

Российская Академия наук  
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА  
(ИПЭЭ РАН)

УДК 577.31 599:591.185.5+591.485

УТВЕРЖДАЮ

Директор ИПЭЭ РАН

академик

Д.С. Павлов

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

(промежуточный)

Руководитель проекта

академик

Д.С. Павлов

МОСКВА 2005

## Список исполнителей

Руководитель проекта, директор института, академик	Д.С. Павлов
Заведующий лабораторией, д.б.н., проф.	А.Я. Супин (1)
Руководитель группой, д.б.н., проф.	Е.В. Романенко (2,4,5)
Руководитель группой, д.б.н.	В.Д. Барон (3)

## Реферат

Отчет 79 с., 1 кн., 23 рис., 2 табл., 69 источников.

АКУСТИКА, ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЯ, ЭЛЕКТРОЛОКАЦИЯ, ПОВЕДЕНИЕ, ЭХОЛОКАЦИЯ, КИНЕМАТИКА, МОРФОЛОГИЯ СЛУХОВЫХ ОРГАНОВ, КОЭФФИЦИЕНТ ПОЛЕЗНОГО ДЕЙСТВИЯ

Объектом исследования являются дельфины, рыбы.

Цель работы - изучение коммуникационных, слуховых и двигательных способностей, морфологии слуховых органов дельфинов, электролокационных способностей слабоэлектрических рыб.

В процессе работы проводились экспериментальные исследования морфологии слуховых органов, диаграмм направленности слуха дельфинов, коммуникационного поведения группы дельфинов и генераторной и рецепторной функций электрических рыб.

В результате исследований получены диаграммы моноуральной чувствительности слуха дельфинов, оценены факторы, влияющие на КПД хвостовой лопасти дельфина, показана возможность использования электролокации в практических целях, выяснены морфологические особенности и отличия слуха речных и морских дельфинов.

## Содержание

	Введение	6
1	Чувствительность слуха дельфина как функция направления на источник звука	7
1.1	Исходные данные и постановка задачи	7
1.2	Методика исследования	8
1.2.1	Условия экспериментов	8
1.2.2	Звуковая стимуляция.	9
1.2.3	Регистрация	9
1.3	Основные результаты	9
1.3.1	Характер КСВП, измерение порога и зависимость порога от положения источника звука.	9
1.3.2	Диаграммы направленности слуха	12
1.3.3	Зависимость аудиограмм от положения источника звука	14
2	Факторы, влияющие на эффективность движительного комплекса дельфина	17
2.1	Закон угловых колебаний	17
2.2	Закон линейных колебаний крыла	20
2.3	Фазовый сдвиг между линейными и угловыми колебаниями	20
2.4	Положение оси вращения лопасти	20
2.5	Удлинение лопасти	20
2.6	Форма и толщина лопасти	23
2.7	Влияние обтекания тела дельфина	23
3	Особенности генерации электрических сигналов рыбами в морской воде и механизм их восприятия электрорецепторными структурами рыб.	25
3.1	Электрогенерация	25
3.2	Типы разрядов электрического органа слабозлектрических рыб	27
3.3	Электрорецепция	32
3.4	Пассивная электролокация	39
4	Различия в поведении и акустическом взаимодействии дельфинов-афалин разного возраста в стрессовой ситуации.	47
5	Структурно-функциональная организация Bulla Tympanica у амазонского и черноморских дельфинов	61
	Заключение	71
	Список использованных источников	74

## Обозначения и сокращения

КСВП - коротколатентные слуховые вызванные потенциал

КПД – коэффициент полезного действия

ЭО – электрические органы

ЭР - электрорецепторы

ИС - индивидуальные сигналы

## Введение

Исследование сигнальных и двигательных комплексов водных животных актуально тем, что многие их виды обладают уникальными способностями, знание которых может помочь в совершенствовании технических средств и приборов. К числу таких уникальных способностей относятся коммуникационные, эхолокационные и гидродинамические способности дельфинов, особенности их слуховой системы, электрические свойства рыб. Все эти особенности активно исследуются в мировом научном сообществе. Уже изучены основные параметры сигнальных и двигательных систем животных, получены ценные сведения, однако ряд вопросов еще остается малоизученным. К ним относятся:

- диаграммы направленности слуха дельфинов,
- звуковые сигналы в паре разновозрастных животных,
- сравнительный морфологический анализ среднего и внутреннего уха речных и морских дельфинов,
- факторы, влияющие на эффективность двигательного комплекса дельфинов,
- особенности генерации и рецепции электрических сигналов рыбами.

По каждой из перечисленных задач имеется хороший задел, выполненный на мировом уровне, а в ряде случаев превышающий его.

## Основная часть

### 1 Чувствительность слуха дельфина как функция направления на источник звука

#### 1.1 Исходные данные и постановка задачи

Уникальные особенности слуха китообразных известны уже несколько десятилетий /1, 2/. Это высокая – до  $10^{-13}$ – $10^{-14}$  Вт/м<sup>2</sup> – чувствительность (для сравнения: у человека до  $10^{-12}$  Вт/м<sup>2</sup>) и широкий – до 150–180 кГц – частотный диапазон (у человека до 15–18 кГц). Дискриминативные свойства слуха китообразных (острота частотной настройки, временная разрешающая способность) также очень высоки. В значительной степени эти особенности слуха китообразных связаны с наличием у них эхолокации.

Помимо указанных свойств, для эффективной работы эхолокационного аппарата важна избирательность слухового восприятия к направлению на источник звука (диаграмма направленности слуха). Совместно с диаграммой направленности излучаемых сигналов, диаграмма направленности слуха определяет точность локализации объекта в пространстве.

К настоящему времени выполнено несколько психофизических исследований, в которых сделаны попытки оценить степень селективности слуха дельфина к направлению на источник звука. В этих работах либо измеряли, как пороги маскировки зависят от углового расстояния между источниками тестового и маскирующего сигналов /3, 4/, либо измерялась способность различать два источника звука – сигнальный и дифференцировочный – в зависимости от углового расстояния между ними /5/. Однако такие измерения не показывают истинную диаграмму направленности слуха, а дают косвенную оценку селективности слуха к направлению на источник звука, поскольку их результаты зависят не только от диаграммы направленности, но и от ряда других факторов.

Попытки получить истинную диаграмму направленности слуха были выполнены на нескольких видах дельфинов методом вызванных потенциалов, который позволял определить пороги слухового восприятия при различных азимутальных положениях источника звука относительно головы животного /6-8/. Измерения порогов коротколатентных слуховых вызванных потенциалов (КСВП) показали значительную направленность слуха у дельфинов: разница порогов между фронтальным и латеральным положениями источника звука при высоких (около 100 кГц) звуковых частотах достигала 30 дБ.

Однако эти результаты были получены при регистрации бинауральных КСВП, т.е. в условиях, не позволяющих отдельно оценивать чувствительность уха, ипсилатерального и контралатерального относительно источника сигнала. Между тем, сравнение сигналов от

ипси- и контралатерального уха играет важнейшую роль в пространственном слухе. Чтобы оценить интерауральные эффекты, нужно регистрировать монауральные компоненты вызванных потенциалов, т.е. провоцируемые только одним ухом – ипси- или контралатеральным относительно источника звука. Возможность неинвазивной (от поверхности тела) регистрации таких вызванных потенциалов у дельфинов и их применения для исследования интерауральных взаимодействий была показана ранее /9,10/.

Целью настоящей работы было детальное измерение монауральной чувствительности слуха дельфина в зависимости как от азимутального положения источника звука, так и от частоты звукового сигнала.

## 1.2 Методика исследования

### 1.2.1 Условия экспериментов

Эксперименты проведены на бутылконосых дельфинах (афалинах) *Tursiops truncatus* и белухах *Delphinapterus leucas*. Дельфины содержались на Утришской морской станции РАН в наземном бассейне с морской водой объемом 40 м<sup>3</sup>. На время эксперимента дельфина укладывали на носилки и помещали в ванну цилиндрической формы, диаметром 6 м и глубиной 40 см; носилки устанавливали так, что дышало животного оставалось над поверхностью воды. В таком положении дельфин мог оставаться в течение 2–3 часов (обычное время эксперимента), не проявляя признаков беспокойства. Голова животного находилась в центре ванны. Источник звуковых сигналов (излучатель) перемещался вокруг головы по горизонтальной дуге, центр которой совпадал с концом лобной подушки; радиус дуги составлял 1.2 м, глубина погружения излучателя – 20 см от поверхности воды.

При измерении диаграммы направленности слуха важно, чтобы звук приходил от источника к голове животного строго по прямой и не был осложнен отражениями от стенок, дна и поверхности ванны. Для этого между излучателем и головой животного (на середине расстояния) были установлены звукоотражающие щитки – от дна на высоту 15 см и от поверхности на глубину 10 см. Они блокировали прохождение звука с отражением от дна и поверхности ванны, благодаря чему звук от излучателя мог достигать головы животного либо по прямой, проходя через просвет между щитками, либо отражаясь от стенок ванны. В последнем случае путь прохождения звука был минимум на 3.6 м длиннее, чем для звука, распространяющегося по прямой, что создавало задержку, достаточную для различения ответов на эти сигналы. Таким образом, достигалась возможность измерения ответов на звуки, приходящие с определенного направления и не осложненные дополнительными отражениями.



### 1.2.2 Звуковая стимуляция.

Звуковыми сигналами служили короткие звуковые посылки с несущей частотой от 8 до 128 кГц. Тестировали частоты с шагом  $\frac{1}{4}$  октавы, т.е. всего 17 значений. Огибающая посылок представляла собой один период косинусоиды, причем соотношение периодов огибающей и несущей всегда было 8:1. Интенсивность сигналов менялась от 50 до 140 дБ относительно 1 мкПа. Сигналы транслировались через калиброванный пьезокерамический звукоизлучатель. Частота предъявления звуковых посылок составляла 20/с. Положение источника звука относительно оси головы животного меняли с шагом  $7.5^\circ$  в диапазоне азимутов  $\pm 30^\circ$  и с шагом  $15^\circ$  в диапазоне азимутов до  $\pm 90^\circ$ , т.е. всего 17 значений азимутов.

### 1.2.3 Регистрация

КСВП регистрировали через пластинчатые электроды, вмонтированные в резиновые присоски диаметром 50 мм. Один из электродов (активный) располагался на латеральной поверхности головы (под водой) вблизи наружного слухового прохода (хотя слуховой проход у дельфинов закрыт, место его выхода к поверхности хорошо видно), второй электрод (референтный) – на спинном плавнике. При таком положении активного электрода наиболее ранний компонент КСВП проявляет строго монауральные свойства и отражает вызванную активность слухового нерва на стороне регистрации /9,10/. Отводимые потенциалы усиливали в полосе частот 200–5000 Гц и далее подвергали аналого-цифровому преобразованию и синхронному усреднению. Для выделения сигнала из шума усредняли по 1000 реализаций в каждой записи. В течение одного эксперимента можно было измерить пороги КСВП на одной частоте при всех 17 азимутальных положениях излучателя. Измерения были повторены трижды для каждой из комбинаций частоты и положения источника звука.

## 1.3 Основные результаты

1.3.1 Характер КСВП, измерение порога и зависимость порога от положения источника звука.

Характер регистрируемых КСВП, процедура измерения порога и зависимость порога от положения источника звука проиллюстрированы на рисунок 1. В ответ на звуковую посылку возникал ответ, состоящий из нескольких быстрых (порядка 0.5 мс каждое) колебаний. Первое из них (указано стрелкой) имело латентный период 1.7 мс и время до вершина 2.2 мс; за вычетом акустической задержки (0.8 мс при расстоянии до излучателя 1.2 м) латентный период составлял 0.9 мс и время до вершины 1.4 мс. Ответ со столь коротким латентным периодом может отражать только активность слухового нерва, т.е. имеет монауральную природу. Амплитуда этого ответа не превышала 0.5–1 мкВ, что объясняется

шунтирующим действием электропроводной среды (морской воды) при подводном положении активного электрода.

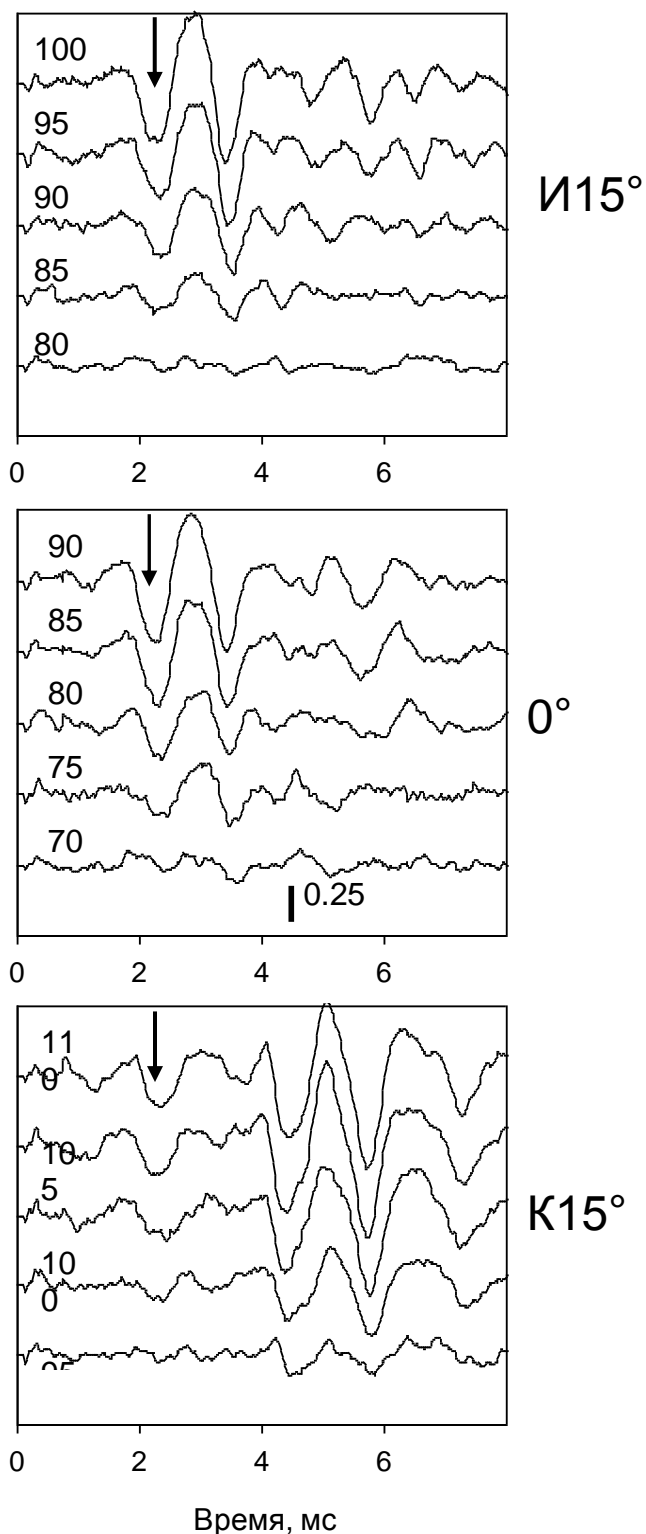


Рисунок 1. - КСВП афалины при различных положениях источника звука и различной интенсивности звукового сигнала. Положения источника звука: И15° – 15° ипсилатерально стороне регистрации, 0° – на средней линии, К15° – 15° контралатерально стороне регистрации. Интенсивность указана около записей в дБ относительно 1 мкПа. Стрелки указывают ответ слухового нерва, по которому оценивались пороги.

При околопороговых значениях интенсивности звуковых стимулов амплитуда КСВП падала по мере снижения интенсивности, что позволяло определить порог ответа. При этом порог ранней волны ответа зависел от азимутального положения источника звука, что иллюстрируется примерами на рисунке 1. При положении источника звука на средней линии (азимут  $0^\circ$ ) порог достигался при интенсивности 70 дБ, при отклонении от среднего положения на  $15^\circ$  в сторону, ипсилатеральную стороне регистрации (И $15^\circ$ ) порог возрастал до 80 дБ, а при таком же отклонении в контралатеральную сторону (К $15^\circ$ ) порог превышал 90 дБ. Таким образом, ранняя волна КСВП демонстрирует отчетливые моноауральные свойства: ее пороги различаются при право- и левостороннем положении источника звука. Можно отметить, что при контралатеральном положении источника звука (К $15^\circ$ ) регистрировался повторный комплекс колебаний большой амплитуды с латентным периодом более 4 мс. Они могут быть ответами на звуки, приходящие в результате отражения от стенок ванны. Задержка этих ответов достаточна, чтобы отдифференцировать их от ранних ответов на прямой приход звука. Эти задержанные ответы не принимались во внимание при оценке диаграммы направленности.

### 1.3.2 Диаграммы направленности слуха

Диаграммы направленности снимались на каждой из частот (от 8 до 128 кГц с  $\frac{1}{4}$ -октавным шагом) путем измерения порогов при 17 азимутальных положениях источника звука. Несколько диаграмм с 1-октавным шагом на частотах от 8 до 128 кГц показаны на рис. 2 (диаграммы на промежуточных частотах не приведены, чтобы не перегружать рисунок). Все полученные диаграммы, как афалины, так и белухи, демонстрируют следующие свойства:

1. Острота диаграммы увеличивалась с повышением частоты (наименее острая – на частоте 8 кГц, наиболее острая – на частоте 128 кГц).

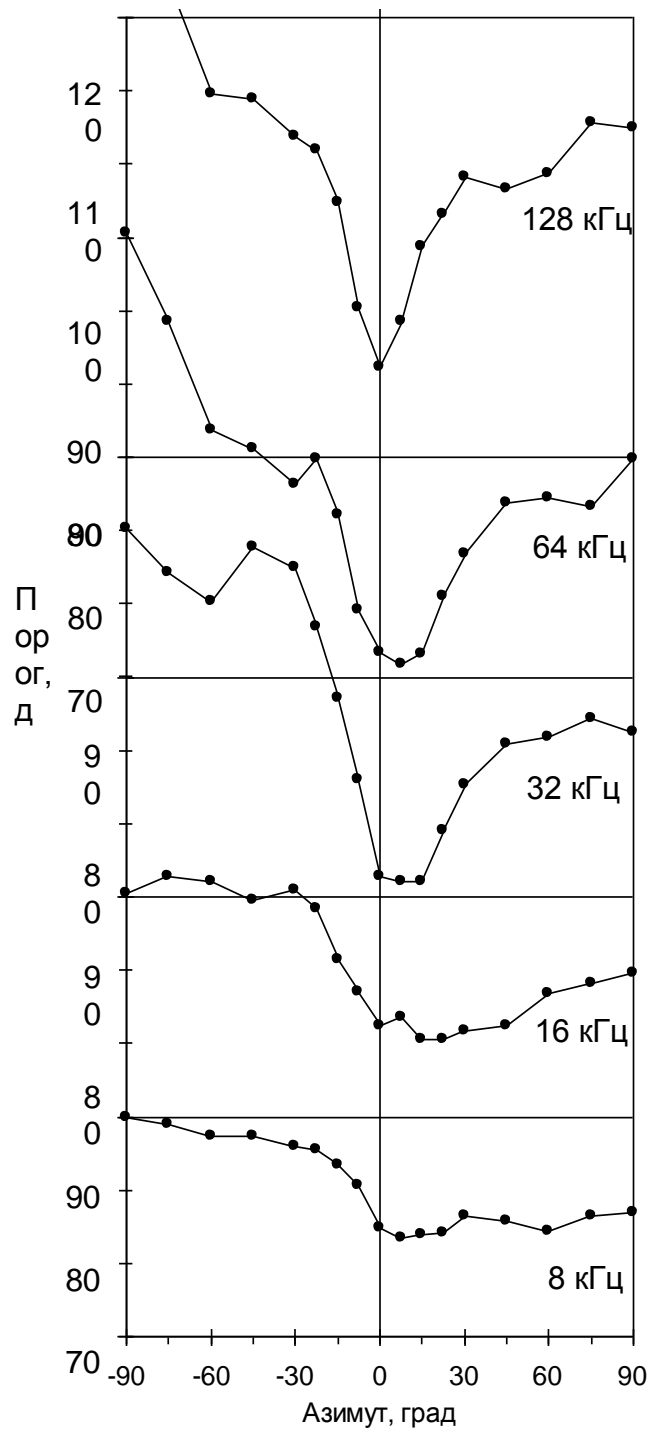


Рисунок 2. - Кривые дирекциональной избирательности афалины при разных частотах звуковой стимуляции: пороги как функция азимутального положения источника звука. Частоты звука (от 8 до 128 кГц) указаны около кривых.

2. Все диаграммы были асимметричными: ипсилатеральная ветвь (положительные значения абсциссы на рис. 2) проходит ниже, чем контралатеральная ветвь (отрицательные значения абсциссы), т.е. при положении источника звука, ипсилатеральном относительно стороны регистрации, пороги на 10–20 дБ ниже, чем при симметричном контралатеральном положении.

3. Пик диаграммы (минимальный порог) был смещен относительно средней линии в сторону, ипсилатеральную стороне регистрации.

4. Величина этого смещения зависела от частоты: была максимальной на частоте 8 кГц и практически нулевой на частоте 128 кГц.

Асимметрия монауральных диаграмм направленности означает, что имеет место значительная – до 20 дБ и более – интерауральная разность слуховой чувствительности. Эта асимметрия не могла быть выявлена при психофизических измерениях и при регистрации бинаурально провоцируемых вызванных потенциалов, когда диаграммы по определению имеют симметричную форму.

### 1.3.3 Зависимость аудиограмм от положения источника звука

Зависимость диаграммы направленности от частоты звукового сигнала означает, что частотно-пороговая кривая (аудиограмма), которая рассматриваются как основная характеристика слуха, меняется в зависимости от положения источника звука относительно головы. Это показано на рисунке 3, где результаты пороговых измерений представлены в виде аудиограмм, т.е. пороги показаны как функция частоты, а азимут источника звука является параметром. Для удобства отдельно представлены ипсилатеральные положения источника звука (А) и контралатеральные положения (Б). При положении источника звука на средней линии (азимут 0°) аудиограмма имеет вид, хорошо известный по многочисленным предшествующим измерениям на нескольких видах дельфинов /1,2/: минимальные пороги в области 50–70 кГц, постепенное повышение порогов на частотах ниже оптимального диапазона и резкий подъем при повышении частоты. Однако при отклонении источника звука от средней линии форма аудиограммы существенно меняется.

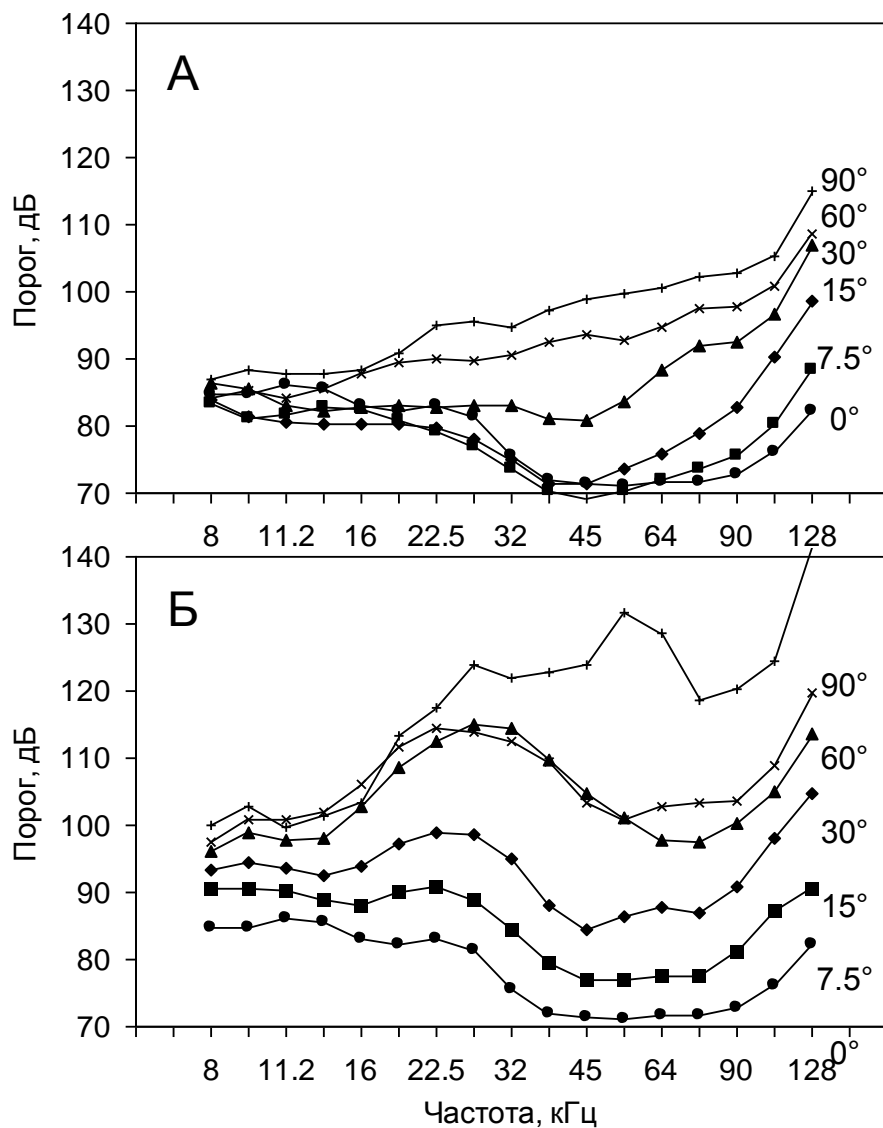


Рисунок 3. - Аудиограммы (пороги как функция частоты звука) афалины при различных положения источника звука. Азимутальные положения источника указаны около кривых. А – ипсилатеральные положения, Б – контралатеральные положения.

При боковом ( $90^\circ$ ) положении пороги минимальны при низких частотах и растут с повышением частоты; при промежуточных положениях источника звука аудиограммы имеют переходный характер. Качественно картина сходна при ипсилатеральных (А) и контралатеральных (Б) положениях источника звука, однако при контралатеральных положениях пороги намного выше, чем при ипсилатеральных. Превышение контралатеральных порогов (т.е. интерауральная разность чувствительности) минимально на низких частотах (12 дБ при азимуте  $90^\circ$  и частоте 8 кГц) и максимально на высоких частотах (до 30 дБ при азимуте  $90^\circ$  и частоте 128 кГц).

Аналогичные данные были получены для афалины и булухи.

Зависимость аудиограммы от положения источника звука означает, что один и тот же звуковой сигнал будет восприниматься по-разному (иметь разную спектральную окраску) при разных положениях источника звука. Тем самым создается дополнительный «ключ» для определения положения источника звука в пространстве.



## 2 Факторы, влияющие на эффективность движительного комплекса дельфина

Эффективность движителя дельфина, которую обычно называют коэффициентом полезного действия, определяется отношением полезной мощности к полной, развиваемой мышечной системой животного. Ее невозможно измерить экспериментально, так как невозможно достаточно точно оценить полную развиваемую мощность. Ее можно оценить с помощью адекватной математической модели и набора кинематических параметров хвостовой лопасти дельфина, измеренных экспериментально. В настоящее время уже есть несколько математических моделей, которые достаточно полно моделируют хвостовую лопасть /11-17/. Есть и данные о кинематических параметрах хвостовой лопасти /15/. Из опыта экспериментальной работы с дельфинами и анализа существующих математических моделей можно сформулировать перечень факторов, влияющих на эффективность движителя дельфина:

- Закон угловых колебаний,
- Закон линейных колебаний,
- Фазовый сдвиг между линейными и угловыми колебаниями,
- Положение оси вращения лопасти,
- Удлинение лопасти,
- Форма и толщина лопасти,
- Характер обтекания тела дельфина.

### 2.1 Закон угловых колебаний

В существующих математических моделях рассматривается два возможных закона: а) гармонические изменения угла наклона лопасти к горизонтальной оси и б) гармонические изменения угла атаки. До недавнего времени отсутствовали экспериментальные данные о законе угловых колебаний хвостовой лопасти дельфина. Лишь недавно появились такие данные /15/, которые свидетельствуют о том, что в процессе колебаний хвостовой лопасти по гармоническому закону изменяется амплитуда линейных колебаний и угол наклона лопасти к горизонтальной оси. На рисунке 4 показаны результаты экспериментальных исследований кинематики хвостовой лопасти дельфина. Тем не менее для полноты картины целесообразно рассмотреть оба перечисленные варианта угловых колебаний. На рисунке 5, взятом из работы /11/, приведены расчетные значения коэффициента полезного действия для случая гармонических изменений угла атаки (1) и угла наклона лопасти (2). Видно, что в первом случае коэффициент полезного действия крыла, аппроксимирующего хвостовую лопасть, около 95%, во втором случае почти 90%.

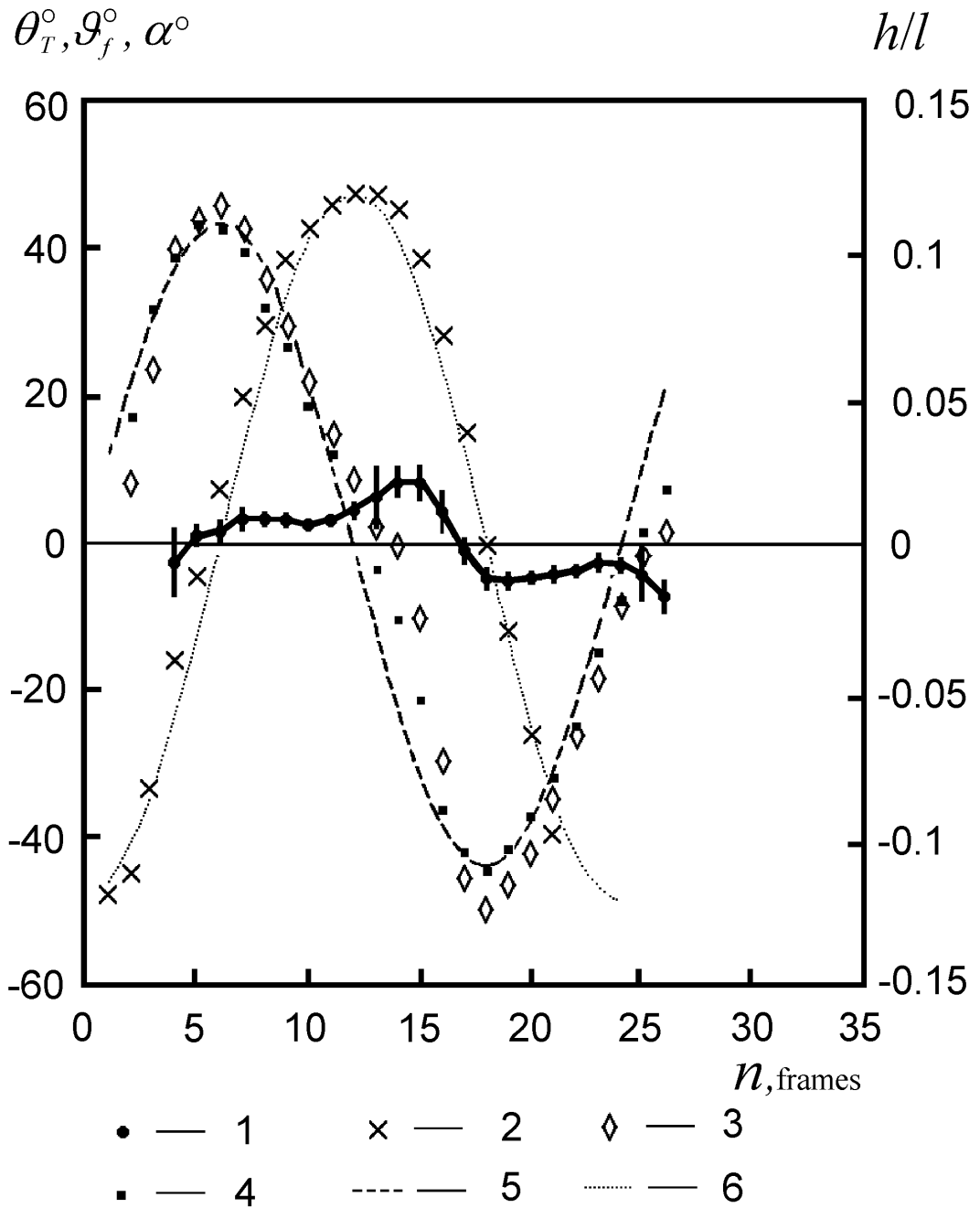


Рисунок 4. - Сводные данные по кинематическим параметрам хвостовой лопасти дельфина, определенные экспериментально, (1 – 4) и гармонические функции, приведенные для сравнения, (5,6): 1 – угол атаки ( $\alpha$ ), 2 – амплитудная функция ( $h/l$ ), 3 – функция угла наклона траектории лопасти к горизонтальной оси ( $\theta_T$ ), 4 – функция угла наклона лопасти ( $\theta_f$ ). По горизонтальной оси отложены номера кадров кино съемки.

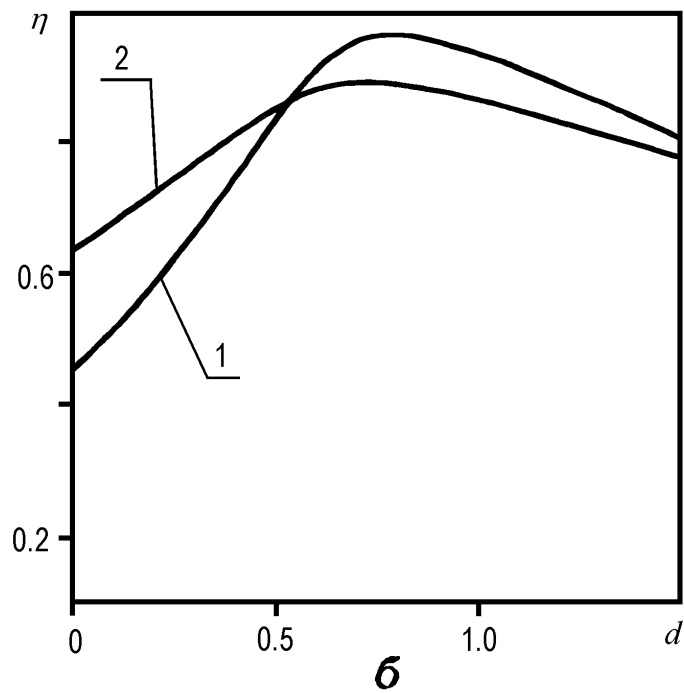


Рисунок 5. – Зависимость КПД жесткого крыла, аппроксимирующего хвостовую лопасть дельфина, от положения оси вращения. 1 – гармонический угол атаки, 2 – гармонический угол наклона крыла к горизонтальной оси.

## 2.2 Закон линейных колебаний крыла

О возможном влиянии закона линейных колебаний крыла, отличающегося от гармонического, на его коэффициент полезного действия ничего не известно. Во всех математических моделях рассматривается единственный случай линейных колебаний, совершающихся по гармоническому закону. Хвостовая лопасть дельфина в процессе создания тяги также совершает линейные колебания по закону, близкому к гармоническому (см. рисунок 4).

## 2.3 Фазовый сдвиг между линейными и угловыми колебаниями

Известна лишь одна работа, в которой исследована зависимость коэффициента полезного действия от фазового сдвига между линейными и угловыми колебаниями /12/. На рисунке 6 приведены результаты, взятые из этой работы. Видно, что при малых значениях числа Струхалия коэффициент полезного действия сильно зависит от фазового сдвига и угла наклона крыла к горизонтальной оси. При больших значениях числа Струхалия коэффициент полезного действия близок к 50% при всех значениях фазового сдвига. Большинство математических моделей рассматривают один вариант, когда угловые колебания отстают от линейных на  $90^0$ . Это объясняется тем, что колебания хвостовой лопасти дельфина, как установлено экспериментально, совершаются при таком фазовом сдвиге.

## 2.4 Положение оси вращения лопасти

Коэффициент полезного действия крыла, аппроксимирующего хвостовую лопасть дельфина, зависит от положения оси вращения. Это иллюстрирует приведенный выше рисунок 5. Видно, что коэффициент полезного действия имеет максимум, когда ось вращения расположена вблизи задней кромки крыла ( $d = 0.9$ ). Экспериментальные исследования /15/ показывают, что ось вращения хвостовой лопасти дельфина расположена вблизи задней кромки. В этом отношении хвостовая лопасть является оптимальным движителем.

## 2.5 Удлинение лопасти

Зависимость коэффициента полезного действия крыла от удлинения исследовалась в работе /13/. На рисунке 7 приведены результаты. Видно, что наибольшим коэффициентом полезного действия обладает крыло бесконечного удлинения. Коэффициент полезного действия уменьшается с уменьшением удлинения. Уменьшение коэффициента полезного действия с уменьшением удлинения не очень велико и составляет 10-15%.

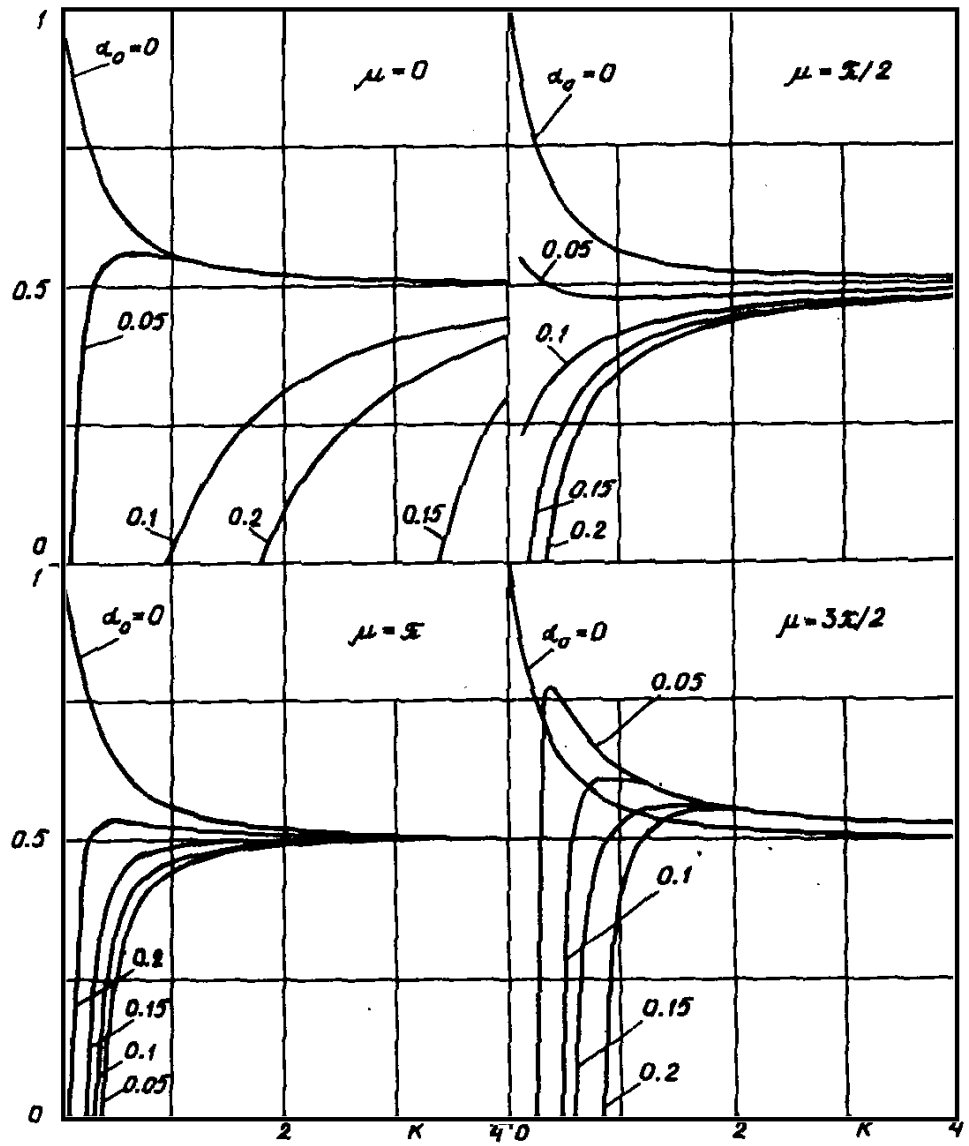


Рисунок 6. – Зависимость КПД жесткого крыла от числа Струхалия при различных значениях угла наклона к горизонтальной оси (цифры у кривых).

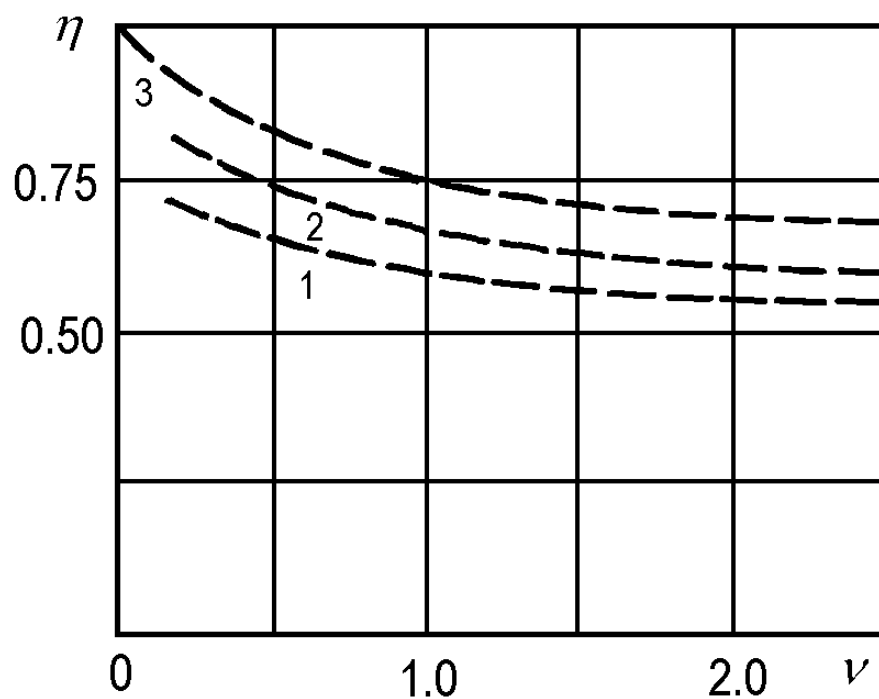


Рисунок 7.- Зависимость КПД жесткого крыла от частоты колебаний при различных его удлинениях. 1 – удлинение равно 4, 2 – удлинение равно 8, 3 – удлинение равно бесконечности.

## 2.6 Форма и толщина лопасти

Работ, в которых специально исследовалось бы влияние формы и толщины хвостовой лопасти дельфина или жесткого крыла, аппроксимирующего хвостовую лопасть, не известно. Можно только с уверенностью утверждать, что увеличение толщины крыла может оказать отрицательное влияние на характер его обтекания и гидродинамические характеристики /17/.

## 2.7 Влияние обтекания тела дельфина

До недавнего времени считалось, что обтекание тела дельфина в процессе плавания никак не влияет на коэффициент полезного действия движителя и может отразиться лишь на коэффициенте сопротивления тела животного /15/. Однако в одной из работ последнего времени /14/ в эксперименте показано, что коэффициент полезного действия жесткого крыла, работающего в режиме движителя, зависит от характера его обтекания. Показано, что вихри, формирующиеся на передней кромке крыла, по мере продвижения по потоку взаимодействуют с гидродинамическим следом крыла и при определенной величине фазового сдвига между линейными и угловыми колебаниями ( $75^0$ ) приводят к заметному увеличению коэффициента полезного действия. Рисунок 8 иллюстрирует этот факт. Видно, что измеренные значения коэффициента полезного действия при определенных значениях числа Струхала на 5-10% превышают расчетные. Вполне вероятно, что подобное явление может иметь место и в процессе работы хвостового плавника дельфина как движителя.

Проведенный анализ позволяет прогнозировать высокие значения коэффициента полезного действия хвостовой лопасти дельфина. Одним из решающих факторов, позволяющих сделать подобный вывод, является положение оси вращения лопасти на ее задней кромке, что доказано экспериментально /15/. Другим важным фактором, который может иметь место в работе хвостовой лопасти дельфина и заметно улучшить ее эффективность, является согласование локальных вихрей, формирующихся в головной части тела дельфина, с гидродинамическим следом. Остальные из проанализированных факторов менее значимы.

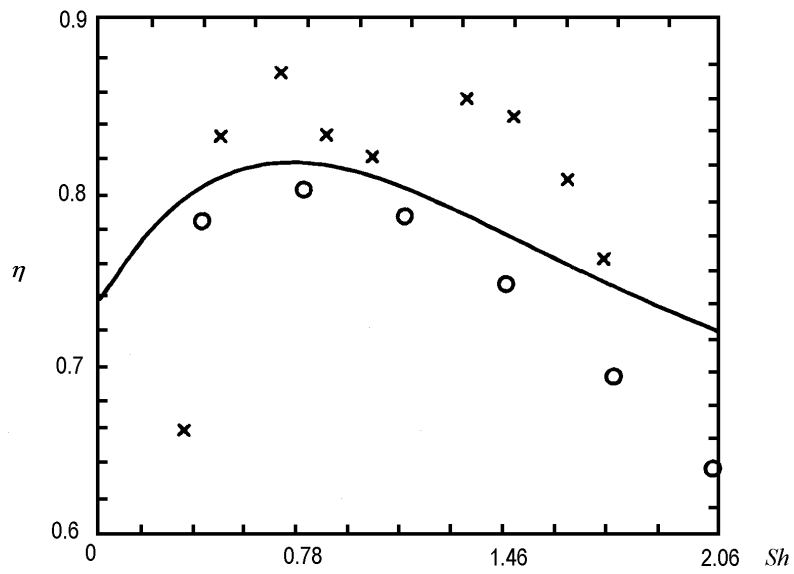


Рисунок 8. – Зависимость КПД жесткого крыла с удлинением, равном 6, от числа Струхалия. Сплошная линия – расчет по линейной теории, светлые кружки – расчет по нелинейной теории, крестики результаты эксперимента.



### 3 Особенности генерации электрических сигналов рыбами в морской воде и механизм их восприятия электрорецепторными структурами рыб.

#### 3.1 Электрогенерация

Используемые рыбами сигнальные системы в основных своих чертах мало, чем отличаются от физических модальностей, участвующих во внутри и вневидовом общении других водных животных. Широко известны примеры использования рыбами систем зрительной, акустической и хемокоммуникации. Каждая из перечисленных физических модальностей нашла свое отражение в эволюции специализированных приемопередающих «устройств», таких, как боковая линия рыб, Веберов аппарат, хеморецепторы и т.п.

В классе рыб, однако, существует совершенно уникальная, нигде более не возникшая в животном мире система использования электрических сигналов для целей электросигнализации, внутри и вневидового общения и электролокации. Особенности этой системы настолько поразительны, что уже на протяжении нескольких столетий привлекают к себе внимание ученых самых разнообразных специальностей – физиологов, физиков, этологов и др.

Как и любой другой канал передачи информации с помощью сигналов определенной физической модальности, электрокоммуникационный канал у рыб следует рассматривать состоящим из трех основных компонентов: 1) передающая часть - это т.н. электрогенераторные системы или электрические органы (ЭО); 2) приемная часть – сеть специализированных приемников сигналов - электрорецепторов (ЭР); 3) среда, по которой сигналы передаются – это морская вода для морских электрических рыб и вода пресных водоемов – для пресноводных. В представленном ниже материале последовательно рассматриваются особенности выше перечисленных компонентов.

Электрическими органами обладают электрические рыбы, которых принято делить на две категории: так называемые сильноэлектрические рыбы и рыбы слабоэлектрические (Рисунок 9). Первых существенно меньше – два представителя группы пресноводных (*Malapterurus* и *Electrophorus*) и две группы морских (из последних – одна принадлежит к хрящевым ганоидам (*Torpedinidae*), а другая (*Uranoscopidae*) – к костистым рыбам). Причины, по которым человечество познакомилось с рыбами сильноэлектрическими более 5000 лет назад, а со слабоэлектрическими – менее 100 лет, очевидны. Шоковые «удары» ската или угря, приводящие в священный трепет древних людей, ощущались ими без использования каких-либо приборов. Именно со времен Древней Греции и Римской



Рисунок 9. - Некоторые представители электрических рыб, места их обитания и приблизительные оценки генерируемых сигналов.

империи, главным образом, благодаря мощному поражающему эффекту своих электрических разрядов электрический угорь и скат Торпедо стали вначале объектом преклонения, а затем и изучения. Выдающиеся философы древности (Платон, Аристотель, Плутарх и др.) и ученые разнообразных специальностей (Лоренцини, Гальвани, Кавендиш, Вольта, Гумбольдт, Фарадей, Дарвин) внесли свой вклад в исследование и моделирование электрических органов, а медицина того времени активно использовала «удары» сильноэлектрических рыб в лечебных целях. История развития знаний об электрических рыбах подробно изложена в вышедшей 10 лет назад монографии П.Моллера /17/(Moller, P. 1995. *Electric Fishes: History and Behavior*. London: Chapman

Другую, наиболее интересную и многочисленную по семействам и видам, группу, составляют так называемые слабоэлектрические рыбы. Сюда входят южно-американские гимнотовые, африканские клюворылообразные (мормириды), а также несколько видов слабоэлектрических сомов.

Почему наиболее интересные из электрических рыб – рыбы слабоэлектрические?» Дело в том, что электрические разряды сильноэлектрических рыб используются ими в довольно примитивных целях. Мощный электрический удар – это орудие охоты на жертву и защиты от хищников. Гораздо более сложные и интересные примеры использования электрических сигналов мы обнаруживаем у слабоэлектрических рыб. Несмотря на то, что их электрические разряды маломощны и не могут принести никакого вреда окружающим животным, их применение в решении огромного числа экологических и поведенческих задач поразительно.

### 3.2 Типы разрядов электрического органа слабоэлектрических рыб

Общепринятым считалось до недавнего времени деление пресноводных слабоэлектрических рыб по типам электрических разрядов на «волновых» (непрерывные сигналы квазисинусоидального типа) и пульсирующих (сигналы в виде коротких импульсов с переменной частотой следования). На рисунке 10 представлены примеры разрядов обоих типов. В последние два десятилетия, однако, были обнаружены представители слабоэлектрических рыб, разряды которых невозможно отнести ни к одному из двух вышеперечисленных - некоторые пресноводные и морские сомы /18-21/ (Hagedorn et al., 1990; Baron et al., 1994a; Baron et al., 1994b; Барон и Орлов, 2005) и многопер /22/ (Baron & Pavlov, 2003).

Южноамериканские слабоэлектрические рыбы (отряд Gymnotoidei, 6 семейств) имеют в своем составе рыб, демонстрирующих разряды обоих типов. Все виды

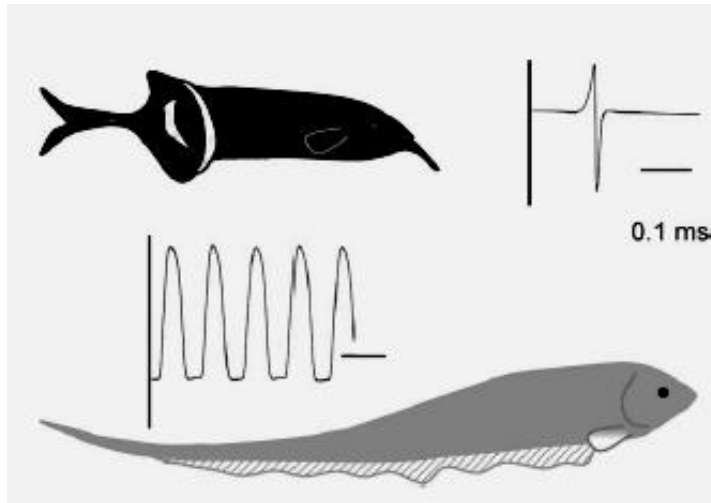


Рисунок 10. Примеры разрядов волнового и пульсирующего типов (Carlson & Hopkins, 2004).

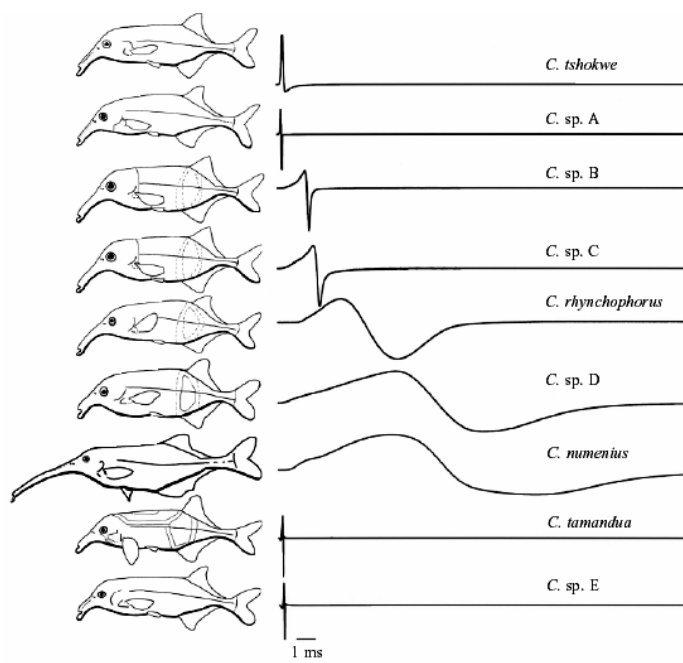
Apteronotidae и Sternopygidae генерируют сигналы волнового типа в диапазоне частот от 15 до 800 Гц для первого семейства и от 600 до 1800 Гц – для второго. Представители семейств Rhampichthyidae, Нуроромidae, Gymnotoidae и Electrophoridae (помимо сильноэлектрического разряда) генерируют сигналы в виде импульсов с частотой следования (в покое) от 1 до 65 имп/сек /23/ (Hopkins, 1974). Все гимнотовые, за исключением Apteronotidae (происхождение электрических органов – нейrogenное), обладают электрическими органами миогенного происхождения.

Африканские представители слабоэлектрических рыб представлены большим семейством мормирид (Mormiridae), одним видом Gymnarchidae, и несколькими недавно ставшими известными, как электрические, сомами семейств Clariidae, Mochokidae и многопером *Polypterus*. Среди мормирид, как наиболее широко изученной группы слабоэлектрических рыб, имеются многочисленные виды, представители которых демонстрируют исключительное многообразие разрядов электрических органов, причем не только в плане их видоспецифичности, но также и по половому и ювенильному признакам /17/ (Moller, 1995).

На рисунке 11 представлены примеры электрических разрядов 9 видов мормирид рода *Campylomormyrus*, со-существующих в бассейне р. Конго Ривер, Габон. Для всех записей сохранена временная метка, полярность соответствует электроположительности головной части туловища /24/ (Hopkins, 1999).

Среди африканских слабоэлектрических рыб существует один моноспецифический вид *Gymnarchus niloticus*, представители которого генерируют разряды волнового типа. Амплитуда разряда, измеренная непосредственно между головой и хвостом, зависит от размера рыбы и достигает значений 3-7 В (измерения вне воды). Частота разрядов зависит от температуры воды, однако, в условиях постоянной температуры по стабильности не уступает волновым гимнотовым (коэффициент вариации – 0,0014%, что сравнимо с точностью хода кварцевых часов). Среди отдельных особей разряды обладают разнообразием частот - «личные частоты» /25/ (Kramer, 1990).

Обнаружение электрических разрядов у многочисленной группы сомообразных существенно изменило картину распределения рыб, использующих слабые электрические поля для решения задач внутри и вне видового общения электрокоммуникации и локации. До недавнего времени только две группы вышеупомянутых пресноводных рыб активно исследовались во многих лабораториях мира благодаря наличию у них уникальных систем генерации электрических сигналов в воду и не менее уникальных систем их электровосприятия.



Риснок 11. - Видовое разнообразие разрядов электрического органа у представителей одного и того же рода *Campylomormyrus* (Hopkins, 1999).

Начало 90-годов ознаменовалось обнаружением слабой электрической активности у представителей новой группы рыб – пресноводных сомообразных /18/ (Hagedorn et al., 1990). Могут возникнуть вопросы: «А насколько это важно и интересно – обнаружение слабых электрических разрядов у рыб, ранее относящихся к группе неэлектрических? Что меняется в картине мира, если будет на несколько таксонов слабоэлектрических рыб больше, чем было известно до того?. Ведь почти 100 лет рыбы двух хорошо известных слабоэлектрических групп исследовались широким фронтом со всех возможных позиций – поведение, электрофизиология, моделирование и т.д. Что может добавить нового появление еще нескольких слабоэлектрических таксонов?». И ответ на эти вопросы может быть один: обнаружение слабоэлектрических сомов – случай совершенно уникальный в электроихтиологии

Во-первых, можно сказать, что наконец-то закрылась «брешь», нарушающая, так сказать, симметрию в мире электрических рыб. Отметим, что в морях среди хрящевых рыб существуют сильноэлектрические скаты (*Torpedinidae*) и многочисленные виды скатов слабоэлектрических (*Rajidae*); среди морских костистых также есть сильноэлектрические (*Astroscopus*) и слабоэлектрические (*Uranoscopus*); среди пресноводных: на американском континенте – сильноэлектрический угорь *Electrophorus* плюс многочисленные слабоэлектрические гимнотиды. И только среди сомообразных существовала до последнего времени ассиметрия – единственный сильноэлектрический сом *Malapterurus* ! И все это еще и при том немаловажном обстоятельстве, что все изученные к настоящему времени сомы (и морские, и пресноводные) обладают чрезвычайно высокой электрочувствительностью.

Во-вторых, сам характер электрогенераторной активности у большинства слабоэлектрических сомов уникален. Если и мормириды, и гимнотиды генерируют свои разряды постоянно на протяжении всей жизни (первые - в виде отдельных коротких импульсов, а вторые – синусоидальными волнами), то у сомов (большинства) разряды обнаруживаются при агрессивно-оборонительном взаимодействии пары особей. Одиночно содержащийся сом, например, *Synodontis schall*, не генерирует специфических разрядов, однако, буквально через 10-15 мин после подсаживания к нему в бассейн другой особи начинаются взаимные атаки, сопровождающиеся сериями электрических разрядов. Таким образом, мы наблюдаем совершенно уникальный случай в эволюции электрогенераторных систем: сами разряды – слабоэлектрические, а ситуации, при которых они возникают, характерны для поведения рыб сильноэлектрических.

Из недавно обнаруженных слабоэлектрических сомообразных наиболее полно исследовались представители семейства Mochokidae /20,26,27/ (Орлов и др., 1993; Барон и др., 1994; Baron et al., 1994). К настоящему времени зарегистрированы электрические разряды вблизи особей 12 видов этого семейства. Было обнаружено, что электрические сигналы возникают, как правило, во время агрессивно-оборонительного взаимодействия /20,28/ (Baron et al., 1994; Барон и Моршнеv, 1998). На рисунке 12 представлены примеры электрических разрядов двух видов *Synodontis* (Mochokidae). Осциллограммы разрядов некоторых синодонтисов показаны на рисунке 13.

Обнаружены были также электрические разряды и вблизи представителей других семейств сомообразных /20-22,29,30/ (Baron et al., 1994b; Барон и др., 1996; Моршнеv и Ольшанский, 1997; Baron & Pavlov, 2003; Барон и Орлов, 2005). Некоторые примеры электрических разрядов, полученных в наших исследованиях, представлены на рисунок 14 и рисунок 15. Впервые также была выполнена регистрация разрядов слабоэлектрических сомов в естественной среде их обитания /31/ (Барон и др., 2001).

Две основные задачи способны решать слабоэлектрические рыбы, используя собственные электрические сигналы. Первая – это электрокоммуникация, т.е. вне- и внутри видовое общение по электрическому каналу. Сюда входит обнаружение партнеров по виду и симпатрических слабоэлектрических рыб, определение полового признака и степени зрелости особей своего вида, оценка состояния потомства и многие другие.

Вторая функция – электролокационная. Создавая во время генерации электрического разряда вокруг себя электрическое поле, рыба способна улавливать и анализировать малейшие его искажения, вызванные близлежащими объектами с отличной от воды электропроводностью. И вот здесь становится очевидным, что для выполнения и той, и другой функций нельзя обойтись без специальной высокоразвитой системы рецепции слабых электрических полей.

### 3.3 Электрорецепция

Рецепторы, чувствительные к слабым электрическим полям, обнаружены к настоящему времени у животных, стоящих на различных ступенях эволюционной лестницы, – от круглоротых до примитивных млекопитающих (австралийский утконос). У рыб это довольно сложные образования, произошедшие из обыкновенных рецепторов боковой линии. Чувствительность рыб, обладающих развитой электрорецепторной системой поразительна.



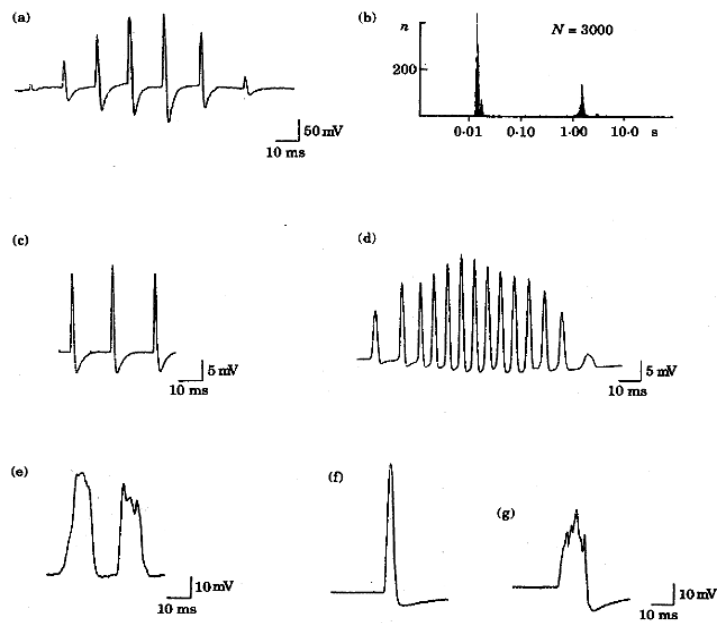


Рисунок 12. Примеры электрических разрядов двух видов синодонтисов *S.nigrita* (a-c) и *S. schall* (d-g). Справа вверху: гистограмма распределения импульсов в «пачке» - левый пик, и между «пачками» - правый пик у *S.nigrita* (Baron et al., 1994b).

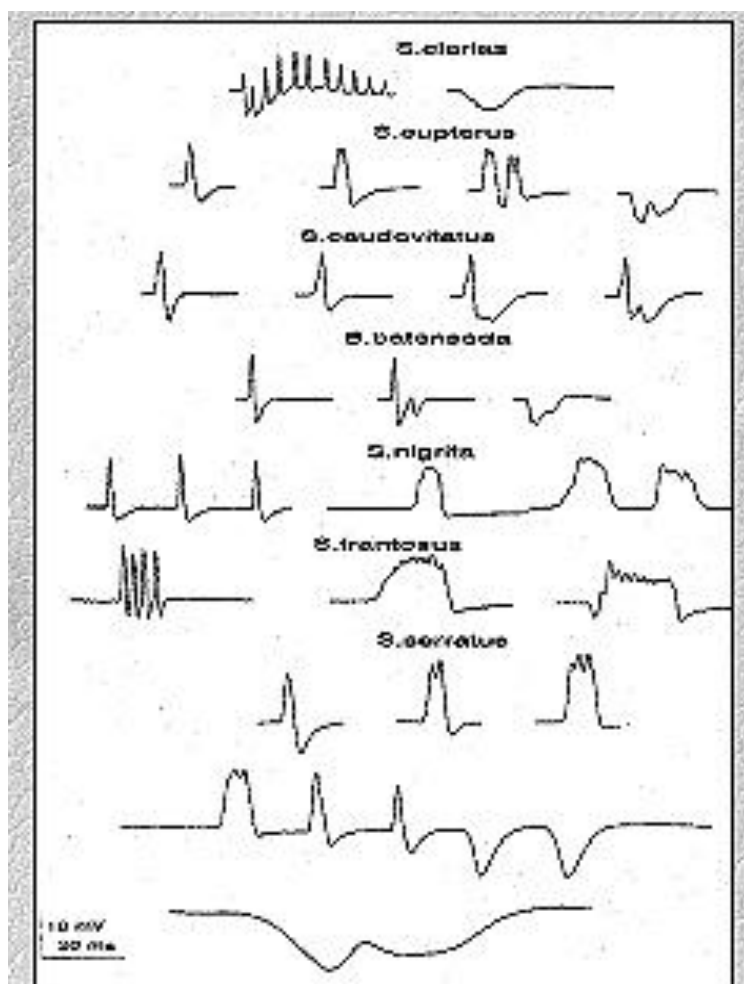


Рисунок 13. Примеры электрических разрядов нескольких представителей рода *Synodontis*.

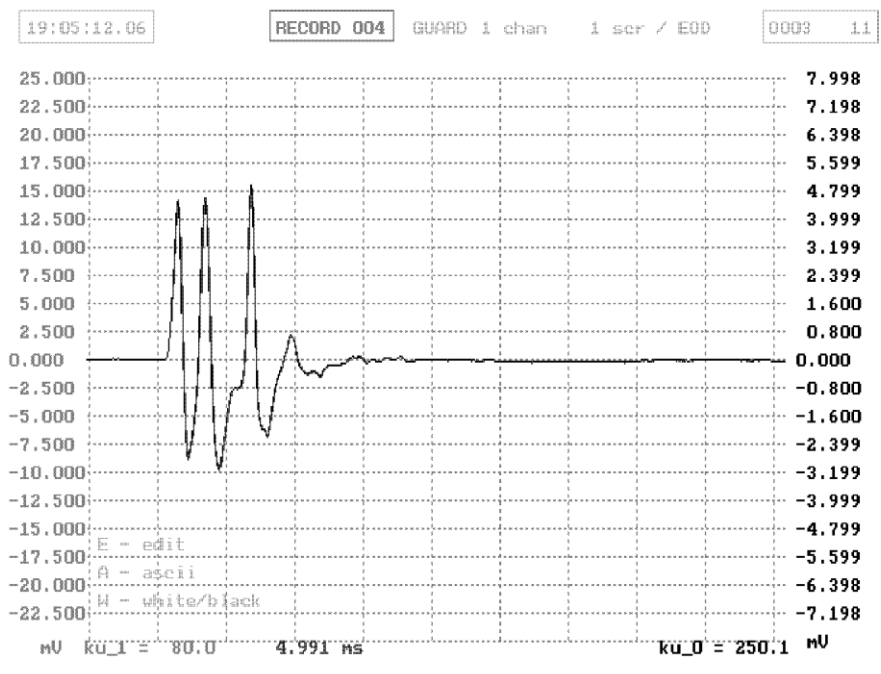


Рисунок 14. Электрические разряды *Polypterus* (Baron & Pavlov, 2003).

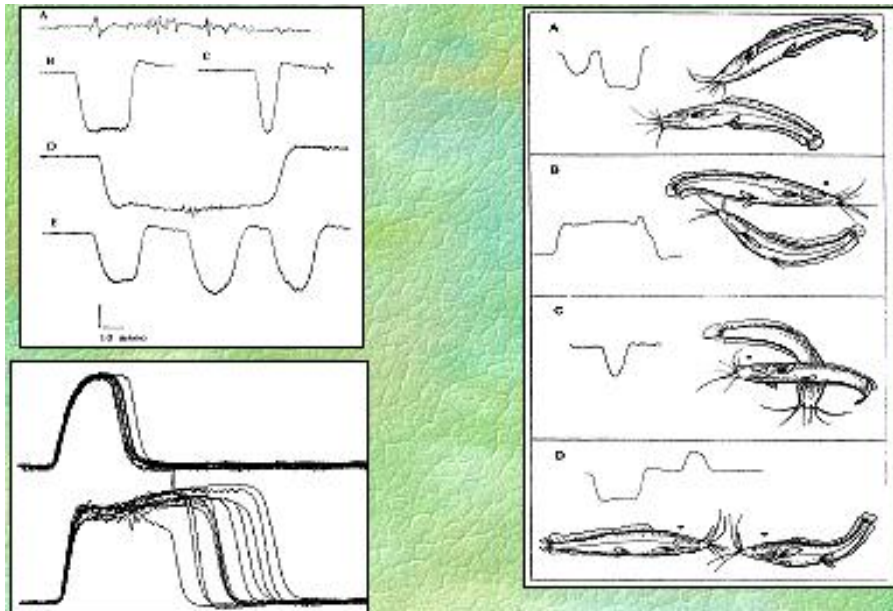


Рисунок 15. Электрические разряды сомов *Clarias* при агрессивно-оборонительном поведении (Baron et al., 1994a).

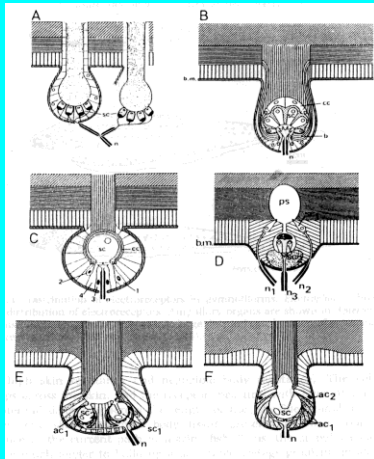
Некоторые пресноводные сомы способны чувствовать поля с напряженностью менее 1 мкВ/см, а морские скаты и акулы – ниже 5 нВ/см (0,000000005 В/см!). Чтобы представить себе подобного рода электрочувствительность наглядно, можно привести такой пример. Напряжение обычной батарейки от карманного фонаря, опущенной в воду может ощущаться акулой или скатом на расстоянии более 1 километра!

Сопоставление электрорецепторов представителей разных отрядов рыб (мормирид, гимнотид, скатов, акул, сомов и др.) с учетом физиологических особенностей электрорецепторов позволило разделить их на две большие категории: ампулярные (*ampullary*) и бугорковые (*tuberos*) рецепторные органы (рисунок 16).

Поверхность тела слабоэлектрических и электрочувствительных рыб покрыта сетью электрорецепторов, которые воспринимают электрические сигналы из окружающей среды, трансформируют их в нервные импульсы и передают по нервным волокнам в специальные отделы центральной нервной системы (головной мозг). В этих отделах (электрорецепторные зоны) обрабатывается и анализируется информация, поступающая от всей сети электрорецепторов. Выполнение и электрокоммуникационной, и электролокационной функций обеспечивается согласованной работой этих зон с центрами генерации электрических разрядов.

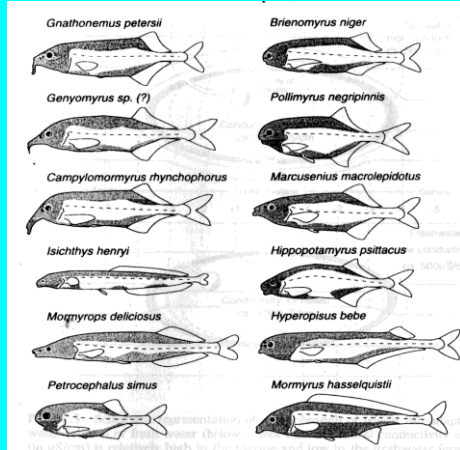
Электрорецепторная система рыб участвует в составе нескольких комплексов электроориентации, сигнализации и локации. Первый из них - так называемая пассивная электроориентация (без участия электрических органов). Аналогичными возможностями обладают также и представители некоторых видов неэлектрических рыб, в частности, сомовых, скатов и осетровых. Пассивное электроориентационное поведение требует для удачного функционирования только развитой "приемной части" - подобно тому, как для ориентации в акустических полях животному требуются только органы слуха. Функция же активной ориентации предполагает использование животным собственного источника физического поля той или иной модальности (наиболее распространенный пример - эхолокация летучих мышей, когда излучаемый ими ультразвуковой сигнал используется и для зондирования окружающего пространства и для целей коммуникации). Существует, однако, фундаментальное отличие электрических сигналов от акустических, поскольку первые являются не распространяющимися волнами, а электростатическими полями. Это отличие сводит диапазон электрической коммуникации к ближнему полю электростатического диполя, тем самым, снимая проблемы реверберации, отражения и рефракции, имеющие место для звуковых сигналов.

## Типы электрорецепторов



A – ампулярные  
B-F -бугорковые

## Распределение электрорецепторов



Некоторые виды семейства **Mormyridae**

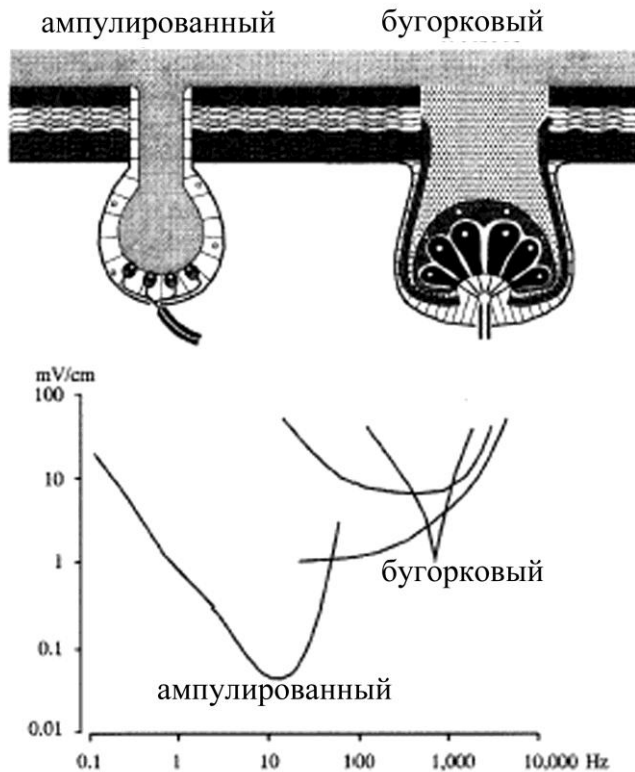


Рисунок 16. Типы электрорецепторов слабозлектрических рыб (слева) и их распределение (заштриховано) на теле некоторых представителей мормирид (справа). Усредненные частотные характеристики чувствительности электрорецепторов. Полоса частот у ампулированных рецепторов, как правило выше, чем у бугорковых, а пороги – более низкие (Hopkins, 1983).

Общий принцип активной электролокации всех пресноводных электрических рыб весьма прост. Различаемыми системой электрорецепции могут стать любые близлежащие предметы, искажающие собственное электрическое поле рыбы /32/ (Heiligenberg, 1977). Таким образом, в случае, когда электропроводность объекта выше электропроводности воды, силовые линии «сгущаются», а в противоположном случае - «расталкиваются» (рисунок 17). 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.

Таким образом, в данном случае природой запатентован способ активного - с использованием разряда собственного электрического органа - сравнения электропроводности невозмущенной внешней среды с электропроводностью внесенных в нее объектов. Показатели совершенства такого способа настолько высоки, что во многих случаях превосходят характеристики известных технических средств аналогичного назначения.

#### 3.4 Пассивная электролокация

Такая 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. 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 /33/ (Ольшанский, 2004). Традиционные методы решения проблем функционирования электромагнитного канала связи в воде состоят в применении уравнений Максвелла с той или иной степенью аппроксимации. При этом могут рассматриваться как системы распространения сигналов типа “вода – воздух - вода ” (Рисунок 18), так и непосредственно подводные (рисунок 19).

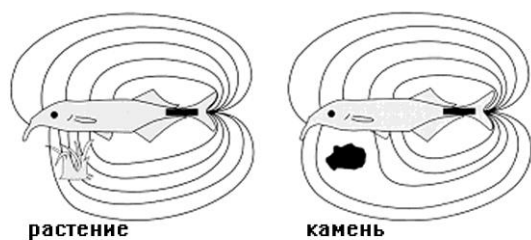


Рисунок 17 Искажения электрического поля при разряде, вызываемые проводящим предметом (слева) и диэлектриком (справа).



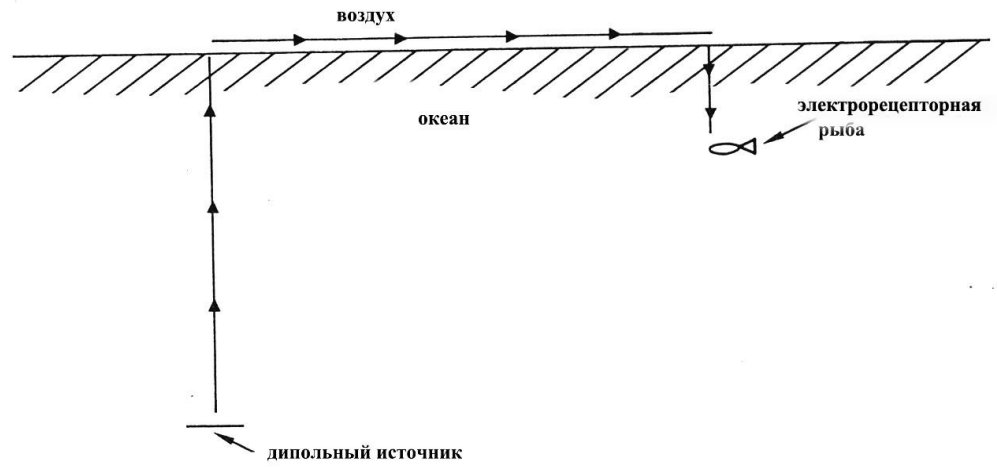


Рисунок 18. Распространение сигналов по типу «вода – воздух – вода».

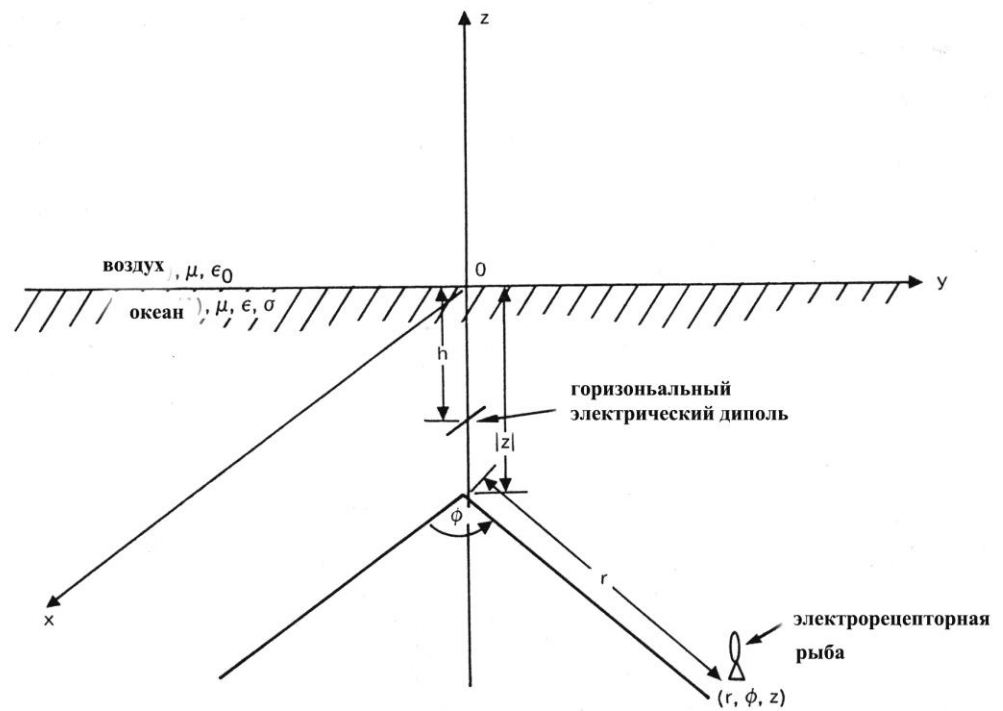


Рисунок 19. Распространение сигналов под водой и обычно используемая в расчетах цилиндрическая система координат, центрированная на поверхности воды непосредственно над излучающим диполем и определяющая местоположение источника сигнала и электрорецепторной рыбы.

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.

В настоящее время исследования систем электрогенерации и электрорецепции у слабозлектрических рыб все более сдвигаются как в сторону натуральных экспериментов (длительные многоэлектродные отведения в водоемах со значительным видовым разнообразием /31/ (Барон и др., 2001), так и в сторону математического, компьютерного и бионического моделирования /34/ (Ольшанский, 2004). 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 слабозлектрических рыб. Многочисленные экспериментальные и модельные работы по изучению проблемы «электровидения» включают 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 /35/ (Assad et al., 1999) представлен полуаналитический анализ (используются реальные измерения потенциалов вблизи поверхности тела рыбы и компьютерные вычисления) формирования изображения в мозгу слабозлектрической 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 центральной нервной системе. На рисунке 20 представлен один из примеров исследования, когда вблизи рыбы помещена проводящая сфера. Из рассмотрения рисунка 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 ре-афферентных 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.

На рисунке 21 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. 21-В – ответ при поднесении проводящего цилиндра (снижение амплитуды собственного разряда в противоположность предыдущему примеру – см. непосредственную запись последовательности разрядов на рис. 21-С /35/ (Assad et al., 1999).

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.).

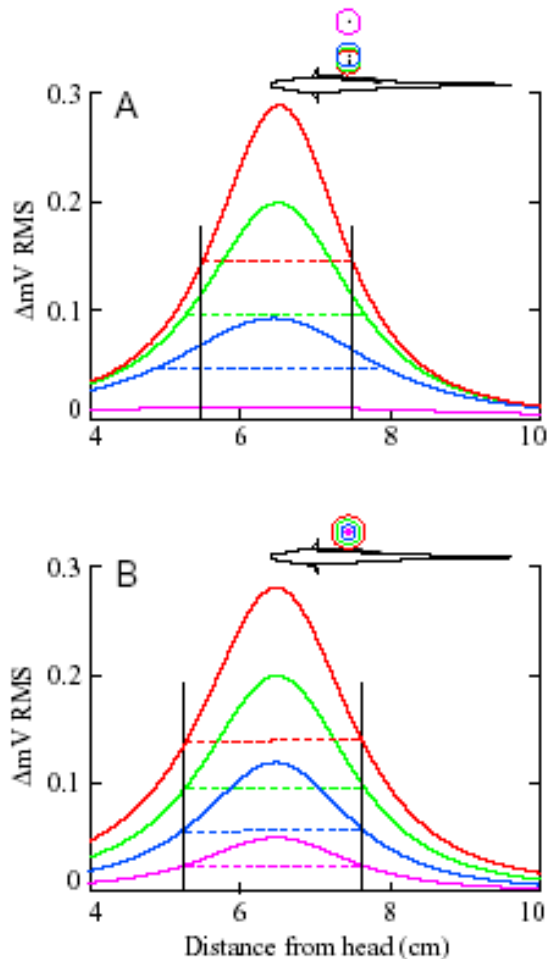


Рисунок 20. Искажения поля разряда, вызванные помещением цилиндра на различных расстояниях от тела рыбы (Assad et al., 1999). Здесь: (A) – сфера диаметром в 1 см располагается последовательно на расстояниях 1,2, 1,4, 1,9 и 2,4 см от тела рыбы дает последовательно уменьшающееся «видеоизображение»; (B) - «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 относительному размеру изображения объекта, сплошные линии – для облегчения сравнения.

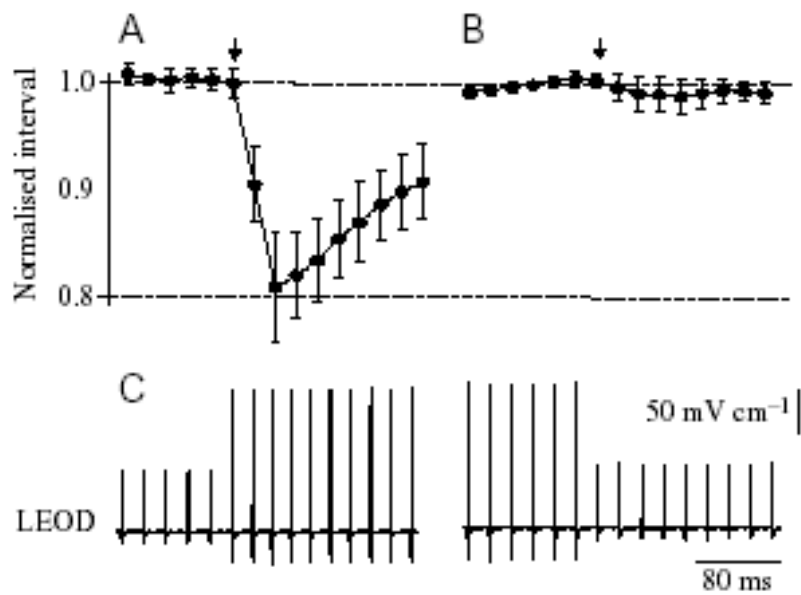


Рисунок 21. Электромоторные ответы на внесение диэлектрического (А) и проводящего (В) цилиндра (Assad et al., 1999).

#### 4 Различия в поведении и акустическом взаимодействии дельфинов-афалин разного возраста в стрессовой ситуации.

В последние 10-15 лет появилось большое количество работ, посвященных изменчивости, функциям и характеру использования дельфинами-афалинами индивидуально-специфичных, тональных, частотно-модулированных акустических сигналов, за которыми в западной литературе прочно закрепилось название «свисты-автографы» /36-52/. Само название говорит о важной роли этой группы сигналов в индивидуальном опознавании особей одной популяции. Наличие таких сигналов очень важно для афалин, принимая во внимание чрезвычайно мобильный характер их популяций, в которых группы животных постоянно образуются и распадаются (так называемые “fission-fusion” сообщества) /53-56/. При этом дельфины одной популяции прекрасно знают друг друга, а животные, периодически объединяющиеся в группы, часто имеют стойкие долговременные связи и могут время от времени воспроизводить индивидуально-специфичные сигналы друг друга. В наших работах для индивидуально-специфичных тональных частотно-модулированных сигналов было использовано название «индивидуальные сигналы» /ИС/.

В последнее время акцент в изучении индивидуальных сигналов сместился на исследования, проводящиеся в естественной среде. Это в большой степени связано с совершенствованием методов индивидуальной идентификации как отдельных особей, так и их сигналов /46,47,50/. Однако в природе очень сложно вести продолжительную регистрацию чётко идентифицируемых сигналов отдельных дельфинов в меняющихся условиях внешней среды, отслеживать динамику акустического взаимодействия конкретных животных. Принимая во внимание сложность социальной структуры популяций афалин и важную роль индивидуальных сигналов в поддержании этой структуры, особенно важными представляются изменения во взаимодействии животных в процессе их адаптации к стрессовым воздействиям. Ведь именно в таких условиях необходима кооперация между членами группы и координация поведения её членов, в которых ключевую роль играет использование индивидуальных сигналов. К тому же, ранее нами было показано, что сигнализация изолированных афалин чётко и закономерным образом меняется при их адаптации к первоначально стрессовым ситуациям /37/. При этом изменения наблюдаются, прежде всего, в характере использования и доле индивидуальных сигналов.

Целью нашей работы было изучить закономерности использования индивидуальных сигналов и в целом динамику акустического взаимодействия в парах афалин разного возраста

и, соответственно, социального статуса, в процессе их адаптации к стрессовым ситуациям. Объектами наблюдения были взрослые дельфины (эксперимент №1) и самка и её 3.5-месячный детёныш (эксперимент №2).

В эксперименте №1 участвовали взрослые самец и самка, не адаптированные к условиям океанариума. Сигнализация животных регистрировалась в течение первых 1.5 часов после перемещения их из общего морского вольера в индивидуальные бассейны. Использование методики двойной электроакустической связи обеспечивало возможность идентификации сигналов каждого из дельфинов. Сигналы регистрировали на ультразвуковой магнитофон в диапазоне 0.5-100 кГц. Сигналы каждого дельфина записывали на отдельный канал магнитофона. Это позволяло в дальнейшем изучать особенности обмена сигналами между животными. Для подробного исследования динамики акустического обмена между животными необходимы большие непрерывные реализации сигналов. Поэтому анализ проводился на двух динамических контурографах, работавших в режиме единого времени, и динамическом спектрографе.

Всего было проанализировано 1256 сигналов самки и 1526 сигналов самца.

Объектами наблюдения в эксперименте №2 были хорошо адаптированная к условиям дельфинария самка и её 3.5-месячный детёныш. Наблюдения за поведением дельфинов и регистрация их сигналов велись в процессе их отлова из общего морского вольера и после помещения в ванну для транспортировки, в 4-ёх последовательных ситуациях (таблица 1).

Таблица 1. Перечень ситуаций и объём материала.

Ситуации	Время записи (мин.)	Количество сигналов
1. Самка одна в вольере после отлова детёныша.	4.0	91
2. Детёныш возвращён в вольер, животные находятся в соседних отсеках, разделённых сетью.	22.5	1969
3. Детёныш один в вольере после отлова самки.	20.5	1414
4. Оба дельфина помещены в транспортировочную ванну.	16.5	861

В данном эксперименте не было возможности использовать двойную электроакустическую связь. Анализ сигналов изолированных дельфинов в ситуациях 1-и 3 позволил выявить индивидуальные сигналы каждого из животных. Обмен сигналами между самкой и детёнышем мы изучали в ситуациях 2 и 4. При этом в ситуации 2 животные находились в двух метрах от берега на маленькой глубине. Мы прекрасно слышали сигналы животных и в большинстве случаев хорошо видели, какой из дельфинов издаёт тот или иной сигнал.



Сигналы регистрировались на магнитофон в диапазоне до 16 кГц и анализировались на динамическом спектрографе.

В проведённых экспериментах нами были получены следующие результаты. Взрослые неадаптированные дельфины (эксперимент №1) в новой для них стрессовой ситуации в течение всех 1.5 часов записи продуцировали интенсивную стереотипную сигнализацию, построенную преимущественно из их индивидуальных сигналов. Ее основные параметры (степень стереотипности и интенсивность) соответствовали первой фазе стрессовой сигнализации, ранее описанной у изолированных афалин /37/. Доля ИС в сигнализации составляла 92.0% у самки (N=1266, до 21 сигнала в минуту) и 93.8% у самца (N= 1526, до 25 сигналов в минуту).

В то же время временные параметры стереотипной сигнализации самца и самки были скоординированы, и, таким образом, имели определенные особенности в сравнении с изолированными животными, для которых был характерен определенный индивидуальный ритм стереотипной сигнализации /37/. С момента помещения в соединенные линией акустической связи бассейны и в течение всего эксперимента дельфины не издавали сигналов одновременно, а обменивались одиночными сигналами или группами сигналов.

Основные закономерности наблюдались в характере обмена партнерами по связи индивидуальными сигналами, составляющими основу стереотипной сигнализации. Лишь в 5 случаях (0.39% всех индивидуальных сигналов) было зарегистрировано полное наложение сигналов дельфинов. В целом у животных встречались три основных типа альтернации их индивидуальных сигналов.

Первый тип альтернации, простая альтернация без связи между сигналами, был наиболее распространенным. В данном случае координация временных параметров сигнализации партнеров заключалась лишь в том, что они не продуцировали сигналов одновременно. Около 66.5% всех индивидуальных сигналов (1724 ИС) было использовано таким образом. Вторым и третьим типами альтернации представляли собой более сложные случаи синхронизации сигнализации животных, когда каждый дельфин «присоединял» свой индивидуальный сигнал к сигналу партнера. При этом у животных встречались два вида временной связи между сигналами: стыковка и наложение (с перекрытием во времени до 200-300 мс) начала сигнала одного дельфина на окончание сигналов другого. Стыковка была зарегистрирована в 52.5 % случаев, а наложение – в 47.5%. Сигналы, связанные во времени путем наложения или стыковки, группировались в пары (тип 2- 18.3% сигналов) или цепочки (тип 3 – 14.7 % сигналов), включавшие до 9 сигналов. Преобладание в потоке сигнализации

животных 3 типа альтернации сигналов мы считали показателем установления между дельфинами «акустического моста».

Нами были проанализированы изменения в степени скоординированности сигнализации дельфинов в процессе эксперимента. В качестве показателей синхронизации рассматривались три основных параметра: общее количество соединений (стыковок и наложений) между сигналами партнеров; общее количество сигналов животных, сгруппированных в пары и в цепочки; а также максимальное количество сигналов в цепочках. Для удобства расчетов мы сравнивали средние значения этих параметров в последовательных фонограммах длительностью около 11 минут каждая.

Степень скоординированности сигнализации дельфинов изменялась в процессе эксперимента. Периоды максимальной синхронизации, характеризовавшиеся наибольшим количеством связей между сигналами партнеров, наибольшим количеством сигналов, используемых животными как во втором, так и в третьем типе обмена, с преобладанием альтернации 3 типа, а также максимальной длиной цепочек сигналов, сменялись периодами низкой синхронизации. После помещения дельфинов в соединенные акустической связью бассейны между ними постепенно, на 35-40 минутах эксперимента, сформировался акустический мост. В дальнейшем он разрушился и восстановился на 85-90 минутах, после чего степень синхронизации сигнализации самки и самца вновь резко снизилась. В целом в течение трех часов у животных наблюдалось 2 пика синхронизации. В первом случае появлению цепочек сигналов предшествовало увеличение количества пар сигналов, во втором - фактически наблюдался одновременный рост количества сигналов, образующих пары и цепочки. И, наоборот, при разрушении первого пика синхронизации уменьшение количества сигналов, сгруппированных в пары и цепочки, происходило одновременно, во втором же случае, уменьшение количества сигналов, образующих цепочки, предшествовало уменьшению количества пар.

Мы пранализировали также роль каждого из дельфинов в процессах синхронизации. Во всех случаях инициатором синхронизации мы считали дельфина, присоединяющего свой индивидуальный сигнал к сигналу партнера (путем стыковки или наложения). В 68.7% самка подстраивала свои сигналы к сигналам самца и, следовательно, она играла более активную роль в процессах синхронизации. На различия в роли самца и самки в процессах синхронизации указывают и отличия в их участии в образовании пар сигналов. Очевидно, что при образовании пары сигналов лишь один из дельфинов активно пристраивает свой сигнал к сигналу партнера, в то время как в образовании цепочек участвуют оба дельфина. Естественно, что при этом активность животных в образовании цепочек скоординирована, а

активность участия в образовании пар может быть различной. Анализ показал, что основная роль в образовании пар принадлежала самке (201 случай, или 53.2% всех связей инициированных самкой и 36.5% общего количества связей). Самец же подстраивал свой сигнал к сигналу самки с образованием пары лишь в 29 случаях (16.9% связей инициированных самцом и 5.3% общего количества связей). Это означает, что после того, как самка первой присоединяла свой сигнал к сигналу самца, самец чаще (соответственно, в 53.2% случаев) не отвечал самке, и цепочка прерывалась. Самка же в большинстве случаев (соответственно, 83.1% случаев) после ответа самца на ее сигнал продолжала цепочку. При этом у самки изменения в активности участия в образовании пар были скоррелированы с изменениями в активности участия в образовании цепочек. У самца же активность участия в образовании пар практически не изменялась в процессе эксперимента, и никак не зависела от степени синхронизации сигнализации животных. Таким образом, именно самка фактически вовлекала самца в формирование акустического моста и при его разрушении пыталась его поддерживать. Большая активность участия самки в процессах синхронизации могла быть вызвана различиями как в физиологическом состоянии, так и в социальном статусе животных.

В эксперименте №2 во всех четырех ситуациях у самки и детеныша наблюдалась интенсивная сигнализация, параметры которой изменялись в зависимости от ситуации (Таблица 2). В целом сигнализация была значительно более разнообразной в ситуациях 2 и 4, то есть при наличии контакта между дельфинами. Из всех типов свистовых сигналов изолированные животные (ситуации 1, 3) использовали только индивидуальные свисты (Рис. 1), в то время, как при восстановлении контакта они продуцировали также тональные сигналы других типов. Большинство импульсных сигналов было зарегистрировано у дельфинов в ситуациях 2 и 3 и лишь небольшое количество - в ситуации 4. Для оценки разнообразия импульсных сигналов была использована методика, предложенная В. М. Островской и В.И. Марковым [57], учитывающая различия как в спектральных характеристиках, так и во временной организации импульсов. На основании этой методики в ситуации 2 у дельфинов были выделены 25 типов импульсных сигналов, в сравнении с 9 типами - у изолированного детеныша; причем на долю одного из двух спектральных типов сигналов детеныша (широкополосные сигналы без зон концентрации энергии) приходилось более 96% всех сигналов, а 75% его импульсных сигналов составляли одиночные широкополосные щелчки. Таким образом, не только свистовая, но и импульсная компонента сигнализации не имеющего акустического контакта с матерью дельфинёнка была очень стереотипной.

Таблица 2. Соотношение сигналов разных типов в сигнализации дельфинов в разных ситуациях.

Ситуация	Тональные сигналы				Широкополосные сигналы	
	ИС		Прочие		N	Доля (%)
	N	Доля (%)	N	Доля (%)		
1	91	100	0	0.0	0	0.0
2	1132	57.5	91	4.6	746	37.9
3	617	43.6	0	0.0	797	56.4
4	755	87.7	86	10.0	20	2.3

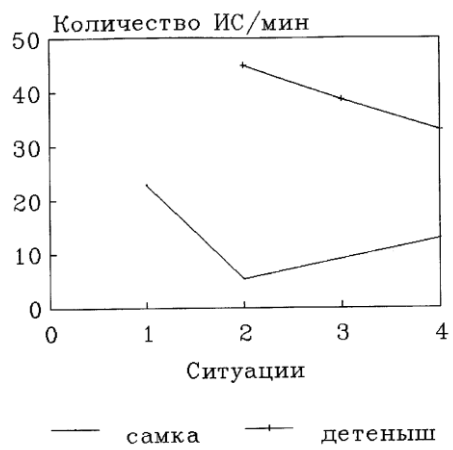


Рисунок 22. - Использование индивидуальных сигналов самкой и детёнышем в ситуациях 1-4.

К сожалению, точная идентификация сигналов животных, за исключением их ИС, в ситуациях 2 и 4 была невозможна. Это затрудняло как оценку разнообразия сигнализации каждого дельфина в этих случаях и сопоставление параметров его сигнализации в разных ситуациях, так и сравнение параметров сигнализации двух животных. Однако в некоторых случаях мы могли судить о принадлежности конкретных типов сигналов одному из дельфинов и степени разнообразия сигнализации животных по косвенным данным и по результатам поведенческих наблюдений. Кроме того, для оценки изменений в характере сигнализации дельфинов в той или иной ситуации очень важны были закономерности в использовании ими ИС. Анализ данных, представленных в Таблице 4, показывает, что даже если все свистовые сигналы, использовавшиеся дельфинами помимо их ИС, продуцировал детеныш, ИС все равно составляли около 90% его сигналов (92.77% в ситуации 2 и 89.03% в ситуации 4). То есть его сигнализация в любом случае представляла собой первую фазу стрессовой сигнализации дельфинов и соответствовала высокому уровню его эмоционального напряжения, что подтверждалось и поведенческими данными (у детеныша наблюдались интенсивные невротические реакции, характер движения дельфиненка был значительно изменен, по сравнению с наблюдавшимся в нормальных условиях). Оценка разнообразия свистовых сигналов самки действительно зависела от возможности идентификации ее сигналов. Доля ИС в ее сигнализации могла составлять от 60.0 до 100% в ситуации 2 и от 75.9 до 100% в ситуации 4. В любом случае доля ее ИС не была максимальной. Это соответствовало и ее значительно более спокойному поведению (в ситуациях 2 и 4 у нее не наблюдалось никаких невротических реакций). Однако, точных данных о разнообразии свистовых сигналов самки получить не удалось. В то же время результаты наших наблюдений за животными в ситуации 2 указывают на то, что большинство (если не все) разнообразных импульсных сигналов издавала самка. Наблюдения за животными в данном случае облегчались тем, что в течение всей ситуации N2 самка находилась около детеныша (в положении «нос к носу») в 1.5-2 м от берега. При этом она все время выставляла голову из воды, так что продуцируемые ею интенсивные импульсные сигналы были хорошо слышны на берегу. Прекрасно были слышны и стереотипные и интенсивные ИС малыша. Сигналы разных типов хорошо идентифицировались на слух и их наличие регистрировалось в журнале. Наблюдения показали, что самка постоянно продуцировала импульсные сигналы. В то же время при анализе не были выявлены случаи наложения импульсных сигналов животных. Это указывает на то, что широкополосные сигналы в ситуации 2 издавала самка.

Сопоставление данных акустического анализа и поведенческих наблюдений позволяет проследить динамику сигнализации каждого дельфина в процессе эксперимента.

Сигнализация самки в ситуации 1, то есть сразу после отлова детеныша и потери с ним акустического контакта, на 100% состояла из индивидуальных сигналов, частота следования которых первоначально доходила до 31 сигнала в минуту, и в среднем составила более 20 сигналов в минуту. Таким образом, у нее наблюдалась интенсивная стереотипная сигнализация, типичная для стрессовых ситуаций. Причем частота следования ИС была в данном случае значительно выше, чем в ситуациях 2 и 4, когда самка и малыш находились вместе. Это указывает на то, что потеря контакта с детенышем являлась для самки основным стрессовым фактором, и многократное повторение ею индивидуального сигнала было призвано восстановить этот контакт. После возвращения малыша в отделенный от матери сетью отсек вольера (ситуация 2), самка сразу заняла место напротив детеныша («нос-к-носу»), при этом ее сигнализация изменилась. На фоне резкого снижения количества ИС у нее появились разнообразные импульсные сигналы, от одиночных импульсов и длительных (до 7-8с) серий импульсов до широкополосных сигналов со сложной гармонической структурой. Во время записи и в течение последующего часа до начала отлова самки, она оставалась около дельфиненка, при этом ее сигнализация и поведение не изменились, на что указывали как данные наших наблюдений, так и результаты постоянного прослушивания животных. Вопрос о причинах перехода самки к использованию импульсных сигналов будет рассмотрен нами ниже, при анализе (временной) организации обмена сигналами между ней и детенышем в ситуациях 2 и 4.

В ситуации 4 самка, как и в ситуации 1, издавала свистовые сигналы, причем количество индивидуальных сигналов в минуту было значительно ниже, чем в ситуации 1, но выше, чем в ситуации 2. Возможно, более высокая, в сравнении с ситуацией 2 (то есть также при наличии контакта с детенышем) частота следования ИС была вызвана отловом самки и помещением ее в небольшую транспортировочную ванну.

У детеныша наиболее интенсивная стереотипная сигнализация наблюдалась в ситуации 2. Частота следования ИС доходила до 75 сигналов в минуту. В данном случае мы, вероятно, наблюдали последствия предшествовавшей ситуациям 1 и 2 отсадки дельфиненка в ванну, когда он впервые был отловлен, извлечен из воды, впервые отделен от матери и помещен вместо морского вольера в ванну. При этом поведение детеныша в ванне свидетельствовало о его экстремальном эмоциональном напряжении, так что мы вынуждены были вернуть его в вольер к матери. Наличие в сигнализации малыша в ситуации 3 большого количества импульсных сигналов, вероятнее всего, было связано с потребностями локации

(самка непосредственно перед этим была отловлена из соседнего вольера, тренеры в соседнем отсеке доставали из воды ловчую сеть). В ситуации 4, когда Малыш был повторно помещен в ванну, только в данном случае к находящейся в ней матери, импульсные сигналы у него практически не встречались, а интенсивность свистовой сигнализации была промежуточной между ситуациями 2 и 3. В целом, во всех трех ситуациях детеныш продуцировал интенсивную стереотипную сигнализацию, хотя интенсивность ее постепенно снижалась, что, вероятно, было связано с постепенной адаптацией к новой обстановке.

Помимо оценки общего характера сигнализации дельфинов в разных ситуациях мы проанализировали также сам процесс обмена сигналами между самкой и детенышем в ситуациях 2 и 4. В эксперименте N1 было показано, что взрослые афалины в стрессовых условиях активно обмениваются ИС, взаимно подстраивая временные параметры своей сигнализации. В нашу задачу входило исследовать в аналогичной ситуации характер обмена ИС между самкой и детенышем.

Анализ типов связей с ИС партнера, инициированных каждым дельфином во время отлова и отсадки, указывает на различия как в характере акустического взаимодействия дельфинов в ситуациях 2 и 4, так и в активности участия каждого дельфина в процессе обмена сигналами.

Самка как в ситуации 2, так и в ситуации 4 не издавала своих ИС одновременно с сигналами малыша. В обоих случаях она либо вступала в паузу между ИС детеныша (тип 1), либо подстраивала свой сигнал к конечному фрагменту его ИС путем наложения или стыковки (тип 2). В ситуации 4, в сравнении с ситуацией 2, доля 2 типа связей от общего количества возможных связей возросла с 28.6 до 72.0%. Таким образом, в данном случае самка активнее подстраивала свои ИС к сигналам малыша.

У детеныша в ситуации 2 наиболее распространенными были случаи полного наложения сигналов на ИС самки – тип 3 (57 случаев за 22.5 минуты, в сравнении с 5 случаями за 1.5 часа в эксперименте N1 у взрослых животных), а также в 14 случаях 2 его сигнала (тип 4) накладывались на сигнал самки. В ситуации 4 у него, как и у самки и у взрослых афалин в эксперименте N1, встречались связи 1 и 2 типов. Полученные данные указывают на то, что вскоре после возникновения стрессовой ситуации (начала отлова животных, первого извлечения из воды детеныша и помещения его в изолированную от матери ванну), детеныш находился в состоянии экстремального стресса и не был способен к активному обмену сигналами с матерью. Через 1 час после возникновения стрессовой ситуации, вероятно, вследствие частичной адаптации к ней, детеныш, как и самка, а так же другие взрослые афалины (эксперимент N1), был способен активно обмениваться



акустическими сигналами с другим дельфином (матерью) и активно координировать временные параметры своей сигнализации с параметрами сигнализации самки.

Поскольку в ситуации 4 оба дельфина активно обменивались ИС, мы наблюдали у них те же 3 типа альтернации ИС, что и у взрослых афалин. Однако, в сравнении со взрослыми афалинами, в их сигнализации в два раза выше (35.% -268 сигналов) была доля пар сигналов. Мы предположили, что это, так же как и снижение доли простой альтернации (55.0% -415 сигналов) указывает на большую «неравноценность» партнеров в данной ситуации, и что самка путем подстройки своего ИС с образованием пары более активно пытается вовлечь детеныша в процесс двухстороннего общения. Количество сигналов, использованных в 3-ем типе альтернации (цепочки ИС) составляло 72 (9.54%), то есть было ниже, чем у взрослых животных.

Наше предположение подтвердили данные о различии в количестве связей, инициированных каждым дельфином в парах и цепочках. В целом, 81.7% (N=186) всех связей приходится на долю самки. Причем около 82% всех ее связей составляют связи в парах. У детеныша же соотношение связей в парах и цепочках обратное, соответственно, 26% и 74%. В 152 случаях самка присоединяла свой сигнал к ИС Малыша с образованием пары, после чего Детеныш не отвечал ей, и лишь в 9 случаях самка не отвечала на сигнал детеныша. Анализ материала также показал, что при формировании цепочек, когда оба дельфина активно подстраивали свои ИС к сигналам партнера, в 16 случаях из 20 самка (С) первой отвечала на сигнал детеныша (Д), а детеныш лишь продолжал цепочку (Д-С-Д). После помещения дельфиненка в ванну и восстановления социального контакта между животными у самки постепенно нарастало количество инициированных ею связей. Однако это не вызывало ответной реакции у детеныша, так что разница в количестве связей во время наших наблюдений все время увеличивалась. Таким образом, как и в паре двух взрослых животных, один из дельфинов (самка) играл в процессе акустического взаимодействия более активную роль. Однако различия между самкой и детенышем были более значительными.

Дополнительную информацию о различиях в характере взаимодействия животных в ситуациях 2 и 4 и роли двух дельфинов в акустическом обмене дал анализ использования самкой импульсных сигналов. При рассмотрении типологии сигналов матери и малыша мы уже писали, что в ситуации 2 у дельфинов было зарегистрировано большое количество импульсных сигналов, и что наши наблюдения показали, что их издавала самка. Динамика использования ею широкополосных сигналов (в ситуации 2), исследовалась на фоне (а) изменений в частоте следования ее ИС (для сравнения рассматриваются данные по ситуациям 1 и 4) и (б) параметров сигнализации детеныша (частота следования ИС и

количество полных наложений на сигналы самки) (Рисунок 2). На фоне интенсивной стереотипной сигнализации во время 4-минутной изоляции (ситуация 1), сразу после возвращения в вольер детеныша у самки помимо ИС появляется большое количество импульсных сигналов. В течение 11 минут (5-16 мин. на Рисунке 2) у нее встречаются и ИС и импульсные сигналы. В это время у детеныша, продуцирующего ИС с очень высокой интенсивностью (до 78 сигналов в минуту), наблюдается большое количество случайных наложений ИС на ИС самки. На 12 минуте самка переходит к использованию импульсных сигналов, количество которых резко возрастает, а ИС у нее больше почти не встречаются. Полученные материалы свидетельствуют так же о том, что, в отличие от ИС, около 90% импульсных сигналов самка издавала одновременно с ИС детеныша.

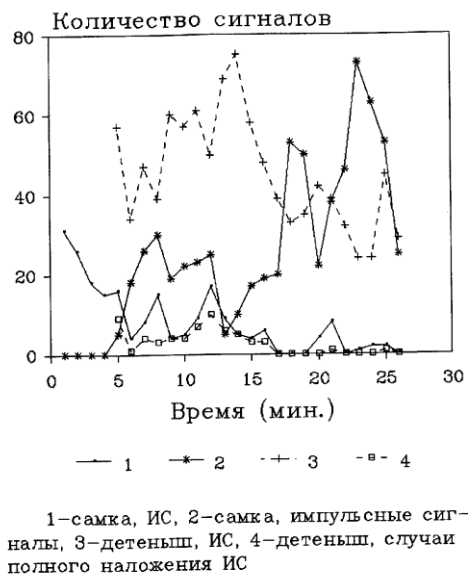


Рис. 23. Динамика сигнализации дельфинов в ситуациях 1 (минуты 1-4) и 2 (начиная с 5-ой минуты)

Перечисленные факты позволяют предположить, что после того как детеныш продемонстрировал неспособность к нормальному установлению контакта путем обмена ИС, самка начала целенаправленно накладывать интенсивные широкополосные сигналы на его ИС, чтобы воздействовать на его поведение, и, возможно, способствовать его адаптации к ситуации. К концу ситуации 2 интенсивность стереотипной сигнализации малыша действительно снижается, однако мы не можем с уверенностью утверждать, что это результат влияния на него самки.

В ситуации 4 оба дельфина были способны к нормальному акустическому контакту, однако и в данном случае самка была значительно более активным партнером по связи и вовлекала детеныша в процесс обмена сигналами и поддержания акустического контакта.

Анализ результатов проведённых нами экспериментов указывает на то, что в стрессовых условиях афалины, имеющие акустический контакт, как и изолированные животные, продуцируют преимущественно индивидуальные сигналы. Однако характер акустического обмена может варьировать от одностороннего продуцирования сигналов, независимо от сигнализации партнера (детеныш, ситуация 2) до полноценного активного двустороннего обмена сигналами с установлением акустического моста (взрослые животные) и смены типа сигнализации для воздействия на поведение другого дельфина (самка, эксперимент 2, ситуация 2). Различия в характере участия дельфинов в акустическом обмене в стрессовых условиях, очевидно, связаны с различиями в их социальном статусе и в степени адаптированности к конкретной стрессовой ситуации.

## 5 Структурно-функциональная организация Bulla Tympanica у амазонского и черноморских дельфинов

Задача настоящего исследования – сравнительное морфофункциональное изучение bulla tympanica у амазонского речного дельфина *Inia geofrensis* и двух видов черноморских дельфинов *Tursiops truncatus* и *Delphinus delphis* в связи с особенностями их экологии.

Анатомически и гистологически были исследованы bulla tympanica у представителей зубатых китообразных: речного дельфина и двух видов черноморских дельфинов. Для фиксации материала использовали 4 - 10 % -ный формалин и фиксатор Виттмаака. При обработке материала оказалось, что обычные сроки фиксации, декальцинации, обезвоживания и пропитывания целлоидином *b. tympanica* у дельфинов недостаточны, в результате чего известная методика обработки *b. tympanica* наземных млекопитающих была нами модифицирована в сторону увеличения сроков фиксации и пропитывания целлоидином. Гистологические срезы толщиной 10-15 мк окрашивали гематоксилин-эозином, по методам Кульчицкого и Маллори и импрегнировали солями азотнокислого серебра по методу Кампаса.

*Bulla tympanica* амазонского дельфина *Inia geofrensis* и двух видов черноморских дельфинов *Tursiops truncatus* и *Delphinus delphis* образована *os tympanicum* и *os perioticum*, которые срастаются друг другом в области *pr. posterior*, *pr. sigmoid* и *pr. tubarius* (добавочная косточка) /58/, и создают единый *tympano-periotic* комплекс. В *os tympanicum* располагается среднее ухо, включающее цепь слуховых косточек: молоточек, наковальня и стремя. В *os perioticum* располагается *os cochlearis*, в толще которой проходит улитковый канал.

*Bulla tympanica* речного дельфина, в отличие от черноморских дельфинов, образована толстыми костными стенками. *Os tympanicum* и *os perioticum* у речного дельфина относительно плотно прилегают друг к другу, создавая впечатление целостной структуры. *Os tympanicum* массивный, грушевидной формы, а по размерам почти вдвое превышает размеры *os perioticum*. *Os tympanicum* разделен на медиальную и латеральную доли. Латеральная доля более выпукла по сравнению с медиальной. По средней части латеральной доли проходит поперечная борозда,

которая как бы делит эту долю на две равные части, что не отмечено у черноморских дельфинов.

У черноморских дельфинов *bulla tympanica* образована более тонкими и довольно хрупкими костными стенками. *Os tympanicum* и *os perioticum*, частично срастаясь друг с другом, располагаются изолированно друг от друга. Их размеры приблизительно равны. *Os tympanicum* имеет удлиненную форму с хорошо выраженными медиальной и латеральной долями, что особенно проявляется при сравнении этих структур на дорсальных поверхностях *bulla tympanica* у трех видов дельфинов.

Сравнительный анализ структур на вентральных поверхностях *bulla tympanica* у речного и черноморских дельфинов показывает, что у речного дельфина *os perioticum* более широкий и короткий со сглаженной поверхностью. У черноморских дельфинов *os perioticum* удлинен, имеет ребристость на своей поверхности, которая тянется по всей длине *os perioticum*. Сигмоидный отросток у речного дельфина хорошо развит, он утолщен, удлинен, обособлен от других структур и вдвое превышает размеры сигмоидного отростка черноморских дельфинов.

Передний и задний отростки *os perioticum* у речного дельфина менее развиты, чем у черноморских дельфинов, у которых эти отростки массивные и широкие. У речного дельфина передний отросток острый, а у черноморских дельфинов он имеет лопатообразную форму с гладкими закругленными краями. Задний отросток *os perioticum* у речного дельфина сглажен и не выражен, в то время как у черноморских дельфинов этот отросток гипертрофирован, а на вершине снабжен несколькими небольшими и тонкими шипами.

У речного дельфина углубление для стременной мышцы (*m. stapedius*) овальное и глубокое, в то время как у черноморских дельфинов оно более широкое, не глубокое и без отчетливых границ. На задних поверхностях *bulla tympanica* у всех исследованных видов дельфинов располагается эллипсоидное отверстие, которое у речного дельфина имеет округлую форму, у черноморских дельфинов оно приобретает овальную форму и по своим размерам почти вдвое больше, чем у речного дельфина.

В области передних поверхностей bulla tympanica дельфинов между os tympanicum и os perioticum располагается processus tubarius (добавочная косточка), который одинаково хорошо развит у речного и черноморских дельфинов.

Os tympanicum принимает участие в образовании барабанной полости (cavum tympani), которая у дельфинов заполнена не только воздухом, но и эмульсией /59/. Большая часть барабанной полости заполнена кавернозным сплетением (corpus cavernosum), состоящим из густой сети кровеносных сосудов. Функциональное значение кавернозного сплетения заключается в том, что оно способно при погружении животного на глубину наполняться кровью и изменять свой объем, который, соответственно, изменяет давление в полости среднего уха. В результате среднее ухо может функционировать на различных глубинах за счет выравнивания давления в барабанной полости.

Bulla tympanica дельфинов, в отличие от наземных и полуводных форм, не срастается с костями черепа, а соединена с ними посредством толстой и короткой сухожильной связки. В результате полного отделения b. tympanica от черепа у дельфинов оба уха становятся независимыми приемниками, способными обеспечивать направленный прием акустических сигналов /60/. Изоляция b. tympanica от костей черепа достигается тем, что она со всех сторон окружена синусами, заполненными пеной из жировой эмульсии. Пена состоит из мельчайших воздушных пузырьков, которые являются хорошим изолятором звука, в результате чего все звуковые колебания, которые идут с костей черепа, не доходят до внутреннего уха. Остается единственный путь к улитке - через наружное ухо и систему слуховых косточек. Благодаря такому разделенному восприятию звука, т.е. каждым из слуховых приемников, для дельфинов характерен так называемый бинауральный эффект, который позволяет животным определять направление на звучащий объект /61/.

В стенках, формирующих барабанную полость, располагаются венозные синусы, сконцентрированные вблизи барабанной перепонки. Венозные синусы, как и кавернозное сплетение, рассматриваются как дополнительные образования, способные изменять свой объем за счет наполнения их кровью, и тем самым

выравнивать давление в барабанной полости при погружении животного на глубину /62/.

Для максимальной передачи звуковой энергии поступающего сигнала необходимо, чтобы удельное акустическое сопротивление среды было согласовано со слуховым приемником. Такое согласование достигается разнообразием в строении передаточного аппарата среднего уха в зависимости от среды, где происходит передача звуковой информации. Для оптимальной передачи акустических сигналов в воде слуховой приемник должен обладать высоким модулем упругости. Это обеспечивается большой жесткостью в соединении и прикреплении слуховых косточек в барабанной полости. Расширение диапазона в ультразвуковую область связано с повышением резонансной частоты собственных колебаний слуховых косточек, а также с увеличением упругости барабанной перепонки.

Слуховые косточки изученных видов дельфинов, как и у других представителей сем. *Delphinidae*, имеют специфические особенности в строении, расположении, соединении и способе фиксации в барабанной полости.

Слуховые косточки у речного дельфина более крупные, чем у черноморских дельфинов, однако по структурной организации они обнаруживают большое сходство. Молоточек (*malleus*) имеет небольшую головку, несущую на своей поверхности две грани, расположенные под прямым углом для сочленения с наковальней. Шейка молоточка не выражена. Рукоятка молоточка (*manubrium mallei*) редуцирована и имеет вид небольшого округлого образования. Длинный отросток (*pr. gracilis*) молоточка имеет форму треугольника с острой вершиной, срастающейся с *os tympanicum*.

У большинства млекопитающих соединение *pr. gracilis* молоточка и *os tympanicum* эластичное, т.е. с помощью связки. Это позволяет молоточку совершать независимые от наковальни колебания. У дельфинов эта связь жесткая, поскольку *pr. gracilis* срастается с *os tympanicum*, а соединение молоточка и наковальни таково, что обе косточки могут функционировать только как одно целое.

Наковальня (*incus*) у речного дельфина более массивная, чем у черноморских дельфинов. Длинный отросток (*cr. longum*) наковальни у изученных видов



дельфинов гипертрофирован, короткий отросток (ср. breve) представлен в виде тонкого костного образования, однако длина этих отростков обнаруживает сходство.

Стремя (stapes) у дельфинов небольшое. Без заметно выраженной головки оно имеет вид сглаженного конуса. Тело стремени не дифференцировано на дужки, как это имеет место у большинства млекопитающих. Головка стремени соединена с лентикулярным отростком наковальни. Основание стремени округлое и плотно входит в овальное окно внутреннего уха.

Барабанная перепонка (membrana tympani) дельфинов сильно видоизменена, она округлой формы, значительно утолщена, упругая и не имеет непосредственной связи с рукояткой молоточка. Их соединение осуществляется посредством треугольной связки, асимметрично прикрепленной к барабанной перепонке. При этом барабанная перепонка-связка образует дополнительный рычаг в цепи слуховых косточек, что значительно повышает коэффициент передачи звукового давления под водой. Утолщенная и упругая барабанная перепонка дельфинов способна передавать все приложенное на нее звуковое давление, включая ультразвуки. В то же время, утолщение барабанной перепонки, возможно, связано с ее защитой от повреждений, которым она обычно подвергается при быстрой смене давлений, в результате погружения животных на глубину.

Жесткость в соединении тонкого отростка молоточка с os tympanicum дает возможность предположить /63/, что цепь слуховых косточек у китообразных не функционирует, а проведение акустических сигналов обеспечивается посредством "костной звукопроводимости". Вместе с тем было высказано мнение, что "костная проводимость" невозможна вследствие изоляции b. tympanica от костей черепа /60/. Кажущиеся неподвижными слуховые косточки китообразных способны передавать звуковые колебания во внутреннее ухо, что было подтверждено экспериментально.

Внутреннее ухо (auris interna) млекопитающих является наиболее важным звеном периферической слуховой системы, поскольку проводящий путь слухового анализатора начинается от клеток кортиева органа, в котором заложены слуховые рецепторы VIII пары черепномозговых нервов (n. vestibulocochlearis).

Внутреннее ухо изученных видов дельфинов, как и у других млекопитающих, образовано костным и перепончатым лабиринтами, которые располагаются в каменистой кости и включают полукружные каналы, преддверие и улитку.

Большая улитка характерна для всех исследованных видов дельфинов. У речного дельфина улитка наполовину прикрыта медиальной долей *os tympanicum*, в то время как у черноморских дельфинов улитка обособлена от других костей и представлена самостоятельным образованием. Улитковый канал у речного дельфина плохо прослеживается, а *crista transversalis* почти вдвое меньшего размера, чем у черноморских дельфинов, у которых *crista transversalis* более открытая, и улитковый канал хорошо прослеживается. Это указывает на то, что у речного дельфина толщина слухового нерва вдвое меньше, чем у черноморских дельфинов.

У большинства дельфинов улитка образует 1,5 -2 оборота вокруг оси. Наибольшего развития достигает базальный оборот улитки, который обхватывает апикальный оборот снаружи. В области базального оборота имеется дополнительный участок улиткового канала, который образует пол-оборота и отходит от остальной части улитки. Барабанная и вестибулярная лестницы улитки неполностью разделены, что объясняется расхождением в соединении первичной и вторичной костных спиральных пластинок. Расхождение в их соединении достигается изгибом кортиева органа.

Другой отличительной особенностью в строении улитки дельфинов является изменение отношения величины барабанной лестницы к величине вестибулярной лестницы. У базального конца улитки размеры вестибулярной лестницы значительно меньше, чем таковые барабанной лестницы. Далее обе лестницы уравниваются в размерах, а на апикальном конце улитки вестибулярная лестница становится большего размера, чем барабанная. Таким образом, абсолютный размер вестибулярной лестницы фактически не изменяется, тогда как размеры барабанной лестницы изменяются резко, уменьшаясь от базального оборота улитки к апикальному /64/.

От модиолуса, или оси, улитки отходят две костные спиральные пластинки: первичная пластинка, протяженность которой по длине улиткового канала не изменяется у большинства млекопитающих, она одинаково хорошо развита, и

вторичная пластинка, которая у большинства видов млекопитающих развита только в базальной части улитки. У большинства видов вторичная костная спиральная пластинка развита только в базальном обороте улитки, а в апикальном обороте улитки она резко утончается. У дельфинов вторичная пластинка занимает весь улитковый ход, простираясь от базального оборота до апикального.

Сравнение двух костных пластинок показывает, что чем толще вторичная пластинка, тем меньшее расстояние образуется между обеими пластинками, следовательно, более узкой и жестко закрепленной оказывается базилярная мембрана с расположенным на ее поверхности кортиевым органом. У дельфинов базилярная мембрана имеет совершенно особое строение в отличие от других видов млекопитающих. У афалины в области восприятия высоких частот она в 14 раз уже, намного плотнее и более жестко закреплена, чем в низкочастотной области улитки.

Наиболее поразительными чертами строения внутреннего уха млекопитающих можно считать, во-первых, существование двух типов рецепторов разного эволюционного возраста (наружные и внутренние волосковые клетки), которые пространственно отделены друг от друга, во-вторых, их крайне небольшое общее число и, в третьих, достаточную стабильность последнего у животных с самой разнообразной специализацией слуха. Если в обонятельном, зрительном и соматосенсорном анализаторах адаптивная изменчивость прежде всего сказывается на числе и топографии рецепторных элементов, то в слуховой системе примерно равными количествами волосковых клеток и одинаковым характером их распределения вдоль базилярной мембраны обладают эхолоцирующие виды и животные, обладающие низкочастотным слухом. Более существенной разницей между ними является количество волокон слухового нерва, но и это не всегда является оценочным критерием, в отличие, например, от зрительной системы, где число волокон зрительного нерва имеет гораздо больший размах вариаций.

То, что большинство млекопитающих, даже виды с необычайно широкими слуховыми возможностями, имеют относительно малое количество и рецепторов, и волокон слухового нерва, связано, на наш взгляд, с временной спецификой восприятия и обработки акустических сигналов. Именно последовательное

поступление информации позволяет использовать одновременно сравнительно небольшое количество параллельных каналов на периферии слуховой системы /65/.

Строение кортиева органа обнаруживает сходство у различных видов млекопитающих. Исключение составляют эхолоцирующие виды (дельфины, летучие мыши), у которых опорные элементы кортиева органа значительно увеличены в размерах и компактно расположены /66,67/. При общем невысоком числе нейронов спирального ганглия основная их масса с большой избыточностью иннервирует по принципу "точка в точку" только внутренние волосковые клетки, представляющие собой филогенетически старый тип рецепторов. Всего десятая часть ганглиозных клеток связана с характерными лишь для млекопитающих наружными волосковыми клетками, которые в 3-4 раза превосходят по количеству первый тип рецепторов /65/.

В пользу данных о высокой способности эхолоцирующих дельфинов к переработке акустической информации, начиная с периферии слуховой системы, говорит увеличение числа клеток спирального ганглия (в 3 раза) по сравнению с человеком /68/.

Результаты исследования показали, что среднее ухо исследованных дельфинов, как и у других представителей водных млекопитающих, характеризуется широтой адаптационных преобразований и развитием новых дополнительных структур, не свойственных для наземных видов. Внутреннее ухо у зубатых китообразных, как и у большинства млекопитающих, устроено однообразно и сохраняет строго определенный набор компонентов в своем составе. Как в кохлеарном, так и в вестибулярном аппаратах обычно варьируют топография, форма и размеры образующих их структур /69/. Огромная улитка и необычайно маленький вестибулярный аппарат у китообразных могут рассматриваться как адаптации внутреннего уха к среде обитания, когда слуховая функция является доминирующей среди функций внутреннего уха и других анализаторов. Только у водных млекопитающих происходит перераспределение функций между кохлеарным и вестибулярным анализаторами, в результате чего слуховая функция улитки приобретает первостепенное значение, поскольку акустический тракт водных видов

обеспечивает жизненно важные процессы в условиях постоянного обитания в водной среде.

В дополнение к этому исследованию нами получены данные по изучению параметров *b. tympanica* у дельфина *Tursiops truncatus* в трехмерном представлении с целью возможного создания ее математической модели /69/. Для этого на анатомическом препарате были определены координаты основных точек, количество которых было достаточным для того, чтобы наиболее полно воссоздать объемную структуру *b. Tympanica*. Для определения координаты-Z были использованы серийные гистологические препараты *bulla tympanica*. Разработанный метод исследования позволяет получить формализованное (цифровое) представление об объемной структуре *bulla tympanica* с использованием трехмерных координат. Предложенная схема изучения органа в пространственном расположении дает возможность вводить дополнительную информацию об объемном строении органов и систем (лобно-жировой выступ, нижняя челюсть, гортань, надчерепные воздушные мешки), представляющих значительный интерес в плане взаимодействия звукогенерирующего и звуковоспринимающего аппаратов у дельфинов в связи с эхолокацией.

Кроме того, данный метод исследования можно успешно использовать при изучении *b. tympanica* не только у представителей сем. *Delphinidae*, но и у представителей других таксономических и экологических групп млекопитающих в сравнительном аспекте, дополнительно используя при этом морфометрические данные.

Таким образом, сравнительный анализ строения *bulla tympanica* у амазонского дельфина *Inia geofrensis* и двух видов черноморских дельфинов *Tursiops truncatus* и *Delphinus delphis* показал, что у всех изученных видов *bulla tympanica* построена по единому плану, характерному для всех представителей сем. *Delphinidae*.

Однако *bulla tympanica* речного дельфина имеет видоспецифические особенности в строении, которые, по всей вероятности, связаны с особенностями экологии этого вида и функционированием органа слуха в условиях большой зашумленности и загрязненности среды. Эти особенности прежде всего связаны с тем, что *os tympanicum* и *os perioticum*, плотно прилегая друг к другу, образуют

весьма компактную и тяжелую bulla tympanica, которая имеет вид “закрытой”(целостной) структуры. У черноморских дельфинов bulla tympanica “раскрыта”, в результате чего os tympanicum и os perioticum представлены обособленными образованиями, которые в трех точках соединены между собой. Такое расположение этих костей значительно повышает чувствительность приема звуковых сигналов и позволяет дельфинам использовать как ближнюю, так и дальнюю локацию. Структурные особенности bulla tympanica у речного дельфина указывают на то, что слуховой приемник у этого вида максимально приспособлен для работы, в основном, на близких дистанциях, на которых созданы оптимальные условия для ближней локации, поскольку чувствительность приема эхолокационных сигналов у речного дельфина должна быть значительно ниже, чем у черноморских дельфинов.

Bulla tympanica двух видов черноморских дельфинов обнаруживают большое сходство в строении. Видовые особенности проявляются лишь в размерах bulla tympanica, слуховых косточек и улитки, которые у *Tursiops truncatus* значительно больше, чем у *Delphinus delphis*, что коррелирует с размерами тела животных.

## Заключение

В отчетном году проводились исследования по всем направлениям, перечисленным во введении. Наиболее важные результаты сводятся к следующему. В процессе изучения слуха дельфина было проведено детальное измерение моноауральной чувствительности слуха в зависимости как от азимутального положения источника звука, так и от частоты звукового сигнала. Диаграммы направленности слуха двух видов дельфинов – афалины и белухи - демонстрируют следующие свойства:

- Острота диаграммы увеличивается с повышением частоты (наименее острая – на частоте 8 кГц, наиболее острая – на частоте 128 кГц).
- Все диаграммы асимметричны: ипсилатеральная ветвь проходит ниже, чем контралатеральная ветвь, т.е. при положении источника звука, ипсилатеральном относительно стороны регистрации, пороги на 10–20 дБ ниже, чем при симметричном контралатеральном положении.
- Пик диаграммы (минимальный порог) смещен относительно средней линии в сторону, ипсилатеральную стороне регистрации.
- Величина этого смещения зависит от частоты: максимальна на частоте 8 кГц и практически нулевая на частоте 128 кГц.

Полученные результаты имеют фундаментальный характер и расширяют наши знания в области изучения слуха водных животных (дельфинов).

Имеющиеся к настоящему времени экспериментальные и теоретические данные, полученные в том числе и при выполнении настоящей работы, позволяют считать, что коэффициент полезного действия хвостовой лопасти дельфина может достигать величины 90-95%. Эти данные имеют не только фундаментальный характер, но и практическое значение. Существующие судовые гребные винты имеют КПД в лучшем случае 70-75%. Поэтому плавниковый движитель, аналогичный дельфиньему, мог бы быть полезным при разработке специальных малошумных и экономичных подводных аппаратов.

У рыб существует совершенно уникальная, нигде более не возникшая в животном мире система использования электрических сигналов для целей электросигнализации и электролокации. Особенности этой системы настолько поразительны, что уже на протяжении нескольких столетий привлекают к себе внимание ученых самых разнообразных специальностей – физиологов, физиков, этологов и др.

Как показали экспериментальные исследования, рыба, излучая электрический разряд, создает вокруг себя электрическое поле, которое сама же способна улавливать и

анализировать малейшие его искажения, вызванные близлежащими объектами с отличной от воды электропроводностью. Таким образом, в данном случае природой запатентован способ активного - с использованием разряда собственного электрического органа - сравнения электропроводности невозмущенной внешней среды с электропроводностью внесенных в нее объектов. Показатели совершенства такого способа настолько высоки, что во многих случаях превосходят характеристики известных технических средств аналогичного назначения. На рисунке 1 представлен пример ответов рыбы 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 рисунке 1-В – ответ при поднесении проводящего цилиндра (снижение амплитуды собственного разряда по сравнению с предыдущим примером – см. непосредственную запись последовательности разрядов на рисунке 1-С.

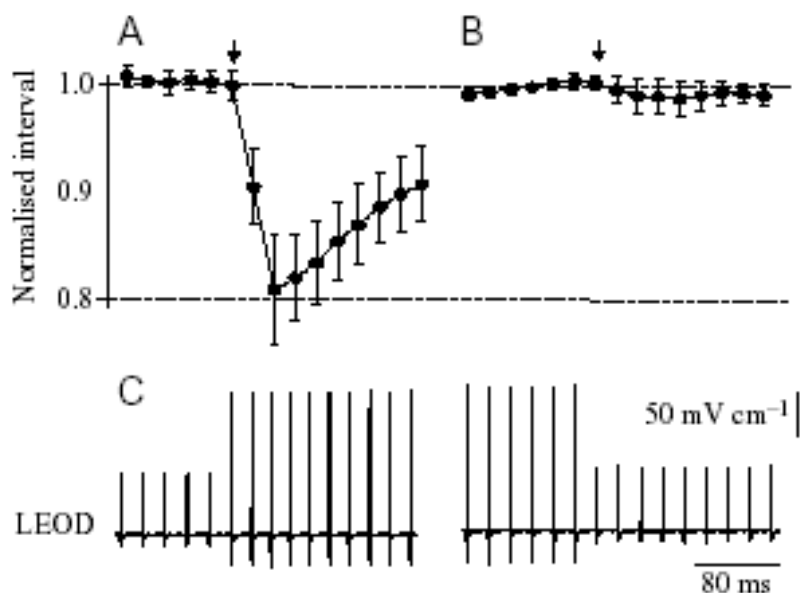


Рисунок 1. Электромоторные ответы на внесение диэлектрического (А) и проводящего (В) цилиндра. Запись электрической активности (С).





Рисунок 2. Некоторые представители электрических рыб, места их обитания и приблизительные оценки генерируемых сигналов.

Работа выполнена в полном объеме на высоком научно-техническом уровне, в ряде случаев превышающем мировой.

#### Список использованных источников

1. Зайцева К.А., Акопиан А.И., Морозов В.П. Помехоустойчивость слухового анализатора дельфина. // Биофизика. 1975. Т. 20. В. 3. С. 519–521.
2. Попов В.В., Супин А.Я. Диаграмма направленности слуха дельфина *Tursiops truncatus*. // ДАН. 1988. Т. 300. С. 756–760.
3. Au W.W.L. The Sonar of Dolphins // Springer, New York, 1993.
4. Au W.W.L., Moore P.W.B. Receiving beam patterns and directivity indices of the Atlantic bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. // J. Acoust. Soc. Am. 1984. V. 75. P. 255–262.
5. Klishin V.O., Popov V.V., Supin A.Ya. Hearing capabilities of a beluga whale, *Delphinapterus leucas* // Aquatic Mammals. 2000. V. 26. P. 212–228.
6. Popov V.V., Supin A.Ya. Electrophysiological studies of hearing in some cetaceans and manatee // In: Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence. J.A. Thomas, R.A. Kastelein, eds. 1990. Plenum, New York. P. 405–415
7. Popov V.V., Supin A.Ya. Electrophysiological study of the interaural intensity difference and interaural time-delay in dolphins // In: Marine Mammal Sensory Systems. J.A. Thomas, R.A. Kastelein, A.Ya. Supin, eds. Plenum, New York, 1992. P. 257–267.
8. Renaud D.L., Popper A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* // J. Exp. Biol. 1975. V. 63. P. 569–585.
9. Supin A.Ya., Popov V.V., Klishin V.O. Electrophysiological study of interaural sound intensity difference in the dolphin *Inia geoffrensis* // Experientia. 1991. V. 47. P. 937–938.
10. Supin A.Ya., Popov V.V., Mass A.M. The Sensory Physiology of Aquatic Mammals. 2001. Kluwer, Boston.
11. Шеховцов А.В. Нелинейная математическая модель работы хвостового плавника дельфина. // Прикладна гідромеханіка. 1999. Том. 1(73), № 2. с. 71-88.
12. Горелов Д.Н. Расчет гидродинамических характеристик крыльцевого движителя // Гидродинамика подводного крыла. Новосибирск: ВЦ СО АН СССР. 1986. С. 100-110.

13. Зайцев А.А., Федотов А.А. Обтекание идеальной несжимаемой жидкостью тонкого крыла конечного размаха, колеблющегося с большой амплитудой. // Механика жидкости и газа. 1986. № 5. С. 75-82.
14. Anderson J.M., Streitlien K., Barrett D.S., Triantofyllou M.S. Oscillating foils of high propulsive efficiency // J. Fluid Mech. 1998. V. 360. P. 41-72.
15. Романенко Е.В. 2001. Гидродинамика рыб и дельфинов. Москва. КМК. 415 с.
16. Гребешов Э.П., Сагоян О.А. Гидродинамические характеристики колеблющегося крыла, выполняющего функции несущего элемента и движителя // Тр. ЦАГИ. 1976. Вып. 1725. С. 3-30.
17. Moller, P. (1995). *Electric Fishes: History and Behavior*. London: Chapman & Hall.
18. Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish // Brain Behav. Evol. 1990, V 35. P. 268-277.
19. Baron, V.D., Orlov, A.A., and Golubtsov, A.S., African *Clarias* Catfish Elicits Long-Lasting Weak Electric Pulses, *Experientia*, 1994a, vol. 50, pp. 644–647.
20. Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M. & Orlov A.A. Electric organ discharges of two species African catfish (*Synodontis*) during social behaviour. // Anim. Behav., 1994b, 48, 2-6.
21. Барон В.Д. и А.А.Орлов. 2005. Функциональные характеристики центральных электросенсорных нейронов морского сома *Plotosus*.// Биофизика. Т.50 (1), с. 119-126.
22. 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..
23. Hopkins C.D. Electric communication in fish//Amer. Sci. 1974. Vol.62, N4. P.426-437
24. Hopkins C.D. Desigh features for electric cjmunication// J. of Exper.Biol. 1999 202, 1217–1228
25. Kramer, B. (1990). *Electrocommunication in Teleost Fishes: Behavior and Experiments*. Berlin: Springer-Verlag.
26. Орлов А.А., Барон В.Д., Ольшанский В.М. 1993. Электрогенераторная активность *Synodontis* и ее изменения при действии слабых электрических полей. ДАН Т. 332, N 1, С. 110- 113.

27. Барон В.Д., Моршнева К.С., Ольшанский В.М., Орлов А.А. 1994. Электрические разряды африканских сомов (*Synodontis*) при социальном поведении. ДАН, Т.334, N3, с.392- 395.
28. Барон В.Д. и К.С.Моршнева. 1998. Об особенностях электрогенерации и двух видов африканских синодонтид. Докл. РАН. Т. 361. № 1. С. 123 – 125.
29. Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 1996b. Обнаружение электрических разрядов у африканского сома *Auchenoglanis occidentalis* (Siluriformes, Bagridae) // Докл. РАН. Т. 349. №4. С. 106-110.
30. Моршнева К.С., Ольшанский В.М.. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae). Докл.РАН, 1997, т.354, N3, 419-422
31. Барон В.Д., Моршнева К.С., Ольшанский В.М., Орлов А.А, Павлов Д.С. и Тефери И. Наблюдения электрической активности силуриевых сомов (Siluriformes) в оз. Чамо (Эфиопия). Вопросы Ихтиологии, 2001, т.41, №4, 542-549
32. Heiligenberg W. Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish: A neuroethol. approach. В.: Springer, 1977. 87 p.
33. Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 1996а. Африканские сомы. Новая группа слабоэлектрических рыб // Известия РАН. Сер. биол. № 1. С. 106-110.
34. Ольшанский В.М. 2004. Подводная локальная ориентация и связь на гальванических токах// Автореферат докторской диссертации, Пущино
35. Assad C., Rasnow B., Stoddard P.K. 1999. Electric organ discharges and electric images during electrolocation. J. Exp Biol 202: 1185-1193.
36. Caldwell M.B., Caldwell D.K., Tyack P.L., 1990. Review of the signature whistle hypothesis for the Atlantic bottlenose dolphin. In: The Bottlenose Dolphin. Academic Press Inc., pp.199- 234.
37. Sidorova I. E., Markov V. I., Ostrovskaya V. M.. Signalization of the bottlenose dolphin during the adaptation to different stressors. В книге: Sensory Abilities of Cetaceans. Laboratory and Field Evidence. Plenum Press, N.Y.,1990, pp. 623-634.
38. Smalker R.A., Mann J., Smuts B.B., 1993. Use of signature whistles during separations and reunions by wild bottlenose dolphin mothers and infants. Behav. Ecol. and Sociobiol, 33: 393-402.
39. 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.

40. 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.
41. 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.
42. Janik VM, Slater P.J.B., 1998. Context-specific use suggests that bottlenose dolphin signature whistles are cohesion calls. *Animal Behaviour*, 56: 829-838.
43. Janik V.M., 1999. Pitfalls in the categorization of behaviour: a comparison of dolphin whistle classification methods. *Animal Behaviour*, 57: 133-143.
44. 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.
45. 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.
46. 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.
47. VM, Van Parijs SM, Thompson PM, 2000. A two-dimensional acoustic localization system for marine mammals. *Marine Mammal Science*, 16, 437-447.
48. 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.
49. 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.
50. 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.
51. 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.

52. 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 17<sup>th</sup> Conference of the European Cetacean Society. Las Palmas de Gran Canaria, March 2003, pp. 28.
53. 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.
54. Connor R.C., Mann J., Whitehead H., Tyack P., 1998. Social evolution in toothed whales. Trends in Ecology and Evolution, 13(6), 228-232.
55. 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.
56. Janik V.M., P.J.B. Slater, 2003. Traditions in mammalian and avian vocal communication. In: Perry S., Fragaszy D. (eds) The biology of traditions. Cambridge University Press.
57. Ostrovszkaya V.M., Markov V.I., 1992. A language to describe the structure of pulsed sounds in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus* Montagu). In: Marine Mammal Sensory Systems. J.A. Thomas, R.A. Kastelein and A.Ya. Supin Eds. Plenum Press, NY and London, pp.393-414.
58. Kasuya T., 1973. Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone // Sci. Rep. Whales Res. Inst., Tokyo. T. 25. P. 1-103.
59. Fraser F.C., Purves P.E., 1960. Hearing in the cetaceans // J. Bull. Brit. Museum Natur. History Zool. T. 7. N 1. P. 1-140.
60. Reysenbach de Haan F.W., 1957. Hearing in Whales // J. Acta Otolaryngol. T. 134. P. 1-114
61. Kellogg W.N., 1958. Echo-ranging in porpoise. (Perception of objects by reflected sound is demonstrated for the first time in marine animals) // J. Science. T. 128. N 3330. P. 981-988.
62. Tandler J., 1899. Uber ein corpus cavernosum tympanicum beim Seehund // J. Monatschr. Ohrenheilk. V. 33. N 10. S. 437-440

63. Kunze W., Kietz H., 1949. Uber Horempfindungen in Ultraschallgebiet bei Knochenleitung // J Arch. Ohren,-Nasen-und Kehlkopfheilk. V. 135. S. 683-692.
64. Fleischer G., 1973. Studien am Skelett des Gehororgans der Saugetiere einschliesslich des Menschen // J. Saugetierk. Mitt. V. 21, H.2-3. S. 131-239.
65. Богословская Л.С., Солнцева Г.Н., 1979. Слуховая система млекопитающих/ М.: Наука. 238 с.
66. Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Ridgway S.H., 1971. The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: hair cells and ganglion cells // J. Proc. Nat
67. Pye A., 1973. The structure of the cochlea in *Chiroptera* from Africa // Period. Biol. T. 75. P. 83-87
68. Firbas W., Waleschik B.A., 1973. A quantitative study on the spiral ganglion of the *Chiroptera* // J. Period. Biologorum. T. 75. N 1. P. 67-70
69. Солнцева Г.Н., 2001. Структуры, функции и параметры bulla tympanica у дельфина *Tursiops truncatus* в трехмерном представлении // ДАН. Т. 384. N 4. С. 570-573