РУБРИКА РУБРИКА

УДК 599.537:534.6

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АКУСТИКИ ЧЕРНОМОРСКИХ ДЕЛЬФИНОВ

© 2004 г. Е. В. Романенко

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН 119071 Москва, Ленинский проспект 33

E-mail: sevin@orc.ru Поступила в редакцию 25.11.03 г.

Экспериментально изучена эхолокационная способность дельфинов афалин (Tursiops truncatus) в условиях воздействия пирокополосного коррелированного и некоррелированного шума на органы слуха. Показано, что в таких условиях эхолокационные импульсы дельфина значительно изменяются: будучи стереотипными и широкополосными в отсутствие шумовой помехи, они приобретают колебательный характер (становятся в значительной степени узкополосными) при воздействии пгума. Изучены звуки и давление воздуха внутри дыхательной системы дельфина в процессе излучения им свистовых и импульсных сигналов. Получены данные, свидетельствующие в пользу гипотезы о пневматическом механизме генерации звуков дельфинами.

ВВЕДЕНИЕ

Механизмы излучения и приема звуков дельфинами представляют собой наиболее трудные проблемы акустики китообразных. При решении проблемы излучения исследователи пока вынуждены пользоваться лишь косвенными данными, получаемыми из анализа звуковых сигналов дельфинов, зарегистрированных в дальнем звуковом поле, и в результате морфологических исследований. О природе источника звука в этом случае и месте его расположения можно судить только предположительно и неоднозначно. Места входа акустической информации на голове дельфина также до сих пор являются предметом спора. Помимо очевидного предположения о том, что акустическая информация поступает к внутреннему уху дельфина через наружные слуховые проходы, существуют и другие. В работе [1] выдвинуто предположение о том, что у китообразных звук к улитке поступает через нижнюю челюсть. Эта идея получила дальнейшее развитие в работе [2]. В другой работе [3] предполагается, что важную роль в проведении звука к улитке играет лобный выступ. Более достоверные сведения о механизме излучения и приема звука могли бы быть получены при инструментальном проникновении в область предполагаемого расположения источника и приемника звука. Однако это исключительно трудная задача, требующая разработки специальных измерительных приборов и отработки соответствующей методики. Тем не менее, такие попытки делаются. Первые успешные попытки приблизиться к источнику звука дельфина предприняты за рубежом [4] и в нашей

стране [5] и заключаются в регистрации звука непосредственно на голове животного. Этот метод оказался весьма плодотворным и уже позволил установить ряд интересных особенностей излучения звука дельфином [6-8.9]. Однако возможности метода оказались значительно шире в результате создания специального комплекса приборов, закрепляемого на дельфине и позволяющего всесторонне изучить его акустическую систему. В состав комплекса входят следующие приборы: трехканальный широкополосный магнитофон, три миниатюрных гидрофона, два независимых генератора шума, несколько излучателей шума, система дистанционного управления работой магнитофона и генераторов шума, трассер, позволяющий визуально прослеживать движение дельфина в полной темноте. Такая аппаратура позвоэхолокационное изучать дельфина в ситуациях, осложненных наличием искусственно создаваемой помехи.

В настоящей работе изложены некоторые результаты исследования акустической системы черноморской афалины с помощью такого комплекса приборов.

ВЛИЯНИЕ ШИРОКОПОЛОСНОГО КОРРЕЛИРОВАННОГО АКУСТИЧЕСКОГО ШУМА НА ЭХОЛОКАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДЕЛЬФИНА

В настоящем эксперименте исследовалось влияние интенсивного широкополосного коррелированного акустического шума, предъявляемого взрослому дельфину локально в различных

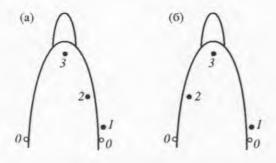


Рис. 1. Расположение излучателей шума (0) и гидрофонов (1–3) на голове дельфина а, б разные экспериментальные варианты.

участках поверхности головы (у предполагаемых акустических входов слуховой системы: у наружных слуховых проходов, на нижней челюсти и лобном выступе), на эхолокационную активность в процессе решения дельфином задачи по обнаружению предъявляемой ему рыбы в бассейне в полной темноте. Коррелированный шум, излучается двумя или большим количеством излучателей, питаемых от одного и того же генератора. В основу экспериментов была положена идея, согласно которой возможности локационного восприятия у дельфинов должны наиболее полно проявляться лишь в сложных условиях, когда локация затруднена, но является единственным средством обнаружения. Эксперимент состоял из двух этапов. На первом этапе два излучателя коррелированного шума (сферы из пьезокерамики цирконата титаната свинца - ЦТС диаметром 30 мм) были закреплены у правого и левого наружных слуховых проходов (0 на рис. 1, а). Три гидрофона размещены следующим образом. Гидрофон l, представляющий собой сферу из пьезокерамики диаметром 15 мм, закреплен рядом с излучателем 0 в области правого наружного слухового прохода. Гидрофон 2, представляющий собой пьезокерамический цилиндр диаметром 2 мм и высотой 3 мм, закреплен на правой части лобного выступа, приблизительно на одинаковом расстоянии от дыхала и переднего конца лобного выступа. Гидрофон 3, точно такой же, как гидрофон 2, расположен на переднем конце лобного выступа, в том месте, где он переходит в рострум. Излучатели подключены к генератору шума, а гидрофоны ко входам трехканального магнитофона. Генератор шума и магнитофон закреплены на спинном плавнике дельфина. Управление включением генератора шума и магнитофона осуществляли по подводному радиоканалу с помощью командных радиосигналов длительностью около

На втором этапе эксперимента два излучателя коррелированного шума были расположены на нижней челюсти животного слева и справа, тре-

тий излучатель – на лобном выступе, точно посередине между дыхалом и рострумом. Излучатели идентичны тем, которые были использованы на первом этапе эксперимента. Гидрофоны расположены так, как показано на рис. 1,б, и также идентичны использованным на первом этапе эксперимента. В процессе эксперимента дельфин находился в бассейне размером 12.5 × 6 м при глубине 1.2 м. Стартовая позиция дельфина находилась у одной короткой стороны бассейна. У другой короткой стенки бассейна (в одном из углов) предъявляли рыбу на тонкой нити с громким плеском, который служил стартовым сигналом. С этого момента дельфин начинал движение к рыбе, которую в это время бесшумно передвигали на 2.5-3 м в сторону вдоль короткой стенки бассейна. Так как эксперимент проводили в полной темноте, дельфин вынужден был практически непрерывно пользоваться эхолокацией. Расстояние между стартовой позицией дельфина и местом предъявления рыбы составляло 9-10 м. Приблизительно на половине пути дельфина между стартовой позицией и местом предъявления рыбы включали широкополосный акустический шум, излучаемый упоминавшимися выше излучателями, закрепленными на голове дельфина. Спектр шума постоянный по уровню в диапазоне частот от 5 до 30 кГц, на более высоких частотах спадающий по закону 6-7 дБ на октаву. Уровень шума по давлению в общей полосе частот 120 ± 6 дБ.

Реакцию дельфина на включение шума определяли двумя способами: во-первых, визуально, по изменению траектории светящегося трассера, во-вторых, по изменению эхолокационной активности.

На первом этапе эксперимента, когда шум предъявляли в области наружных слуховых проходов, наблюдалась четкая двигательная реакция в виде резкого изменения траектории трассера. Дельфин вздрагивал при включении шума. Иногда такие эксперименты проводили в дневное время (при хорошем освещении) и было отчетливо видно, как при включении шума дельфин в первые секунды резко двигал головой, пытаясь освободиться от мешающего действия шума, но затем быстро успокаивался. На втором этапе эксперимента, когда шум предъявляли в области нижней челюсти и лобного выступа, никакой двигательной реакции отмечено не было. Аналогично обстояло дело и с эхолокационной активностью.

В отсутствие шума дельфин пользовался для обнаружения подводных предметов, в том числе и рыбы, главным образом стереотипными импульсами, подобными изображенным на рис. 2а. Форма импульсов может варьировать в некоторых пределах [6, 9], но в среднем все импульсы близки по форме и имеют широкий спектр. Энергетический спектр этих импульсов представлен на

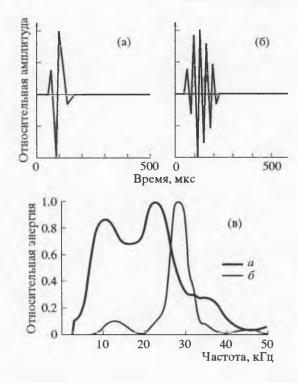


Рис. 2. Стереотипные (а) и колебательные (б) импульсы и их частотные спектры (с).

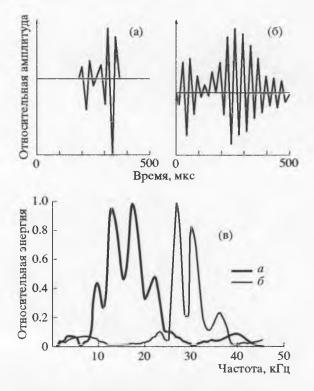


Рис. 3. Стереотипные (а) и колебательные (б) импульсы с "предвестниками" и их частотные спектры (в).

рис. 2в (кривая а). В литературе такая форма импульса считается очень устойчивой по отношению к меняющимся условиям эксперимента, в частности, к появлению помехи, излучаемой отдаленными источниками [10]. Наши эксперименты с предъявлением коррелированного шума в область наружных слуховых проходов дали совершенно неожиданный результат. В момент включения шума дельфин осуществляет в течение весьма короткого времени (200-300 мс) значительную перестройку спектра импульсов в плане значительного его сужения. Импульс преобразуется из стереотипного или близкого к таковому в колебательный (рис. 2б), а его спектр становится узкополосным: показан на рис. 2 в (кривая 6). Такая перестройка систематически регистрируется гидрофоном 3, установленным вблизи рострума, при предъявлении шума в область наружных слуховых проходов. Еще более неожиданным оказалось то, что импульсы, регистрируемые гидрофоном 2 (см. рис. 1, а), остаются стереотипными несмотря на то, что идут синхронно с импульсами, регистрируемыми гидрофоном 3. Однако стереотипные импульсы, регистрируемые гидрофоном 2, при включении шума значительно возрастают по амплитуде (в 2.5-3 раза), тогда как импульсы, регистрируемые гидрофоном 3, изменяясь по спектру, остаются неизменными по, амплитуде. Иногда гидрофон 2, закрепленный сбоку от лобного выступа дельфина, также регистрировал колебательные импульсы. В частности, была зарегистрировав очень интересная эхолокационная серия, состоящая из чередующихся стереотипных и колебательных импульсов, разделенных интервалом времени в несколько миллисекунд. Эту серию следует рассматривать как результат наложения двух серий, излученных одновременно и состоящих одна из стереотипных импульсов, а другая — из колебательных.

Отметим, что на осциллограммах импульсов, зарегистрированных при наличии шума, сам шум не просматривается, поскольку его излучение производилось вблизи наружных слуховых проходов, а регистрация эхолокационных сигналов – на лобном выступе, где отношение амплитуды сигналов к среднеквадратичному значению шума было не менее 40 дБ.

Еще один интересный факт. Импульсы, излучаемые дельфином при наличии шума, иногда имеют "предвестники", отмечавшиеся ранее Г.Л. Заславским [11] и Н.А. Дубровским [10]. Правда, достоверно установлено пока наличие перед импульсами только по одному "предвестнику". Величина "предвестника" изменяется в широких пределах и иногда может достигать величины основного импульса: импульс становится

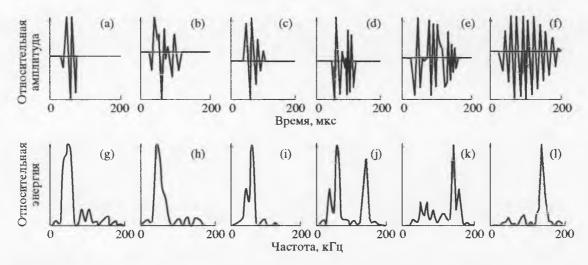


Рис. 4. Переход от стереотипных импульсов к колебательным в пределах одной серии (a)—(f) — импульсы серии;(g)—(l) — их частотные спектры.

двойным. Однако длительность "предвестника" при этом остается несколько меньшей длительности основного импульса. Осциллограммы одного и того же импульса с предвестником, зарегистрированные гидрофонами 2 и 3 в присутствии шума, показаны на рис. За и 3б. Их энергетические спектры изображены на рис. Зв. Отличительной особенностью этих спектров является их изрезанность. Гидрофон 1, расположенный у слухового прохода, никогда не регистрировал излучения колебательных импульсов. Вместо них он в те же моменты времени регистрировал импульсы, близкие к стереотипным. Колебательные импульсы приходят к гидрофону у слухового прохода лишь в виде отраженных от расположенных впереди объектов.

На втором этапе эксперимента, когда излучатели шума были закреплены на нижней челюсти и лобном выступе дельфина, практически ника-

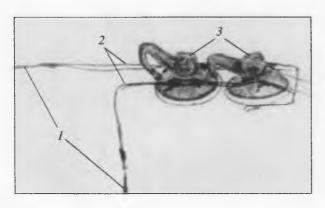


Рис. 5. Устройство для введения гидрофонов в дыхательную систему дельфина. Пояснения в тексте.

ких значительных изменений в эхолокационной активности отмечено не было. Импульсы как до включения шума, так и после мало отличались от стереотипных (в точках расположения гидрофонов 2 и 3). Можно лишь констатировать, что дельфин слышал включаемый шум: отмечалось незначительное увеличение амплитуды импульсов в точках расположения всех трех гидрофонов. При этом заметных изменений формы и частоты следования импульсов не наблюдалось.

ВЛИЯНИЕ ШИРОКОПОЛОСНОГО НЕКОРРЕЛИРОВАННОГО АКУСТИЧЕСКОГО ШУМА НА ЭХОЛОКАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДЕЛЬФИНА

В этом эксперименте использовался другой, но тоже взрослый дельфин. На этот раз задача дельфина по обнаружению рыбы была более сложной. Для того чтобы максимально затруднить эхолокационное обнаружение вблизи каждого слухового прохода при помощи отдельных шумовых генераторов, излучалось интенсивное поле некоррелированного широкополосного акустического шума с уровнем около 130 дБ. Некоррелированный шум это шум, излучаемый несколькими излучателями, питаемыми от разных генераторов шума. В этом случае уровень шума был всего на 6-9 дБ ниже предельного уровня, при котором дельфин отказывался лоцировать рыбу. Спектр шума был равномерным в диапазоне частот от 8 до 50 кГц и затем возрастал на 6-8 дБ на октаву, вплоть до частоты 180 кГц. Схема размещения гидрофонов на голове дельфина показана на рис. 1, б.

Основные результаты можно сформулировать следующим образом:

В эксперименте с некоррелированным шумом не отмечена такая четкая зависимость частотновременных характеристик эхолокационных импульсов дельфина от наличия или отсутствия шума, как в эксперименте с коррелированным шумом. Дельфин в большинстве случаев предпочитал пользоваться колебательными импульсами. Создается впечатление, что, будучи в первый раз (при первом включении) напуган интенсивным некоррелированным шумом, дельфин даже в промежутках времени между включениями шума продолжал пользоваться колебательными импульсами. И лишь время от времени дельфин перемежал колебательные импульсы стереотипными даже в пределах одной и той же серии. Другой характерной особенностью акустического поведения дельфина оказалось то, что колебательные импульсы в этом случае содержали, как правило, 10-15 периодов.

Часто можно наблюдать плавный переход от излучения стереотипных импульсов к излучению колебательных. На рис. 4а—4f показан такой переход. Приведенные импульсы зарегистрированы гидрофоном вблизи рострума. На рис. 4g—4l приведены энергетические спектры показанных импульсов. Обращает на себя внимание тот факт, что дельфин в эксперименте с некоррелированным шумом оказался более "высокочастотным" по сравнению с дельфином в эксперименте с коррелированным шумом.

Рассмотрим более подробно импульс, показанный на рис. 4г. В этом импульсе особенно четко заметны две особенности. Первая состоит в том, что импульс начинается с фрагмента ("предвестника"), очень напоминающего стереотипный импульс. Анализ большого числа импульсов показал, что практически все они начинаются с такого фрагмента (такой же фрагмент виден и в импульсе на рис. 4,е, хотя здесь он выражен менее отчетливо). Вторая особенность импульса состоит в том, что его более высокочастотная часть заметно разделена на две секции (на импульсе рис. 4f этого нет). Такое разделение, по-видимому, не случайно, так как встречаются серии нескольких десятков импульсов, имеющих низкочастотный фрагмент ("предвестник") и разделенных на секции, которых может быть две или три. Значительно реже встречаются импульсы, не разделенные на секции.

Так же, как и в эксперименте с коррелированным шумом, гидрофон, расположенный у слухового прохода, никогда не регистрировал излучения колебательных импульсов. Вместо них он в те же моменты времени регистрировал импульсы, близкие к стереотипным. Колебательные импульсы приходят к гидрофону у слухового прохо-



Рис. 6. Введение гидрофона в дыхательную систему дельфина.

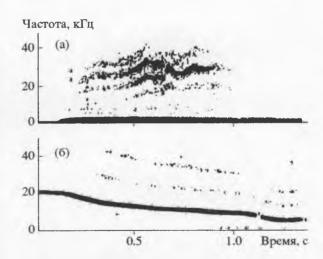


Рис. 7. Сонограммы внутреннего звука (а) и коммуникационного свиста (б).

да лишь в виде отраженных от расположенных впереди объектов.

Гидрофон, расположенный сбоку лобного выступа, в эксперименте с некоррелированным шумом практически всегда регистрировал колеба-

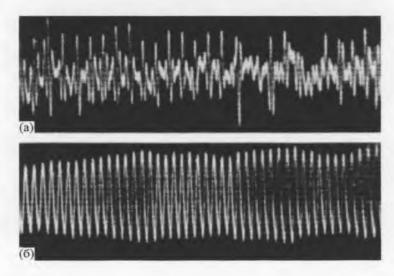


Рис. 8. Осциллограммы внутреннего звука (а) и коммуникационного свиста (б).

тельные импульсы одновременно с гидрофоном, расположенным вблизи рострума, тогда как в эксперименте с коррелированным шумом такие случаи бывали очень редко – боковой гидрофон регистрировал почти всегда стереотипные импульсы.

Приведенные результаты позволяют сделать следующие выводы:

- дельфины способны к целенаправленному изменению частотно-временных характеристик эхолокационных импульсов в условиях предъявления им весьма интенсивных широкополосных шумов в области наружных слуховых проходов;
- не исключено, что у дельфинов существуют различные источники излучения стереотипных и колебательных импульсов;
- акустическая информация поступает во внутреннее ухо слуховой системы дельфина через наружные слуховые проходы;
- система излучения колебательных импульсов имеет низкую добротность и работает в вынужденном режиме.

ЗВУКИ ВНУТРИ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ДЕЛЬФИНА

Описанный выше комплекс приборов позволяет проникнуть внутрь дыхательной системы дельфина и зарегистрировать звуки, сопровождающие процесс излучения эхолокационных импульсов. Такая информация была бы весьма полезной при оценке гипотезы о пневматической природе излучаемых дельфином сигналов [12]. Для регистрации звука внутри дыхательной системы дельфина были использованы описанные выше миниатюрные широкополосные гидрофоны (гидрофоны 2 и 3), закрепленные на специаль-

ном держателе, показанном на рис. 5. Гидрофоны (1) фиксируются в необходимом положении с помощью жестких держателей (2) из проволоки (нержавеющая сталь) диаметром 1 мм. Держатели в свою очередь закреплены на двух присосках (3), предназначенных для фиксации всего устройства на голове дельфина. Устройство, показанное на рис. 5, предназначено для введения в дыхало дельфина только одного гидрофона (его держатель изогнут под прямым углом). Другой гидрофон при этом располагается над поверхностью головы животного впереди дыхала. В описываемом эксперименте гидрофон вводили в дыхало дельфина на глубину 6 см. Процесс введения гидрофона в дыхало, по-видимому, не вызывал у дельфина значительных неприятных ощущений. Во всяком случае, после 2-3 попыток вытолкнуть гидрофон из дыхала потоком воздуха дельфин смирялся и начинал охотно лоцировать и брать рыбу. На рис. 6 показан процесс введения гидрофона в дыхало дельфина. На том же рисунке видны излучатели шума и другие гидрофоны, закрепленные на голове животного.

Миниатюрные гидрофоны вводили попеременно в правый и левый носовой проходы. В периоды активной эхолокации, регистрируемой гидрофонами, расположенными на голове дельфина, звуковые импульсы внутри носового прохода либо отсутствуют, либо слышны существенно слабее, чем снаружи. Из этого можно сделать вывод, что гортань, по-видимому, не является источником эхолокационных сигналов, как предполагал В.С. Гуревич [13, 14]. Кроме того, в правом носовом проходе зарегистрированы звуки, не слышные снаружи и сопровождающие процесс эхолокации. Эти звуки имеют характер свистов (или мяуканья) и по своей структуре значительно

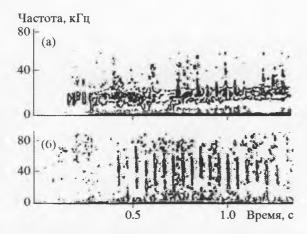


Рис. 9. Сонограммы внутреннего звука на фоне импульсной серии (а) и та же самая импульсная серия, зарегистрированная на голове дельфина (б).

отличаются от коммуникационных свистов. Это, как правило, узкополосные звуки, иногда с четко выраженной амплитудной модуляцией, характеризующейся боковыми частотами, некратными основной частоте (рис. 7а). В коммуникационных свистах обычно присутствуют кратные гармоники (рис. 7б). На рис. 8а и 8б показаны осциллограммы внутреннего звука и коммуникационного свиста. Видно, что коммуникационный свист имеет в значительной степени гармонический характер, тогда как внутренний звук выглядит последовательностью одно- и двухпериодных импульсов, которую можно трактовать как сигнал с амплитудной перемодуляцией. На рис. 9а и 9б приведены сонограммы соответственно внутреннего звука на фоне слабо заметной серии импульсов (внутри дыхала) и той же серии эхолокационных импульсов, зарегистрированной на голове дельфина вблизи рострума. Подчеркнем, что все описанные выше внутренние звуки зарегистрированы в правом носовом проходе. В левом носовом проходе никаких звуков не обнаружено. К сожалению, не было возможности предпринять многократные попытки регистрации звука в левом носовом проходе, чтобы достоверно выяснить, слышны ли там внутренние звуки во время эхолокации. Те немногочисленные данные, которыми мы располагаем, позволяют сделать лишь предварительный вывод о том, что область левого носового прохода ниже мускульной пробки не имеет отношения к эхолокации, тогда как правый носовой проход, несомненно, имеет.

Практически все внутренние звуки, зарегистрированные нами, по времени совпадают с процессом эхолокации. Лишь в двух случаях из 17 внутренние звуки не сопровождались эхолокацией (возможно, она была очень слабой и не прослушивалась). Еще в двух случаях из тех же 17 во

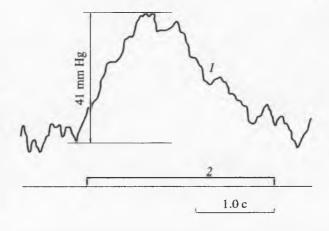


Рис. 10. Давление воздуха внутри носового канала дельфина во время эхолокации. Пояснения в тексте.

время эхолокации не прослушивались внутренние звуки (возможно, были очень слабыми). Длительность внутренних звуков не совпадает с длительностью эхолокационных серий, она, как правило, меньше. Не исключено, что внутренние звуки имеют аэродинамическую природу и сопровождают процесс передувания воздуха в структурах, ответственных за генерацию эхолокационных звуков. Возможно и другое объяснение. Внутренние звуки могут свидетельствовать о значительной разнице давления по разные стороны мускульной пробки и генерируются, когда воздух "травится" через мускульную пробку. Это объяснение подтверждается измерениями давления воздуха в дыхательной системе дельфинов, как показано на рис. 10 [15]. На этом рисунке давление воздуха (1) в носовом канале между внутренней мускульной пробкой и наружным клапаном возрастает в процессе эхолокации (2) на 30-50 мм рт. ст. Дальнейшие исследования должны пролить свет на природу внутренних звуков. В настоящее же время наличие этих звуков свидетельствует в пользу гипотезы о пневматическом механизме генерации звуков дельфинами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Norris K. S. Some problems of echolocations in Cetacea / Marine bioacoustics. Oxford, 1964. P. 317–336.
- Римская-Корсакова Л.К., Дубровский Н.А. Участие двух путей проведения звуков к улитке в формировании пространственного слухового образа // Сенсорные системы, 1998. Т. 12. № 5. С. 496–505.
- 3. McCormick J.G., Wever E.G., Palm J., Ridgway S.H. Sound conduction in the dolphin ear // J. Acoust. Soc. Am. 1970. V. 48. № 6. Pt. 2. P. 1418–1428.
- Diercks K.J., Trochta R.T., Greenlow C.F., Evans W.E. Recording and analisis of dolphin echolocation signals // J. Acoust. Soc. Amer. 1971. V. 49. No. 6. Pt. 1. P. 1729.

- Романенко Е.В. Ближнее акустическое поле дельфина афалины / Докл. на 5-м Всесоюз. совещании по биологии морских млекопитающих. Махачкала, 1972. С. 73–74.
- 6. Романенко E.B. Физические основы биоакустики. М.: Наука, 1974. 180 с.
- 7. Романенко Е.В. Некоторые результаты исследований акустики дельфинов // Морские млекопитающие; Результаты и методы гидробионических исследований. М.: Наука, 1977. С. 157–168.
- 8. Романенко Е.В. О целенаправленном изменении дельфином спектрального состава эхолокационных импульсов // Докл. IX Всесоюз. акуст. конф., секция Ц.М. 1977. С. 49–52.
- Kamminga C. Research on dolphin sounds // Delft University of Technology. 1994. 207 p.
- Дубровский Н.А. Эхолокация у дельфинов: (Обзор). Л.: ЦНИИ "Румб", 1975. 104 с.
- 11. Заславский Г.Л. Экспериментальное исследование пространственно-временной структуры эколока-

- ционных сигналов дельфина: Дис. канд. биол. наук. Карадаг, 1974.
- 12. Айрапетьянц Е.Ш., Константинов А.М. Эхолокация в природе. Л.: Наука, 1974. 512 с.
- Гуревич В.С. Морфофункциональное исследование надчеренных дыхательных путей обыкновенного дельфина / Применение математических методов и вычислительной техники в медицине и биологии. Л.: Наука, 1972. С. 123–125.
- 14. Гуревич В.С. О возможном взаимодействии гортани и надчерепных носовых структур в звукообразовании у зубатых китообразных / 5-е Всесоюз. совещ. по биологии морских млекопитающих. Махачкала, 1972. С. 34–36.
- Даргольц В.Г., Романенко Е.В., Юматов ЕА., Янов В.Г. Методика телеметрической регистрации динамики давления крови и дыхания у свободно плавающих дельфинов // Физиол. журн. 1981. Т. 67. № 11. С. 1744–1748.