



УДК 551.463.2:591.5:599.537

ГИДРОАКУСТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ДЕЛЬФИНОВ

© 2018 г. В. А. Рябов

Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН, Феодосия, Россия

E-mail: ryaboff@inbox.ru

Поступила в редакцию 26.02.2018; после доработки 24.04.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Гидроакустические закономерности пищевого поведения дельфинов определяются характеристиками и функциональностью их акустических сигналов. Все акустические сигналы дельфинов классифицированы в соответствии с их физическими характеристиками в свете теории сигналов и эхолокации следующим образом: последовательности ультракоротких сверхширокополосных когерентных импульсов — «щелчки», частотно-модулированные (ЧМ) симултоны с равномерно распределёнными тонами — «свисты», пачки взаимно когерентных импульсов (КИ), пачки взаимно некогерентных импульсов (НИ) и пачки универсальных импульсов (УИ). Они играют роль зондирующих сигналов шести сонаров дельфина, оптимизированных для решения разных эхолокационных задач. Возможности использования дельфинами различных акустических сигналов для эхолокационного поиска и классификации объектов питания изучены в настоящей работе на основе собственных и литературных данных. Последовательности «щелчков» дельфины могут применять для эхолокации объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 70–110 м, косяка рыбы — на расстоянии до 450–650 м) и сородичей (на расстоянии до 450–650 м), а также для их классификации. «Свисты» дельфины могут использовать для обнаружения объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 2 км, косяка рыбы — на расстоянии до 9–13 км) и сородичей (на расстоянии до 9–13 км), для определения их дальности, а также для измерения их относительной радиальной скорости (приближение или удаление). Дальность и точность эхолокационного обнаружения сородичей и объектов пищи сонаром дельфина с применением ЧМ-сигналов лучше, чем при использовании «щелчков», более чем на порядок. Кроме того, ЧМ-сонар обеспечивает измерение радиальной скорости приближения или удаления подводного объекта относительно дельфина. Между тем преимуществом сонара, использующего «щелчки», является тонкий анализ амплитудно-временных особенностей спектра эха рыб с целью их классификации. Пачки КИ дельфины могут применять для отслеживания динамики изменения положения объекта питания на дистанциях менее 2,5 м для точного захвата жертвы. Высокая разрешающая способность слуха дельфина по времени (около 0,02 мс) позволяет обрабатывать тонкую временную динамику эхосигналов, приходящих с малых расстояний. Пачки НИ — сигналы разговорного языка — дельфины могут использовать для организации различных видов сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы. Пачки УИ дельфины могут применять для расширения пространства эхолокационного обзора вокруг особи, с целью улучшения качества мониторинга за объектами питания, независимо от положения головы дельфина в пространстве, для определения дальности и относительной радиальной скорости, а также для классификации объектов питания на малых расстояниях. Развитие и совершенствование разных типов акустических сигналов, сонаров и различных методов обработки эхосигналов у дельфинов вызвано, прежде всего, необходимостью оптимизации гидроакустических закономерностей их пищевого поведения и ориентации в трёхмерном пространстве. Можно предполагать наличие аналогичных гидроакустических закономерностей пищевого поведения у *Odontoceti* исходя из подобия их акустических сигналов и морфологии. Акустические закономерности пищевого поведения дельфинов и летучих мышей схожи несмотря на то, что у них различная среда обитания (водная и наземно-воздушная) и что эти млекопитающие относятся к разным отрядам царства животных (китообразные и рукокрылые).

Ключевые слова: дельфин, летучая мышь, пищевое поведение, гидроакустика, закономерности, сонар, эхолокация, сигнал

Акустические сигналы зубатых китов разнообразны и являются основным средством для осуществления сложного согласованного социального поведения (добыча корма, защита от хищников и т. д.), навигации, поддержания связи между дистанцированными индивидами, получения информации об окружающей среде [24].

Могут ли дельфины с помощью эхолокации классифицировать объекты питания по видам, а также определять их количество и дальность расположения? Эти и многие другие вопросы возникли у исследователей ещё в момент открытия эхолокации у дельфинов. С тех пор ведётся её комплексное изучение с использованием различных подходов. К настоящему времени известно, что эхосигналы от объектов питания дельфинов имеют значительную ракурсную зависимость даже при исследовании их в стационарных условиях [14]. Это обстоятельство существенно осложняет изучение гидроакустических особенностей пищевого поведения животных, однако исследователи пытаются ответить на возникшие вопросы опосредованно. Дельфину предлагают решение различных слуховых или эхолокационных задач, моделирующих возможные реальные признаки обнаружения, различения, распознавания и классификации объектов питания. Моделирование эхосигналов в этих задачах обычно реализуется искусственными акустическими сигналами или мишенями, не имеющими ракурсной зависимости (шар, цилиндр) [17, 32]. В то же время ведутся исследования по определению независимых от ракурса статистических характеристик эхосигналов от различных видов рыб [41].

До недавнего времени считалось, что у дельфина только один эхолокатор [1, 13] (и др.). Однако результаты работ [36, 37] указывают на то, что все акустические сигналы дельфина являются зондирующими сигналами шести его сонаров, предназначенных для решения различных эхолокационных задач, и могут быть использованы им для коммуникации. Сложные акустические сигналы дельфинов развивались и совершенствовались на протяжении десятков миллионов лет вместе с их эхолокационной системой и слухом. Можно полагать, что оптимальная эффективность этих систем определяется физическими характеристиками сигналов и методами их обработки слухом дельфина [36, 37]. Преимущества, полученные эхолокационной системой дельфина от использования сложных сигналов и соответствующих им методов обработки, объясняются известными концепциями теории сигналов и эхолокации.

Настоящая работа посвящена изучению гидроакустических особенностей пищевого поведения дельфинов. Основная задача — определение потенциальных возможностей использования дельфином различных типов акустических сигналов и соответствующих им сонаров при поиске и классификации пищевых объектов в свете теории сигналов и эхолокации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящей работе систематизированы и обобщены результаты собственных экспериментов, полученные в период с 2008 по 2017 г., а также данные, известные из литературы. Автор разработал и использовал методику двухканальной регистрации акустических сигналов двух квазистационарных дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus*) [36, 37]. С её помощью впервые установлена принадлежность записанных акустических сигналов конкретным особям, зафиксированы последовательность обмена различными типами сигналов между дельфинами и динамика изменения их формы и характеристики направленности (далее — ХН) излучения. Зарегистрированные сигналы классифицированы впервые, их функциональность интерпретирована в свете теории сигналов и эхолокации. Акустические сигналы дельфинов записывались в закрытом бетонном бассейне размерами 27,0 × 9,0 × 4,5 м ФГБУН «Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН». Дельфины находятся в бассейне около 25 лет и имеют нормальный слух.

Для записи сигналов использовались калиброванные сферические гидрофоны из пьезокерамики (диаметр — 14 мм) чувствительностью $-203,5$ и $-206,0$ дБ относительно $1 \text{ В} \cdot \text{мкПа}^{-1}$, или $66,5$ и $50,0 \text{ мкВ} \cdot \text{Па}^{-1}$ соответственно. Частотная характеристика гидрофонов имела неравномерность ± 3 дБ до частот около 160 кГц и ± 10 дБ — до частот около 220 кГц . Каждый канал записи сигналов состоял из гидрофона, фильтра верхних частот ($0,1 \text{ кГц}$), усилителя напряжения (40 дБ) и одного из каналов многоканального 14-разрядного аналого-цифрового преобразователя (далее — АЦП) USB-3000. Динамический диапазон АЦП — 81 дБ, частота дискретизации каждого канала АЦП — 1 МГц . Оцифрованные сигналы дельфинов с АЦП непрерывно записывались на жёсткий диск ноутбука. Запись и обработка сигналов осуществлялись пакетами программ PowerGraph 3.3.8 и Adobe Audition 3.0. Спектры и спектрограммы сигналов были рассчитаны с использованием БПФ на 1024 точки с весовой функцией Хэмминга.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все зарегистрированные сигналы дельфинов впервые классифицированы в соответствии с их физическими характеристиками в свете теории сигналов и эхолокации следующим образом: последовательности ультракоротких сверхширокополосных когерентных импульсов — «щелчки», частотно-модулированные (далее — ЧМ) симултоны с равномерно распределёнными тонами — «свисты», пачки взаимно когерентных импульсов, пачки взаимно некогерентных импульсов, пачки универсальных импульсов [36, 37]. Можно полагать, что они являются сложными зондирующими сигналами сонаров дельфина, приспособленными для решения различных эхолокационных задач, а обработка эхосигналов осуществляется с помощью согласованной фильтрации. Обсудим характеристики сигналов и потенциальные возможности использования их дельфином для поиска и классификации пищевых объектов.

Последовательности ультракоротких сверхширокополосных когерентных импульсов — «щелчки». К настоящему времени общепринято мнение, что дельфины имеют один сонар [1, 13] (и др.). Последовательности «щелчков» рассматриваются в качестве эхолокационных, т.е. зондирующих, сигналов их сонара. Эти сигналы дельфина — самые короткие (длительность по уровню -6 дБ — около 9 мкс), но самые широкополосные. Так, они охватывают область частот $30\text{--}150 \text{ кГц}$ по уровню -6 дБ (рис. 1а) и имеют самый высокий пиковый уровень звукового давления (далее — УЗД) среди сигналов дельфина — достигающий $130\,000 \text{ Па}$, приведённый к расстоянию 1 м от дельфина [8, 15] (и др.). Произведение длительности «щелчка» T на ширину его спектра B : $TB \approx 1,1$ (среднее значение) [36, 37].

Частота следования «щелчков» возрастает с уменьшением расстояния до объекта локации. Как правило, временной интервал между «щелчками» (t) несколько больше времени двойного пути звука до цели (t_{2w}), $t > t_{2w}$. С точки зрения эхолокации это неравенство определяет низкие частоты следования импульсов (независимо от абсолютного значения частоты следования). Однако при дальности подводного объекта больше 200 м дельфин может продуцировать импульсы пачками [6], тогда частота следования пачек остается низкой, но внутри пачки $t < t_{2w}$, а частоты следования импульсов — высокие.

Максимальная дальность эхолокационного обнаружения дельфином объекта питания (в нашем случае — рыбы) возрастает с ростом силы цели (TS) данного объекта. Сила цели зависит, в свою очередь, от волновых размеров объекта kl , где k — волновое число, $k = 2\pi / \lambda$, где λ — длина волны максимума спектра эхолокационного сигнала, l — характерный размер объекта. Исследователи выяснили, что сила цели рыбы зависит от её длины и ракурса облучения и мало связана с видом рыбы и частотой сонара (в области частот геометрического рассеивания). Изучая эхосигналы дорсальных и боковых аспектов от различных видов рыб, Love [26] вывел эмпирические выражения для расчёта силы цели рыбы с плавательным пузырьём.

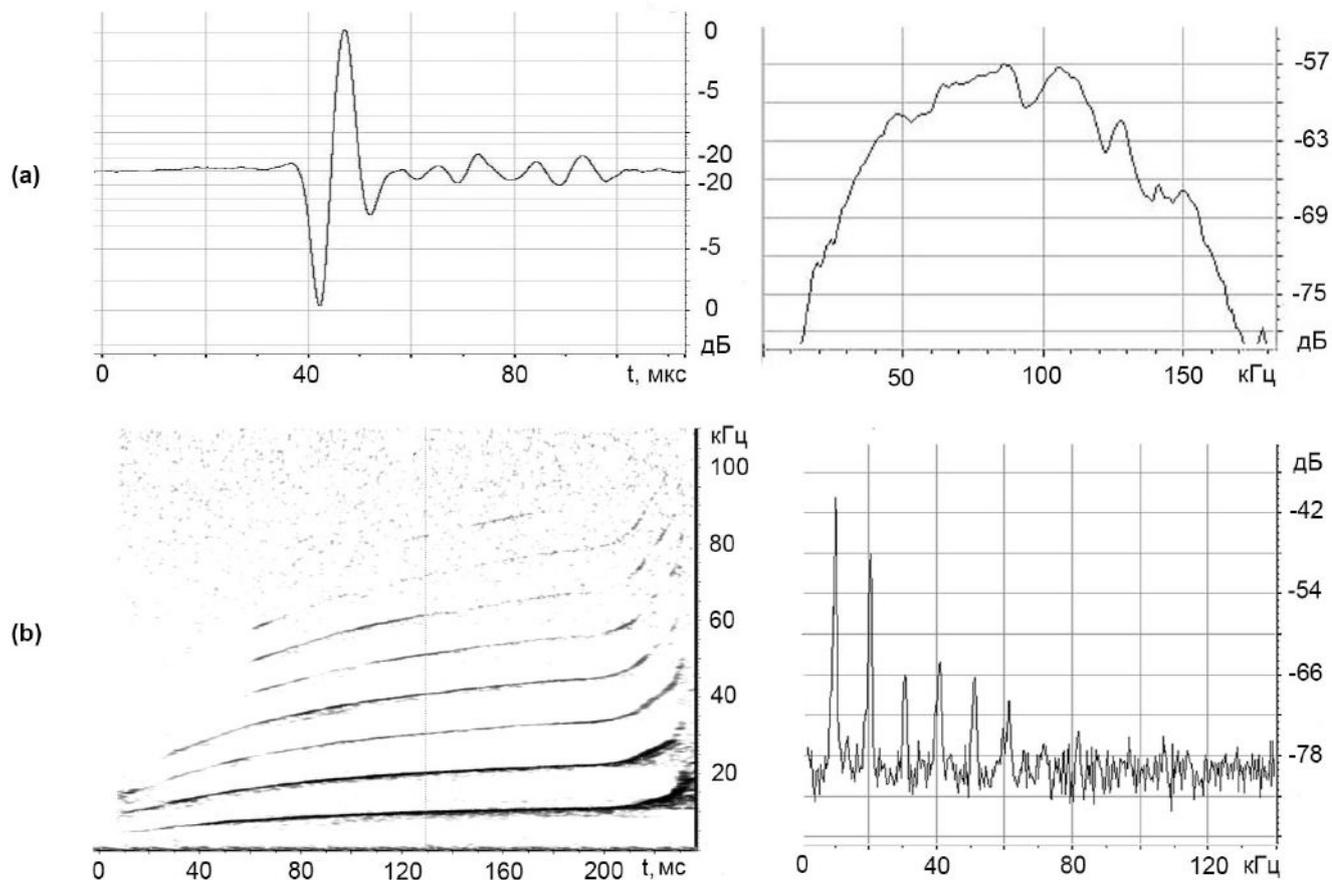


Рис. 1. Форма и спектр «щелчка» дельфина (ультракороткий сверхширокополосный импульс) (а). Длительность импульса 9 и 12 мкс по уровням -6 и -20 дБ соответственно. Ширина спектра 90 и 153 кГц по уровням -6 и -20 дБ соответственно. Спектрограмма (слева) и спектр (справа) «свиста» для момента времени 130 мс (б). Ось X — время в мкс, время в мс и частота в кГц соответственно. Ось Y — относительная амплитуда в дБ, частота в кГц и относительная спектральная плотность в дБ соответственно

Fig. 1. The shape and spectrum of the 'click' (ultra-short ultra-wideband pulse) of the dolphin (a). The pulse duration is 9 and 12 microseconds at levels -6 and -20 dB, respectively. The width of the spectrum is 90 and 153 kHz at levels -6 and -20 dB, respectively. Spectrogram (left) and spectrum (right) of the 'whistle' for moment of time 130 ms (b). The X-axis is the time in μs (мкс), the time in ms (мс), and the frequency in kHz (кГц), respectively. The Y-axis is the relative amplitude in dB (дБ), the frequency in kHz (кГц), and the relative spectral density in dB (дБ), respectively

Дорсальный аспект силы цели с достаточной точностью определяется выражением:

$$TS_D = 19,1 \log(L/30, 48) + 0,9 \log(\lambda/30, 48) - 35 \text{ (дБ)},$$

боковой аспект — выражением:

$$TS_S = 22,81 \log(L/30, 48) - 2,8 \log(\lambda/30, 48) - 32,4 \text{ (дБ)}.$$

Данные выражения справедливы при $0,7 \leq L/\lambda \leq 90,0$ (область геометрического рассеивания), где L — длина рыбы (см), λ — длина волны максимума спектра эхолокационного сигнала (см), TS — сила цели в дБ относительно уровня эха от сферы диаметром 3,66 м.

Дельфины питаются различными видами рыбы длиной около 10–40 см (ставрида, пикша, кефаль, камбала, анчоус, барабуля, хамса и др.), головоногими моллюсками (кальмары) и мелкими ракообразными (креветки). Сила цели рыб длиной от 20 см до 40 см составляет от -42 до -30 дБ соответственно.

Для оценки дальности эхолокационного обнаружения таких рыб дельфином исследователи используют мишени, не имеющие ракурсной зависимости (как правило, сферической формы). Например, стальной шар диаметром 2,54 см ($TS = -42$ дБ) дельфины могут обнаруживать с расстояния около 74 м, используя в качестве зондирующих сигналов своего сонара «щелчки» [32]. Таким же образом мишень диаметром 7,62 см ($TS = -28$ дБ) дельфин обнаруживал с расстояний около 113 м [17].

Дальность эхолокационного обнаружения афалиной мишеней с силой цели 0 дБ составила около 650 м [6]. Это расстояние оказалось предельным для решения дельфином задач эхолокационного обнаружения мишеней при использовании «щелчков». В то же время мишени с такими значениями TS могут моделировать силу цели рыбного скопления или стаи рыб. Известные измеренные значения силы цели дельфина афалины: $TS = -10$ дБ. С учётом этого максимальная дальность эхолокационного обнаружения дельфином афалины в результате интерполяции составит около 450 м.

Сила цели стаи рыб, занимающая ХН излучения сонара, зависит от количества рыб [11]. Например, для 3000 рыб:

$$TS_{3000} = TS_1 + 10 \log 3000 ,$$

где TS_1 — сила цели одной рыбы. Рыба длиной около 30 см имеет $TS = -35$ дБ. Откуда:

$$TS_{3000} = -35 + 10 \cdot 3,48 = -0,52 \text{ дБ.}$$

Следовательно, черноморские афалины могут обнаруживать одиночных рыб (с плавательным пузырьём) с расстояния до 74–113 м, тогда как сородичей, рыбные скопления и стаи рыб — с расстояния до 450–650 м.

Известно, что дельфины обитают у водной поверхности, так как каждые несколько минут им необходимо всплывать для вдоха. В то же время афалина может нырять за объектами пищи в Чёрном море на глубину до 90 м. Следовательно, радиус доступной эхолокационной «сферы обзора» среды обитания с целью поиска отдельной рыбы составит при использовании дельфином «щелчков» в качестве зондирующих сигналов сонара около 70–110 м. При эхолокационном поиске дельфином рыбных скоплений, косяков рыбы и сородичей можно говорить о радиусе полусферы обзора около 450–650 м.

Обнаружение подводного объекта ставит перед животным задачу классификации, т. е. отнесения источника эха к одному из известных ему классов объектов: «жертва», «хищник», «препятствие» и т. д. Для решения этой задачи необходимы оценка параметров эхосигнала и выделение «признаков», характерных для той или иной группы объектов [1]. «Щелчки» среди всех сигналов дельфина имеют самый высокий потенциал для классификации объектов. Это объясняется тем, что структура эхосигнала от подводного объекта состоит из отражения «щелчка» от поверхности объекта (первичное эхо) и собственных колебаний объекта, вызванных «щелчком» (вторичное эхо). К настоящему времени в различных эхолокационных экспериментах показано, что дельфины, используя «щелчки», уверенно решают задачи обнаружения, различения, распознавания и классификации искусственных мишеней [1, 2, 4, 5, 13, 16, 19, 20] (и др.). В одной из работ [41] авторы изучали эхосигналы от четырёх видов рыб (атлантической трески *Gadus morhua*, серой кефали *Chelon labrosus*, минтая *Pollachius pollachius* и морского окуня *Dicentrarchus labrax*), облучаемых искусственными сигналами типа «щелчка» дельфина, и показали некоторые акустические признаки для различения этих видов рыб, независимые от ракурса облучения.

Интересно, что длительность эхосигналов от объектов питания в десятки раз больше длительности «щелчка», так как определяется сложной структурой эха. Например, длительность эхосигналов от различных видов рыб длиной 20–40 см, при облучении их зондирующими сигналами типа «щелчка» дельфина, достигает 0,6 мс [41]. Раздельные эхосигналы от нескольких рыб по этой причине можно увидеть в случае, если расстояние между ними будет больше 0,5–0,8 м.

ЧМ-сигналы дельфина — «свисты» — классифицированы в свете теории сигналов и эхолокации как ЧМ-симултаны [36, 37]. Полоса частот, занимаемая ЧМ-сигналом, может составлять 2–140 кГц. Девиация частоты может быть различной (диапазон — от 0 до 42 кГц). Максимальное пиковое и среднеквадратичное значения уровня звукового давления «свистов» дельфина в открытом море достигают 180 и 170 дБ соответственно относительно 1 мкПа, приведённые к 1 м [22, 33, 34]. Пиковый УЗД «свистов» в бассейне не превышает 100–140 дБ относительно 1 мкПа (0,1–10,0 Па), приведённый к 1 м от дельфина. Длительность сигналов может составлять несколько секунд, среднее значение — около 0,5 с. Произведение длительности ЧМ-сигнала T на ширину его спектра B : $TB \approx 10^4$ – 10^5 [36, 37].

«Свисты» содержат различное число гармоник — от 1 до 50 и более (чаще несколько). Относительная мощность гармоник свиста плавно спадает с ростом частоты до нуля (рис. 1b). Гармоники внутренне присущи этому типу акустических сигналов дельфина. Следует специально отметить, что ЧМ-сигналы с такой же полосой частот и наличием гармоник используют летучие мыши в качестве зондирующих сигналов их эхолокатора [21, 27, 28]. В теории и технике эхолокации подобные ЧМ-сигналы, но без гармоник, применяются как зондирующие сигналы ЧМ-сонаров со сжатием импульса и ЧМ-доплеровских сонаров (и подобных радаров). Эти сонары (и радары) используются для обнаружения объекта, измерения его дальности и относительной радиальной скорости сближения с подводным объектом соответственно. Доплеровское смещение частоты сонара (f_d) равно

$$f_d = -2V_r/\lambda,$$

где λ — длина волны сонара, $\lambda = c_0/f$;

c_0 — скорость звука в воде;

f — частота сонара;

V_r — относительная радиальная скорость между сонаром и целью.

Следовательно, с повышением частоты сигнала сонара (фундаментальной частоты «свиста» дельфина) длина волны уменьшается, а доплеровское смещение и чувствительность сонара к измерению скорости объекта увеличиваются. Интересно, что частоты гармоник «свиста» возрастают пропорционально номеру гармоники. Если дельфин анализирует эхо гармоник, то тем самым увеличивает чувствительность своего сонара пропорционально номеру гармоники. Высокая чувствительность этого сонара может быть необходима дельфину на малых расстояниях для избегания столкновений, когда важно обнаружение малых относительных радиальных скоростей и малых относительных перемещений [36, 37].

Отражение ЧМ-сигналов дельфина от отдельных рыб будет эффективным при условии геометрического рассеивания, когда $L \geq \lambda$, где L — длина рыбы, λ — длина волны сигнала. Длина волны ЧМ-сигналов может изменяться значительно (от 75 до 1 см) исходя из области частот ЧМ-сигналов (2–140 кГц). Следовательно, при длине волны сигналов приблизительно меньше 20 см, что соответствует частотам ЧМ-сигналов и их гармоник выше 8–10 кГц, дельфин может анализировать дальность и относительную радиальную скорость отдельных рыб. ЧМ-сигналы с частотами ниже 8–10 кГц дельфин может использовать для получения эха от рыбных скоплений, сородичей и более крупных подводных объектов (стенок бассейна, подводных скал и др.). Можно полагать, что анализ эха ЧМ-сигналов дельфин выполняет согласованным фильтром слуха [36, 37]. В свете теории сигналов и эхолокации длительность отклика согласованного фильтра для ЧМ-сигнала определяется произведением длительности сигнала на ширину его спектра TB . Тогда длительность отклика согласованного фильтра слуха дельфина (T_0) на эхо отдельной рыбы (учитывая, что $TB = 10^4$ – 10^5 и длительность $T = 0,5$ – $1,8$ с) будет составлять

$$T_0 \approx T/TB \approx (0,5 \div 1,8)/(10^4 \div 10^5) \approx 18\text{--}50 \text{ мкс.}$$

Эти значения определяют разрешающую способность по времени ЧМ-сонаров дельфина. Тогда точность измерения дальности подводного объекта и разрешающая способность по дальности будут

около 0,027–0,075 м. Полученный результат намного лучше, чем для «щелчка». Длительность ЧМ-сигналов на 5–6 порядков больше длительности «щелчка», и такая точность на первый взгляд кажется парадоксальной. Этот результат будет понятным, если принять во внимание использование разных методов обработки эха различных классов сигналов в слуховой системе дельфина, и вместе с тем он объясняет необходимость и преимущества различных типов сигналов и сонаров.

Более того, согласованный фильтр слуховой системы не только сжимает эхосигнал, но и усиливает его. Усиление эхосигнала (K) также определяется произведением $TB = 10^4$ – 10^5 ЧМ-сигнала. $K = 2TB$, или $2(10\,000 - 100\,000)$, или 86–106 дБ. При этом важно, что согласованный фильтр слуха дельфина не усиливает акустические шумы, так как последние имеют низкую степень корреляции с ЧМ-сигналом.

Максимальная рассчитанная дальность акустического контакта между дельфинами на ЧМ-сигналах составила около 10,5 км [34]. Для расчёта авторы приняли, что чувствительность слуха дельфина (DT) на частоте 10 кГц — около 65 дБ относительно $1 \text{ мкПа} \cdot \text{м}^{-1}$ [13], уровень окружающего шума (NL), измеренного 1/3-октавным фильтром, центрированным на частоте 10 кГц (при состоянии моря 0–1), — около 75 дБ относительно $1 \text{ мкПа} \cdot \text{м}^{-1}$, уровень ЧМ-сигналов дельфина (SL) — около 167 дБ относительно $1 \text{ мкПа} \cdot \text{м}^{-1}$ (rms), коэффициент затухания звука в морской воде на частоте 10 кГц $\alpha = 1,1 \text{ дБ} \cdot \text{км}^{-1}$ [34].

Этот расчёт моделирует обстановку, когда свистеть и слушать, используя конвенциональный слух, могут любые дельфины, при этом они не могут применять согласованный фильтр слуха. Представляет интерес сравнить этот результат с максимальной дальностью эхолокации подводных объектов, когда в качестве зондирующих сигналов дельфин применяет частотно-модулированные. В этом случае каждый конкретный дельфин может использовать для приёма эхосигналов фильтр слуха, согласованный со своим сигналом. Воспользуемся уравнением активной моноэхоэлокации и решим его относительно потерь распространения [11]. В результате уравнение приобретёт вид:

$$TL = (SL + TS - NL - (DT - 86 \text{ дБ}))/2 ,$$

где TL — потери распространения;

SL — уровень источника ЧМ-сигнала;

TS — сила цели подводного объекта;

NL — уровень окружающего шума;

DT — слуховой порог дельфина.

В этой формуле 86 дБ учитывают понижение слухового порога дельфина вследствие усиления обработки эхосигнала согласованным фильтром слуха [37, 38]. Силу цели подводного объекта (в нашем случае — силу цели одиночной рыбы длиной 30 см) примем равной $TS = -35$ дБ, TS дельфина и косяка рыб примем равной $-10,0$ дБ и $-0,5$ дБ соответственно. Значения TL , SL , TS , NL , DT и α будем использовать такие же, как в [34].

В этом случае потери распространения зондирующего сигнала при эхолокационном обнаружении дельфином дельфина и косяка рыб составят:

$$2TL = (SL + TS - NL - (DT - 86 \text{ дБ})) = (167 - 10 - 75 - (65 - 86)) = 167 - 64 = 103 \text{ дБ}$$

и

$$2TL = (SL + TS - NL - (DT - 86 \text{ дБ})) = (167 - 0,5 - 75 - (65 - 86)) = 166,5 - 54 = 112,5 \text{ дБ}$$

соответственно. Дальность эхолокационного обнаружения дельфином дельфина R_d или косяка рыб R_f находим по номограмме [11]:

$$R_d = 18 \text{ км}/2 = 9 \text{ км},$$

$$R_f = 26 \text{ км}/2 = 13 \text{ км}.$$

Потери распространения зондирующего сигнала при эхолокационном обнаружении дельфином одиночной рыбы длиной 30 см составляют:

$$2TL = 167 - 35 - 75 - (65 - 86) = 132 - 54 = 78 \text{ дБ},$$

дальность эхолокационного обнаружения дельфином одиночной рыбы находим по номограмме [11]:

$$R_r = 4 \text{ км}/2 = 2 \text{ км}.$$

Результаты расчётов показывают, что дальность и точность эхолокационного обнаружения объектов пищи и сородичей сонаром дельфина с применением ЧМ-сигналов лучше, чем при использовании «щелчков», более чем на порядок. Кроме того, ЧМ-сонар обеспечивает измерение относительной радиальной скорости приближения или удаления подводного объекта по отношению к дельфину. Однако тонкий анализ амплитудно-временных особенностей спектра эха рыб с целью их классификации — преимущество сонара, использующего «щелчки». Согласованный фильтр не может выполнять такой анализ. Следовательно, применение дельфином сонаров, использующих «щелчки» и «свисты», а также соответствующих данным сигналам методов обработки эхосигналов слуховой системой в значительной степени расширяет возможности эхолокационного анализа объектов питания и окружающего пространства.

Дельфины могут продуцировать пачки взаимно когерентных импульсов. От пачки к пачке форма и спектр импульсов, заполняющих её, существенно изменяются. Между тем в границах пачки форма импульсов подобна и спектр одинаков, поэтому эти сигналы были классифицированы как пачки взаимно когерентных импульсов (далее — КИ) [36, 37]. Форма и спектр КИ — сложные, они имеют сильную ракурсную зависимость. Число импульсов в пачке может быть от 8 до 423 [36, 37], даже до 823 [24, 25]. Длительность пачек КИ изменялась от 37 до 910 мс. Длительность импульсов, зарегистрированных роstralно (вдоль продольной оси животного) с расстояния около 2 м, составляет около 12 мкс по уровню -6 дБ (рис. 2а), форма импульсов напоминает форму «щелчка». Их спектр охватывает область частот 60–135 кГц. При смещении гидрофона в латеральном направлении длительность импульсов возрастает до 0,1–1,0 мс, форма становится сложнее, уменьшается уровень высокочастотных составляющих их спектра [37]. Ширина спектра импульсов при этом — от 2,9–15,0 до 3,9–85,0 кГц (по уровню -6 дБ), спектр может иметь много максимумов и минимумов. Межимпульсные интервалы в пачках КИ плавно уменьшались, как правило, от начала к концу пачки в диапазоне 39,0–0,8 мс, реже наоборот, но могли и не изменяться. Относительное изменение межимпульсных интервалов в пачках КИ было от 6,6 до $-2,6$ (знак минус означает возрастание межимпульсных интервалов на протяжении пачки) и не зависело от длительности пачки. Коэффициент заполнения пачки импульсов в некоторых случаях достигал 20–40 % [37]. Характеристики каждой последующей пачки КИ существенно отличались от таковых предыдущей. Рассмотренные характеристики КИ согласуются с таковыми сигналов, зарегистрированных в естественных условиях у свободно плавающих гавайских (длиннорылый прудельфин *Stenella longirostris*) и атлантических (прудельфин стенелла *Stenella frontalis*) дельфинов [24, 25]. Следовательно, черноморские афалины продуцируют и используют пачки когерентных импульсов так же, как гавайские и атлантические дельфины [37].

КИ не имеют, похоже, высокой направленности излучения. Хотя в ряде случаев и наблюдается некоторая направленность, она существенно ниже, чем у других акустических сигналов дельфина. Следовательно, эхосигналы от КИ приходят из широкой области пространства вокруг особи и имеют различную форму. КИ можно зарегистрировать вблизи дельфинов, на расстоянии до 3–14 м [24]. КИ имеют самые низкие УЗД из зарегистрированных сигналов дельфина в бассейне — около 0,1–3,0 Па [36, 37].

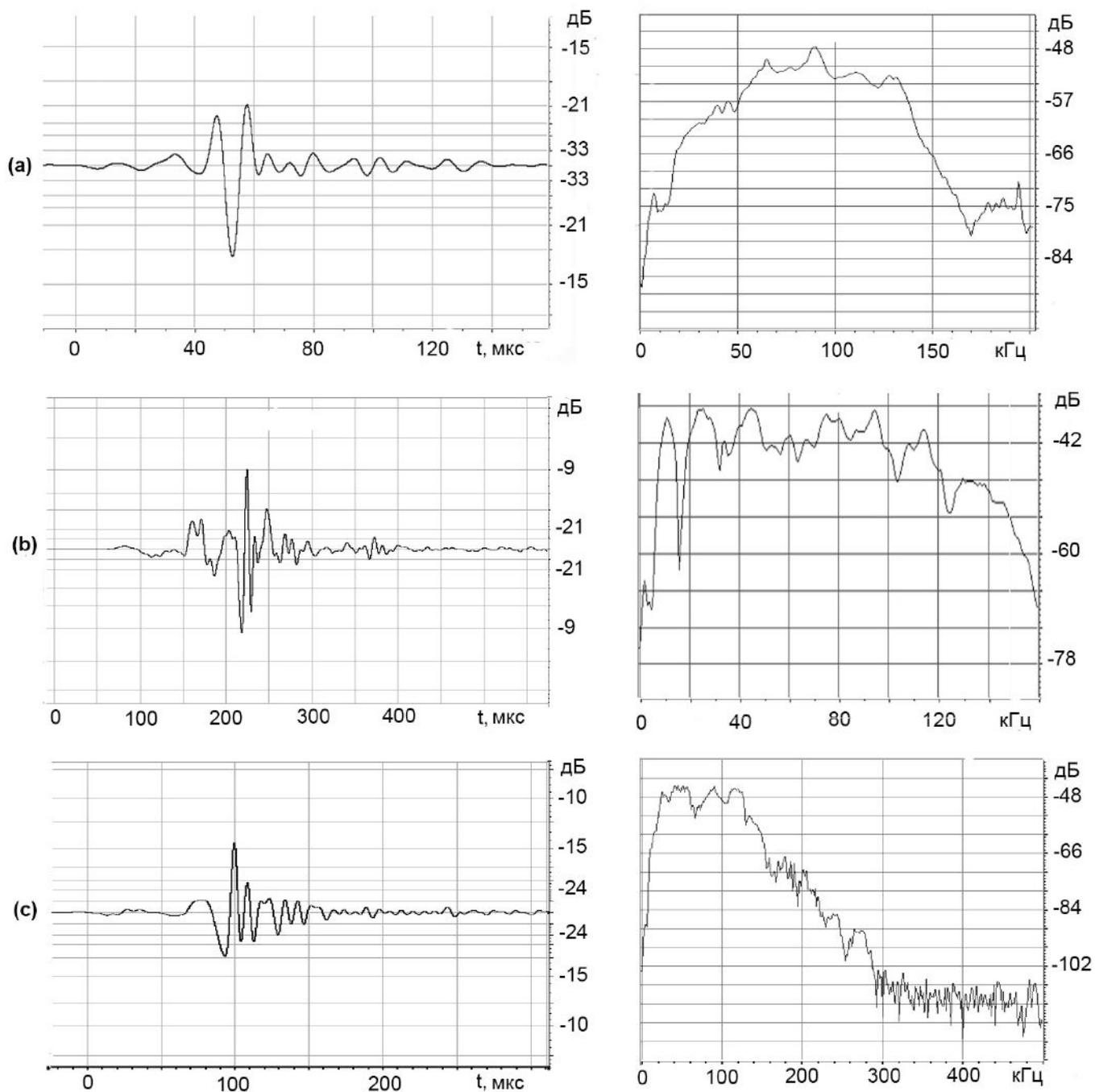


Рис. 2. Примеры формы (слева) и спектров (справа) импульсов, составляющих пачки взаимно когерентных импульсов (а), взаимно некогерентных импульсов (б), универсальных импульсов (с). Ось X — время t в мкс и частота в кГц. Ось Y — относительная амплитуда в дБ и относительная спектральная плотность в дБ

Fig. 2. Examples of shape (left) and spectra (right) for the pulses constituent the packets of mutually coherent pulses (a), mutually noncoherent pulses (b), versatile pulses (c). The X-axis is the time t in μs (мкс) and the frequency in kHz (кГц). The Y-axis is the relative amplitude in dB (дБ) and the relative spectral density in dB (дБ)

Дельфины могут применять КИ, когда находятся вблизи препятствий (подводные скалы, дно, поверхность воды) или близко друг к другу, когда им важно контролировать относительное перемещение и скорость, чтобы избежать столкновений. Особое значение эти сигналы имеют в пищевом поведении животных. Дельфины используют КИ при приближении к объекту питания, а также для отслеживания динамики изменения его положения с целью точного захвата (на расстоянии менее 2,5 м).

Частота следования импульсов в пачках КИ в это время может достигать $300\text{--}1250\text{ с}^{-1}$. Высокая разрешающая способность слуха дельфина по времени — около $0,02\text{ мс}$ [9, 10, 42, 43] — позволяет обрабатывать тонкую временную динамику таких эхосигналов. При решении этой задачи дельфин продуцирует пачки КИ с минимальным необходимым УЗД для уменьшения уровня мешающих отражений КИ и для оптимизации отношения полезный эхосигнал / мешающее отражение.

В работе [39] детально описано эхолокационное поведение бутылконового дельфина (*Tursiops truncatus*) и малой касатки (*Pseudorca crassidens*) во время захвата пищи. Непосредственно перед захватом добычи (неживая рыба — мойва длиной $10\text{--}15\text{ см}$ или сельдь длиной $20\text{--}25\text{ см}$) млекопитающие резко уменьшали УЗД, длительность импульсов и межимпульсные интервалы более чем на порядок — до $4\text{--}2\text{ мс}$ (что соответствует частоте следования импульсов до 500 с^{-1}). По мнению авторов этой работы, переход на такие сигналы обеспечивал животным возможность сфокусировать внимание на динамике эхосигналов от актуальной цели, чтобы отслеживать изменения направления движения перед моментом её захвата [18, 40]. Подобные сигналы связывают с попытками захвата добычи в дикой природе практически у всех зубатых китов [12, 18, 23, 30, 31, 32, 35].

Пачки взаимно некогерентных импульсов. Форма импульсов, составляющих пачки взаимно некогерентных импульсов (далее — НИ), — сложная (рис. 2b), она изменяется от импульса к импульсу в каждой пачке. В связи с этим спектр каждого импульса состоит из множества (20–30) экстремумов, размещение и уровень которых отличаются от импульса к импульсу, поэтому они классифицированы как пачки НИ [36, 37]. Энергия спектральных составляющих этих импульсов быстро спадает на частотах ниже 10 и выше 140 кГц (рис. 2b). Амплитуда УЗД импульсов в бассейне достигала $15\text{--}1000\text{ Па}$. Максимальные УЗД этих сигналов пока не известны, необходимы дальнейшие исследования. Пачки НИ содержали от 4 до 24 импульсов с межимпульсными интервалами от 260 до 18 мс . Межимпульсные интервалы на протяжении пачки импульсов, как правило, изменялись. Относительные изменения межимпульсных интервалов в пачке достигали $9,72$. Длительность НИ варьировала от $0,14$ до $0,6\text{ мс}$.

В связи с тем что форма и спектр НИ изменяются от импульса к импульсу, было высказано предположение, что их можно рассматривать в качестве сигналов высокоразвитого разговорного языка дельфина [36, 37, 38]. В этом случае каждый импульс можно считать словом разговорного языка, а пачку импульсов — предложением. Основная функция разговорного языка — передача и обмен информацией между животными. Можно полагать, что именно наличие разговорного языка позволяет дельфинам организовывать различные виды сотрудничества и кооперации во время поиска и ловли рыбы [3, 7, 19]. Это свидетельствует, в свою очередь, о наличии у них сложных видов психической и интеллектуальной деятельности.

В то же время отражения НИ от границ бассейна как во временной, так и в частотной области весьма существенны (рис. 3). Интересно, что отражения НИ от стенок и дна бассейна и даже от дельфина имеют высокий уровень. Амплитуды эхосигналов с ростральных, латеральных и вентральных направлений с учётом расстояния отличаются незначительно. Следовательно, эти импульсы не имеют высокой направленности и наряду с речью дельфина играют, по-видимому, роль зондирующих импульсов некогерентного сонара дельфина. Изучение возможностей этого сонара может быть темой отдельного исследования. Приняв во внимание уровни эхосигналов (рис. 3), допустимо предположить, что он используется дельфином в том числе и для ориентации в прибрежных условиях мелководья и подводных скал, а также для ориентации среди рядом плывущих сородичей. Отсутствие высокой направленности НИ вызвано естественной необходимостью: дельфин должен получать эхосигналы со всех направлений вокруг себя, а речь его должна быть доступна для всех сородичей вокруг. Следовательно, НИ имеют значение и для общения дельфинов, и для организации ими различных видов сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы, и для ориентации (как зондирующие импульсы некогерентного сонара).

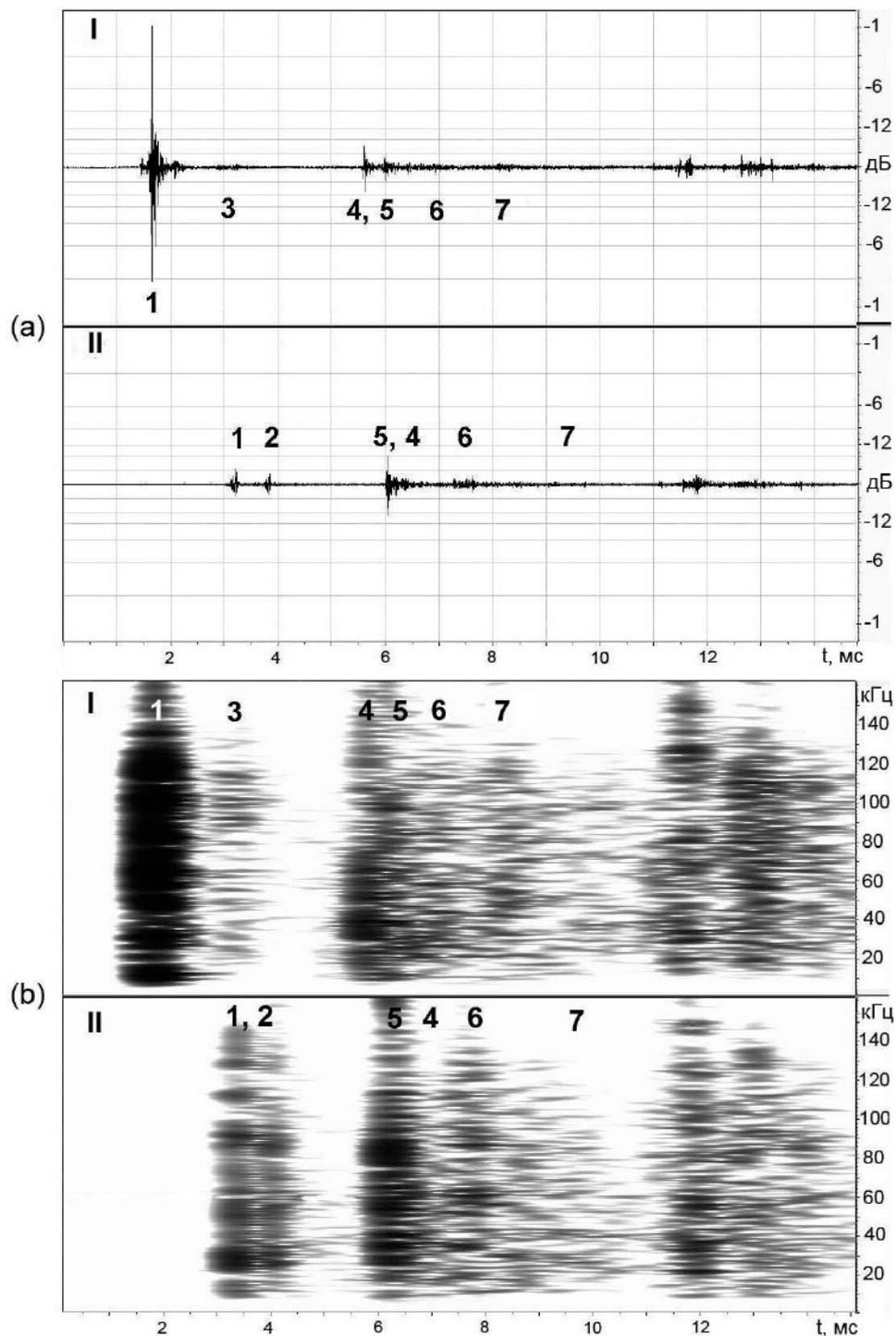


Рис. 3. Пример отражений одного из некогерентных импульсов, продуцированных дельфином во временной (а) и частотной (б) областях. 1 — НИ. 2 — эхо от левой стенки бассейна. 3 — эхо от другого дельфина. 4 — эхо от передней стенки бассейна. 5 — эхо от дна бассейна. 6 — эхо дно — поверхность воды. 7 — эхо от правой стенки бассейна. По оси абсцисс — время в мс. По оси ординат — амплитуда звукового давления в дБ относительно 277 Па и частота в кГц

Fig. 3. An example of the reflections for incoherent pulses of dolphin on the time (a) and frequency (b) domains. 1 – incoherent pulses. 2 – echo from the left wall of the pool. 3 – echo from another dolphin. 4 – echo from the front wall of the pool. 5 – echo from the bottom of the pool. 6 – double echo, from bottom – surface of water. 7 – echo from the right wall of the pool. The X-axis is the time in ms (мс). The Y-axis is the amplitude of the sound pressure in dB (дБ) relative to 277 Pa and the frequency in kHz (кГц)

Пачки универсальных импульсов. Форма импульсов (рис. 2с), составляющих пачки УИ, — сложная [37]. Межимпульсные интервалы, амплитуда, форма и спектр УИ могли плавно изменяться в пределах пачки (от импульса к импульсу). УЗД этих импульсов, измеренные в бассейне, достигали 3–590 Па, а спектрограмма охватывала частоты 3–200 кГц. Максимальный УЗД универсальных импульсов пока неизвестен, необходимы дальнейшие исследования. Спектр УИ имеет много экстремумов и охватывает частоты от 14–47 до 56–126 кГц по уровню –6 дБ. С уменьшением амплитуды импульсов в пачке уровень высокочастотных составляющих спектра понижается. Последовательность импульсов в начале пачки имела, как правило, большие межимпульсные интервалы, которые могли плавно изменяться. В то же время встречались пачки импульсов одинаковой формы с постоянными межимпульсными интервалами. В этом случае они отличались от описанных выше КИ только более высокими УЗД. Длительность УИ изменялась в диапазоне 0,08–0,37 мс, а длительность пачек УИ — от 5920 до 43 мс. Величина межимпульсных интервалов в пачках УИ варьировала от 165,00 до 1,08 мс. Относительное изменение межимпульсных интервалов в пачке было от 40,75 до –1,14 (знак минус означает возрастание межимпульсных интервалов на протяжении пачки) и не зависело от длительности пачки импульсов. Пачки УИ насчитывали от 6 до 375 импульсов. Характеристики каждой последующей пачки УИ существенно отличались от таковых предыдущей. Межканальные различия УЗД импульсов, зарегистрированных латерально (на два гидрофона, расположенных слева и справа от головы дельфина на расстоянии 1,5 м), достигали 34 дБ и могли взаимно изменяться. Эти факты указывают на модификацию и сканирование характеристики направленности излучения УИ в пространстве при неизменном стационарном положении дельфина.

Интересно, что дельфин может существенно изменять форму этих импульсов и даже продуцировать пачки УИ с постоянной формой и межимпульсными интервалами, т. е. пачки УИ, аналогичные КИ. Но в этом случае они более широкополосные и имеют большие УЗД, чем описанные выше КИ.

Характеристики УИ предполагают различные способы обработки их экосигналов слуховой системой (селектор движущихся целей, импульсный доплеровский сонар и, возможно, другие). Вероятно, эти сигналы дельфин использует для определения дальности и относительной радиальной скорости, а также для классификации объектов питания. Дальность действия этих сигналов пока не определена, но она, очевидно, существенно меньше таковой «щелчков». Всё вышеизложенное указывает на то, что сонар, использующий эти импульсы, может выполнять широкий спектр задач, поэтому он классифицирован как универсальный [37].

Интересно, что динамика изменения направленности излучения рассмотренных сигналов дельфина различна. Положение максимума ХН «щелчков» жёстко связано с положением головы дельфина в пространстве [8, 13, 37] (и др.). В отличие от этого, направленность излучения УИ не связана с положением его головы. Динамика направленности НИ, КИ и «свистов» занимает промежуточное положение. Следовательно, дельфин, двигаясь в поисках объектов питания, может осматривать антериорное пространство всеми сонарами. Наличие универсального сонара позволяет ему осматривать также пространство в стороне от антериорного, что улучшает качество мониторинга объектов питания, независимо от положения головы дельфина, а также ориентирование в пространстве. Универсальный сонар, таким образом, существенно расширяет возможности эхолокационного обзора пространства вокруг дельфина.

Дельфины могут продуцировать одновременно различные типы акустических сигналов — до нескольких тысяч за минуту [36, 37]. Следовательно, органы дельфина, генерирующие акустические сигналы, имеют высокую степень специализации, поэтому затраты энергии дельфина на продуцирование сигналов незначительны.

Энергия, которую млекопитающие тратят на добычу пищи, в основном определяется их перемещением в трёхмерном пространстве, необходимом для поиска, преследования и захвата объектов питания. Дельфины имеют нейтральную плавучесть и хорошую обтекаемость тела, поэтому энергетическая стоимость движения у них считается невысокой. Вместе с тем совершенная эхолокационная

система животных позволяет обнаруживать объекты питания (рыбные скопления) на расстоянии до 13 км и классифицировать их за сотни метров, чтобы двигаться к ним кратчайшим путём. Более того, дельфины могут оптимизировать пищевое поведение для экономии энергии, организуя различные виды сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы [3, 7, 19].

Гидроакустические закономерности пищевого поведения дельфинов будет легче представить, если сравнить его с пищевым поведением летучих мышей. У последних [21, 27] (и др.) существуют фазы поиска, подхода и захвата объекта питания. На этапе поиска большинство воздушных охотничьих летучих мышей испускают длинные и громкие ЧМ-сигналы [21, 28] (и др.), практически такие же, как ЧМ-сигналы («свисты») дельфинов [36, 37] (и др.) (рис. 1b). И дельфины, и мыши могут использовать эти сигналы для обнаружения объектов питания на максимальных расстояниях, определения их дальности, а также измерения их относительной радиальной скорости (приближение или удаление). Обнаружив жертву, летучие мыши инициируют фазу подхода, в которой уменьшают длительности и уровни ЧМ-сигналов и повышают частоту их следования по мере приближения к добыче. У зубатых китов подобную роль со сходной динамикой могут играть ЧМ-сигналы, а с расстояний, на которых животные могут классифицировать жертву, — «щелчки» [1, 6, 13, 29] (и др.). Перед захватом объекта питания летучие мыши продуцируют импульсы минимальной длительности с минимальным уровнем и максимальной частотой следования, чтобы сфокусировать внимание на жертве для точного захвата [21, 27, 28] (и др.). У зубатых китов эту роль играют пачки КИ (рассмотрено выше).

Результаты работы позволяют полагать, что развитие и совершенствование различных типов акустических сигналов, сонаров и разных методов обработки эхосигналов слуховой системой дельфинов вызвано, прежде всего, оптимизацией гидроакустических закономерностей их пищевого поведения, а также необходимостью ориентации в трёхмерном пространстве. Вместе с тем эхолокационные закономерности пищевого поведения дельфинов и летучих мышей подобны, несмотря на то что у них различная среда обитания (водная и наземно-воздушная) и эти млекопитающие относятся к разным отрядам (китообразные и рукокрылые) царства животных.

Выводы:

1. Последовательности ультракоротких сверхширокополосных акустических импульсов («щелчки») дельфины могут использовать для обнаружения объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 70–110 м, рыбных скоплений — на расстоянии до 450–600 м) и сородичей (на расстоянии до 450–600 м), а также для их классификации.
2. Частотно-модулированные сигналы («свисты») дельфины могут использовать для обнаружения объектов питания (отдельной рыбы — на расстоянии до 2 км, рыбных скоплений — на расстоянии до 9–13 км) и сородичей (на расстоянии до 9–13 км), для определения их дальности, а также для измерения их относительной радиальной скорости (приближение или удаление).
3. Пачки взаимно когерентных импульсов дельфины могут использовать при приближении к объекту питания, а также для отслеживания динамики изменения его положения с целью точного захвата на расстоянии до 2,5 м.
4. Пачки взаимно некогерентных импульсов — сигналы разговорного языка — дельфины могут использовать для организации различных видов сотрудничества и сложной кооперации между собой во время поиска и ловли рыбы.
5. Пачки универсальных импульсов дельфины могут использовать для расширения пространства эхолокационного обзора вокруг себя, независимо от положения головы в пространстве, с целью улучшения качества мониторинга объектов питания (определение их расположения, дальности и относительной радиальной скорости, классификация) на малых расстояниях.
6. Различные типы акустических сигналов и сонаров и разные методы обработки эхосигналов у дельфинов развивались и совершенствовались в соответствии с необходимостью оптимизации гидроакустических закономерностей их пищевого поведения и ориентации в трёхмерном пространстве.

7. Можно предполагать наличие подобных гидроакустических закономерностей пищевого поведения у *Odontoceti* исходя из подобия их акустических сигналов и морфологии.
8. Акустические закономерности пищевого поведения дельфинов и летучих мышей подобны, несмотря на то что у них различная среда обитания (водная и наземно-воздушная) и эти млекопитающие относятся к разным отрядам царства животных (китообразные и рукокрылые).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Белькович В. М., Дубровский Н. А. *Сенсорные основы ориентации китообразных*. Ленинград : Наука, 1976. 204 с. [Belkovich V. M., Dubrovsky N. A. *Sensornye osnovy orientatsii kitoobraznykh*. Leningrad: Nauka, 1976, 204 p. (in Russ.)].
2. Белькович В. М., Борисов В. И. Локационное распознавание дельфинами фигур сложной конфигурации // *Труды Акустического института*. Москва, 1971. Т. 17. С. 19–23. [Belkovich V. M., Borisov V. I. Lokatsionnoe raspoznavanie del'finami figur slozhnoi konfiguratsii. In: *Trudy Akusticheskogo instituta*. Moscow, 1971, vol. 17, pp. 19–23. (in Russ.)].
3. Белькович В. М., Иванова Е. Е., Козаровицкий Л. Б., Ефременкова О. В., Харитонов С. Л. Характеристика поисково-охотничьего поведения дельфинов // *Поведение дельфинов*. Москва : Наука, 1978. С. 34–65. [Bel'kovich V. M., Ivanova E. E., Kozarovitskii L. B., Efremenkova O. V., Kharitonov S. L. Kharakteristika poiskovo-okhotnich'ego povedeniya del'finov. In: *Povedenie del'finov*. Moscow: Nauka, 1978, pp. 34–65. (in Russ.)].
4. Дубровский Н. А., Титов А. А., Краснов П. С., Бабкин В. П., Лекомцев В. М., Николенко Г. В. Исследование разрешающей способности эхолокационного аппарата черноморской афалины // *Труды Акустического института*. Москва, 1970. Вып. 10. С. 163–181. [Dubrovsky N. A., Titov A. A., Krasnov P. S., Babkin V. P., Lekomtcev V. M., Nikolenko G. V. Issledovanie razreshayushchei sposobnosti ekholokatcionnogo apparata chernomorskoj afaliny. In: *Trudy Akusticheskogo instituta*. Moscow, 1970, iss. 10, pp. 163–181. (in Russ.)].
5. Дубровский Н. А., Краснов П. С. Распознавание дельфином афалиной упругих шаров по материалу и размеру // *Труды Акустического института*. Москва, 1971. Вып. 17. С. 9–18. [Dubrovsky N. A., Krasnov P. S. Raspoznavanie del'finom afalinoj uprugikh sharov po materialu i razmeru. In: *Trudy Akusticheskogo instituta*. Moscow, 1971, iss. 17, pp. 9–18. (in Russ.)].
6. Иванов М. П. Эхолокационные сигналы дельфина при обнаружении объектов в сложных акустических условиях // *Акустический журнал*. 2004. Т. 50, вып. 4. С. 550–561. [Ivanov M. P. Ekholokatcionnye signaly del'fina pri obnaruzhenii ob'ektov v slozhnykh akusticheskikh usloviyakh. *Akusticheskij zhurnal*, 2004, vol. 50, iss. 4, pp. 550–561. (in Russ.)].
7. *Морская биоакустика* : монография / под ред. У. Н. Таволга ; пер. с англ. Ленинград : Судостроение, 1969. 422 с. [*Morskaya bioakustika: monografiya* / U. N. Tavolga (Ed.); per. s angl. Leningrad: Sudostroenie, 1969, 422 p. (in Russ.)].
8. Рябов В. А., Заславский Г. Л. Помехозащитность эхолокатора дельфина // *Сенсорные системы*. 1998. Т. 12, вып. 2. С. 202–209. [Ryabov V. A. Pomekhoshchishchennost' ekholokatora del'fina. *Sensornye sistemy*, 1998, vol. 12, iss. 2, pp. 202–209. (in Russ.)].
9. Рябов В. А. *Спектрально-временной анализ акустических импульсных сигналов дельфином афалиной* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.02. Санкт-Петербург, 1991. 16 с. [Ryabov V. A. *Spektral'no-vremennoi analiz akusticheskikh impul'snykh signalov del'finom afalinoi*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.00.02. Sankt-Petersburg, 1991, 16 p. (in Russ.)].
10. Рябов В. А., Заславский Г. Л. Временной анализ эхосигналов афалиной // *Доповіді Національної академії наук України*. 1999. №. 2. С. 188–192. [Ryabov V. A., Zaslavskij G. L. Vremennoi analiz ekhsignalov afalinoi. *Dopovidi Nacional'noi akademii nauk Ukraini*, 1999, no. 2, pp. 188–192. (in Russ.)].

11. Урик Р. Дж. *Основы гидроакустики*. Ленинград : Судостроение, 1978. 448 с. [Urick R. J. *Principles of underwater sound*. Leningrad: Sudostroenie, 1978, 448 p. (in Russ.)].
12. Aguilar S. N., Johnson M. P., Madsen P. T., Díaz F., Domínguez I., Brito A., Tyack P. Cheetahs of the deep sea: deep foraging sprints in short-finned pilot whales off Tenerife (Canary Islands). *Journal of Animal Ecology*, 2008, vol. 77, iss. 5, pp. 936–943. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01393.x>.
13. Au W. W. L. *The sonar of dolphins*. New York: Springer-Verlag, 1993, 277 p.
14. Au W. W. L., Branstetter B. K., Benoit-Bird K. J., Kastelein R. A. Acoustic basis for fish prey discrimination by echolocating dolphins and porpoises. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2009, vol. 126, iss. 1, pp. 460–467. <https://doi.org/10.1121/1.3147497>.
15. Au W. W. L., Floyd R. G., Penner R. A., Marchison A. K. Measurement of echolocation signals of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* Montagu, in open waters. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1974, vol. 56, iss. 4, pp. 1280–1290. <https://doi.org/10.1121/1.1903419>.
16. Au W. W. L., Pawloski J. L. Cylinder wall thickness difference discrimination by an echolocating Atlantic bottlenose dolphin. *Journal of Comparative Physiology A*, 1992, vol. 170, iss. 1, pp. 41–47. <https://doi.org/10.1007/BF00190399>.
17. Au W. W. L., Snyder K. J. Long-range target detection in open waters by an echolocating Atlantic Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1980, vol. 68, iss. 4, pp. 1077–1084. <https://doi.org/10.1121/1.384993>.
18. DeRuiter S. L., Bahr A., Blanchet M. A., Hansen S. F., Kristensen J. H., Madsen P. T., Tyack P. L., Wahlberg M. Acoustic behaviour of echolocating porpoises during prey capture. *Journal of Experimental Biology*, 2009, vol. 212, no. 19, pp. 3100–3107. <https://doi.org/10.1242/jeb.030825>.
19. Eskelinen H. C., Winship K. A., Jones B. L., Ames A. E. M., Kuczaj S. A. II. Acoustic behavior associated with cooperative task success in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal Cognition*, 2016, vol. 19, iss. 4, pp. 789–797. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-0978-1>.
20. Dubrovsky N. A., Krasnov P. S., Titov A. A. Discrimination of solid elastic spheres by an echolocating porpoise *Tursiops truncatus*. In: *Proceedings of the 7th International Congress on Acoustics*. Budapest, Hungary, 1971, vol. 3, pp. 533–536.
21. Griffin D. R., Webster F. A., Michael C. R. The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour*, 1960, vol. 8, iss. 3–4, pp. 141–154. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(60\)90022-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(60)90022-1).
22. Janik V. M. Source levels and the estimated active space of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) whistles in the Moray Firth, Scotland. *Journal of Comparative Physiology A*, 2000, vol. 186, iss. 7–8, pp. 673–680. <https://doi.org/10.1007/s003590000120>.
23. Johnson M., Madsen P. T., Zimmer W. M. X., De Soto N. A., Tyack P. L. Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2004, vol. 271, suppl. 6, pp. 383–386. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0208>.
24. Lammers M. O., Schotten M., Au W. W. L. The spatial context of free-ranging Hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*) producing acoustic signals. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2006, vol. 119, iss. 2, pp. 1244–1250. <https://doi.org/10.1121/1.2151804>.
25. Lammers M. O., Au W. W. L., Herzing D. L. The broadband social acoustic signaling behavior of spinner and spotted dolphins. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2003, vol. 114, iss. 3, pp. 1629–1639. <https://doi.org/10.1121/1.1596173>.
26. Love R. H. Dorsal-aspect target strength of an individual fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1971, vol. 49, iss. 3B, pp. 816–823. <https://doi.org/10.1121/1.1912422>.
27. Madsen P. T., Surlykke A. Functional convergence in bat and toothed whale biosonars. *Physiology (Bethesda)*, 2013, vol. 28, iss. 5, pp. 276–283. <https://doi.org/10.1152/physiol.00008.2013>.
28. Mayberry H. W., Faure P. A. Morphological, olfactory, and vocal development in big brown bats. *Biology Open*, 2015, vol. 4, no. 1, pp. 22–34. <https://doi.org/10.1242/bio.201410181>.

29. Morozov V. P., Akopian A. I., Burdin V. I., Zaitseva K. A., Sokovykh I. A. Sequential frequency of location signals of dolphins as a function of distance from the target. *Biofizika*, 1972, vol. 17, no. 1, pp. 139–145. (in Russ.).
30. Miller L. A., Pristed J., Møhl B., Surlykke A. The click sounds of narwhals (*Monodon monoceros*) in Inglefield Bay, Northwest Greenland. *Marine Mammal Science*, 1995, vol. 11, iss. 4, pp. 491–502. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1995.tb00672.x>.
31. Miller P. J. O., Johnson M. P., Tyack P. L. Sperm whale behavior indicates the use of echolocation click buzzes ‘creaks’ in prey capture. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2004, vol. 271, iss. 1554, pp. 2239–2247. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2863>.
32. Murchison A. E. Detection range and range resolution in echolocating bottlenose porpoise (*Tursiops truncatus*). In: *Animal Sonar Systems* / R. G. Busnel, J. F. Fish (Eds). New York: Plenum Press, 1980, pp. 43–70.
33. Richardson W. J., Greene C. R., Malme C. I., Thomson D. H. *Marine Mammals and Noise*. San Diego: Academic Press, 1995, 576 p.
34. Rasmussen M. H., Lammers M. O., Beedholm K., Miller L. A. Source levels and harmonic content of whistles in white-beaked dolphins (*Lagenorhynchus albirostris*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2006, vol. 120, iss. 1, pp. 510–517. <https://doi.org/10.1121/1.2202865>.
35. Ridgway S. H., Moore P. W., Carder D. A., Romano T. A. Forward shift of feeding buzz components of dolphins and belugas during associative learning reveals a likely connection to reward expectation, pleasure and brain dopamine activation. *Journal of Experimental Biology*, 2014, vol. 217, iss. 16, pp. 2910–2919. <https://doi.org/10.1242/jeb.100511>.
36. Ryabov V. A. Some aspects of analysis of dolphins’ acoustical signals. *Open Journal of Acoustics*, 2011, vol. 1, pp. 41–54. <https://doi.org/10.4236/oja.2011.12006>.
37. Ryabov V. A. Acoustic signals and echolocation system of the dolphin. *Biophysics*, 2014, vol. 59, iss. 1, pp. 135–147. <https://doi.org/10.1134/S0006350914010199>.
38. Ryabov V. A. The study of acoustic signals and the supposed spoken language of the dolphins. *St. Petersburg Polytechnical University Journal: Physics and Mathematics*, 2016, vol. 2, iss. 3, pp. 231–239. <https://doi.org/10.1016/j.spjpm.2016.08.004>.
39. Wisniewska D. M., Johnson M., Nachtigall P. E., Madsen P. T. Buzzing during biosonar-based interception of prey in the delphinids *Tursiops truncatus* and *Pseudorca crassidens*. *Journal of Experimental Biology*, 2014, vol. 217, iss. 24, pp. 4279–4282. <https://doi.org/10.1242/jeb.113415>.
40. Wisniewska D. M., Johnson M., Beedholm K., Wahlberg M., Madsen P. T. Acoustic gaze adjustments during active target selection in echolocating porpoises. *Journal of Experimental Biology*, 2012, vol. 215, iss. 24, pp. 4358–4373. <https://doi.org/10.1242/jeb.074013>.
41. Yovel Y., Au W. W. L. How can dolphins recognize fish according to their echoes? A statistical analysis of fish echoes. *PLoS ONE*, 2010, vol. 5, no. 11, e14054. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014054>.
42. Zaslavsky G. L., Ryabov V. A. Target classification in the dolphin. In: *ACOUSTICS 2011: A New Decade – A New Reality: Rethinking Acoustic Practices for the Austerity Decade*: Proceedings of a meeting, 14–15 September 2011, Glasgow, Scotland, UK / Institute of Acoustics, 2001, vol. 23, pt 4, pp. 75–78.
43. Zaslavskiy G. L. The auditory time resolution in bottlenose dolphin: behavioural experiments versus auditory evoked potential methods. In: *Proceedings of the 9th European Conference on Underwater Acoustics*. France, Paris, 2008, pp. 571–576. <http://webistem.com/acoustics2008/acoustics2008/cd1/data/articles/000101.pdf>.

HYDROACOUSTICAL REGULARITIES OF FOOD BEHAVIOR OF DOLPHINS**V. A. Ryabov**

T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS, Feodosia, Russian Federation

E-mail: ryaboff@inbox.ru

Hydroacoustic regularities of food behavior of dolphins are determined by characteristics and functionality of their acoustic signals. All the acoustic signals of dolphins are classified depending on their physical characteristics by the theory of signals and echolocation as follows: sequences of ultrashort ultrawideband coherent pulses – ‘clicks’, frequency-modulated (FM) simultones with uniformly distributed tones – ‘whistles’, packets of mutually coherent pulses (CI), packets of mutually noncoherent pulses (NI) and packets of versatile pulses (VI). They play the role of probing signals of six dolphin sonars optimized for solving various echolocation tasks. The possibilities of using the signals by dolphins in searching and classifying food objects by echolocation have been studied in this work on the basis of both experimental data obtained by the researcher and those available in literature. The dolphins can use sequences of ‘clicks’ to detect food objects (individual fish at the distance up to 70–110 m, a school of fish at the distance up to 450–600 m) and conspecifics (dolphins) (at the distance up to 450–600 m) and to classify food objects. The dolphins can use ‘whistles’ to detect food objects (individual fish at the distance up to 2 km, a school of fish at the distance up to 9–13 km) and conspecifics (dolphins) (at the distance up to 9–13 km) and to determine their range and relative radial velocity. ‘Whistles’ provide higher accuracy and the range of echolocation of food objects and conspecifics compared to ‘clicks’ (by more than an order of magnitude). Furthermore, the FM sonar provides the measure of the radial velocity of approaching or distance removing of underwater object to or from a dolphin. However, an acute analysis of the amplitude-time regularities of the fish echo for the purpose of their classification is the advantage of sonar using ‘clicks’. The dolphins can use the packs of CI at the distances shorter than 2.5 m for tracing the position dynamics of the prey aiming at accurate capture. The high hearing resolution of the dolphin in time is about 0.02 ms; it allows processing the subtle temporal dynamics of the echoes. Packs of NI (signals of spoken language) can be used by dolphins to organize various types of association and complex cooperation between themselves when hunting and catching fish. Packets of VI can be used by dolphins to expand the echolocation of the survey area around the dolphin in order to improve the quality of food objects monitoring, regardless of the position of the dolphin’s head, as well as to determine the range, relative radial velocity and class of food objects, at short distances. Evolution and perfection of various types of acoustic signals, sonars and various methods of processing echo signals in dolphins is caused, first of all, by optimization of hydroacoustic regularities of their food behavior, along with the need for orientation in three-dimensional space. One can assume the presence of similar hydroacoustic regularities of food behavior in Odontoceti based on the similarity of their acoustic signals and morphology. The acoustic regularities of food behavior of dolphins and bats are similar, despite the fact that they have different habitats (water and terrestrial-air), and these mammals belong to different orders of the animal kingdom (Cetacea and Chiroptera).

Keywords: dolphin, bat, feeding behavior, hydroacoustics, regularities, sonar, echolocation, signal