

Российская Академия наук
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. Северцова
(ИПЭЭ РАН)

УТВЕРЖДАЮ

Директор ИПЭЭ РАН
академик

Д.С. Павлов

«30» ноября 2004 г.

ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

По государственному контракту № 10002 - 251/П - 14/197 - 151/050504 - 202 от 05 мая 2004 г.
на выполнение научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ в рамках
Программы фундаментальных исследований Президиума РАН "Фундаментальные проблемы
океанологии: физика, геология, биология, экология".

«ИССЛЕДОВАНИЕ СИГНАЛЬНЫХ И ДВИЖИТЕЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ ВОДНЫХ
ЖИВОТНЫХ»

Этап 2

(заключительный)

Руководитель проекта
академик

Д.С. Павлов

Москва 2004

РЕФЕРАТ

Отчет 71 с., 1 кн., 30 рис., 176 источников.

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ СЛУХОВЫХ ОРГАНОВ, АКУСТИКА, ЭЛЕКТРОЛОКАЦИЯ, ПОВЕДЕНИЕ, ЭХОЛОКАЦИЯ, КИНЕМАТИКА

Объектом исследования являются дельфины, рыбы, ластоногие.

Цель работы - изучить коммуникационные и когнитивные способности дельфинов, поведение и кинематику их хвостовой лопасти, морфологию слуховых органов, электролокационные способности слабозлектрических рыб.

Обзор новейших исследований в области изучения сигнальных и двигательных комплексов водных животных показал, что в работах зарубежных ученых расширяется набор видов исследуемых объектов. Задачи же исследований при этом остаются относительно простыми. Исследуются аудиограммы слуха разных видов в сравнительном плане. Причем аналогичные задачи в исследованиях российских ученых и ученых бывшего СССР решены на отдельных видах 20-30 лет назад. Полностью отсутствуют высоко технологичные исследования обтекания дельфинов и тонкой структуры их пограничного слоя.

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	4
	ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	4
1.	АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ДЕЛЬФИНОВ (<i>Tursiops truncatus</i> Montagu)	5
1.1.	Социальная структура популяций афалины	5
1.2.	Акустическая коммуникация афалин	9
1.3.	Когнитивные способности афалин	13
2.	СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ СЛУХА ДЕЛЬФИНОВ	17
3.	НОВЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СЛАБОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РЫБ	26
3.1.	Филогения электрических органов и электрорецепторных систем систематика	34
3.2.	"Электровидение" и обработка изображений в центральной нервной системе слабоэлектрических рыб	36
3.3.	Роль высших отделов центральной нервной системы в обработке сигналов электрорецепторной системы	41
4.	НОВЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КИНЕМАТИКИ ХВОСТОВОЙ ЛОПАСТИ ДЕЛЬФИНА	44
5.	МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ВОДНЫХ И ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	50
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	55
	СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	57

ВВЕДЕНИЕ

В рамках проекта в 2004 году проводился анализ новейших работ в области изучения акустических, слуховых и двигательных комплексов водных и полуводных животных, а также электрических свойств слабозлектрических рыб. Установлено, что в ряде работ предприняты попытки использовать методы теории информации и теории систем для оценки уровня сложности системы акустической коммуникации и её потенциальных возможностей. Однако в целом характерной особенностью большинства работ зарубежных исследователей является то, что в них расширяется набор видов исследуемых объектов. Задачи же исследований при этом остаются относительно простыми.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ДЕЛЬФИНОВ (*Tursiops truncatus* Montagu)

В начала 70-тых годов и, особенно, в 80-е – 90-е годы 20 века были разработаны принципиально новые подходы к изучению поведения и акустической коммуникации китообразных. Исследования проводились и продолжают в настоящее время как в природе, так и в лабораторных условиях. При этом количество участвующих в них людей из разных стран и публикующихся научных статей постоянно увеличивается. В результате, к настоящему времени был накоплен обширный материал по социальной структуре популяций целого ряда видов, закономерностям индивидуального поведения, параметрам акустической сигнализации, роли разных сенсорных каналов связи в организации социального поведения

дельфинов и китов. Полученные данные стали базисом для появившихся в последнее время обобщающих теоретических статей, посвящённых эволюции социальных систем китообразных и месту этой группы в общей картине развития социальных систем млекопитающих/1,2,3/. Они также дали толчок развернувшейся в литературе дискуссии о наличии культурных традиций в популяциях дельфинов и китов /4,5,6,7/

На фоне многочисленных исследований в природе на целом ряде видов китообразных, наиболее доступным для лабораторных исследований остаётся дельфин–афалина. Именно на этом виде было проведено большинство экспериментальных работ. При этом изучались особенности обучения афалин, разнообразие их акустического репертуара, закономерности общения в различных ситуациях, уровень их когнитивных способностей, включая способность к усвоению (пониманию) искусственного языка, а также к обучению путём имитации как двигательных реакций, так и искусственных и естественных акустических сигналов. Именно применительно к этому виду были предприняты попытки использовать методы теории информации и теории систем для оценки уровня сложности системы акустической коммуникации и её потенциальных возможностей /8,9,10,11/

В данном обзоре будут представлены новейшие данные о (1) социальной структуре популяций афалин в природе, её сходстве и различиях с социальными системами некоторых других видов китообразных и наземных позвоночных; (2) использовании дельфинами некоторых типов коммуникативных (в отличие от локационных) сигналов и степени сложности их коммуникативной системы; (3) когнитивных способностях афалин.

1.1. Социальная структура популяций афалин. В 70-ые – 80-ые годы 20 века были инициированы сразу несколько проектов комплексных долговременных исследований на природных популяциях афалин. Наиболее успешным из них является изучение резидентной популяции афалин у побережья Флориды в заливе Сарасота /12,13,14/. Начиная с 1970-ого года и по настоящее время количество специалистов разного профиля, участвующих в реализации этого проекта, и объём решаемых ими задач постоянно увеличивается. Принципиальным отличием данного исследования от ранее проводившихся наблюдений является идентификация всех составляющих популяцию животных и возможность установления их пола, возраста, гормонального статуса, а также родственных связей многих из них. Благодаря индивидуальному опознаванию особей стало возможным изучение особенностей социального поведения знакомых исследователям животных как в конкретных ситуациях, так и на протяжении большей части их жизненного цикла. Специалисты уже более 30 лет наблюдают за всеми изменениями, происходящими в

популяции в заливе Сарасота. Такой «биографический» и «исторический» подход стал возможен благодаря разработке и постоянному совершенствованию новых разнообразных методов исследования /15/ В их числе: щадящие методы индивидуального отлова для получения биологического материала с последующим возвращением животных в группу, методы индивидуального мечения (в том числе с помощью криогенных клеев, пластиковых и радио-меток), использование фото-идентификации и фотограмметрии, применение генетических и биохимических методов. С начала 90-тых годов большое значение приобрели акустические исследования. Для чего так же были использованы новые подходы.

Согласно полученным данным /12,13/ основными структурными единицами популяции в заливе Сарасота являются: (1) пары, состоящие из самки и её детёныша; (2) смешанные или однополые группы подростков; (3) группы, состоящие из взрослых самок с их младшими детёнышами; (4) одиночные взрослые самцы или пары и трио тесно связанных между собой самцов.

Наиболее стабильной единицей являются пары самка-детёныш. Обычно детёныш остаётся с матерью в течение 3-6 лет (редко до 10 лет), а затем становится членом группы, состоящей из подростков. В редких случаях самок постоянно наблюдали вместе с последним и с предыдущим детёнышем. Время от времени старших детёнышей независимо от пола можно видеть в непосредственной близости от матери. Причём, часто это происходит после рождения у самки нового детёныша.

В группах подростков всегда преобладают самцы. Это, видимо, связано с тем, что самки начинают участвовать в размножении в 8-12 лет, а самцы позднее – в 10-15 лет. Причём все животные взрослеют физиологически раньше, чем социально. Молодые самцы значительно реже, чем самки общаются со взрослыми особями. Внутри подростковых групп выделяются подгруппы (по 2-3 животных) более тесно связанных между собой дельфинов. Причём коалиции молодых самцов, возникающие в подростковых группах, в дальнейшем часто сохраняются на долгие годы у взрослых дельфинов. Такие тесные связи обычно возникают у животных близких по возрасту, а иногда у животных, матери которых в их раннем возрасте входили в одну и ту же группу самок с детёнышами.

Ассоциации самок с другими самками достаточно лабильны. Однако, между некоторыми особями наблюдаются всё же более тесные связи и они встречаются на одних и тех же участках акватории. Самки, имеющие детёнышей, часто объединяются с другими самками, имеющими детёнышей, а не имеющие детёнышей присоединяются к другим таким же самкам. Интересно, что после появления детёныша последние обычно вновь возвращаются в свою группу, состоящую из самок и детёнышей, а молодые самки после

родов, как правило, возвращаются в группу, в которой они родились, и членами которой они были вместе со своими матерями. В целом, большинство самок популяции входят в одну из трёх достаточно стабильных групп, каждая из которых занимает определённый участок акватории. Многие самки одной группы являются родственниками.

Очень прочные союзы существуют между взрослыми самцами. Животные остаются вместе по много лет.

Социальная структура, подобная существующей в заливе Сарасота, наблюдается и в некоторых других популяциях, например у дельфинов, живущих в прибрежных водах Австралии, в заливе Шарк Бэй (Shark Bay)/1,1316/ За Австралийской популяцией также ведутся долговременные наблюдения. Интересно, что самцы этой популяции не только образуют прочные союзы друг с другом, но часто два–три самца объединяются с самкой. Такие временные объединения с самкой могут просуществовать от нескольких минут до месяца и более и строятся на агрессивном подавлении самки со стороны самцов. Для самцов из австралийской популяции характерны достаточно прочные объединения второго порядка, когда пары или тройки самцов объединяются с другими аналогичными образованиями для достижения успеха в конкуренции за самок с другими группами самцов. Отношения между разными группами самцов в таких образованиях второго порядка в зависимости от ситуации варьируют от дружеских до агрессивных. Самки Австралийской популяции могут встречаться как в одиночку, так и большими группами, что, вероятно, зависит от характера доступных пищевых ресурсов.

Несмотря на некоторые особенности социального поведения афалин из разных популяций, всё же во всех популяциях большинство группировок достаточно лабильны. Группы то образуются, то распадаются. Это вероятно связано с неравномерным и не постоянным распределением ресурсов (рыбы). Вместе с тем, очевидно, что животные одной популяции хорошо знают друг друга и демонстрируют сложнейшие формы кооперативного поведения (например, в процессе коллективной охоты) /17/

Состав конкретных популяций, по-видимому, достаточно постоянен. Так, например, в популяции из залива Сарасота эмиграция и иммиграция составляют не более 3% /12/, хотя она соседствует с несколькими другими симпатрическими популяциями афалин.

Социальная жизнь афалин имеет очень много общих черт с жизнью в сообществах шимпанзе (*Pan troglodytes*) /1/¹. При этом она значительно отличается от жизни в сообществах других зубатых китообразных. В настоящее время наиболее изученной является социальная структура популяций кашалотов (*Physeter catodon*) и косаток (*Orcinus orca*)/1,4/.

Социальная жизнь кашалотов представляет собой случай удивительной конвергенции с африканским слоном. Сообщества и тех и других основаны на существовании стабильных матрилинейных групп (в среднем из десяти родственных самок), которые могут временно объединяться с другими подобными группами. Самцы покидают материнские группы в возрасте около 6 лет, однако начинают участвовать в размножении в 25-30 лет. Взрослые самцы ведут одиночный образ жизни. И кашалоты, и слоны демонстрируют очень интересные формы коллективной защиты детёнышей от хищников.

Пример необычной социальной системы, не имеющей аналогов у наземных позвоночных, представляют косатки, у которых и самцы и самки остаются в материнской группе. У побережья Британской Колумбии обитают две симпатрические популяции косаток, так называемые «резиденты» (“residents”), имеющие более постоянные группы, и «транзиенты» (“transients”). Наиболее изучены «резиденты», питающиеся рыбой. Их матрилинейные группы состоят в среднем из 12 особей разных поколений. Причём за 21 год наблюдений не одно животное не покинуло материнскую группу/18/

Таким образом, все перечисленные виды живут в сложноорганизованных сообществах. Их объединяет также наличие высоко развитого, имеющего значительные относительные размеры мозга. Все они демонстрируют сложные формы социального поведения. Интересно, что даже у соседствующих симпатрических популяций одного вида и даже у отдельных семейных групп могут существовать различия в наборе используемых акустических сигналов (диалекты и широкополосные коды в матрилинейных группах косаток и кашалотов) и в используемых поведенческих стратегиях, которые родители, вероятно, передают детям (способ охоты, совместно с местными рыбаками, спонтанно предложенный группой афалин, обитающей у побережья Бразилии ещё в 1947 году и передающийся от матерей детёнышам; использование некоторыми самками в заливе Шарк Бэй при добывании пищи у дна одетых на роstrum губок – вероятно, способ защиты от царипин, также передающийся от матерей детям; подход группы животных из Австралийской популяции к берегу, где их кормят люди – способ кормления также передающийся от матерей детёнышам; и т. д.)/1,4/

Возникновение новых форм поведения, быстро распространяющихся между разными поколениями или передающихся от одного поколения другому и от матери детёнышу позволило говорить о наличии культурной преемственности в сообществах китообразных/1,4,5,6,7/;. Этот вопрос, несомненно, требует дальнейшего изучения. Однако полученные данные в любом случае позволяют предположить у афалин и китообразных в

целом наличие развитой системы коммуникации, позволяющей координировать сложные формы социального поведения.

1.2. Акустическая коммуникация афалин. Афалины используют для общения тактильный, химический, визуальный и акустический каналы связи. При этом поддержание дистантной связи между отдельными особями осуществляется, прежде всего, по акустическому каналу. Подробный сравнительный анализ возможностей восприятия сигналов разными сенсорными системами в контактной, ближней и дальней зонах приводится в книге В. М. Бельковича «Ориентация дельфинов. Механизмы и модели»/19/.

Хорошо известно, что дельфины используют три типа акустических сигналов: 2 типа импульсных сигналов - (1) локационные щелчки и (2) широкополосные сигналы, вероятно, выполняющие коммуникативную функцию, а также (3) тональные сигналы, обычно, модулированные по частоте (так называемые, свисты), также играющие важную роль в коммуникации. Наиболее сложными для описания и классификации являются сигналы второго типа. Поэтому традиционно из двух типов коммуникативных сигналов намного больше внимания уделялось лишь одному – свистам. Исследования, проводившиеся в последнее время, не стали исключением. Однако большинство из них, в сравнении с предыдущими работами, основано на использовании принципиально новых методик записи/20,21,22,23/) и обработки /24,25,26,27,28/ сигналов.

При записи сигналов во главу угла было поставлено решение проблемы идентификации сигналов отдельных животных в группах дельфинов при минимальном вмешательстве человека. С этой целью в целом ряде исследований (как в природе, так и в условиях океанариума) использовались либо различные телеметрические устройства, либо несколько разнесённых гидрофонов, сигналы с которых записывались на разные каналы магнитофонов. Во втором случае влияние человека было практически полностью исключено. Сопоставление времени приёма сигналов разными гидрофонами давало возможность в дальнейшем локализовать издающего сигнал дельфина. Сравнение этих данных с полученными в ходе визуальных наблюдений поведенческими данными (в том числе и регистрирующимися на видеокамеру) позволяло судить о контексте, в котором используются те или иные типы сигналов, в том числе, так называемые индивидуальные сигналы или «свисты-автографы»¹.

¹ Каждый дельфин имеет в своём репертуаре тональный сигнал с характерным только для него контуром (кривой изменения основной частоты во времени). В англоязычной литературе

Большие возможности открылись с начала 90-тых годов, когда были начаты акустические исследования, включавшие наблюдения и экспериментальные работы на популяции афалин в заливе Сарасота. Использование щадящих методов отлова дельфинов с последующим быстрым возвращением их в природную популяцию позволило создать банк индивидуальных сигналов известных исследователям и хорошо ими различаемых особей /29 с целью дальнейшего анализа изменчивости этих сигналов (возрастной, половой и т.д.) и характера их использования в разных ситуациях.

В последние 10-15 лет стали широко применяться компьютерные методы анализа сигналов. В ходе такого анализа вычленяются определённые (выбранные конкретным исследователем) параметры сигнала, которые в дальнейшем сравниваются с помощью статистических методов (корреляционный анализ, кластерный анализ и т.д.) с аналогичными параметрами других сигналов. Конечной целью такого анализа является классификация сигналов афалин.

При разработке компьютерных методов анализа разные исследователи руководствуются стремлением сделать его более объективным (в сравнении с визуальным сравнением спектрограмм), позволяющим количественно оценивать различия или сходство сигналов как конкретной особи, так и разных дельфинов. К сожалению, эти методы также субъективны, так как исследуемые параметры сигналов выбираются по усмотрению конкретных людей, и неизвестно, насколько они значимы для самих дельфинов. Иногда использование разных методик даже приводит к получению разных результатов и к противоположным выводам/25/. При сравнении результатов применения 4-ёх разных методов анализа к одному и тому же материалу, В. Яник из Великобритании приходит к выводу о том, что, наряду с компьютерными методами, наиболее удобным и достаточно надёжным методом является визуальное сопоставление динамических спектрограмм сигналов несколькими незаинтересованными в определённом результате людьми. Каждый такой эксперт принимает решение об отнесении конкретных сигналов к одному или к разным типам. В дальнейшем мнение разных экспертов сравнивается (при этом также используются статистические методы), и если мнение большинства из них совпадает, принятое ими решение принимается (например, принимается решение, считать тональный сигнал дельфина вариантом его индивидуального сигнала или сигналом другого типа).

По нашему мнению, разумное применение и сопоставление результатов, полученных разными методами, может дать положительный эффект. Необходимо только помнить, что

общепринятым названием этого типа сигналов стало «свисты-автографы» - «signature-

некоторые параметры сигналов, кажущиеся нам несущественными, могут быть важными и информативными для дельфинов.

В целом, в последние 10-15 лет было получено очень много интересных результатов, касающихся прежде всего роли индивидуальных сигналов и всей свистовой компоненты сигнализации в коммуникации и организации социального поведения афалин. Исследования проводились в разных регионах мира.

Материалы, представленные О. Буасо /30/ из Новой Зеландии, свидетельствуют о наличии различий в структуре свистовых сигналов у афалин из резидентных симпатрических популяций, живущих во фьордах северо-западного побережья Новой Зеландии. Дельфины популяции из бухты Даутфул имеют более прочные и долговременные связи в парах самцов, самок и разнополых парах. Популяция занимает территорию протяжённостью около 50 км, в сравнении с имеющей меньшую плотность популяцией из бухты Милфорд, занимающей территорию протяжённостью около 100 км. Таким образом, афалины популяции из бухты Даутфул имеют большую интенсивность социальных контактов, и эта популяция имеет большую плотность. В этих условиях свистовые сигналы особей имеют большую длительность, большую максимальную частоту и больший частотный диапазон. Вероятно, в данном случае важно иметь свистовые сигналы с более ярко-выраженными индивидуальными параметрами. Эти данные, очевидно, свидетельствуют о важной роли свистовых сигналов в индивидуальном опознавании особей популяции и поддержании социального контакта между конкретными более тесно связанными между собой животными.

О том, что дельфины не просто продуцируют имеющие индивидуальные различия сигналы, но действительно используют индивидуальные свисты для опознавания конкретных особей, свидетельствуют данные, полученные Л. Сайт с коллегами на дельфинах из популяции залива Сарасота во Флориде /29/. Временно отделённым от стада детёнышам и самкам (дельфинов отлавливали и выпускали поочередно) проигрывали сигналы, соответственно, своих матерей и других самок, своих детёнышей и других детёнышей того же возраста. Детёныши и самки значительно активнее реагировали на индивидуальные сигналы своих матерей и своих детёнышей.

Было также показано, что при формировании индивидуальных свистовых сигналов важную роль играет обучение /31/. Причём индивидуальные сигналы дельфинов, родившихся в неволе и в природе, имеют статистически достоверные различия. Согласно данным исследования, проведённого на 10 парах дельфинов /32/, сигналы животных, родившихся в

whistles». В наших работах мы использовали название – «индивидуальные сигналы».

дельфинирии, имели меньшую длительность, были менее частотно-модулированными и могли содержать элементы искусственных сигналов, используемых людьми.

На важную роль свистовых сигналов в поддержании социальных взаимоотношений между особями указывают и эксперименты В. Яника /35,20/. Ранее было показано, что афалины могут с лёгкостью имитировать как искусственные сигналы, так и сигналы других дельфинов, и что они в некоторых случаях имитируют индивидуальные сигналы друг друга /33,34/. Результаты, полученные Яником /20/ на афалинах, живущих у побережья Шотландии, очевидно, свидетельствуют о том, что дельфины могут использовать индивидуальные свисты для адресации друг другу. Яник выделил такой тип акустического взаимодействия, когда разные дельфины продуцируют один и тот же свист с интервалом не более 3 секунд. Чтобы определить местонахождение животных, продуцирующих сигналы, и, соответственно, определить один или разные дельфины издаёт те или иные сигналы, использовались несколько гидрофонов (см. выше). Суммарная продолжительность полученных в течение 7 дней фонограмм составила около 4.5 часов. Было записано 1719 свистовых сигналов. При анализе было выявлено 38 случаев, когда разные дельфины с небольшим интервалом (обычно менее 1с) воспроизводили один и тот же сигнал. Обычно в таком обмене участвовали 2 дельфина, а в трёх случаях – 3 животных. В трёх случаях первый дельфин после повторения сигнала вторым дельфином вновь воспроизвёл его. Сопоставив результаты этого исследования с ранее полученными данными по индивидуальным свистам, Яник пришёл к заключению, что дельфины могут воспроизводить индивидуальные сигналы других особей, чтобы установить именно с ними акустический контакт. То есть акустическая сигнализация афалин носит адресованный характер.

Результаты другого исследования, проведённого Яником на 4-ёх афалинах в бассейнах, Дуисбургского зоопарка (Германия) также указывают на важную роль индивидуальных сигналов в установлении и поддержании акустического контакта между знакомыми друг с другом дельфинами /35/. Дельфины свободно могли перемещаться между двумя смежными бассейнами. Вся группа (или большая часть дельфинов) обычно находилась в одном из бассейнов. Индивидуальные сигналы дельфины продуцировали только в случае, когда один из них заплывал в смежный бассейн. При этом отделённый от других дельфин продуцировал только свои индивидуальные сигналы и не воспроизводил свисты других трёх дельфинов.

Согласно данным некоторых исследователей /26,27,36/ репертуар свистовых сигналов, используемых каждым дельфином, достаточно велик. Это даже позволило указанным авторам поставить под сомнение, фактически, общепринятое мнение о существовании у

каждого дельфина стабильного свистового сигнала, выполняющего индивидуально-опознавательную функцию. Анализ результатов разных исследователей и наших данных /37/ указывает на то, что в зависимости от контекста дельфины могут использовать как разнообразные свистовые сигналы, так и свой стереотипный индивидуальный сигнал.

МакКован с соавторами /9,11/ также предприняли попытку, учитывая только свистовую компоненту сигнализации, применить методы теории информации и системного анализа для оценки степени сложности коммуникативной системы афалин. Ранее подобное исследование было предпринято В.И. Марковым и В.М. Островской /8,10/. Однако, оценивая потенциальные возможности коммуникативной системы афалин, они анализировали закономерности использования дельфинами как широкополосных, так и тональных сигналов, что представляется значительно более логичным, тем более, что дельфины часто используют комбинированные сигналы, состоящие из импульсной и тональной составляющей. Б. МакКован и её соавторы (как и Марков и Островская) предположили, что коммуникативная система афалин представляет собой высоко организованную открытую систему, имеющую иерархический характер, и пришли к заключению, что для более надёжных выводов необходимо использование намного большего массива данных.

1.3. К о г н и т и в н ы е с п о с о б н о с т и а ф а л и н. В конце 70-ых-начале 80-ых годов 20 века большую известность приобрели работы Л. Хермана /38,39,40/, предпринявшего попытку обучить двух афалин искусственному языку, имевшему определённую грамматическую структуру. Фактически, язык представлял собой систему команд, требующих от дельфинов выполнения определённых действий. Команды подавались в виде последовательностей акустических сигналов (дельфин Феникс), или в виде последовательностей жестов (дельфин Акеакамаи). Каждый жест или акустический сигнал обозначал какой-нибудь предмет или действие. Существовали также сигналы и жесты, обозначавшие достаточно абстрактные понятия (право, лево, верх, низ). Команды – предложения состояли из 2-5 символов. Оба дельфина оказались способны понимать предложенный язык и быстро усвоили его грамматику. Так, например, важное значение имел порядок слов. Команда «Правая корзина левая фризби внутрь» означала положи фризби, которая слева, в корзину, которая справа. Такой порядок слов применялся, чтобы дельфин имел возможность первоначально правильно интерпретировать команду, а затем уже начинал её выполнять. Изначальная посылка заключалась в том, что необходимо изучать не способность дельфина продуцировать подобный человеческому языку (что вряд ли возможно), а его способность понимать систему символов, подобную человеческому языку.

Дельфины оказались способны к выполнению большого количества команд, в том числе совершенно новых для них и, в конечном итоге, продемонстрировали способность к усвоению двух фундаментальных свойств языка: его семантической составляющей (то есть реального значения абстрактных символов) и синтаксиса, или порядка слов, устанавливающего связь между словами в предложении.

В дальнейшем в лаборатории Л. Хермана был поставлен ещё целый ряд экспериментов, в которых исследовались когнитивные способности афалин, в том числе их представление о себе и об окружающем мире.

Представление о себе или наличие самосознания у животных до сих пор было доказано только у шимпанзе /41/. На тело обезьяны наносили краску и она, рассматривая себя в зеркале, пыталась её стереть. То есть она узнавала себя в зеркале. Из этого был сделан вывод о наличии самосознания у шимпанзе. Не так давно аналогичный опыт был проведён на афалине. По мнению авторов, дельфин также узнавал себя в зеркале /42/. Другие исследователи /43/ вместо зеркала использовали телевизор (с видеокамерой), по которому под воду транслировалось то изображение дельфина в реальном времени, то записи его поведения. Во всех подобных исследованиях возникали методические трудности, связанные с особенностями среды обитания дельфинов /44/.

Херман с коллегами /45/ сформулировали вопрос по-другому: «Имеет ли дельфин представление о частях своего тела?» Дети уже в раннем возрасте обучаются идентифицировать отдельные части своего тела, отвечая на просьбу: «Покажи мне».

В эксперименте Хермана с коллегами каждая из 9 частей тела была обозначена определённым жестом. Затем дельфин по команде должен был либо дотронуться указанной частью тела до определённого предмета, либо подбросить ей предмет, либо потрясти этой частью тела, либо просто продемонстрировать её. Дельфин с лёгкостью проделывал всё, что от него требовали. Наиболее впечатляющей была его способность использовать указанные с помощью жестовой команды части тела совершенно новыми способами. Например, он мог дотронуться животом до баскетбольной корзины или подбрасывать мяч генитальной областью тела. Результаты эксперимента свидетельствуют о том, что у дельфина есть представление о частях своего тела, и он может сознательно их контролировать.

Следующим этапом было изучение вопроса: «Сознаёт ли дельфин (или помнит ли дельфин), какое его действие было самым последним» /46,47/. Дельфин должен был по жестовой команде тренера выполнить одно из 5 действий. Чтобы проверить, сознаёт ли дельфин, какое действие им было только что выполнено, тренер использовал один из двух жестов. Один жест означал «Повтори», другой жест означал «Любой другой». По второй

команде животное должно было исполнить любое действие, кроме того, что оно только что выполнило. Тренер мог подавать дельфину одну за другой до 4-ёх жестовых команд. Животное прекрасно справлялось с любым заданием. Это показывает, что дельфин прекрасно представлял, какое действие он выполнил последним и постоянно обновлял эту информацию.

С поразительной лёгкостью дельфины решили ещё одну задачу. Большинство животных, по-видимому, не воспринимают телевизионное изображение и не понимают, что в большинстве случаев оно отражает события реального мира. Шимпанзе можно научить интерпретировать телевизионное изображение. Но для этого нужно, чтобы с ним рядом находился человек и научил обезьяну адекватно реагировать на изображение.

Чтобы проверить способность дельфина адекватно воспринимать телевизионное изображение, за подводным окном установили телевизор, по которому транслировалось изображение человека, подающего жестовые команды /48.49/.

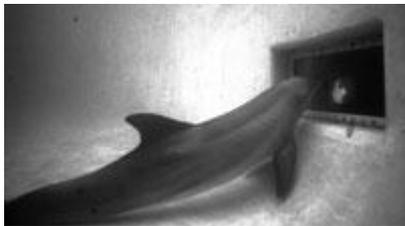


Рис. 1. Дельфин наблюдает за экраном телевизора для получения жестовой команды.

Когда тренеры направили дельфина к окну, он сразу же, без всякого обучения, стал исполнять транслируемые по телевизору команды. В дальнейшем дельфин воспринимал даже сильно искажённое изображение (одни руки на тёмном экране или светящееся изображение вместо рук). При этом он всё равно был способен выполнять команды тренера.

Очень важной компонентой обучения является обучение путём подражания. Имитация чужого поведения предполагает, что наблюдатель должен смоделировать своё поведение после действий демонстратора. При этом он должен соотнести представление о плане строения своего тела с представлением о плане строения тела демонстратора. В природе дельфины могут синхронно выполнять очень многие действия, фактически копируя друг друга. Л.Херман провёл лабораторное исследование способности афалин к двигательной имитации /50/. Два дельфина находились в одном бассейне. В бассейн был помещён экран таким образом, что дельфины могли видеть друг друга и своего тренера, но не видели тренера партнёра. Затем один из дельфинов выполнял команды своего тренера, исполняя роль демонстратора. Второй же дельфин был имитатором. Дельфины всё время менялись ролями. Дельфины с успехом копировали самые разные типы поведения. Удивительно, что способность имитировать простиралась также на поведение людей. При этом дельфины каким-то образом соотносили своё тело с телом людей. Например, они использовали хвост как аналог человеческой ноги.



Рис. 2. Дельфин имитирует одно из важнейших движения тренера.

Одно из исследований, проведённых в лаборатории Хермана, касается возможностей локационного аппарата дельфинов /51.52,53/.

Ранее считалось, что дельфин научается распознавать объекты посредством эхолокации с помощью ассоциативного обучения, сопоставляя приходящий от объекта эхосигнал с его визуально воспринимаемым обликом. Дельфину предлагали лоцировать объект, который он не мог видеть, и затем предлагали выбрать такой же, используя только зрение (в этом случае объект находился над водой). И, наоборот, дельфин должен был идентифицировать ранее увиденный объект с помощью только эхолокации. Оказалось, что дельфин мгновенно решал эту задачу, без всякого обучения. Причём ему предлагали объекты самой разнообразной формы. Таким образом, фактически, механизм распознавания получаемых с помощью эхолокации образов аналогичен распознаванию зрительных образов. Это позволило Херману говорить о существовании звуковидения у афалин.

2. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ СЛУХА ДЕЛЬФИНОВ

После первой работы Джонсона /54,55/, получившего полную аудиограмму бутылконосного дельфина (афалины), большинство работ, посвященных исследованию слуха дельфинов, сводилось к получению аудиограмм новых видов. К настоящему времени такие аудиограммы получены психофизическим методом исследования примерно у полутора десятков видов морских и пресноводных дельфинов: обыкновенной морской свиньи (в России – дельфин-азовка) *Phocoena phocoena* /56,57/, косатки *Orcinus orca* /58,59,60/, амазонского речного дельфина *Inia geoffrensis* /61/, дельфина-белухи, *Delphinapterus leucas* /62,63,64/, восточно-тихоокеанского бутылконосного дельфина *Tursiops spp.*/65/, ложной косатки *Pseudorca crassidens* /66/, китайского речного дельфина *Lipotes vexillifer* /67/, дельфина Риссо *Grampus griseus* /68/, дельфина-соталии *Sotalia fluviatilis guianensis* /69/, тихоокеанского белобочного дельфина *Lagenorhynchus obliquidens* /70/. Сводку этих данных до 2000 года можно найти в монографиях /71,72/. Некоторые из полученных таким методом аудиограмм приведены на рис. 3.

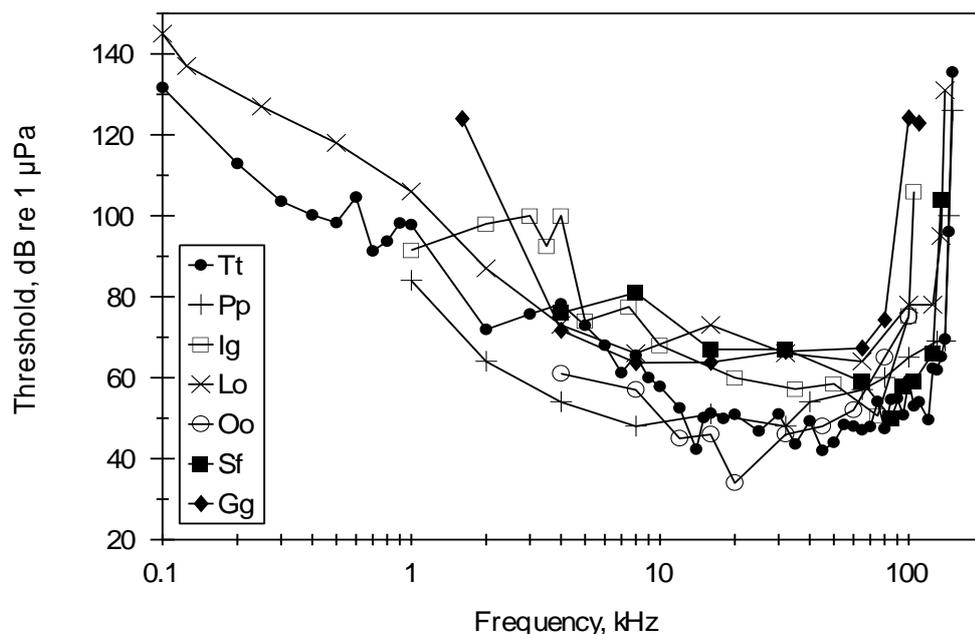


Рис. 3. Аудиограммы некоторых китообразных, полученные психофизическим методом. Tt – *Tursiops truncatus*/55/, Pp – *Phocoena phocoena* /56/, Ig – *Inia geoffrensis* /61/ Lo –

Lagenorhynchus obliquidens /70/), Oo – *Orcinus orca* /60/, Sf – *Sotalia fluviatilis* /69/, Gg – *Grampus griseus* /68/.

В более поздние годы психофизические измерения аудиограмм у китообразных были дополнены исследованиями с применением техники вызванных потенциалов. В этом случае пороги слышимости на той или иной частоте определяются по появлению или отсутствию биоэлектрической реакции мозга на звуковое раздражение. Таким путем были получены аудиограммы у морской свиньи (дельфина-азовки) *Phocoena phocoena* /73/, бутылконосого дельфина (афалины) *Tursiops truncatus* /74/, дельфина-белухи *Delphinapterus leucas* /75/, обыкновенного дельфина (белобочки) *Delphinus delphis* /76/, амазонского речного дельфина *Inia geoffrensis* /77/, косатки *Orcinus orca* /78/ и белухи /79/. Некоторые из аудиограмм, полученных методом вызванных потенциалов, приведены на рис. 2. Они мало отличаются от таковых, полученных психофизическими методами.

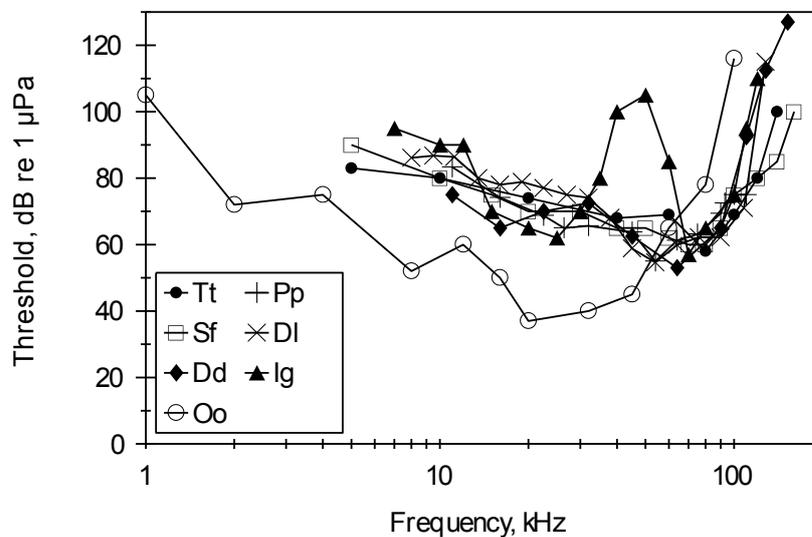


Рис. 4. Аудиограммы, полученные методом вызванных потенциалов. Tt – *Tursiops truncatus*, Pp – *Phocoena phocoena*, Sf – *Sotalia fluviatilis*, Dl – *Delphinapterus leucas*, Dd – *Delphinus delphis*, Ig – *Inia geoffrensis*, Oo – *Orcinus orca*.

Этот комплекс исследований продемонстрировал ряд общих черт аудиограмм у всех исследованных китообразных. У всех исследованных видов частотный диапазон слуха превосходил 100 кГц, причем минимальные пороги всегда наблюдались на частотах выше 20–30 кГц. Причем чувствительность в этой области частот может быть исключительно

высокой – до 45–50 дБ относительно 1 мкПа, что соответствует плотности потока мощности $10^{-13} - 10^{-14}$ Вт/м², что на 1–2 порядка ниже, чем у человека. В высокочастотной части аудиограммы, выше зона наилучшей чувствительности, пороги резко возростали, в низкочастотной части аудиограммы пороги возростали значительно медленнее.

Краткий обзор этих хорошо известных данных приведен потому, что, как ни парадоксально, эта тенденция – сведение исследований слуха китообразных к получению аудиограмм у новых и новых видов – сохранилась и до настоящего времени. До сих пор появляются новые работы, описывающие аудиограммы того или иного вида: ревизия данных по аудиограмме морской свиньи /80/, измерения аудиограммы дельфина-стенеллы *Stenella coeruleoalba* /81/ и тихоокеанского белобокого дельфина /82/. Эти работы уже не вносят никаких принципиальных изменений в существующие представления о характере частотного диапазона и чувствительности слуха китообразных: хотя частотные диапазоны и минимальные пороги несколько различаются у разных видов, но в основном новые аудиограммы качественно не отличаются от множества уже полученных ранее.

Следует подчеркнуть, что все более или менее точные измерения характеристик слуха китообразных были выполнены только на зубатых китах. Выполнение измерений в экспериментальных условиях на усатых китах до сих пор не представляется возможным из-за трудностей содержания животных большого размера, их дрессировки и проведения на них экспериментов. Существуют приближенные оценки чувствительности слуха серого кита на некоторых частотах /83/, но ничего похожего на получение сколько-нибудь полных и точных аудиограмм пока нет и в ближайшей перспективе едва ли станет возможным.

Значительно менее разработаны проблемы (1) дискриминативных свойств слуховой системы и (2) морфо-физиологических механизмов, обеспечивающих уникальные свойства слуховой системы дельфинов.

Среди дискриминативных свойств слуховой системы дельфинов внимание уделялось:

- 1) остроте частотной настройки,
- 2) временной разрешающей способности,
- 3) пространственной избирательности и
- 4) чувствительности к бинауральным признакам сигнала.

Первые попытки психофизических измерений *остроты частотной настройки* у дельфинов классическими методами критических отношений и критических полос были предприняты достаточно давно /84/, но в течение многих лет новых попыток продолжить исследования в этом направлении не было. Они были возобновлены более 10 лет назад/85/– исследования на белухе, /86/– на ложной косатке, /87,88/;– на бутылконосом дельфине). Полученные данные характеризовались значительным разбросом и позволяли оценить остроту частотной настройки у дельфинов с весьма широким приближением, около 1 десятичного порядка. Очень большим оказалось расхождение между оценками, полученными по показателям критической полосы и критического отношения – от 3.5 до 10.4 дБ, что соответствует варьированию оценки остроты частотной селективности в 2.2–11 раз соответственно. Ясно, что ни о какой реальной оценке остроты частотной настройки при таком характере данных говорить нельзя.

Более определенные результаты дало применение техники тональной маскировки /89/. Однако принципиальный недостаток техники тональной маскировки – искажение формы вершины получаемой настроечной кривой из-за эффекта биений между маскером и тест-сигналом – сказался и в этом случае (рис. 5), что не позволило достаточно точно оценить остроту частотной настройки в терминах эквивалентной полосы пропускания частотного фильтра.

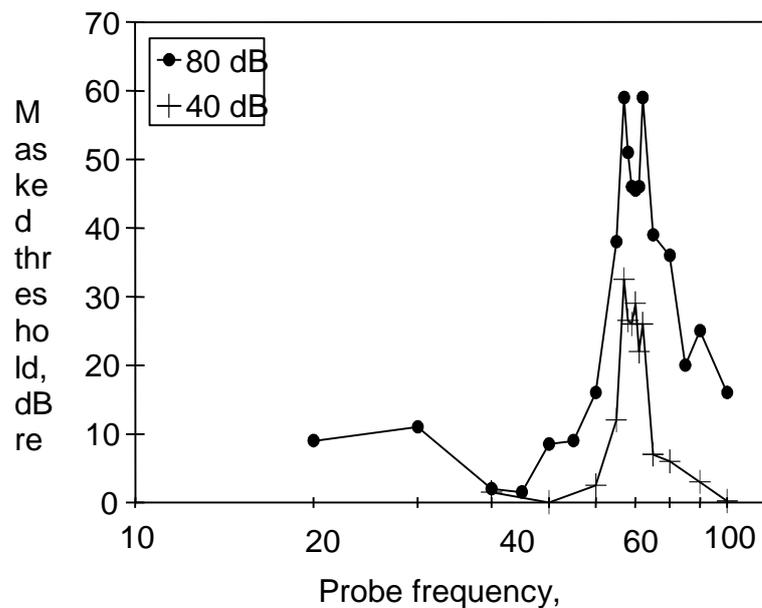


Рис. 5. Психофизические кривые частотной настройки бутылконового дельфина при двух интенсивностях маскера – 40 и 80 дБ /89/.

Применение более сложной техники маскировки для измерения остроты частотной селективности (маскеры – шумы со спектральной прорезью) дали умеренные значения остроты избирательности – 11–16%, т.е. того же порядка, что у человека /90/. Моделирование слуховой системы дельфина как набора фильтров /91,92/ в основном исходило из более ранних малонадежных данных об остроте частотной селективности.

Более определенные данные относительно остроты частотной селективности слуха дельфинов были получены электрофизиологическим методом на дельфинах афалинах /93,94,95/ и белухах /79/. В этих экспериментах применялись различные типы маскеров (чистые тоны, шумы со спектральной прорезью) и различные типы тест-сигналов (короткие тональные посылки, относительно длительные посылки амплитудно-модулированного тона), но все они дали хорошо согласующиеся между собой результаты: острота частотной настройки слуха у дельфинов оказалась в несколько раз выше, чем у человека. Эквивалентная прямоугольная ширина полученных кривых частотной настройки составляла около 3% или менее, тогда как у человека – 10–12% (рис.6).

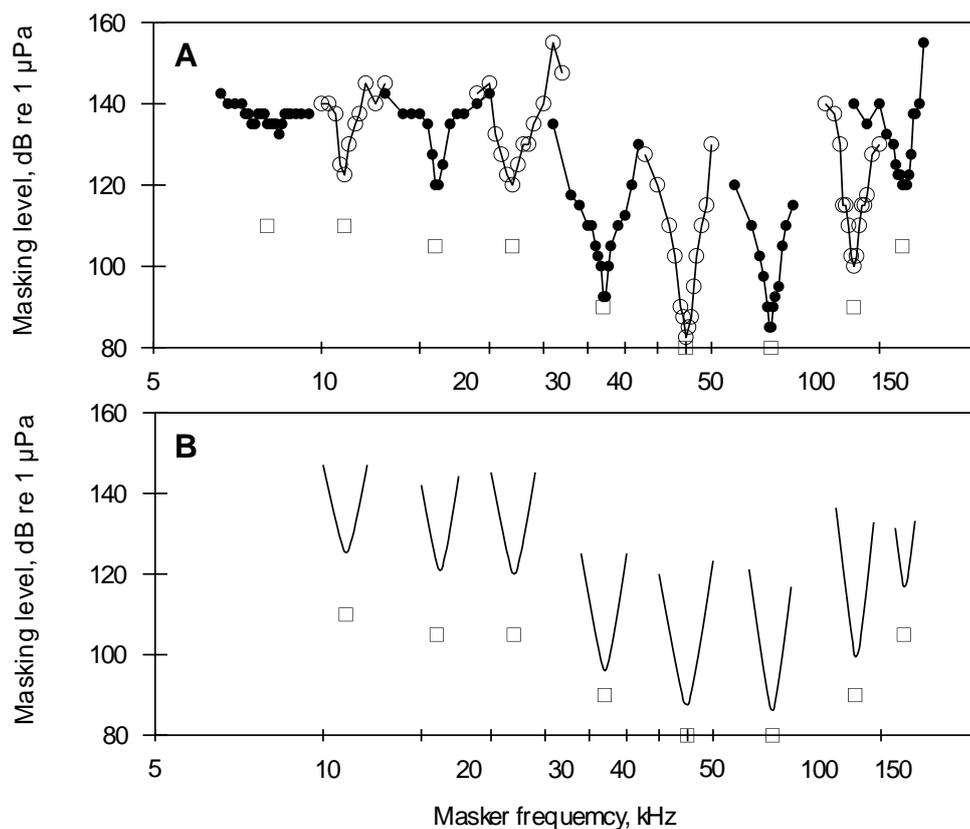


Рис. 6. Кривые частотной настройки, полученные у дельфина афалины методом вызванных потенциалов при использовании амплитудно-модулированных тонов в качестве

тест-сигналов и чистых тонов в качестве маскеров. Сверху – данные измерений порогов маскировки, снизу – аппроксимация полученных данных функцией «скругленная экспонента»/94/.

Ввиду хорошей согласованности этих данных между собой, а также психофизическим данным о способности дельфинов различать сложные спектральные рисунки звуковых сигналов /96,97/, именно эти оценки можно принять как наиболее соответствующие реальной частотной селективности слуха дельфинов. Никаких попыток ревизовать эти данные в последние годы не предпринималось.

В литературе представлены разные ценки *временной разрешающей способности* слуха дельфинов. С одной стороны, оценка временной суммации по данным психофизических пороговых измерений при разной длительности сигналов дала значения времени суммации от нескольких до нескольких десятков миллисекунд /84/. С другой стороны, имеются оценки времени суммации порядка 0.25 мс /98,99,100/. Более поздние электрофизиологические исследования позволили внести ясность в причины такого расхождения. В электрофизиологических экспериментах была измерена с применением различных тестов (парные стимулы, ритмические последовательности) временная разрешающая способность слуха дельфинов /101,102,103,104,105,72,/. Временная передаточная функция слуховой системы, определенная по данным этих тестов, имеет сложную форму. Эквивалентная прямоугольная длительность временной передаточной функции действительно составляет около 0.25–0.3 мс, что обеспечивает исключительно высокое быстроедействие системы и возможность воспринимать модуляции интенсивности звука с частотой почти до 2000 Гц (рис. 7; для сравнения, у человека – около 50 Гц), но на околопороговом уровне эта передаточная функция обеспечивает суммацию энергии слабых стимулов в течение миллисекунд или десятков миллисекунд.

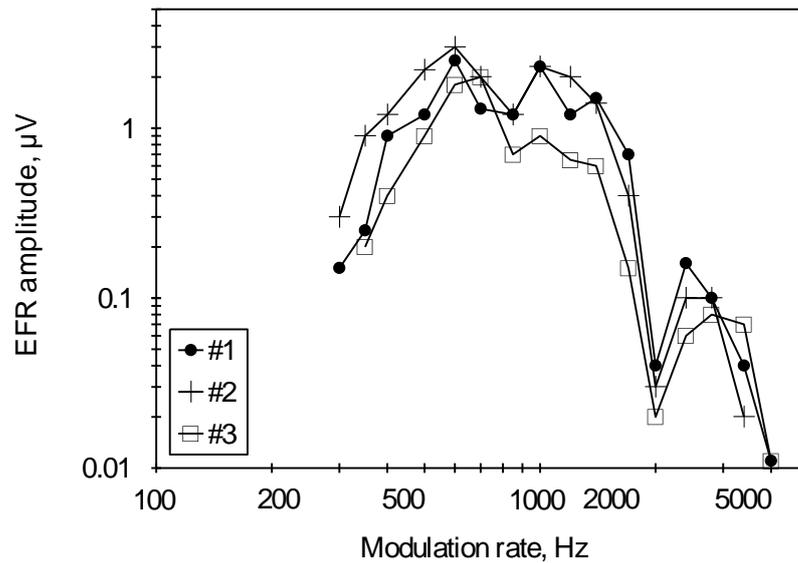


Рис. 7. Частотная передаточная функция слуховой системы дельфинов по данным регистрации СВП на синусоидальные амплитудно-модулированные сигналы (1–3 – данные для трех животных)

Таким образом, вопрос о временной разрешающей способности слуха дельфинов к настоящему моменту можно считать относительно ясным, и новые исследования на эту тему не появлялись в течение последних 3–4 лет.

Важным шагом в изучении *бинауральной разрешающей способности* было измерение порогов интерауральной разности интенсивностей, выполненное с помощью контактных излучателей звука. Первые попытки таких исследований были предприняты около 10 лет назад /106/. В последующие годы эта техника была усовершенствована, и были получены достаточно точные результаты /107,108,109/. Применение контактных излучателей – отдельных для правого и левого уха – позволило непосредственно измерить важнейшие характеристики бинаурального слуха – минимальную величину интерауральной разности интенсивности и интерауральной задержки, которые могут восприниматься дельфинами. Чувствительность к интерауральной разности интенсивностей и интерауральной задержке оказались весьма высокими – пороги менее 1 дБ и 10 мкс, соответственно. Эти данные важны для оценки роли бинаурального слуха в определении дельфинами направления на источник звука.

Еще одна проблема, которая в определенной степени разрабатывается в последние годы – проблема *звукопроведения к органу слуха* дельфина. Все последние работы в этом направлении так или иначе направлены на подтверждение гипотезы Норриса /110/ о

звукотрансмиссии звука через «акустическое окно» и специальную жировую ткань в нижней челюсти. В частности, получить подтверждение этой гипотезы пытались путем измерения порогов слуховой чувствительности при приложении локального источника звука к разным точкам поверхности тела и регистрации вызванных потенциалов на эти стимулы. В работах /111,112,113/ было показано, что зона максимальной чувствительности зависит от частоты: для высоких частот она расположена, в соответствии с гипотезой Норриса, на нижней челюсти, для низких частот – в области слухового прохода.

К сходным заключениям привели эксперименты, в которых у дельфинов регистрировались слуховые вызванные потенциалы при различных положениях источника звука относительно головы, и по латентным периодам этих ответов вычислялись задержки проведения звука от источника до «акустического окна», из чего, в свою очередь, триангуляционным методом вычислялось положение акустического окна /114,115/. При этом также были обнаружены признаки множественных (по крайней мере двух) путей проведения звука к органу слуха дельфина – не только через нижнечелюстное акустическое окно, но и непосредственно к слуховой булле.

Безусловно недостаточно исследована *дирекциональная селективность* слуха дельфинов. После нескольких давних попыток /116,117,100/ измерить чувствительность к направлению на источник звука психофизическими методами (причем опосредованно, по зависимости эффекта маскировки от углового расстояния между источниками звуков – маскера и тест-сигнала) и предварительных (без отдельного измерения для разных частот тест-сигнала) измерения диаграммы направленности слуха у и дельфина-афалины амазонского речного дельфина методом вызванных потенциалов /118,114/, более точные измерения этой характеристики слуха у дельфинов не проводились. Между тем, несомненно острота направленности слуха дельфина в большой степени определяет его локализационные способности в режиме как пассивной, так и активной локации. Эта область исследования слуха дельфинов безусловно заслуживает более серьезного внимания.

Еще одним направлением, возникшим в последнее время, является исследование у дельфинов *потери слуховой чувствительности* из-за воздействия длительных и громких звуков и по иным причинам, в частности, в порядке возрастных изменений. Вопросу о влиянии антропогенных шумов на слуховую систему морских млекопитающих, в частности, вопросу о возможности потери животными ориентации из-за повреждения слуховой системы и связанными с этим массовыми выбросами на берег, уделяется в последнее время очень большое внимание в странах западной Европы и США. К сожалению, пока доступны лишь фрагментарные данные о временном снижении чувствительности (temporary threshold shift,

TTS) под влиянием некоторых видов звуковых нагрузок. Временные сдвиги слуховых порогов после короткого звука высокой интенсивности были зафиксированы в работе /119/. Величина снижения чувствительности к низкочастотным звукам под влиянием низкочастотных же шумов (порядка 10 дБ после часовой экспозиции низкочастотного шума около 180 дБ УЗД) установлена в психофизических экспериментах /120,121,122/. Применение электрофизиологической техники (регистрации вызванных потенциалов), позволяющее быстро измерять слуховые пороги, сделало возможным измерение временной динамики восстановления слуховой чувствительности после временного снижения: после воздействия низкочастотного шума с уровнем 160 дБ УЗД восстановление занимало десятки минут /121/ и было продемонстрировано временное снижение чувствительности (повышение порогов) после воздействия громких звуков, однако составить целостную картину того, как временная или постоянная потеря слуха зависит от характеристик воздействующего шума, пока не представляется возможным.

Возрастные изменения, прослеженные на дельфинах, долгое время находящихся под наблюдением, показали возможность значительной возрастной потери слуха, в том числе асимметричной (потери для одного уха существенно больше, чем для другого – показано с применением контактных излучателей). Потеря могла достигать 16–33 дБ, и частотный диапазон сокращался до 55 кГц вместо обычного для дельфинов диапазона 120–150 кГц /123/.

Исследования в этом направлении безусловно очень важны с точки зрения проблемы охраны морских млекопитающих от неблагоприятного воздействия антропогенных факторов. Однако их значение для понимания фундаментальных механизмов слуха и механизмов, обеспечивающих уникальные свойства слуха дельфинов, не столь очевидно.

Оценивая состояние исследований слуха дельфинов к настоящему времени, можно считать, что дискриминативные способности слуховой системы, их физиологические механизмы и эффекты повреждающего действия шумов изучены явно недостаточно. Причем и в этой области внимание исследователей распределялось неравномерно. Если уже известно, какова острота частотной настройки и временная разрешающая способность слуха дельфинов (хотя и недостаточно исследованы фундаментальные механизмы этих свойств слуха дельфинов), то данные по остроте направленности слуха дельфинов еще менее полны. Исследование именно этих проблем представляется наиболее актуальным в настоящее время.

3. НОВЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СЛАБОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РЫБ

Электрические рыбы представляют собой группу водных животных, обладающих специализированной системой генерации электрических разрядов – электрическими органами. Принято делить электрических рыб на сильноэлектрических (южноамериканский угорь *Electrophorus electricus*, африканский сом *Malapterurus electricus*, звездочеты *Uranoscopus* и представители морских хрящевых рыб – скатов семейства *Torpedinidae*) и слабоэлектрических (многочисленные виды гимнотовых Южной Америки, клюворылообразные Африки, несколько недавно обнаруженных, как электрогенерирующих, представителей сомообразных и морские обыкновенные скаты и некоторые звездочетовые, рис. 8).



Рис. 8. Некоторые представители электрических рыб, места их обитания и приблизительные оценки генерируемых сигналов.

Сильноэлектрические рыбы не представляют интереса для целей настоящего обзора, поскольку назначение их электрических органов и, соответственно, электрических разрядов – электронападение и электрооборона, а не передача сигналов в коммуникационных и/или локационных целях.

Все слабоэлектрические рыбы, помимо электрических органов, обладают также сетью высокочувствительных приемников электрических сигналов – электрорецепторами (ампулированными и бугорковыми, рис. 9).

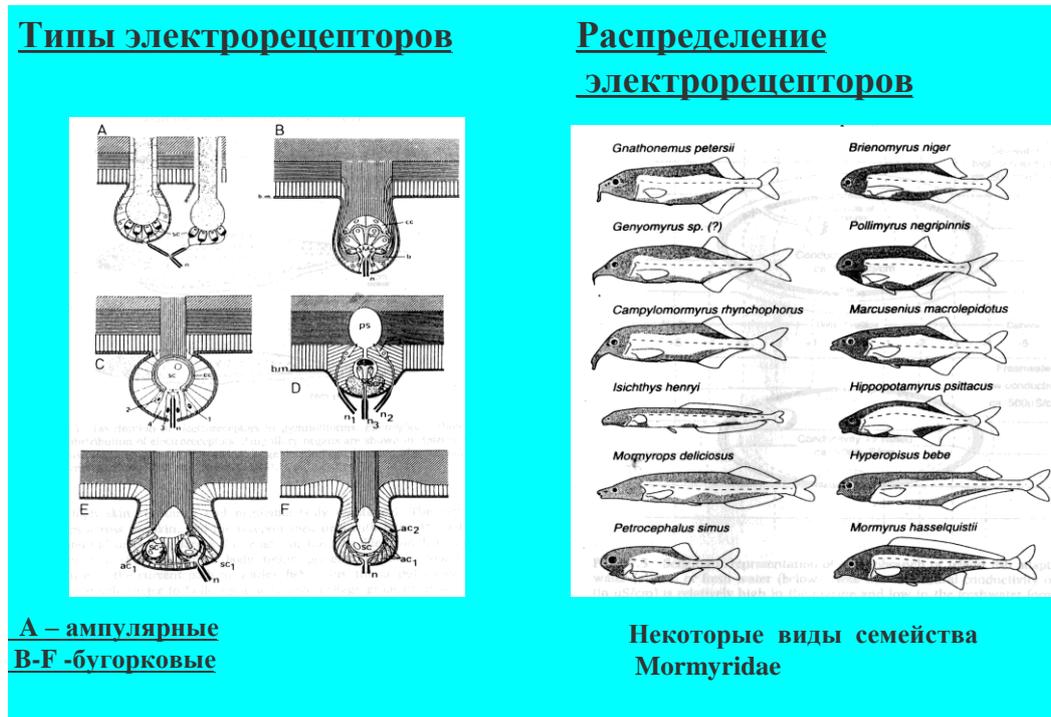


Рис. 9. Типы электрорецепторов слабоэлектрических рыб (слева) и их распределение (заштриховано) на теле некоторых представителей мормирид (справа).

Именно взаимодействие этих двух систем – системы генерации сигналов в воду и системы электрорецепции - обеспечивает выполнение слабоэлектрическими рыбами чрезвычайно широкого круга социальных задач. В общих чертах эти задачи могут быть разделены на два класса: внутри- и вневидовое общение с использованием электрических сигналов (электрокоммуникация и/или электросигнализация) и электрогенерация и восприятие рыбой собственных электрических разрядов (электролокация).

Особая трудность в исследовании слабоэлектрических рыб состоит в том, что оба выше обозначенных класса задач решаются ими *одновременно*, хотя представляется очевидным, что существуют взаимно исключающие требования к успешному решению электрокоммуникационной и электролокационной задач: прием сигналов от других особей (коммуникация) постоянно «заглушается» разрядами собственного электрического органа (электролокация), которые во много раз выше по интенсивности.

Собственно под *активной электролокацией* понимается не посылка и прием отраженного сигнала, как это имеет место, например, в эхо- или радиолокации. Принцип

электролокации слабозлектрических рыб состоит в том, что картина распределения силовых линий непрерывно генерируемого рыбой электрического поля может искажаться благодаря различиям в электропроводности окружающей проводящей среды и близлежащих объектов. Так, в случае, когда электропроводность объекта выше электропроводности воды, силовые линии «сгущаются», а в противоположном случае «расталкиваются» (рис. 10).

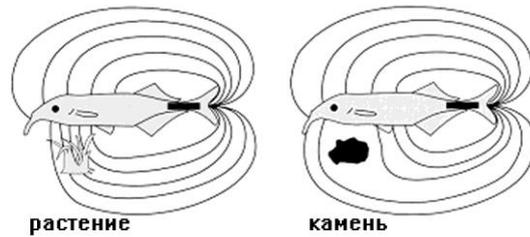


Рис.10. Искажения электрического поля при разряде, вызываемые проводящим предметом (слева) и диэлектриком (справа).

Далее, поскольку силовые линии поля «замыкаются» через поверхность тела рыбы, покрытой сетью электрорецепторов, то последние и улавливают искажения поля и после определенного типа кодирования передают сигналы в центральную нервную систему рыбы, где и происходит «распознавание» объекта.

Пассивная электролокация подразумевает использование рыбой не реафферентной электросенсорной информации, связанной с разрядами собственного электрического органа, а информации от внешнего источника: По сравнению с другими физическими модальностями, использование сигналов в пассивной электролокации ограничено: Например, скорость распространения сигналов не может быть использована для локализации объектов, поскольку, электричество в воде имеет характер электростатического поля, а не распространяющихся волн. Кроме того, поскольку источники электрических сигналов в воде, как правило, дипольного типа, то вектор поля «закручен» и не указывает точно на источник.

Электрокоммуникационный канал у слабозлектрических рыб, как и вообще любой канал передачи информации состоит из трех основных компонентов. Во-первых, как уже указывалось выше, это источник генерации электрических сигналов – электрические органы. Природой запатентовано значительное количество различных по устройству органов и паттернов электрических разрядов – от непрерывных («квазисинусоидальных») у гимнотовых, до пульсирующих с переменной скважностью сигналов у клюворылообразных (Рис. 11)

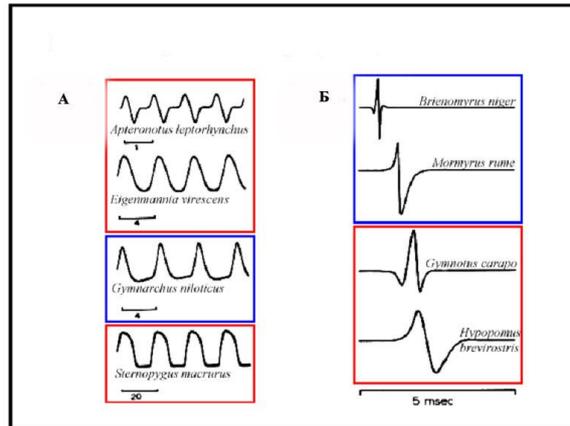


Рис. 11. Примеры электрических разрядов волнового (слева) и пульсирующего (справа) типов.

Второй существенный компонент связной системы – это сеть приемников электрических сигналов – электрорецепторная система рыб. Очевидно, что к этой системе, помимо высокой чувствительности, предъявляется и ряд других специфических требований – избирательность, настройка на определенную полосу частот и т.п. Известно, что чувствительность ампулированных электрорецепторов выше, чем у бугорковых (рис. 12).

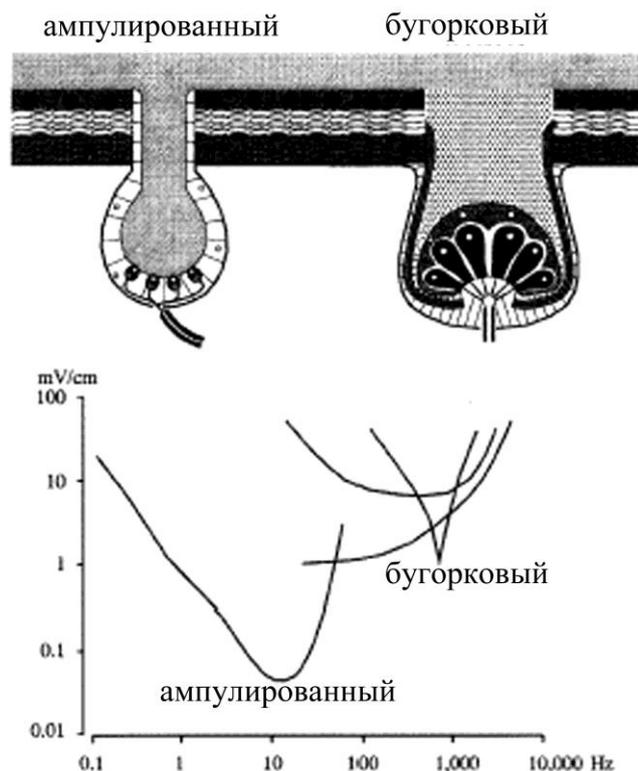


Рис. 12. Усредненные частотные характеристики чувствительности электрорецепторов. Полоса частот у ампулированных рецепторов, как правило выше, чем у бугорковых, а пороги – более низкие.

Наконец, для успешной связи важно изучить и свойства канала передачи, а именно законы распространения сигналов в проводящей среде, величины и характеристики окружающих шумов и т.п.

Интерес к исследованиям процессов распространения электрических сигналов в воде в связи с электрическими рыбами, возникший в прошлом веке, не прекращается до настоящего времени /124/. Традиционные методы решения проблем функционирования электромагнитного канала связи в воде состоят в применении уравнений Максвелла с той или иной степенью аппроксимации.

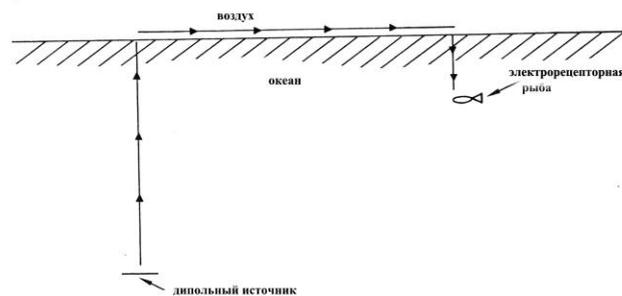


Рис. 13 Распространение сигналов по типу «вода – воздух – вода».

При этом могут рассматриваться как системы распространения сигналов типа «вода – воздух - вода » (Рис.13), так и непосредственно подводные (рис. 14)..

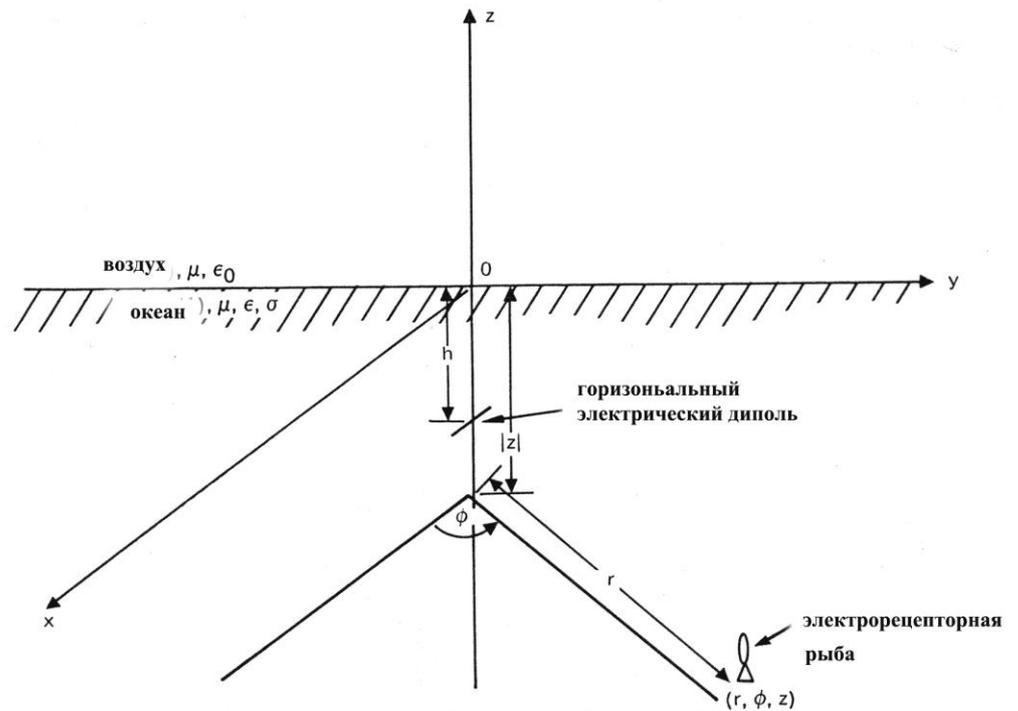


Рис. 14. Распространение сигналов под водой и обычно используемая в расчетах цилиндрическая система координат, центрированная на поверхности воды непосредственно над излучающим диполем и определяющая местоположение источника сигнала и электрорецепторной рыбы.

Подобного рода теоретический подход дает возможность оценить для заданного дипольного момента источника сигналов напряженность поля вблизи электрорецептивной рыбы. Очевидно, однако, что полученное значение следует сравнивать, по меньшей мере с двумя параметрами: чувствительностью электрорецепторной системы и с уровнем электрических шумов в воде. Именно соотношение этих двух величин и определяет возможную дальность передачи электрических сигналов.

Исследования систем *электрогенерации* в последнее десятилетие были отмечены весьма существенными открытиями, касающимися, главным образом, обнаружению специализированной активности у представителей нескольких таксонов сомообразных, ранее рассматриваемых, как неэлектрических..

Так, в 1994 году впервые были зарегистрированы электрические разряды сомов *Clarias gariepinus* (рис. 15) при социальных взаимодействиях

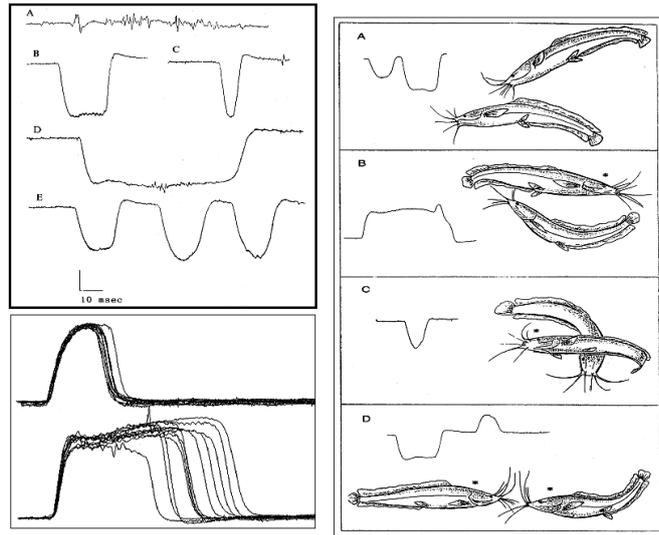


Рис. 15. Электрические разряды *Clarias* при социальных взаимодействиях /131/

Их характерной особенностью является монофазность, значительная (по сравнению с обычными электромиограммами) амплитуда, а также тот факт, что электрогенераторная деятельность этих сомов сопровождается агрессивно-оборонительное поведение при парных взаимодействиях /125/. Регистрировать подобного рода разряды от отдельно содержащихся особей не удается. Это открытие позволило разработать специализированный компьютерный комплекс для систематического поиска специализированной электрической активности среди других представителей сомообразных. В результате этих исследований были обнаружены электрические разряды у 8 представителей рода *Synodontis* (Рис. 16), продемонстрирована их видоспецифичность и особенности электрогенерации некоторых из них в естественной среде обитания /126,127,128,129,130,131,132./.

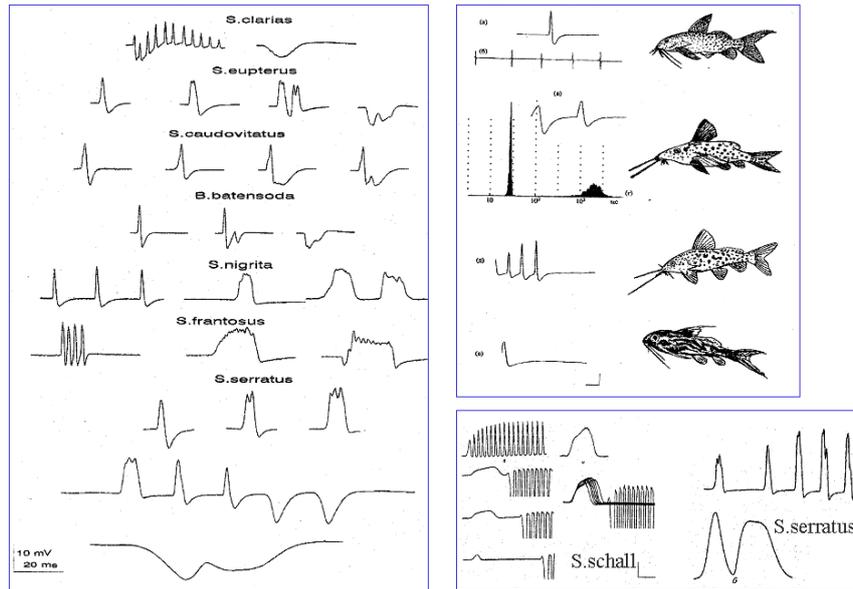


Рис. 16. Электрические разряды у представителей нескольких видов семейства Mochokidae (Siluriformes)

Кроме того, электрические разряды были обнаружены и у представителей морских сомов /133/ и у представителей одной из древнейших групп рыб *Polypterus* /134/.

В настоящее время исследования систем электрогенерации у слабоэлектрических рыб все более сдвигаются как в сторону натуральных экспериментов (длительные многоэлектродные отведения в водоемах со значительным видовым разнообразием, так и в сторону математического, компьютерного и бионического моделирования /124/. Последнее направление имеет своей целью попытки представить в наглядном виде окружающий этих рыб «электрический мир», оценить разрешающие способности «электровидения», а также проработать подходы к практическому применению разнообразных устройств связи и электролокации, работающих на принципах, заложенных природой в слабоэлектрических рыб.

3.1. Филогения электрических органов и электрорецепторных систем, систематика. Наиболее фундаментальной (программной) работой следует признать работу классика нейрофизиологии и нейроэтологии профессора Института океанографии в Сан Диего, США /135/

Автором прогнозируется развитие исследований по электрорецепции на ближайшие годы по 6 важнейшим направлениям: 1) изучение клеточных и генных механизмов работы различных классов электрорецепторов и центральных нейронов; 2) обнаружение совершенно новых эволюционных линий среди животных различных классов (рептилии, птицы и т.п.), у которых возможны электрорецепторные структуры; 3)

обнаружение новых таксонов рыб, обладающих эпизодической электрической активностью, в первую очередь, возможно, среди сосообразных; 4) Следует надеяться на обнаружение новых примеров электрической активности, еще не специализированной, но уже достаточно эффективной для ее обнаружения электрорецепторным рыбам (по аналогии с миногами); 5) Изучение этологического значения слабой электрической активности у скатов и слабоэлектрических сомов с эпизодической электросигнализацией; б) Исследование высших структур мозга (мозжечок, передний мозг), участвующих в обработке электросенсорной информации. Следует отметить, что многим из указанным Т. Буллоком направлениям уже ведутся интенсивные исследования и получены интересные результаты /136-137,138/.

Систематике и филогении некоторых слабоэлектрических рыб посвящено несколько работ, выполненных, главным образом, на гимнотообразных Южной Америки /139,140,141,142/, и клюворылообразных Африки /141/. Были пересмотрены, в частности, филогенетические отношения трех больших отрядов, содержащих виды слабоэлектрических рыб – Gymnotiformes, Mormyriiformes и Siluriformes. Работа выполнена с применением современных методов митохондриальных РНК /139/.

Филогения неотропических слабоэлектрических рыб отряда Gymnotiformes рассмотрена в работе /142/. Автор рассматривает гипотезу возникновения более сложных (двух-, трехфазных) электрических сигналов из более «примитивных» монофазных электрических разрядов. Действительно, известно, что у наиболее древних электрических рыб (например, морские слабоэлектрические скаты) разряды монополярны.

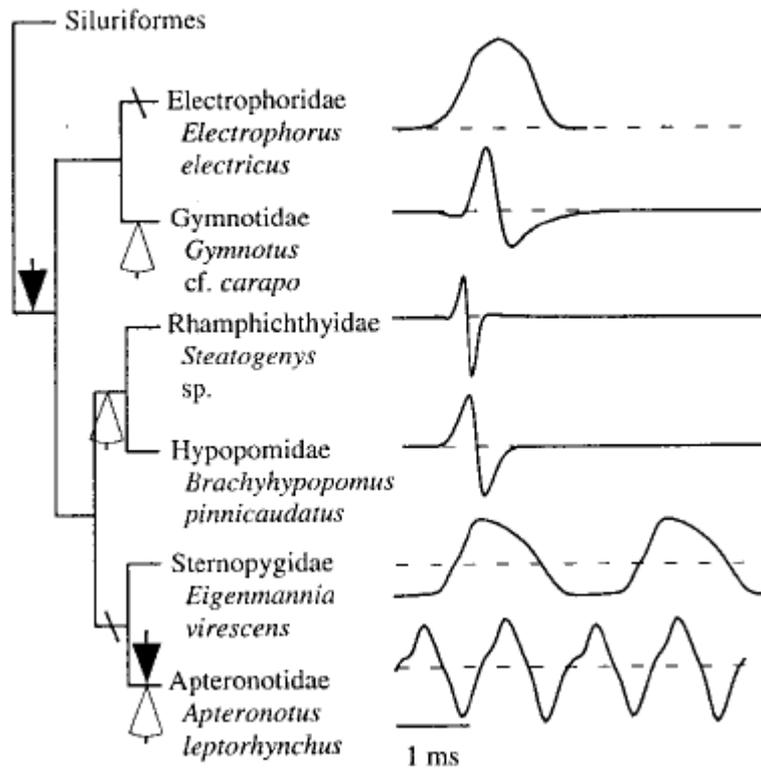


Рис. 17 Схема эволюционного перехода от монополярного разряда к более сложным /142/

На рисунке схематично представлены две альтернативные гипотезы филогении. Стрелками показано возможное происхождение многофазных электрических разрядов. Независимое возникновение двухфазного разряда в семействе Apterontidae связано, по-видимому, с нейрональным происхождением электрического органа у рыб этого семейства. Альтернативный сценарий эволюции предполагает происхождение мультифазного разряда у Gymnotidae независимо от сестринских групп. Автор полагает, что «уход» от монофазности электрических разрядов в сторону их более сложных форм эволюционно связан с давлением естественного отбора: полифазные разряды, как правило, не имеют постоянной составляющей, а именно в этой области частот наиболее высока электрочувствительность потенциальных хищников (например, сомов).

3.2. «Электровидение» и обработка изображений в центральной нервной системе слабоэлектрических рыб. По данному разделу активно исследуются как механизмы электрогенерации сигналов, участвующих в получении полной «электрической картины» окружающего рыбу пространства (электролокация), так и при общении с конспецифичными особями

(электрокоммуникация). Поскольку все «электровидение» подразумевает исследование событий в непосредственной близости от тела рыбы, очень важным представляется изучение распределения потенциалов в момент разряда. В результате проводимых измерений потенциала вдоль одной из осей тела (как правило, продольной, ставится задача восстановления источника их генерации внутри тела рыбы (так называемая «обратная задача», известная в электростатике). Из этой же области знаний известно, что решение такой задачи неоднозначно: одному и тому же распределению зарядов (потенциалов) может соответствовать несколько вариантов пространственно размещенных источников. Таким образом, знание о распределении силовых линий поля в момент разряда необходимо, но недостаточно, чтобы описывать тело рыбы, как источник ЭДС. Любые модельные исследования в этой области должны учитывать как геометрические характеристики тела рыбы, так и исмеданные свойства ее кожи. На примере слабоэлектрической рыбы *Gymnotus carapo* /144/ проанализированы механизмы, ответственные за генерацию электрических импульсов в момент разряда. При этом показано, что пространственно- временные характеристики разряда определяются как механизмом иннервации отдельных электрических клеток электрического органа, так и скоординированным синергическим запуском отдельных блоков электрического органа, расположенного вдоль продольной оси. Именно рассмотрение электрического органа *Gymnotus carapo*, как пространственно распределенного источника, позволило выполнить сравнительное исследование видоспецифичности электрогенерации у нескольких видов гимнотид. Распределение электроактивных зон вдоль продольной оси тела *Gymnotus carapo*, по мере развития электрического разряда, представлено на рисунке:

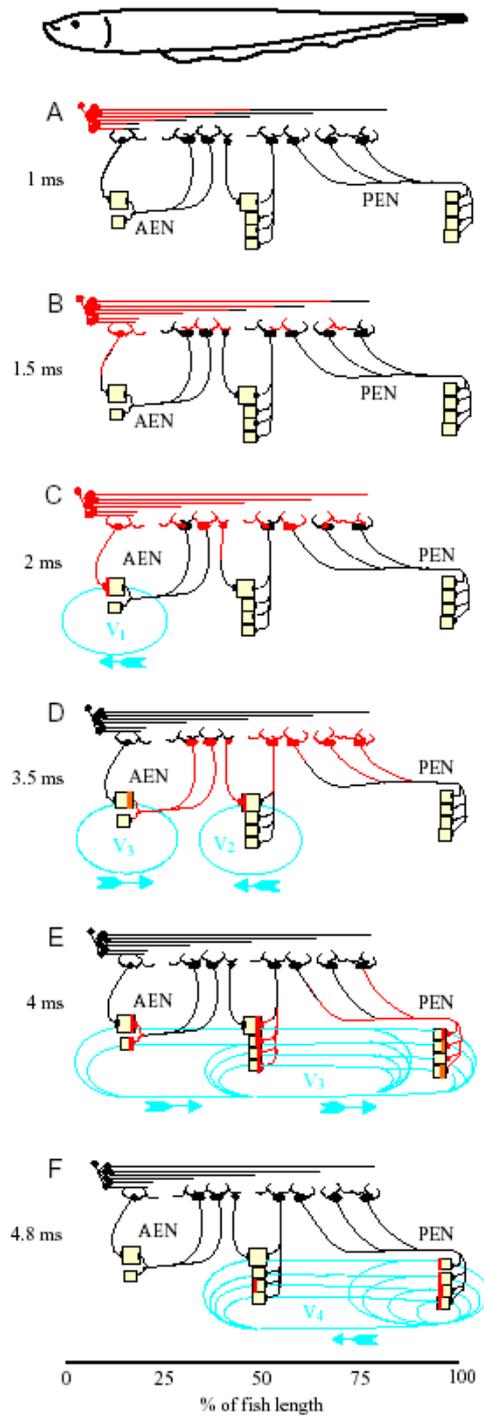


Рис. 18. Схематическое изображение последовательности вовлечения различных частей электрического органа *Gymnotus carapo* во время разряда /144/

Здесь: красным цветом помечены структуры, активные в данный момент разряда, голубым – линии поля; AEN и PEN – электромоторные нервы, запускающие ростральную (головную) и каудальную (хвостовую) части электрического органа; V₁-V₄ – фазы электрического разряда.

Данное исследование послужило основанием для последующих экспериментальных и модельных работ по изучению проблемы «электровидения», включающей в себя не только исследования электросенсорных механизмов восприятия сигналов, но и построения пространственно распределенных источников электрических сигналов, адекватно отображающих реальные электрические органы.

В частности, в работе /145/ представлен полуаналитический анализ (используются реальные измерения потенциалов вблизи поверхности тела рыбы и компьютерные вычисления) формирования изображения в мозгу слабоэлектрической волновой рыбы *Apteronotus sp.* Обсуждаются механизмы и алгоритмы обработки сигналов, посредством которых электрическое изображение проводящих и непроводящих объектов, находящихся вблизи тела рыбы, может формироваться в ее ЦНС. На рисунке представлен один из примеров исследования, когда вблизи рыбы помещена проводящая сфера:

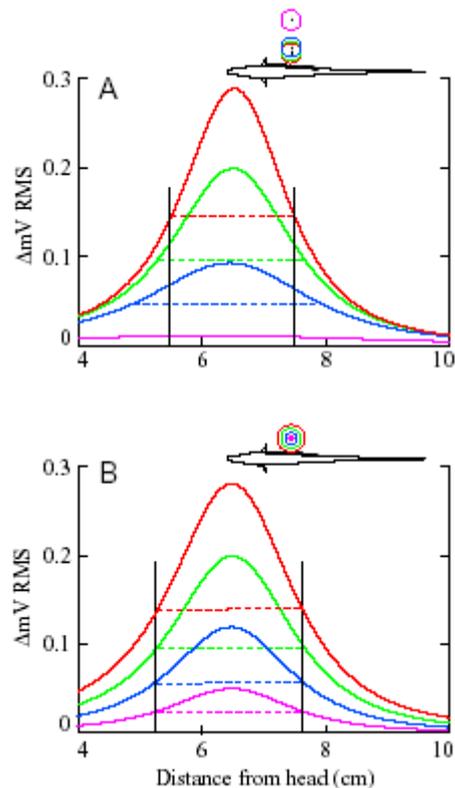


Рис. 19. Искажения поля разряда, вызванные помещением цилиндра на различных расстояниях от тела рыбы /145/.

Здесь: (А) – сфера диаметром в 1 см располагается последовательно на расстоянии 1,2, 1,4, 1,9 и 2,4 см от тела рыбы дает последовательно уменьшающееся «видеоизображение»; (В) - «видеоизображение» от 4-х различных сфер (с последовательно уменьшающимся диаметром 1,4, 1, 0,6. и 0,25 см), помещаемых в одну и

ту же точку (1,4 см от поверхности). Пунктирные горизонтальные линии соответствуют относительный размер изображения объекта, горизонтальные линии – для облегчения сравнения. Видно, что относительный размер изображения увеличивается с расстоянием до него (А), и остается неизменным для разных его диаметров (В).

Эффективным стимулом для каждого электрорецептора является локальный транскожный потенциал. Это падение напряжения, в свою очередь, соответствует средней плотности тока, протекающего в данном месте кожной поверхности. У пульсирующих рыб (*Gymnotus carapo*, например) генерируемый разряд имеет сложную форму, при этом каждые 20- 50 мс рыба оценивает с помощью реафферентных связей сети электрорецепторов «видеоизображение», т.е. локальные падения потенциала на поверхности кожи. Поднесение какого-либо предмета к поверхности кожи вызывает изменения в электромоторной активности (изменения межимпульсных интервалов в разряде) и искажения этого изображения, которые можно оценить в эксперименте.

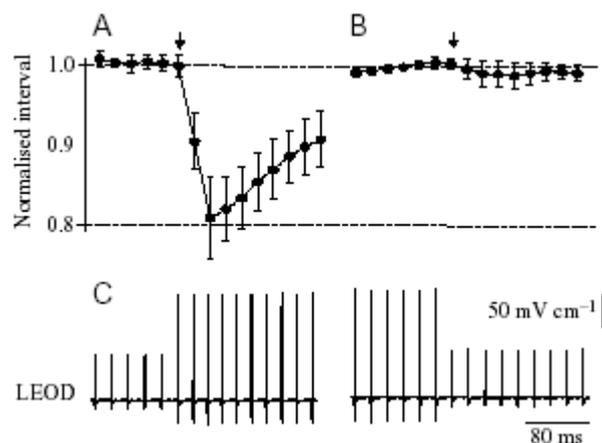


Рис. 20. Электромоторные ответы на внесение диэлектрического (А) и проводящего (В) цилиндра /145/.

На рис.20 представлен пример электромоторных ответов на внесение цилиндрического объекта (отмечен стрелкой на А и В). Вдоль оси ординат показан нормализованный межимпульсный интервал со среднеквадратичным разбросом. Видно, что реакция на внесение объекта (А) заключается в резком укорочении первых двух интервалов с последующей кривой релаксации. На рис (В) – ответ при поднесении проводящего цилиндра (снижение амплитуды собственного разряда (LEOD) в противоположность предыдущему примеру – см. непосредственную запись последовательности разрядов на (С)).

Экспериментальные исследования по «электровидению» активно развиваются в нескольких ведущих лабораториях мира и в настоящее время почти вплотную подошли к

разработке и созданию технических устройств, позволяющих использовать электролокационные принципы слабоэлектрических рыб для практических целей (исследование структуры дна, обнаружение конкреций и т.п.).

3.3 Роль высших отделов центральной нервной системы в обработке сигналов электрорецепторной системы. Для слабоэлектрических рыб как волнового типа (гимнотообразные Америки), так и пульсирующего исследованиями прошлых лет подробно изучены проводящие пути и нейронные ядра центральной нервной системы, в которых представлены как электромоторные центры, ответственные за генерацию разрядов, так и электросенсорные отделы. Особенно пристальному вниманию уделялось разгадке основного парадокса в функционировании генераторно-рецепторного комплекса слабоэлектрических рыб. Дело в том, что обеспечение коммуникационной функции требует от электросенсорной системы исключительной абсолютной чувствительности, с тем чтобы принимать слабые сигналы конспецифичных особей на возможно более дальнем расстоянии. Решение электролокационной функции зависит от уровня т.н. дифференциальной чувствительности, поскольку здесь оцениваются не абсолютные значения потенциала вблизи поверхности кожи, а его приращения, вызванные наличием объектов. Основная сложность состоит, таким образом в том, что обе эти задачи решаются одновременно, хотя очевидно, что собственные разряды на несколько порядков превышают по мощности сигналы, приходящие извне и как бы «оглушают» собственную электрорецепторную сеть. Исследования 80-90 годов прошлого столетия позволили выявить специальные механизмы взаимодействия центральных структур мозга слабоэлектрических рыб, обеспечивающие успешное одновременное выполнение и электрокоммуникационной и электролокационной функций. Для пульсирующих мормирид, в частности, обнаружен замечательный механизм синхронного кольцевого сигнала в ЦНС, блокирующего обработку сигналов от высокочувствительных электрорецепторов на время генерации собственного разряда и «открывающего» их для приема коммуникационных сигналов на время «молчания электрического органа. У гимнотообразных, генерирующих непрерывные квазисинусоидальные сигналы, кольцевой сигнал отсутствует, однако эволюционно выработана иная стратегия раздельной работы рецепторов абсолютной и дифференциальной чувствительности.

Публикации последних 5 лет в области изучения центральных механизмов обработки электросенсорной информации и механизмов взаимодействия сенсорной и

электромоторной систем связаны, главным образом, с уточнением местоположения центральных нейрональных образований, их роли в выполнении различных поведенческих актов, связанных с электролокацией и коммуникацией. В частности, последние анатомические и нейрофизиологические исследования электромоторной системы мормирид дали возможность составить более полную картину функциональной нейроанатомии командных ядер в высших отделах мозга (рис. 21).

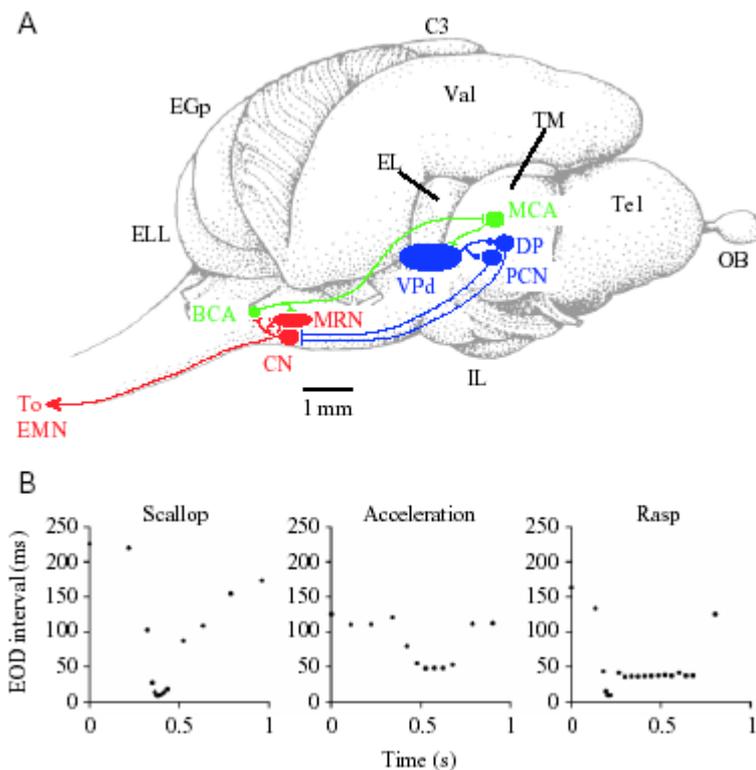


Рис. 21. Уточненная схема взаимодействия командных ядер в мозгу *B. Brachyistius* (мормириды) (А) и различные варианты изменения электрогенераторной импульсации (В): Scallop – кратковременное укорочение межимпульсного интервала, Acceleration – ускорение, Rasp – продолжительный «скрежет». CN – командное ядро; MRN- медулярное релейное ядро; ELL- электросенсорные доли; EMN- электромоторное ядро. Красным цветом обозначено медулярное ядро, голубым – межэнцефалические и дизэнцефалические командные ядра /138/.

Авторами работы использованы электрофизиологические и гистологические приемы изучения центральных ядер *B. Brachyistius*, и показана роль отдельных компонентов командного комплекса электрогенерации в осуществлении всех трех вариантов изменения импульсации.

Значительное количество работ посвящено исследованию взаимодействия электрогенераторной и электрорецепторной систем в локационных /147,148,149,150,151/ и

электрокоммуникационных целях /152,153/. В большинстве из указанных работ использованы современные методы обработки сигналов синхронно с видео наблюдениями.

Результаты исследования возможной специализированной электрогенерации у представителей рода *Polypterus* представлены в работе /134/. До сего времени электрические разряды у представителей пресноводных рыб столь низкого в филогенетическом отношении таксона обнаружены не были. В отличие от клариевых сомов и некоторых мохокид, генерирующих электрические разряды в основном при агрессивно-оборонительном взаимодействии двух особей /127, 129,130,131/, у *Polypterus* удалось зарегистрировать электрические разряды как у одиночно плавающих особей, так и при их парном содержании.

Электрические разряды взрослых полиптерусов представляют собой бифазные колебания потенциала, возникающие как одиночными спайками, так и сериями характерных импульсов продолжительностью до 80 – 100 мс (рис. 22)

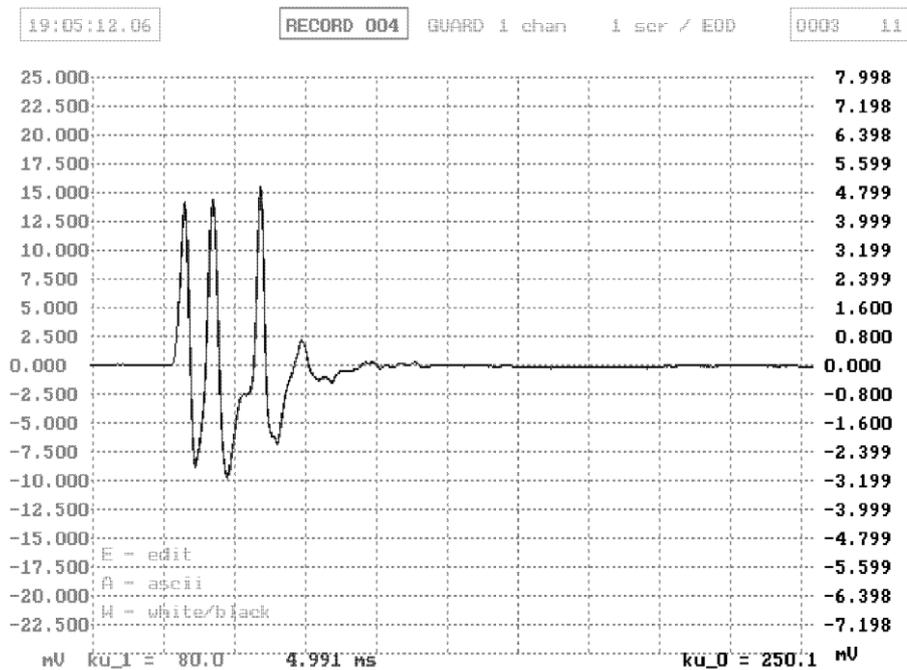


Рис. 22. Пример электрического разряда *Polypterus*.

Амплитуда разрядов, зарегистрированных у рыб этой группы достигала максимальных значений в 6-8 мВ. Поскольку само понятие амплитуды в условиях свободного перемещения рыб относительно электродов довольно условно, следует оценивать, в основном, порядок этой величины и, главное, сравнивать ее с уровнем электромиографической активности в тех же условиях регистрации. Для рыб этой группы амплитуда электромиограмм не превышала 30-40 мкВ при данном межэлектродном расстоянии (40 см) .

В связи с известными данными о наличии у рыб этого семейства развитой электросенсорной системы, можно предположить, что дальнейшие исследования смогут

раскрыть особенности активной (с использованием собственных электрических разрядов) электроориентации у древней группы не костистых пресноводных рыб.

4. НОВЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КИНЕМАТИКИ ХВОСТОВОЙ ЛОПАСТИ ДЕЛЬФИНА.

Западные ученые и ученые США значительно (на 20-30 лет) отстают от российских и украинских ученых в исследовании кинематики дельфинов вообще и в частности кинематики хвостовой лопасти. Новым в исследовании зарубежных ученых является расширение числа изучаемых видов. В технических отчетах SSC (Space and Naval Warfare Systems Center) San Diego /154, 155/, опубликованных в 1998 и 1999 годах, приведены экспериментальные данные по исследованию ряда кинематических параметров хвостовой лопасти четырех видов дельфинов (*Delphinapterus*, *Orcinus*, *Pseudorca* и *Tursiops*). В нашей стране исследованы несколько другие виды (*Tursiops*, *Delphinus delphis*, *Phocaena phocaena*) /156,157,158,159/.

Авторы отчетов /154,155/ измеряли частоту биений хвоста, амплитуду, угол наклона лопасти к горизонтальной оси и угол атаки в зависимости от скорости плавания животных.

На рис. 23 приведен результат измерения частоты колебаний хвостовой лопасти

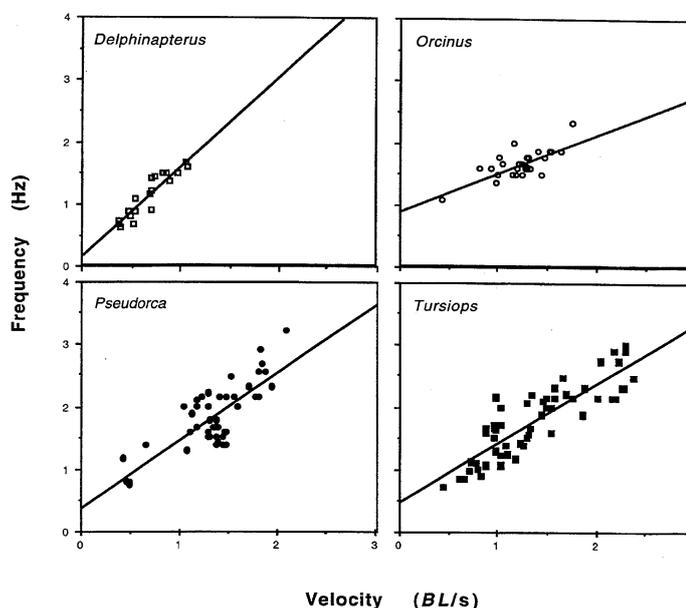


Рис. 23. Пояснения в тексте.

четырёх видов дельфинов, плывущих прямолинейно, от скорости плавания, выраженной в длинах тела в секунду. Сплошными линиями показаны линии регрессии, усредняющие экспериментальные данные. Приведенные данные для *Tursiops* хорошо согласуются с данными /156,157,158/, полученными в бывшем СССР в начале 70-х прошлого века.

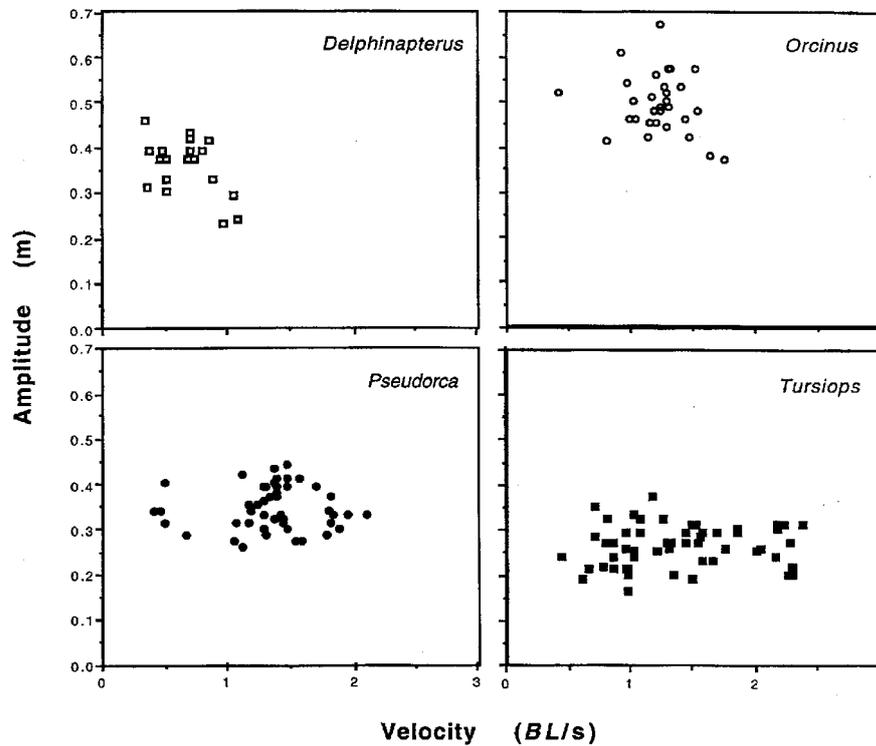


Рис. 24. Пояснения в тексте.

На рис. 24 приведены результаты измерения амплитуд колебаний хвостовой лопасти тех же видов дельфинов в зависимости от скорости плавания. У большинства изученных видов амплитуда колебаний хвоста практически не зависит от скорости плавания и составляет около 20% длины тела. Лишь у *Delphinapterus* амплитуда

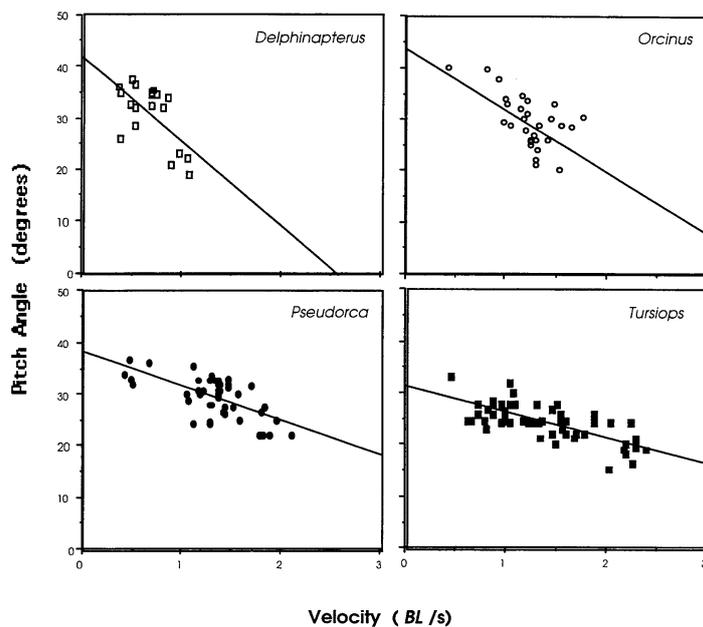


Рис. 25. Пояснения в тексте.

уменьшается с увеличением скорости.

На рис. 25 приведены данные об угле наклона лопасти к горизонтальной оси в зависимости от скорости плавания. Абсолютные значения для дельфина *Tursiops* заключены в пределах $33-40^{\circ}$. Результаты хорошо согласуются с нашими данными.

Рис. 4 иллюстрирует результаты измерения максимальных значений углов атаки хвостовой лопасти дельфина *Tursiops truncatus*. Эти данные не совсем корректны. Не имеет смысла акцентировать внимание на максимальных значениях, которые появляются главным образом в моменты перекладки крыла. Рабочие значения углов атаки соответствуют максимальным значениям скорости движения лопасти сверху вниз и снизу вверх, а также максимальным значениям углов наклона лопасти к горизонтальной

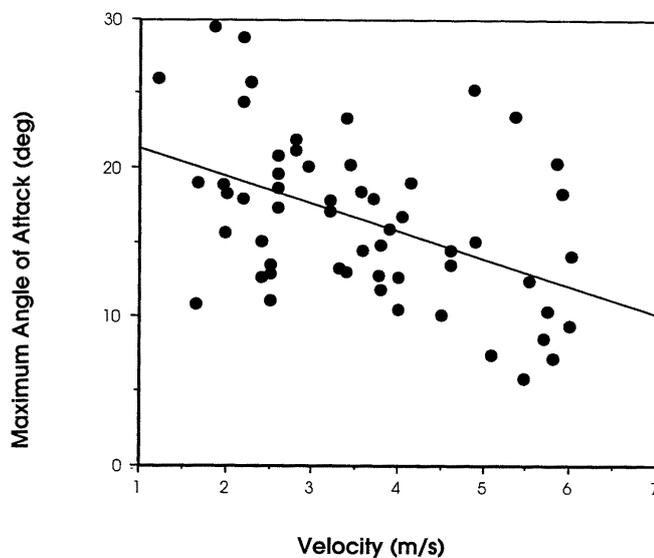


Рис. 26. Пояснения в тексте.

оси. А в эти моменты угол атаки близок к минимальным значениям (2-4 градуса). Это обстоятельство иллюстрирует рис. 27, взятый из нашей работы /159/.

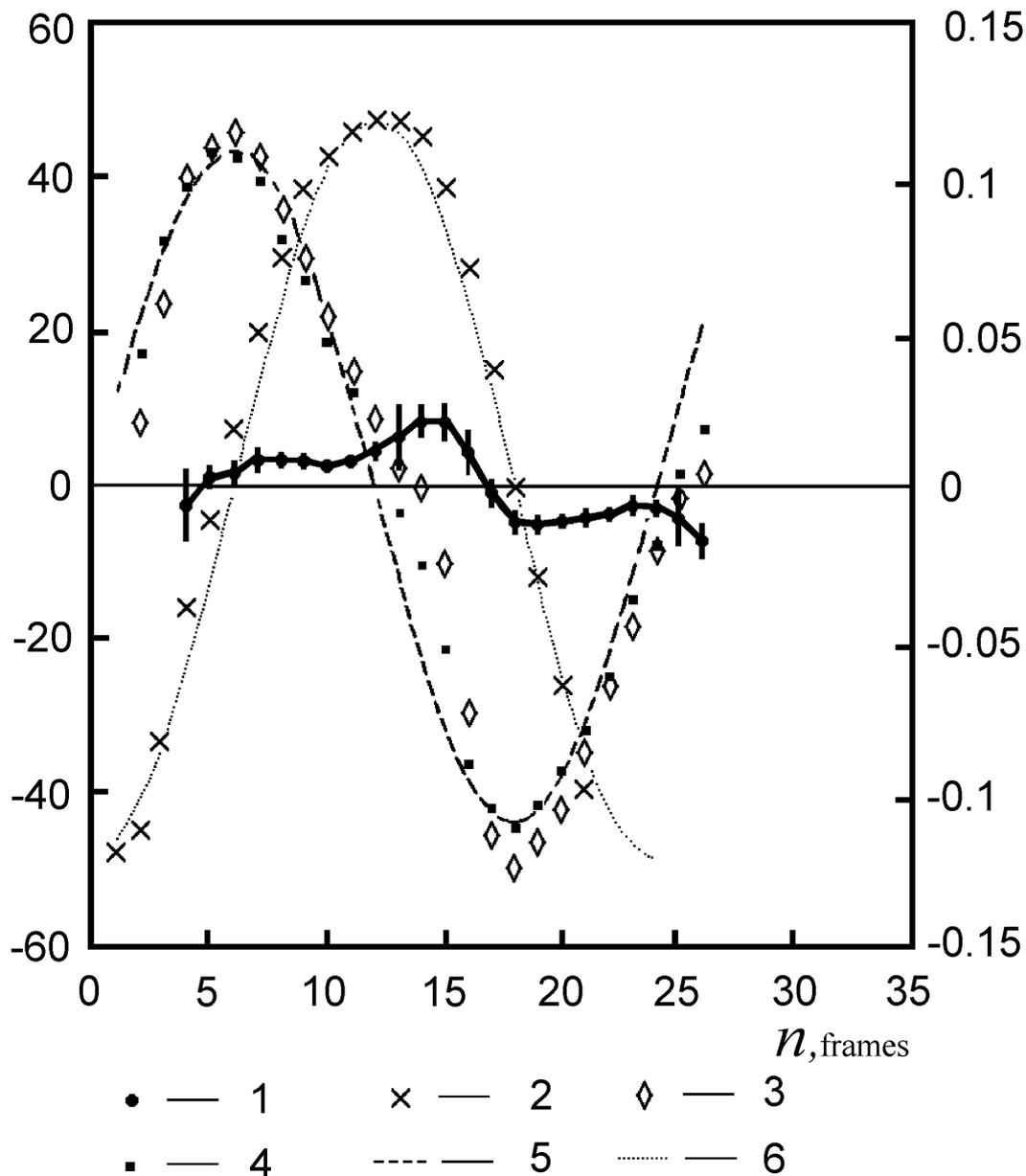


Рис. 27. Пояснения в тексте.

На этом рисунке черными точками с доверительными интервалами представлен угол атаки. Крестиками показана амплитудная функция лопасти, ромбами - функция угла наклона траектории движения лопасти, квадратными черными точками - функция наклона лопасти. Аналогичные результаты можно наблюдать на рис. 28, взятом из отчета /155/, где показаны значения углов наклона лопасти и атаки. Видно, что углы атаки, соответствующие максимальной скорости движения лопасти и максимальным углам наклона лопасти, минимальны, на что авторы отчета не обратили внимания.

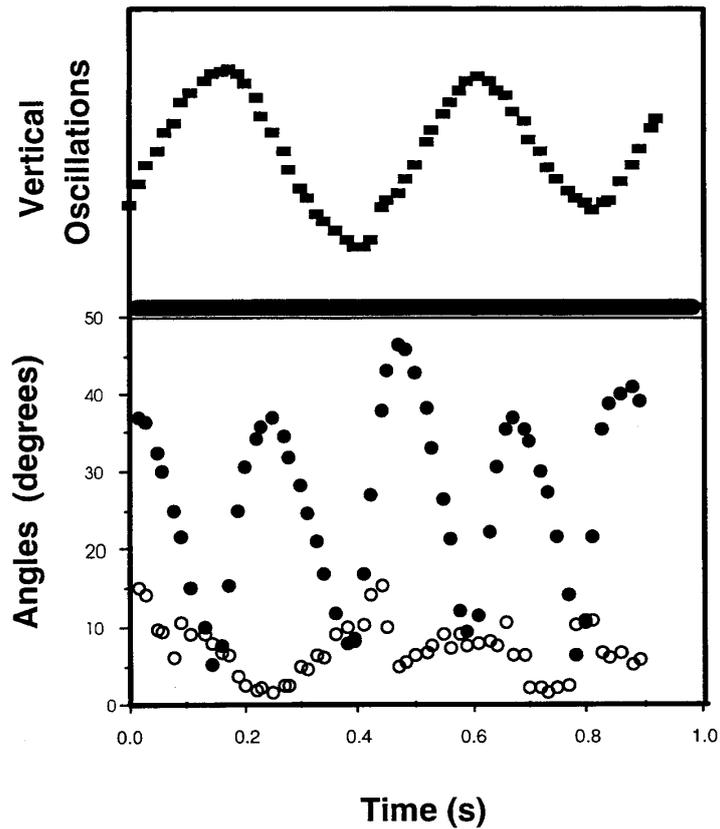


Рис. 28. Пояснения в тексте.

В работе /155/ оценен усредненный по 14 видам коэффициент полезного действия движителя дельфина, который оказался близок к 90%.

В отчете /155/ представлены интересные результаты вычисления чисел Струхалия по экспериментальным данным ($Sh = \frac{\omega b}{U}$, здесь ω - круговая частота, b - хорда крыла, U - скорость плавания). На рис. 29. приведен соответствующий график для четырех видов дельфинов. Видно, что числа Струхалия уменьшаются с ростом скорости плавания.

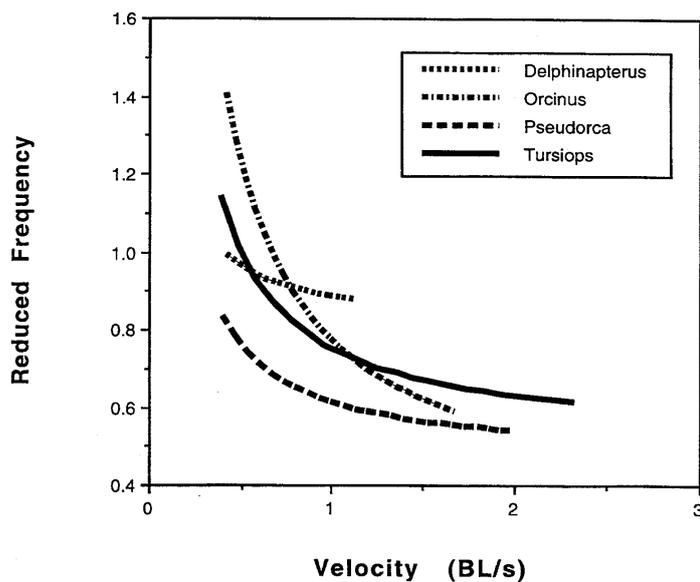


Рис. 29. Пояснения в тексте.

Иначе ведет себя рассчитанный параметр флюгирования ($\theta = \frac{Ug}{\omega h}$. Здесь g - угол наклона хвостовой лопасти к горизонтальной оси). Эти данные иллюстрирует рис. 8.

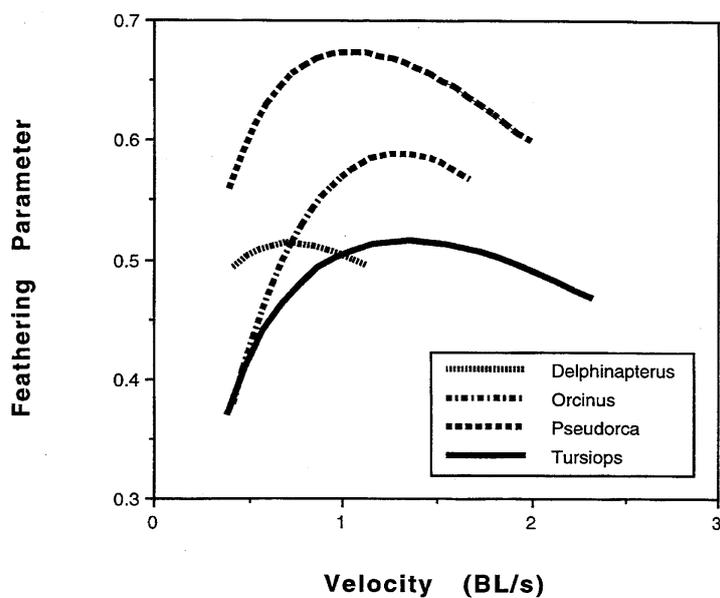


Рис. 30. Пояснения в тексте.

В работе /160/ представлена нелинейная математическая модель работы хвостового плавника дельфина. Для построения нелинейной модели применен подход, основанный на теории потенциалов двойного и вихревого слоев, а также на теории сингулярных уравнений. При этом эффектами трехмерности и телесности плавника, а также вязкости пренебрегали. При помощи усовершенствованного метода дискретных вихрей построена нелинейная нестационарная двумерная модель работы хвостового плавника дельфина. Достоинством модели является то, что она позволяет достаточно точно оценить тяговые силы. К недостаткам следует отнести то, что модель численная и не дает расчетных соотношений, которыми каждый заинтересованный мог бы воспользоваться. Кроме того модель двумерная и не применима для оценки ограниченных крыльев.

5. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ВОДНЫХ И ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Изучение периферического отдела слуховой системы млекопитающих издавна привлекало внимание многих исследователей. Однако большинство данных по морфологии и физиологии слуховых структур получено на ограниченном наборе видов, в основном лабораторных животных, что не позволяло ответить на многие важнейшие вопросы по организации периферического отдела слуховой системы у представителей различных экологических групп и показать связь между структурной организацией органа слуха и акустическими свойствами среды обитания.

Большинство работ по изучению периферического отдела слуховой системы морских млекопитающих (китообразные, ластоногие) было проведено в 60-х -70-х годах прошлого столетия. Однако не было единой схемы изучения этих млекопитающих. Многие работы носили фрагментарный характер и были посвящены только анатомическому изучению отдельных структур.

Более подробные исследования периферической слуховой системы морских млекопитающих начаты в конце 70-х годов в лаборатории постнатального онтогенеза Института биологии развития им. Н.К. Кольцова АН СССР. Для того, чтобы понять как

устроен слуховой приемник у водных млекопитающих (китообразные), необходимо было провести анатомо-гистологическое сравнительное исследование наружного, среднего и внутреннего уха у представителей различных экологических групп (наземные, полуводные и водные виды). Основное внимание в этих исследованиях было уделено морским млекопитающим (китообразные и ластоногие) как наименее изученным отрядам млекопитающих, но представляющим большой интерес как в плане эхолокационных способностей у дельфинов, так и влияния водной среды на развитие адаптационных особенностей в строении слуховой системы у полуводных и водных видов.

Изучив особенности структурно-функциональной организации периферического отдела слуховой системы в постнатальном онтогенезе, исследователи встали перед необходимостью проведения пренатального изучения органов слуха и равновесия на ранних стадиях развития. В результате было впервые проведено сравнительно-эмбриологическое изучение периферического отдела слуховой системы с использованием уникальных эмбриональных коллекций по ластоногим и китообразным /161,162/. Это позволило более подробно изучить его структурную организацию и определить этапы формирования отдельных структур, включая выявленные автором ранее морфологические адаптации у дефинитивных форм.

За последнее десятилетие количество морфологических исследований значительно сократилось, что можно объяснить большими трудностями в сборе материала для исследования из-за отсутствия промысла на многие виды морских млекопитающих. Тем не менее, за последние годы в печати появились работы, касающиеся углубленного изучения структур среднего уха китообразных.

В 1999 г. группой ученых /163/ проведено анатомическое изучение среднего уха у касатки (*Orcinus orsa*). Авторы впервые дают свое представление о функциональной морфологии уха зубатых китов. Показано, что барабанно-околоушный комплекс (*tympanic-periotic complex*) формирует область уха, состоящую из вентральной части *os tympanicum*, который находится в непосредственном контакте с окружающими мягкими тканями, излучающими звуковые сигналы. Дорсальная часть *os perioticum* включает в себя улитку. Звук исходит от тимпанальной пластинки к *os perioticum*, соединяя вибрирующую пластинку с овальным окном внутреннего уха. Авторы полагают, что в дополнение к цепи слуховых косточек, две другие костные структуры соединяют *os tympanicum* и *os perioticum*. По мнению исследователей большинство хрупких частей этих экстра-костных соединений состоит из тонких, но сгибающихся костей, ширина которых позволяет согласовывать их контакты в *tympano-periotic complex*, а также осуществлять возможность движения

вибрационной пластинки в отношении *os periotic*. Кроме того, округлая головка молоточка в комбинации с подходящей округлой впадиной на поверхности *os periotic*, оказывается в виде суставного соединения.

Большой интерес представляет собой модель среднего уха зубатых китообразных, созданная в 1999 г. финскими исследователями /164/. Авторы создали механическую модель среднего уха зубатых китов, основываясь на анатомических данных *tympano-periotic complex*, включая четыре жесткие костные единицы (тимпанальная кость, молоточко-наковальневый комплекс, стремя и околоушная кость), связанные посредством эластичного соединения. Модель вырабатывала увеличение скорости в пределе от 7 до 23 сгибаний и воспроизводила законченные аудиограммы от 6 видов зубатых китов. Частотный диапазон составлял около 100-120- КHz.

Не менее интересные данные были получены посредством измерения *tympano-periotic complex* на 18 видах зубатых и 6 видах усатых китообразных, начиная с китов самых малых размеров до огромных китов /165/. Была определена масса *os tympanicum* и *os perioticum* (Т и Р), а также масса слуховых косточек (М, I, S), объем тимпанальной кости, области тимпанальной пластинки и овального окна (А1 и А2), а также толщина тимпанальной пластинки (Д) и плотность (d) слуховых косточек (dm, di, ds). В большинстве случаев изометрия была обнаружена у представителей обоих подотрядов китообразных. Р изометричен к Т, а *bulla tympanica* изометрична в структурном отношении ко всем изученным видам китообразных.

Отношение S к М и I также изометричны, однако отношение М+I+S к Т отрицательно аллометричны, как и отношение А2 к А1. Авторы выражают сомнение о причастности этой аллометрии к функционированию среднего уха.

В этой же работе была определена плотность слуховых косточек, которая составляла 2.64 g/cm³ для зубатых китов и 2.35 g/cm³ для усатых китов. Авторы считают, что самая высокая минерализация структур среднего уха у китов позволяет занимать им уникальное положение в мире животных и весьма важно для жесткости в системе звукопроводения.

В 1999 г. были опубликованы данные по изучению сопоставления развития слуховых и вестибулярных структур у представителя зубатых китообразных – белухи (*Delphinapterus leucas*) /161/. Автором показано, что у белухи, как и у других видов зубатых китов, формирование слуховых и вестибулярных структур растянуто во времени, что объясняется наличием гетерохронии в развитии структур внутреннего уха. У белухи более ранняя дифференцировка чувствующего эпителия на рецепторные и опорные клетки отмечена в саккулярной макуле, в то время как цитологическая дифференцировка клеток кортиева

органа, утрикулярной макулы и ампулярных крист еще не началась. Автор делает вывод, что ранняя дифференцировка чувствующего эпителия саккулярной макулы у белухи указывает на то, что у водных видов орган вибрации (саккуллос) выполняет более важную функцию по сравнению с органом гравитации (утрикуллос), который у наземных видов, наоборот, раньше развивается и является для них жизненно необходимым.

В 1999 г. вышла в свет работа по сравнительному анализу развития органов слуха и равновесия у представителя настоящих тюленей – кольчатой нерпы/166/. Автором показано, что развитие органов слуха и равновесия у кольчатой нерпы происходит последовательно, как и у большинства млекопитающих. Однако дифференцировка чувствующего эпителия в саккулярной и утрикулярной макулах у кольчатой нерпы, как и у других видов настоящих тюленей, происходит одновременно и значительно раньше дифференцировки клеток кортиева органа. Это указывает на то, что органы гравитации и вибрации выполняют важные функции и жизненно необходимы для полуводных видов. Значительное увеличение размеров вестибулярного аппарата по сравнению с размерами улитки, по мнению автора, служит основой для предположения о том, что функции вестибулярного аппарата имеют первостепенное значение по сравнению со слуховой функцией улитки у этих млекопитающих, как и у наземных видов.

В 1999 г. в *J. Aquatic Mammals* опубликована статья Г.Н. Солнцевой /162/, в которой впервые были получены данные по сравнительно-эмбриологическому исследованию наружного, среднего и внутреннего уха в пренатальном развитии у широкого набора видов, образующих экологический ряд от наземных к полуводным и водным видам, обладающими низко-средне- и высокочастотным слухом. Результаты такого исследования позволили автору подробно изучить структурную организацию периферической слуховой системы, выяснить особенности формирования органа слуха у каждого из исследованных видов в сопоставлении с акустическими свойствами среды обитания, а также определить этапы формирования выявленных автором ранее морфологических адаптаций, и найти источник их возникновения у полуводных, водных и эхолоцирующих видов. На основании полученных результатов установлены общие закономерности развития органа слуха у представителей класса млекопитающих.

В 2000 – 2004 гг. впервые опубликована серия работ по изучению вестибулярного аппарата у различных видов млекопитающих в пренатальном развитии /167,168,169,170,171/. В этих работах автор обобщила результаты собственных исследований развития вестибулярного аппарата у некоторых представителей наземных, полуводных и водных млекопитающих в сопоставлении с развитием улитки. Это позволило автору подробно изучить

структурную организацию внутреннего уха у видов с различной экологической специализацией, выяснить адаптивные особенности внутреннего уха и определить этапы формирования структур кохлеарного и вестибулярного аппаратов в сопоставлении с физическими свойствами среды обитания. На большом морфологическом материале автор показала, что все звенья периферической слуховой системы являются многокомпонентными образованиями. У водных видов наружное и среднее ухо характеризуются разнообразными структурными вариациями, широким спектром адаптационных преобразований вплоть до появления совершенно новых морфологических структур, не свойственных для наземных и полуводных видов. Внутреннее ухо у представителей различных экологических групп при многообразии функций сохраняет однообразную структурную организацию. Как в кохлеарном, так и вестибулярном анализаторах обычно варьируют топография, форма и размеры отдельных компонентов. Значительное увеличение размеров улитки по сравнению с размерами вестибулярного аппарата, как и другие особенности в строении улиткового хода и клеток кортиева органа у эхолоцирующих млекопитающих, являются адаптацией улитки к восприятию частот широкого диапазона, включая ультразвуки. В то же время огромная улитка и необычайно малого размера вестибулярный аппарат у водных видов с различной направленностью слуха рассматриваются автором как адаптация внутреннего уха к жизни в воде, поскольку только у водных млекопитающих происходит перераспределение функций между кохлеарным и вестибулярным анализаторами, когда слуховая функция, в отличие от вестибулярной, приобретает первостепенное значение, обеспечивая тем самым выживаемость этих животных в условиях постоянного обитания в водной среде.

В 2001 г. вышла в свет монография “Морж”,/172/ в которой Г.Н. Солнцевой написана глава “Структурно-функциональная организация периферического отдела слуховой системы моржа в пре- и постнатальном развитии”./-

В 2001 г. опубликована работа, в которой представлены особенности структурно-функциональной организации и параметры *bulla tympanica* у дельфина афалины в трехмерном представлении/173/. В статье подробно описаны структуры и функции *bulla tympanica*, а также впервые приведены данные по изучению *b. tympanica* в трехмерном представлении с целью ее математического моделирования. Разработанный метод позволяет получить формализованное представление об объемных структурах *b. tympanica* с использованием трехмерных координат. Предложенная схема изучения органа в пространственном расположении дает возможность вводить дополнительную информацию об объемном строении органов и систем, представляющих интерес в плане взаимодействия звукогенерирующего и звуковоспринимающего аппаратов у дельфина в связи с эхолокацией.

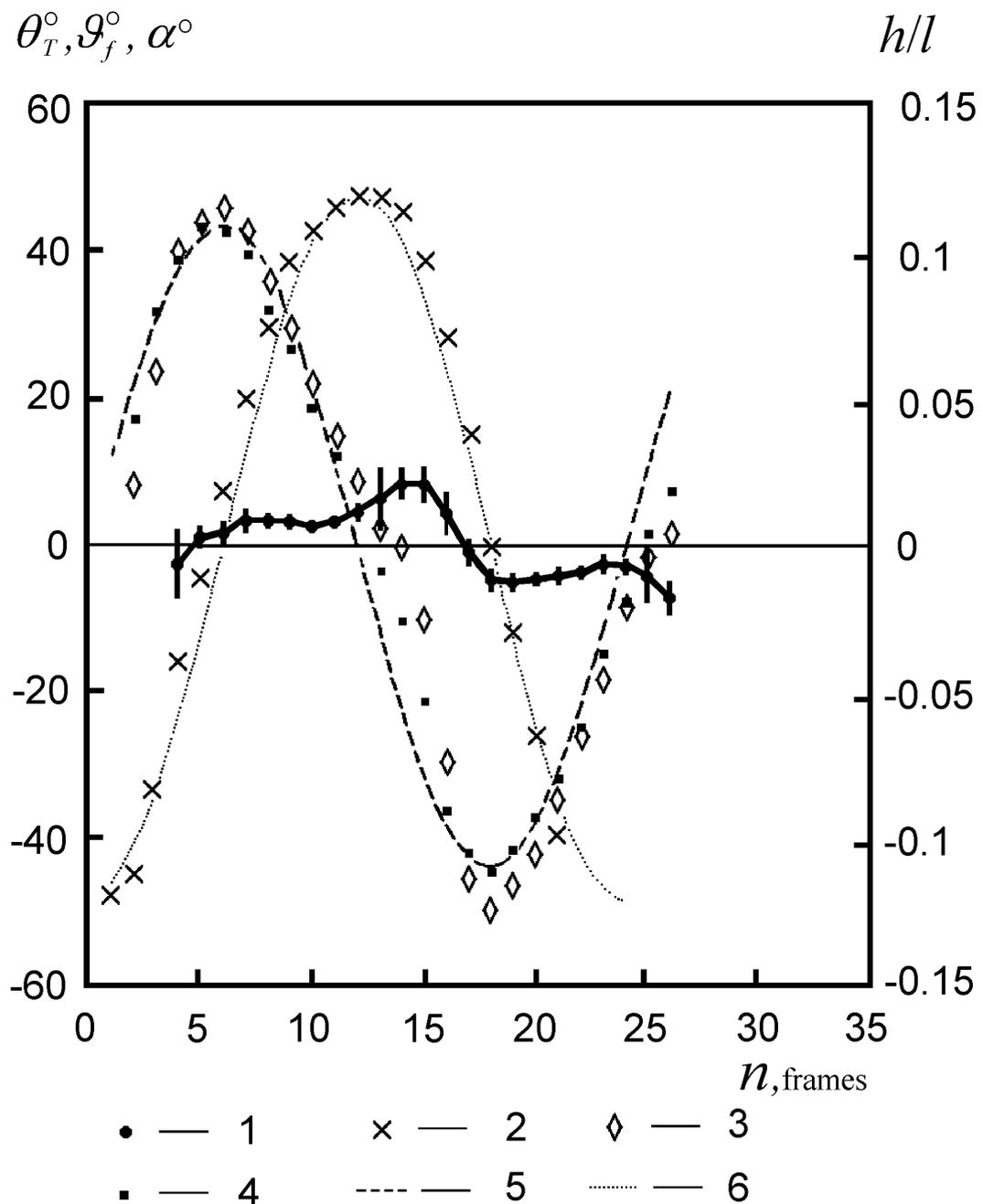
В 2001 г. вышла в свет работа, касающаяся изучения положения слуховых косточек в процессе развития китообразных /174/. Авторами показано, что среднее ухо китообразных самое уникальное по своей структуре по сравнению с другими млекопитающими и в отличие от них имеет удлиненную барабанную перепонку и редуцированную рукоятку молоточка. Длинный отросток наковальни у китообразных значительно короче короткого отростка. Исследователи полагают, что удлинение барабанной перепонки и редукция рукоятки молоточка имеет отношение к эволюционному вращению наковальни и молоточка из плоскости барабанной перепонки. Кроме того было исследовано изменение положения слуховых косточек в процессе онтогенеза при сравнении среднего уха двух видов дельфинов (*Delphinus delphis*, *Stenella attenuata*) на разных стадиях развития. Отмечено, что наковальня имеет тело и отростки пропорциональные, как и у других видов млекопитающих, на ранних стадиях развития. Молоточко-наковальневый комплекс совершает поворот почти на 90 градусов и в дальнейшем окостеневает. Барабанная перепонка пока не удлинена, это происходит на более поздних стадиях развития. Авторы делают вывод о том, что некоторые уникальные характеристики среднего уха китообразных развиваются как морфологические модификации среднего уха исходных хорошо известных наземных видов.

В работе 2001 г. /175/ авторами была предпринята попытка смоделировать аудиограмму кита и показать эффект костной массы на высокочастотный слух. Для этого была представлена модель, основанная на видоспецифических анатомических данных среднего уха зубатых китов. Опубликованная новая аудиограмма у косатки была сходна с аудиограммами других видов зубатых китов. На основании анатомических данных среднего уха и представленной модели авторы полагают, что костная масса среднего уха является весьма важной и способствует высокочастотному слуху у зубатых китов.

В 2002 г. опубликованы тезисы Prahл, Ketten, Lucke, O'Malley, Siebert, 2002, в которых отсутствуют выводы авторов. Проводилось изучение анатомии и патологии уха у *Phocaena phocaena*, собранных в Германии и Дании (Северное и Балтийское моря). Обследовано более 20 животных, левые уши извлечены для исследования. Авторами проведена компьютерная томография голов, но гистологическая обработка материала еще не завершена. Изучение патологии уха исследователи объясняют тем, что этот вид зубатых китов наиболее часто сталкивается с негативными антропогенными факторами, включая движение судов, акустические средства устрашения и шумы от различных конструкций в этих морях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проанализированы работы, выполненные в нескольких лабораториях и научных центрах США, Канады, Европы и России. Показано, что уровень исследований российских ученых весьма высок, а в ряде случаев намного превышает уровень зарубежных ученых. Последнее относится прежде всего к результатам экспериментального изучения кинематики хвостовой лопасти дельфинов и электрических свойств пресноводных рыб. Недавние исследования сотрудников ИПЭЭ РАН (2001-2002 год) /159/ дают наиболее полную картину кинематики хвостовой лопасти. На рис. 27, приводимом здесь, показана полная характеристика



кинematике хвостовой лопасти, не имеющая аналогов в мировой литературе.

Сотрудники ИПЭЭ РАН Барон В.Д. и Павлов Д.С./134/ открыли электрическую активность у пресноводной рыбы рода *Polypterus*, что было до сих пор неизвестно в научном мире. Ниже приведен пример электрического разряда этой рыбы (Рис. 22 из текста).



Российскими учеными сделан существенный скачок также в разработке новых методов исследования, главным образом, в области «электровидения» и программно-компьютерной обработки сигналов и в получении и интерпретации электрофизиологических, филогенетических и полевых исследований в сфере изучения электрогенераторных и электрорецепторных систем слабоэлектрических рыб. Однако есть еще недостаточно изученные области и прежде всего касающиеся теоретического и экспериментального моделирования работы хвостовой лопасти дельфина. Можно считать также, что дискриминативные способности слуховой системы дельфинов, их физиологические механизмы и эффекты повреждающего действия шумов изучены явно недостаточно. Кроме того дальнейшие исследования смогут раскрыть особенности активной (с использованием собственных электрических разрядов) электроориентации у древней группы не костистых пресноводных рыб.

Поставленные задачи выполнены в полном объеме.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Connor R.C., Mann J., Whitehead H., Tyack P., 1998. Social evolution in toothed whales. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(6), 228-232.
2. Connor R.C., Mann J., Tyack P., Whitehead H., 2000 . Introduction. The social lives of whales and dolphins. In: Mann J., Connor R., Tyack P. and H. Whitehead (eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Whales And Dolphins*. University of Chicago Press.
3. Janik V.M., P.J.B. Slater, 2003. Traditions in mammalian and avian vocal communication. In: Perry S., Frigaszy D. (eds) *The biology of traditions*. Cambridge University Press.
4. Rendell L., Whitehead H., 2001. Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24, 2.
5. Mann J., 2001. Cetacean culture: definitions and evidence. *Behavioral and Brain Sciences* 24, 2, 337-338.
6. Mercado E.III, DeLong C. M., 2001. Experiments are the key to understanding socially acquired knowledge in cetaceans. *Behavioral and Brain Sciences* 24, 2, 345-346.
7. Herman, L. M. & Pack, A. A., 2001. Laboratory evidence for cultural transmission mechanisms. Commentary on Rendell and Whitehead. *Behavioral and Brain Sciences* 24, 2, 335-336.
8. Markov V. I., Ostrovskaya V. M., 1990. Organization of communication system in *Tursiops truncatus* Montagu. В книге: *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence*. Eds. J. A. Thomas, R. A. Kastelein. N.Y. and London, Plenum Press, pp. 599-622.
9. McCowan, B., Hanser, S. F. and Doyle, L. R. 1999. Quantitative tools for comparing animal communication systems: information theory applied to bottlenose dolphin whistle repertoires. *Animal Behaviour* 57: 409-419.
10. Марков В.И., 2000. Организация акустической коммуникативной системы у дельфина афалины. В книге: *Морские млекопитающие Голарктики. Материалы международной конференции*. Архангельск, сс.237-242.
11. McCowan, B., Doyle, L. R. and Hanser, S. F., 2002. Using information theory to assess the diversity, complexity and development of communicative repertoires. *Journal of Comparative Psychology* 116, 166-172.
12. Wells R.S., 1990. The role of long-term study in understanding the social structure of a bottlenose dolphin community. In: *Dolphin Societies. Discoveries and Puzzles*. K. Pryor and K. Norris Eds., Berkeley, Univ. of California Press. pp. 199-225.

13. Connor R.C., Wells R., Mann J., Read A., 2000. The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In: Mann J., Connor R., Tyack P. and H. Whitehead (eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Whales And Dolphins*. University of Chicago Press.
14. Samuels A. and P. Tyack., 2000. Flukeprints: A history of studying cetacean societies. In: Mann J., Connor R., Tyack P. and H. Whitehead (eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins*. University of Chicago Press.
15. Mann J., 2000 Unraveling the Dynamics of Social Life: Long-term studies and observational methods In: Mann J., Connor R., Tyack P. and H. Whitehead (eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins*. University of Chicago Press.
16. Connor R.C., Read A. and R.W. Wrangham, 2000. Male reproductive strategies and social bonds. In: Mann, J., Connor, R., Tyack,P. and H. Whitehead (eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* . University of Chicago Press.
17. Белькович В.М., Хахалкина Э.Н., 1997. Этолого-акустические корреляты черноморских афалин. В книге: Черноморская афалина, *Tursiops truncatus ponticus*. Морфология, физиология, акустика, гидродинамика. Москва, Наука, сс.513-544.
18. Baird R. W. 2000. The killer whale – foraging specializations and group hunting. In: Mann, J., Connor, R., Tyack, P. and H. Whitehead (eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* . University of Chicago Press.
19. Белькович В. М., 2001. Ориентация дельфинов. Механизмы и модели. Из-во НЦССХ им. А. Н. Бакулева РАМН, Москва.
20. Janik VM, 2000. Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science*, 289, 1355-1357.
21. Janik VM, 2000. Source levels and the estimated active space of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) whistles in the Moray Firth, Scotland. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 673-680.
22. Janik VM, Van Parijs SM, Thompson PM, 2000. A two-dimensional acoustic localization system for marine mammals. *Marine Mammal Science*, 16, 437-447.
23. Thomas R. E., Fristrup K. M., Tyack P.L., 2002. Linking the sounds of dolphins to their locations and behavior using multichannel acoustic recordings. *Journal of the Acoustical Society of America*, 112 (4), pp. 1692-1701.
24. McCowan, B., 1995. A new quantitative technique for categorizing whistles using simulated signals and whistles from captive bottlenose dolphins (*Delphinidae*, *Tursiops truncatus*). *Ethology* 100: 177-193.

25. Janik V.M., 1999. Pitfalls in the categorization of behaviour: a comparison of dolphin whistle classification methods. *Animal Behaviour*, 57: 133-143
26. McCowan, B. and 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* 100: 193-209.
27. McCowan, B. and Reiss, D., 2001. The fallacy of 'signature whistles' in bottlenose dolphins: a comparative perspective of 'signature information' in animal vocalizations. *Animal Behaviour* 62 (6): 1151-1162.
28. Buck J.R., Morgenbesser H.B., Tyack P.L., 2000. Synthesis and modification of the whistles of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of the Acoustical Society of America*, 108 (1), pp. 407-416.
29. Sayigh L.S., Tyack P.L., Wells R.S., Solow A.R., Scott M.D., Irvine A.B. , 1999. Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Animal Behaviour*, 57(1), pp. 41-50.
30. Boisseau O. J., 2003. Noisy neighbours? Vocalizations of resident bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) populations vary between fjords in Fiordland, Southwest New Zealand. Materials of the 17th Conference of the European Cetacean Society. Las Palmas de Gran Canaria, March 2003, pp. 28.
31. Tyack P.L., Sayight L.S., 1997. Vocal learning in cetaceans. In: *Social Influences on Vocal Development* (C. Snowdon and M. Hausberger, eds.), pp. 208-233. Cambridge University Press.
32. Miksis J.L., Tyack P.L., Buck J.R., 2002. Captive dolphins, *Tursiops truncatus*, develop signature whistles that match acoustic features of humane-made model sounds. *Journal of the Acoustical Society of America*, 112 (2), pp. 728-739.
33. Richards, D. G., Wolz, J. P. & Herman, L. M., 1984. Vocal mimicry of computer generated sounds and vocal labeling of objects by a bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of Comparative Psychology*, 98, 10-28.
34. Tyack P.L., 1986. Whistle repertoires of two bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*: mimicry of signature whistles? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18, 251-257.
35. Janik VM, Slater P.J.B., 1998. Context-specific use suggests that bottlenose dolphin signature whistles are cohesion calls. *Animal Behaviour*, 56: 829-838.

36. Reiss, D., McCowan, B. and Marino, L., 1997. Communicative and other cognitive characteristics of dolphins. *Trends in Cognitive Science* 1 (4): 140-145.
37. Сидорова, 2000. Использование черноморскими афалинами индивидуально-специфичных тональных сигналов в стрессовых условиях: влияние социальных факторов. В книге: Морские млекопитающие Голарктики. Материалы международной конференции. Архангельск, сс.341-346.
38. Herman, L. M., Richards, D. G. & Wolz, J. P., 1984. Comprehension of sentences by bottlenosed dolphins. *Cognition*, 16, 129-219.
39. Herman, L. M., 1986. Cognition and language competencies of bottlenosed dolphins. In R. J. Schusterman, J. Thomas, and F. G. Wood (Eds.) *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. (Pp. 221-251). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
40. Herman, L. M., 2002. Language learning. In: W. F. Perrin, B. Wursig, C. M. Thewissen, & C. R. Crumley (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*, pp. 685-689. New York, NY: Academic Press.
41. Gallup G. G., 1982. Self-awareness and the emergence of mind in primates. *Am. J. of Primatol.* 2, 237-248.
42. Marino L., Reiss D., Gallup G. G., 1994. Mirror self-recognition in bottlenose dolphin: implications of comparative investigations of highly dissimilar species. In: *Self-awareness in Animals and Humans: Developmental Perspectives*. (Parker S., Mitchell R. and Bossia M., eds.), pp. 380-391, Cambridge University Press.
43. Marten K., Psarakos S., 1995. Using self-view television to distinguish between self-examination and social behavior in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Conscious Cogn.*, 4(2), pp. 205-224.
43. Hart D., Whitlow J.W. Jr., 1995. The experience of self in the bottlenose dolphin. *Conscious Cogn.*, 4(2), pp.244-247.
45. Herman, L. M., Matus, D., Herman, E.Y.K., Ivancic, M., & Pack, A. A., 2001. The bottlenosed dolphin's (*Tursiops truncatus*) understanding of gestures as symbolic representations of body parts. *Animal Learning and Behavior*, 29, 250-264.
46. [Mercado, E. III, Murray, S. O., Uyeyama, R. K., Pack, A. A., & Herman, L. M., 1998. Memory for recent actions in the bottlenosed dolphin \(*Tursiops truncatus*\): Repetition of arbitrary behaviors using an abstract rule. *Animal Learning and Behavior*, 26, 210-218.](#)
47. [Mercado, E. III, Uyeyama R. K., Pack, A. A., & Herman, L. M., 1999. Memory for action events in the bottlenosed dolphin. *Animal Cognition*, 2, 17-25.](#)

48. Herman, L. M., Morrel-Samuels, P. and Pack, A. A., 1990. Bottlenosed dolphin and human recognition of veridical and degraded video displays of an artificial gestural language. *Journal of Experimental Psychology: General*, 119, 215-230.
49. Herman, L. M., 2002. Exploring the cognitive world of the bottlenosed dolphin. In M. Bekoff, C. Allen & G. Burghardt (Eds.) *The cognitive animal: Empirical and theoretical perspectives on animal cognition*. Pp. 275-283. Cambridge, MA: MIT Press.
50. Herman, L. M., 2002. Vocal, social, and self-imitation by bottlenosed dolphins. In C. Nehaniv & K. Dautenhahn (Eds.). *Imitation in Animals and Artifacts*. Pp. 63-108. Cambridge, MA. MIT Press
51. Pack, A. A. & Herman L. M., 1995. Sensory integration in the bottlenosed dolphin: Immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *Journal of the Acoustical Society of America*, 98, 722-733.
52. Herman, L. M., Pack, A. A., & Hoffmann-Kuhnt, M., 1998. Seeing through sound: Dolphins perceive the spatial structure of objects through echolocation. *Journal of Comparative Psychology*, 112, 292-305.
53. Pack, A. A., Herman, L. M., Hoffmann-Kuhnt, M., Branstetter, B. K., 2002. The object behind the echo: Dolphins (*Tursiops truncatus*) perceive object shape globally through echolocation. *Behavioural Processes* 58, 1-26.
54. Johnson C.S. (1967) Sound detection thresholds in marine mammals. In: *Marine Bio-Acoustics*, V. 2, W.N. Tavolga, ed. New York: Pergamon, , pp. 247–260
55. Johnson C.S. (1968) Relation between absolute threshold and duration-of-tone pulses in the bottlenosed porpoise. *J Acoust Soc Am* 43: 757-763
56. Andersen S. (1970) Auditory sensitivity of the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*. In: Pilleri G (ed) *Investigations on Cetacea*. Berne-Bumpliz, Switzerland, pp 255-259
57. Супин А.Я., Сухорученко М.Н. (1974) Характеристики акустического анализатора дельфина *Phocoena phocoena*. Морфология, физиология и акустика морских млекопитающих (под ред. В.Е. Соколова), М., Наука, с.127–135
58. Hall J.D., Johnson C.S. (1972) Auditory thresholds of a killer whale, *Orcinus orca*. *J Acoust Soc Am* 51: 515-517
59. Bain D.E., Dalhiem M.E.. (1994) Effects of masking noise on detection thresholds of

- killer whales. In *Consequences of the Exxon Valdes Oil Spill*, T Loughlin, ed. New York: Academic Press, , pp. 243–256
60. Szymanski M.D., Bain D.E., Kiehl K., Pennington S., Wong S., Henry K.R. (1999) Killer whale (*Orcinus orca*) hearing: Auditory brainstem response and behavioral audiograms. *J Acoust Soc Am*; 106: 1134–1141
61. Jacobs D.W., Hall J.D. (1972) Auditory thresholds of a freshwater dolphin *Inia geoffrensis*. *J Acoust Soc Am* 51: 530-533
- 62.. White Jr. M.J., Norris J.C., Ljungblad D.K. Barton K., di Sciara G.N. (1978) Auditory thresholds of two beluga whales (*Delphinapterus leucas*). In: *Hubbs/Sea World Research Institute Technical Reports* San Diego, CA: Hubbs Marine Research Institute, , pp. 78–109
- 63.. Awbrey F.T., Thomas J.A., Kastelein R.A. (1988) Low-frequency underwater hearing sensitivity in belugas, *Delphinapterus leucas*. *J Acoust Soc Am*; 84: 2273–2275
64. Johnson C.S. (1992) Detection of tone glides by the beluga whale. In: *Marine Mammal Sensory Systems*, J.A. Thomas, R.A. Kastelein, A.Ya. Supin, eds. New York: Plenum, , pp. 241–247
65. Ljungblad D.K., Scoggins P.D., Gilmartin W.G. (1982) Auditory thresholds of a captive Eastern Pacific bottle-nosed dolphin, *Tursiops* spp. *J Acoust Soc Am* 72: 1726-1729
66. Thomas J., Chun N., Au W.W.L., Pugh K. (1988) Underwater audiogram of a false killer whale (*Pseudorca crassidens*). *J Acoust Soc Am* 84: 936-940
67. Wang D., Wang K., Ziao Y., Sheng G. (1992) Auditory sensitivity of a Chinese river dolphin (*Lipotes vexillifer*). In: Thomas J.A., Kastelein R., Supin A.Y. (eds) *Marine Mammal Sensory Systems*. Plenum Press, New York, pp 213-221
68. Nachtigall P.E., Au W.W.L., Pawloski J., Moore P.W.B. (1995) Risso's dolphin (*Grampus griseus*) hearing thresholds in Kaneohe Bay, Hawaii. In: Kastelein R.A., Thomas J.A., Nachtigall P.E. (eds) *Sensory Systems of Aquatic Mammals*. DeSpil, Woerden, The Netherlands, pp 49-53
69. Sauerland M., Dehnhardt G. (1998) Underwater audiogram of a tucuxi (*Sotalia fluviatilis guianensis*). *J Acoust Soc Am* 103: 1199-1204

70. Tremel D.P., Thomas J.A., Ramirez K.T., Dye G.S., Bachman W.A., Orban A.N., Grimm K.K. (1998) Underwater hearing sensitivity of a Pacific white-sided dolphin, *Lagenorhynchus obliquidens*. *Aquatic Mammals*; 24: 63–69
71. Au W.W.L. (1993) *The Sonar of Dolphins*. Springer-Verlag, New York
72. Supin A.Ya., Popov V.V., Mass A.M. (2001) *The Sensory Physiology of Aquatic Mammals*. Rluwer, Nwe-York.
73. Popov V.V., Ladygina T.F., Supin A.Ya. (1986) Evoked potentials in the auditory cortex of the porpoise, *Phocoena phocoena*. *J Comp Physiol A*; 158: 705–711
74. Popov V.V., Supin A.Ya. (1990) Auditory brain stem responses in characterization of dolphin hearing. *J Comp Physiol A*; 166: 385–393
75. Попов В.В., Супин А.Я. (1987) Характеристики слуха белуши *Delphinapterus leucas*. Докл. Акад. Наук
76. Popov V.V., Klishin V.O. (1998) EEG study of hearing in the common dolphin, *Delphinus delphis*. *Aquatic Mammals*; 24: 13–20
77. Попов В.В., Супин А.Я. (1990) Электрофизиологическое исследование слуха пресноводного дельфина *Inia geoffrensis*. Докл. акад. наук; 313: 488–491
78. Szymanski M.D., Supin A.Y.a, Bain D.E., Henry KR. (1998) Killer whale (*Orcinus orca*) auditory evoked potentials to rhythmic clicks. *Marine Mammal Sci*; 14(4): 676–691
79. Klishin V.O., Popov V.V., Supin A.Ya. (2000) Hearing capabilities of a beluga whale, *Delphinapterus leucas*. *Aquatic Mammals*; 26: 212–228
80. Kastelein R.A., Bunskoek P., Hagedoorn M., Au W.W.L., Haan D.d. (2002) Audiogram of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) measured with narrow-band frequency-modulated signals. *J. ACOUST. SOC. AM.* 112, 334-344
81. Kastelein R.A., Hagedoorn M., Au W.W.L., Haan Dd. (2003) Audiogram of a striped dolphin. *J Acoust Soc Am* 113: 1130-1137
82. Au W.W.L., Thomas J., Western A., Ramirez K.M. (2003) Evoked potential measurement of the masked hearing threshold of a Pacific white-sided dolphin (*Lagenorhynchus obliquidens*). *J. ACOUST. SOC. AM.* 113: 2306
83. Dahlheim M.E., Ljungblad D.K. (1990) Preliminary hearing study on gray whales (*Eschrichtius robustus*) in the field. In: *Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory*

- and Field Evidence*, J.A. Thomas, R.A. Kastelein, eds. New York: Plenum, , pp. 335–346
84. Johnson C.S. (1968) Masked tonal thresholds in the bottlenosed porpoise. *J Acoust Soc Am*; 44: 965–967/1987; 294: 370–372
 85. Johnson C.S. (1989) McManus MW, Skaar D. Masked tonal hearing thresholds in the beluga whale. *J Acoust Soc Am*; 85: 2651–2654
 86. Thomas J.A., Pawloski J.L., Au W.W.L. (1990) Masked hearing abilities in a false killer whale (*Pseudorca crassidens*). In: *Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory and Field Evidence*, J.A. Thomas, R.A. Kastelein, eds. New York: Plenum, , pp. 395–404
 87. Au W.W.L., Moore P.W.B. (1990) Critical ratio and critical bandwidth for the Atlantic bottlenose dolphin. *J. ACOUST. SOC. AM.* 88, 1635-1638
 88. Lemonds D.W., Au W.W.L., Nachtigall P.E., Vlachos S., Roitblat H. (1997) Auditory frequency selectivity and masked hearing capabilities in an Atlantic bottlenose dolphin. *J. ACOUST. SOC. AM.* 102, 3102
 89. Johnson C.S. (1971) Auditory masking of one pure tone by another in the bottlenosed porpoise. *J Acoust Soc Am*; 49: 1317–1318
 90. Lemonds D.W., Au W.W.L., Nachtigall P.E., Roitblat H.L. (2000) High-frequency auditory filter shapes in an Atlantic bottlenose dolphin. *J. ACOUST. SOC. AM.* 108, 2614.
 91. Roitblat H.L., Ketten D., Au W.W.L., Nachtigall P.E. (1996) A computational model of early stages of dolphin hearing. *J. ACOUST. SOC. AM.* 100, 2643
 92. Houser D.S., Helweg D.A., Moore P.W.B., Chellapilla R. (1999) Modeling cetacean ear filters by means of evolutionary computation. *J. ACOUST. SOC. AM.* 106, 2281
 93. Supin A.Ya., Popov V.V., Klishin V.O. (1993) ABR frequency tuning curves in dolphins. *J Comp Physiol A*; 173: 649–656
 94. Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. (1995) Frequency tuning curves of the dolphin's hearing: Envelope-following response study. *J Comp Physiol A*; 178: 571–578
 95. Popov V.V., Supin A.Ya. (1997) Detection of temporal gaps in noise in dolphins:

- Evoked-potential study. *J Acoust Soc Am*; 102: 1169–1176
96. Supin A.Ya., Pletenko M.G., Tarakanov M.B. (1992) Frequency resolving power of the auditory system in a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In: *Marine Mammal Sensory Systems*, J.A. Thomas, R.A. Kastelein, AYa Supin, eds. New York: Plenum, , pp. 287–293
 97. Tarakanov M.B., Pletenko M.G., Supin A.Ya. (1996) Frequency resolving power of the dolphin's hearing measured by rippled noise. *Aquatic Mammals*; 22(3): 141–152
 98. Au W.W.L., Moore P.W.B., Pawloski D.A. (1988) Detection of complex echoes in noise by an echolocating dolphin. *J Acoust Soc Am*; 83: 662–668
 99. Au W.W.L. (1990) Target detection in noise by echolocating dolphins. In: *Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory and Field Evidence*, J.A. Thomas, R.A. Kastelein, eds. New York: Plenum, , pp. 203–216
 100. Dubrovskiy N.A. (1990) On the two auditory systems in dolphins. In: *Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory and Field Evidence*, J.A. Thomas, R.A. Kastelein, eds. New York: Plenum, , pp. 233–254
 101. Supin A.Ya., Popov V.V. (1995a) Temporal resolution in the dolphin's auditory system revealed by double-click evoked potential study. *J Acoust Soc Am*; 97: 2586–593
 102. Supin A.Ya. Popov V.V. (1995b) Envelope-following response and modulation transfer function in the dolphin's auditory system. *Hearing Res*; 92: 38–46
 103. Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. (1997) Frequency tuning of the dolphin's hearing as revealed by auditory brain-stem response with notch-noise masking. *J Acoust Soc Am*; 102: 3795–3801
 104. Dolphin W.F. (1995) Steady-state auditory-evoked potentials in three cetacean species elicited using amplitude-modulated stimuli. In: *Sensory Systems of Aquatic Mammals*, R.A. Kastelein, J.A. Thomas, P.E. Nachtigall, eds. Woerden, The Netherlands: De Spil, , pp 25–47
 105. Dolphin W.F., Au W.W.L., Nachtigall P. (1995) Modulation transfer function to low-frequency carriers in three species of cetaceans. *J Comp Physiol A*: 177: 235–245

106. Moore P.W.B., Pawloski D.A. (1993) Interaural time discrimination in the bottlenose dolphin. *J. ACOUST. SOC. AM.* 94, 1829-1830
107. Moore P.W.B., Pawloski D.A., Dankewicz L. (1995) Interaural time and intensity difference thresholds in the Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In *Sensory Systems of Aquatic Mammals*, R.A. Kastelein, J.A. Thomas, PE Nachtigall, eds. Woerden, The Netherlands: De Spil, 11–23
108. Moore P.B.W., Brill R.L., Dankewicz, L.A., Ketten D.R. (1997) Evidence of hearing loss in an Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *J. ACOUST. SOC. AM.* 102, 3101
- 109 Moore P.W.B., Brill R.L. (2001) Binaural hearing in dolphins. *J. ACOUST. SOC. AM.* 109, 2330-2331
110. Norris K.S. (1980) Peripheral sound processing in odontocetes. In: *Animal Sonar System*, R.-G. Busnel, J.F. Fish, eds. New York: Plenum, , pp. 495–509
111. Au W.W.L., Mohl B., Nachtigall P.E., Pawloski J.L., Aroyan J.L. (1998) Acoustic pathways of hearing in the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *J. ACOUST. SOC. AM.* 103, 2908
112. Mohl B., Au W.W.L., Pawloski J.L., Nachtigall P.E. (1999) Dolphin hearing: Relative sensitivity as a function of point of application of a contact sound source in the jaw and head region. *J. ACOUST. SOC. AM.* 105, 3421-3424
113. Brill R.L., Moore P.W.B., Helweg D.A., Dankewicz L.A. (2000) Mapping acoustic sensitivity about the dolphin's head: A look at the peripheral hearing system. *J. ACOUST. SOC. AM.* 107, 2786
114. Popov V.V., Supin A.Ya. (1990) Localization of the acoustic window at the dolphin's head. In: *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence*. J.A. Thomas, R.A. Kastelein, eds. New York: Plenum, , pp. 417–426.
115. Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. (1992) Electrophysiological study of sound conduction in dolphins. In: *Marine Mammal Sensory Systems*. J.A. Thomas, R.A. Kastelein, A.Ya. Supin, eds. New York, London: Plenum, , pp. 269–276
116. Renaud D.L., Popper A.N. (1975) Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus*. *J Exp Biol*; 63: 569–585
117. Au W.W.L., Moore P.W.B. (1984) Receiving beam patterns and directivity indices

- of the Atlantic bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. J Acoust Soc Am; 75: 255–262
118. Попов В.В., \Супин А.Я. Диаграмма направленности слуха дельфина *Tursiops truncatus* L. ДАН 1988; 300: 323–326
- 119 Schlundt, C.E., Finneran, J.J., Carder, D.A., and Ridgway, S.H. (2000) Temporary shift of masked hearing thresholds of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, and white whales, *Delphinapterus leucas*, after exposure to intense tones J. Acoust. Soc. Am., 107: 3496–3508.
120. Au W.W.L., Nachtigall P.E., Pawloski J.L. (1999) Temporary threshold shift in hearing induced by an octave band of continuous noise in the bottlenose dolphin. J. ACOUST. SOC. AM. 106, 2251
121. Nachtigall P.E., Supin A.Ya., Pawloski J.L., Au W.W.L. (2001) Measuring recovery from temporary threshold shifts with evoked auditory potentials in the bottlenosed dolphin *Tursiops truncatus*. J. ACOUST. SOC. AM. 2001, 110, 2721
122. Nachtigall P.E., Pawloski J.L., Au W.W.L. (2003) Temporary threshold shifts and recovery following noise exposure in the Atlantic bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). J. ACOUST. SOC. AM. 113, 3425-3429
123. Brill R.L., Moore P.B.W., Dankewicz, L.A. (2001) Assessment of dolphin (*Tursiops truncatus*) auditory sensitivity and hearing loss using jawphones. J. ACOUST. SOC. AM. 109, 1717-1722
124. Ольшанский В.М. 2004. Автореферат диссертации «Подводная коммуникация и ориентация на гальванических токах» на соискание степени доктора физ.-мат наук
Пушино
125. Baron, V.D., Orlov, A.A., and Golubtsov, A.S. 1994a. African *Clarias* Catfish Elicits Long-Lasting Weak Electric Pulses, *Experientia*, , vol. 50, pp. 644–647.
126. Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M. & Orlov A.A.1994b. Electric organ discharges of two species African catfish (*Synodontis*) during social behaviour. *Anim. Behav.*, , 48, 2-6.
127. Моршнеv К.С., и В.М.Ольшанский. 1997. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus*. Докл.РАН. Т. 3. № 354. С. 419-422.
128. Барон В.Д., Моршнеv К.С., Ольшанский В.М., Орлов А.А, Павлов Д.С. и Тефери И. 2001. Наблюдения электрической активности силуриевых сомов (*Siluriformes*) в оз.

- Чамо (Эфиопия). Вопросы Ихтиологии, , т.41, №4, 542-549
129. Барон В.Д. и К.С. Моршнеv. 2001. Электрическая активность африканского сома *Clarias gariepinus* в онтогенезе. Докл. РАН. Т. 380. № 3. С. 422-424.
 130. Барон В.Д. и К.С. Моршнеv. 1998. Об особенностях электрогенерации и двух видов африканских синодонтид. Докл. РАН. Т. 361. № 1. С. 123 – 125.
 131. Барон В.Д., К.С. Моршнеv, В.М. Олышанский и А.А. Орлов. 1994. Электрические разряды африканских сомов при социальном поведении. Докл. РАН. Т. 334. № 3, С. 392-395.
 132. Baron V.D., A. A. Orlov, and K. S. Morshnev 2002. Triggering of Electric Discharges in Catfish *Synodontis serratus* and *Clarias gariepinus*. Journal of Ichthyology, Vol. 42, Suppl. 2, , pp. S223–S230.
 133. Барон В.Д., Орлов А.А. 2004. Электрические разряды морского сома *Plotosus*. Вопросы ихтиологии, в печати
 134. Baron V. D. and D. S. Pavlov. 2003 Discovery of Specialized Electrogenenerating Activity in Two Species of *Polypterus* (Polypteriformes, Osteichthyes). Journal of Ichthyology, Vol. 43, Suppl. 2, pp. S259–S261..
 135. Bullock T.H. 1999. The future of research on electroreception and electrocommunication J. Exp. Biol., 202: 1455 - 1458.
 136. Berman N.J., Maler L. 1999. Neural architecture of the electrosensory lateral line lobe: adaptations for coincidence detection, a sensory searchlight and frequency-dependent adaptive filtering. J. Exp. Biol., 202: 1243 - 1253.
 137. Carlson B. A. 2003. Single-Unit Activity Patterns in Nuclei That Control the Electromotor Command Nucleus during Spontaneous Electric Signal Production in the Mormyrid *Brienomyrus brachyistius*. J. Neurosci., 23: 10128 - 10136 Aguilera P.A,
 138. Carlson B. A., Hopkins C. D. 2004. Central control of electric signaling behavior in the mormyrid *Brienomyrus brachyistius*: segregation of behavior-specific inputs and the role of modifiable recurrent inhibition. J. Exp. Biol., 207: 1073 - 1084.
 139. Alves-Gomes J.A. 1999. Systematic biology of gymnotiform and mormyriiform electric fishes: phylogenetic relationships, molecular clocks and rates of evolution in the mitochondrial rRNA genes. J. Exp. Biol., 202: 1167 - 1183.
 140. Carr C. E., Friedman M. A. 1999. Evolution of Time Coding Systems. Neural Comput.,

- 11: 1 - 20.
141. Gibbs M.A. 2004; Lateral line receptors: where do they come from developmentally and where is our research going? *Brain Behav Evol*, 64(3): 163-81.
 142. Stoddard P.K. 2002. Electric signals: predation, sex, and environmental constraints, in: P.J.B. Slater, J.S. Rosenblatt, C.T. Snowdon, T.J. Roper (Eds.), *Advances in the Study of Behaviour*, Academic Press, London, New York, , pp. 201–242.
 143. Sullivan J.P., Lavoue S., Hopkins C.D. 2000. Molecular systematics of the african electric fishes (Mormyroidea: teleostei) and a model for the evolution of their electric organs. *J. Exp. Biol.*, 203: 665 – 683
 144. Caputi A.A. 1999. The electric organ discharge of pulse gymnotiforms: the transformation of a simple impulse into a complex spatio-temporal electromotor pattern, *J. Exp. Biol.* 202, 1229–1241
 145. Assad C., Rasnow B., Stoddard P.K. 1999. Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *J. Exp Biol* 202: 1185-1193.
 146. Castello M.E, Caputi A.A. 2001. Electroreception in *Gymnotus carapo*: differences between self-generated and conspecific-generated signal carriers. *J. Exp. Biol.* 204: 185-198.
 147. Lewis J. E., Maler L. 2002. Dynamics of Electrosensory Feedback: Short-Term Plasticity and Inhibition in a Parallel Fiber Pathway. *J. Neurophysiol*, 88: 1695 - 1706.
 148. Lewis J. E., Maler L. 2001. Neuronal Population Codes and the Perception of Object Distance in Weakly Electric Fish. *J. Neurosci.*, 21: 2842 - 2850.
 149. Proske U., Gregory E. 2003. Electrolocation in the platypus--some speculations. *Comp. Biochem. Physiol. (A)*136(4): 821-5.
 150. Ratnam R. Nelson M.E. 2000. Nonrenewal statistics of electrosensory Afferent Spike Trains: Implications for the Detection of Weak Sensory Signals. *J. Neurosci.*; 20: 6672 – 6683
 151. Kawasaki M. 2001. Cutaneous electrical oscillation in a weakly electric fish, *Gymnarchus niloticus*. *J. Comp Physiol [A]*, 187(8): 597-604.
 152. Kramer B. 1999. Waveform discrimination, phase sensitivity and jamming avoidance in a

- wave-type electric fish. *J. Exp. Biol.*, 202: 1387 - 1398.
153. Bastian J. 1999. Plasticity of feedback inputs in the apteronotid electrosensory system.
154. Rohr J.J, Hendricks E.W., Quigley L., Fish F.E., Gilpatrick J.W., Scardina-Ludwig J. 1998. Observations of Dolphin Swimming Speed and Strouhal Number. Technical Report 1769, San Diego.
155. Fish F.E., Rohr J.J. 1999. Review of Dolphin Hydrodynamics and Swimming Performance. Technical Report 1801
156. Каян В.П. 1979. Гидродинамические характеристики хвостового плавника дельфина. Бионика. вып. 13. с. 9-15
157. Каян В.П., Пятецкий В. Е. 1977. Кинематика бутылконосного дельфина , плавающего при различных режимах ускорения. Бионика. Вып. 11. с. 36-41.
158. Каян В.П., Пятецкий В. Е. 1978. Гидродинамические характеристики черноморского дельфина при различных режимах ускорения. Бионика. Вып. 12. с. 48-55.
159. Романенко Е.В. 2001. Гидродинамика рыб и дельфинов. Москва. КМК
160. Шеховцов А.В. 1999. Нелинейная математическая модель работы хвостового плавника дельфина. Прикладна гідромеханіка. Том. 1(73), № 2. с. 71-88.
161. Солнцева Г.Н. Сопоставление развития слуховых и вестибулярных структур у представителя зубатых китообразных – белухи. ДАН , 1999а, 304 (5), 714- 718.
- 162 Solntseva G.N. Development of the auditory organ in terrestrial, semi-aquatic and aquatic mammals. *J. Aquatic Mammals*, 1999, 25 (III):135-148.
- 163 Nummele S., Reuter T., Hemila S., Holmberg P., Pauku P. The anatomy of the killer whale middle ear. *Hearing Reserarch*, 1999, 133, 61-70
- .164. Hemila S., Nummela S., Reuter T. A model of the odontocete middle ear. *Hearing Reserarch*, 1999, 133, 82-97
165. Nummela S., Wagar T., Hemila S., Reuter T. Scaling of the cetacean middle ear. *Hearing Reserarch*, 1999, 133, 71-81.
166. Солнцева Г.Н. Сравнительный анализ развития органов слуха и равновесия у представителя настоящих тюленей – кольчатой нерпы. ДАН, 1999b, 365 (6), 849-

852.

167. Солнцева Г.Н. Развитие вестибулярного аппарата у млекопитающих с различной экологией. ДАН, 2000, 371 (4), 569-573.
168. Солнцева Г.Н. Пренатальное развитие лабиринта у китообразных. В кн. Морские млекопитающие Голарктики. Архангельск. Изд. Правда Севера, 2000, 359-363.
169. Солнцева Г.Н. Структурно-функциональная организация периферической слуховой системы и вестибулярного аппарата в пре- и постнатальном развитии у моржа. В кн.: Морж, 2001, 13-25.
170. Солнцева Г.Н. Развитие органов слуха и равновесия у ластоногих и китообразных. В кн.: Морские млекопитающие в Голарктики. Москва 2004 с 601-604
171. Solntseva G.N. Early embryogenesis of the vestibular apparatus in mammals with different ecologies. *J. Aquatic Mammals*, 2002, 28 (II): 159-169.
172. Солнцева Г.Н. Структурно-функциональная организация периферической слуховой системы и вестибулярного аппарата в пре- и постнатальном развитии у моржа. В кн.с. Морж. "Наука" 2001 с.13-25
173. Солнцева Г.Н. Структуры, функции и параметры *bulla tympanica* у дельфина *Tursiops truncatus* в трехмерном представлении. ДАН, 2001b, 381 (4), 570-573.
174. Kinkel M.D, Thewissen J.G.M., Oelschlager H.A. Rotation of middle ear ossicles during cetacean development. *J. of Morphology*, 2001, 249, 126-131.
175. Hemila S., Nummela S., Reuter T. Modeling whale audiograms: effects of bone mass on high-frequency hearing. *Hearing Reserarch*, 2001, 151, 221-226.
- 176 Солнцева Г.Н. Сравнительный анализ развития вестибулярного аппарата у млекопитающих с различной экологией. *Онтогенез*, 2001a, 32 (3) 212-224.