

Изучение морфологии нижней челюсти дельфина и моделирование характеристики направленности эхолокационного слуха.

©В.А. Рябов.

Карадагский природный заповедник НАН Украины,
ул. Науки 24, п. Курортное, Феодосия 98188, Крым, Украина.

e-mail: <ryaboff@ukr.net>

В настоящее время в литературе накопились данные в той или иной мере касающиеся изучения эхолокационного или «активного» (Дубровский, 1997) слуха дельфинов. Были выдвинуты гипотезы о том, что дельфин может улавливать эхосигналы через подбородочные отверстия нижней челюсти (*foramina mentales*) (Norris, 1964) или непосредственно через кость нижней челюсти, в области так называемого «акустического окна» где толщина кости 0,1-0,2 мм, (Norris, 1968). В этих работах было сделано предположение о том, что жировой тяж, заполняющий полость нижней челюсти, может служить средой для проведения звуков до слуховой кости. Это предположение в последствии было подтверждено электрофизиологическими исследованиями (Bullock et al., 1968; McCormick et al., 1970; Norris, Harvey, 1974).

Акустическое экранирование нижней челюсти существенно препятствовало выполнению дельфином эхолокационной задачи (Brill, 1988, 1991). Диапазон частот эхолокационного слуха афалины при эхолокационном различении мишеней в условиях маскировки тонами и ЧМ тонами составил 40-140 кГц (Рябов, 1991; Рябов, Заславский, 1998).

В слуховых экспериментах при разных углах предъявления помехи относительно сигнала была измерена характеристика направленности (ХН) слуха бутылконосого дельфина. Её ширина на частотах 60 и 120 кГц в горизонтальной плоскости составила 32° и 13,7°, и в вертикальной плоскости - 22,7° и 17° (Au, Moore, 1984).

Большое количество работ, результаты которых представлены в обзоре, свидетельствуют о том, что нижняя челюсть дельфина участвует в восприятии эхосигналов. На основании этих результатов нижнюю челюсть, по-видимому, можно рассматривать как периферический отдел эхолокационного слуха служащий для приема и проведения эхосигналов до слуховой кости. В то же время не понятно по какому пути звук проходит в жировой тяж. Какие структуры нижней челюсти формируют направленность эхолокационного слуха? Какой механизм обеспечивает

ему высокую точность локализации источников звука, достигающую 1-3° (Renaud, Popper, 1975; Сапрыкин и др., 1978; Бабушина, 1980)?

Вместе с тем, новые результаты моделирования задачи эхолокационного различения мишеней (Рябов, 1999, 2002) дают основания для рассмотрения подбородочных отверстий (*foramina mentales*) как наиболее вероятных каналов проведения эхо в жировой тяж нижней челюсти дельфина.

Работа выполнена с целью изучения возможной функции отверстий (*foramina mentales*) как каналов, по которым эхо проходит в жировой тяж нижней челюсти, и выяснения роли каналов и черепа в формировании направленности эхолокационного слуха дельфина.

Конкретные задачи работы: изучение морфологии нижней челюсти и каналов (*foramina mentales*), моделирование и расчет характеристики направленности эхолокационного слуха дельфина.

Материал и методика.

Материалом при проведении исследования служили кости нижней челюсти и черепа взрослого, весьма крупного (длина около 4М), дельфина вида афалина (*tursiops truncatus* p.). Для изучения морфологии и выполнения измерений нижняя челюсть была вскрыта в области каналов *foramina mentales*.

Представленные ниже результаты показывают, что форма и функции подбородочных каналов (ПК) намного сложнее, чем привычное о них понятие. Далее в тексте будет удобнее обозначать их, если это необходимо, с номером ПК_n, где n - номер канала, считая от кончика роострума; n=1, 2, 3, 4.

Измерение поперечных размеров каналов проводилось с помощью тонкого (0,5мм) пластмассового клина, ширина которого была градуирована. Клин вставлялся в положении максимального размера канала, проводилось измерение, после чего проводилось второе измерение во взаимно перпендикулярной плоскости.

Расчеты и моделирование выполнены с использованием известных из акустики понятий. ХН каждой половины нижней челюсти, как периферического отдела эхолокационного слуха, рассчитаны с использованием модели гидроакустической антенны «бегущей волны» (АБВ). Расчет ХН АБВ произведен с использованием теоремы умножения

$$D(\theta, \varphi) = D(\theta, \varphi)_P * D(\theta, \varphi)_Э, \text{ где:}$$

$D(\theta, \varphi)_P$ – характеристика направленности решетки приемников,

$D(\theta, \varphi)_Э$ – характеристика направленности элементарного приемника решетки,

θ - угол падения акустической волны на антенну в медиальной плоскости,
 φ - угол падения акустической волны на антенну во фронтальной плоскости,

При расчете ХН решетки АБВ, $D(\theta, \varphi)_P$, были учтены задержки распространения звука до входа в мандибулярный канал (МК) зависящие от угла падения плоской акустической волны на ПК. Кроме того, были также учтены задержки не зависящие от угла падения волны, но обусловленные каждым ПК. Эти задержки определяются длиной каждого ПК (табл.1) и скоростью звука в тканях, заполняющих ПК и жировой тяж МК. Скорость звука в жировом тяже принята равной его скорости в воде 1500 м/с, (Norris, 1968). Скорость звука в тканях заполняющих ПК (Спк) была определена в результате расчета и оптимизации формы ХН АБВ, с использованием ЭВМ. Оптимизация проводилась в диапазоне скоростей звука измеренных для тканей мелона животного 1273 -1807 м/с (Norris, Harvey, 1974).

Расчет и оптимизация ХН АБВ, по-видимому, выходят за рамки статьи, и будут рассмотрены специально. В данной работе приведены основные результаты и факторы, учтенные при расчетах.

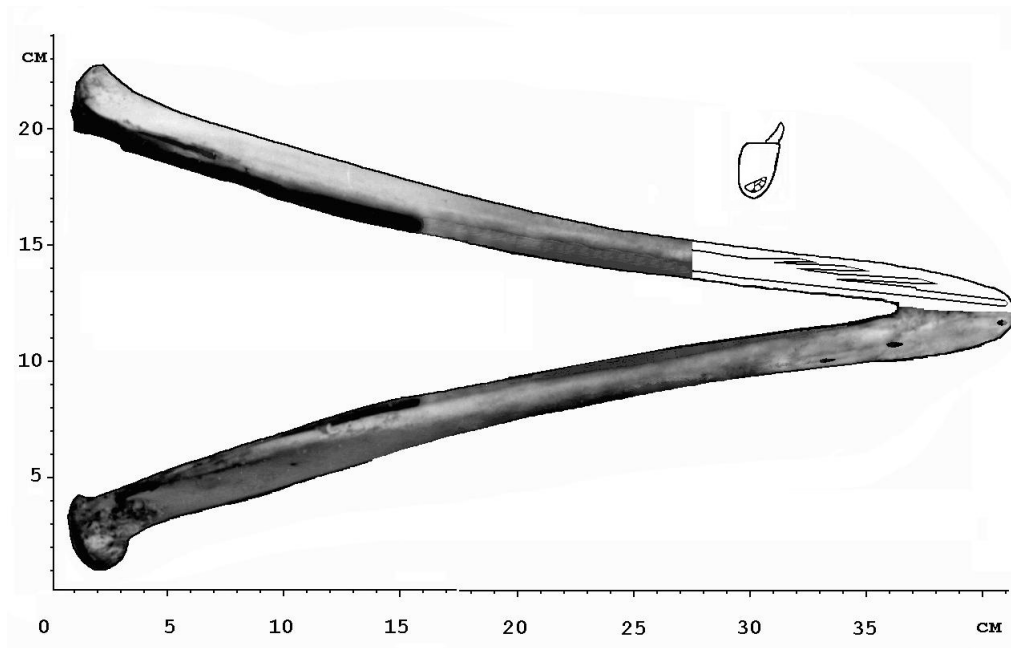


Рис.1. Нижняя челюсть, вентральный вид. На разрезе показана схема расположения подбородочных каналов правой половины челюсти. Отдельно показано сечение правой половины челюсти в области входа ПК4 в МК (вид в назальном направлении, развернуто).

Результаты.

На рис. 1-3 показаны фотографии нижней челюсти и черепа афалины, использованные в работе. На первый взгляд нижняя челюсть очень простая, так как представляет собой две прямолинейные тонкостенные полые кости, соединенные в назальной части по срединной линии прослойкой хрящевой ткани, которая с возрастом окостеневаает (синостозируется).

Угол между костями исследуемого образца в области ПК составляет около 17° и плавно увеличивается до 30° в краниальном направлении.

В назальной части нижней челюсти, с каждой внешней стороны имеется ряд ПК, с правой стороны их четыре, с левой - три (рис. 1-3). Угол между базами, на которых расположены ПК, больше угла между костями и составляет 24° . Это связано с тем, что вдоль баз, в поперечной плоскости, угол наклона внешних стенок кости изменяется (рис. 2), а ПК расположены на разном уровне стенок в дорсально-вентральном направлении. Угол наклона (относительно медиальной плоскости, рис. 2) в районе ПК1 и ПК2 достигает 30° и плавно уменьшается до 25° у ПК3.

Длина базы левого и правого периферического органа эхолокационного слуха дельфина составляет 8,1 и 8,7 см, соответственно. База эхолокационного слуха, - расстояние между ПК1, левой и правой половин нижней челюсти,

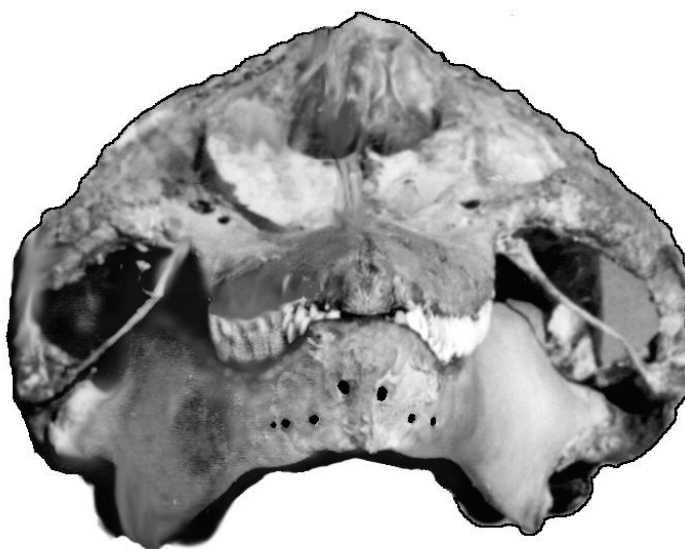


Рис. 2. Череп дельфина, фронтальный вид. В назальной части нижней челюсти подбородочные каналы (foramina mentales), справа четыре слева три.

составляет около 0,75см. Условимся, что линия рта (параллельная плоскости зубов нижней челюсти) совпадает с продольной осью животного. В этом случае, база каждого из органов эхолокационного слуха направлена назально-дорсально под углом около 8° относительно продольной оси животного.

Апертура эхолокационного слуха дельфина представляет собой проекцию раскрытов ПК на поперечную плоскость, практически то, что видно на рис. 2. Следует отметить, что размер апертуры существенно изменяется от ракурса, под которым видны ПК. Минимальные размеры апертуры видны под углом около 10° дорсальнее продольной оси животного и составляют: латерально около 4,5см, дорсально-вентрально около 0,75см.

Стенки ПК и МК образованы плотным костным веществом. Поперечное сечение ПК1, ПК2 и ПК3 плавно увеличивается по мере приближения к МК, в разной степени, от 75% до 14% соответственно. У ПК4 сечение практически не изменяется. Сечение ПК имеет овальную форму близкую к эллипсной. МК является продолжением ПК рис. 1. ПК имеют ярко выраженную anteriornую направленность, поэтому на рис. 2 они выглядят почти круглыми овалами, тогда как на рис. 3 - как сильно вытянутые овалы. Во фронтальной плоскости ПК направлены назально-латерально под углом

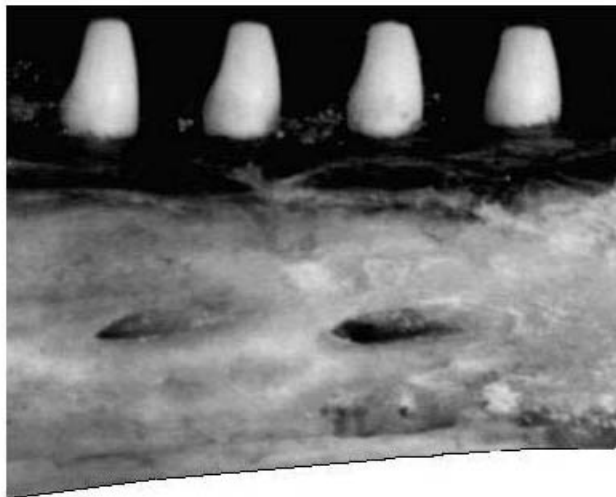


Рис. 3. Форма каналов foramina mentales, латеральный вид ПК3 и ПК4 (правая половина нижней челюсти).

от -8° до 0° (знак – означает направление в сторону соседней половины челюсти). В сагиттальной плоскости ПК направлены назально-дорсально под углом от 6° до 10° относительно продольной оси животного. В связи с таким расположением, на внешней стороне челюсти ПК имеют окончание в виде наклонного среза (как

акустически «узкая» труба с окончанием в виде акустически «мягкой» наклонной крышки). Длина окончания различна для каждого канала, (табл. 1), внутренний срез у них прямой. Весьма любопытно, что длина каналов, площадь их поперечного сечения и расстояние между ними уменьшаются с удалением от кончика роостра. Все каналы отличаются между собой длиной, размерами поперечного сечения и длиной окончания, - табл.1 (в таблице указаны длины ПК без учета длины окончания).

ПК находятся на разных уровнях нижней челюсти и, в общем, трудно сделать разрез, проходящий одновременно через все каналы, поэтому полное представление об их расположении можно получить из рис. 1-3.

Поперечное сечение МК постепенно увеличивается после входа каждого следующего ПК рис. 1. Максимальная ширина его возрастает от 3,5 мм у ПК1, до 7,5 мм у ПК4. Размеры МК в этой области дорсально-вентрально изменяются в меньшей степени, - с 3,5мм у ПК1 до 4,5мм у ПК4. Форма поперечного сечения МК в основном близка к полуовалу, хотя в его начале, у ПК1, форма ближе к полуэллипсу, а у ПК4 ближе к полукругу. Строение левой половины нижней челюсти имеет те же закономерности, но только три ПК.

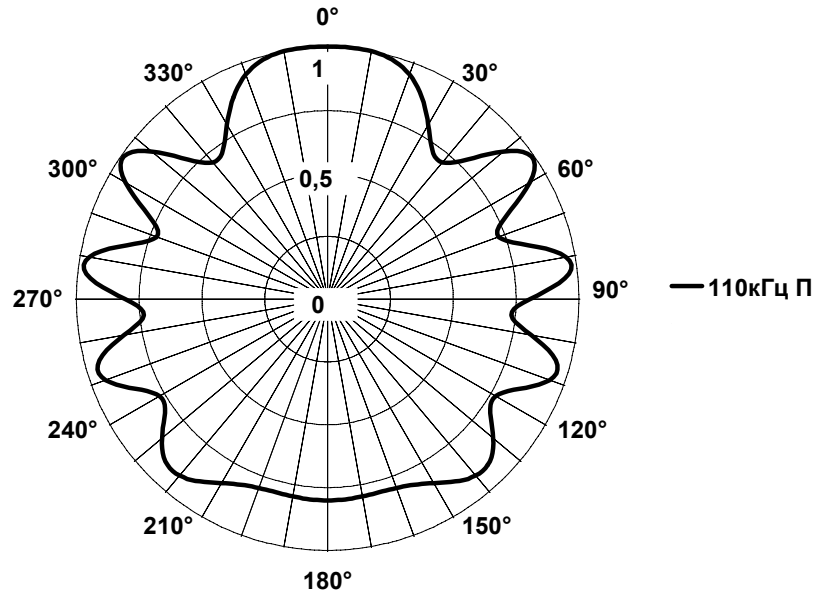
Расположение ПК и МК показанное на рисунках наводит на мысль о том, что рассмотренные морфологические структуры нижней челюсти представляют собой систему из двух (левая и правая половина челюсти) гидроакустических приемных антенн типа «бегущая волна» (АБВ).

Размеры апертуры ПК малы по сравнению с длиной волны. На частотах максимума энергии зондирующих импульсов дельфина (110 кГц) отношение $2R/\lambda$ составляет 0,1 - 0,22, где: R - радиус волновода, λ - длина волны.

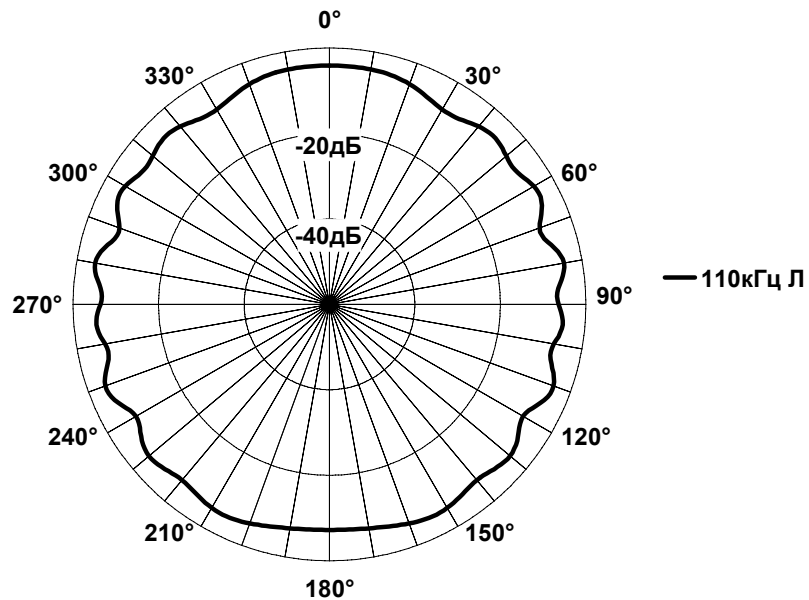
Волновые размеры роостра дельфина в области ПК на частоте 110кГц при сомкнутых челюстях достигают $kL > 16 - 20$ в дорсально-вентральном направлении и $kL > 40$ в назально-каудальном, где $k = 2\pi/\lambda$ - волновое число, λ - длина волны, L - характерный размер структур челюсти в области ПК.

Если учесть, что геометрическое рассеивание начинается при волновых размерах объекта $kL > 1$, то из результатов измерений становится очевидным, что верхняя челюсть, зубы и нижняя челюсть афалины представляют собой акустический экран (АЭ), имеющий большие волновые размеры. Это позволяет нам при расчете ХН использовать представления геометрической акустики. Тот факт, что при смыкании челюстей верхние ряды зубов располагаются между нижними рядами, по-видимому, увеличивает целостность экрана и, соответственно, его эффективность, уменьшая

проникновение звука в ротовую щель. Кроме того, зазор между челюстями, когда рот открыт, по-видимому, будет изменять форму ХН приема. И если в назальном и вентральном направлении изменения формы ХН, по-видимому, наблюдаться не



(а)



(б)

Рис. 4. Характеристика направленности решетки АБВ моделирующей правую а) и левую б) половины нижней челюсти. Оси ординат в линейном и логарифмическом масштабах соответственно.

будет, то легко увидеть, что в дорсальном и латеральном направлениях изменение размеров и положения АЭ существенно изменит условия дифракции и, следовательно, будет влиять на форму ХН.

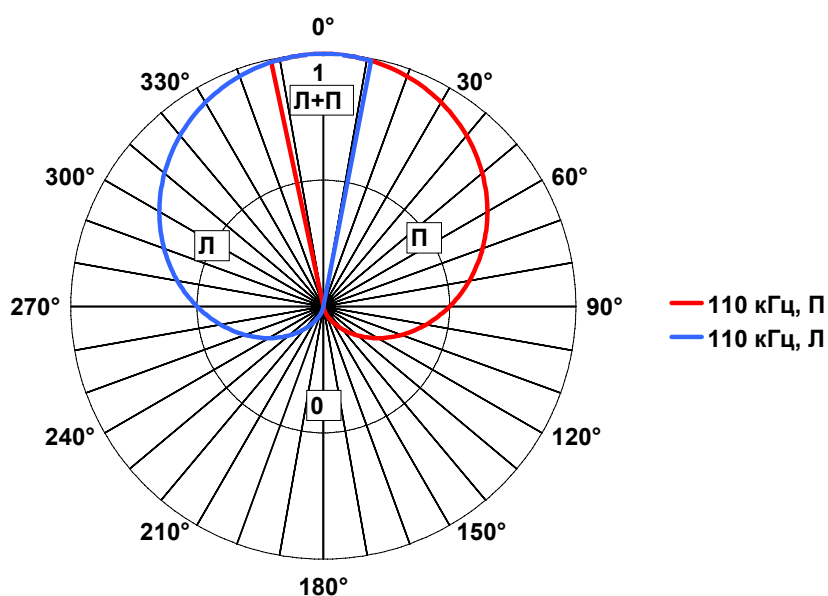
ХН периферического органа эхолокационного слуха афалины удобно рассчитать с использованием модели АБВ. Рассчитанные ХН решеток левой и правой модели АБВ, показаны на рис. 4. Характеристики имеют сферическую симметрию и, соответственно, одинаковы во фронтальной и медиальной плоскостях. Неравномерность уровней оптимизированных ХН решеток (рис. 4), не превышает 3 дБ. Эта неравномерность, по-видимому, определяется несовершенством используемой модели. В дальнейших расчетах эту неравномерность можно не принимать во внимание, т.к. она не влияет на основные характеристики АБВ. На рис. 5 и 6 неравномерность ХН условно не показана. Все ХН представлены нормированными.

ХН одного ПК как раскрыва волновода, представляет собой произведение ХН решетки $D(\theta)_{РВ}$ с размерами сечения ПК на ХН элемента Гюйгенса $D(\theta)_{ЭГ}$ (кардиоида). Так как размер раскрыва ПК намного меньше длины волны, то множитель ХН решетки $D(\theta)_{РВ}$, даже на высшей частоте рабочего диапазона эхолокационного слуха дельфина, не влияет на форму ХН ПК. ХН волновода с такими размерами определяется направленностью элемента Гюйгенса и представляет собой тело, образованное вращением кардиоиды относительно ее оси симметрии. Учтем, что ПК (волновод) лежит на поверхности АЭ с большими волновыми размерами. В результате экранирования и дифракции $D(\theta, \varphi)_{Э}$ будет представлять собой половину этого тела вращения. Сформированный в результате дифракции склон ХН, будет иметь максимальную крутизну, которая ограничена только длиной волны.

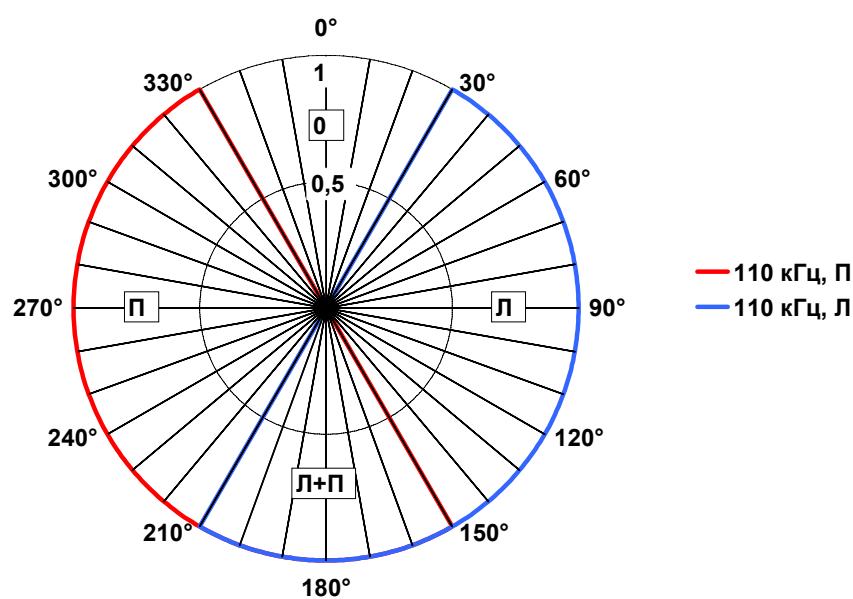
ХН решетки АБВ $D(\theta, \varphi)_{Р}$ представляет собой сферу. Произведение $D(\theta, \varphi)_{Р} * D(\theta, \varphi)_{Э}$ определяет ХН одной АБВ, $D(\theta, \varphi)$.

Базы левого и правого периферического органа эхолокационного слуха направлены относительно продольной оси животного под углом около 12° во фронтальной плоскости, и в медиальной - около 8° . Кроме того, латеральные стороны рострума, как АЭ, закрывают «освещенную» звуком область пространства в поперечной плоскости под углом около $\pm 30^\circ$ относительно медиальной плоскости (рис. 5б, 6б). Вследствие этого, ХН левой и правой АБВ взаимно пересекаются в назально-вентральном направлении и расходятся в дорсальном и каудальном. На

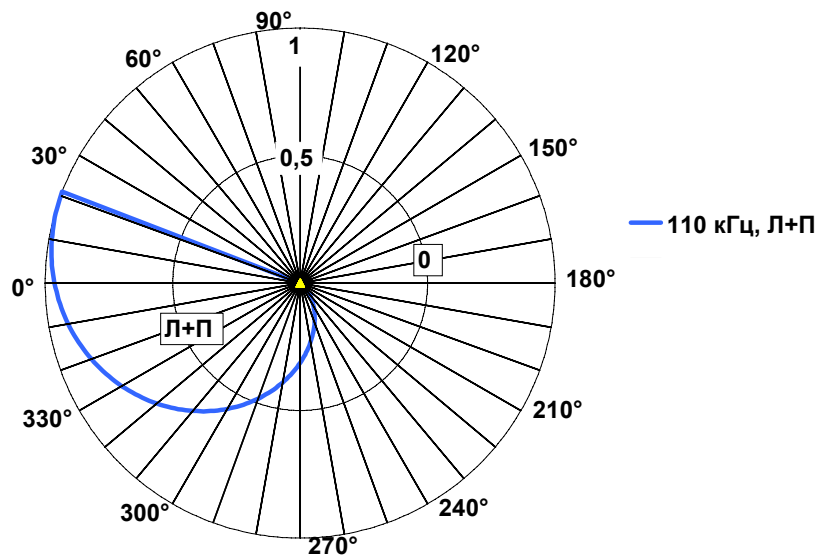
рис. 5 показана ХН системы из двух АБВ, моделирующих приемный орган эхолокационного слуха, с позиций геометрической акустики. При пересечении ХН левой и правой АБВ образуют четыре области, где условия восприятия звука резко отличаются. В этих областях, которые обозначены на рис. 5 и 6, как: Л - эхо слышно только левой АБВ, П – эхо слышно только правой АБВ, Л+П – эхо слышно с малой разницей между левой и правой АБВ, 0 – эхо не слышно ни левой ни правой АБВ. Большой интерес представляет ХН, рассчитанная в логарифмическом масштабе, и с учетом дифракции плоской звуковой волны на структурах роострума в области ПК



(а)



(б)



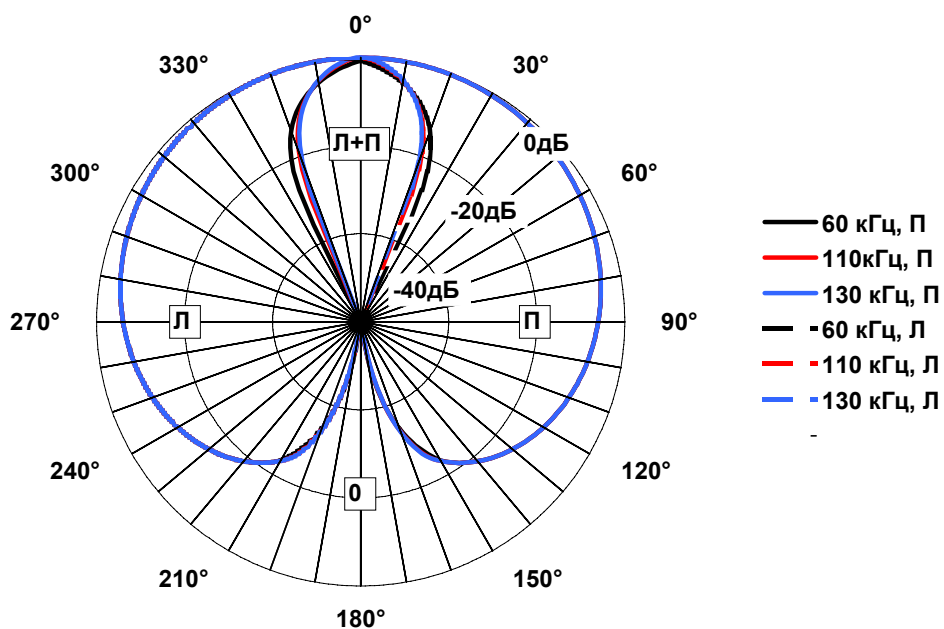
(в)

Рис.5. ХН системы АБВ моделирующих периферический орган эхолокационного слуха дельфина. (а) - во фронтальной плоскости. (б) - в поперечной плоскости. (в) - в медиальной плоскости. Направление 0° - 180° для а) и в) роstralно-каудальное, для б) дорсально-вентральное. Линейный масштаб по оси значений.

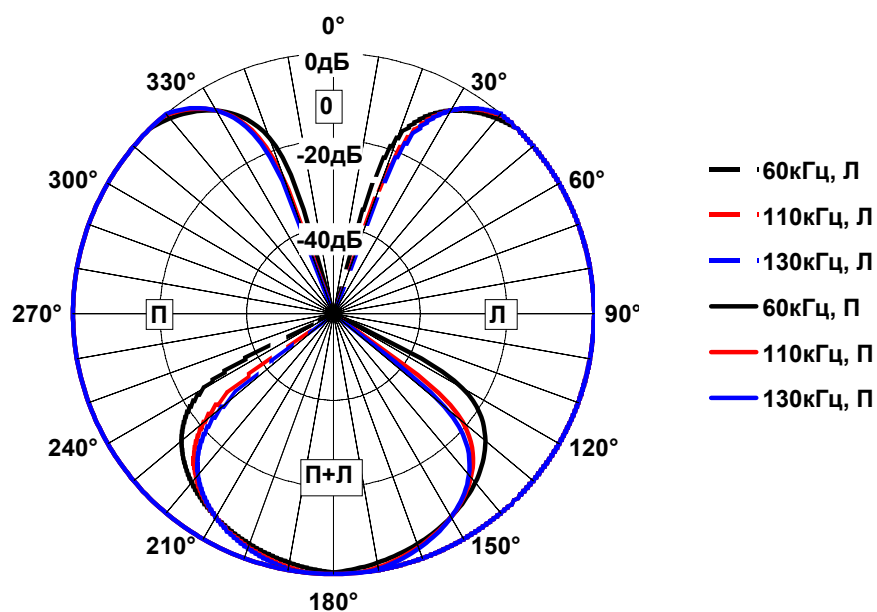
(рис.6). Форма ХН определяется тем, что ПК (волноводы) лежат на АЭ с большими волновыми размерами, каждый (левый и правый) из периферических органов эхолокационного слуха «освещен» эхо приходящим, в основном, с переднего направления и со стороны своих ПК. Эхо приходящее контралатерально ПК, закрыто АЭ верхней и нижней челюсти. Форма склонов ХН на границе «света» и «тени», формируется главным образом в результате дифракции звука на АЭ. Определение формы этих склонов ХН, $D(\theta)_{\text{э}}$, в диапазоне частот эхолокационного слуха выполнено с использованием приближения Зоммерфельда для дифракции плоской звуковой волны на полуплоскости (Sommerfeld, 1967). Приведенные выше, для рис. 5, рассуждения справедливы и для ХН, показанных на рис. 6.

ХН левой и правой АБВ достаточно широкие. Внешние склоны ХН пологие, тогда как внутренние (пересекающиеся) рис. 5 и 6, крутые. В связи с этим, для оценки направленных свойств эхолокационного слуха дельфина, по-видимому,

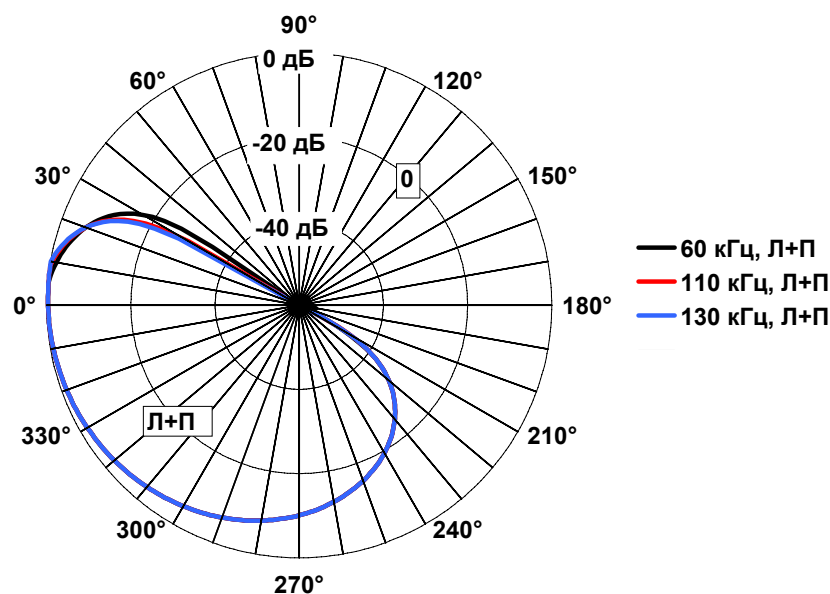
представляет интерес ширина области ХН, ограниченная внутренними пересекающимися склонами. Во фронтальной плоскости ХН каждой из АВВ пересекаются на уровне 1, (рис.6а). Ширина рассматриваемой области на уровне -3дБ составляет на частотах 60, 110 и 130 кГц, -21° , 16° и $14,4^\circ$, соответственно. Если рассмотреть одно из сечений ХН дорсальнее относительно фронтальной



(а)



(б)



(в)

Рис. 6. ХН системы из двух АБВ моделирующая направленность периферического органа эхолокационного слуха дельфина с учетом дифракции. (а) во фронтальной плоскости. (б) в поперечной плоскости. (в) в медиальной плоскости. Направление 0° - 180° для (а) и (в) рострально-каудальное, для (б) дорсально-вентральное. Логарифмический масштаб по оси значений.

плоскости, например, когда ХН начинают пересекаться на уровне 0,5, то ширина области будет меньше $10,5^\circ$, 8° и $7,2^\circ$, соответственно. В медиальной плоскости представляет интерес полуширина ХН по уровню -3дБ , от максимального значения в сторону склона с большей крутизной, что составляет $10,5^\circ$, 8° и $7,2^\circ$.

На рис.7, в качестве примера, показаны рассчитанные пеленгационные характеристики для взаимного пересечения ХН на уровне 1 и 0,5. Крутизна пеленгационной характеристики составляет $0,4$ и $0,7 \text{ дБ}/^\circ$, соответственно.

табл.1.

	Длина ПКп (мм)	Поперечные размеры ПКп (мм)	Расстояние до сдвинуто- го ПКп (мм)	Длина окончания ПКп (мм)
ПК1				
левая	43,5	3,2x3,2	50	7
правая	46,5	3,4x2,8	36,5	8
ПК2				
левая	27,5	2,9x2,4	31,4	11
правая	35	2,8x2,1	31,5	13,5
ПК3				
левая	12	2,9x2,4		11,5
правая	20	2,7x2,1	19	11
ПК4				
правая	10,5	1,5x1,3		10

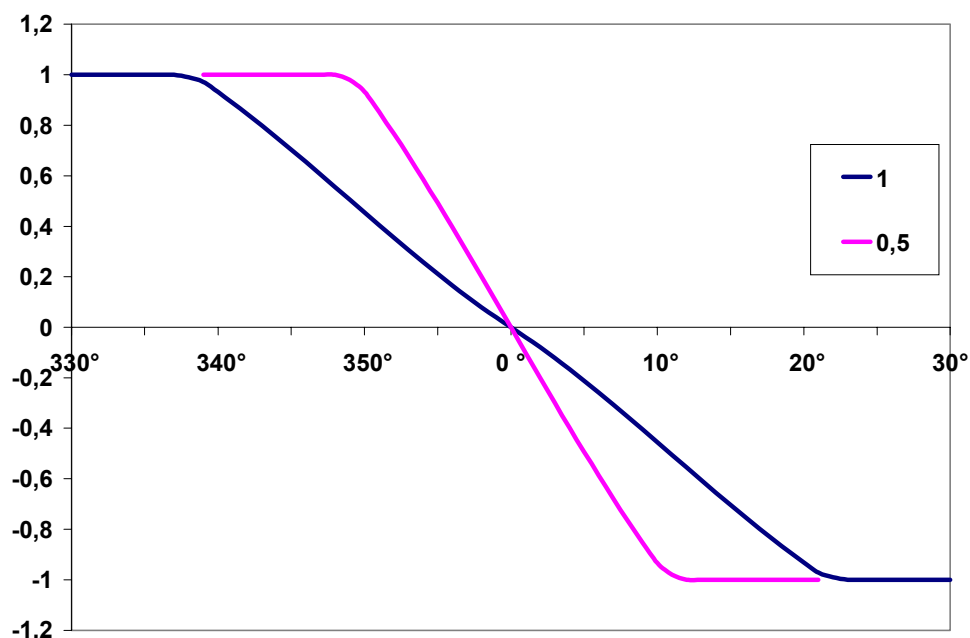


Рис. 7. Пеленгационные характеристики двух АБВ во фронтальной плоскости, для ХН пересекающихся на уровнях 1 и 0,5. По оси ординат разность сигналов в левой и правой АБВ на частоте 110 кГц. По оси абсцисс, угол отклонения от равносигнального направления (0°).

Обсуждение полученных результатов.

Полученные в работе результаты свидетельствуют о том, что рассмотренные морфологические структуры каждой из половин нижней челюсти могут обеспечивать передачу эхо в жировой тяж и формировать направленность эхолокационного слуха. Результаты работы и обсуждаемые литературные данные позволяют сделать вывод о том, что морфологические структуры нижней челюсти представляют собой периферический отдел эхолокационного слуха. Этот отдел улавливает и передает эхо в жировой тяж, формирует направленность эхолокационного слуха и проводит эхосигналы, соответственно, до левой и правой слуховой кости. Механизмы звукопроведения и формирования его ХН удовлетворительно моделируются двумя акустическими антеннами «бегущей волны» (АБВ), с учетом явлений дифракции и акустического экранирования. Следует отметить, что, утилизация дифракции и экранирования, при формировании сложной пространственной ХН периферического отдела эхолокационного слуха в целом, имеет большое значение для минимизации его размеров, при весьма лаконичной форме.

Исходя из морфологии нижней челюсти и в соответствии с рассматриваемой моделью, каждый приемный орган эхолокационного слуха афалины - это гидроакустическая антенна «бегущей волны» с неэквидистантным расположением приемников (ПК) вдоль базы. Отметим, что через каналы проходят ветви подбородочного нерва (Агарков и др. 1974). Если допустить, что акустический импеданс тканей, заполняющих ПК, не сильно отличается от импеданса жирового тяжа мандибулярного канала, то прохождение звука будет определяться, в основном, геометрией акустически «жестких» каналов.

Известно, что по сравнению с эквидистантной антенной решеткой, работающей в узком диапазоне частот, такая антенна позволяет минимизировать число элементов решетки (отношение d/λ достигает 2-3,5, d - расстояние между элементарными приемниками решетки, λ - длина волны), и оптимизировать характеристики антенны в широком диапазоне частот. Каналы (foramina mentales) вместе с заполняющими их тканями являются элементарными приемниками решетки. Через них звук проходит в жировой тяж, что подтверждает одну из гипотез Норриса (Norris, 1964). Антенна этого типа представляет собой разновидность групповых антенн. Максимум чувствительности у нее совпадает с направлением базы (направлением наибольшего размера), на котором расположены элементарные приемники. Не трудно заметить, что АБВ удобнее для расположения в нижней челюсти, по сравнению с антеннами, имеющими максимум чувствительности перпендикулярный

к базе. Очевидно, что природа использовала МК нижней челюсти для устройства антенны такого типа идеально.

Отметим, что ПК не являются преобразователями колебаний, а задают фазовое и амплитудное распределение колебательных скоростей антенной решетки. Площади апертур ПК уменьшаются от кончика роострума каудальнее, задавая «падающее» амплитудное распределение объемных скоростей решетки элементарных приемников вдоль каждой АБВ.

Разная длина ПК свидетельствует о том, что они задают фазовое распределение колебательных скоростей элементарных приемников антенной решетки. Другими словами, подбородочные каналы нижней челюсти дельфина представляют собой решетку волноводных линий задержки и задают дополнительную задержку прихода звука от каждого ПК в МК, не зависящую от угла прихода звуковой волны. Для этого скорость звука в тканях, заполняющих каналы, должна отличаться от скорости звука в жировом тяже, заполняющем полость нижней челюсти.

В доступных литературных источниках не удалось найти данных о скорости звука в тканях, заполняющих ПК (Спк). В то же время, при расчете на ЭВМ ХН, удалось получить оптимальные Спк для заданной скорости звука в жировом тяже равной 1500 м/с, и рассчитанных значений эффективной длины ПК с учетом концевых поправок. Критерий оптимизации выбран опытным путем, - как результат анализа формы ХН для разных значений Спк. При изменении Спк существенно изменяется форма ХН. Интересный результат дает учет концевых поправок, что приводит к адаптации формы ХН АБВ (полная компенсация всех нулей).

При расчете и оптимизации ХН АБВ были получены результаты, которые показывают, что ширина основного лепестка может изменяться в зависимости от скорости звука в ПК (Спк), в то же время пока еще не достаточно данных, чтобы утверждать, что дельфин может целенаправленно использовать это явление.

ХН левого и правого периферического органа эхолокационного слуха соприкасаются, пересекаясь между собой в назально-вентральной области, и несколько расходятся в дорсальной и каудальной.

Ширина области взаимного пересечения ХН во фронтальной плоскости составила 21° , 16° и $14,4^\circ$ для частот 60, 110 и 130кГц. В медиальной плоскости полуширина ХН на этих частотах составила 11° , 8° и $7,2^\circ$. Эти значения близки к результату, полученному при определении ширины ХН в слуховых экспериментах (Au, Moog, 1984), 32° и $13,7^\circ$ и $22,7^\circ$ и 17° , соответственно, на частотах 60 и 120 кГц.

В целом, рассчитанная форма ХН, естественно определяется функциональностью эхолокационного слуха. Вследствие пересечения ХН в назальной области, эхолокационный слух становится моноимпульсным пеленгатором и позволяет животному проводить пеленгацию целей по методу сравнения. В то же время «глухая» зона в дорсальном направлении защищает слух животного от поверхностной реверберации во время излучения мощных зондирующих импульсов. Большая область пересечения ХН в вентральном направлении увеличивает вероятность приема донной реверберации несущей информацию о глубине. Узкая «глухая» область в каудальном направлении необходима для лучшего разделения ХН левой и правой половин нижней челюсти в широком диапазоне частот эхолокационного слуха (40-140 кГц), что осуществляется как экранированием структурами черепа и нижней челюсти, так и направлением нуля ХН (нуль кардиоиды) каждого волновода (ПК).

Интересно также отметить, что крутизна пеленгационных характеристик, для сечений ХН дорсальнее фронтальной плоскости, возрастает (рис. 7) что, по-видимому, может быть использовано дельфином для точной локализации.

Специфичное взаимное пересечение ХН дает эхолокационному слуху новые свойства. Рассмотрим их подробнее. На сечении ХН в поперечной плоскости (рис. 5б и 6б), видны четыре области: Л, П, Л+П, 0. В этих областях эхосигналы, приходящие к дельфину, слышны Л – левым ухом, П – правым ухом, Л+П – слышны левым и правым ухом с небольшим различием амплитуд, 0 – не слышны.

Отсюда становится понятным алгоритм локализации. Во фронтальной плоскости - при перемещении объекта локации из области Л в область П ХН, или наоборот, - перемещение слухового образа эхо из левого уха в правое или наоборот. В медиальной плоскости - при перемещении объекта локации из области Л+П в область 0 ХН, или наоборот, - слуховой образ либо слышен с небольшой разницей уровней левым и правым ухом, либо почти не слышен. В связи с тем, что ХН соприкасаются крутыми склонами, при перемещении источника эхо через ось, вдоль которой пересекаются ХН левой и правой АБВ, будет наблюдаться максимальная чувствительность локализации. При этом точность локализации в латеральных направлениях (лево-право) и дорсально-вентральном может быть практически одинакова, так как определяется крутизной склонов пересекающихся ХН. Вполне естественно, что в латеральных направлениях возможна абсолютная (без сканирования ХН в латеральных направлениях) локализация сразу нескольких источников звука или эхо, если они не выходят за границы склона пеленгационной

характеристики, при разделении их по времени. Для локализации каждого источника звука в дорсально-вентральном направлении, необходимо сканировать ХН (двигать головой) в том же направлении, чтобы держать его на границе между максимумом и крутым склоном ХН.

Пересекающиеся склоны ХН левого и правого периферических органов эхолокационного слуха (АБВ) имеют большую крутизну, что позволяет проводить тонкий анализ интерауральной разности интенсивности эхо. Рассчитанная крутизна пеленгационной характеристики, на частоте 110 кГц, составила 0,4дБ/° и 0,7дБ/°, при перекрытии ХН по уровням 1 и 0,5, соответственно. Ширина пеленгационной характеристики, в рассматриваемых сечениях ХН, достигает 40° и 20°.

Известно, что среднеквадратическая ошибка пеленгации по такому методу в диапазоне частот эхолокации определяется как

$$\sigma = (0.02-0.03) * 2\varphi_{0,5} \quad \text{близка к } 1^\circ,$$

где:

$2\varphi_{0,5}$ - ширина ХН по уровню 0,5 (ширина перекрывающихся областей ХН рис. 6а)

Исходя из крутизны пеленгационной характеристики и чувствительности слуха афалины к изменению амплитуды звука, которая близка к 0,5 дБ (Bullock et al., 1968), а также учитывая значение σ , точность пеленгации эхолокационного слуха афалины составит значение близкое к 2°. Этот результат согласуется с минимальным ощущаемым дельфином углом локализации источника звука, который по данным разных авторов близок к 1-3° (Renaud, Popper, 1975; Сапрыкин и др., 1978; Бабушина, 1980).

Широкая пространственная ХН эхолокационного слуха (рис. 6) позволяет дельфину одинаково хорошо обнаруживать звуки, приходящие из широкого сектора углов в пространстве, без необходимости его непрерывного сканирования. В то же время, если обнаруженные звуки представляют для дельфина интерес, то он может развернуть рострум в нужном направлении для эхолокации или точной локализации. В этом случае он может использовать узкую область ХН между внутренними, пересекающимися крутыми склонами (рис. 6). При этом эхосигналы на выходе левой и правой АБВ могут иметь минимальные различия, что, по-видимому, может быть признаком эхо с назального направления. Широкая ХН при обнаружении коротких импульсов эхо имеет существенное преимущество по сравнению с узкой. В последнем случае большая часть звуков может остаться не услышана в результате относительно не большой скорости сканирования ХН (поворота головы). Другими

словами, ХН эхолокационного слуха одинаково хорошо адаптирована и для обнаружения, и для эхо локации, и для локализации импульсных звуков.

Вентральная область взаимно пересекающихся ХН (рис. 5б, 6б) позволяет нам предположить, что дельфин, используя один и тот же зондирующий импульс может, наряду с эхолоцированием в назальном направлении, получать информацию о глубине, что крайне важно в прибрежной зоне. Для этого выполняются основные условия:

- а) звуковое давление зондирующих импульсов, излучаемое дорсально (к поверхности) имеет высокий уровень (Evans, 1973) в низкочастотном диапазоне эхолокационного слуха (Иваненко и др., 1979; Au, 1980).
- б) в результате двух переотражений (поверхность - дно) эхо от дна, по-видимому, имеет специфическую форму и звучание с максимумом энергии в низкочастотной области эхолокационного слуха.
- в) для приема эхо, отраженного от дна, дельфин может использовать вентральную область взаимно пересекающихся ХН рис. 5б, 6б, Л+П.

Известно, что у китообразных в процессе вторичной адаптации к водным условиям среды обитания, произошел ряд функциональных и морфологических изменений. К их числу, по-видимому, можно добавить и специализированный периферический отдел эхолокационного слуха. Он оказался так удачно размещен внутри нижней челюсти, что только сейчас появилась надежда сделать первые шаги в его постижении. Результаты работы дают основания предположить наличие подобного периферического отдела эхолокационного слуха у всех эхолоцирующих зубатых китов. Тот факт, что другие виды морских млекопитающих имеют структуры нижней челюсти, подобные рассмотренным у афалины (Norris, 1964), может указывать на наличие у них рассмотренных нами механизмов слуха и представляет очевидный интерес для исследований.

Литература.

- 1 Агарков Г.Б., Хоменко Б.Г., Хаджинский В.Г. Морфология дельфинов. «Наукова думка», Киев. 1974. 167 с.
- 2 Бабушина Е.С. Особенности локализации акустических сигналов водными и наземными млекопитающими и роль наружных отделов слухового анализатора в направленном приеме. Автореф. канд. дисс. Ленинград. 1980. 23 с.
- 3 Дубровский Н.А. Эхолокационный анализатор черноморской афалины. //Черноморская афалина. М.; изд-во Наука, 1997. С. 544-574.
- 4 Иваненко Ю.В., Иванов М.П., Телехов И.В. Структура зондирующих сигналов и пространственное распределение звукового поля сонара дельфинов. //Вопросы судостроения. серия: Акустика. Вып.13. 1979г. С. 43-55.
- 5 Рябов В.А. Спектрально - временной анализ акустических импульсных сигналов дельфином афалиной. Дисс. ... канд. биол. наук. С.-Пб. 1991. 159 с.
- 6 Рябов В.А., Заславский Г.Л. Помехозащищенность эхолокатора дельфина. //Сенсорные системы. 1998. Т. 12, N2. С. 202-209.
- 7 Рябов В.А., Заславский Г.Л. Дифференцирование мишеней в условиях мешающих отражений и моноауральный слух афалины. //Сенсорные системы. 1999 г. том 13, №4, С.337-344
- 8 Рябов В.А. Оценка размеров апертуры и базы эхолокационного слуха дельфина. 2002. Link <http://edok01.tib.uni-hannover.de/edoks/e01mr02/850083052.pdf>
- 9 Сапрыкин В.А., Протасов В.А., Гаранин В.И., Лашкарадзе Г.Д. Разрешающая способность слухового анализатора дельфинов при определении направления на источник тональных сигналов. / Морские млекопитающие. Результаты и методы исследований. М. 1978. С. 169-174.
- 10 Скучик Е. Основы акустики. Мир. М. 1976. Т1,Т2. 520 с.
- 11 Au, W.W.L., Moore, P.W.B. Dolphin beam patterns //J. Acoust. Soc. Am. 1984. V.75. P. 257-261.
- 12 Au, W.W.L. Echolocation signals of the atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in open waters. //Animal sonar systems. 1980. R.G. Busnel and J.F. Fish eds., Plenum Press. New York: P. 251-282.
- 13 Brill, R.L. The jaw-hearing dolphin: preliminary behavioral and acoustics evidence //Animal Sonar. Processes and performance/ Eds P.E. Nachtigal, P.W.B. Moore, New York, Plenum Press, 1988. P. 281-287.

- 14 Brill, R.L., Sevenich, M.L., Sullivan, T.J., Sustman, J.D., Witt, R.E. Behavioral evidence for hearing through the lower jaw by an echolocating dolphin (*Tursiops Truncatus*)// *Marine Mammals Science*. 1988. V. 4. P. 223-230.
- 15 Brill, R.L. Behavioral and acoustic evidence for the reception of echolocation signals at the lower jaw of dolphin (*Tursiops Truncatus*)// *International symposium Sensory systems and behavior of aquatic mammals*. Moscow 1991. P. 24-25.
- 16 Brill, R.L. The effect of attenuating returning echolocation signals at the lower jaw of a dolphin (*Tursiops Truncatus*)// *J. Acoust. Soc. Amer.* 1991. V. 89. P. 2851-2857.
- 17 Bullock, T.H., Grinell, A.D., Ikezono, E., Kameda, K., Katsuki, J., Nomota, M., Sato, O., Suga, N., Yanagisawa, K. Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans//*Z. Vergl. Physiol.* 1968. V.59. P. 117-156.
- 18 Evans, W.E. Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin.//*JASA* V54 N1 1973. P. 191-204.
- 19 McCormick, J.G., Wever, E.G., Palin, J. and Ridgway, S.H. Sound conduction in the dolphin ear. //*J. Acoust. Soc. Amer.* Vol,48, N6(part2), 1970. P. 1418-1428.
- 20 Norris, K.S. Some problems of echolocation in cetaceans // *Marine bio-acoustics*. New York. Pergamon press, 1964. P. 316-336.
- 21 Norris, K.S. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans // *Evolution and Environment*. New Haven-Lond. Yale Univ. Press, 1968. P. 297-324.
- 22 Norris, K.S., Harvey, G.W. Sound transmission in the porpoise head.//*J. Acoust. Soc. Amer.* Vol,56, N2, 1974. P. 659-664.
- 23 Renaud, D.L., Popper, A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *tursiops truncatus*.//*J.exp.Biol.* 1975. 63, P. 569-585.
- 24 Sommerfeld, A. *Lectures of theoretical physics*; Dover Publication, New York, N.Y., 1967. Цит. По Скучик Е. *Основы акустики*. Мир. М. 1976. Т2.