

ЭХОЛОКАЦИОННЫЕ СИГНАЛЫ,  
ИЗДАВАЕМЫЕ ДИКИМИ ДЕЛЬФИНАМИ

© 2004 г. У. У. Л. Ау

*Гавайский институт морской биологии**Программа по исследованию морских млекопитающих**a/я 1106, Каулуа, Гавайи, 96734 США*

Поступила в редакцию 02.12.2003 г.

Большая часть данных об эхолокации дельфинов получена на основе изучения дельфинов, живущих в неволе, при выполнении ими различных заданий по эхолокации. Проведенные недавно измерения эхолокационных сигналов в дикой природе расширили наши представления о характеристиках этих сигналов в естественных условиях. Регистрация неискаженных эхолокационных сигналов свободно плавающих дельфинов в полевых условиях может быть непростой задачей. Для регистрации эхолокационных сигналов четырех видов дельфинов в природных условиях использовалась симметричная звездообразная антенна из четырех гидрофонов. С помощью этой антенны регистрировались эхолокационные сигналы следующих видов дельфинов: белоносых дельфинов в Исландии, атлантических пятнистых дельфинов на Багамских островах, касаток в Британской Колумбии и черных дельфинов в Новой Зеландии. Эхолокационные сигналы дельфинов различных видов имеют много общего. Спектры большинства сигналов были бимодальными, т.е. имели два пика – один на низких частотах, и другой приблизительно на октаву выше по частоте. Уровень сигнала гидролокационного источника изменялся как функция  $20 \log R$ , что предполагает наличие нестационарного усиления в процессе гидролокации на стадии излучения, а не при приеме. В связи с результатами исследования возникает вопрос, могут ли сигналы, испускаемые дельфинами в неволе, формироваться в зависимости от получаемого ими задания, в отличие от тех, которые ими используются в более естественных условиях.

## ВВЕДЕНИЕ

Большая часть наших представлений об эхолокационных сигналах различных видов дельфинов сформирована на основе исследований, проводившихся на животных в неволе (Ау, 1993). Из этих исследований мы узнали, что дельфины испускают высокочастотные сигналы-щелчки с пиковой частотой до 100–130 кГц и шириной полосы в диапазоне 30–55 кГц. Сигналы излучаются в виде луча, направленного вперед и слегка вверх по отношению к продольной оси животного. Ширина испускаемого луча по уровню 3 дБ может изменяться в диапазоне  $10^\circ$ – $16^\circ$  в зависимости от вида дельфина. Другой важной характеристикой излучающей системы является то, что сигналы, измеренные в стороне от оси луча, искажены по сравнению с сигналами, зарегистрированными на оси. Наконец, спектр сигналов может зависеть от уровня излучения: чем выше уровень излучения, тем больше центральная частота сигналов [1, 2].

Точное измерение эхолокационных сигналов, испускаемых дельфинами на свободе в естественных условиях, может оказаться затруднительным, поскольку гидролокационный луч относительно узок. Если не регистрировать сигналы близко к оси луча, формируемого животным, бу-

дут зарегистрированы искаженные сигналы. Кроме того, очень трудно определить расстояние от записывающего гидрофона до движущегося дельфина, чтобы измерить уровень излучения сигналов (уровень звукового давления на расстоянии 1 м от дельфина). Мы успешно преодолели эти трудности путем использования линейной антенны с короткой базой, состоявшей из четырех гидрофонов, расположенных в виде симметричной звезды, как это показано на схеме, приведенной на рис. 1. Схема антенны напоминает букву “У” с лучами длиной 45.7 см, расположенными под углом  $120^\circ$  друг к другу. На конце каждого луча расположен гидрофон, а четвертый гидрофон находится в геометрическом центре буквы “У”. Расстояние до дельфина, испускающего эхолокационные сигналы, может быть определено по измеренной разнице времен прихода сигналов между центральным гидрофоном и остальными гидрофонами. Это расстояние определяется при помощи формулы (1) [3]:

$$R = \frac{c^2(\tau_{01}^2 + \tau_{02}^2 + \tau_{03}^2) - 3a^2}{2c(\tau_{01} + \tau_{02} + \tau_{03})}, \quad (1)$$

где  $\tau_{0i}$  – разница времен прихода сигнала между центральным и  $i$ -м гидрофоном. Калибровка ан-

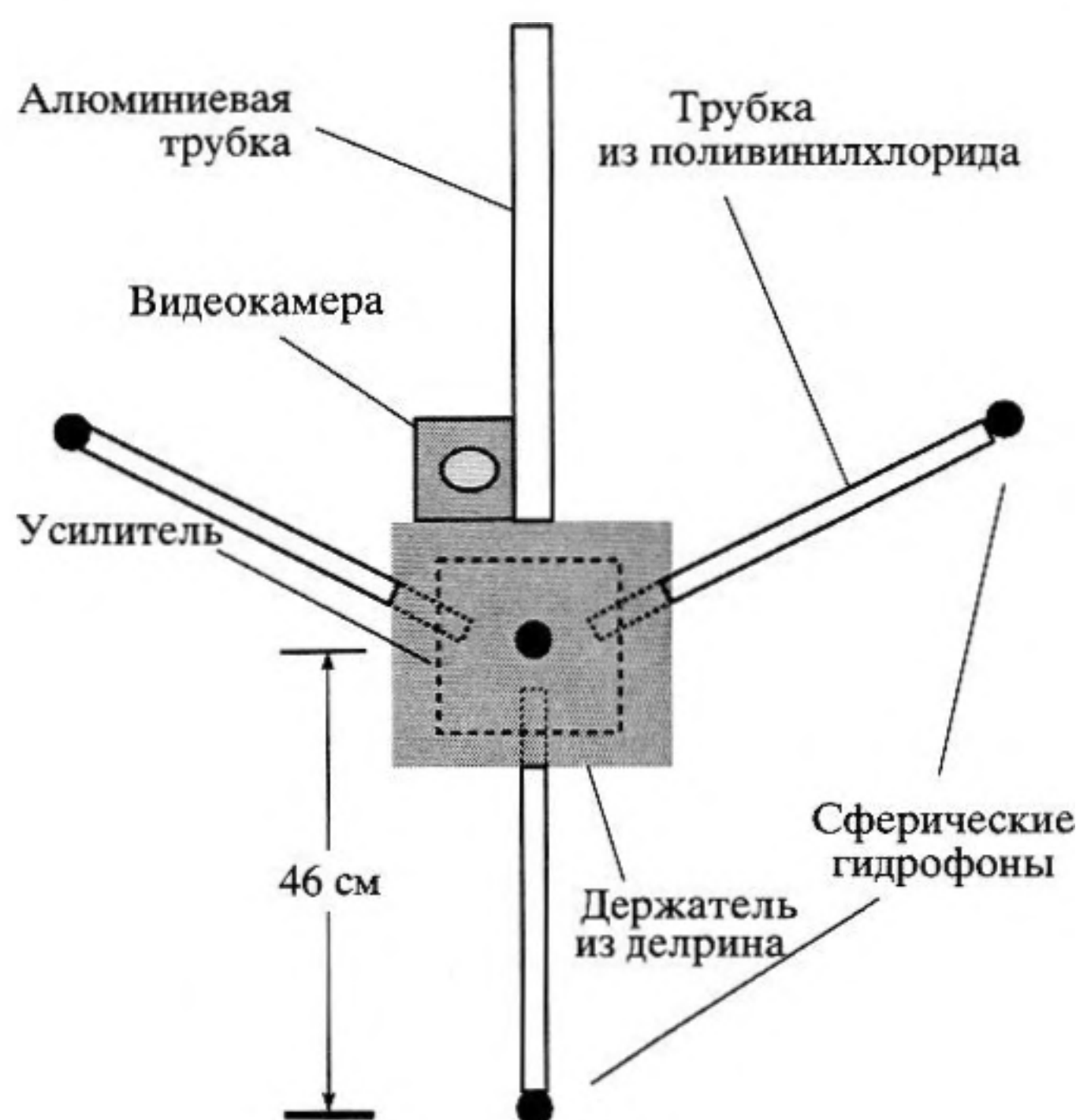


Рис. 1. Симметричная звездообразная антенна, применявшаяся для регистрации эхолокационных сигналов дельфинов в полевых условиях.

тенны по модельному сигналу дельфина показала наличие ошибки, равной только 12%, при расчете удаления на 25 м, что соответствует ошибке на потери при распространении, равной всего 1.1 дБ. В водонепроницаемом корпусе с тыльной стороны держателя гидрофонов находился усилитель и формирователи сигнала для каждого гидрофона. Рядом с центральным гидрофоном была установлена видеокамера в водонепроницаемом кожухе. Многожильный кабель длиной 77 м, состоявший из пяти коаксиальных проводов и двух кабелей питания постоянного тока, соединял антенну с контейнером, где находились усилители, фильтры и блок питания.

Симметричная звездообразная антенна использовалась для регистрации эхолокационных сигналов атлантических пятнистых дельфинов (*Stenella frontalis*) на песчаных отмелях у Багамских островов [3], белоносых дельфинов (*Lagenorhynchus albirostris*) в водах Исландии [4], касаток (*Orcinus orca*) в Британской Колумбии [5] и черных дельфинов (*Lagenorhynchus obscurus*) в районе Каикоура в Новой Зеландии [6]. За исключением касаток, на свободе дельфины обычно излучают короткие широкополосные щелкающие сигналы (<80 мкс) с бимодальным спектром: низкочастотный максимум лежит между 30–50 кГц, а высокочастотный – между 80–120 кГц. Приблизительно 70–80% сигналов, зарегистрированных в естественных условиях, были бимодальными.

Касатки излучают эхолокационные сигналы вдвое большей длительности и с частотным спектром приблизительно вдвое уже, чем у других изучавшихся видов дельфинов.

Эхолокационные сигналы оцифровывались с помощью двух 12-битных спаренных синхронных плат сбора выборочной информации Gage-1210, подключенных к портативному компьютеру через два слота EISA. Система сбора информации работала с частотой выборки 500 кГц в режиме предзапуска. Когда компьютер выдавал сигнал на платы Gage-1210 на сбор данных, начиналась непрерывная синхронная оцифровка акустических сигналов по четырем каналам, а результаты поступали на отдельные устройства циклической памяти каждой из плат Gage-1210. Когда эхолокационный сигнал регистрировался центральным гидрофоном, происходил запуск платы сбора данных. Отбирались и загружались в компьютер двести точек до момента запуска и двести точек после него на каждый канал. В каждом измерении можно было загрузить совокупность из 80 щелчков перед тем, как записать данные на жесткий диск. Специальная карта ISA была разработана для измерения временного промежутка между регистрацией щелчков, а также для запуска светодиода, который вспыхивал, показывая, что зарегистрирован щелчок. Данные, полученные между щелчками, также загружались и записывались на жесткий диск. Часы на переносном видеомagneтоне были синхронизированы с часами компьютера, чтобы синхронизировать видеоизображение с акустическими данными.

В ходе экспериментов в полевых условиях животные (за исключением касаток) часто кружили вокруг нашей лодки на расстоянии 30–50 м и совершали “пробежки” к антенне, постоянно излучая эхолокационные сигналы по мере приближения. Касатки часто кормились возле крутых скал в проливе Джонстона (Британская Колумбия, Канада). Мы выбирали позицию для нашей лодки приблизительно в 100–150 м на их пути, и они редко отплывали в сторону, за исключением того, что они огибали антенну, чтобы ее не задеть, если она оказывалась на их пути. Расстояние до дельфина, излучавшего эхолокационный сигнал, определялось путем измерения разницы времен прихода сигнала на центральный и остальные три гидрофона. Анализировались только сигналы, имевшие наибольшую амплитуду на центральном гидрофоне или отличавшиеся не более чем на 3 дБ от сигналов наибольшей амплитуды. Критерий в 3 дБ применим на расстояниях около 5–15 м. Когда дельфин приближается на расстояние 4 м к антенне, углы между дельфином и разными гидрофонами могут значительно увеличиться, если животное приближается вдоль средней линии антенны. Однако, в большинстве случаев, дельфи-

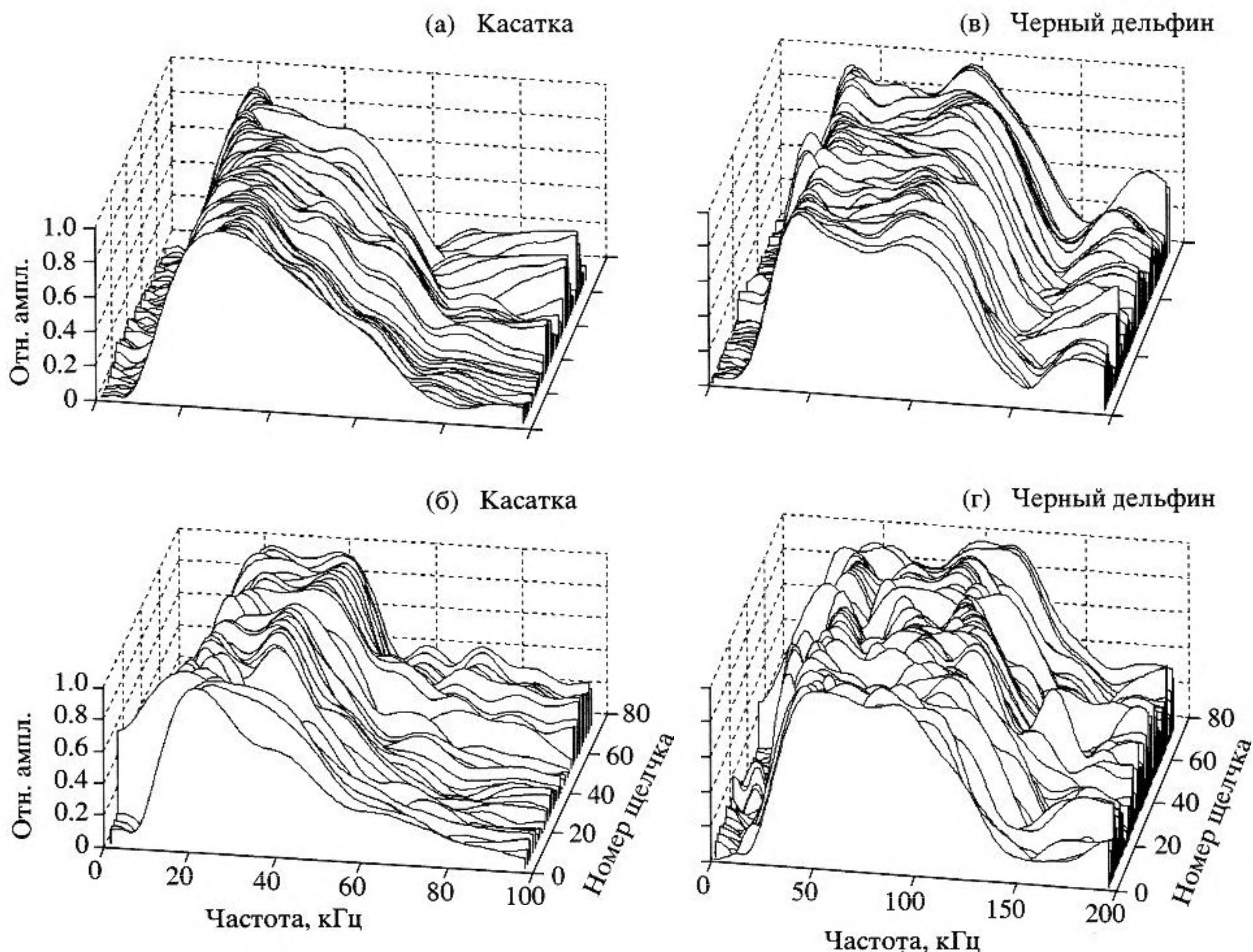


Рис. 2. Каскадное представление спектров четырех серий из нескольких щелчков для (а, б) достаточно типичных сигналов касаток и черных дельфинов, соответственно, и (в, г) для серий щелчков с существенными изменениями, издаваемых касатками и черными дельфинами, соответственно.

ны приближаются к антенне под косым углом, так что углы между дельфином и разными гидрофонами были не очень велики и критерий в 3 дБ может быть использован в качестве приближения. Видеоизображения использовались только в особых условиях, поскольку их качество меняется в зависимости от условий освещенности и видимости. Кроме того, если дельфины приближаются к антенне под косым углом, они будут вне обзора камеры на различных участках своей траектории.

### ФОРМА СИГНАЛА И СПЕКТР

Серии эхолокационных щелчков могут сильно отличаться друг от друга, и причину этих различий трудно понять. Следовательно, для того, чтобы определить основные характеристики эхолокационных сигналов, их нужно описывать статистически. Отличия наблюдаются и при регистрации сигналов, издаваемых дельфинами в нево-

ле в контролируемых ситуациях [7], также как и на свободе. Наилучший способ познакомиться с такими различиями – взглянуть на спектры серии щелчков в виде каскада. Четыре примера серий щелчков показаны на рис. 2: два примера – для *Orcinus orca* [5] и два примера – для *Lagenorhynchus obscurus* [6]. Каскадное представление на рис. 2а для касаток демонстрирует вполне типичные спектры с небольшими отличиями, в то время как на рис. 2в видно намного больше различий. Это справедливо также и в отношении сигналов черных дельфинов, представленных на рис. 2б и 2г. Необходимо отметить, что частотный масштаб для случая черных дельфинов вдвое превышает масштаб для случая касаток. Аналогичные каскадные представления имеются также и для случаев белоносых и атлантических пятнистых дельфинов.

Форма эхолокационных сигналов и их спектры представлены на рис. 3. И атлантические пятнистые дельфины, и касатки, и черные дельфины

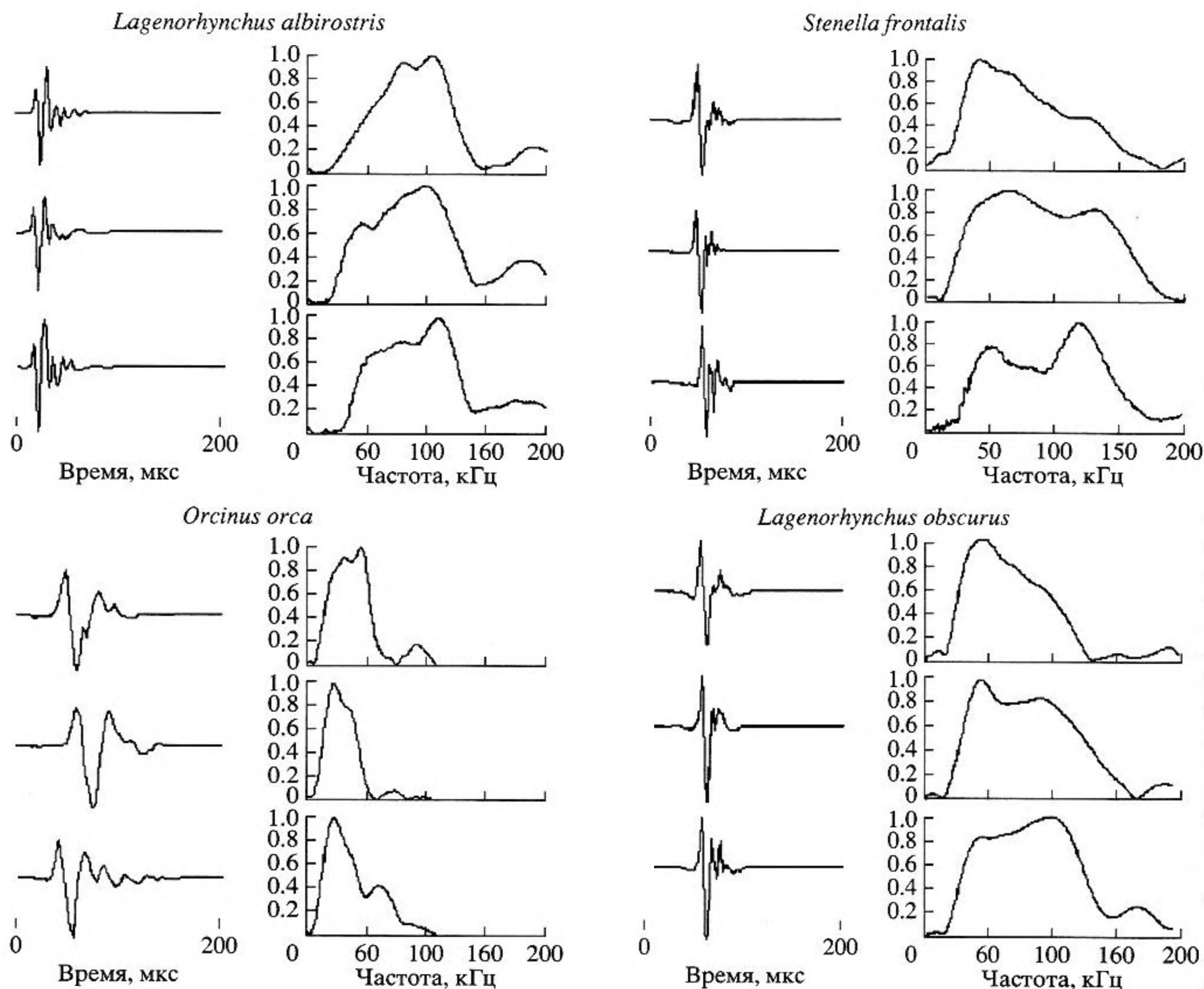


Рис. 3. Типичные формы сигналов и их спектры для четырех рассматриваемых видов дельфинов.

испускали три основных типа сигналов. В спектре сигналов первого типа наблюдался основной низкочастотный максимум, а спектры двух других типов сигналов были бимодальными, причем в некоторых из них основным был низкочастотный максимум, а в некоторых – высокочастотный. Сигналы со спектром с одним низкочастотным максимумом наблюдались обычно в 8–15% или меньшем количестве случаев. Бимодальные сигналы наблюдались в 75–89% случаев. Белоносые дельфины выпускали, в основном, бимодальные сигналы, впрочем, в редких случаях регистрировались и сигналы с одним низкочастотным максимумом. Наличие бимодальных сигналов очевидно из каскадных представлений на рис. 2, и такая бимодальность способствует широкополосности этих сигналов.

Форма сигналов и их спектры очень схожи для всех видов дельфинов, если не учитывать харак-

терные пиковые частоты и длительность сигналов. Постулат, что щелчок – это просто импульс, представляется приемлемым в данном случае и может быть связан с точкой зрения, что существует не много различных способов испускать щелчки, и что механизмы их генерации совпадают у большинства зубатых китообразных. Сигналы, выпускаемые касатками, являются единственными в своем роде среди дельфинов, поскольку они на октаву ниже по частоте и имеют длительность вдвое большую, чем сигналы других видов дельфинов.

#### НЕСТАЦИОНАРНОЕ УСИЛЕНИЕ

На рис. 4 в виде графиков рассеяния показаны уровни сигнала в зависимости от расстояния для указанных четырех видов дельфинов. Сплошная

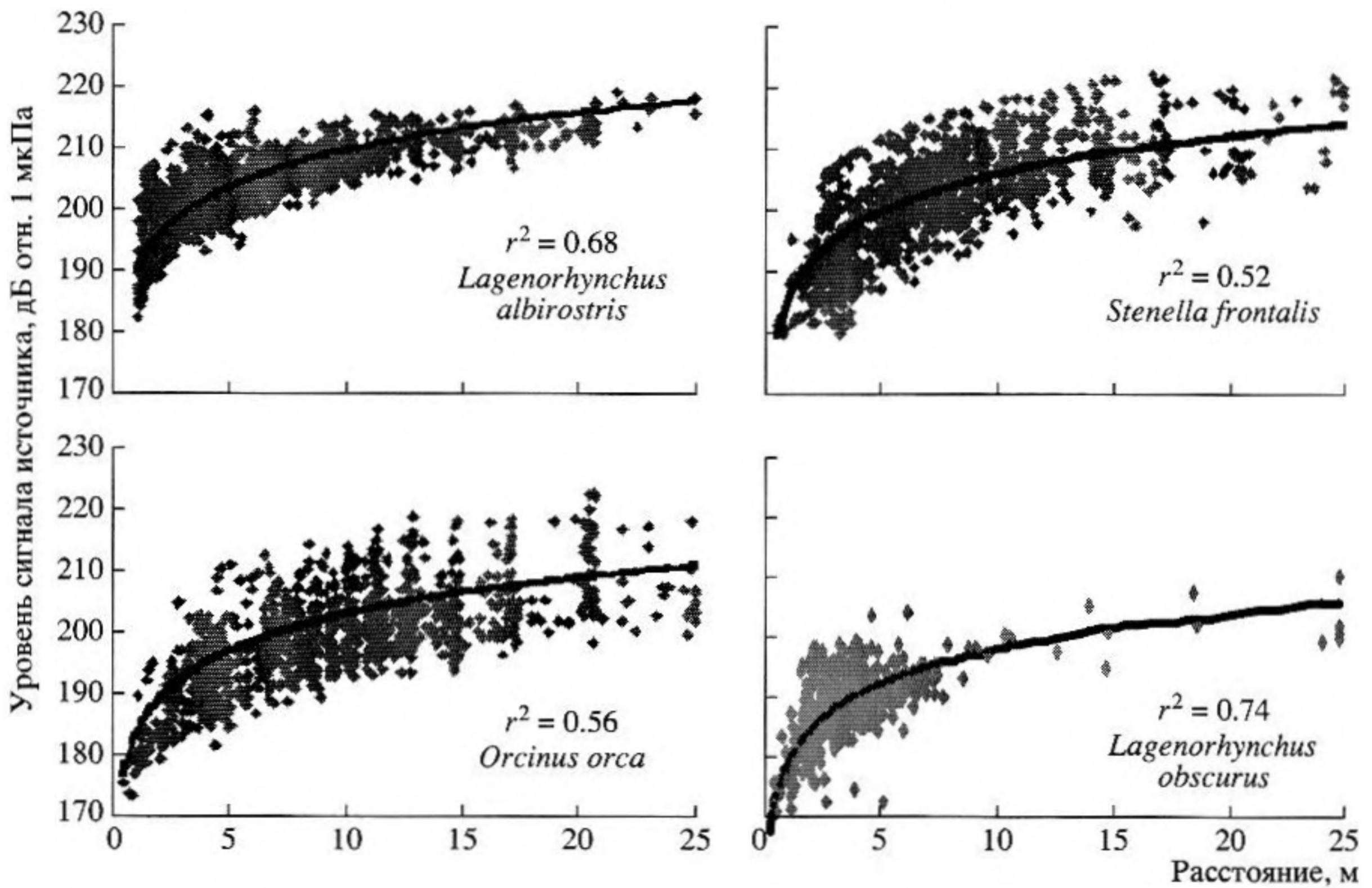


Рис. 4. График рассеяния для уровня сигнала источника в зависимости от расстояния от дельфина до измерительной антенны. Сплошная линия соответствует наилучшему согласию с уравнением  $K + 20\log R$ , где  $K$  – постоянная, а  $R$  – расстояние.

линия на каждом графике соответствует наилучшему согласию с уравнением

$$SL = K + 20\log R, \quad (2)$$

где  $R$  – расстояние от дельфина до антенны, а  $K$  – постоянная, обеспечивающая наилучшее согласие уравнения с экспериментальными данными. Значение постоянной  $K$  для различных видов дельфинов равно

$$K = \begin{cases} 190.3 \text{ дБ} - Lagenorhynchus albirostris \\ 185.3 \text{ дБ} - Stenella frontalis \\ 181.4 \text{ дБ} - Orcinus orca \\ 177.8 \text{ дБ} - Lagenorhynchus obscurus, \end{cases} \quad (3)$$

Значения  $r^2$  представляют собой квадрат коэффициента корреляции экспериментальных значений и сплошной линии на графике. Значения  $r^2$  варьировались от 0.52 до 0.74, что указывает на сильную корреляцию между кривой  $20\log R$  и данными рассеяния.

Ау и Бенуа-Берд [8] объяснили эти изменения уровня сигнала как некоторую форму нестационарного усиления. Поскольку чувствительность приема или слуха дельфинов является, по-видимому, постоянной и не может изменяться, эволюция дельфинов привела к возникновению нестационарного усиления на стадии излучения эхоло-

кационного процесса, а не на стадии приема, как в промышленных гидролокаторах и у некоторых видов летучих мышей [9]. В случае одиночной цели оптимальная функция нестационарного усиления должна вести себя как функция  $40\log R$ , компенсируя потери на двухпроходную сферическую расходимость. Однако если цель представляет собой косяк рыбы, уровень принимаемого эхосигнала (RL) от косяка может быть записан как

$$RL = SL - 20\log R + S_v + 10\log V, \quad (4)$$

где  $SL$  – уровень сигнала источника,  $R$  – расстояние,  $S_v$  – коэффициент рассеяния,  $V$  – объемный множитель, соответствующий диаграмме направленности излучения-приема дельфинов. Если подставить значения (3) для уровня сигнала источника в выражение (4), уровень принимаемого эхосигнала не будет зависеть от расстояния. Следовательно, дельфины, охотящиеся на рыбные косяки с помощью своих эхолокационных систем, будут иметь идеальную функцию нестационарного усиления для сохранения уровня эхосигнала относительно постоянным, независимо от расстояния до косяка. Ситуация не всегда бывает идеальной, поскольку характерное время интегрирования у дельфинов связано с их слуховой системой, так что только часть эхосигналов используется в процессе обнаружения.

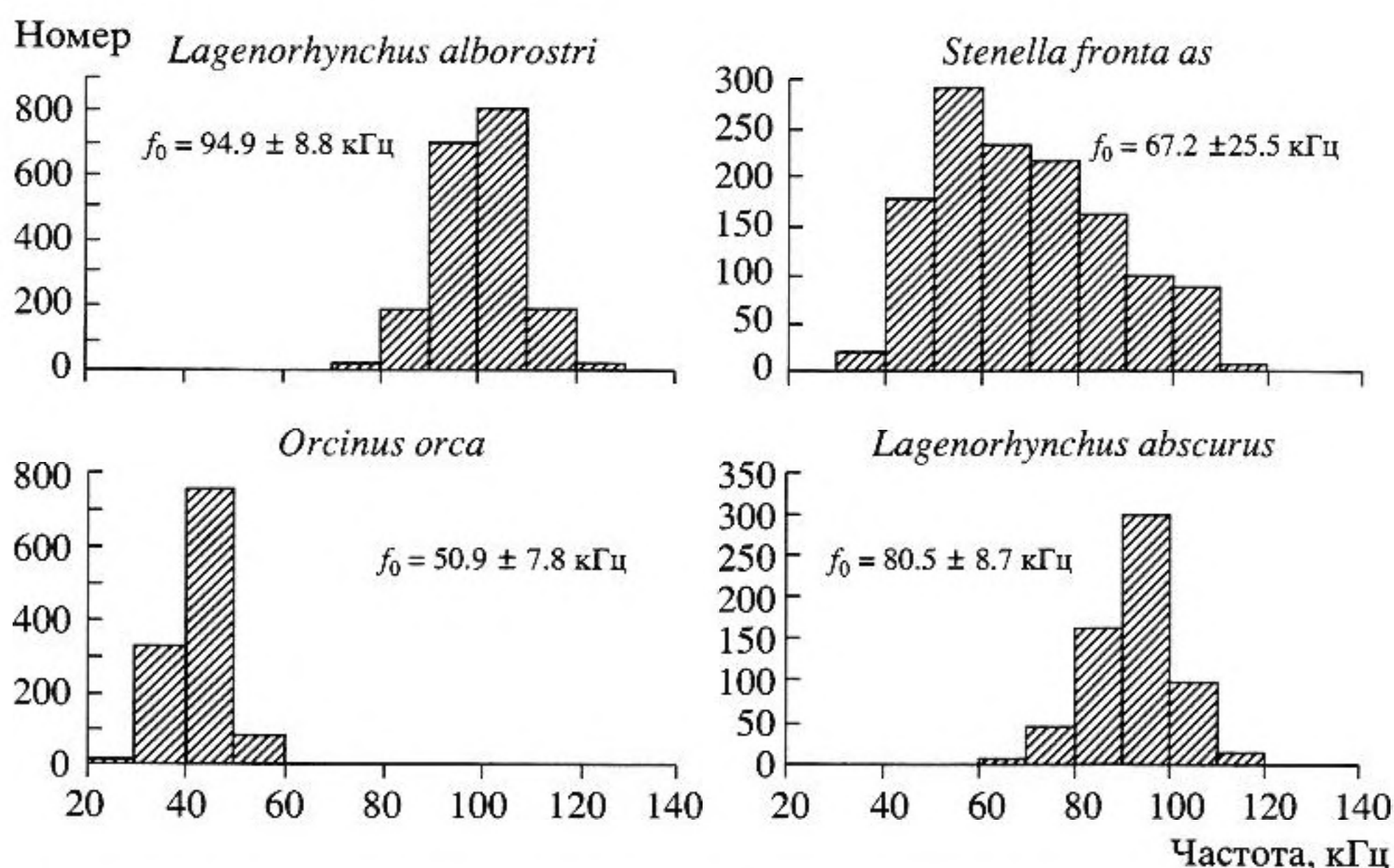


Рис. 5. Гистограммы центральных частот для четырех рассматриваемых видов дельфинов. Для каждого вида показаны также средние и стандартные отклонения.

## СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Поскольку большинство частот сигналов, зарегистрированных в естественных условиях, имеют бимодальные спектры, для описания спектров удобнее использовать не пиковую, а центральную частоту. Центральная частота определяется как частота, которая делит энергию в частотном спектре пополам, что математически соответствует [11]

$$f_0 = \frac{\int_0^{\infty} f |S(f)|^2 df}{\int_0^{\infty} |S(f)|^2 df}, \quad (5)$$

где  $S(f)$  – преобразование Фурье эхолокационного сигнала, а  $f$  – мгновенная частота. Гистограммы центральных частот для четырех видов дельфинов показаны на рис. 5. Показаны также средние и стандартные отклонения центральной частоты для каждого из видов дельфинов.

Дельфины рода *Lagenorhynchus* имели самую высокую центральную частоту спектра из обсуждаемых здесь четырех видов дельфинов. Центральные частоты большей части сигналов белоносых дельфинов лежали между 90 и 110 кГц. Большинство сигналов черных дельфинов имело центральные частоты около 80 и 100 кГц, что на 10 кГц ниже, чем в случае белоносых дельфинов. Это кажется довольно странным, т.к. белоносые дельфины намного больше черных и почти вдвое тяжелее. Можно было бы ожидать, что центральная частота в случае черных дельфинов будет выше той, которая наблюдалась в действительности.

Сигналы атлантических пятнистых дельфинов были в большей степени разнесены по частоте: их центральные частоты лежали между 40 и 110 кГц, а максимум на гистограмме – между 50 и 60 кГц. Несмотря на то, что атлантические пятнистые дельфины несколько меньше белоносых, их центральные частоты были также ниже, чем в случае белоносых дельфинов. Эхолокационные сигналы касаток имели самую низкую центральную частоту, причем большая часть энергии приходилась на диапазон 40–50 кГц.

Ширина спектра определяется по уровню 3 дБ или как среднеквадратичная ширина вокруг центральной частоты. Определение ширины по уровню 3 дБ в случае бимодального спектра может оказаться ошибочным, поскольку в этом случае она будет соответствовать частотному диапазону только вокруг пиковой частоты. Среднеквадратичная ширина полосы, по-видимому, больше подходит для случая сигналов с бимодальным спектром. Гистограммы для среднеквадратичной ширины полосы обычно указывают на более широкую полосу, чем в случае определения по уровню 3 дБ [3]. Это – ширина полосы частот вокруг центральной частоты, которая математически определяется как [11]

$$\beta = \frac{\int_0^{\infty} (f - f_0)^2 |S(f)|^2 df}{\int_0^{\infty} |S(f)|^2 df}, \quad (6)$$

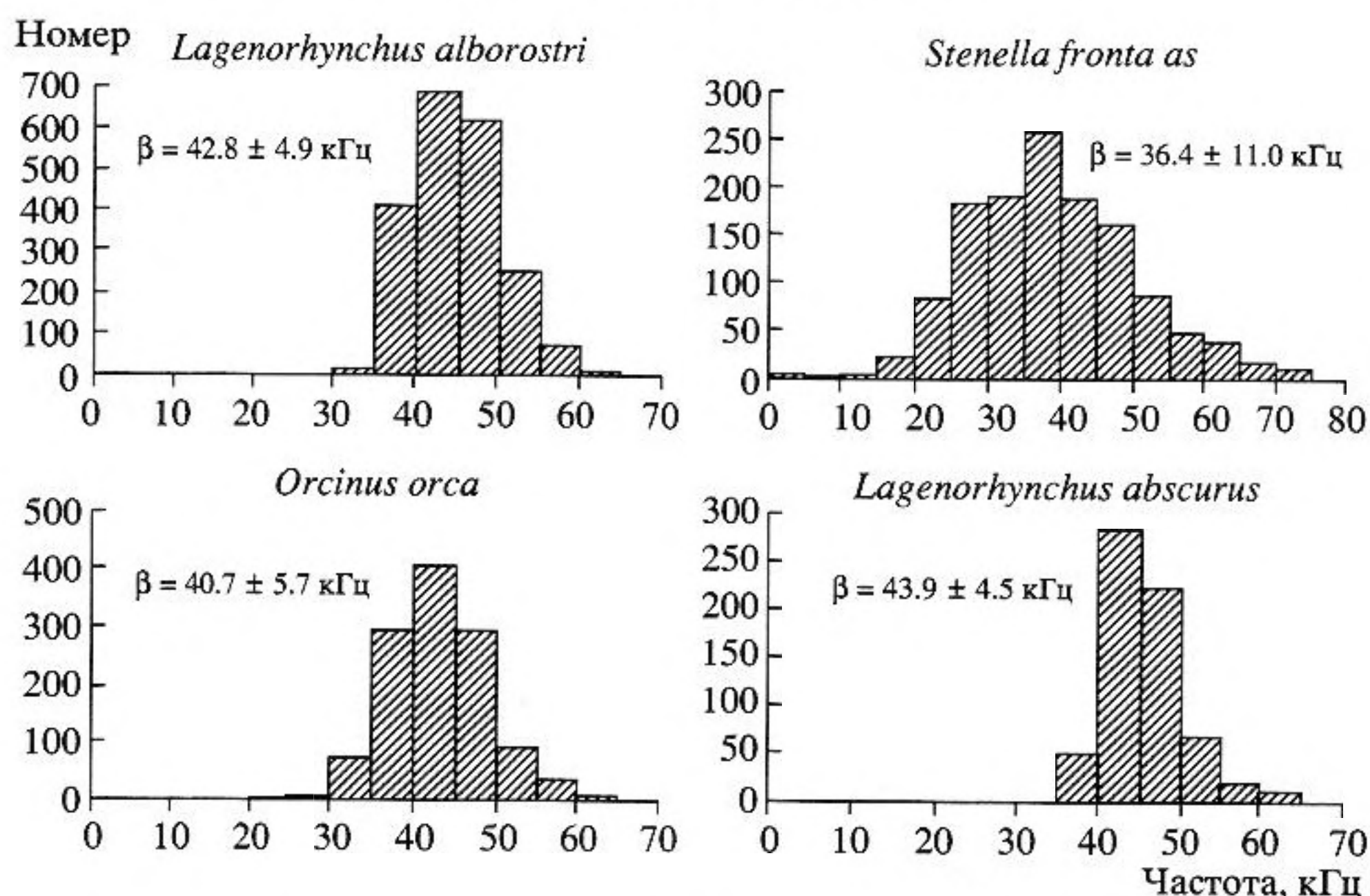


Рис. 6. Гистограммы среднеквадратичной ширины полосы для четырех рассматриваемых видов дельфинов. Для каждого вида показаны также средние и стандартные отклонения.

где  $f_0$  – центральная частота из выражения (6). Гистограммы для среднеквадратичной ширины полосы эхолокационных сигналов четырех видов дельфинов, обсуждаемых в данной статье, показаны на рис. 6, где также показаны соответствующие средние и стандартные отклонения.

Эхолокационные сигналы, испускаемые двумя видами *Lagenorhynchus* были самыми широкополосными. Следующими по ширине полосы были сигналы *Orcinus orca*. Гистограммы для обоих видов *Lagenorhynchus* очень похожи, и из них видно, что среднеквадратичная ширина полосы для их сигналов лежит в диапазоне 40–50 кГц. Среднеквадратичные ширины сигналов белоносых и черных дельфинов 42,8 и 43,9 кГц также очень схожи. Гистограммы для ширины полосы сигналов атлантических пятнистых дельфинов показывают, что большинство сигналов имели ширину полосы в диапазоне от 25 до 50 кГц со средним значением 36,4 кГц. Сигналы касаток были более узкополосными, причем большинство сигналов имело ширину полосы от 20 до 25 кГц.

Удобным способом определения относительной ширины полосы сигнала является определение его добротности. Добротность сигнала определяется как

$$Q = \frac{f_0}{\Delta f}, \quad (7)$$

где  $\Delta f$  – ширина полосы сигнала, равная  $\beta$ , если используется среднеквадратичное значение ширины, а  $f_0$  – центральная частота, определяемая из выражения (5). При использовании средней цент-

ральной частоты и среднеквадратичной ширины полосы, мы имеем следующие значения добротности  $Q$  для различных видов дельфинов:

$$Q = \begin{cases} 2.2 & \text{Lagenorhynchus albirostris} \\ 1.9 & \text{Stenella frontalis} \\ 1.3 & \text{Orcinus orca} \\ 1.8 & \text{Lagenorhynchus obscurus.} \end{cases} \quad (8)$$

Эти значения  $Q$  относительно малы и указывают на широкополосный характер сигналов, испускаемых дельфинами. Касатки имеют наименьшее значение  $Q$  и наиболее широкополосный сигнал относительно значения центральной частоты.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ И ВЫВОДЫ

Одним из наиболее важных результатов исследований дельфинов, излучающих эхолокационные сигналы, в естественных условиях с помощью линейной антенны с короткой базой является обнаружение нестационарного усиления в эхолокационной системе дельфинов. Полученные результаты показывают, что по мере того, как дельфины сближаются с целью, уровень сигнала эхолокационного источника непрерывно уменьшается на 6 дБ каждый раз при уменьшении расстояния до цели в два раза. Такое уменьшение уровня сигнала источника с уменьшением расстояния до антенны представляет собой некоторую форму динамического управления нестационар-

ным усилением в эхолокационной системе дельфинов. Вместо изменения усиления в приемном тракте, изменяется уровень сигнала на выходе системы. В обычных гидролокационных системах амплитуда излучаемого сигнала поддерживается постоянной, в то время как нестационарное усиление используется в приемнике. Нестационарное усиление используется летучими мышами на этапе приема, т.к. чувствительность их слуха уменьшается с помощью сокращения мышцы в среднем ухе непосредственно перед излучением сигнала и восстанавливается как  $40\log R$  [9]. Устройство среднего уха дельфина – исключительно сложное и его роль для слуха дельфинов и механизм функционирования не ясны [12]. Цепочка слуховых косточек усилена и жестко связана с оболочками и кольцевыми связками, а сами косточки плотнее и массивнее, чем у наземных млекопитающих соответствующего размера. Эти адаптационные изменения препятствуют эффективному рефлексу среднего уха, почему и необходимы другие средства управления усилением.

Для того чтобы поддерживать постоянный уровень эхосигнала от одиночного объекта охоты по мере приближения к нему дельфина, усиление в гидролокационной системе должно изменяться как  $40\log R$ , а не  $20\log R$ . Однако многие виды дельфинов охотятся на рыбные косяки [13]. Гидролокационные эхосигналы в этом случае будут похожи на объемную реверберацию, и будут состоять из суммы многих отдельных эхосигналов, отраженных от отдельных рыб. Амплитуда эхосигналов объемной реверберации возрастает с уменьшением расстояния как функция  $20\log R$  [11]. Следовательно, по мере приближения дельфина к рыбному косяку, амплитуда эхосигналов будет оставаться постоянной, т.к. животное постепенно динамически уменьшает амплитуду испускаемого сигнала пропорционально  $20\log R$ . Если дельфин приближается к одиночному объекту, уровень эхосигнала увеличивается по мере сокращения расстояния между ними, однако, не так быстро, как это происходило бы при отсутствии управления усилением.

Динамическое управление уровнем сигнала эхолокационного источника, возможно, является не результатом познавательного процесса, а, скорее, естественным следствием того, каким образом генерируются эхолокационные щелчки. Обычно, дельфины испускают эхолокационные щелчки с частотой, позволяющей эхосигналам вернуться к животному до излучения следующего щелчка [7]. Вследствие этого, частота повторения увеличивается по мере приближения животного к цели [14, 15]. Щелчки генерируются в назальной системе дельфина путем управления потоком воздуха через акустические губы, ранее упоминавшиеся как комплекс задних сумча-

тых/обезьяньих губ [16, 17]. Сначала дельфин создает повышенное давление в своей назальной системе [18], а затем испускает серию щелчков с относительно низкой частотой повторения, причем животное постоянно подстраивает эту частоту по мере обнаружения целей [19]. Если дельфин считает необходимым поддерживать значение излучаемой акустической энергии относительно постоянным или не выходящим за определенные пределы для каждого цикла повышения давления, то амплитуда сигнала может быть высокой при низкой частоте повторения, но она должна постоянно снижаться по мере увеличения частоты повторения. Данные, приведенные на рис. 4, согласуются с точкой зрения, что существует связь между частотой повторения и уровнем сигнала источника.

Преимуществом наличия связи между уровнем сигнала источника и расстоянием до цели и, соответственно, частотой повторения щелчков является то, что из нескольких принятых эхосигналов можно сделать вывод об относительном размере цели. Уровень сигнала эхолокационного источника связан с расстоянием до цели таким образом, что при известном расстоянии уровень сигнала источника предсказуем с небольшими вариациями, что делает сравнение уровня отдельного эхосигнала с уровнями эхосигналов по предыдущему опыту действительно простым. Нет необходимости вычислять расстояние до цели, которое автоматически учитывается благодаря связи уровня сигнала источника и частоты повторения. При больших расстояниях сканирование лучом, производимое дельфином, которое является эффективным на коротких дистанциях, бесполезно с точки зрения определения размера цели, поскольку размер области, охватываемой лучом гидролокатора, может быть намного больше цели. Однако, все-таки, дельфины могут определять относительный размер цели по уровню эхосигналов.

Другим интересным результатом регистрации эхолокационных сигналов в естественных условиях является преобладание эхолокационных сигналов с бимодальным спектром. Единственным животным, которое в неволе испускало преимущественно бимодальные сигналы, была ложная касатка. У нее 77% сигналов имели бимодальные спектры [2]. Причина излучения малого количества бимодальных сигналов в экспериментах с животными в неволе может быть связана с использованием некоторыми дельфинами относительно высоких уровней излучаемого сигнала. По-видимому, когда уровень сигнала эхолокационного источника приближается к максимальному для конкретного дельфина, излучаются уни-модальные сигналы с одним высокочастотным максимумом [3, 6].

Уровни сигнала источника, приведенные на рис. 3, кажутся неожиданными, поскольку можно было бы ожидать, что большее по размеру животное будет излучать сигналы большей интенсивности, чем животное меньшего размера. Если на минуту забыть о результатах для касаток, то видно, что самые большие дельфины из трех видов действительно испускали наиболее интенсивные сигналы, а самые маленькие – сигналы наименьшей амплитуды. Уровень сигналов, излучаемых касатками, был почти на 9 дБ ниже уровня сигналов белоносых дельфинов. Однако более уместно рассматривать плотность потока излучаемой энергии, поскольку дельфины имеют интегрирующую слуховую систему, которая чувствительна к энергии акустических сигналов [7]. Удобным способом для рассмотрения этого вопроса является рассмотрение влияния формы сигналов на плотность потока энергии. Пусть  $p(t) = As(t)$  – форма эхолокационного сигнала (щелчка), где  $A$  – максимальная амплитуда, а  $s(t)$  – нормированный форм-фактор, описывающий временную форму сигнала, такой, что максимальное значение  $|s(t)|$  равно или меньше единицы. Теперь плотность потока энергии можно записать в виде

$$E = 10 \log \left( A^2 \int_0^T s^2(t) dt \right) = \\ = 20 \log(A) + 10 \log \left( \int_0^T s^2(t) dt \right). \quad (9)$$

В выражении (9) плотность потока энергии определяется как амплитудой сигнала, так и его нормированной формой. Из типичных сигналов, приведенных на рис. 3, видно, что сигналы, излучаемые касатками, приблизительно вдвое длиннее сигналов, излучаемых белоносими дельфинами, а вклад нормированной формы сигнала в случае касаток приблизительно на 6 дБ больше такого вклада в случае белоносых дельфинов. Следовательно, в случае белоносых дельфинов плотность потока излучаемой энергии только на 3 дБ больше, чем в случае касаток. Возможно, тип добычи также будет влиять на уровень сигнала, излучаемого любым видом дельфинов. Касатки в проливе Джонстона предпочитают кормиться чавычей, которая имеет длину от 0.6 до 0.8 м [5, 20]. Эта рыба, возможно, намного больше селедки и трески, на которую, как известно, охотятся белоносые дельфины, и характеризуется намного большей силой цели. Сила цели при облучении со спины для отдельной рыбы приведена в [21]:

$$TS = 19.1 \log(L) + 0.9 \log(\lambda) - 35, \quad (10)$$

где  $L$  – длина рыбы, а  $\lambda$  – длина волны гидролокационного сигнала. Разность силы цели для чавы-

чи и добычи белоносого дельфина может быть записана в виде

$$\Delta TS = 19.1 \log \left( \frac{L_s}{L_h} \right) + 0.9 \log \left( \frac{f_{0La}}{f_{00o}} \right), \quad (11)$$

где  $L_s$  – длина чавычи,  $L_h$  – типичная длина селедки,  $f_{0La}$  – средняя центральная частота для белоносого дельфина (94.9 кГц),  $f_{00o}$  – средняя центральная частота для касатки (50.9 кГц). Если предположить, что типичная чавыча в 3–4 раза больше добычи белоносого дельфина, то сила цели для отдельной рыбы при облучении со спины будет на 9–12 дБ больше в случае касатки. Если рассматривать отдельную рыбу, то эхосигналы в ситуации, типичной для касатки, будут на 6–9 дБ интенсивнее, чем в случае белоносого дельфина. Однако белоносые дельфины обычно охотятся за косяками рыбы, в то время как касатки в Британской Колумбии охотятся на отдельных лососей. Поэтому, очень вероятно, что уровни эхосигналов для обоих видов дельфинов могут быть очень близкими.

Трудно судить об общих свойствах эхолокационных сигналов, используемых дельфинами в естественных условиях, исходя из результатов, полученных только для четырех видов зубатых китообразных. Исследования дельфинов в естественных условиях позволяют предположить, что форма и спектр сигналов несколько отличаются от измеренных экспериментально в контролируемых условиях с дельфинами в неволе. Для получения данных, достаточных для обобщений, необходимы эксперименты с большим числом видов дельфинов в естественных условиях. Существует приблизительно 65 видов зубатых китообразных, а в данной статье обсуждаются результаты, полученные только для четырех видов. Необходимо предпринять дальнейшие усилия для записи эхолокационных сигналов дельфинов на свободе с использованием антенны из гидрофонов с целью измерения уровня излучаемых сигналов и осевых сигналов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен за помощь в проведении полевых экспериментов д-ру Дениз Херцинг (эксперименты с *S. frontalis*), д-ру Ли Миллер и мисс Мэриэн Расмуссен (эксперименты с *L. albirostris*), д-ру Джону Форду и мисс Келли Оллман (эксперименты с *O. orca*) и д-ру Беренду Вурсигу (эксперименты с *L. obscurus*). Эта работа поддержана Отделом военно-морских исследований (Office of Naval Research), менеджер проекта – д-р Роберт Джизинер. Данный проект № 1173 выполнен в Гавайском институте морской биологии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Au W.W.L., Carder D.A., Penner R.H., Scronce B.L. "Demonstration of Adaptation in Beluga whale Echolocation Signals". *J. Acoust. Soc. Am.* 1985. V. 77. P. 726-730.
2. Au W.W.L., Pawloski J.L., Nachtigall P.E., Blonz M., Gisner R.C. "Echolocation signals and transmission beam pattern of a false killer whale (*Pseudorca crassidens*)". *J. Acoustic. Soc. Am.* 1995. V. 98. P. 51-59.
3. Au W.W.L., Herzing D.L. "Echolocation signals of wild Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*)". *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 113. P. 598-604.
4. Rasmussen M.H., Miller L.A., Au W.W.L. "Source levels of clicks from free-ranging white beaked-dolphins (*Lagenorhynchus albirostris* Gray 1846) recorded in Icelandic waters". *J. Acoustic. Soc. Am.* 2002. V. 111. P. 1122-1125.
5. Au W.W.L., Ford J.K.B., Home J.K., Allman K.A. "Echolocation signals of free-ranging killer whales (*Orcinus orca*) and modeling of foraging for chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*)". *J. Acoust. Society of Am.* 2003 (accepted for publication).
6. Au W.W.L., Wursig B. "Echolocation signals of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) in the wild". *J. Acoust. Soc. Am.* 2003 (submitted for publication).
7. Au W.W.L. "The Sonar of Dolphins". Springer-Verlag, New York. (1993).
8. Au W.W.L., Benoit-Bird, K.J. "Automatic gain control in the echolocation system of dolphins". *Nature.* 2003. V. 423. P. 861-863.
9. Simmons L.A., Moffat A.J.M., Masters W.M. "Sonar gain control and echo detection thresholds in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*". *J Acoust Soc Am.* 1992. V. 91. P. 1150-1163.
10. Urlick R.J. "Principles of Underwater Sound". McGraw Hill: New York, 1983.
11. Rihaczek A.W. "Principles of High-Resolution Radar". McGraw Hill, 1969.
12. Ketten D.R. "Cetacean Ears". In *Hearing by Whales and Dolphins*. W.W.L. Au, A.N. Popper, R.R. Fay (Eds.). Springer-Verlag: New York, 2000. P. 43-108.
13. Heithaus M.R., Dill, L.M. "Feeding strategies and tactics". In *Encyclopedia of Marine Mammals*. W.F. Perrin, B. Wursig, J.G.M. Thewissen (Eds.). Academic Press: San Diego, 2002. P. 411-422.
14. Evans W.W., Powell B.A. "Discrimination of different metallic plates by an echolocating delp'hinid". In *Animal Sonar Systems: Biology and Bionics*. R.G. Busnel (Ed.). Laboratoire de Physiologie Acoustique, Jouy-en-Josas, (1967). P. 363-382.
15. Morozov B.P., Akapiam A.E., Burdin V., Zaitseva K.A., Solovkh Y.A. "Tracking frequency of the location signals of dolphins as a function of distance to the target". *Biofizika.* 1972. V. 17. P. 139-145.
16. Cranford T. "The anatomy of acoustic structures in the spinner dolphin forehead as shown by x-ray computed tomography and computer graphics". In *Animal Sonar: Processes and Performance*. P.E. Nachtigall, P.W.B. Moore (Eds.). Plenum: New York, 1988. P. 67-77.
17. Cranford T. "In Search of Impulse Sound Sources in Odontocetes". In *Hearing by Whales and Dolphins*. W.W.L. Au, A.N. Popper, R.R. Fay (Eds.). Springer-Verlag: New York, 2000. P. 109-155.
18. Ridgway S.H., Carder D.A., Kamonick T., Smith R.R., Schlundt C.E., Elsberry, W.R. "Hearing and whistling in the deep ocean: depth influences whistle spectra but does not attenuate hearing by white whales (*Delphinapterus leucas*) (*Odontoceti cetacea*)". *Journal of Experimental Biology.* 2001. V. 204. P. 3829-3841.
19. Penner R.H. "Attention and detection in dolphin echolocation". In *Animal Sonar: Processes and Performance*. P.E. Nachtigall, P.W.B. Moore (Eds.). Plenum Press: New York, 1988. P. 707-713.
20. Ford J.K.B., Graeme E.M., Barrett-Lennard L.G., Morton A.B., Palm R.S., Balcomb III, K.C. "Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters". *Can. J. Zool.* 1998. V. 76. P. 1456-1471.
21. Love R.H. "Dorsal-aspect target strength of an individual fish". *J. Acoustic. Soc. Am.* 1971. V. 49. P. 816-823.

## Echolocation Signals of Wild Dolphins

W. W. L. Au

Most of our understanding of dolphin echolocation has come from studies of captive dolphins performing various echolocation tasks. Recently, measurements of echolocation signals in the wild have expanded our understanding of the characteristics of these signals in a natural setting. Measuring undistorted dolphin echolocation signals with free swimming dolphins in the field can be a challenging task. A four hydrophone array arranged in a symmetrical star pattern was used to measure the echolocation signals of four species of dolphins in the wild. Echolocation signals of the following dolphins have been measured with the symmetrical star array: white-beaked dolphin in Iceland, Atlantic spotted dolphins in the Bahamas, killer whales in British Columbia, and dusky dolphin in New Zealand. There are many common features in the echolocation signals of the different species. Most of the signals had spectra that were bimodal: two peaks, one at low frequencies and another about an octave higher in frequency. The source level of the sonar transmission varies as a function of  $20 \log R$ , suggesting a form of time-varying gain but on the transmitting end of the sonar process rather than the receiving end. The results of the field work call into question the issue of whether the signals used by captive dolphins may be shaped by the task they are required to perform rather than what they would do more naturally.