

УДК 57.084.2

АНАЛИЗ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АСИММЕТРИИ СЛУХА БЕЛУХ *DELPHINAPTERUS LEUCAS* (PALLAS, 1776) ИЗ СОСТАВА МОРСКИХ БИОТЕХНИЧЕСКИХ СИСТЕМ ПРИ ВЕДЕНИИ ПОДВОДНОГО ПОИСКА

*Е. В. Мухачёв, А. А. Вишняков, С. Е. Карпиченко, П. А. Соколов,
О. Д. Исакова, Д. Ю. Исаков, Н. А. Басова, Д. П. Канайкин*

В результате анализа исследовательского поведения белух *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) при обнаружении подводных объектов, находящихся вне зоны видимости, выдвинута гипотеза о их левосторонней латерализации. Это обстоятельство, связанное с функциональной асимметрией слухового анализатора, может представлять прикладной интерес в области эксплуатации морских биотехнических систем.

Ключевые слова: функциональная асимметрия, исследовательское поведение, китообразные, латерализация слуха, морские биотехнические системы.

Keywords: functional asymmetry, exploring behavior, cetaceans, audition lateralization, marine biotechnical systems.

Введение

При ведении подводного поиска галсовым способом с использованием гидроакустических средств обнаружения подводных объектов (таких как гидролокаторы бокового обзора) их перемещение производится над осью обследуемого объекта [1] или, соответственно, вдоль центральной линии полосы поискового галса. Это связано с тем, что гидролокаторы бокового обзора имеют в своем составе две приемопередающие антенны, размещенные по правому и левому бортам носителя, что обеспечивает обзор полосы поверхности дна моря симметрично направлению движения [2].

Схема передвижения обученных китообразных из состава биотехнических систем (БТС) [3] в районе ведения подводного поиска должна, по аналогии с техническими средствами, определяться симметрией (асимметрией) их органов чувств. Однако вопросы физиологических латерализаций у морских животных относительно их прикладного применения ранее не рассматривались.

В работе анализируется функциональная асимметрия слуха у белух *Delphinapterus leucas* как основного средства обнаружения и классификации подводных объектов при обследовании морских акваторий в составе морских БТС.

Функциональные асимметрии китообразных

Большая часть информации об окружающем водном пространстве воспринимается морскими млекопитающими посредством парных, билатерально расположенных органов слуха и зрения и обрабатывается соответствующими отделами головного мозга, имеющимися в обоих полушариях. Однако эффективность восприятия животным стимулов различной природы и модальности, поступающих справа и слева, может различаться. Это приводит к тому, что в разных формах поведения может иметь место функциональная асимметрия, степень выраженности которой у морских млекопитающих значительно выше, чем у наземных [4].

В основе любой из форм функциональных асимметрий поведения лежат латерализации (функциональные преобладания одной стороны тела над другой) на уровне воспринимающих и проводящих частей анализаторов, архитектуры головного мозга [5], а также моторные асимметрии.

Объектами изучения функциональных асимметрий у китообразных являются представители подотряда Odontoceti (белуха, афалина, серый кит, горбатый кит, косатка и др.), для которых они показаны

на уровне социального [6], пищевого [7–9], а также исследовательского [8–10] поведения. Водный образ жизни определил эволюцию этих животных по пути приоритетного развития слухового анализатора, используемого как при пассивном акустическом мониторинге (шумопеленговании), так и при обработке отраженных звуковых волн при активной эхолокации (эхопеленговании). Также достаточное развитие получил и зрительный анализатор, однако в большинстве случаев возможность его использования значительно ограничена оптическими свойствами воды (плохая видимость, замутненность мелководных районов и плохая освещенность на больших глубинах). Иные сенсорные каналы либо не играют значимой роли при решении задач обнаружения (например, осязание), либо недостаточно развиты (обоняние, магниточувствительность и т. п.).

В значительной части исследований, проведенных с представителями семейства дельфиновых [9, 11–17], показаны различные формы правосторонних функциональных асимметрий (например, круговое движение против часовой стрелки), которые связывают с соответствующими латерализациями на уровне зрительного анализатора. Однако встречаются и противоположные точки зрения: на групповом уровне показаны левосторонняя зрительная латерализация и круговое плавание по часовой стрелке (как доминирующая форма) у различных видов зубатых китов [8, 12, 19, 20]. Различные формы функциональных асимметрий наблюдались как в северном, так и в южном полушариях.

Метаанализ результатов подобных экспериментальных исследований и наблюдений осложнен следующими методологическими особенностями.

1. Большая часть работ [8, 9, 21] проведена в испытательных бассейнах, где для оценки подводной обстановки животным достаточно использование зрения, а акустический поиск ими не ведется. Исследования на открытых морских акваториях малочисленны [19, 22], а их результаты зачастую противоречат тем, что были получены в бассейнах.

2. Предъявляемые животным стимулы, как правило, представляют собой неозвученные объекты, размещенные на небольшом расстоянии. Такой метод эксперимента позволяет оценить исключительно зрительную латерализацию без выяснения степени латерализации слуха и эхолокации.

3. Имеет место различная степень ознакомленности животных с предъявляемыми объектами к началу экспериментов. В зависимости от этого латерализации, наблюдаемые авторами, могли быть связаны с доминирующей ролью правого полушария при восприятии и анализе новых объектов или левого полушария при восприятии знакомых объектов [6, 23–25].

Для требуемого определения функциональной асимметрии поведения китообразных из состава морских БТС в процессе поиска подводных объектов из цитируемых исследований отобраны только те, которые проводились в открытых морских акваториях при усло-

вии предъявления незнакомых для животных объектов, удаленных за пределы зоны видимости.

В результате анализа материалов, отобранных таким образом, выявлена закономерность в преобладании левосторонней функциональной асимметрии при поиске и анализе зубатыми китами незнакомых и удаленных (не менее чем на расстояние, равное дальности видимости) от них объектов [8, 19].

В связи с ограниченностью использования зрительного анализатора в рассматриваемых условиях и возможностью доминирования любого из направлений кругового плавания зубатых китов различных видов на групповом уровне (что исключает моторную асимметрию на видовом уровне в подотряде Odontoceti) наиболее вероятной причиной наблюдаемых функциональных асимметрий является латерализация слуха.

Исследования моноауральной пространственной чувствительности слуха дельфина-афалины показали, что чувствительность к контрлатеральным (со стороны, противоположной предъявлению раздражителя) сигналам ниже на 15–20 дБ чувствительности к ипсилатеральным сигналам (со стороны предъявления раздражителя) [26]. Контрлатеральное снижение чувствительности принято связывать с экранирующим влиянием головы и изменением амплитудно-спектральных характеристик акустического сигнала при ее огибании. При этом также приход звука к контрлатеральному органу слуха запаздывает из-за увеличения длины пути его прохождения. Эти особенности у человека и наземных млекопитающих лежат в основе бинаурального механизма определения направления на источник звука.

Анализ временных характеристик ответов слухового нерва афалины на тональную посылку с частотой 85 кГц от источника звука, который смещен на 15° относительно оси билатеральной симметрии, показал [26], что ответ контрлатерального слухового нерва имеет временную задержку 0,23 мс относительно ответа ипсилатерального слухового нерва. Расчет показывает, что огибание звуком головы дельфина приводит к временной задержке 0,09 мс. Увеличение длительности временной задержки в 2,5 раза предполагает наличие выраженной латерализации слуха.

Следовательно, при одностороннем предъявлении акустического сигнала значение порога чувствительности контрлатерально определяется не только эффектами экранирования органа слуха и огибания звуком головы животного, но и физиологической разницей в чувствительности его левого и правого слуховых анализаторов. Формируемые таким образом функциональные асимметрии акустического поиска имеют тенденцию к левостороннему смещению.

Итак, от особенностей функциональной асимметрии акустического поиска (индивидуальных, гендерных, популяционных или видовых) могут зависеть дальность обнаружения и классификации объектов, расположенных справа и слева от оси билатеральной симметрии животного, и, соответственно, поисковая

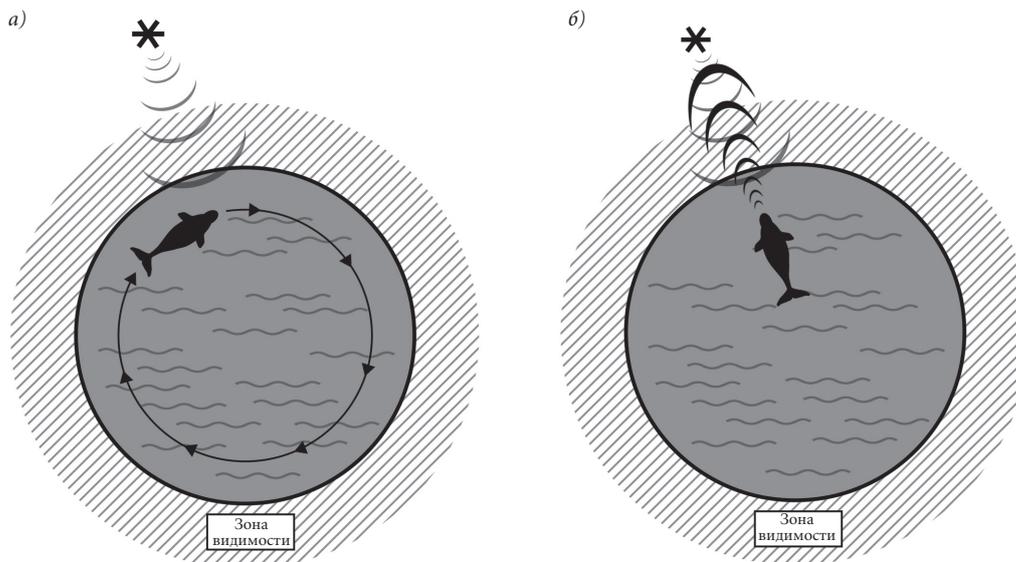


Рис. 1 Наблюдаемая стратегия акустического поиска белух: а — круговое движение по часовой стрелке в режиме шумопеленгования; б — переход к эхопеленгованию после первичного обнаружения в режиме шумопеленгования

производительность морских БТС, эксплуатирующихся без учета этого обстоятельства.

Результаты наблюдений функциональной асимметрии акустического поиска у белух

Для оценки функциональной асимметрии исследовательского поведения у белухи в контролируемых условиях были использованы материалы собственных наблюдений за направлением кругового движения самцов беломорской (2 особи) и охотоморской (5 особей) популяций в возрасте от 4 до 18 лет при поиске тестовых объектов (водолазов в снаряжении с открытой схемой дыхания), находившихся на удалении, превышающем дальность видимости. Наблюдения проводились с 2014 по 2017 г. на акваториях Баренцева и Черного морей в периоды проведения водолазных работ сторонними организациями.

В связи с тем что объекты предъявлялись на удалении, в несколько раз превышающем дальность видимости, использование зрения исключалось. Несмотря на то что животным не задавали конкретной стратегии поведения в процессе ожидания предъявления объектов и их поиска, по результатам часовых наблюдений (не менее 20 для каждой из семи особей) было установлено, что в процессе акустического поиска белухи используют круговое плавание по часовой стрелке, левой стороной тела к сектору предъявления объектов (рис. 1, а), не изменяя направления.

Выбор такого стереотипа исследовательского поведения обусловлен описанной выше особенностью — более низкими порогами чувствительности левого органа слуха по сравнению с правым. Это может характеризовать стратегию акустического поиска дельфинов и белух: повышенная чувствительность слуха более важна при использовании режима шумопеленгования, чем ре-

жима эхопеленгования. Выбор направления движения при исследовательском поведении зубатыми китами-белухами и дельфинами по часовой стрелке может, таким образом, указывать на первичный поиск в режиме шумопеленгования. Эхолокация, как процесс энергозатратный, подключается после первичного обнаружения или периодически при его отсутствии (рис. 1, б). Эти особенности функционирования органов слуха и локации зубатых китов требуют отдельного исследования, так как могут иметь существенное значение при решении прикладных задач с использованием морских БТС.

Заключение

Таким образом, на основании результатов анализа литературных данных, а также собственных наблюдений можно сделать вывод о выраженной на видовом уровне латерализации слуха самцов белух в сторону наилучшего восприятия звуков, источники которых находятся слева от оси билатеральной симметрии животного. Эта физиологическая особенность реализуется в формировании произвольных форм ведения акустического поиска (таких как круговое плавание по часовой стрелке).

Описанная физиологическая особенность может иметь прикладную значимость для экспериментального определения количественных значений параметров выявленной функциональной асимметрии, а также последующей оценки ее влияния на поисковую производительность морских БТС.

Литература

1. Горбунов О. Н. Методика инженерно-гидрографических работ по обследованию морских подводных трубопроводов // Геопрофи. 2011. № 1. С. 52–57.

2. **Низамов Т. И.** Особенности проектирования антенны гидролокатора для морского мониторинга // *Fizika-tiyaziyyat və texnika elmləri seriyası*. 2003. N 5. P. 80–87.
3. **Морские** млекопитающие Арктики в составе биотехнических систем / Г. Г. Матишов [и др.] // *Вестн. Юж. науч. центра*. 2014. Т. 10, № 2. С. 65–74.
4. **Экспериментальное** изучение состояния покоя и асимметричного поведения некоторых морских млекопитающих : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08 / Ю. П. Прялова; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Екатеринбург, 2009. 129 с.
5. **Lateralization** in vertebrates: Its early evolution, general pattern and development / L. J. Rogers [et al.] // *Advances in the study of behavior*. 2002. Vol. 31. P. 107–161.
6. **Зрительная** латерализация в дикой природе: восприятие незнакомого объекта у белухи (*Delphinapterus leucas*) / К. А. Каренина [и др.] // *Асимметрия*. 2011. С. 3–12.
7. **Population-level** lateralized feeding behavior in North Atlantic humpback whales, *Megaptera novaeangliae* / Claire Canning [et al.] // *Animal Behaviour*. Vol. 82. 2011. P. 909–909.
8. **Lateralized** behavior in a captive beluga whale (*Delphinapterus leucas*) / L. Marino, J. Stowe // *Aquatic Mammals*. 1997. Vol. 23.3. P. 101–103.
9. **Clark Fay E., Stan A. Kuczaj.** Lateralized behavior of bottlenose dolphins using an underwater maze // *International Journ. of comparative psychology*. 2016. Vol. 29. P. 2–16.
10. **Visual** laterality in dolphins: importance of the familiarity of stimuli / C. Blois-Heulin [et al.] // *BMC Neuroscience*. 2012. Vol. 13. P. 1471–1478.
11. **Ridgway SH:** Physiological observations on the dolphin brain / R. J. Schusterman [et al.] // *In Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. 1986. P. 31–59.
12. **Laterality** of flipper rubbing behavior in wild bottlenose (*Tursiops aduncus*): caused by asymmetry of eye use? / M Sakai [et al.] // *Behavioral Brain Research*. 2006. Vol. 170. P. 204–210.
13. **Rotational** swimming tendencies in the dolphin (*Tursiops truncatus*) / N. Sobel [et al.] // *Behavioral brain research*. 1994. Vol. 65. P. 41–45.
14. **Lateralization** of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) / A. Kilian [et al.] // *Behavioral brain research*. 2000. Vol. 116. P. 211–215.
15. **Left** hemisphere advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin / A. Kilian [et al.] // *Behavioral Processes*. 2005. Vol. 68. P. 179–184.
16. **Visual** lateralization in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) / S. Yaman [et al.] // *Behavioral Brain research*. 2003. Vol. 142. P. 109–114.
17. **Visual** laterality in dolphins: Importance of the familiarity of stimuli / C. Blois-Heulin [et al.] // *BMC neuroscience*. 2012. Vol. 13. P. 1–8.
18. **Visual** lateralization in wild striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) in response to stimuli with different degrees of familiarity / M. Siniscalchi [et al.] // *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7. doi:e30001.
19. **Visual** laterality of calf-mother interactions in wild whales / K. Karenina [et al.] // *PLoS ONE*. 2010. Vol. 5. doi:e13787.
20. **Visual** laterality in dolphins when looking at (un) familiar humans / H. Thielges [et al.] // *Animal Cognition*. 2011. Vol. 14. P. 303–308.
21. **Cognitive** enrichment for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Evaluation of a novel underwater maze device. / F. E. Clark [et al.] // *Zoo Biology*. 2013. Vol. 32. P. 608–619.
22. **Lateralized** behavior in Guiana dolphins, *Sotalia guianensis*, at Pipa Beach, RN, Brazil / T. Casagrande [et al.] // *Braz. Journ. Biol.* 2013. Vol. 73. P. 223–224.
23. **Video-task** assessment of stimulus novelty effects on hemispheric lateralization in baboons (*Papio papio*) / J. Fagot [et al.] // *Jurn. Comp. Psychol.* 1994. Vol. 1. P. 156–163.
24. **Regolin L.** Lateral asymmetries during responses to novel-colored objects in the domestic chick: a developmental study // *Behav. Proc.* 1996. Vol. 37. P. 67–74.
25. **Complementary** and lateralized forms of processing in *Bufo marinus* for novel and familiar prey / A. Robins [et al.] // *Neurobiol. Learn. Mem.* 2006. Vol. 86. P. 214–227.
26. **Особенности** слуха китообразных: электрофизиологический подход: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В. В. Попов. М., 2005. 28 с.