

УДК 591.582+599.537

## КАТАЛОГ ДИСКРЕТНЫХ ТИПОВ ЗВУКОВ, ИЗДАВАЕМЫХ РЕЗИДЕНТНЫМИ КОСАТКАМИ (*ORCINUS ORCA*) АВАЧИНСКОГО ЗАЛИВА П-ВА КАМЧАТКА

© 2004 г. О. А. Филатова<sup>1</sup>, А. М. Бурдин<sup>2,3</sup>, Э. Хойт<sup>4</sup>, Х. Сато<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119899  
e-mail: alazor@rambler.ru

<sup>2</sup>Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,  
Петропавловск-Камчатский 683024

<sup>3</sup>Центр по изучению жизни моря, Аляска, США

<sup>4</sup>Общество охраны китов и дельфинов. Шотландия. Великобритания

<sup>5</sup>Дальневосточный проект по косатке, Япония

Поступила в редакцию 06.05.2003 г.

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

Косатка (*Orcinus orca* L.) - самый крупный представитель семейства дельфиновых (Delphinidae) подотряда зубатых китов (Odontoceti) - обитает практически во всех морях и океанах от Арктики до Антарктики, однако степень изученности этого вида в различных географических районах крайне неоднородна. Сведения о численности, распределении и других особенностях биологии косаток отрывочны. Североамериканские исследователи установили, что в Британской Колумбии и на Аляске существуют как минимум три экологических типа косаток: прибрежные резидентные (рыбоядные) и транзитные (питающиеся морскими млекопитающими) и океанические (offshore) (тип питания четко не определен), которые различаются экологией, социальной организацией, вокальным репертуаром, а также генетически (Ford, 1984; Baird, Whitehead, 2000). В российских водах регулярного изучения косаток до последнего времени не проводилось, а собранная во времена китобойного промысла информация ограничивалась в основном данными по морфологии и исследованием содержимого желудков добытых животных (Томилин, 1957, 1962; Слепцов, 1955; Бетешева, 1961; Иванова, 1961). Недавние исследования (Владимиров, 1993; Шунтов, 1993) касались преимущественно общей численности косаток. Социальная структура, особенности поведения и акустический репертуар косаток в российских морях до недавнего времени оставались абсолютно не изученными (Burdin et al., 2001).

Косатка, как и большинство видов дельфиновых, обладает обширным вокальным репертуаром. Все издаваемые косатками звуки можно разделить на три основных класса: эхолокационные шелчки, свисты и импульсные крики (Ford, 1989). Большинство импульсных сигналов распадается на несколько различимых на слух дискретных типов. Многолетние исследования акустического поведения в различных точках Земного шара (Канада (Ford, 1984, 1991), Аляска (Yurk et al., 2002), Норвегия (Moore et al., 1988)) показали, что каждая группа косаток имеет уникальный репертуар дискретных типов звуков, передающийся из поколения в поколение не генетически, а посредством обучения. В пользу отсутствия генетической запрограммированности вокального репертуара косаток свидетельствует в первую очередь тот факт, что детеныши наследуют репертуар только материнской группы, при этом мать и отец, как правило, относятся к разным группам, что было доказано методами молекулярно-генетических исследований (Barrett-Lennard, 2000). Кроме того, было показано наличие изменений в параметрах некоторых типов звуков за период 12-13 лет, причем эти изменения происходили параллельно у всех членов группы, независимо от возраста и пола (Deecke et al., 2000). Был описан (Vain, 1986) случай, когда молодая самка, пойманная в Исландии, после нескольких лет совместного содержания стала имитировать крики самки из Британской Колумбии, не входившие прежде в ее

репертуар, что также говорит о способности косаток к вокальному обучению.

Вокальное обучение широко распространено среди птиц (Kroodsma, Miller, 1996), в то время как среди млекопитающих известно только для китообразных, настоящих тюленей (Phocidae), некоторых летучих мышей и человека (Janik, Slater, 1997). Географические вариации в акустических репертуарах, характерные для некоторых наземных млекопитающих, являются, как правило, результатом географической изоляции и передаются из поколения в поколение генетически, а не посредством вокального обучения (Никольский, 1980; Ford, 1984). Передающиеся посредством обучения специфические вокальные традиции симпатрических либо соседствующих групп или субпопуляций млекопитающих называются диалектами (Conner, 1982). Среди млекопитающих косатки являются одними из немногих возможных объектов для изучения вокальных диалектов и эволюционных механизмов, лежащих в основе их образования.

Для корректного описания вокальных диалектов необходима четкая и недвусмысленная классификация репертуара дискретных типов звуков исследуемой популяции. Целью данного исследования было качественное и количественное описание и классификация дискретных криков косаток Авачинского залива полуострова Камчатка. В настоящей статье представлен каталог дискретных типов звуков, используемых камчатскими косатками резидентного (рыбоядного) экотипа (Burdin et al., 2001), которые в отличие от транзитных активно издают звуки и обладают более обширным вокальным репертуаром (Ford, 1984).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для данной работы был использован материал, собранный в сентябре 1999-2000 и в августе-сентябре 2001-2003 гг. в районе о-ва Старичков (52°46'38" с. ш., 158°37'55" в. д.) в Авачинском заливе п-ова Камчатка.

Звуки записывали с надувной моторной лодки при помощи цифрового магнитофона Sony DAT TCD-D100 с моногидрофоном "Offshore Acoustics" с диапазоном частот от 10 Гц до 40 кГц. Запись производилась с частотой дискретизации 44.1 кГц. Параллельно животных фотографировали для индивидуального распознавания методом фотоидентификации (Bigget al., 1983).

Запись звуков с помощью ненаправленного гидрофона не позволяет определить направление на звук, так что невозможно установить, какому животному принадлежит каждый конкретный крик. За период исследований нами было встречено 33 группы косаток. Было идентифицировано 199 животных, из них 52 (26%) самцов, 37 (19%)

самки с детенышами, 37 (19%) детеныши и 73 (37%) молодые либо самки без детенышей.

Звуки записывали в следующих поведенческих контекстах: перемещение (все животные движутся в одном направлении тесной либо рассредоточенной группой), кормление (хаотические занывивания в одном месте либо загон косяка рыбы "каруселью"), социализация (выпрыгивание из воды, удары по воде хвостом и грудными плавниками, плавание на боку и спине), отдых (дрейф на поверхности воды либо медленное перемещение с редкими занывиваниями).

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

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

На сонограмме измерялись следующие параметры: общая длительность звука; расстояние между частотными полосами в начале, середине и в конце звука (основного компонента), в точке с минимальной и в точке с максимальной частотой: число пиков частоты; наличие или отсутствие накладывающейся высокочастотной составляющей (рис. 1). По этим значениям вычисляли такие параметры как глубина частотной модуляции (разность между максимальной и минимальной частотой), интервал от начала звука до точки максимума и от начала звука до точки минимума.

Статистический анализ проводили в программе Statistica 6.0. Для анализа было использовано 1926 звуков. По таким параметрам как длительность звука, расстояние между частотными поло-

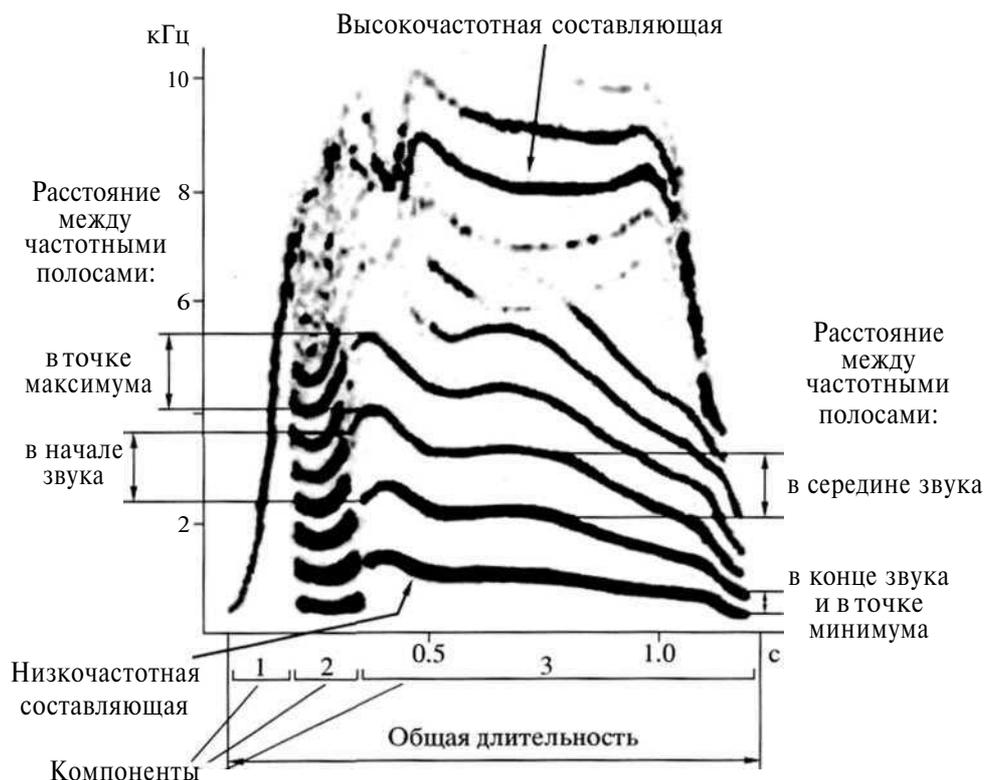


Рис. 1. Частотно-временные параметры, измеренные на сонограмме (звук типа K5iii).

сами в начале, середине и конце звука (или основного компонента звука) и в точках минимума и максимума, число пиков частоты вычисляли средние и величину стандартного отклонения по типам и подтипам звуков. Для сравнения изменчивости внутри и между типами и подтипами звуков использовали одномерный дисперсионный анализ. Затем по измеренным и вычисленным параметрам был проведен дискриминантный анализ отдельно по типам и подтипам звуков.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Классификация звуковых сигналов

Одномерный дисперсионный анализ выявил достоверные различия между типами и подтипами дискретных криков по следующим частотно-временным параметрам: длительность звука, расстояние между частотными полосами в начале, середине и конце звука и в точках минимума и максимума, глубина частотной модуляции и число пиков частоты. По таким параметрам как расстояния от начала звука до точек с максимальной и минимальной частотой и наличие высокочастотной составляющей, достоверных различий обнаружено не было (табл. 1).

В табл. 2 показан процент правильного причисления на основе дискриминантного анализа,

проведенного по 19 типам звуков. Средний процент правильного причисления - 89.82%, что достоверно выше случайной величины, для 19 типов составляющей 5.26%. Для отдельных типов процент правильного причисления варьировал от 28.57 до 100%, наименьшим он был для типа K6,

Таблица 1. Результаты одномерного дисперсионного анализа по типам и подтипам звуков косаток

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

Таблица 2. Причисление звуков к типам K1-K21 на основе дискриминантного анализа

Тип звука	Причисление к предсказанному типу																			Процент правильного причисления
	K1	K3	K4	K5	K6	K7	K8	K9	K10	K12	K13	K14	K15	K16	K17	K18	K19	K20	K21	
K1	368	0	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	98.13
K3	0	69	1	5	0	3	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	5	0	80.23
K4	9	0	147	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	91.88
K5	0	7	0	411	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	3	8	0	94.05
K6	4	1	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	28.57
K7	0	0	0	2	0	273	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	98.91
K8	1	1	8	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71.43
K9	0	0	3	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	70.00
K10	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100.00
K12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100.00
K13	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	41	3	0	4	0	0	0	0	0	82.00
K14	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	5	49	2	1	0	0	0	0	0	79.03
K15	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	32	2	0	0	0	0	0	65.31
K16	3	1	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	31	0	1	0	2	0	70.45
K17	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	5	0	3	0	76.19
K18	0	0	2	11	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	53	0	2	0	72.60
K19	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	39	0	0	79.59
K20	0	0	5	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	63	0	0	84.00
K21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	100.00
Всего	387	81	175	458	6	281	27	19	25	30	48	55	35	44	38	61	46	86	23	89.82

который по частотно-временным параметрам схож с типом K16 и отличается от него формой частотной модуляции.

В результате дискриминантного анализа по подтипам средний процент правильного причисления составил 75.74% (табл. 3), а для отдельных подтипов варьировал от 0 до 100%, причем все звуки подтипов с процентом правильного причисления меньше случайного были включены в другие подтипы того же типа. Все звуки подтипа K1iii и почти все подтипа K1iv были отнесены к подтипам K1i и K1ii. Большая часть звуков подтипов K5ii и K5iii были отнесены к подтипу K5i.

#### Каталог дискретных типов звуков

Параметры перечисленных ниже типов и подтипов звуков приведены в табл. 4.

**K1.** Низкочастотные звуки, на слух напоминающие урчание либо скрип двери. Для большинства характерно увеличение частоты от начала к концу звука. Включает четыре подтипа, различающихся в основном рисунком частотной модуляции (рис. 2).

**K3.** Низкий металлический свист. Включает один подтип (рис. 2). Характеризуется простой

структурой и отсутствием либо небольшой глубокой частотной модуляции.

**K4.** На слух напоминает жалобный крик "а". Включает один подтип (рис. 2).

**K5.** Наиболее распространенный тип звука для исследуемой популяции. На слух напоминают крики "ау". Включает три подтипа (рис. 2). Для этих звуков характерна сложная структура с резкими частотными скачками, в большинстве звуков присутствует высокочастотная составляющая. Структура звуков подтипа K5i включает до шести компонентов. Основное отличие подтипа K5ii заключается в более высокой частоте 5-го компонента. Для подтипа K5iii характерно отсутствие резкой границы между 4-м и 5-м компонентами.

**K6.** Растянутый взвизг с наложенным высоким свистом. Включает один подтип (рис. 2). Первые два компонента очень короткие, между ними происходит резкий скачок частоты вверх. Затем следует сильно модулированный основной компонент с накладывающейся высокочастотной составляющей. Завершается звук коротким низкочастотным компонентом с понижающейся частотой.

**K7.** По звуку напоминает длинный свист. Включает один подтип (рис. 2). Характерно нали-

Таблица 3. Причисление звуков к подтипам K1i-K21 на основе дискриминантного анализа

Подтип звука	Причисление к предсказанному подтипу																								Процент правильного причисления					
	K1i	K1ii	K1iii	K1iv	K3	K4	K5i	K5ii	K5iii	K6	K7	K8i	K8ii	K9	K10	K12	K13i	K13ii	K14i	K14ii	K15	K16i	K16ii	K17		K18i	K18ii	K19	K20	K21
K1i	174	26	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	84.47
K1ii	72	31	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29.52
K1iii	38	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00
K1iv	13	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.55
K3	0	0	0	0	68	1	4	0	0	1	4	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	5	0	79.07
K4	8	1	0	0	0	146	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	91.82
K5i	0	0	0	0	7	1	320	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	3	3	3	0	92.75
K5ii	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00
K5iii	0	0	0	0	1	0	62	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	4	0	1.43
K6	4	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0	21.43
K7	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	271	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	98.19
K8i	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	19	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	76.00
K8ii	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.00
K9	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	70.00
K10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100.00
K12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100.00
K13i	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	85.29
K13ii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	8	0	1	0	0	4	0	0	0	0	0	0	50.00
K14i	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	34	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	82.93
K14ii	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	12	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	57.14
K15	0	0	0	0	1	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	2	1	0	0	0	0	0	0	0	65.31
K16i	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	75.00
K16ii	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	15	0	0	1	0	1	0	0	75.00
K17	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	0	3	0	4	0	0	78.57
K18i	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	6	2	4	0	0	25.00
K18ii	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	39	0	0	0	0	0	73.58
K19	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	40	0	0	81.63
K20	0	0	0	0	0	3	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	66	0	88.00
K21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	100.00
Всего	314	70	0	2	82	172	448	0	3	4	280	21	5	18	25	30	37	9	35	22	37	24	28	39	5	52	50	90	23	75.74

Таблица 4. Значения ( $M \pm SD$ ) частотно-временных параметров для типов и подтипов звуков

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

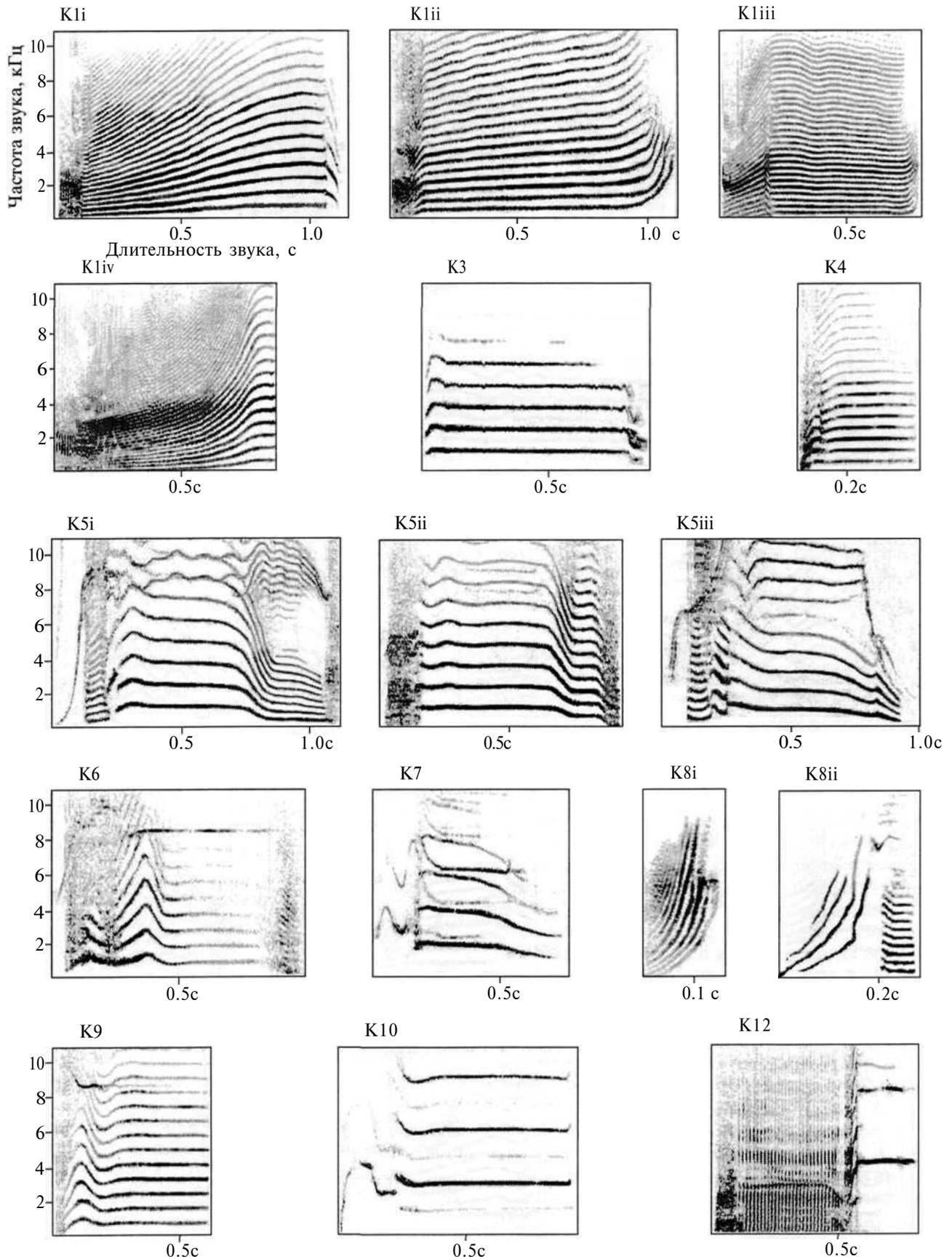


Рис. 2. Сонограммы дискретных типов звуков камчатских косаток.

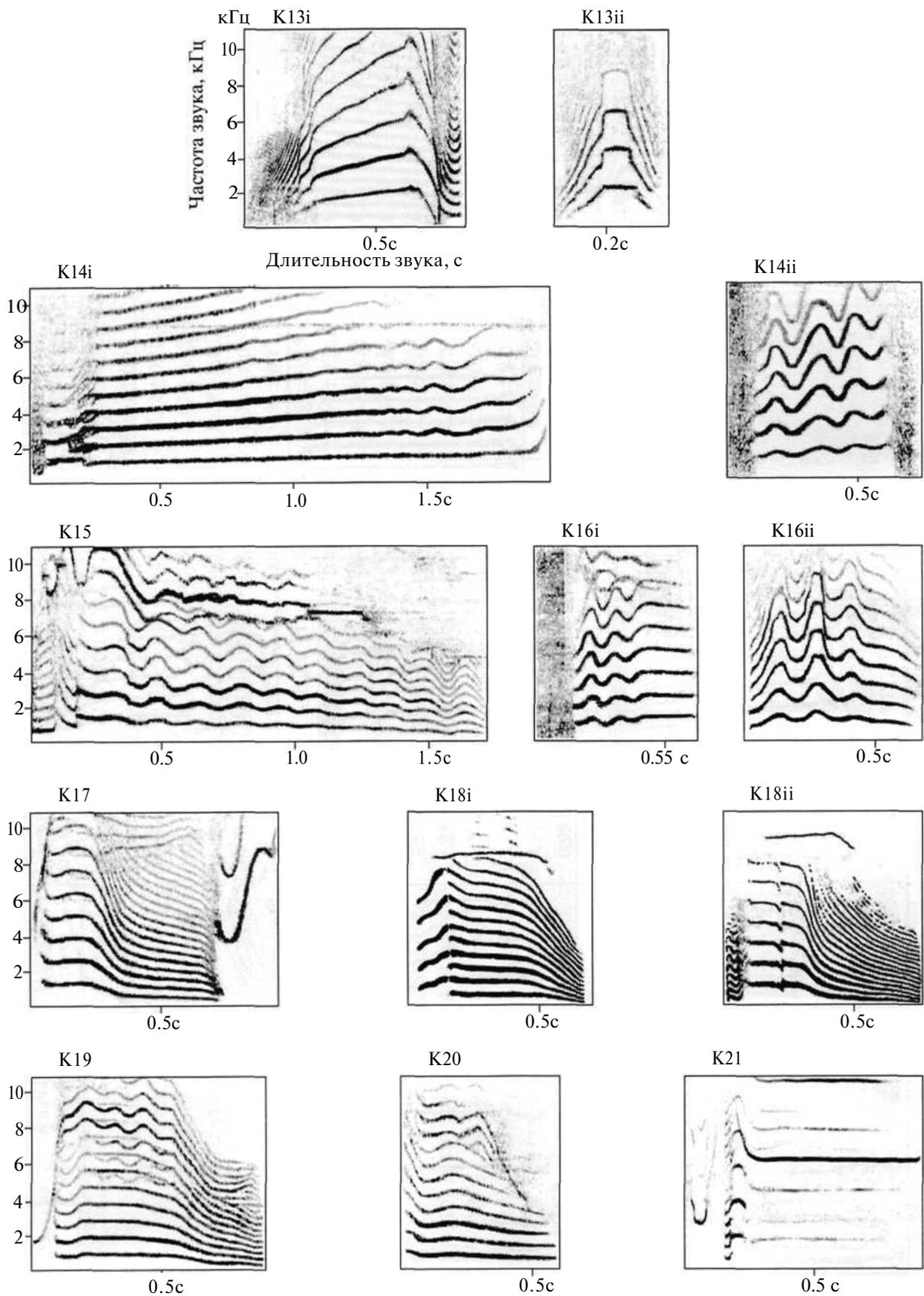


Рис. 2. Окончание.

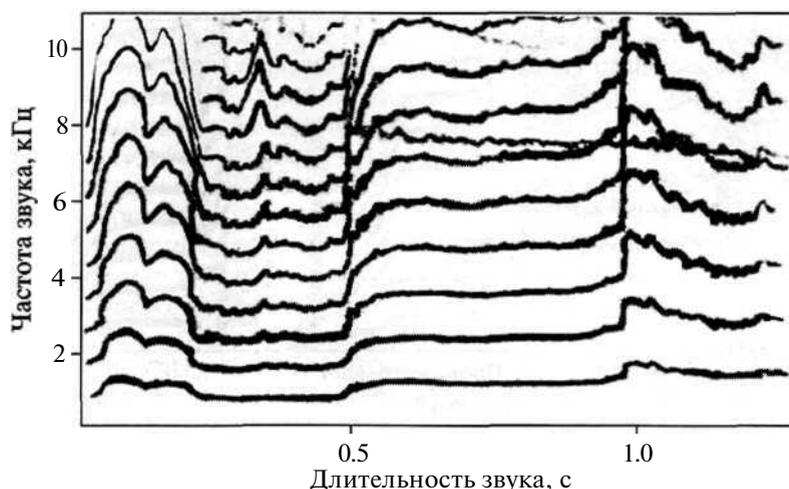


Рис. 3. Сонограмма переменного звука.

чие накладывающейся высокочастотной составляющей.

**К8.** Резкий короткий свист. Включает два подтипа (рис. 2). Очень короткие звуки, характерен резкий подъем частоты. Подтип К8ii завершается частотным скачком вниз на 2-й компонент, представляющий собой немодулированный низкочастотный звук.

**К9.** На слух напоминает крик "оа". Включает один подтип (рис. 2). Характерен пик частоты в начале звука, затем частота понижается и выходит на плато.

**К10.** Простой высокочастотный звук, на слух напоминающий немодулированный свист. Включает один подтип (рис. 2).

**К12.** Состоит из двух частей - низкочастотного урчания и следующего за ним короткого высокочастотного свиста. Включает один подтип (рис. 2).

**К13.** Характерен резкий подъем частоты в начале звука и падение в конце. По звучанию напоминает резкий взвизг. Включает два подтипа (рис. 2). Подтип К13i отличается от подтипа К13ii большей длительностью и смещением пика частоты к концу звука.

**К14.** Длинные модулированные крики. Характерен волнообразный подъем частоты. Включает два подтипа (рис. 2). В подтипе К14ii волнообразный характер подъема частоты выражен сильнее.

**К15.** На слух напоминает бляение. Включает один подтип (рис. 2). Частотная модуляция имеет волнообразный характер.

**К16.** Более короткий крик, также напоминающий бляение. Характеризуется волнообразной частотной модуляцией. Включает два подтипа, различающихся рисунком частотной модуляции (рис. 2).

**К17.** На слух напоминают крики "иу". Включает один подтип (рис. 2).

**К18.** По звуку похож на слог "виу". Включает два подтипа (рис. 2), различающихся формой частотной модуляции и частотой конечного компонента.

**К19.** Гнусавый крик "уау"- Включает один подтип (рис. 2).

**К20.** Крик, по звуку напоминающий "ау". Частота понижается к концу звука. Присутствует высокочастотная составляющая (рис. 2).

**К21.** Высокий свист. В целом похож на тип К7 со слабо выраженной низкочастотной составляющей (рис. 2).

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

Дискретные крики преобладают в акустической коммуникации косаток. Однако в их репертуаре существуют также так называемые "варибельные" крики (Ford, 1984), не разделяемые на четкие категории. Эти звуки представляют собой непрерывный типологический ряд вокализаций от низкочастотных урчаний и скрипов до высокочастотных криков различной длительности (рис. 3). Возможно, также, что к ним относятся сильно видоизмененные, так называемые "абберантные" варианты дискретных криков.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ звуковых сигналов камчатских косаток показал, что большая их часть может быть разделена на несколько различимых на слух дискретных типов, внутри которых наблюдается большая или меньшая изменчивость в структуре звуков, позволяя выделить от 1 до 4 подтипов.

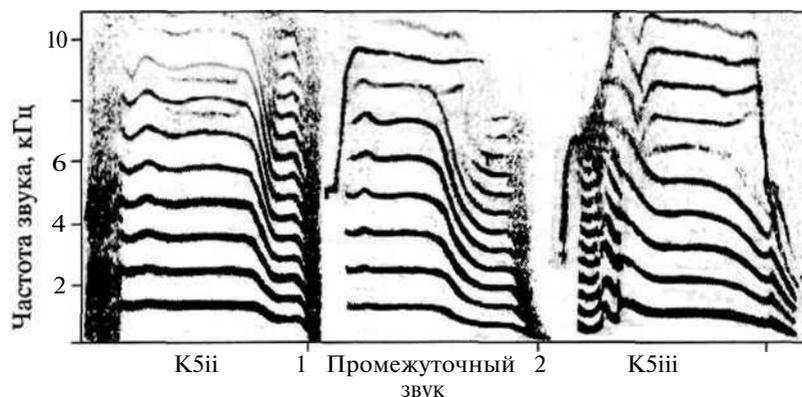


Рис. 4. Сонограммы звуков подтипов K5ii, K5iii и промежуточного между ними звука.

Статистический анализ в целом подтвердил предложенную нами классификацию. Дискриминантный анализ по подтипам в нескольких случаях относил большинство или даже все звуки какого-либо подтипа к другому подтипу того же типа. Этот факт свидетельствует о неоднородности репертуара камчатских косаток: подтипы, относящиеся к одному типу, характеризуются различной степенью сходства и могут как хорошо отличаться друг от друга, так и образовывать непрерывный ряд переходов (рис. 4). Наличие промежуточных звуков значительно затрудняет классификацию внутри типов, однако их количество невелико по сравнению с типичными, что и позволило нам выделять категорию подтипа.

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

Среди дискретных типов звуков встречаются и более изменчивые сигналы, структура которых может варьировать в достаточно широких пределах. Для камчатских косаток примеры таких звуков - типы K14 и K15, представляющие собой крики с волнообразно восходящей (K14) либо нисходящей (K15) формой частотной модуляции

(рис. 2). Как длительность, так и глубина частотной модуляции и число частотных максимумов в этих звуках может сильно варьировать.

Возможно, причиной наличия в репертуаре косаток криков с различной степенью стереотипии являются особенности функциональной нагрузки изменчивых и стереотипных типов звуков: первые в большей степени зависят от поведенческого контекста и отражают эмоциональное состояние животных, а вторые служат маркером группы и меньше связаны с контекстом (Ford, 1984). Кроме того, степень стереотипности сигналов, по-видимому, связана с дистанцией, на которой они используются. Дальнедистантные сигналы, подверженные значительным изменениям при прохождении сквозь среду, должны быть громкими, стереотипными и с четко различимой структурой. По этой причине структура близкодистантных звуковых сигналов многих птиц (Titus, 1998) и млекопитающих (Tuack, Miller, 2002) значительно более изменчива, чем дальнедистантных. Подобную же ситуацию мы видим и у косаток, где крайнюю форму близкодистантных сигналов представляют собой варибельные крики и свисты (Ford, 1989; Thomsen et al., 2001, 2002). С этой точки зрения типы K14 и K15 в репертуаре камчатских косаток также можно отнести к близкодистантным сигналам. Действительно, как правило, эти типы звуков встречаются в записях, содержащих также большое количество свистов и варибельных криков.

Однако большинство дискретных криков косаток без сомнения можно отнести к дальнедистантным сигналам, о чем свидетельствует высокая стереотипность их структуры. В них, так же как и в близкодистантных криках, присутствуют такие структурные элементы, как частотная модуляция и частотные скачки, однако здесь функция их, по-видимому, иная. Если в близкодистантных криках эти элементы могут служить способом выражения эмоционального напряжения, то

в дальнедистантных они, очевидно, предназначены для облегчения восприятия сигнала и ориентации по нему, так как частотно модулированный звук воспринимается на расстоянии значительно лучше монотонного. Во многих дальнедистантных сигналах также присутствует накладывающаяся высокочастотная составляющая, которая, по-видимому, способствует определению направления движения вокализирующего животного (Miller, 2002). Высокочастотные звуки значительно более направлены, чем низкочастотные, и по соотношению выраженности в сигнале той и другой составляющих можно примерно определить направление движения животного. Чем ближе ориентация тела животного к направлению на приемник звука, тем сильнее будет выражена высокочастотная составляющая (Miller, 2002).

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

Приведенный каталог включает 19 типов и 10 подтипов криков камчатских косаток и в дальнейшем может быть использован для описания вокальных диалектов различных групп, что имеет большое значение для определения структуры популяции и родства между группами. Также возможно использование каталога для сравнения с вокальным репертуаром косаток из других регионов Камчатки и прилежащих территорий (Курильские о-ва, Чукотка) и определения степени близости между этими популяциями.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была выполнена при финансовой поддержке Общества охраны китов и дельфинов

(Whale and Dolphin Conservation Society) и Американского Гуманистического Общества (The Humane Society of the United States). Нам также хотелось бы поблагодарить наших коллег по экспедиции, сотрудников Севвострыбвода и экипажи СТ "Авачинский" и водолазного бота "Чайка" за помощь в организации этой работы. Мы искренне благодарны И.А. Володину и анонимному рецензенту за просмотр рукописи и ценные советы и комментарии.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетешева Е.И.*, 1961. Питание промысловых китов Прикурильского района // Китообразные дальневосточных морей. Тр. ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. Вып. 34. М.: Изд-во АН СССР, С. 7-12.
- Владимиров В.Л.*, 1993. Современное распределение, численность и популяционная структура китов дальневосточных морей // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ТИНРО. Владивосток, 28 с.
- Иванова Е.И.*, 1961. О тихоокеанской косатке // Китообразные дальневосточных морей. Тр. ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. Вып. 34. М.: Изд-во АН СССР, С. 205-211.
- Никольский А.А.*, 1975. Основные модификации брачного крика самца бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus*) // Зоол. журн. Вып. 12. С. 1897-1900. - 1980. Локальные диалекты, географическая изменчивость и наследование признаков звуковых сигналов потомством млекопитающих / Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука, С. 158-167.
- Никольский А.А., Фроммольт К.-Х.*, 1989. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ, 128 с.
- Слепцов М.М.*, 1955. Китообразные дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 161 с.
- Томилина А.Г.*, 1957. Китообразные. Животные СССР и сопредельных государств. М.: Изд-во АН СССР, 756 с. - 1962. Китообразные фауны морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 212 с.
- Шунтов В.П.*, 1993. Современное распределение китов и дельфинов в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 7. С. 131-141.
- Bain D.E.*, 1986. Acoustic behavior of *Orcinus*: sequences, periodicity, behavioral correlates and an automated technique for call classification // Behavioral Biology of Killer Whales. N.Y.: A. R. Liss, P. 335-371.
- Baird R.W., Whitehead H.*, 2000. Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns // Can. J. Zool. V. 78. P. 2096-2105.
- Barrett-Lennard L.G.*, 2000. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis // PhD thesis. Univ. British Columbia, Vancouver, 97 p.
- Bigg M.A., MacAskie I., Ellis G.*, 1983. Photo-identification of individual killer whales // Whalewatcher. P. 3-5.

- Bowles A.E., Young W.G., Asper E.D.*, 1988. Ontogeny of stereotyped calling of a killer whale calf, *Orcinus orca*, during her first year // *Rit Fiskideildar*. V. 11. P. 251-275.
- Burdin A.M., Hoyt E., Sato H., Filatova O., Tarasyan K.*, 2001. The Ecology of *Orcinus orca* in Southeast Kamchatka, Russia // *Proc. 14<sup>th</sup> Biennial Conf. Soc. of Marine Mammalogy*, Vancouver, Canada. P. 103.
- Conner D.A.*, 1982. Dialects versus geographic variation in mammalian vocalizations // *Anim. Behav.* V. 30. P. 297-298.
- Deecke V.B., Ford J.K.B., Spong P.*, 2000. Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission // *Anim. Behav.* V. 60. P. 629-638.
- Ford J.K.B.*, 1984. Call traditions and dialects of killer whales (*Orcinus orca*) in British Columbia // Ph.D. thesis. Univ. British Columbia, Vancouver, 288 p. - 1989. Acoustic behavior of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 67. P. 727-745. - 1991. Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 1454-1483.
- Janik V. M., Slater P.J.B.*, 1997. Vocal learning in mammals // *Adv. Study of Behav.* V. 26. P. 59-99.
- Kroodsma D.E., Miller E.M.*, 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. N. Y.: Cornell Univ. Press. 587 p.
- Miller P.J.O.*, 2002. Mixed-directionality of killer whale stereotyped calls: a direction of movement cue? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 52. P. 262-270.
- Miller P.J.O., Bain D.E.*, 2000. Within-pod variation in the sound production of a pod of killer whales, *Orcinus orca* // *Anim. Behav.* V. 60. P. 617-628.
- Moore S.E., Francine J.K., Bowles A.E., Ford J.K.B.*, 1988. Analysis of calls of killer whales, *Orcinus orca*, from Iceland and Norway // *Rit Fiskideildar* V. 11. P. 225-250.
- Strager H., Ugarte F.*, 1995. A comparison of killer whale calls from Norway, British Columbia and Iceland / *ECS Proc.*, Lugano, P. 26-27.
- Thomsen F., Franck D., Ford J.K.B.*, 2001. Characteristics of whistles from the acoustic repertoire of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia // *J. Acoust. Soc. Amer.* V. 109(3). P. 1240-1246.
- Thomsen F., Teichert S., Franck D., Ford J.K.B.*, 2002. Wild killer whales (*Orcinus orca*) use graded pulsed calls when interacting at close-ranges // 1<sup>st</sup> European Conf. Behav. Biology. Muenster, P. 114.
- Titus R.C.*, 1998. Short-range and long-range songs: use of two acoustically distinct song classes by dark-eyed juncos // *The Auk*. V. 115(2). P. 386-393.
- Tyack P.L., Miller E.H.*, 2002. Vocal anatomy, acoustic communication and echolocation / Ed. Hoelzel A.R. *Marine Mammal Biology: An Evolutionary Approach* (Ed. A. R. Hoelzel). Blackwell Science, P. 142-184.
- Yurk H., Barrett-Lennard L., Ford J.K.B., Matkin C.O.*, 2002. Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in Southern Alaska // *Anim. Behav.* V. 63. P. 1103-1119.
- Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G.*, 1998. Subharmonics, biphonation and deterministic chaos in mammal vocalization // *Bioacoustics*. V. 9. P. 171-196.

## A CATALOGUE OF DISCRETE CALLS OF RESIDENT KILLER WHALES (*ORCINUS ORCA*) FROM THE AVACHA GULF OF KAMCHATKA PENINSULA

O. A. Filatova<sup>1</sup>, A. M. Burdin<sup>2,3</sup>, E. Hoyt<sup>4</sup>, H. Sato<sup>5</sup>

<sup>1</sup>*Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119899, Russia*  
*e-mail: alazor@rambler.ru*

<sup>2</sup>*Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography, Far Eastern Division, Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatskii 683024, Russia*

<sup>3</sup>*Alaska Sealife Center, Seward, Alaska, USA*

<sup>4</sup>*Whale and Dolphin Conservation Society, Scotland, UK*

<sup>5</sup>*Far East Orca Project, Japan*

A classification of killer whale calls recorded in the Avacha Gulf (Kamchatka Peninsula) in 1999-2003 is given. Most of the calls falls into discrete structural categories with higher or lower variability that allows to discern from one to seven subtypes. However, in the repertoire of whales, some highly aberrant variants of discrete call types and highly variable calls also occur. They might not be classified into some definite categories. Such differences in the sound structure appear to be the results of their variable functions.