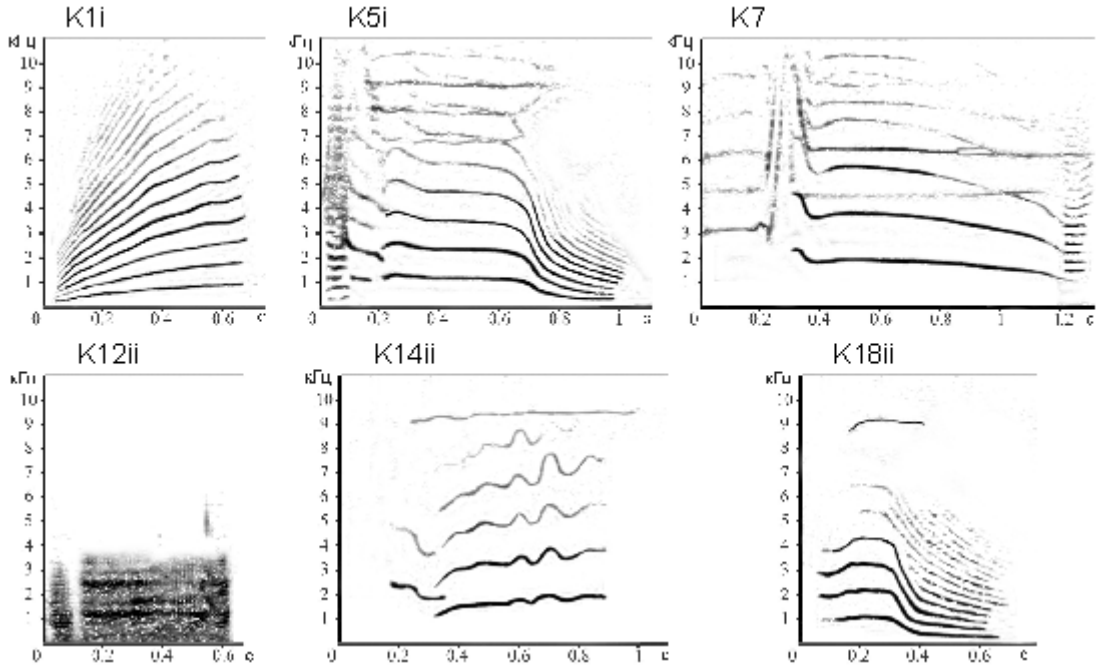


Рис. 28. Сонограммы дискретных типов звуков, входящих в репертуар группы 0128с.

Группа 02811b. Репертуар дискретных типов звуков этой группы включает 5 типов звуков (рис. 29). Помимо звуков K5i и K7, общих для всех исследованных групп, группа имеет два общих звука (K1iii и K17) с группами 0209 и 9929b.

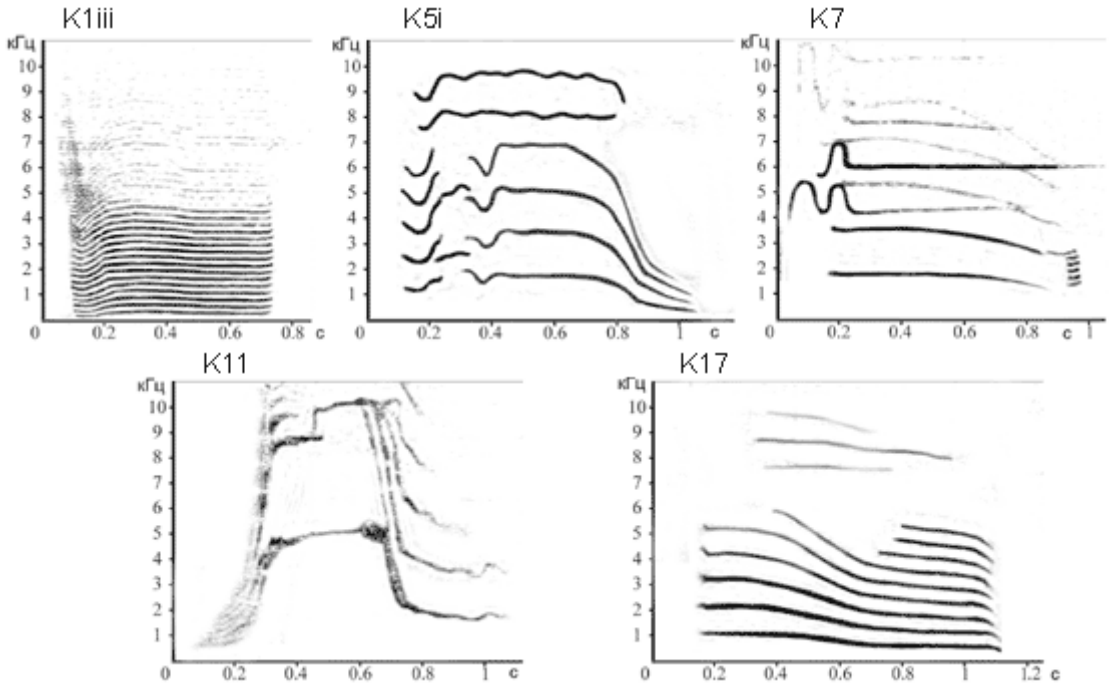


Рис. 29. Сонограммы дискретных типов звуков, входящих в репертуар группы 02811b.

Группа 9929b. Репертуар дискретных типов звуков этой группы включает 5 типов звуков (рис. 30). Помимо звуков K5i и K7, общих для всех исследованных групп, группа имеет три общих звука (K1iii, K12i и K17) с группой 0209 и два общих звука (K1iii и K17) с группой 02811b.

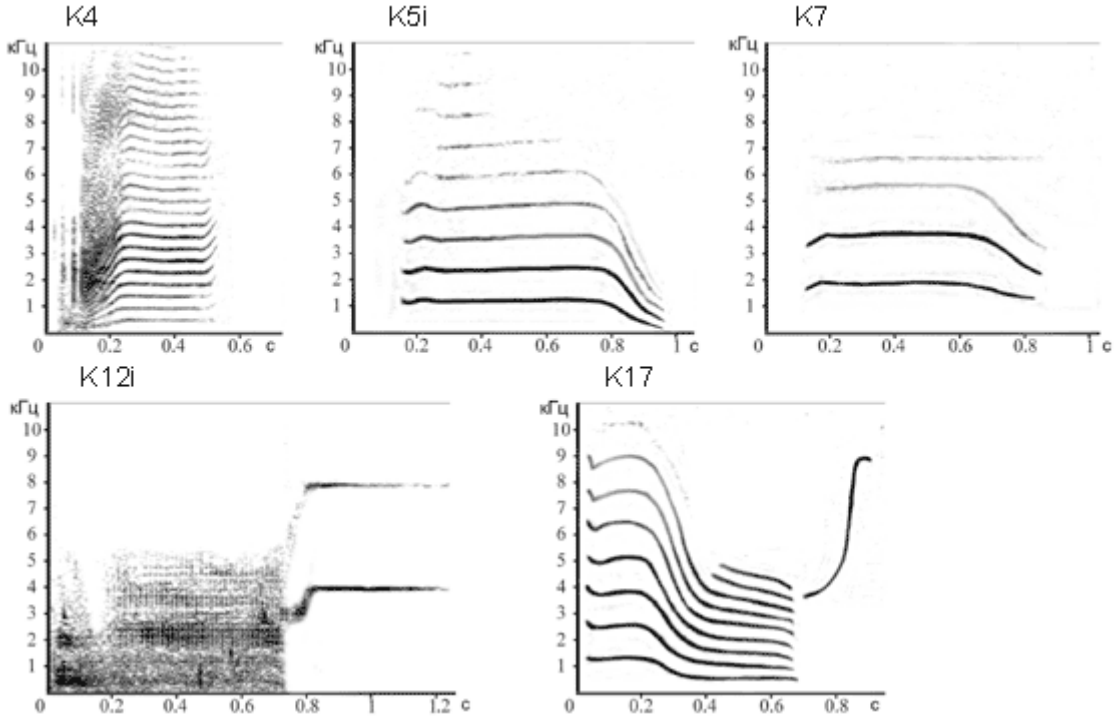


Рис. 30. Сонограммы дискретных типов звуков, входящих в репертуар группы 9929b.

Группа КВ. Репертуар дискретных типов звуков этой группы включает 12 типов звуков (рис. 31). Помимо звуков К5i и К7, общих для всех исследованных групп, группа имеет два общих звука (К12ii и К18ii) с группой 0128с, три общих звука (К1ii, К4 и К13i) с группой 0106 и четыре общих звука (К1ii, К4, К5iii и К12ii) с группой 0017а.

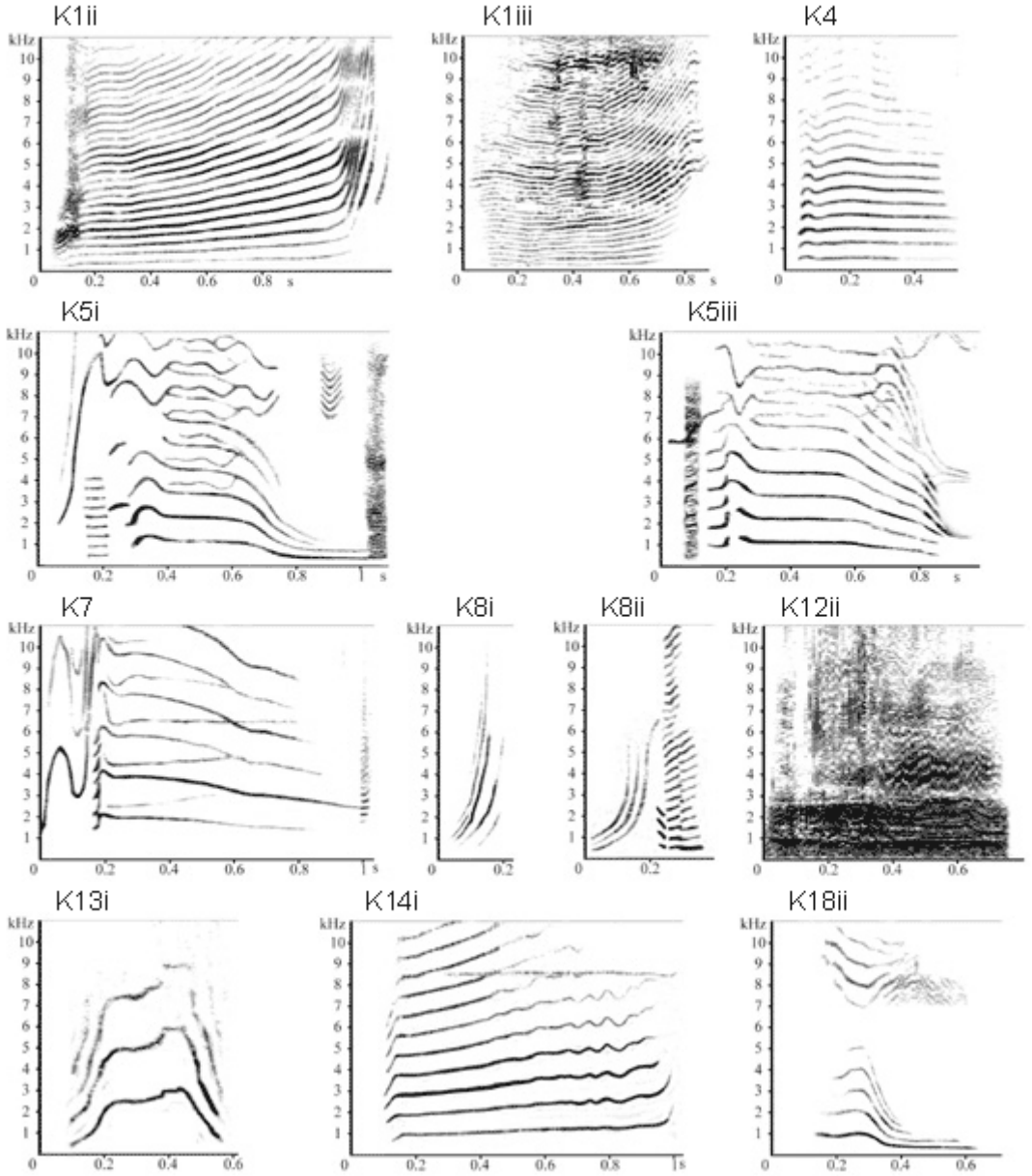


Рис. 31. Сонограммы дискретных типов звуков, входящих в репертуар группы КВ.

Группа 0106. Репертуар дискретных типов звуков этой группы включает 7 типов звуков (рис. 32). Помимо звуков K5i и K7, общих для всех исследованных групп, группа имеет три общих звука (K1ii, K4 и K13i) с группой КВ и три общих звука (K1ii, K4 и K18i) с группой 0017а.

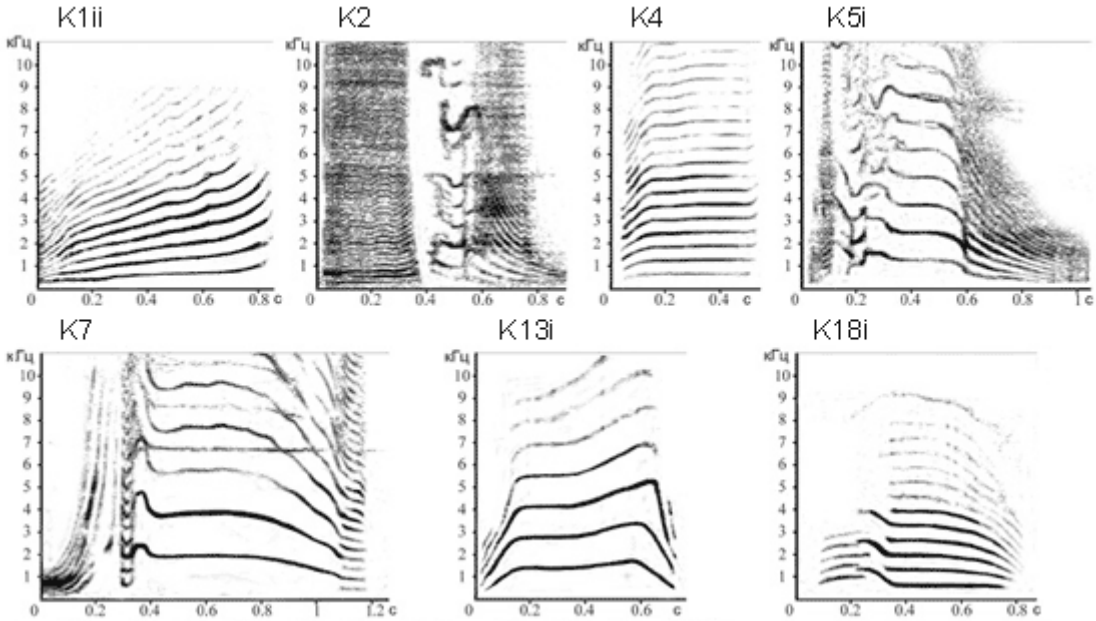


Рис. 32. Сонограммы дискретных типов звуков, входящих в репертуар группы 0106.

Группа 0017а. Репертуар дискретных типов звуков этой группы включает 8 типов звуков (рис. 33). Помимо звуков K5i и K7, общих для всех исследованных групп, группа имеет один общий звук (K12ii) с группой 0128с, четыре общих звука (K1ii, K4, K5iii и K12ii) с группой KB и три общих звука (K1ii, K4 и K18i) с группой 0106.

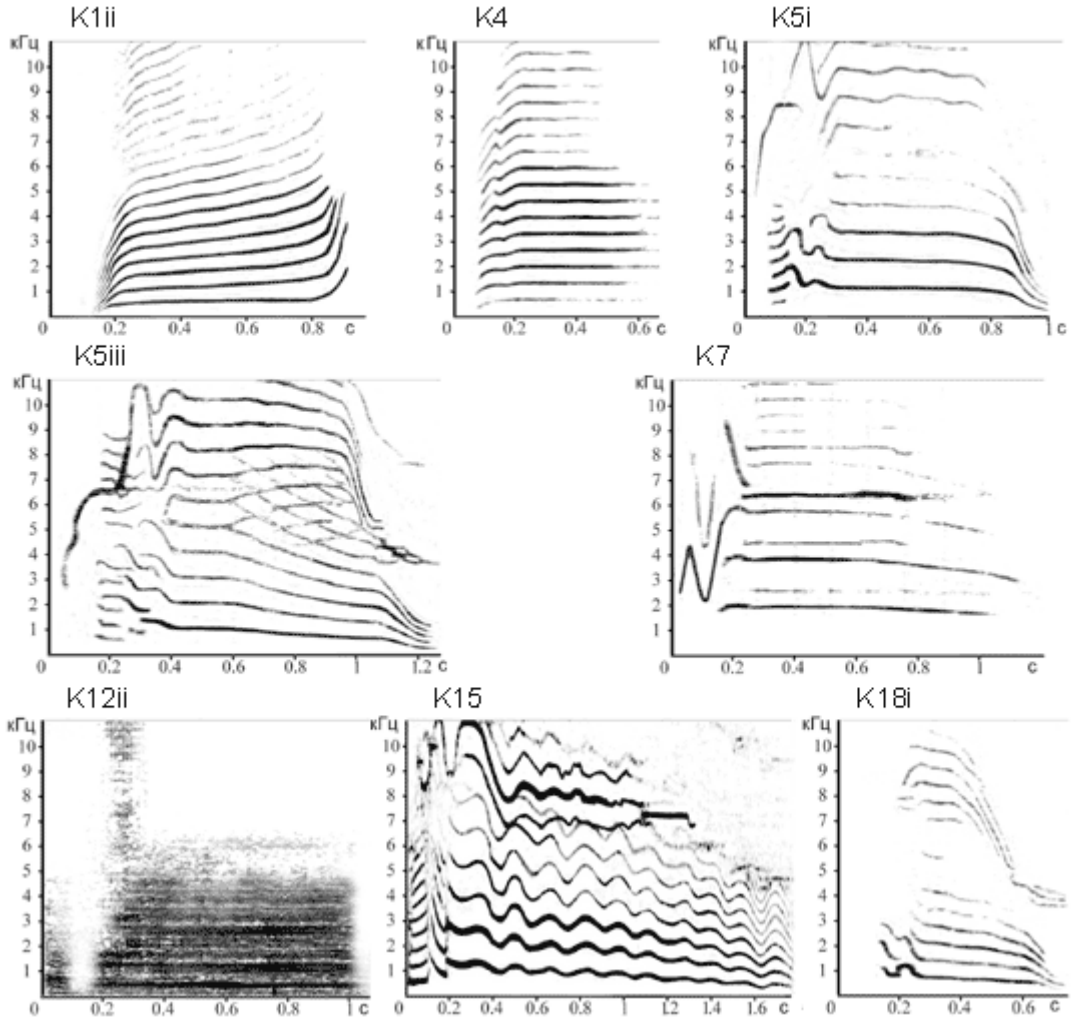


Рис. 33. Сонограммы дискретных типов звуков, входящих в репертуар группы 0017а.

На основании количества общих типов звуков и размера репертуаров для каждой пары групп был рассчитан индекс сходства акустических репертуаров (табл. 8) по формуле, описанной в разделе «Методы». Полученные индексы были использованы для расчета иерархической структуры акустического сходства, которая отображалась в виде дендрограммы, построенной с использованием кластерного анализа методом ближнего соседа (рис. 34).

Таблица 8. Попарные индексы сходства акустических репертуаров для семи исследованных групп.

	0209	0128c	02811b	9929b	KB	0106
0128c	0.5					
02811b	0.73	0.364				
9929b	0.91	0.364	0.8			
KB	0.22	0.444	0.2353	0.235		
0106	0.31	0.308	0.3333	0.333	0.5	
0017a	0.29	0.429	0.3077	0.308	0.6	0.67

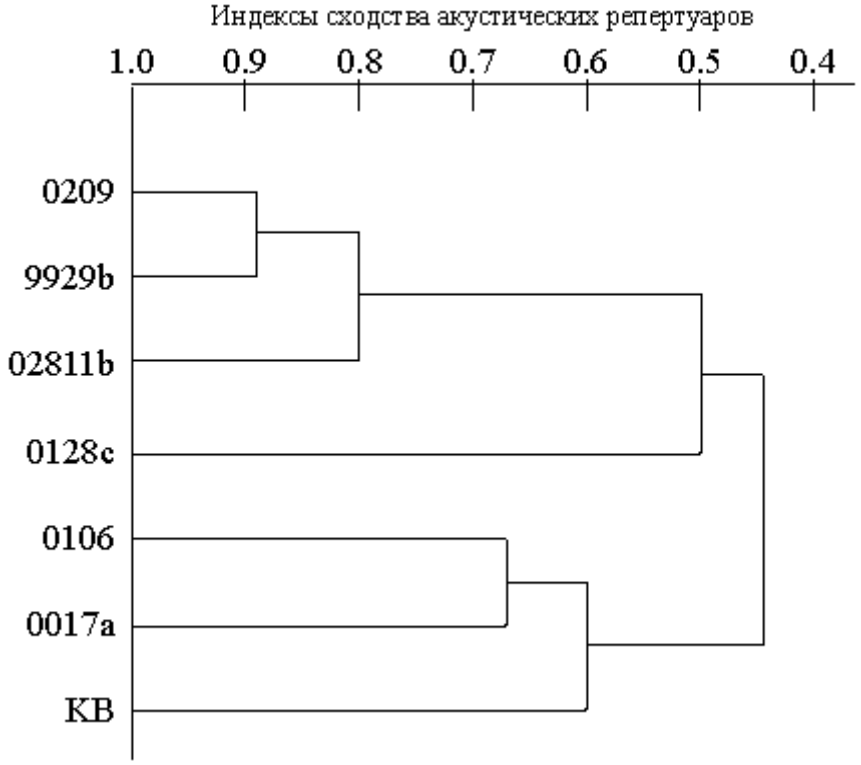


Рис. 34. Дендрограмма иерархической структуры акустического сходства для семи исследованных групп.

Исследованные группы разбились на два больших кластера. Ближе всего оказались репертуары групп 0209 и 9929b, отличавшиеся лишь отсутствием в

записях группы 9929b звуков типа K14ii. Также очень близкой к этим двум оказалась группа 02811b, репертуар которой отличался наличием звуков типа K11 и отсутствием звуков типа K12ii, встречавшихся в репертуаре групп 0209 и 9929b.

Во второй кластер вошли группы 0106, 0017a и KB, однако коэффициент их акустического сходства был ниже, чем в первом кластере. Группа 0128c была отнесена к первому кластеру, однако ее отличие от первых трех групп в этом кластере (0209, 9929b и 02811b) оказалось значительно выше, чем между ними.

2.2. Обсуждение

Вокальные диалекты, описанные для косаток Канады и Аляски, существуют на уровне семейных групп – социальных единиц, включающих в себя животных, проводящих вместе более 50% своего времени. Форд (Ford, 1989) обнаружил, что каждая семейная группа имеет свой уникальный набор дискретных криков, причем все животные в данной семейной группе используют весь групповой репертуар. В то же время оказалось, что и социальная структура, и акустический репертуар косаток не остаются неизменными с течением времени. Как показали непрерывные наблюдения за канадскими косатками на протяжении более чем 20 лет, связи между некоторыми семьями со временем могут ослабевать, а между другими – напротив, укрепляться, так что структура семейных групп со временем изменяется (Ford, 2002). В свою очередь, проанализировав звуки одной семьи косаток, записанные в течение 12 лет, Дееке с соавт. (Deecke et al., 2000) обнаружили небольшие изменения в структуре звуков, происходившие параллельно у всех членов семьи. По-видимому, вокальные диалекты являются следствием таких постепенных изменений, накапливающихся с течением времени. Если эти изменения происходят параллельно у животных, проводящих большую часть времени вместе, то степень сходства акустических репертуаров напрямую отражает социальную структуру популяции косаток.

В отличие от канадской популяции, где исследования акустического поведения косаток начались уже после того, как социальная структура была

детально описана, мы столкнулись с проблемой изучения вокального репертуара популяции с неизвестной социальной структурой. Хотя работы по фотоидентификации камчатских косаток ведутся на протяжении пяти сезонов (1999-2003) и индивидуально идентифицировано уже более 100 животных, установить состав и количество семейных групп до сих пор не удалось. По этой причине мы пользуемся термином «группа» для обозначения некоторого количества животных, которые несколько раз в течение этих сезонов были встречены вместе, отдельно от других групп. Выделяемые нами группы могут быть частью одной или нескольких семейных групп или включать семейную группу целиком. Таким образом, репертуары записанных нами групп могут как полностью отличаться друг от друга в случае, если группы принадлежат к различным акустическим кланам, так и полностью совпадать, если они относятся к одной и той же семейной группе.

Проведенный нами анализ показал, что все группы имели как минимум два общих типа звуков. Согласно Форду (Ford, 1984), каждый акустический клан использует уникальный набор дискретных типов звуков. Таким образом, наличие общих для всех семи групп типов звуков означает, что они относятся к одному акустическому клану, то есть происходят от одной и той же материнской линии (Ford, 1989). В то же время степень акустического сходства для разных групп оказалась различной. Ближе всего оказались репертуары групп 0209 и 9929b, отличавшиеся лишь отсутствием в записях группы 9929b звуков типа K14ii. Мы предполагаем, что эти две группы относятся к одной и той же семейной группе, так как тип K14ii встречается в записях достаточно редко и, возможно, не был отмечен в репертуаре группы 9929b по причине недостаточного количества записей. Близка к этим двум группам и группа 02811b, однако она отличается наличием звуков типа K11 и отсутствием звуков типа K12ii. Кроме того, звуки типа K5i и K17 у этой группы имеют небольшие отличия в структуре, недостаточные для того, чтобы выделить их в отдельный подтип, однако достаточно заметные для того, чтобы предположить, что группа 02811b относится к отдельной семейной группе. Все остальные исследованные нами группы также имели

различия в вокальных репертуарах, достаточные, чтобы отнести их к различным семейным группам. Так как все члены одной семейной группы имеют один и тот же вокальный репертуар, то степень сходства репертуаров этих групп, по-видимому, отражает степень близости между семейными группами, к которым они относятся.

Таким образом, проведенный анализ показал наличие у камчатских косаток вокальных диалектов, аналогичных диалектам косаток Канады и Аляски. Все исследованные нами группы оказались членами одного акустического клана. Нам неизвестны социальные связи между ними, однако анализ вокальных репертуаров позволяет предположить, что группы 0209 и 9929b относятся к одной и той же семейной группе, а все остальные группы – к разным, и степень их акустического сходства отражает степень близости между этими семейными группами.

ГЛАВА 3.
ЗАВИСИМОСТЬ АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ КОСАТОК ОТ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО КОНТЕКСТА.

В этой главе проведено сравнение использования косатками различных категорий акустических сигналов в различных поведенческих контекстах. Для этого анализировали зависимость частоты встречаемости различных категорий звуков от типа активности, структуры и степени дисперсности группы. Было показано, что эхолокационные щелчки чаще всего используются во время кормления, причем частота их использования достоверно выше случайной при кормлении «каруселью» и дисперсно, а при кормлении тесной группой не отличается от случайной. При перемещении в целом эхолокация используется достоверно ниже случайного, но четко зависит от структуры группы: при дисперсном передвижении количество щелчков больше случайного, при кластерном – не отличается от случайного и при передвижении тесной группой – меньше случайного. Наибольшее количество дискретных криков было отмечено нами во время кормления «каруселью». Достоверно чаще случайного дискретные крики используются при кормлении тесной группой хаотическими заныриваниями, а при дисперсном кормлении частота их использования не отличается от случайной. Достоверно реже случайного дискретные крики встречались при передвижении кластерами и тесной группой. Особый контекст использования был отмечен для звуков типа К1: этот тип звуков регулярно встречается при социальном поведении и достоверно чаще случайного используется при дисперсном кормлении и перемещении. Контекст использования криков типа К1 близок к контексту использования свистов, которые также достоверно чаще случайного используются при социальном поведении и дисперсном кормлении и перемещении. Количество вариабельных криков резко возрастает при социальном поведении, а при кормлении и перемещении их использование близко к таковому для дискретных криков – достоверно чаще случайного они встречаются при кормлении «каруселью» и тесной группой хаотическими заныриваниями. Подводные удары хвостом косатки использовали достоверно чаще случайного при дисперсном кормлении и при охоте «каруселью». Также проанализирована запись вокализаций косатки, отловленной для Утришского дельфинария, во время ее транспортировки на палубе судна к месту передержки. Запись содержала преимущественно дискретные крики двух типов - К7 и К17.

3.1. Результаты.

3.1.1. Зависимость используемых категорий звуков от типа активности группы

В результате анализа записей, произведенных в различных поведенческих контекстах, была показана четкая зависимость сигналов от типа активности (рис. 35, табл. 9).

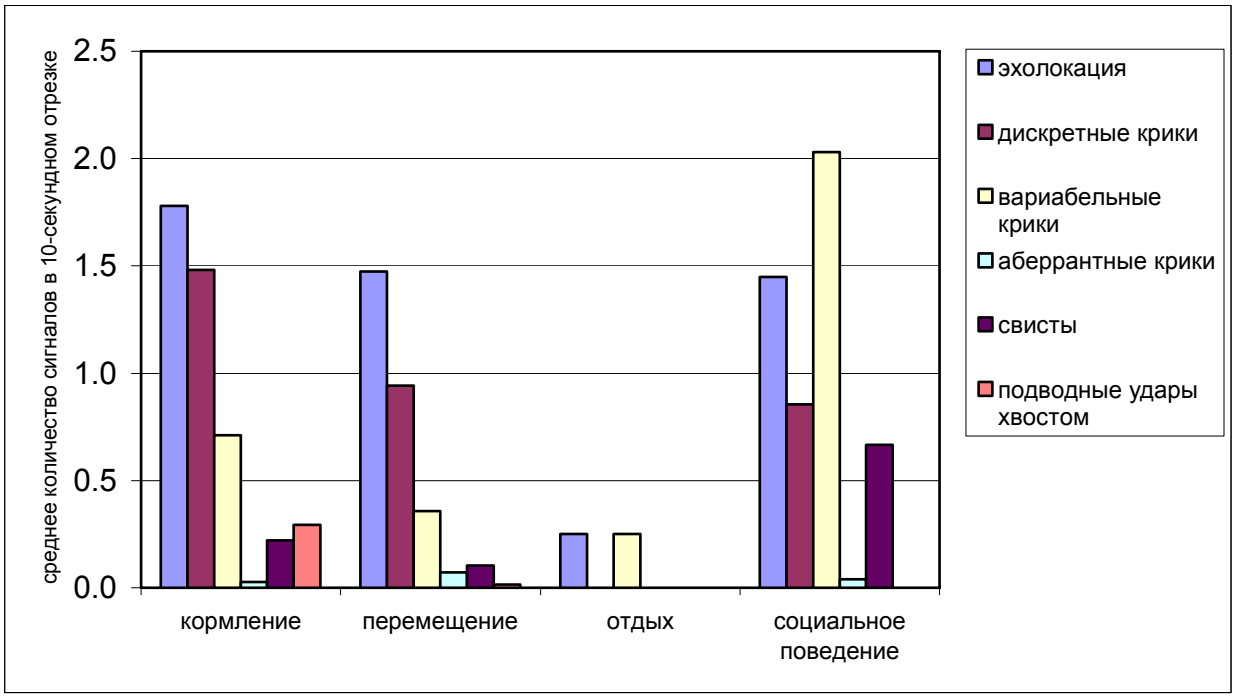


Рис. 35. Среднее количество сигналов разных категорий в 10-секундном отрезке при четырех типах активности.

Таблица 9. Сравнение доли звуков данной категории со случайным при четырех типах активности (красным цветом выделены значения достоверно больше случайного, зеленым – достоверно меньше случайного)

	эхолокация	дискретные крики	вариабельные крики	аберрантные крики	свисты	подводные удары хвостом	случайное
кормление	0.320	0.381	0.292	0.135	0.293	0.897	0.279
p	0.000	0.000	0.430	0.088	0.654	0.000	
перемещение	0.554	0.501	0.307	0.766	0.288	0.103	0.582
p	0.025	0.000	0.000	0.039	0.000	0.000	
отдых	0.001	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.006
p	0.001	1.000	0.04	0.418	0.039	0.295	
социальное поведение	0.124	0.118	0.398	0.099	0.419	0.000	0.133
p	0.317	0.130	0.000	0.434	0.000	0.000	

Кормление Во время кормления преимущественно использовались такие категории акустических сигналов, как эхолокационные щелчки и дискретные крики, однако были зафиксированы также и все остальные категории звуков. Количество эхолокационных щелчков, дискретных криков и подводных ударов хвостом при кормлении было достоверно больше случайного ($p<0.001$). Количество вариабельных и аберрантных криков и свистов не отличалось от случайного.

Перемещение Соотношение различных категорий звуков при перемещении в целом похоже на таковое при кормлении, за исключением подводных ударов хвостом, которые при перемещении используются крайне редко. В то же время все категории звуков, за исключением аберрантных криков, при перемещении используются реже, чем при кормлении. Дискретные и вариабельные крики, свисты и подводные удары хвостом используются при перемещении достоверно реже случайного ($p<0.001$). Количество эхолокационных щелчков и аберрантных криков не отличается от случайного.

Отдых Во время отдыха были зафиксированы только две категории звуков – эхолокация и вариабельные крики, и их количество было ниже, чем при других типах активности. При этом достоверно ниже случайного ($p<0.001$) было лишь количество эхолокационных щелчков, распределение остальных категорий звуков не отличалось от случайного.

Социальное поведение При этом типе активности достоверно выше случайного было количество вариабельных криков и свистов ($p<0.001$). Подводные удары хвостом при социальном поведении не использовались, что составило величину достоверно ниже случайного. Количество эхолокационных щелчков, дискретных и аберрантных криков не отличалось от случайного.

В большинстве записей, проведенных во время социального поведения, дискретные крики (кроме типа К1) не встречались. Высокая встречаемость дискретных криков при социальном поведении, показанная на рис. 35, является результатом того, что во время одной 4-х минутной записи косатки неожиданно начали издавать большое количество дискретных криков. По-видимому, это было вызвано каким-то специфическим поведенческим контекстом, ускользнувшим от внимания наблюдателя, так как в течение

остальных 40.5 минут записи во время социального поведения никакие дискретные крики, кроме К1, отмечены не были.

3.1.2. Зависимость используемых категорий звуков от структуры группы

Для того, чтобы проследить зависимость акустических сигналов от структуры группы, мы разбили кормление на кормление «каруселью», тесной группой хаотическими заныриваниями и дисперсное и перемещение на перемещение тесной группой, подгруппами (кластерами) и дисперсно (рис. 36, табл. 10). По дискретным крикам отдельно проводился анализ по крикам типа К1 и всем остальным типам вместе, так как крики типа К1 имеют специфическую структуру (они значительно более низкочастотные, чем все другие типы) и зачастую встречаются в длинных сериях, не прерываемых другими типами, что навело на мысль об их особом функциональном значении.

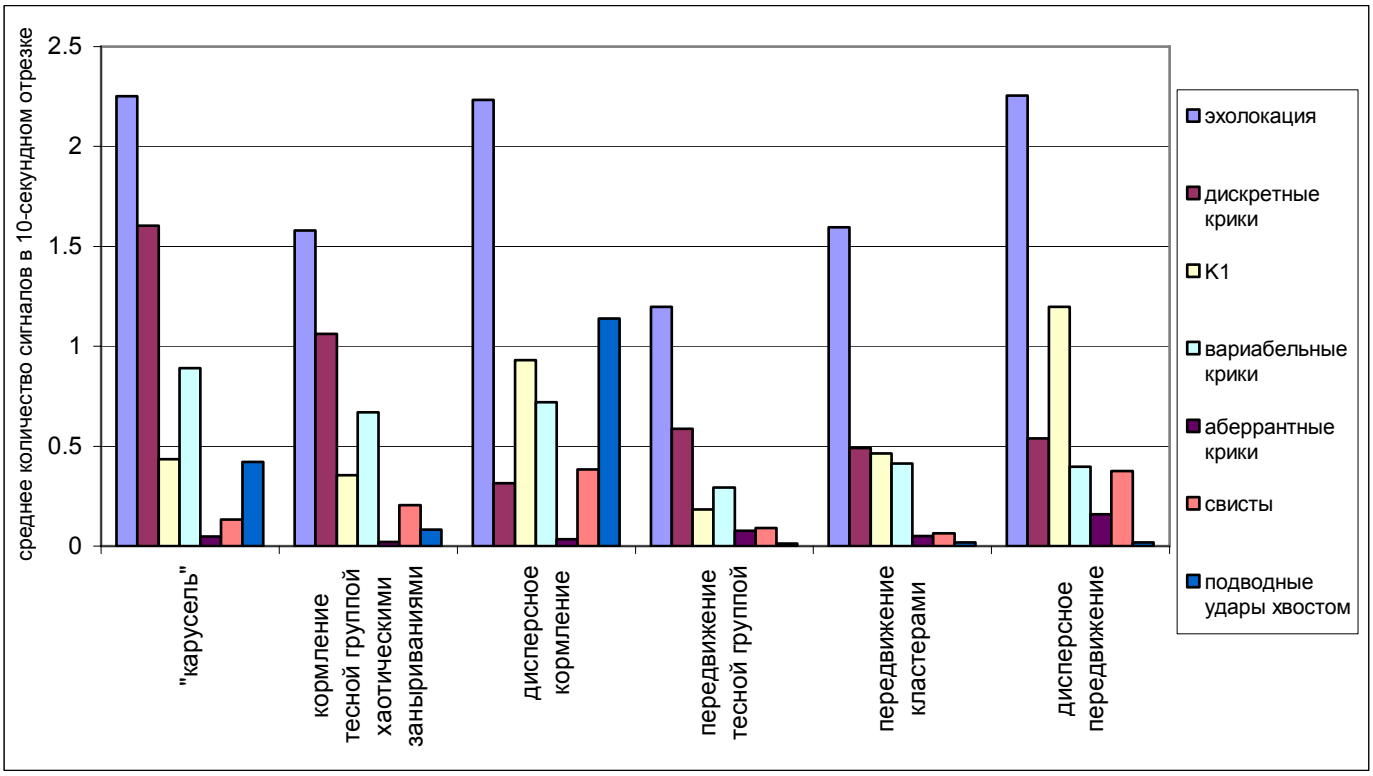


Рис. 36. Среднее количество сигналов разных категорий в 10-секундном отрезке во время кормления и передвижения при разной структуре группы.

Таблица 10. Сравнение доли звуков данной категории со случайным во время кормления и передвижения при разной структуре группы (красным цветом выделены значения достоверно больше случайного, зеленым – достоверно меньше случайного)

	эхолокация	дискретные крики	К1	вариабельные крики	аберрантные крики	подводные удары хвостом	случайное
"карусель"	0.068	0.12	0.049	0.09	0.044	0.189	0.048
p	0.001	0.000	0.881	0.001	0.865	0.000	
кормление тесной группой хаотическими заныриваниями	0.228	0.32	0.193	0.322	0.327	0.178	0.227
p	0.916	0.000	0.110	0.000	0.013	0.264	
дисперсное кормление	0.07	0.04	0.109	0.075	0.133	0.53	0.049
p	0.001	0.067	0.000	0.029	0.001	0.000	
передвижение тесной группой	0.311	0.22	0.339	0.269	0.137	0.054	0.307
p	0.710	0.000	0.182	0.091	0.000	0.000	
передвижение кластерами	0.087	0.06	0.174	0.051	0.161	0.011	0.061
p	0.000	0.717	0.000	0.395	0.000	0.010	
дисперсное передвижение	0.235	0.25	0.135	0.192	0.198	0.038	0.309
p	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	

Эхолокационные щелчки издавались достоверно чаще случайного при кормлении «каруселью» и дисперсно (p=0.001) и при дисперсном передвижении (p<0.001). Достоверно реже случайного щелчки издавались при передвижении тесной группой.

Количество *дискретных криков* (кроме типа К1) было достоверно выше случайного при загоне рыбы «каруселью» и при кормлении тесной группы хаотическими заныриваниями, а достоверно ниже случайного – при перемещении тесной группой и кластерами (p<0.001).

Дискретные крики типа К1 использовались достоверно чаще случайного при дисперсном кормлении и дисперсном перемещении, а реже – при перемещении тесной группой (p<0.001).

Вариабельные крики, как и дискретные, достоверно чаще случайного встречались при загоне рыбы «каруселью» и при кормлении тесной группы хаотическими заныриваниями (p<0.001), в остальных случаях распределение вариабельных криков не отличалось от случайного.

Распределение аберрантных криков во всех случаях не отличалось от случайного.

Свисты достоверно чаще случайного использовались при дисперсном кормлении (p=0.001) и дисперсном перемещении (p<0.001), а реже – при перемещении кластерами (p<0.001).

Подводные удары хвостом встречались достоверно чаще случайного при кормлении «каруселью» и дисперсно (p<0.001), а достоверно реже – при передвижении кластерами и тесной группой (p<0.001).

3.1.3. Зависимость используемых категорий звуков от степени дисперсности группы

Четкую зависимость от степени дисперсности группы показали три категории звуков: эхолокационные щелчки, дискретные крики типа К1 и свисты (рис. 37). Все три категории звуков реже использовались в ситуациях, когда животные были объединены в тесную группу, и чаще – при дисперсной структуре группы.

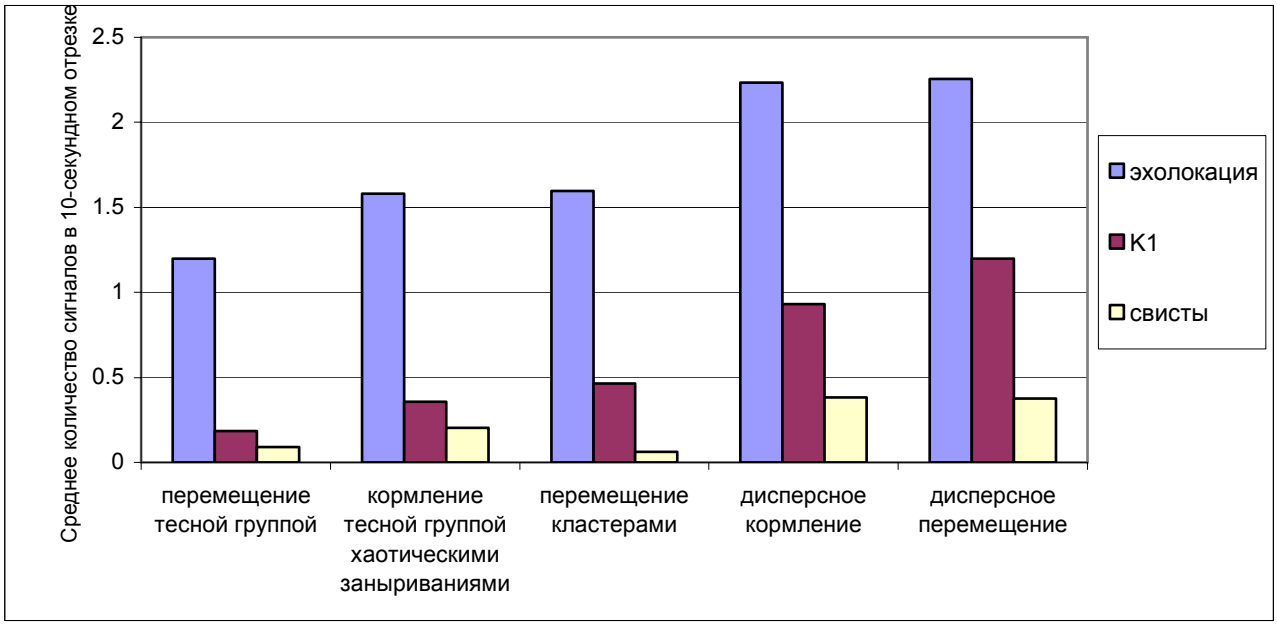


Рис. 37. Зависимость среднего количества сигналов трех категорий в 10-секундном отрезке от степени дисперсности группы.

3.1.4. Зависимость использования дискретных типов звуков с накладывающейся высокочастотной составляющей от типа активности

Расчет количества дискретных типов звуков с накладывающейся высокочастотной составляющей при различных типах активности показал, что при кормлении используется примерно равное количество звуков с высокочастотной составляющей и без нее, а при передвижении и социальном

поведении доля звуков с высокочастотной составляющей значительно выше (рис. 38).

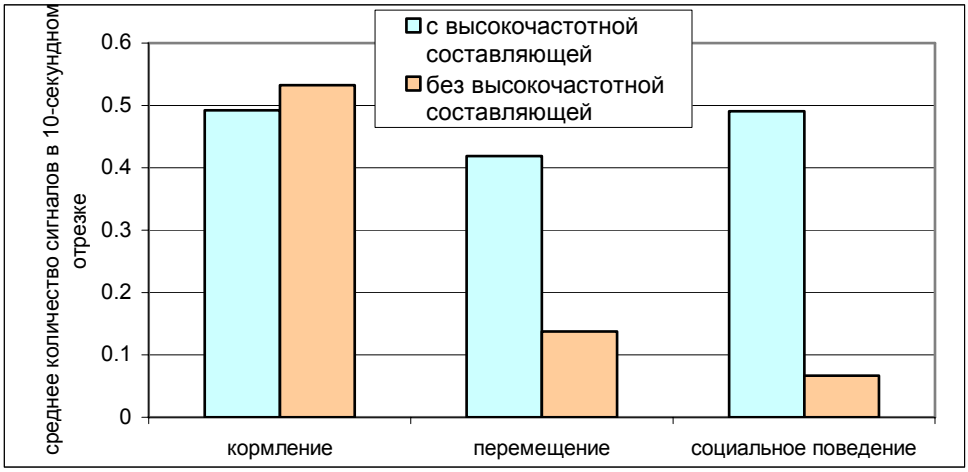


Рис. 38. Среднее количество сигналов с накладывающейся высокочастотной составляющей в 10-секундном отрезке при различных типах активности.

3.1.5. Использование акустических сигналов отловленной косаткой при транспортировке

Косатка, отловленная для Утришского дельфинария и транспортировавшаяся на палубе судна к месту передержки, издавала преимущественно дискретные крики. Две минуты полученной нами записи содержали 13 звуков типа К17, 4 звука типа К7 и один аберрантный крик типа К17 (рис. 39). Эхолокационных щелчков, вариабельных криков и свистов в этой ситуации зафиксировано не было.

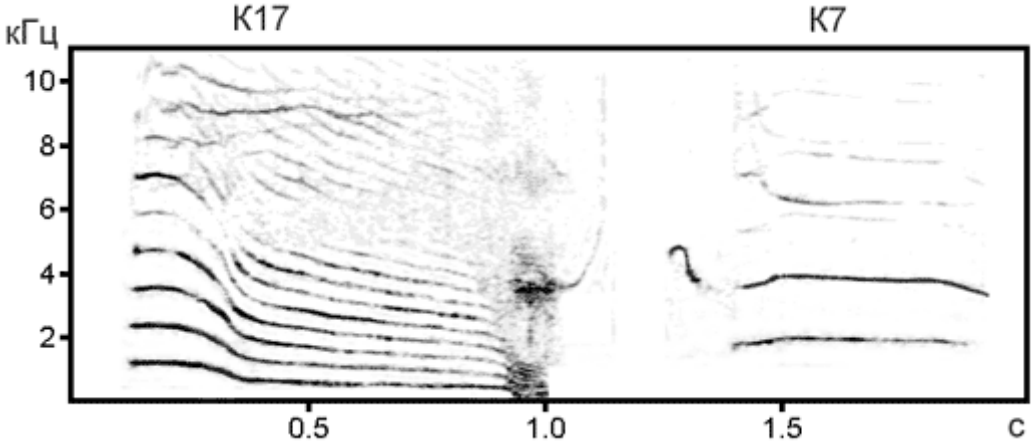


Рис. 39. Сонограммы звуков типов К7 и К17, издававшихся отловленной косаткой.

3.2. Обсуждение

Для большинства групп камчатских косаток был отмечен достаточно высокий уровень акустической активности, позволяющий предположить, что данные животные по своей экологической специализации сходны с резидентными (рыбоядными) косатками северо-восточной части Тихого океана. Наибольшее количество эхолокационных щелчков, дискретных криков и подводных ударов хвостом было зарегистрировано во время кормления, что указывает на питание косаток рыбой, так как при охоте на морских млекопитающих они практически не издают звуков (Morton, 1990). Параллельно проводившиеся поведенческие наблюдения также свидетельствуют о сходстве камчатских косаток с резидентными по ряду параметров, таких как размер группы, манера передвижения и места кормежки (Тарасян, 2001).

В условиях жизни под водой акустический канал является основным способом передачи информации, так как видимость в воде ограничена дистанцией от метров до десятков метров, а химические сигналы в водной среде распространяются значительно медленнее, чем в воздухе. При этом скорость звука в воде в пять раз выше, чем на воздухе, а затухание значительно ниже, так что если звуковая коммуникация наземных животных, как правило, ограничивается дистанцией 1-10 км, то подводные низкочастотные звуки морских млекопитающих можно зарегистрировать на расстоянии сотен километров (Tyack, Miller, 2002).

В этой ситуации такие высоко социальные животные, как косатки, неизбежно сталкиваются с проблемой взаимной ориентации по голосам сородичей. Косатке, оказавшейся на некотором отдалении от своей группы, необходимо определить расстояние до нее, направление, тип активности входящих в нее животных, и, кроме того, не спутать свою группу с чужой. Чтобы решить все эти задачи с использованием только акустического канала, необходим сложно организованный вокальный репертуар, различные

компоненты которого несут разную функциональную нагрузку. Именно эту картину мы видим в репертуаре косаток.

Наиболее очевидной функцией эхолокационных щелчков является ориентация в пространстве посредством эхолокации, однако не исключено также, что щелчки могут использоваться и для коммуникации. По-видимому, косатки могут ориентироваться не только по собственным щелчкам, но и по щелчкам других членов группы (Barrett-Lennard et al., 1996), а активное использование щелчков при социальном поведении наводит на мысль об их возможном применении для прямой передачи информации. В то же время активнее всего эхолокационные щелчки используются во время кормления, по-видимому, для обнаружения скоплений рыбы и точного определения расстояния до добычи. При кормлении «каруселью» они также могут служить для координации действий группы и взаимной ориентации. При дисперсном кормлении высокая частота использования щелчков, видимо, связана с поиском дисперсно расположенных небольших скоплений рыбы. При кормлении тесной группой хаотическими заныриваниями частота использования щелчков не отличалась от случайной. Возможно, это связано с тем, что при этом типе кормления добыча находится в пределах видимости, а взаимной координации животных не требуется. Интересно, что частота подводных ударов хвостом при этом типе кормления тоже не отличается от случайной, что позволяет предположить, что в этом случае косатки кормятся какой-то крупной рыбой, не имеющей тенденции сбиваться в тесный косяк при нападении хищника (возможно, какие-то из видов лососей). Достоверно чаще случайного косатки использовали подводные удары хвостом при дисперсном кормлении и при охоте «каруселью». Глушение рыбы подводными ударами хвоста было описано также для норвежских косаток (Domenici et al., 2000), которые использовали его преимущественно при кормлении «каруселью» на скоплениях сельди.

При перемещении в целом эхолокация используется достоверно реже случайного, но четко зависит от структуры группы: при дисперсном

передвижении количество щелчков больше случайного, при кластерном – не отличается от случайного и при передвижении тесной группой – меньше случайного. Дисперсное передвижение вообще по соотношению категорий звуков (кроме подводных ударов хвостом) очень похоже на дисперсное кормление, и при поведенческих наблюдениях также создается впечатление, что эти типы активности тесно связаны. По-видимому, целью дисперсного передвижения является поиск скоплений рыбы, а при их обнаружении группа переходит к дисперсному кормлению. Неоднократно приходилось наблюдать, как несколько животных из дисперсно передвигающейся группы на короткое время переходят к кормлению, после чего продолжают движение в прежнем направлении.

Звуки косаток, которые принято считать коммуникативными, распадаются на две большие категории – изменчивые и стереотипные. К изменчивым можно отнести вариабельные крики и свисты, к стереотипным – дискретные крики. По-видимому, степень стереотипности сигналов связана с дистанцией, на которой они используются. Дальнедистантные сигналы должны быть громкими, стереотипными и с четко различимой структурой, так как они подвержены значительным изменениям при прохождении сквозь среду (Titus, 1998; Tyack, Miller, 2002). В то же время близкодистантные сигналы подвержены этим изменениям в значительно меньшей степени, что позволяет передавать большее количество информации путем варьирования физической формы сигнала (Titus, 1998; Tyack, Miller, 2002). Помимо этого при коммуникации на коротких дистанциях животное, принимающее сигнал, может использовать для его интерпретации массу дополнительной информации, например, ситуация, в которой издается звук, возраст и пол вокализирующего животного, расстояние до него. Благодаря этому близкодистантные звуковые сигналы многих птиц (Titus, 1998) и млекопитающих (Tyack, Miller, 2002) значительно более изменчивы по своей структуре, чем дальнедистантные.

Возможно также, что причиной наличия в репертуаре косаток акустический сигналов с различной степенью стереотипии является различная функциональная нагрузка изменчивых и стереотипных категорий звуков: изменчивые звуки в большей степени зависят от поведенческого контекста и отражают эмоциональное состояние животных, а стереотипные являются маркером группы и меньше связаны с контекстом (Ford, 1984).

Действительно, как показал проведенный нами анализ, количество вариабельных криков и свистов резко возрастает при социальном поведении – близкодистантном поведенческом контексте, связанном с повышенной эмоциональной нагрузкой. Форд (Ford, 1989) также отмечал у косаток канадской северной резидентной популяции увеличение доли вариабельных криков в контекстах, связанных с близкодистантными социальными взаимодействиями – социальным поведением и чесанием об дно (beach-rubbing), а Томсен (Thomsen, 2002) описал подобную же тенденцию для свистов. При социальном поведении животные активно взаимодействуют друг с другом, используя разнообразные поведенческие демонстрации, такие как выпрыгивания из воды, хлопки хвостом и грудными плавниками по поверхности воды, плавание кверху брюхом. К сожалению, мы пока не в состоянии адекватно интерпретировать эти демонстрации и не знаем, являются ли они аффилиативным поведением, ритуализованной агрессией или просто игрой. Но независимо от того, какое функциональное значение несут эти демонстрации, они, по-видимому, значительно облегчают интерпретацию издаваемых при этом акустических сигналов, что и позволяет использовать в этом контексте такие изменчивые категории звуков, как вариабельные крики и свисты. Дискретные крики, за исключением криков типа К1, редко используются при социальном поведении. Среди записей, использованных нами для анализа, лишь в одной присутствовало большое количество дискретных криков. По-видимому, это связано с каким-то дополнительным поведенческим контекстом, присутствовавшим в этой ситуации. Во время этой записи социализировавшая группа была разбита на

две подгруппы, находившиеся на расстоянии около 1 км друг от друга. Возможно, дискретные крики использовались для осуществления связи между этими подгруппами. В течение следующего часа подгруппы постепенно объединились.

Стереотипные акустические сигналы косаток представлены дискретными криками, которые, как предположил Форд (Ford, 1991), предназначены для поддержания структуры группы и координации действий ее членов. Наибольшее количество дискретных криков было отмечено нами во время кормления «каруселью», когда группа косаток окружает и удерживает на месте косяк рыбы. Очевидно, что подобная активность требует сложных скоординированных действий всех членов группы, для чего, возможно, и используются дискретные крики. В отличие от эхолокационных щелчков, дискретные крики достоверно чаще случайного используются при кормлении тесной группой хаотическими заныриваниями, а при дисперсном кормлении частота их использования не отличается от случайной. Возможно, при кормлении тесной группой дискретные крики используются для передачи информации о расположении косяка рыбы или о мотивации членов группы, чтобы продолжить передвижение, когда все насытятся. Достоверно реже случайного дискретные крики встречались при передвижении кластерами и тесной группой. В таких случаях вся группа, как правило, движется с одинаковой скоростью в заранее выбранном направлении, так что интенсивного обмена информацией при этих типах активности, видимо, не требуется.

В отличие от большинства дискретных типов звуков, особый контекст использования был отмечен для звуков типа К1. Во-первых, этот тип звуков регулярно встречается при социальном поведении. Во-вторых, достоверно чаще случайного эти звуки используются при дисперсном кормлении и перемещении – типах активности, когда группа сильно рассредоточена на большой площади, причем животные передвигаются поодиночке либо маленькими группами. Интересно, что контекст использования криков типа

К1 близок к контексту использования свистов, которые достоверно чаще случайного используются при социальном поведении и дисперсном кормлении и перемещении. Возможно, крики типа К1 и свисты – это аффилиативные звуки, которые используются во время социального поведения при неагрессивных взаимодействиях между животными, а когда группа дисперсна – для поддержания контакта между ее членами.

Использование вариабельных криков при кормлении и перемещении близко к таковому для дискретных криков – достоверно чаще случайного они встречаются при кормлении «каруселью» и тесной группой хаотическими заныриваниями. По-видимому, в этом случае они так же, как и дискретные крики, используются для координации действий членов группы.

Таким образом, в целом стереотипные акустические сигналы косаток чаще используются при кормлении, а изменчивые – при социальном поведении. В то же время при кормлении и перемещении использование разных категорий стереотипных и изменчивых сигналов различается: дискретные крики (кроме типа К1) и вариабельные крики встречаются преимущественно при кормлении «каруселью» и тесной группой хаотическими заныриваниями, а дискретные крики типа К1 и свисты – при дисперсном кормлении и перемещении. Возможно, что в первом случае акустические сигналы используются для координации действий членов группы, а во втором – просто для поддержания контакта между ними. Интересно, что в обоих случаях используются как стереотипные, так и изменчивые категории звуковых сигналов. По-видимому, они дополняют друг друга, так как стереотипная форма дискретных криков позволяет им нести информацию о групповой и, возможно, индивидуальной принадлежности животных, а изменчивые сигналы за счет вариаций в своей структуре могут более точно передавать заложенную в них информацию. Возможно также, что использование разных категорий сигналов предназначено для восприятия животными на разных расстояниях:

изменчивые сигналы – вблизи, а стереотипные – издалека, при этом содержащаяся в этих сигналах информация может частично дублироваться.

Косатка, отловленная для Утришского дельфинария и транспортировавшаяся на палубе судна к месту передержки, издавала преимущественно дискретные крики двух типов - К7 и К17. Эти типы часто используются косатками в различных контекстах, никак не связанных с опасностью, грозящей кому-либо из членов группы, то есть не являются специфическими сигналами бедствия или предупреждения об опасности. По-видимому, попав в абсолютно новую и неприятную для нее ситуацию, косатка пыталась типичными для своей группы криками позвать на помощь других членов группы или хотя бы восстановить с ними акустический контакт. Записи криков временно пойманных косаток на воздухе производились также в Норвегии (Simon, Ugarte, 2002; Van Parijs et al., 2004), однако записанные при этом звуки, в отличие от криков камчатской косатки, не были частью обычного репертуара группы. Возможно, это связано с различиями в поведении камчатских и норвежских косаток. Отличия в поведении камчатских косаток были отмечены, например, исландским специалистом по отлову косаток Г.Йонссоном, который принимал участие в отлове косаток на Камчатке в 2002 году. По его словам, камчатские косатки ведут себя при обмете сетями совершенно иначе, чем исландские: обметанные исландские косатки остаются в сети, а камчатские уходят из обмета через поплавки. По-видимому, такие различия в поведении в стрессовой для животных ситуации отражают какие-то более глубокие и коренные различия в поведении косаток из разных популяций, следствием чего может быть и различное использование акустических сигналов в ситуации опасности.

ГЛАВА 4.
АНАЛИЗ ДИСКРЕТНЫХ ТИПОВ ЗВУКОВ ГРУПП КОСАТОК, ЗАПИСАННЫХ В РАЙОНЕ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И О-ВА САХАЛИН.

В этой главе представлена классификация звуковых сигналов косаток, записанных в районе Курильских островов и залива Пильтун о-ва Сахалин. Описано 18 дискретных типов звуков для косаток Курильских островов и 6 типов для косаток Сахалина. Сравнение репертуаров дискретных звуков косаток из прибрежных вод Курильских островов и Камчатки показало, что 11 из 18 типов дискретных звуков косаток из района Курильских островов схожи со звуками косаток из района Восточной Камчатки, остальные 7 уникальны. В репертуаре косаток из района Сахалина звуков, близких к дискретным вокализациям камчатских или курильских косаток, обнаружить не удалось.

Из восьми записей групп косаток Курильских островов две включали только звуки, близкие к звукам косаток Восточной Камчатки, в трех присутствовали как уникальные типы звуков, так и типы, близкие к звукам камчатских косаток, и две включали только уникальные типы звуков. От восьмой группы, встреченной в районе скал Ловушки, нам удалось записать лишь два дискретных крика, которые внешне похожи на звуки типа К12, однако столь малый размер выборки не позволяет с точностью утверждать их принадлежность к этому типу. Анализ репертуаров групп косаток Курильских островов позволяет предположить, что косатки Северных и Южных Курил представляют собой два различных акустических клана, районы обитания которых перекрываются в области Средних Курил, хотя для точного ответа на этот вопрос требуются дополнительные исследования. Косатки из района о-ва Сахалин, по-видимому, относятся к отдельному акустическому клану, обособленному и от камчатских, и от курильских групп косаток.

4.1. Результаты

В результате анализа записей звуков групп косаток в районе Курильских островов и Сахалина описано 18 дискретных типов звуков для косаток Курильских островов и 6 типов для косаток Сахалина.

4.1.1. Каталог дискретных типов звуков косаток, записанных в районе Курильских островов.

Параметры перечисленных ниже типов звуков приведены в табл. 9.

Таблица 9. Значения *(M±SD)* частотно-временных параметров для типов звуков курильских косаток.

Тип звука	Число звуков	Расстояние между сайдебандами, кГц					Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность, с	Число пиков
		в начале звука	в середине звука	в конце звука	в точке максимума	в точке минимума			
Kr1	10	1.10±0.14	1.3±0.12	1.31±0.13	1.36±0.12	1.10±0.17	0.27±0.15	0.59±0.17	1.8±0.42
Kr2	4	0.73±0.04	0.68±0.03	0.61±0.02	0.83±0.04	0.61±0.02	0.23±0.03	0.58±0.07	3.00±1.41
Kr3	10	0.52±0.03	0.60±0.04	0.61±0.06	0.64±0.05	0.48±0.03	0.16±0.03	0.53±0.03	2.20±0.42
Kr4	31	1.71±0.31	1.80±0.30	1.44±0.28	1.93±0.32	1.44±0.28	0.49±0.22	0.98±0.24	1.00±0.00
Kr5	16	1.00±0.14	0.90±0.13	0.71±0.22	1.24±0.11	0.71±0.22	0.52±0.19	0.56±0.19	1.75±0.58
Kr6	57	0.42±0.09	0.58±0.08	0.81±0.23	0.81±0.23	0.42±0.09	0.40±0.25	0.28±0.07	1.37±0.52
Kr7	41	0.24±0.07	0.54±0.09	0.98±0.30	0.98±0.30	0.24±0.07	0.75±0.33	0.55±0.12	1.10±0.37
Kr8	122	1.12±0.26	0.63±0.13	0.41±0.09	1.22±0.27	0.41±0.09	0.82±0.24	0.62±0.10	1.01±0.09
Kr9	10	1.00±0.23	1.25±0.17	0.57±0.22	1.34±0.13	0.56±0.23	0.78±0.21	0.69±0.12	2.00±0.00
Kr10	10	0.74±0.12	0.48±0.12	0.28±0.10	0.88±0.08	0.28±0.10	0.60±0.07	1.06±0.11	2.00±0.00
Kr11	12	1.03±0.04	0.55±0.10	0.34±0.04	1.25±0.08	0.34±0.04	0.91±0.06	1.19±0.12	2.50±0.52
Kr12	3	0.62±0.02	0.60±0.02	0.61±0.02	0.67±0.01	0.57±0.01	0.10±0.01	0.62±0.07	6.33±0.58
Kr13	6	0.75±0.19	1.18±0.13	2.06±0.38	2.06±0.38	0.75±0.19	1.31±0.41	0.74±0.26	7.50±1.76
Kr14	51	1.14±0.17	0.91±0.15	0.65±0.18	1.33±0.23	0.59±0.15	0.74±0.20	0.72±0.19	7.02±1.85
Kr15	3	0.78±0.17	1.57±0.22	2.23±0.23	2.23±0.23	0.78±0.17	1.46±0.26	0.36±0.13	2.00±0.00
Kr16	7	0.77±0.19	0.72±0.17	0.71±0.18	0.78±0.19	0.69±0.18	0.09±0.05	0.52±0.07	2.00±0.00
Kr17	2	7.79±1.46	4.84±0.40	4.48±0.06	9.24±0.58	4.35±0.06	4.89±0.52	1.21±0.04	1.00±0.00
Kr18	4	0.54±0.01	0.52±0.04	0.46±0.09	0.57±0.01	0.45±0.08	0.12±0.08	0.77±0.33	1.00±0.00

Kr1. Низкий металлический свист (рис. 40). Характеризуется простой структурой и отсутствием либо небольшой глубиной частотной модуляции.

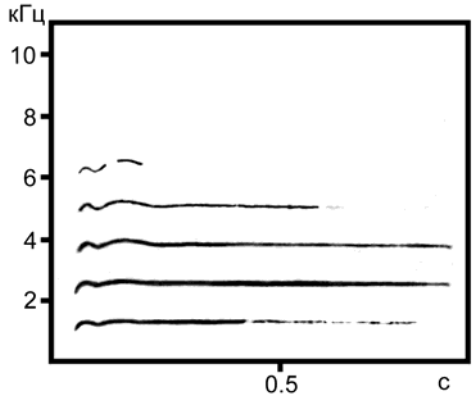


Рис. 40. Сонограмма звука типа Kr1.

Kr2. В начале звука частота возрастает, затем следует частотный спад, после чего частота падает и выходит на плато, а в конце наблюдается небольшой

подъем и понижение частоты (рис. 41). Присутствует высокочастотная составляющая.

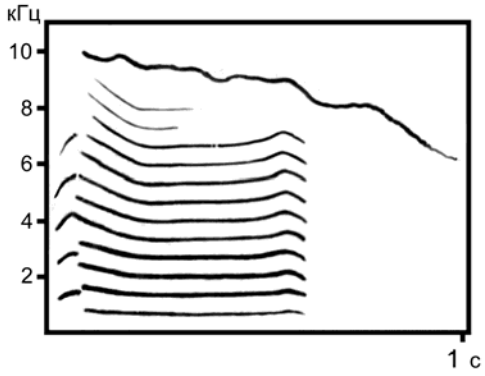


Рис. 41. Сонограмма звука типа Kr2.

Kr3. Звуки данного типа характеризуются довольно простой гармонической структурой и небольшой глубиной частотной модуляции (рис. 42). После небольшого понижения в начале единственной компоненты основная частота повышается и сразу выходит на плато.

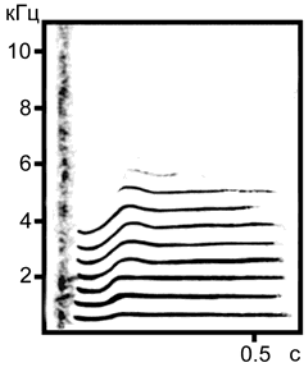


Рис. 42. Сонограмма звука типа Kr3.

Kr4. Этот тип представлен свистоподобными низкомодулированными звуками (рис. 43). После небольшого повышения в начале звука основная частота плавно понижается к его концу.

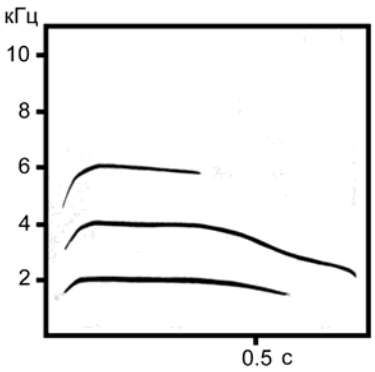


Рис. 43. Сонограмма звука типа Kr4.

Kr5. Звуки данного типа характеризуются простой структурой, в начале звука частота возрастает, затем падает и выходит на плато (рис. 44).

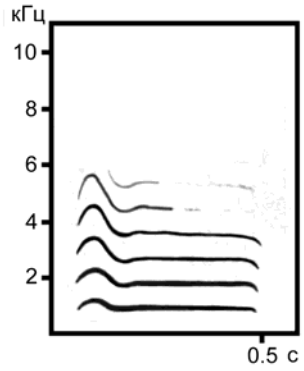


Рис. 44. Сонограмма звука типа Kr5.

Kr6. Звуки небольшой длительности, частота повышается от начала к концу звука (рис. 45).

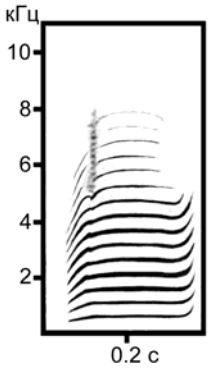


Рис. 45. Сонограмма звука типа Kr6.

Kr7. Низкочастотные звуки, на слух напоминающие скрип двери. Имеют значительную глубину частотной модуляции, что выражается в повышении основной частоты от начала к концу звука (рис. 46).

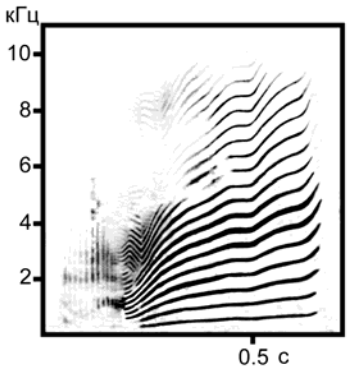


Рис. 46. Сонограмма звука типа Kr7.

Kr8. По звуку похож на слог «виу». Звуки данного типа характеризуются резким снижением основной частоты в начале и ее постепенным понижением к концу. Характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 47).

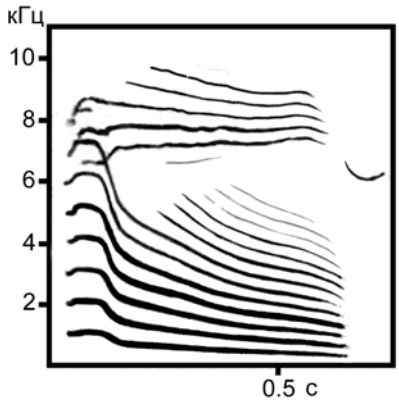


Рис. 47. Сонограмма звука типа Kr8.

Kr9. На слух напоминают крики «ау». В начале звука частота возрастает, затем падает и выходит на плато, в конце звука снова понижается. Характерно наличие высокочастотной составляющей (рис. 48).

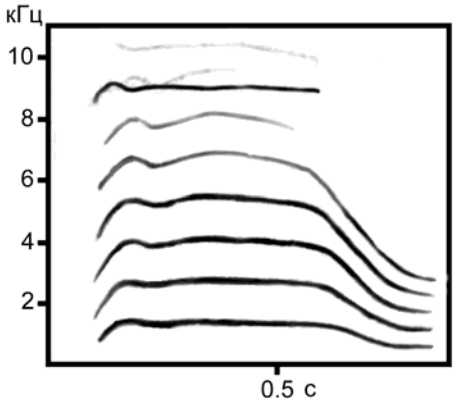


Рис. 48. Сонограмма звука типа Kr9.

Kr10. Гнусавый крик «уау». Наблюдается пик частоты в начале звука, затем частота понижается, снова возрастает и выходит на плато и плавно снижается к концу звука. Характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 49).

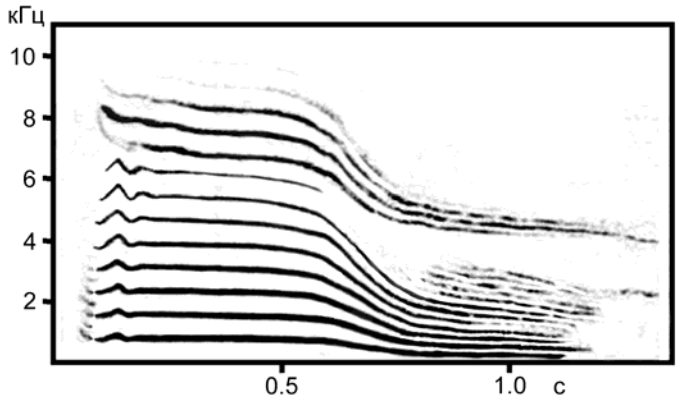


Рис. 49. Сонограмма звука типа Kr10.

Kr11. Похож на звуки предыдущего типа, однако характеризуется более высокой частотой. Присутствует накладывающаяся высокочастотная составляющая (рис. 50).

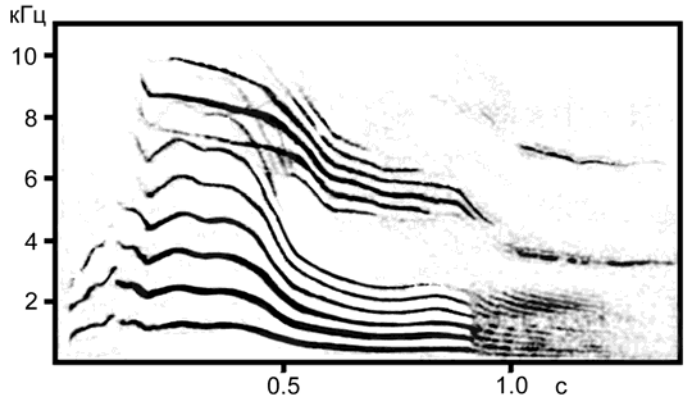


Рис. 50. Сонограмма звука типа Kr11.

Kr12. На слух напоминает блеяние. Частотная модуляция имеет волнообразный характер (рис. 51).

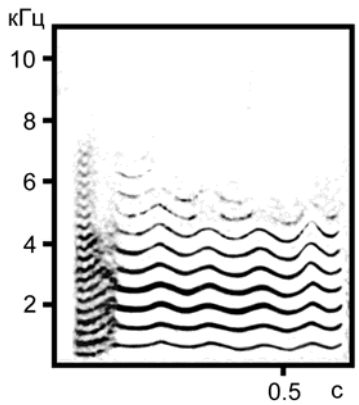


Рис. 51. Сонограмма звука типа Kr12.

Kr13. Звуки данного типа имеют волнообразный подъем частоты (рис. 52).

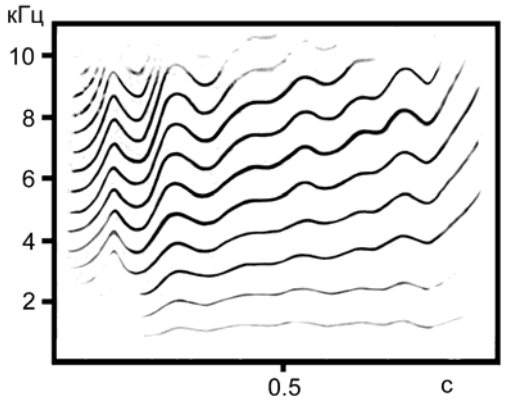


Рис. 52. Сонограмма звука типа Kr13.

Kr14. В звуках данного типа частота волнообразно снижается, характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 53).

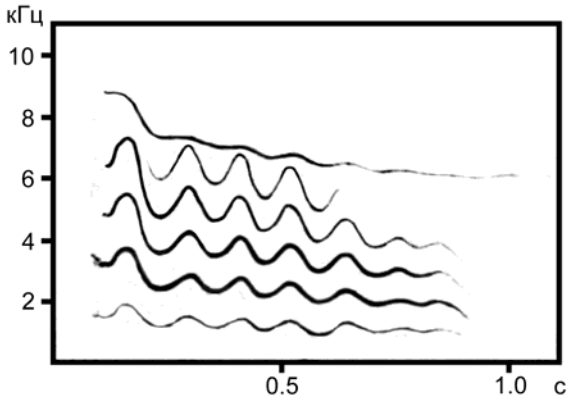


Рис. 53. Сонограмма звука типа Kr14.

Kr15. Короткий резкий визг, частота быстро возрастает в начале звука и плавно снижается в конце (рис. 54).

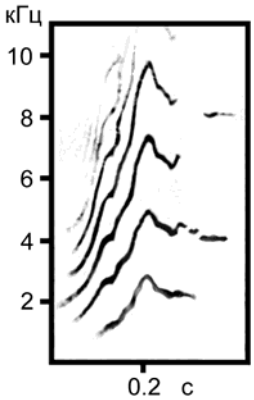


Рис. 54. Сонограмма звука типа Kr15.

Kr16. Звуки небольшой длительности, характеризуются возрастанием частоты в начале звука и довольно резким ее понижением к концу, а также наличием дополнительных частотных полос в начале и конце звука (рис. 55).

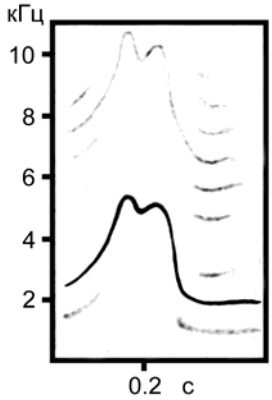


Рис. 55. Сонограмма звука типа Kr16.

Kr17. Состоит из двух частей – низкочастотного урчания и следующего за ним короткого высокочастотного свиста, частота которого сначала резко повышается, а затем так же резко падает и выходит на плато (рис. 56).

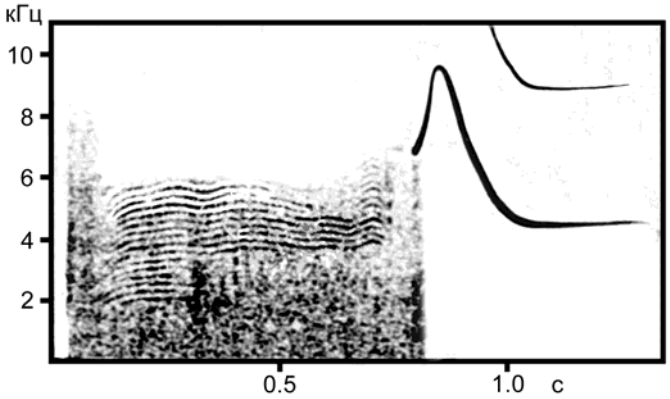


Рис. 56. Сонограмма звука типа Kr17.

Kr18. Низкочастотные звуки с простой структурой, характерно плавное понижение частоты от начала к концу звука (рис. 57). В начале и конце звука присутствуют импульсные компоненты, по слуху напоминающие скрип.

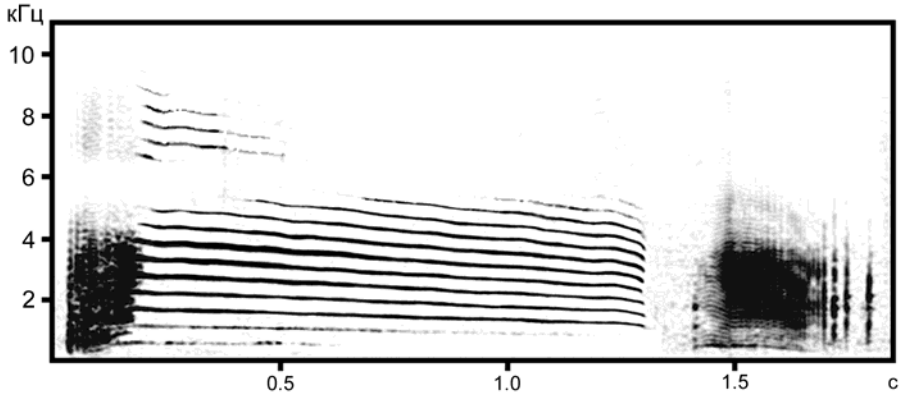


Рис. 57. Сонограмма звука типа Kr18.

4.1.2. Классификация дискретных типов звуков групп косаток, записанных в районе Курильских островов

В табл. 10 показан процент правильного причисления на основе дискриминантного анализа, проведенного по 11 типам звуков курильских косаток. Средний процент правильного причисления типов звуков курильских косаток составил 95.5 % и варьировал от 90 до 100%. Случайный процент правильного причисления в тесте на рандомизацию составил 22.7% и варьировал от 10 до 40%.

Таблица 10. Процент правильного причисления звуков курильских косаток на основании дискриминантного анализа.

Тип звука	Причисление к предсказанному типу											Процент правильного причисления
	Kr1	Kr3	Kr4	Kr5	Kr6	Kr7	Kr8	Kr9	Kr10	Kr11	Kr14	
Kr1	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100.0
Kr3	0	9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	90.0
Kr4	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	100.0
Kr5	0	0	0	9	0	0	1	0	0	0	0	90.0
Kr6	0	0	0	0	9	1	0	0	0	0	0	90.0
Kr7	0	0	0	0	1	9	0	0	0	0	0	90.0
Kr8	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	100.0
Kr9	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	100.0
Kr10	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	100.0
Kr11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	100.0
Kr14	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9	90.0
Total	10	9	10	10	11	10	11	10	10	10	9	95.5

Звуки типов Kr2, Kr12, Kr13, Kr15, Kr16, Kr17 и Kr18 не вошли в дискриминантный анализ, так как количество пригодных для измерения звуков оказалось недостаточным, однако эти звуки обладают ярко выраженными структурными характеристиками, позволяющими с уверенностью отделить их от звуков других типов.

4.1.3. Каталог дискретных типов звуков косаток, записанных в районе о-ва Сахалин

Параметры описанных ниже типов звуков приведены в табл. 11.

Таблица 11. Значения *(M±SD)* частотно-временных параметров для типов звуков косаток, записанных в районе о-ва Сахалин.

Тип звука	Число звуков	Расстояние между сайдебандами, кГц					Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность, с	Число пиков
		в начале звука	в середине звука	в конце звука	в точке максимума	в точке минимума			
S1	20	0.61±0.17	0.76±0.12	0.76±0.13	0.80±0.12	0.60±0.17	0.19±0.10	0.95±0.19	2.40±0.75
S2	23	2.45±0.06	1.40±0.07	1.42±0.06	2.45±0.06	1.38±0.06	1.07±0.08	1.22±0.45	2.00±0.00
S3	32	0.72±0.12	0.71±0.10	0.91±0.17	0.91±0.17	0.59±0.08	0.32±0.15	1.30±0.24	4.16±0.88
S4	20	0.64±0.10	0.83±0.10	0.93±0.12	1.02±0.06	0.64±0.08	0.39±0.09	1.37±0.14	2.00±0.00
S5	20	0.55±0.12	1.16±0.19	1.13±0.16	1.23±0.20	0.54±0.11	0.69±0.18	1.09±0.20	1.55±0.51
S6	34	0.68±0.07	0.76±0.05	0.59±0.05	0.88±0.03	0.59±0.05	0.28±0.06	1.04±0.12	5.26±0.90

S1. Звуки с небольшой глубиной частотной модуляции, характерен резкий скачок частоты вниз в середине звука (рис. 58).

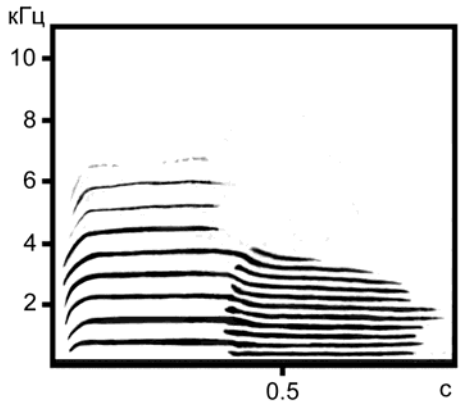


Рис. 58. Сонограмма звука типа S1.

S2. Высокочастотные звуки, частота плавно опускается к середине звука, затем выходит на плато (рис. 59).

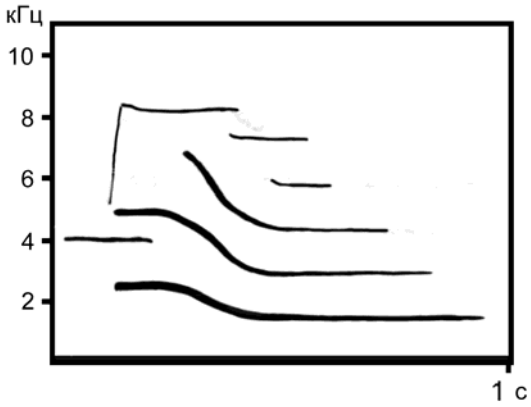


Рис. 59. Сонограмма звука типа S2.

S3. Частота плавно повышается в течение всего звука, характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 60).

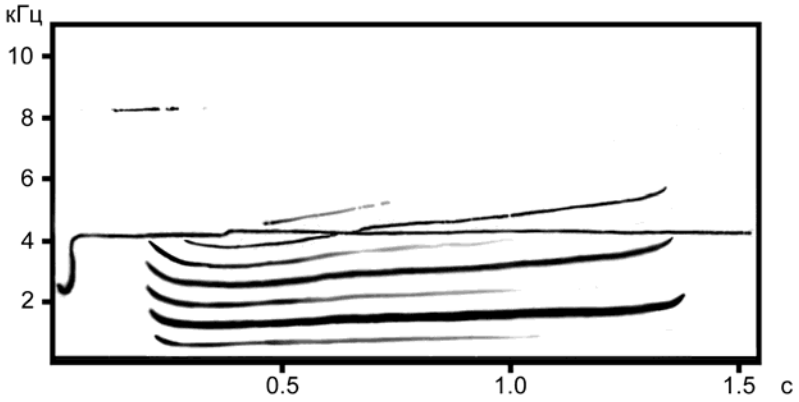


Рис. 60. Сонограмма звука типа S3.

S4. В начале звука частота возрастает, затем выходит на плато, падает и в конце звука также наблюдается небольшой подъем частоты. Характерно наличие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 61).

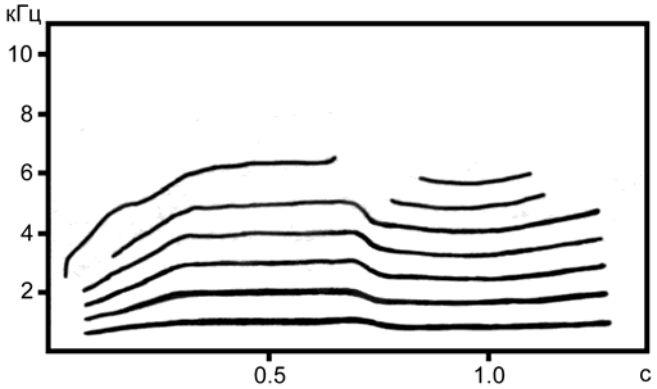


Рис. 61. Сонограмма звука типа S4.

S5. Звуки этого типа начинаются, как правило, с высокочастотной составляющей. Частота низкочастотной составляющей плавно возрастает в начале звука, а затем выходит на плато (рис. 62).

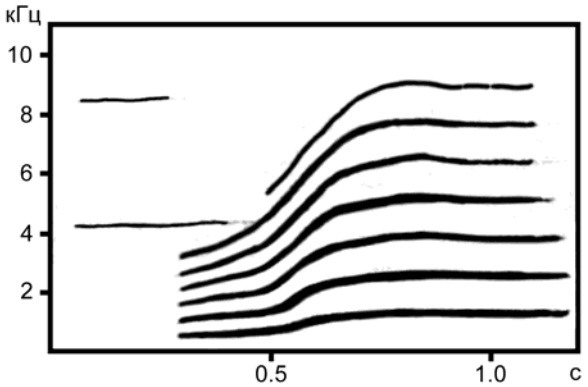


Рис. 62. Сонограмма звука типа S5.

S6. Включают несколько компонентов. В течение основного компонента частота плавно понижается, затем возрастает в конце звука (рис. 63).

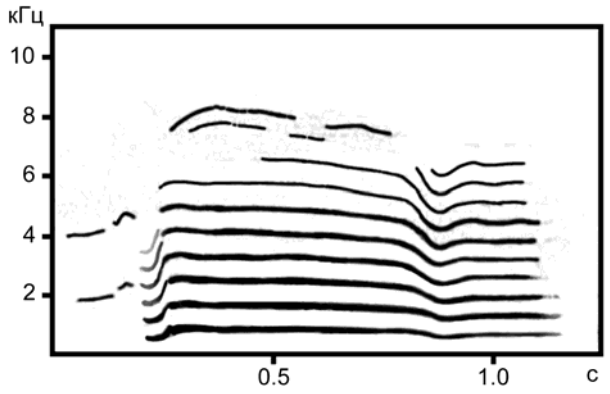


Рис. 63. Сонограмма звука типа S6.

4.1.4. Классификация дискретных типов звуков групп косаток, записанных в районе о-ва Сахалин

Акустическая активность записанной группы сахалинских косаток оказалась довольно высокой – в течение 74 минут записи животные практически непрерывно вокализировали, используя преимущественно дискретные типы звуков.

В табл. 12 показан процент правильного причисления на основе дискриминантного анализа, проведенного по 6 типам звуков сахалинских косаток. Средний процент правильного причисления типов звуков сахалинских косаток составил 98.3 % и варьировал от 90 до 100%. Случайный процент правильного причисления в тесте на рандомизацию составил 34.2% и варьировал от 25 до 50%.

Таблица 12. Процент правильного причисления звуков сахалинских косаток на основании дискриминантного анализа

Тип звука	Причисление к предсказанному типу						Процент правильного причисления
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	
S1	20	0	0	0	0	0	100.0
S2	0	20	0	0	0	0	100.0
S3	0	0	20	0	0	0	100.0
S4	2	0	0	18	0	0	90.0
S5	0	0	0	0	20	0	100.0
S6	0	0	0	0	0	20	100.0
Всего	22	20	20	18	20	20	98.3

4.1.5. Сравнение репертуаров дискретных типов звуков косаток из прибрежных вод Курильских островов, Камчатки и Сахалина

Сравнение репертуаров дискретных звуков косаток из прибрежных вод Курильских островов и Камчатки показало, что 11 из 18 типов дискретных звуков косаток из района Курильских островов схожи со звуками косаток из района Восточной Камчатки, остальные 7 уникальны. В репертуаре косаток из района Сахалина звуков, близких к дискретным вокализациям камчатских или курильских косаток, обнаружить не удалось (табл. 13).

Таблица 13. Типы дискретных криков групп косаток из района Курильских островов, Сахалина и Камчатки

Район сбора материалов	Количество исследованных групп	Количество типов дискретных криков		
		Всего	Общих	Уникальных
Курильские острова	8	18	11	7
Восточная Камчатка	33	21	8	13
Остров Сахалин, залив Пильтун	1	6	0	6

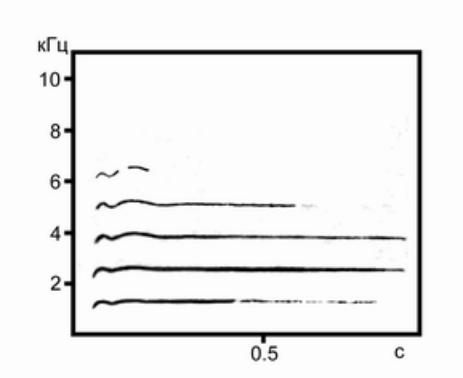
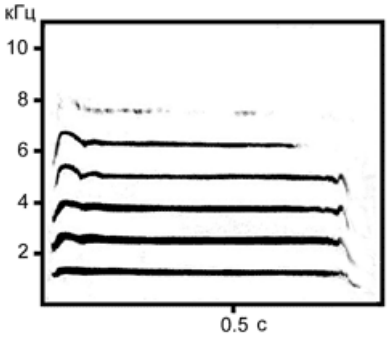
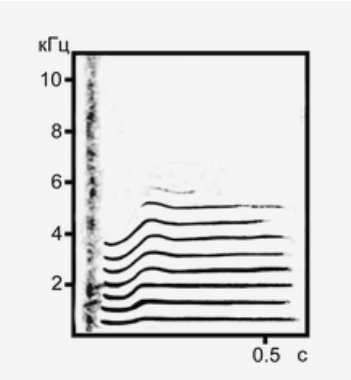
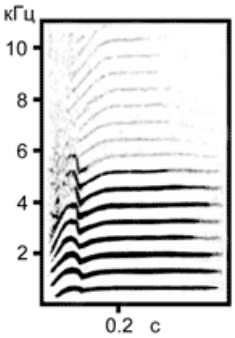
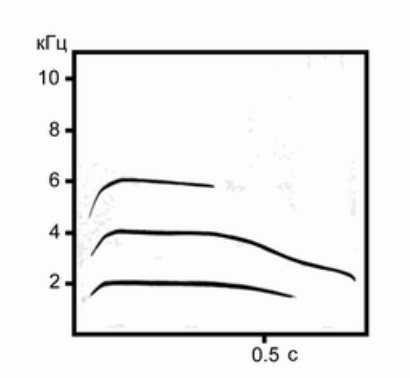
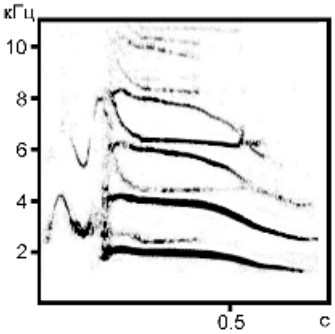
Интересно, что в двух случаях к одному типу дискретных криков камчатских косаток были близки два типа курильских. Средний процент правильного причисления при дискриминантном анализе методом кросс-валидации составил 66% и варьировал от 30 до 100% (табл. 14). Наименьший процент правильного причисления был отмечен для звуков типа Kr9, близких к камчатскому типу К5. Звуки этого типа были причислены также к камчатским типам К3, К18 и К20.

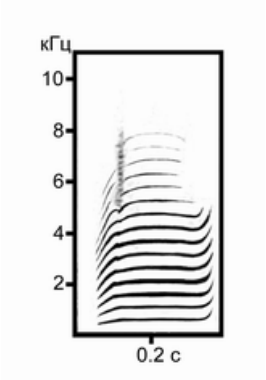
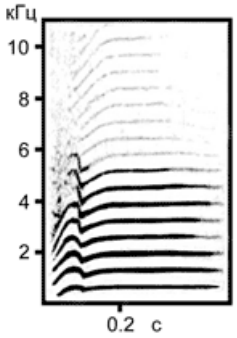
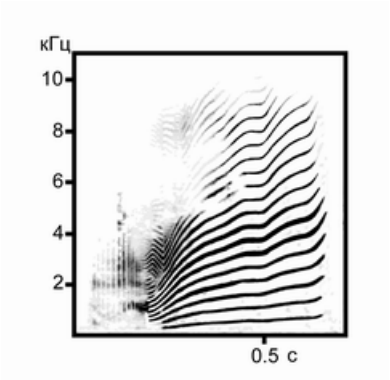
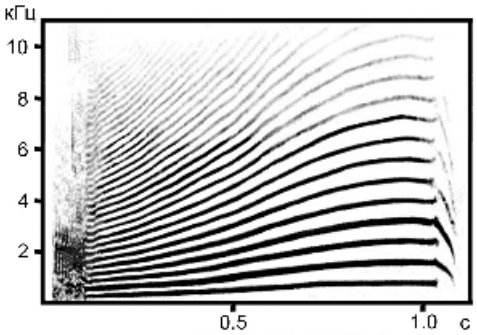
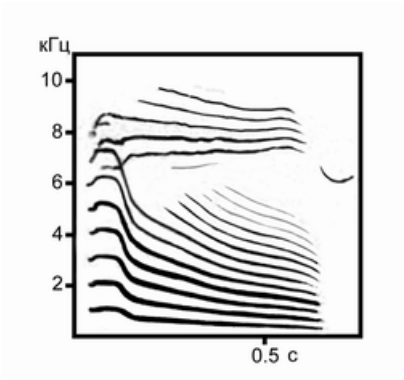
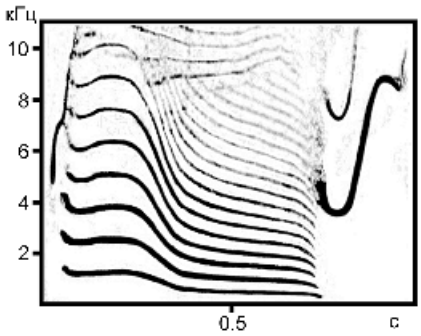
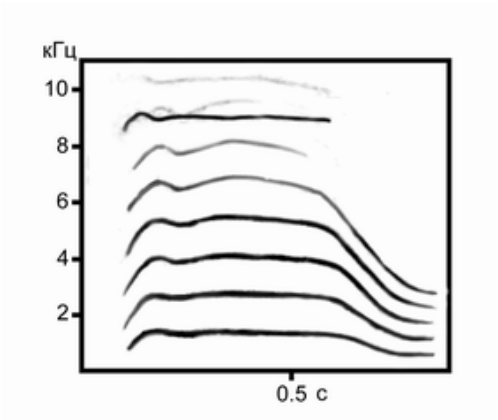
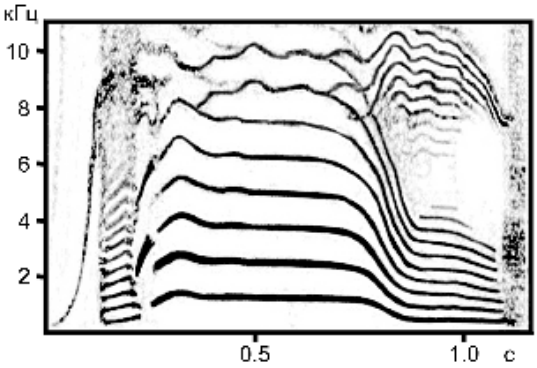
Таблица 14. Процент правильного причисления звуков курильских косаток к типам звуков камчатских косаток на основании метода кросс-валидации.

Тип звука		Причисление к типам звуков камчатских косаток												Процент правильного причисления
		K1	K3	K4	K5	K7	K9	K15	K16	K17	K18	K19	K20	
Тип звука курильских косаток	Kr7(K1)	9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90.0
	Kr1(K3)	0	7	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	70.0
	Kr3,Kr6(K4)	4	0	9	0	0	7	0	0	0	0	0	0	45.0
	Kr9(K5)	0	2	0	3	0	0	0	0	0	3	0	2	30.0
	Kr4(K7)	0	3	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	70.0
	Kr14(K15)	0	0	0	0	0	0	9	1	0	0	0	0	90.0
	Kr8,Kr11(K17)	0	0	0	0	0	1	0	0	12	2	4	1	60.0
	Kr10(K19)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	100.0
Всего		13	12	11	3	7	8	9	3	12	5	14	3	66.0

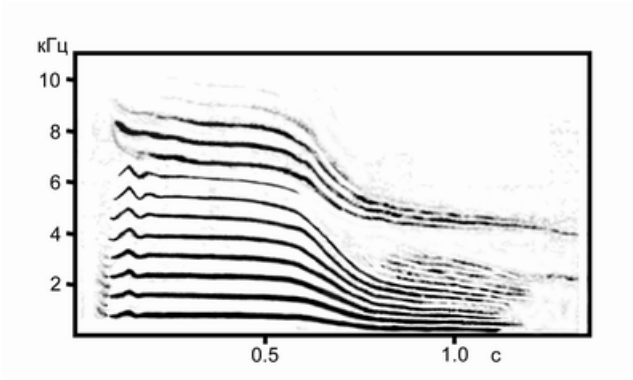
Сонограммы камчатских и близких к ним курильских типов звуков представлены в табл. 15.

Таблица 15. Сравнение дискретных типов звуков косаток Камчатки и Курильских островов

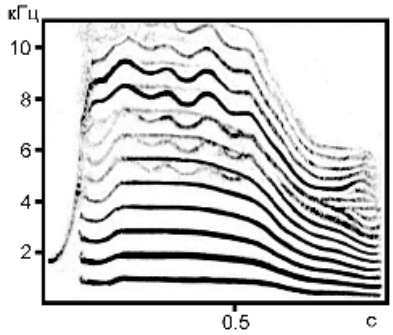
Типы звуков курильских косаток	Типы звуков камчатских косаток
Kr1 	K3 
Kr3 	K4 
Kr4 	K7 

Kr6  	K4 
Kr7  	K1i 
Kr8  	K17 
Kr9  	K5 

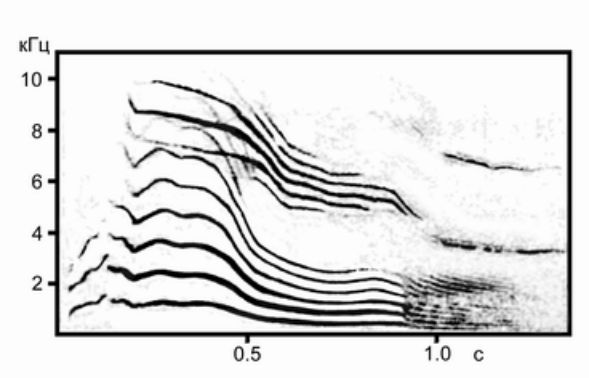
Kr10



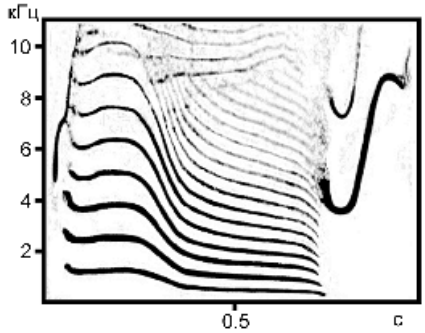
K19



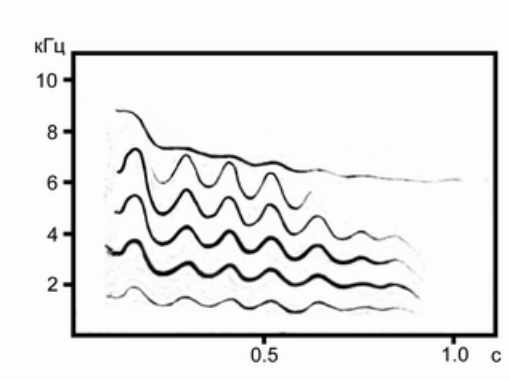
Kr11



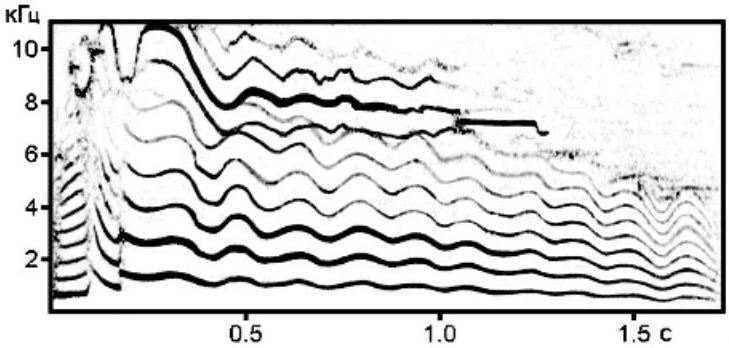
K17



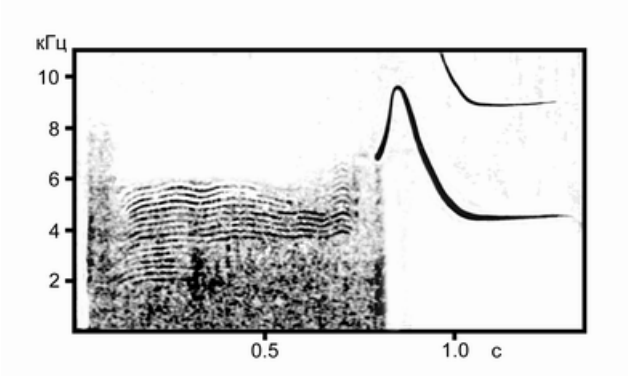
Kr14



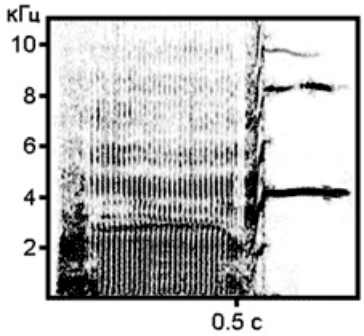
K15



Kr17



K12



Из восьми записей групп косаток Курильских островов две включали только звуки, близкие к звукам косаток Восточной Камчатки, в трех присутствовали как уникальные типы звуков, так и типы, близкие к звукам камчатских косаток, и две включали только уникальные типы звуков (табл. 16). От восьмой группы, встреченной в районе скал Ловушки, нам удалось записать лишь два дискретных крика, которые внешне похожи на звуки типа К12, однако столь малый размер выборки не позволяет с точностью утверждать их принадлежность к этому типу.

Таблица 16. Общие и уникальные типы звуков, зарегистрированные для различных групп курильских косаток (жирным шрифтом выделены уникальные типы звуков).

место записи / тип звука	пролив Алаид	о.Парамушир зал. Майора	IV Курильский пролив	о.Онекотан	о-ва Ловушки	севернее о.Симушир	о.Симушир бух.Мильна	о-ва Черные Братья
Kr1(K3)		+						
Kr2						**+**		
Kr3(K4)			+					
Kr4(K7)			+					
Kr5		**+**						
Kr6(K4)	+							
Kr7(K1)	+						+	
Kr8(K17)		+		+				
Kr9(K5)			+	+				
Kr10(K19)		+		+				
Kr11(K17)		+						
Kr12								**+**
Kr13	**+**							
Kr14(K15)		+		+			+	
Kr15								**+**
Kr16							**+**	
Kr17(K12)					+			
K18								**+**

4.2. Обсуждение.

Большинство косаток, встреченных нами в районе Курильских островов, перемещались в группах по 10 – 15 особей и характеризовались достаточно высоким уровнем акустической активности, что позволяет предположить, что эти животные по своей экологической организации

сходны с резидентными косатками из канадской популяции (Ford, 1984). Единственное исключение составила группа, встреченная в районе о-вов Черные Братья, состоявшая всего из трех самцов, акустическая активность которых, за исключением редкого повторения нескольких уникальных типов стереотипных звуков, была очень низка. Кроме того, данные, полученные методом фотоидентификации, показали сходство формы спинного плавника и седловидного пятна животных из этой группы с таковыми у косаток, принадлежащих к транзитному экологическому типу. По-видимому, вдоль Курильских островов встречаются косатки как резидентного (рыбоядного) экологического типа, так и транзитного типа, специализирующегося на морских млекопитающих, что согласуется с литературными данными по питанию косаток, обитающих в этом районе (Иванова, 1961; Слепцов, 1961).

Исследование показало, что вдоль Курильских островов встречаются как группы косаток с уникальными репертуарами дискретных звуков, так и группы, имеющие общие типы стереотипных вокализаций. Все типы звуков, которые были общими для нескольких групп курильских косаток, в то же время являлись общими и с косатками Восточной Камчатки, то есть не удалось обнаружить какого-либо специфического типа звука, характерного для косаток Курильских островов.

Если сопоставить репертуар дискретных типов звуков с географическим районом записи (рис. 64), видно, что группы, от которых были записаны только уникальные типы звуков, были встречены в районе Средних Курил, а имеющие общие с камчатскими типы звуков – от Северных до Средних Курил. При этом по результатам фотоидентификации было выяснено, что группа, записанная севернее о-ва Симушир, встречалась ранее в районе о-ва Итуруп (Южные Курилы) (Х.Сато, личное сообщение), то есть, по-видимому, мы записали ее в северной части района ее обитания. Хотя нам удалось записать от нее лишь несколько криков одного типа, этот тип не был похож ни на один тип дискретных криков как камчатских, так и курильских косаток. Таким образом, можно предположить, что косатки Северных и

Южных Курил представляют собой два различных акустических клана, хотя для точного ответа на этот вопрос требуются дополнительные исследования. Районы обитания этих кланов, видимо, перекрываются в области Средних Курил, так как группа, записанная в бухте Мильна (южная часть о-ва Симушир), имеет общие типы звуков с другими группами, записанными в районе Северных Курил, то есть относится к северо-курильскому акустическому клану.

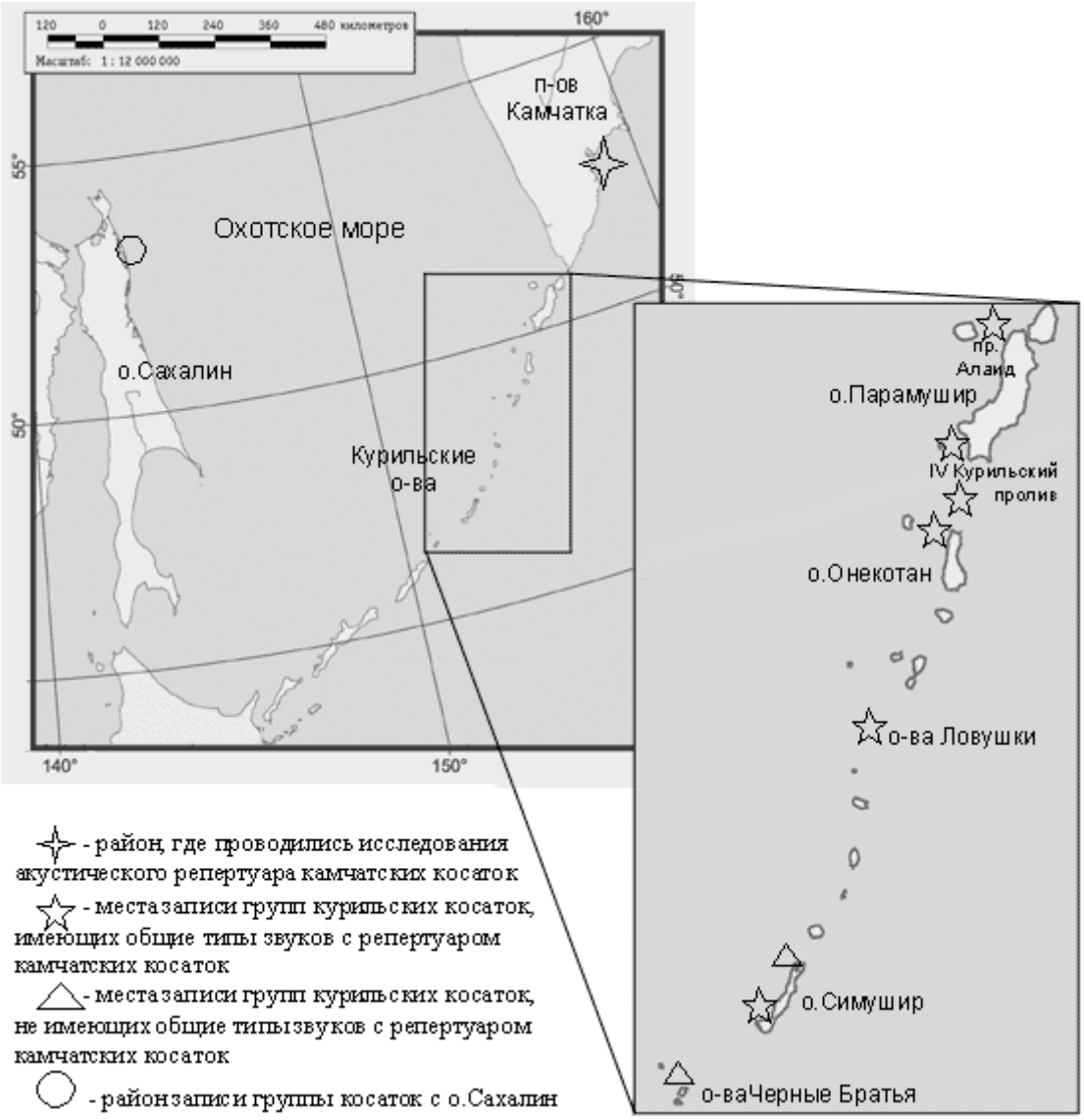


Рис. 64. Районы записи групп косаток Камчатки, Курильских островов и о-ва Сахалин.

Значительно сложнее дело обстоит с популяционной принадлежностью курильских косаток. Исходя из социальной организации, характерной для канадской популяции животных (Ford, 1984, 1989) синонимом популяции

можно считать сообщество, которое имеет отдельный от других сообществ ареал и состоит из одного или нескольких акустических кланов свободно скрещивающихся групп косаток. Очевидно, что если в районе Курильских островов действительно существуют несколько акустических кланов косаток, то они могут относиться как одной популяции, так и к разным. Значительное сходство в вокальных репертуарах позволяет отнести косаток из районов Северных и Средних Курильских островов и косаток из прибрежных вод Восточной Камчатки к одному акустическому клану и, следовательно, к одной популяции. Однако результаты фотоидентификации животных показали, что косатки, встреченные нами вдоль Курильских островов, никогда не отмечались в прибрежных водах Восточной Камчатки, и наоборот. С одной стороны, это может указывать на недостаточную изученность косаток, обитающих в районе Курильских островов. С другой стороны, косатки из прибрежных вод Северных и Средних Курильских островов и косатки из района Восточной Камчатки могут входить в разные популяции. В таком случае общность их акустических репертуаров говорит о том, что в недавнем прошлом эти животные составляли единую популяцию. Для правильной интерпретации сходства вокальных репертуаров косаток из районов Курильских островов и Камчатки необходимы подробные генетические исследования.

Все без исключения типы дискретных звуков, записанных от косаток, встреченных в районе залива Пильтун острова Сахалин, оказались уникальными, что позволяет предположить существование в данном районе акустического клана, обособленного и от камчатских, и от курильских групп косаток. Высокая акустическая активность записанной группы свидетельствует в пользу того, что по экологическому типу эти животные близки к резидентным косаткам Восточной Пацифики. В то же время показано существование в данном районе транзитных косаток, имеющих тот же гаплотип, что у аляскинской популяции AT1 (Бурдин и др., 2004). Таким образом, эти данные дают основание предположить существование в районе восточного побережья о-ва Сахалин двух различных экологических типов косаток, аналогично косаткам Восточной Пацифики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в данной работе представлено описание некоторых аспектов акустической коммуникации косаток акватории Восточной Камчатки и сопредельных территорий.

Мы выяснили, что большинство акустических сигналов камчатских косаток может быть разделено на несколько различимых на слух дискретных типов, внутри которых наблюдается большая или меньшая изменчивость в структуре звуков, что позволяет выделить от 1 до 4 подтипов. Кроме того, в нашей работе было продемонстрировано, что репертуары дискретных криков групп камчатских косаток построены на основе вокальных диалектов, что ранее было показано для косаток Канады, Аляски, Норвегии и Исландии (Ford, 1984, 1991; Moore et al., 1988; Strager, 1995; Yurk et al., 2002).

Каково же функциональное значение дискретных типов звуков – стереотипной категории звуковых сигналов, характерной для косаток из разных точек земного шара, но не описанной для других видов дельфиновых? Форд (Ford, 1989) предположил, что они предназначены для поддержания структуры группы и координации действий ее членов. Однако, хотя поддержание контакта между членами группы может быть одной из важных функций дискретных криков, это не объясняет, зачем репертуары групп содержат такое большое количество типов звуков, так как для этой цели было бы достаточно одного или двух, как, например, во многих группах приматов. Кажется вероятным, что они могут иметь какую-то другую функцию, чем просто контактные крики.

Возможным объяснением больших размеров репертуаров дискретных типов звуков могло бы служить то, что различные типы звуков отражают различные типы поведения или активности, или относятся к разным свойствам пространства, как в некоторых вокализациях приматов. Однако Форду (Ford, 1989) не удалось обнаружить обстоятельств или контекста, который был бы однозначно связан с каким-то определенным типом

дискретных криков. Кроме того, известно, что содержащиеся в неволе косатки в условиях стабильной однородной среды издают все или почти все типы звуков в той же пропорции, что и их группы в природе. Примером может служить самец Наму, пойманный в 1965 году и содержавшийся в одиночестве в течение нескольких месяцев. В отсутствие социального взаимодействия и нормальной среды Наму издавал семь из девяти дискретных типов звуков, используемых его родной группой. Помимо того, что крики имели очень похожую структуру, они издавались практически в тех же пропорциях, что и группой в природе. Два типа звука, так и не записанные от Наму, составляли всего 2.2% от криков его группы в природе (Ford, 1989).

В нашем исследовании из-за недостатка материала нам не удалось проанализировать зависимость частоты использования каждого дискретного типа звука от контекста, однако анализ влияния поведенческого и социального контекста на использование более широких категорий акустических сигналов позволил выявить ряд интересных закономерностей. Это позволяет предположить, что контекст влияет на процентное соотношение различных категорий звуков – эхолокационных щелчков, подводных ударов хвостом, изменчивых акустических сигналов (вариабельных криков и свистов) и стереотипных акустических сигналов (дискретных типов звуков). Что же касается соотношения используемых дискретных типов звуков, то оно, по-видимому, в первую очередь определяется вокальным диалектом данной группы. По-видимому, диалекты постепенно образуются между родственными группами, происходящими от общей предковой группы путем разделения групп (Bigg, 1982; Ford and Fisher, 1982). Форд (Ford, 1989) предполагает, что репертуары дискретных криков развились у косаток для увеличения достоверности и эффективности внутригрупповой коммуникации и для поддержания единства группы. Диалекты в этих репертуарах усиливают эффективность этой акустической сигнальной системы, так как групп-специфические сигналы будут лучше

поддерживать контакт внутри группы, если косатки смогут отличать звуки своей группы от звуков чужой. В то же время, возможно, что изначально вокальные диалекты не были предназначены для выполнения этой функции. Молодые косатки, по-видимому, выучивают репертуар своей родной группы, а не наследуют его генетически. В свою очередь, проанализировав звуки одной семьи косаток, записанные в течение 12 лет, Дееке и др. (Deecke et al., 2000) обнаружили небольшие изменения в структуре звуков, происходившие параллельно у всех членов семьи. По-видимому, вокальные диалекты являются следствием таких постепенных изменений, накапливающихся с течением времени.

Групп-специфические крики также могут выполнять важную функцию индикаторов индивидуальности группы в поддержании долговременной цельности социальной единицы. Большой репертуар криков, уникальных для данной группы, может позволить кодировать детальную информацию относительно принадлежности к данной группе. В таком случае давление отбора будет направлено на то, чтобы животные, рожденные в данной группе, выучивали репертуар группы, так как это удостоверяет принадлежность к группе и дает доступ к преимуществам группового образа жизни и поведенческих традиций данной линии. Кроме того, поддержанию диалектов может способствовать специфическая социальная структура и система спаривания у резидентных косаток. Баррет-Леннард (Barrett-Lennard, 2000) показал, что спаривание внутри семейной группы практически не происходит, редко встречается между группами внутри акустического клана, и наиболее обычно между кланами. Таким образом, диалекты могут выполнять функцию предотвращения инбридинга, позволяя самке по репертуару дискретных криков выбрать наименее родственного самца (Yurk et al., 2002).

Группы косаток проводят большое количество времени с другими группами из своей популяции, включая те, которые имеют абсолютно отличающийся репертуар криков. Между такими группами несомненно

происходит общение, так как их члены часто социально взаимодействуют и кормятся вместе. Форд (Ford, 1989) полагает, что косатки могут различать различных индивидуумов и их групповую принадлежность на основе издаваемых ими групп-специфических криков, и это распознавание может влиять на социальные отношения внутри сообщества. Кроме того, эти крики, возможно, несут контекст-специфическую информацию как внутри, так и между группами. Вариации в эмоциональном статусе и настороженности, видимо, имеют сходное влияние на структуру звуков во всех репертуарах, несмотря на большие различия в основной структуре звуков. Например, крики, издаваемые возбужденными косатками во всех группах обычно короче по длительности и выше по частоте, чем в норме, и чаще повторяются (Ford, 1989). Похожим образом социальное поведение четко связано с увеличением доли аберрантных версий дискретных криков, опять же независимо от того, какой тип звука используется. Форд (Ford, 1989) предполагает, что контекст-специфические модуляции структуры дискретных криков управляются рядом правил, общих для всех косаток, и что такие модуляции в криках одной косатки понятны для других, даже если репертуары их криков различаются.

Здесь становится очевидным отличие диалектов косаток от диалектов человеческих языков. Прежде всего оно состоит в том, что сами дискретные вокализации косаток, по-видимому, не предназначены для передачи конкретной информации, связанной с текущей ситуацией. Об этом говорит и отсутствие четкой зависимости употребления дискретных типов звуков от контекста, и то, что члены различных акустических кланов успешно взаимодействуют, и, очевидно, понимают друг друга. По-видимому, в передаче информации основную роль играют вариабельные звуковые сигналы, а также модуляции в структуре дискретных криков. Основной функцией репертуаров дискретных типов звуков остается маркировка групповой принадлежности. Очевидно, что в этом случае формирование диалектов косаток будет происходить по несколько иным принципам, чем

диалектов человеческих языков. Во-первых, этот процесс будет происходить значительно быстрее, за время, сопоставимое с временем формирования и разделения групп. Дееке и др. показали наличие изменений в параметрах звуков за период 12-13 лет, причем изменения происходили параллельно у всех членов группы независимо от возраста и пола (Deecke et al., 2000). Во-вторых, так как одной из функций диалектов, очевидно, является предотвращение инбридинга (Yurk et al., 2002), то репертуары дискретных типов звуков должны включать как быстро изменяющиеся со временем типы, которые будут специфическими для каждой группы, так и более консервативные типы, которые будут маркировать отдаленное родство этих групп. Действительно, в той же работе (Deecke et al., 2000) из двух типов звуков существенные изменения за период исследования были отмечены только для одного, а структура второго оставалась неизменной.

Благодаря этой особенности диалектов косаток путем сравнения репертуаров дискретных криков мы можем выявить родство групп как в отдельном регионе, так и между различными регионами. Результаты анализа репертуаров дискретных типов звуков групп косаток Восточной Камчатки показали, что все эти группы имеют общие типы звуков, то есть представляют собой один акустический клан, и, следовательно, одну популяцию. Репертуар дискретных криков косаток акватории Северных Курильских островов включает типы криков, очень близкие по своей структуре к дискретным крикам косаток Восточной Камчатки. Это позволяет предположить, что косатки Восточной Камчатки и косатки Северных Курил произошли от одной предковой популяции и в недавнем прошлом, по-видимому, составляли единую популяцию. Являются ли они единой популяцией в настоящее время, пока неизвестно, однако по результатам фотоидентификации не удалось выявить каких-либо пересечений между животными, встреченными нами на Северных Курилах и на Камчатке.

Что касается южно-курильских косаток, звуки группы, записанной севернее о-ва Симушир и встречавшейся ранее в районе о-ва Итуруп, не

были похожи ни на один тип дискретных криков как камчатских, так и северо-курильских косаток. Таким образом, можно предположить, что косатки Северных и Южных Курил представляют собой два различных акустических клана, хотя для точного ответа на этот вопрос требуются дополнительные исследования. Районы обитания этих кланов, видимо, перекрываются в области Средних Курил, так как группа, записанная в бухте Мильна (южная часть о-ва Симушир), имеет общие типы звуков с другими группами, записанными в районе Северных Курил, то есть относится к северо-курильскому акустическому клану (см. рис. 64).

Вторая группа, записанная на Южных Курилах (район о-вов Черные Братья), также имела уникальный репертуар дискретных типов звуков, однако степень акустической активности, размер группы и морфологические признаки свидетельствуют в пользу того, что эта группа принадлежит к транзитному (плотоядному) экотипу.

Все без исключения типы дискретных звуков, записанных от косаток, встреченных в районе залива Пильтун острова Сахалин, оказались уникальными, что позволяет предположить существование в данном районе акустического клана, обособленного и от камчатских, и от курильских групп косаток. Высокая акустическая активность записанной группы свидетельствует в пользу того, что по экологическому типу эти животные близки к резидентным косаткам Восточной Пацифики. В то же время показано существование в данном районе транзитных косаток, имеющих тот же гаплотип, что у аляскинской популяции AT1 (Бурдин и др., 2004). Таким образом, эти данные дают основание предположить существование в районе восточного побережья о-ва Сахалин двух различных экологических типов косаток, аналогично косаткам Восточной Пацифики.

Насколько репрезентативно наше исследование с точки зрения экстраполяции на другие регионы Дальнего Востока России и сравнимы ли наши результаты с данными, полученными для популяций косаток в других

точках земного шара? Мы не знаем, сколько популяций косаток обитает на Дальнем Востоке России и где расположены границы между этими популяциями. Косатки, записанные нами в районе Восточной Камчатки (Авачинский залив), представляют собой одну популяцию, но не исключено, что в этом районе могут существовать и другие симпатрические популяции, по каким-либо причинам не попавшие в зону нашего внимания. Популяционная структура косаток за пределами Авачинского залива неизвестна. Косатки Северных Курил, по-видимому, представляют собой недавно отделившуюся или, возможно, до сих пор единую популяцию с косатками Авачинского залива, а косатки Южных Курил и Сахалина – отдельные популяции. Кроме того, по некоторым данным (Бурдин и др., 2004; Т. Шулежко, личное сообщение) в этих районах встречаются также косатки транзитного (плотоядного) экотипа, которые, согласно исследованиям ученых в Восточной Пацифике (Baird, 2000; Baird and Whitehead, 2000), никогда не скрещиваются с резидентными, и, следовательно, представляют собой отдельную популяцию.

Как далеко простираются границы популяции, обитающей в районе Авачинского залива? С одной стороны, результаты фотоидентификации животных показали, что косатки, встреченные нами вдоль Курильских островов, никогда не отмечались в прибрежных водах Восточной Камчатки, и наоборот. С другой стороны, в 2002 году во время судового учета морских млекопитающих в бухте Корфа (Корякия) мы встретили группу косаток, перед этим отмеченную в Авачинском заливе в 1999 году. Расстояние от Авачинского залива до бухты Корфа по прямой – около 900 км, а вдоль береговой линии – более 1000 км. Таким образом, косатки, по-видимому, могут передвигаться достаточно широко, однако предпочитают держаться в пределах определенного района обитания. Для установления районов обитания и границ между популяциями косаток Дальнего Востока России требуются дальнейшие исследования.

К сожалению, нам не удалось провести сравнение описанных нами репертуаров дискретных типов звуков с хорошо изученными и описанными (Ford, 1984, 1991; Yurk et al., 2002) репертуарами групп из восточной части Тихого океана. Это связано с тем, что литературных данных недостаточно для проведения такого сравнения, так как для точной констатации принадлежности звуков к одному типу необходимо иметь выборку звуков той и другой популяции, а не единичную сонограмму, представленную в статье. Мы надеемся, что в дальнейшем нам удастся провести сравнение репертуаров дискретных типов звуков косаток Дальнего Востока России с репертуарами косаток Аляски и Канады, что поможет пролить свет на историю формирования популяций косаток в северной части Тихого океана и в целом на стратегию расселения и механизмы адаптации этого вида к различным условиям обитания, а также на функции вокальных диалектов и эволюционные механизмы, лежащие в основе их формирования и развития.

ВЫВОДЫ

1. Большая часть звуков косаток исследуемой популяции может быть разделена на несколько различимых на слух дискретных типов. Внутри этих типов наблюдается большая или меньшая изменчивость в структуре звуков, что позволяет выделить от 1 до 4 подтипов.

2. Репертуар дискретных типов звуков исследованных нами групп косаток построен на основе вокальных диалектов.

3. Все семь исследованных групп косаток Восточной Камчатки относятся к одному акустическому клану.

4. Исследованные нами группы косаток Восточной Камчатки по своей экологической специализации сходны с резидентными (рыбоядными) косатками северо-восточной части Тихого океана.

5. Различные категории акустических сигналов используются косатками в разных пропорциях в зависимости от поведенческого и социального контекста. В целом стереотипные акустические сигналы косаток чаще используются при кормлении, а изменчивые – при социальном поведении.

6. Косатки, обитающие в районе заливе Пильтун острова Сахалин, не имеют общих типов звуков с косатками Восточной Камчатки и Курильских островов, то есть относятся к обособленному от них акустическому клану.

7. Значительное сходство в вокальных репертуарах позволяет отнести косаток из районов Северных и Средних Курильских островов и косаток из прибрежных вод Восточной Камчатки к одному акустическому клану, в недавнем прошлом составлявшем единую популяцию.

8. Можно предположить, что косатки Северных и Южных Курил представляют собой два различных акустических клана, районы обитания которых перекрываются в области Средних Курил.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была выполнена при финансовой поддержке Общества охраны китов и дельфинов (Whale and Dolphin Conservation Society). Прежде всего мне хотелось бы выразить огромную благодарность моим научным руководителям – Е.П.Крученковой и А.М.Бурдину, а также И.А.Володину за неоценимую помощь на всех этапах работы. Спасибо М.Е.Гольцману за ценные советы и комментарии. Спасибо моим оппонентам А.А.Никольскому и И.И.Затевахину. Мне также хотелось бы поблагодарить моих коллег по экспедиции – Х.Сато, К.Тарасян, Н.Павлова, А.Миронову, Е.Джикия, В.С.Никулина, Т.Ивкович, И.Федутина, И.Шевченко, А.Волкова, а также экипажи СТ «Авачинский» и водолазного бота «Чайка» за помощь в организации этой работы. Спасибо В.Н.Бурканову за то, что взял меня в первую экспедицию по Курилам в 2003 году, и Т.Шулежко за предоставленные записи курильских косаток и их обработку. Спасибо акустикам из Института Биологии Моря, предоставившим записи сахалинских косаток, и Г.Цидулко, обеспечившем доставку этих записей в Москву.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Филатова О.А., Бурдин А.М., Сато Х., Тарасян К.К., Джикия Е.Л., Миронова А.М., Хойт Э. 2002. Вокализации камчатских косаток: структура и диалекты // Материалы Второй Международной Конференции "Морские Млекопитающие Голарктики", п.Листвянка, Байкал, Россия.

О.А. Филатова, А.М. Бурдин, Э. Хойт, Х. Сато. 2003. Вокальные диалекты в акустическом репертуаре камчатских косаток // Материалы международной конференции "Териофауна России и сопредельных территорий" (VII Съезд Териологического Общества), Москва, Россия, с. 367-368.

О. А. Филатова, А. М. Бурдин, Э. Хойт, Х. Сато. 2004. Каталог дискретных типов звуков, издаваемых резидентными косатками (*Orcinus orca*) Авачинского залива п-ова Камчатка // Зоологический журнал. Т. 83(9). С. 1169-1180.

Федутин И. Д., Филатова О. А., Бурдин А.М., Шевченко И.Н. 2004. Опыт применения мобильной стереосистемы гидрофонов для акустической локализации косаток (*Orcinus orca*) в Авачинском заливе // Материалы Третьей Международной Конференции "Морские Млекопитающие Голарктики", Коктебель, Украина. С. 558-561.

Филатова О. А., А. М. Бурдин, Э. Хойт, Х. Сато 2004. Изменчивость в акустических сигналах камчатских косаток (*Orcinus orca*): поведенческий контекст и вокальные диалекты // Материалы Третьей Международной Конференции "Морские Млекопитающие Голарктики", Коктебель, Украина. С. 562-564.

Шулежко Т.С., Филатова О.А., Бурканов В.Н., Бурдин А.М. 2004. Сравнительный анализ вокализаций косаток (*Orcinus orca*) из района Курильских островов, Сахалина и Камчатки // Материалы Третьей Международной Конференции "Морские Млекопитающие Голарктики", Коктебель, Украина. С. 585-591

Filatova O.A., Burdin A.M., Sato H. 2002. Analysis of the discrete calls of killer whales from the Avacha Gulf of Kamchatka, Far East Russia // Proceedings of the 4th International Orca Symposium and Workshop, Chize, France. P. 65-67

Filatova O.A., Burdin A.M., Hoyt E., Sato H. 2003. Vocal dialects in killer whales of eastern Kamchatka peninsula, Russia // Proceedings of 15th Bienn. Conf., Soc. of Marine Mammalogy, Greensboro, NC, USA, P. 51.

Filatova O. A., Burdin A. M., Hoyt E., Sato H. 2004. Acoustic behaviour as a key for the status of killer whales (*Orcinus orca*) in Eastern Kamchatka, Russia // Advances in Ethology (Supplements to Ethology). Ed. by C.Voigt, H.Hofer. V. 38. P. 127.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берзин А.А., Владимиров В.Л., 1982. Новый вид косатки из Антарктики // Природа. №6. С. 31.

Бетешева Е.И., 1961. Питание промысловых китов Прикурильского района // Китообразные дальневосточных морей. М.: АН СССР. С. 7-12. (Тр. ин-та морфологии животных им. А.М.Северцова; вып. 34).

Бурдин А.М., Баррет-Леннард Л., Сато Х., Хойт Э., Тарасян К.К., Филатова О.А., 2004. Предварительные результаты изучения генетики косатки (*Orcinus orca*) в Дальневосточных морях России // Материалы Третьей Международной Конференции "Морские Млекопитающие Голарктики", Коктебель, Украина. С. 109-110.

Владимиров В.Л., 1993. Современное распределение, численность и популяционная структура китов дальневосточных морей // Автореф. диссер. на соиск. ученой степени к.б.н. ТИНРО. Владивосток. 28 с.

Гептнер В.Г., 1976. Млекопитающие Советского Союза. Москва: "Высшая школа".

Дозье Т., 1980. Киты и другие морские млекопитающие. Москва: Мир.

Иванова Е.И., 1961. О тихоокеанской косатке // Китообразные дальневосточных морей. М.: АН СССР. С. 205-211. (Тр. ин-та морфологии животных им. А.М.Северцова; вып. 34).

Никольский А.А., 1975. Основные модификации брачного крика самца бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus*) // Зоол. журн. Вып.12. С. 1897-1900.

Никольский А.А., 1980. Локальные диалекты, географическая изменчивость и наследование признаков звуковых сигналов потомством млекопитающих / Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука. С. 158-167.

Никольский А.А., Фроммольт К.-Х., 1989. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ. 128 с.

Слепцов М.М., 1955. Китообразные дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 161 с.

Соколов В.Е., 1979. Систематика млекопитающих. Москва: Высшая школа.

Тарасян К.К., 2001. Пищевое поведение косаток Авачинского залива // Дипломная работа: МГУ им. М.В.Ломоносова.

Томилин А.Г., 1957. Китообразные. Животные СССР и сопредельных государств. М.: Изд-во АН СССР. 756 с.

Томилин А.Г., 1962. Китообразные фауны морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 212 с.

Шунтов В.П., 1993. Современное распределение китов и дельфинов в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана // Зоол. журн. Вып. 72. №7. С. 131-141.

Bain D.E., 1986. Acoustic behavior of *Orcinus*: sequences, periodicity, behavioral correlates and an automated technique for call classification / Behavioral Biology of Killer Whales, Editor B. C. Kirkevold and J. S. Lockard. New York: A. R. Liss. P. 335-371.

Baird R. W., 2000. The killer whale: foraging specializations and group hunting / Cetacean Societies (Ed. by J. Mann, R.C. Connor, P.L. Tyack and H. Whitehead). P. 127-153.

Baird R. W., P. J. Stacey., 1988. Variation in saddle patch pigmentation in populations of killer whales (*Orcinus orca*) from British Columbia, Alaska, and Washington State // Can. J. Zool. V. 66. P. 2582-2585.

Baird R. W., Abrams P. A., and Dill L. M., 1992. Possible indirect interactions between transient and resident killer whales: implications for the evolution of foraging specializations in the genus *Orcinus* // Oecologia. V. 89. P. 125-132.

Baird R. W., Dill L. M., 1996. Ecological and social determinants of group size in transient killer whales // Behavioral Ecology. V. 7(4). P. 408-416.

Baird R. W., Whitehead H., 2000. Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns // Can.J.Zool. V. 78. P. 2096–2105.

Barrett-Lennard L. G., 2000. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis // PhD thesis. University of British Columbia, Vancouver.

Barrett-Lennard L.G., Ford J.K.B., and Heise K., 1996. The mixed blessing of echolocation: differences in sonar use by fish-eating and mammal-eating killer whales // Animal Behaviour. V. 51. P. 553-565.

Bigg M. A., 1982. An assessment of killer whale *(Orcinus orca)* stocks off Vancouver Island, British Columbia // Rep. Int. Whaling Comm. V. 32. P. 655-666.

Bigg M.A., MacAskie I., Ellis G., 1983. Photo-identification of individual killer whales // Whalewatcher. P. 3-5.

Bigg M. A., Olesiuk P. F., Ellis G. M., Ford J. K. B., and Balcomb K. C. III, 1990. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Rep. int. Whal. Commn. Special Issue 12. P. 386-406.

Boughman J.W., 1998. Vocal learning by greater spear-nosed bats // Proceedings Royal Society B. V. 265. P. 227-233.

Bowles A.E., Young W.G., Asper E.D., 1988. Ontogeny of stereotyped calling of a killer whale calf, *Orcinus orca*, during her first year // Rit Fiskideildar. V. 11. P. 251-275.

Burdin A.M., Hoyt E., Sato H., Filatova O., and Tarasyan K., 2001. The ecology of *Orcinus orca* in Southeast Kamchatka, Russia // Proceedings of the 14th Biennial Conference of Society of Marine Mammalogy, Vancouver, Canada, P. 103.

Caldwell M. C., Caldwell D. K., 1972. Vocal mimicry in the whistle mode by an Atlantic bottlenosed dolphin // Cetology. V. 9. P. 1-8.

Covey E., Casseday J. H., 1995. The lower brainstem auditory pathways / Hearing by bats. A. N. Popper & R. R. Fay (Eds.), New York: Springer. P. 235-295.

Deecke V.B., Ford J.K.B., and Spong P., 2000. Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission // Animal Behaviour. V. 60. P. 629-638.

Domenici P., Batty R.S., Simila T., and Ogam E., 2000. Killer whales (*Orcinus orca*) feeding on scooling herring (*Clupea harengus*) using underwater tail-slaps: kinematic analyses of field observations // The Journal of Experimental Biology. V. 203. P. 283-294.

Esser K. H., Schmidt U., 1989. Mother-infant communication in the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor* (Chiroptera, Phylostomidae) —evidence for acoustic learning // Ethology. V. 82. P. 156-168.

Fischer J., Hammerschmidt K., Cheney D.L., and Seyfarth R.M., 2001. Acoustic features of female chacma baboon barks // Ethology. V. 107. P. 33–54.

Ford J.K.B., 1984. Call traditions and dialects of killer whales *(Orcinus orca)* in British Columbia. // Ph.D. thesis. Univ. British Columbia, Vancouver. 288 p.

Ford J.K.B., 1989. Acoustic behavior of resident killer whales *(Orcinus orca)* off Vancouver Island, British Columbia // Can. J. Zool. V. 67. P. 727-745.

Ford J.K.B., 1991. Vocal traditions among resident killer whales *(Orcinus orca)* in coastal waters of British Columbia // Can. J. Zool. V. 69. P. 1454-1483.

Ford J.K.B., Ellis G.M., and Balcomb K.C., 1994. Killer whales. The natural history and genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington State. UBC Press, Vancouver, Canada

Ford J.K.B., Ellis G.M., Barrett-Lennard L.G., Morton A.B., Palm R.S., and Balcomb K.C. 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters // Can. J. Zool. V. 76. P. 1456–1471.

Ford J.K.B., Ellis G.M., 1999. Transients: Mammal-Hunting Killer Whales. UBC Press, Vancouver, and Univ. of Washington Press, Seattle.

Ford J. K. B., Fisher H. D., 1982. Killer whale *(Orcinus orca)* dialects as an indicator of stocks in British Columbia // Rep. Int. Whaling Comm. V. 32. P. 671-679.

Frazer L. N., Mercado E. III, 2000. A sonar model for humpback whale song // IEEE J. Oceanic Eng., V. 25. P. 160–182.

Gouzoules H., Gouzoules S., 1989. Design features and developmental modification of pigtail macaque, *Macaca nemestrina*, agonistic screams // Animal Behaviour. V. 37. P. 383–401.

Guinet C., Bouvier J., 1995. Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale *(Orcinus orca)* calves at Crozet Archipelago // Can. J. Zool. V. 73. P. 27-33.

Hammerschmidt K., Todt D., 1995. Individual differences in vocalisations of young Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): a multi-parametric analysis to identify critical cues in acoustic signaling // Behaviour. V. 132. P. 381–399.

Hausberger M., Richard J.P., Black J.M., and Quris R., 1994. A quantitative analysis of individuality in barnacle goose loud calls // Bioacoustics. V. 5. P. 247–260.

Hoelzel A. R., Dahlheim M. E., and Stern S. J., 1998. Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the Eastern North Pacific, and genetic differentiation between foraging specialists // J. Heredity. V. 89. P. 121-128.

Hoyt E., 1995. The whale called killer. Camden House Publishing.

Janik V.M., Slater P.J.B., 1997. Vocal learning in mammals // Advances in the Study of Behavior. V. 26. P. 59-99.

Janik V.M., Slater P.J.B., 2000. The different roles of social learning in vocal communication // Animal Behaviour. V. 60. P. 1-11.

Jones G., Ransome R. D., 1993. Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime // Proc. R. Soc. Lond. V. 252B. P. 125-128.

Kroodsma D., Konishi M., 1991. A suboscine bird (eastern phoebe, *Sayornis phoebe)* develops song without auditory feedback // Anim. Behav. V. 42. P. 477-487.

Kroodsma D.E., Miller E.H., 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. N. Y.: Cornell Univ. Press. 587 p.

Leatherwood J. S., Dahlheim M. E., 1978. Worldwide distribution of pilot whales and killer whales // Naval Ocean Systems Center, Tech. Rep. V. 443. P. 1-39.

Lopez J. C., Lopez D., 1985. Killer whales *Orcinus orca* of Patagonia Punta-Norte Argentina and their behavior of intentional stranding while hunting nearshore // Journal of Mammalogy. V. 66. P. 181-183.

Matkin C.O., Ellis G.M., Saulitis E., Barrett-Lennard L.G., and Matkin D.R., 1999. Killer whales of southern Alaska. North Gulf Oceanic Society, Homer, Alaska.

McCowan B., Reiss D., 1995. Quantitative comparison of whistle repertoires from captive adult bottlenose dolphins (Delphinidae, *Tursiops truncatus*): a re-evaluation of the signature whistle hypothesis // Ethology. V. 100. P. 194–209.

McCowan B., Reiss D., 2001. The fallacy of ‘signature whistles’ in bottlenose dolphins: a comparative perspective of ‘signature information’ in animal vocalizations // Animal Behaviour. V. 6. P. 1151–1162.

McCowan B., Reiss D. and Gubbins C., 1998. Social familiarity influences whistle acoustic structure in adult female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // Aquatic Mammals. V. 24. P. 27–40.

McGregor P. K., Krebs J. R., 1982. Song types in a population of great tits *(Parus major):* their distribution, abundance and acquisition by individuals // Behaviour. V. 79. P. 126-152.

Miller P.J.O., 2002. Mixed-directionality of killer whale stereotyped calls: a direction of movement cue? // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 52. P. 262–270.

Miller P.J.O., Bain D.E., 2000. Within-pod variation in the sound production of a pod of killer whales, *Orcinus orca* // Anim. Behav. V. 60. P. 617-628.

Moore P. W. B., and Pawloski D. A., 1990. Investigations on the control of echolocation pulses in the dolphin (*Tursiops truncatus*) / "Sensory Abilities of Cetaceans" (J. Thomas and R. A. Kastelein, eds.). Plenum Press, New York. P. 305-316.

Moore S.E., Francine J.K., Bowles A.E., Ford J.K.B., 1988. Analysis of calls of killer whales, *Orcinus orca*, from Iceland and Norway // Rit Fiskideildar. V. 11. P. 225-250.

Morgan B. J. T., Simpson M. J. A., Hanby J. P., and Hallcraggs J., 1976. Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: theory and application of cluster-analysis methods // Behaviour. V. 56. P. 1-43.

Morrice M. G., Burton H. R., and Green K., 1994. Microgeographic variation and songs in the underwater vocalization repertoire of the Weddell seal (*Leptonychotes weddelli*) from the Vestfold Hills, Antarctica // Polar Biol. V. 14. P. 441-446.

Morton A.B., 1990. A quantitative comparison of the behaviour of resident and transient forms of the killer whale off the central British Columbia coast // Reports of the International Whaling Commission. Special issue 12. P. 245-250.

Owings D.H., Leger D.W., 1980. Chatter vocalizations of California ground squirrels: predator- and social-role specificity // Zeitschrift für Tierpsychologie. V. 54. P. 163–184.

Payne K., Payne R., 1985. Large scale changes over 19 years in songs of humpback whales in Bermuda // Z. Tierpsychol. V. 68. P. 89-114.

Payne K., Tyack P., and Payne R., 1983. Progressive changes in the songs of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*): A detailed analysis of two seasons in Hawaii / "Communication and Behavior of Whales" (R. Payne, ed.). Westview Press, Boulder, Colorado. P. 9-57.

Payne R. S., McVay S., 1971. Songs of humpback whales // Science. V. 173. P. 585-597.

Ralls K., Fiorelli P., and Gish S., 1985. Vocalizations and vocal mimicry in captive harbor seals, *Phoca vitulina* // Can. J. Zool. V. 63. P. 1050-1056.

Rasmuson T. M., Barclay M. R., 1992. Individual variation in the isolation calls of newborn big brown bats (*Eptesicus fuscus*): Is variation genetic? // Can. J. Zool. V. 70. P. 698-702.

Reiss D., McCowan B., 1993. Spontaneous vocal mimicry and production by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): evidence for vocal learning // J. Comp. Psychol. V. 107. P. 301-312.

Rendell L., Whitehead H., 2001. Culture in whales and dolphins // Behavioral and Brain Sciences. V. 24. P. 309-382.

Richards D. G., Wolz J. P., and Herman L. M., 1984. Vocal mimicry of computer-generated sounds and vocal labeling of objects by a bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus* // J. Comp. Psychol. V. 98. P. 10-28.

Simon M.J., Ugarte F., 2002. Aerial vocalizations of killer whales temporarily captured in Northern Norway // Proc. of the 4th Int. Orca Symp., Chize, France

Strager H., 1995. Pod specific call repertoires and compound calls of killer whales, *Orcinus orca* Linnaeus, 1758, in waters of Northern Norway // Can. J. Zool. V. 73. P. 1037–1047.

Strager H., Ugarte F., 1995. A comparison of killer whale calls from Norway, British Columbia and Iceland // ECS Proc., Lugano. P. 26-27.

Thomsen, F., D. Franck, and J. K. B. Ford. 2002. On the communicative significance of whistles in wild killer whales *(Orcinus orca)* // Naturwissenschaften. V. 89. P. 404–407.

Titus R.C., 1998. Short-range and long-range songs: use of two acoustically distinct song classes by dark-eyed juncos // The Auk. V. 115(2). P. 386-393.

Tyack P.L., Miller E.H., 2002. Vocal anatomy, acoustic communication and echolocation / Marine Mammal Biology: An Evolutionary Approach (Ed. A. R. Hoelzel). Blackwell Science. P. 142-184.

Van Parijs S.M., Leyssen T., and Simila T., 2004. Sounds produced by Norwegian killer whales, *Orcinus orca*, during capture // J. Acoustical Soc. Am. V. 116(1). P. 557-60.

Visser I. N., 1999. Benthic foraging on stingrays by killer whales (*Orcinus orca*) in New Zealand waters // Marine Mammal Science. V. 15. P. 220-227.

Watkins W. A., Schevill W. E., 1977. Sperm whale codas // J. Acoustical Soc. Am. V. 62. P. 1486–1490.

Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G., 1998. Subharmonics, biphonation and deterministic chaos in mammal vocalization // Bioacoustics. V. 9. P. 171-196.

Wursig B., Clark C., 1993. Behavior / "The Bowhead Whale" (J. J. Burns, J. J. Montague, and C. J. Cowles, eds). Society for Marine Mammalogy, Lawrence, Kansas. P. 157-199.

Yin S., McCowan B., 2004. Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification // Animal Behaviour. V. 68(2). P. 343-355.

Yurk H., Barrett-Lennard L., Ford J.K.B., Matkin C.O., 2002. Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in Southern Alaska // Anim. Behav. V. 63. P. 1103-1119.