

РОЛЬ АСИММЕТРИИ ЛЕВОГО И ПРАВОГО НАРУЖНОГО УХА ДЕЛЬФИНА АФАЛИНА (*TURSIOPS TRUNCATUS*) В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ЛОКАЛИЗАЦИИ ЗВУКА

© 2023 г. В. А. Рябов*

Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН, филиал ФГБУН ФИЦ
“Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”,
ул. Науки 24, п. Курортное, Феодосия, 298188 Россия

*e-mail: ryaboff@inbox.ru

Поступила в редакцию 31.12.2021 г.

После доработки 24.06.2022 г.

Принята к публикации 05.07.2022 г.

Принято считать, что *Odontoceti* утратили наружные уши (ушные раковины) в процессе адаптации к водной среде обитания. Однако их слух локализует звук с точностью до 1° во фронтальной и медианной плоскостях и имеет направленность. Эти факты указывают на наличие у них морфологических структур, функционально выполняющих роль приспособленных к водной среде эволюционно новых наружных ушей. Имеющиеся к настоящему времени данные позволяют полагать, что эту роль играет левый и правый ряд подбородочных каналов (ПК) и морфологические структуры роострума и черепа дельфина. В настоящей работе впервые для *Odontoceti* измерены пути пробега звука по ПК и мандибулярным каналам нижней челюсти дельфина афалина (*Tursiops truncatus*), рассчитаны относительные временные задержки звука между ПК и степень их акустического экранирования роострумом и черепом, в зависимости от локализации звука в пространстве. Установлено, что левое и правое наружное ухо формируют уникальные временные и спектральные признаки пространственной локализации звука, с максимальной точностью, реализованной роострально. Механизмы локализации основаны на асимметрии, включающей в себя роострально-каудальную и лево-правую взаимно-комплементарную асимметрию архитектуры ПК, роострально-роостральную асимметрию размеров роострума, а также роострально-роостральную асимметрию положения левого и правого ряда ПК на рооструме и роострально-каудальную асимметрию размеров роострума и черепа. Таким образом, наружные уши дельфина интегрированы в обтекаемую форму роострума и головы дельфина, в отличие от ограниченных ушными раковинами наружных ушей сухопутных животных и человека, что уменьшает сопротивление его движению со стороны воды и, главное, не ухудшает отношение уровней сигнал/шум обтекания в его слухе с ростом скорости движения. Исходя из подобия морфологии *Odontoceti*, естественно предположить, что их ПК и морфологические структуры роострума и черепа играют роль наружных ушей и формируют признаки пространственной локализации звуков.

Ключевые слова: дельфин (*Tursiops truncatus*), наружные уши, асимметрия, подбородочные каналы, мандибулярный канал, роострум, череп, локализация звука, сигнал/шум

DOI: 10.31857/S0320791922060119, **EDN:** CZBZZT

ВВЕДЕНИЕ

Локализация источников звука — способность человека и животных определять направление на источник звука в пространстве и расстояние до него на слух. Положение источника звука в пространстве описывается азимутом (углом между направлением на его источник и направлением на север в горизонтальной плоскости), углом места (угловой высотой источника в вертикальной плоскости), а также дальностью.

Точность локализации звука животными принято оценивать величиной минимального разли-

чимого угла (МРУ) между двумя источниками звука, пока они еще могут определять, какой из источников издает звук. В экспериментах при измерении МРУ дельфин, как правило, обучался определять местоположение источника звука, предъявляемого в случайном порядке, слева или справа разделительной сети. В работе [1] дельфин (*Tursiops truncatus*) одинаково хорошо локализовал различные акустические сигналы и в вертикальной и в горизонтальной плоскости, с наилучшей точностью локализации и наименьшими МРУ около 0.7° и 0.9° , на сигналах подобных эхолокационным “шелчкам” дельфина, соответ-

ственно. На тонах от 20 до 90 кГц МРУ составили от 2° до 3°, и от 2.8° до 4° на тонах 6, 10 и 100 кГц. При смещении азимута дельфина относительно излучателей МРУ составили 1.3°–1.5° при азимуте 15°, и около 5° при азимуте 30°. Результаты этой работы впервые показали, что слух дельфина может не использовать интерауральные различия интенсивностей (ИРИ) и интерауральные различия временных задержек (ИРВЗ) звуков для их локализации. В работах других авторов точность локализации измерялась в основном в горизонтальной плоскости, так, у афалины (*Tursiops truncatus*) МРУ составили около 2° на частотах 3, 8 и 10 кГц, и около 0.5° на частоте 20 кГц [2].

В эхолокационном эксперименте, при угловом различении двух решеток (положительная мишень – решетка из 4 стержней и отрицательная – из 2 стержней, с угловым расстоянием между стержнями 2°) величина МРУ в горизонтальной плоскости была около 0.25°–4°, и около 1.6° при использовании авторами модифицированного метода постоянного стимула [3]. Примерно такие же результаты по измерению МРУ получены в эхолокационных экспериментах с летучими мышами [4].

Для локализации звука в горизонтальной плоскости наземные животные и человек используют бинауральные и моноуральные признаки [5, 6]. Бинауральные признаки включают в себя ИРВЗ и ИРИ звуков. Однако, они не несут информацию о угле места и дальности источника звука и не объясняют способности слушателя к моноуральной локализации источника [7].

Ушные раковины человека играют существенную роль для локализации звука в вертикальной плоскости, определения его положения сверху-снизу и спереди-сзади, и отчасти для трехмерного восприятия [7–9]. Наземные эхолоцирующие хищники, рукокрылые (*Chiroptera*), при локализации звука в вертикальной плоскости также используют признаки, формируемые ушными раковинами [10]. В то же время, у ночных хищных птиц, сов (*Tyto alba*, *Phodilus bodius* и др.) спектральные признаки локализации в вертикальной плоскости на высоких частотах формируются билатеральной асимметрией наружных ушей, у некоторых видов сов (*Aegolius funereus*, *Strix nebulosa*, *Strix uralensis*) эта асимметрия распространяется даже на кости черепа [11, 12].

Odontoceti лишились наружных ушей (ушных раковин) во время адаптации к водной среде обитания, десятки млн. лет назад [13]. Однако, этот факт еще не означает, что за последующие десятки млн. лет после этого у них не развились согласованные с водной средой обитания новые (эволюционно) наружные уши. Так, направленность слуха [14] и высокая точность локализации звука [1–3] указывают на наличие у дельфинов морфо-

логических структур, функционально играющих эту роль.

Однако, механизмы пассивной локализации источников звука китообразными до настоящего времени не выяснены. Это объясняется главным образом тем, что нет единого мнения о путях и механизмах звукопроводения на их среднее ухо [15]. Так, в качестве путей звукопроводения были рассмотрены: наружные слуховые проходы и среднее ухо [16], проксимальная область латеральной стенки кости нижней челюсти [17], область “акустических окон” нижней челюсти [18], мягкие ткани между левой и правой половиной нижней челюсти [19]. Вместе с тем, было показано, что левый и правый ряд подбородочных каналов (ПК) и морфологические структуры рострума и черепа дельфина играют роль левого и правого эволюционно нового наружного уха [20–24].

Цель работы – изучение роли асимметрии морфологических структур левого и правого наружного уха дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) в механизмах формирования признаков пространственной локализации источника звука.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Некоторые предпосылки к изучению проблемы и метод

Для достижения поставленной цели были использованы результаты работ [20–24], полученные при изучении морфологии нижней челюсти и черепа дельфина в свете известных концепций акустики и групповых антенн, а также результаты экспериментальных исследований. В этих работах материалом при проведении исследований служили кости нижней челюсти и черепа (рис. 1, 4, 6) взрослых дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus*). Морфология рассматриваемых в работе структур нижней челюсти и черепа дельфина согласуется с данными других авторов [17, 25, 26].

Отметим, что акустические свойства ПК и мандибулярных каналов (МК) нижней челюсти определены их размерами и архитектурой. Скорость звука в мягких тканях (сосудисто-нервный пучок и жировой тяж, рис. 1, FB), заполняющих каналы нижней челюсти, близка к скорости звука в воде [27]. Таким образом, мягкие ткани служат средой для распространения звука через ПК, МК и FB до латеральной стенки тимпано-периотического комплекса, поэтому далее в тексте мы будем рассматривать в основном размеры и архитектуру ПК и МК.

В настоящем исследовании результаты работ [20–24] рассмотрены в свете номенклатуры уха наземных животных и человека.

1. Левый и правый ряд ПК, нижняя и верхняя челюсть, а также череп функционально играют роль согласованного с водной средой левого и

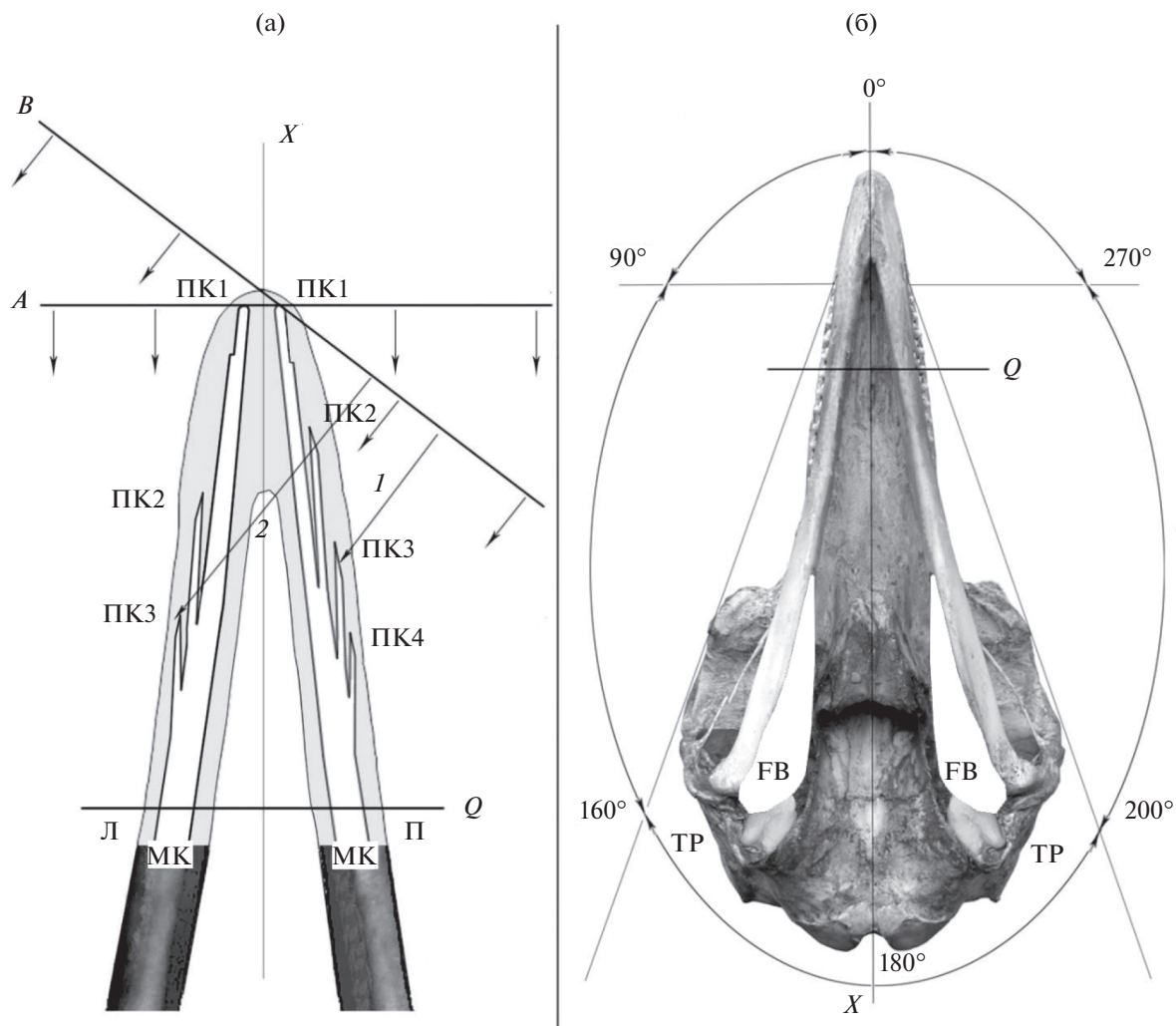


Рис. 1. Рострум и череп дельфина. (а) – Расположение ПКл и МК левого (Л) и правого (П) наружного уха (разрез левой и правой половин нижней челюсти), фронтальная плоскость, дорсальный вид. Фронт плоской волны звука (А) падает рострально вдоль продольной оси (Х) нижней челюсти и под углом 27° к оси (В). (б) – Нижняя и верхняя челюсть и череп дельфина, вентральный вид. FB – жировое тело, заполняющее ПК и МК – прикрепляется к латеральной стенке ТР. ТР – левый и правый тимпанопериотический комплекс (среднее и внутреннее ухо), соответственно. Углы указаны относительно середины левого и правого ряда ПК.

правого наружного уха дельфина афалина (*Tursiops truncatus*), соответственно. Левый и правый МК расположены между соответствующим наружным ухом и барабанной перепонкой среднего уха (рис. 1) и играют роль левого и правого наружного слухового прохода уха наземных животных, соответственно. Роль барабанной перепонки и среднего уха играют соответствующие тимпанопериотические комплексы [13, 17, 28].

2. Левый и правый ряд ПК, соответствующие МК и FB (рис. 1), – основной путь, по которому энергия звука из внешней среды передается бегущей волной на левое и правое среднее ухо дельфина. ПК и МК в диапазоне частот слуха дельфина (0.1–160 кГц) играют роль акустически “узких” волноводов и акустического катеноидального ру-

пора эволюционно нового наружного уха дельфина, поэтому в них может существовать только бегущая волна звука вдоль каналов, что дает нам право рассчитывать по ним путь и соответствующее ему время пробега фронта звуковой волны.

Вместе с тем, в свете известных концепций акустики и групповых антенн, левый и правый ряд ПК играют роль решетки элементарных приемников антенны бегущей волны (АБВ). Максимум чувствительности АБВ совпадает с направлением, вдоль которого расположены ее элементарные приемники, т.е. ПК. Следовательно, максимумы направленности левого и правого наружного уха дельфина совпадают с максимумом направленности соответствующей АБВ. Во фронтальной плоскости они направлены под уг-

лом около 0° рострально, и в медианной плоскости под углом около 7° рострально-дорсально, что совпадает с максимумом характеристики направленности (ХН) излучения эхолокационных “щелчков” и максимумом ХН слуха бутылконового дельфина [29, 30].

3. При сомкнутых челюстях, поперечные размеры левого и правого наружного уха дельфина (рострума и черепа) плавно возрастают каудально (рис. 1, 4, 6), в области ПК во фронтальной плоскости от 3 до 6.5 см и в медианной — от 5 до 7 см, и далее до 11 и 12 см, соответственно, у черепа; максимальные размеры черепа в обоих плоскостях около 23 см. В диапазоне частот 3–160 кГц верхняя челюсть, зубы и нижняя челюсть афалины, представляют собой акустический экран (АЭ), поперечные волновые размеры которого возрастают каудально, $kL > 0.37$ –44–80. Волновые размеры черепа в этой области частот $kL > 3$ –144, дорсально-вентрально и латерально, где $k = 2\pi/\lambda$ — волновое число, L — характерные размеры рострума и черепа, $\lambda \sim 50$ –0.94 см — длина волны звука в этом диапазоне частот.

Следовательно, волновые размеры рострума дельфина приходится в основном на область частот “геометрического” обратного рассеяния, граница которой начинается при $kL > 1$, где $k = 2\pi/\lambda$ — волновое число, L — характерные размеры рострума, $\lambda \sim$ длина волны звука. Отсюда находим, что рострум рассеивает обратно падающие на него спектральные составляющие звуков с частотами выше 3–4 кГц, однако составляющие звуков ниже этих частот огибают рострум в результате дифракции. Другими словами, рострум экранирует спектр звука на частотах выше 3–4 кГц и играет роль эквивалентного фильтра нижних частот (ЭФНЧ) со стороны, контралатеральной звуку. Частота среза этого ЭФНЧ и степень экранирования ПК, или степень спектральной фильтрации звука определяются волновыми размерами рострума (kL), поэтому частота среза ЭФНЧ уменьшается, а степень фильтрации возрастает с ростом частоты звука и размеров этого акустического экрана (т.е. для звуков, локализованных каудальнее), соответственно.

Аналогично, череп, имеющий несколько большие волновые размеры (kL), начинает обратно рассеивать падающие на него спектральные составляющие звуков с частотами выше 1 кГц, но составляющие звуков ниже этих частот огибают череп в результате дифракции. Таким образом, череп также играет роль акустического экрана и ЭФНЧ со стороны контралатеральной звуку.

4. Области акустического света и тени рассматриваемых морфологических структур определялись с учетом формы и размеров рострума (верхней и нижней челюсти) и черепа, а также

длины волны звуков, в приближении “геометрической” акустики.

5. Акустическая длина рострума в области левого и правого ряда ПК (рострально-каудально) $L/\lambda \sim 10.7$, где $L \sim 10$ см; $\lambda \sim 0.94$ см, длина волны максимальных частот эхолокационной системы и слуха дельфина ~ 160 кГц; волновые размеры рострума в этой области (рострально-каудально), $kL \sim 62.8$, где $k = 2\pi/\lambda$ — волновое число, $L \sim 10$ см — характерные размеры; $\lambda \sim 0.94$ см.

Каждая линейная решетка приемников АБВ согласована для приема плоской звуковой волны. При этом зона Фраунгофера или “дальнее акустическое поле” антенны, где разность фаз между фронтами плоской и сферической звуковых волн считается достаточно малой, начинается с расстояния R до ненаправленного источника звука и определяется как

$$R \geq L^2/\lambda,$$

где $L \sim 10$ см — длина нижней челюсти дельфина в области левого и правого ряда ПК, рис. 1; $\lambda \sim 0.94$ см, длина волны максимальных частот эхолокационной системы и слуха дельфина ~ 160 кГц. Отсюда получаем оценку $R \geq 100$ см.

Следовательно, звук ненаправленного источника, падающий на левый и правый ряд ПК с расстояний, больших приблизительно 100 см, представляет собой плоскую звуковую волну.

6. Известно, что звуковое давление, создаваемое малым источником (монополем) звука (низкие частоты, $k^2 r^2 < 1$, где $k = 2\pi/\lambda$ — волновое число, λ — длина волны, r — радиус источника), не зависит от его формы и определяется только его объемной колебательной скоростью V_Ω . В свою очередь $V_\Omega = SV$, где S — площадь монополя, V — колебательная скорость монополя. Весовые коэффициенты, определяющие соотношение уровней звукового давления в ПК, рассчитаны в соответствии с соотношениями площадей поперечных сечений ПК и МК в местах их соединения. Амплитуды звуковых давлений падающей, прошедшей и отраженной волн, в месте скачка поперечных сечений волновода определяются как:

$$A_2 = \frac{2\sigma_1}{\sigma_1 + \sigma_2} A_1, \quad B_1 = \frac{\sigma_1 - \sigma_2}{\sigma_1 + \sigma_2} A_1,$$

где A_1 , A_2 и B_1 — амплитуды падающей, прошедшей и отраженной волн соответственно; σ_1 и σ_2 — поперечные сечения граничащих участков ПК и МК.

Отсюда рассчитанные нормированные значения весовых коэффициентов, определяющих соотношение уровней звукового давления (УЗД), составили 1.0; 0.37; 0.21 в ПК1–ПК3 левого наружного уха и 0.95; 0.29; 0.19; 0.06 в ПК1–ПК4 правого наружного уха, соответственно.

Длительность актуального звука в ПК одинакова, во время расчетов принимаем ее равной 1.

Учитывая рассмотренные выше, полученные в работах [20–24] результаты, не трудно увидеть, что последовательность и степень освещения каждого ПК звуком или экранирования рострумом и черепом определяются формой и акустическими размерами рострума, архитектурой ПК, рострально-каудальной асимметрией акустических размеров рострума и черепа (рис. 1, 6) и, главное, расположением источника звука относительно рострума и черепа в пространстве. При этом каждый ПК передает в соответствующий МК часть энергии этого звука или парциальный звук, с определенным уровнем звукового давления (в соответствии с весовым коэффициентом, см. выше). По левому и правому МК парциальные звуки распространяются до левого и правого среднего уха (тимпанопериотического комплекса), с различными относительными временными задержками и различной степенью спектральной фильтрации, соответственно. Эти предпосылки позволяют предположить, что рассматриваемые морфологические структуры периферического отдела слуха дельфина, его левое и правое наружное ухо, формируют спектральные и временные признаки пространственной локализации источника звука относительно дельфина.

Для изучения механизмов формирования признаков пространственной локализации источника звука наружными ушами дельфина в настоящей работе измерено и проанализировано изменение времени пробега фронта плоской звуковой волны через каждый ПК и степень их экранирования, с момента падения фронта звука на ближайший к нему ПК, в зависимости от локализации звука в пространстве. Для этого измерены пути пробега звуком, от фронта плоской звуковой волны через каждый ПК до соответствующего сечения Q (рис. 1, табл. 1), и определена степень экранирования ПК рострумом и черепом, в зависимости от расположения звука в пространстве.

Необходимые измерения выполнены в программе Photoshop CS3 с использованием инструмента “линейка”. При этом точность измерений составляет сотые доли см. Учитывая, что минимальная длина волны высшей частоты звуков дельфина (~160 кГц) составляет около 0.94 см и минимальные рассчитанные ИРВЗ слуха дельфина для получения МРУ 1° – около 1.3 мкс [31], точность измерений путей пробега звука в настоящей работе является достаточной. Время пробега звука через каждый ПК рассчитано с учетом соответствующего измеренного пути и скорости звука в воде и мягких тканях дельфина, равной 1500 м/с [27].

Рассчитанное время пробега звука по первым ПК левого и правого наружного уха до соответ-

ствующих сечений Q (рис. 1) составляет 84.2 мкс и до латеральных стенок левого и правого тимпанопериотического комплекса ~273 мкс.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерения путей пробега парциальных звуков до сечения Q (рис. 1) и степень экранирования ПК в зависимости от пространственной локализации источника звука относительно левого и правого наружного уха дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) приведены в табл. 1. Для удобства интерпретации полученных результатов, значения путей пробега (табл. 1) пересчитаны в значения времени пробега и представлены в виде зависимости относительных временных задержек парциальных звуков от пространственной локализации звука во фронтальной, поперечной и медианной плоскостях (рис. 2, 3, 5, 7).

Рассмотрим механизмы формирования признаков локализации звука левым и правым наружным ухом дельфина в каждой плоскости.

Фронтальная плоскость

Плоская звуковая волна рострального источника звука падает на левое и правое наружное ухо дельфина во фронтальной плоскости вдоль продольной оси X (рис. 1а, А), при этом фронт звуковой волны пробегает одинаковые расстояния через каждый ПК до сечения Q левого и правого МК и до левого и правого среднего уха, соответственно. При этом все ПК освещены звуком, относительное время задержки парциальных звуков около 0 мкс, т.е. все парциальные звуки, пробегая ПК, складываются в сечении Q левого и правого МК и, следовательно, на левом и правом среднем ухе дельфина синфазно, (рис. 2а, 3). Следует отметить, что первые ПК левого и правого наружного уха будут одинаково освещены звуком при его локализации в широком секторе рострально-латеральных углов ($110^\circ-0^\circ-250^\circ$, рис. 1б) и только при смещении звука в область латерально-каудальных углов они будут экранироваться рострумом и затем черепом. В отличие от этого, уже при минимальном (около $1^\circ-2^\circ$) перемещении источника звука левее или правее 0° степень освещения им остальных ПК левого и правого наружного уха изменяется на противоположную (слева постоянна, а справа уменьшается с ростом угла, или наоборот, соответственно, рис. 1), вследствие изменения степени экранирования ПК рострумом и степени спектральной фильтрации парциальных звуков ЭФНЧ. Можно полагать, что рассмотренный механизм изменения акустического освещения и экранирования ПК обеспечивает максимум точности локализации в направлении около 0° . При этом парциальные звуки пробегают к сечению Q левого и правого МК (рис. 1) и на ле-

Таблица 1. Результаты измерения путей пробега фронта плоской звуковой волны через каждый ПК до сечения Q (рис. 1) и ее спектральной фильтрации в зависимости от пространственной локализации звука.

Локализация звука относительно наружных ушей дельфина	Измеренные пути пробега фронта звуковой волны через каждый ПК до сечения Q , рис. 1, (мм). Первое слагаемое, путь от фронта волны звука до лПК. Второе слагаемое, путь внутри лПК+МК до сечения Q . Последовательность ПК (слева направо) показана по мере пролегания по ним фронта плоской звуковой волны						
Рострально, 0°, ФП (рис. 1а, А)	пПК1 0 + 126.3	лПК1 0 + 126.3	пПК2 34.8 + 91.5	лПК2 51.3 + 75	пПК3 66.3 + 60	лПК3 80.7 + 45.6	пПК4 85.8 + 40.6
Каудально 180°, ФП (рис. 1)	пПК4 0 + 40.6 СФ	лПК3 5.2 + 45.6 СФ	пПК3 20.9 + 60 СФ	лПК2 35 + 75 СФ	пПК2 45.9 + 91.5 СФ	лПК1 85.5 + 126.3 СФ	пПК1 85.5 + 126.3 СФ
27°, ФП (рис. 1а, В)	пПК1 0 + 126.3	пПК2 22.2 + 91.5	пПК3 42.6 + 60	пПК4 56.2 + 40.6	лПК1 5.4 + 126.3	лПК2 $d87.6 \ v60.8$ $r59.5 + 75$ СФ	лПК3 $d190$ $r96.5 \ r91.2 + 45.6$ СФ
Вентрально 270°, МП (рис. 6)	пПК4 0 + 40.6	лПК3 0 + 45.6	пПК3 0 + 60	лПК2 0 + 75	пПК2 0 + 91.5	лПК1 6.6 + 126.3	пПК1 5.8 + 126.3
Дорсально, 90°, МП (рис. 6)	пПК1 0 + 26.3 СФ	лПК1 2.1 + 126.3 СФ	пПК2 8.7 + 91.5 СФ	лПК2 8.7 + 75 СФ	пПК3 8.7 + 60 СФ	лПК3 8.7 + 45.6 СФ	пПК4 8.7 + 40.6 СФ
Справа, 270°, ПП (рис. 4)	пПК4 0 + 40.6	пПК3 3.1 + 60	пПК2 10.2 + 91.5	пПК1 18.9 + 126.3	лПК1 26.5 + 126.3	лПК2 $d82.2$ $v48.1 + 75$ СФ	лПК3 $d92.2 \ v56.9 + 45.6$ СФ
Слева, 90°, ПП (рис. 4)	лПК3 0 + 45.6	лПК2 4.8 + 75	лПК1 17.3 + 126.3	пПК1 24.9 + 126.3	пПК2 $d83 \ v43.7$ $+91.5$ СФ	пПК3 $d88 \ v51.8 + 60$ СФ	пПК4 $d94 \ v55.9 + 40.6$ СФ

Примечания: СФ – спектральная фильтрация; МК – мандибулярный канал; пПК правый подбородочный канал; лПК – левый подбородочный канал; ФП – фронтальная плоскость; МП – медианная плоскость; ПП – поперечная плоскость; d , v и r – путь звука (дифракция) на контралатеральные ПК с дорсальной, вентральной и ростральной стороны роострума, соответственно.

вое и правое среднее ухо уже с существенными различиями уровней спектра на частотах выше 3–4 кГц и минимальной разницей относительных временных задержек парциальных звуков. Таким образом, максимальная точность локализации источника звука во фронтальной плоскости реализована в направлении около 0° (рис. 1). Полученный результат согласуется с направлением максимума ХН слуха и излучения эхолокационных “щелчков” дельфина [29, 30].

При перемещении источника звука относительно роострума левее (в области углов до 200°) или правее (до 160°) во фронтальной плоскости (рис. 1б), с ростом угла эти различия относительно времени задержки и степени освещения и экранирования ПК левого и правого наружного уха звуком возрастают. В качестве примера показаны признаки локализации, формируемые наружными ушами дельфина при положении ис-

точника звука под углом 27° относительно оси X во фронтальной плоскости (рис. 1а, В; рис. 2б). В этом случае звук пробегает через ПК правой половины нижней челюсти, расположенные каудальнее, меньший путь до сечения Q , чем через ростральные ПК (табл. 1), поэтому парциальные звуки пробегают до сечения Q через ПК, расположенные ростральнее (и до соответствующего среднего уха), с нарастающей до 20 мкс временной задержкой (лПК1 и пПК1) относительно ПК4 (рис. 2, 3). Другими словами, относительное время задержки парциальных звуков изменяется вследствие изменения путей от фронта плоской звуковой волны до каждого ПК в зависимости от локализации звука. Более того, ПК правого наружного уха ипсилатеральны источнику звука и освещены звуком (рис. 1а, Г), тогда как ПК2 и ПК3 левого наружного уха расположены контралатерально источнику и степень их экранирова-

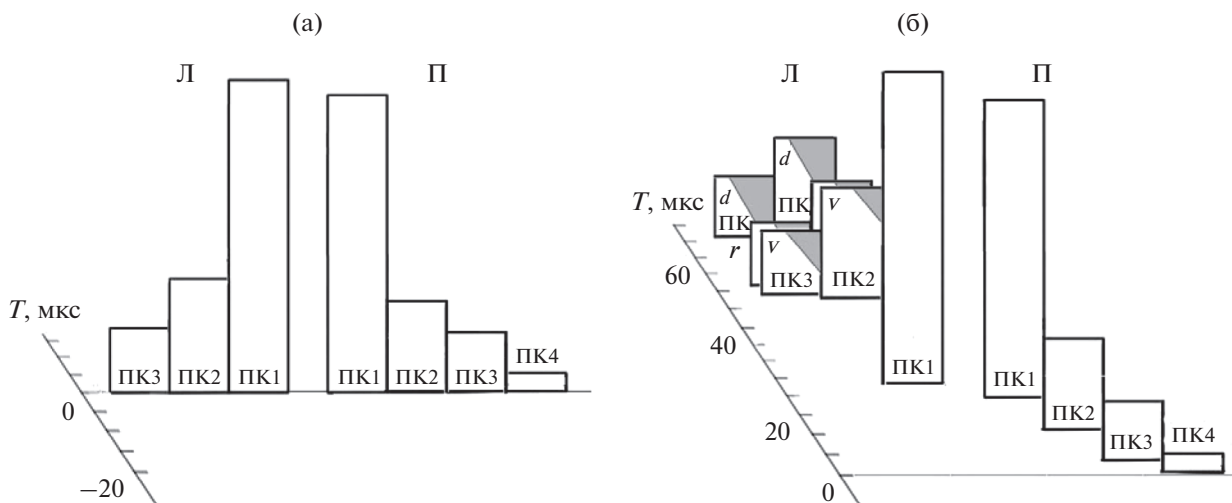


Рис. 2. Относительное время задержки парциальных звуков ПК1–ПК3 левого (Л) и ПК1–ПК4 правого (П) наружного уха, (а) – для роstralного и (б) – под углом 27° к оси X звука во фронтальной плоскости (рис. 1а), соответственно. Высота прямоугольников пропорциональна уровням относительных звуковых давлений парциальных звуков, ширина прямоугольников эквивалентна полосе частот слуха дельфина (1–160 кГц). Результаты спектральной фильтрации парциальных звуков закрашены. Длительность звука в ПК одинакова, условно не показана. *T* – время задержки в мкс. *d*, *r* и *v* – дифракция звука с дорсальной, вентральной и роstralной стороны наружных ушей (роstrума) на контралатеральные ПК, соответственно.

ния роstrумом возрастает с ростом угла. На эти ПК будут падать и пробегать по ним до сечения *Q* только низкочастотные (ниже 3–4 кГц) составляющие звука, огибающие роstrум с дорсальной (*d*), вентральной (*v*) и роstralной (*r*) стороны в результате дифракции (рис. 1а, 2; рис. 2б). В этом случае путь звука до контралатеральных ПК и относительное время задержки парциальных звуков возрастают до 40–60 мкс. Высокочастотные (выше 3–4 кГц) составляющие звуков при этом экранируются роstrумом, который играет роль ЭФНЧ. Частота среза этого фильтра около 3–4 кГц. На рис. 2б частота среза ЭФНЧ и степень спектральной фильтрации условно показана как закрашенная часть прямоугольников парциальных звуков.

При смещении источника звука во фронтальной плоскости до латерального положения справа (90°, рис. 1), время задержки парциальных звуков (пПК1) относительно ПК4 продолжает возрастать до 70 мкс, и до 88 мкс для составляющих звука, огибающих роstrум с дорсальной (*d*) и вентральной (*v*) стороны (лПК2, лПК3), соответственно (рис. 5), вместе с ростом степени экранирования контралатеральных каудальных ПК. При дальнейшем смещении звука относительно роstrума во фронтальной плоскости относительное время задержки парциальных звуков и степень спектральной фильтрации ПК возрастают, и достигают максимума при каудальном положении источника звука (около 114 мкс, рис. 3).

При локализации источника звука в области углов 160°–180°–200° (рис. 1б), на пути звука расположен череп, поэтому на наружные уши пада-

ют только низкочастотные составляющие звука, огибающие череп в результате дифракции. Его высокочастотные составляющие экранируются черепом, играющим роль ЭФНЧ с частотой среза около 1 кГц.

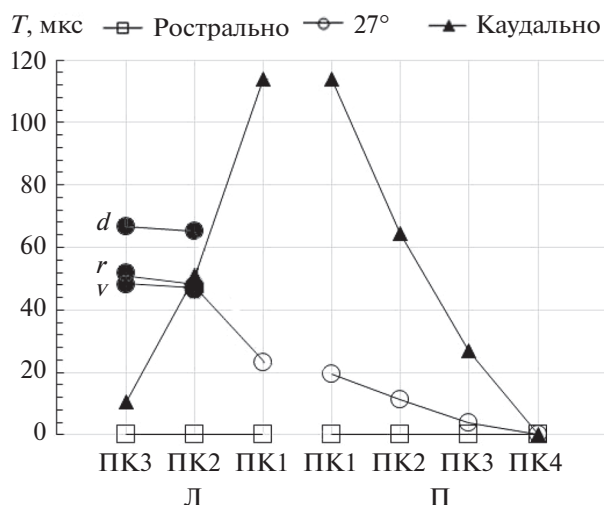


Рис. 3. Относительное время задержки парциальных звуков ПК1–ПК3 левого (Л) и ПК1–ПК4 правого (П) наружного уха, для роstralного, каудального, и под углом 27° к оси X звука во фронтальной плоскости (рис. 1), соответственно. Ось ординат – время задержки *T* в мкс. Ось абсцисс – номера соответствующих ПК. Маркеры, не залитые (залитые) черным, означают освещение звуком (экранирование роstrумом) соответствующих ПК. Обозначения *d*, *r* и *v* указаны на рис. 2.

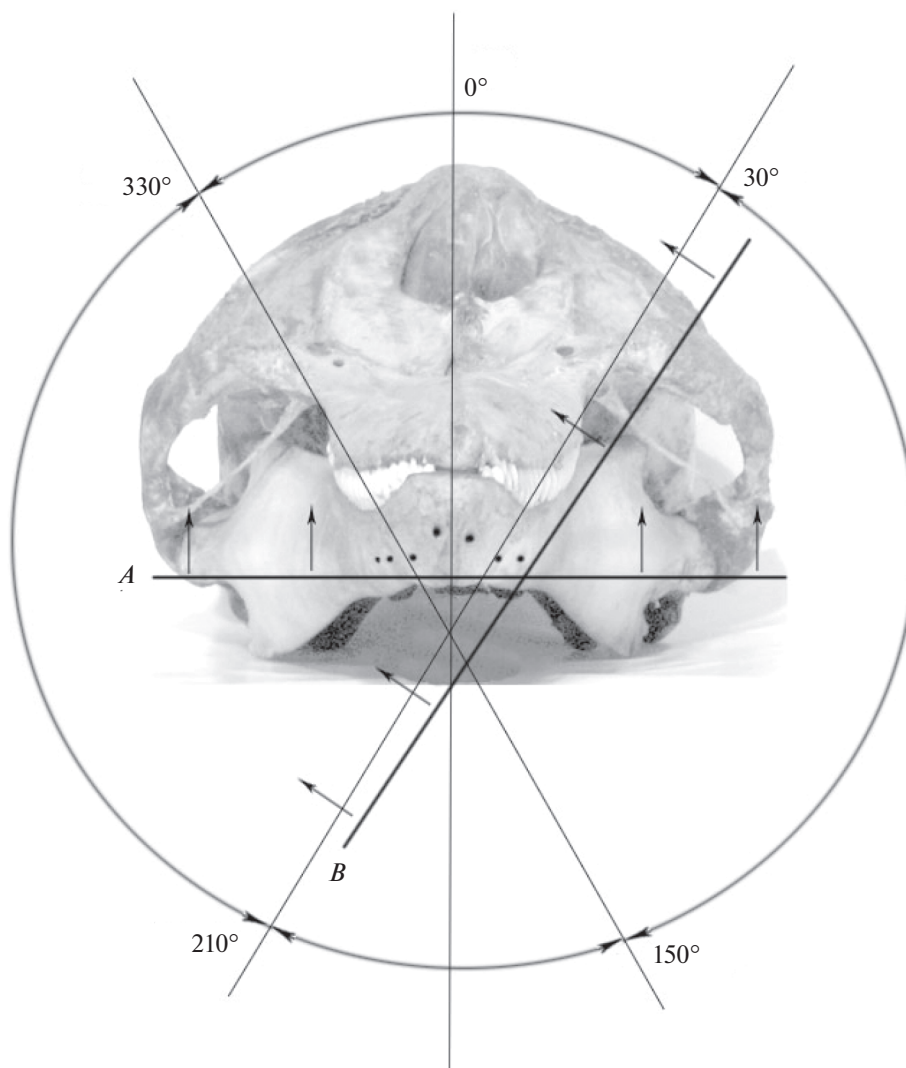


Рис. 4. Рострум и череп дельфина (левое и правое наружное ухо), роstralный вид, поперечная плоскость. *A* — фронт плоской волны звука падает на наружные уши вентрально, и *B* — вентрально-латерально. Углы указаны относительно середины левого и правого ряда ПК.

При смещении источника звука во фронтальной плоскости от 200° до 360° (рис. 16), относительное время задержки парциальных звуков уменьшается, и изменяется степень экранирования каудальных ПК правого наружного уха. Так, при латеральном положении источника звука слева (270° , рис. 16) время задержки парциальных звуков (лПК1) относительно лПК3 уменьшается до 67 мкс, и до 95 мкс для контралатеральных составляющих звука (пПК2–пПК4), огибающих рострум с дорсальной (*d*) и вентральной (*v*) стороны, соответственно (рис. 5). При этом звук, падающий на пПК2–пПК4, экранируется рострумом. При дальнейшем перемещении источника звука, вплоть до роstralного направления, относительное время задержки парциальных звуков уменьшается и уменьшается степень экранирова-

ния ПК, когда они все освещены звуком и минимальны различия относительного времени задержки парциальных звуков (рис. 1, 2, 3).

Таким образом, для любого расположения источника звука во фронтальной плоскости относительно дельфина, его левое и правое наружное ухо формируют уникальные временные и спектральные признаки локализации этого звука.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что максимальное различие признаков локализации роstralного и каудального звука (рис. 3), а также левого и правого звука (рис. 5), определяется роstralно-каудальной и лево-правой взаимно комплементарной асимметрией архитектуры ПК (рис. 1а) во фронтальной плоскости, роstralно-каудальной асимметрией размеров рострума и черепа (рис. 1, б), а также большими

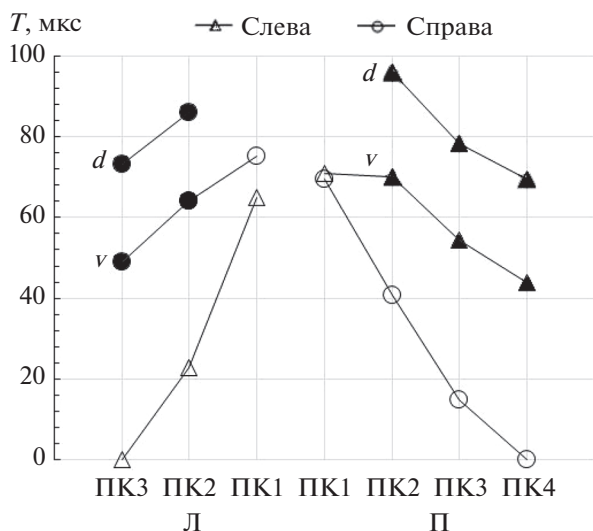


Рис. 5. Относительное время задержки парциальных звуков ПК1-ПК3 левого (Л) и ПК1-ПК4 правого (П) наружного уха, для латерального звука (слева или справа), в поперечной плоскости (рис. 4), соответственно. Ось ординат – время задержки T в мкс. Ось абсцисс – номера соответствующих ПК. Маркеры, не залитые (залитые) черным, означают освещение звуком (экранирование роострумом) соответствующих ПК. Обозначения d , r и v указаны на рис. 2.

волновыми размерами ($kL \sim 62.8$) и большой акустической длиной ($L/\lambda \sim 10.7$) левого и правого наружного уха (роострума) в области ПК.

Поперечная плоскость

Исходя из формы роострума дельфина и архитектуры ПК, можно заключить, что первые ПК левого и правого наружного уха практически одинаково освещены звуком в широком секторе латерально-вентральных углов поперечной плоскости ($30^\circ-180^\circ-330^\circ$, рис. 4) и только при смещении звука в область дорсальных углов ($330^\circ-0^\circ-30^\circ$, рис. 4) они экранируются роострумом. В отличие от этого, остальные ПК левого и правого наружного уха одновременно освещены звуком только в области вентральных положений источника звука в поперечной плоскости ($150^\circ-210^\circ$, рис. 4). Вместе с тем, при вентральном источнике звука (180° , рис. 4) относительное время задержки парциальных звуков лПК1 и пПК1 достигает 62 и 64 мкс, соответственно (рис. 7). Спектральная фильтрация всех ПК незначительна (исходя из длины волны звуков и угла падения звука на стенки нижней челюсти). При этом относительное время задержки парциальных звуков в этой области изменяется в зависимости от локализации источни-

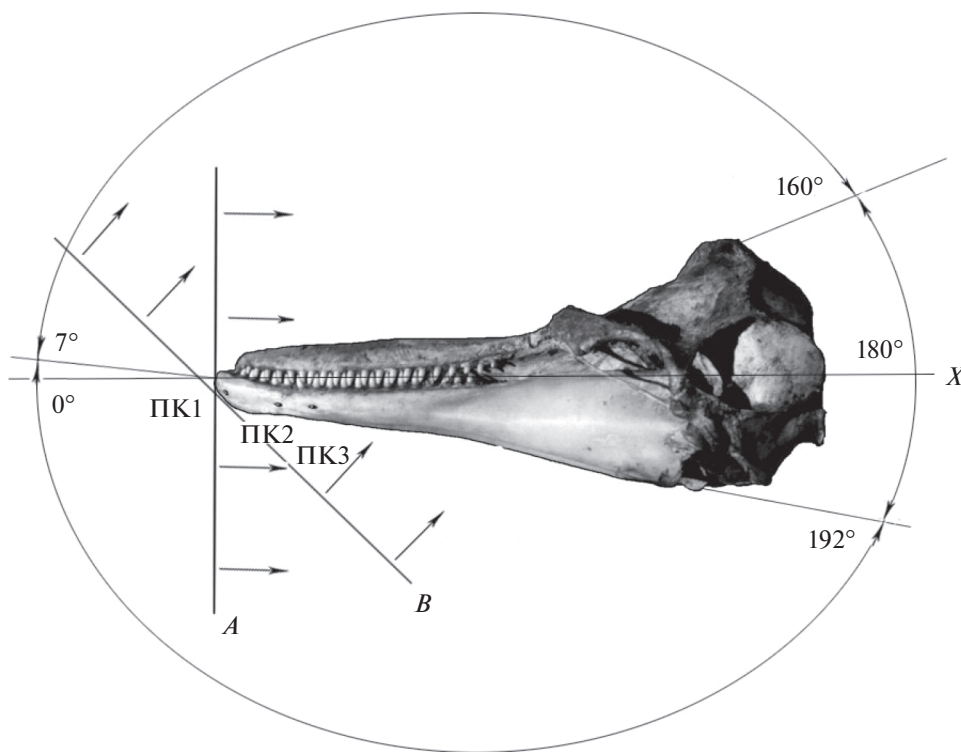


Рис. 6. Роострум и череп дельфина (левое наружное ухо), латеральный вид, левая сторона, медианная плоскость. A – фронт плоской волны звука падает на наружные уши роострально-дорсально, под углом 7° , и B – вентрально-роострально. Углы указаны относительно оси X в области середины левого ряда ПК.

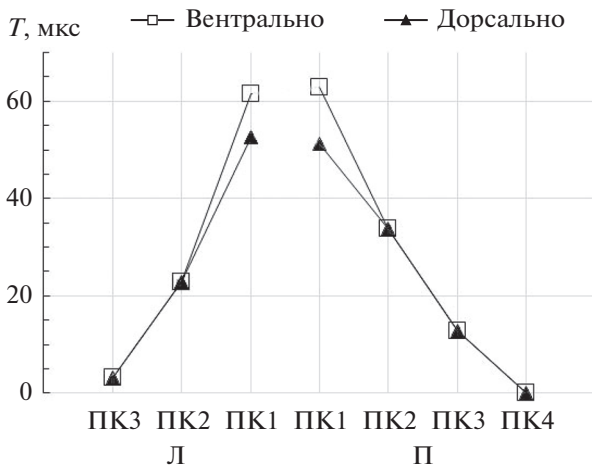


Рис. 7. Относительное время задержки парциальных звуков ПК1–ПК3 левого (Л) и ПК1–ПК4 правого (П) наружного уха, для вентрального и дорсального звука в медианной плоскости (рис. 6), соответственно. Ось ординат – время задержки T в мкс. Ось абсцисс – номера соответствующих ПК. Маркеры, не залитые (залитые), черным означают освещение звуком (экранирование роостромом) соответствующих ПК.

ка звука, вследствие изменения путей их пробега от фронта плоской волны звука до каждого ПК (рис. 4, А, В).

Если источник звука расположен под углом 210° (рис. 4) относительно роостра дельфина в поперечной плоскости, ПК правого наружного уха освещены звуком, ПК2 и ПК3 левого наружного уха будут на границе акустической освещенности источником и тени роостра. При перемещении источника звука в поперечной плоскости до латерального положения справа (270° , рис. 4) все ПК правого наружного уха освещены звуком, но степень экранирования и спектральной фильтрации звука, падающего на контралатеральные ПК левого наружного уха, возрастает. Относительное время задержки парциальных звуков при этом возрастает (рис. 5) до 70 мкс (пПК1) и до 87 мкс для контралатеральных составляющих звука (лПК2–лПК3), огибающих наружные уши с дорсальной (d) и вентральной (v) стороны, соответственно. При дальнейшем смещении звука в поперечной плоскости до 330° (рис. 4) степень экранирования роостромом ПК левого наружного уха и степень их спектральной фильтрации будет возрастать. Относительное время задержки парциальных звуков также возрастает в зависимости от локализации источника звука, вследствие изменения пути от фронта плоской волны звука до ПК. При перемещении источника звука в область углов 330° – 0° – 30° все ПК постепенно попадают в область акустической тени, создаваемой дорсально-вентральной асимметрией формы роостра и асимметричного роострально-вентрального рас-

положения ПК левого и правого ряда ПК на роостре (рис. 1, 4, 6). При дорсальном источнике звука (0° , рис. 4) все ПК экранируются роостромом, и звук падает на ПК в результате дифракции. При этом высокочастотные составляющие звуков (выше 3–4 кГц) экранируются роостромом, который играет роль акустического экрана и ЭФНЧ и уменьшает уровень высокочастотных составляющих звука (рис. 7).

При перемещении источника звука в поперечной плоскости относительно роостра до латерального положения слева (90° , рис. 4) все ПК левого наружного уха освещены звуком, но степень экранирования и спектральной фильтрации звука, падающего на контралатеральные ПК правого наружного уха, возрастает (рис. 5). Относительное время задержки парциальных звуков при этом возрастает до 64 мкс (пПК1) и до 95 мкс для контралатеральных составляющих звука (пПК2–пПК4), огибающих роострум с дорсальной (d) и вентральной (v) стороны, соответственно.

При перемещении источника звука в поперечной плоскости относительно наружных ушей до вентрального положения (180° , рис. 4), освещение ПК левого наружного уха звуком остается. При этом степень экранирования ПК правого наружного уха будет уменьшаться, т.к. уменьшаются вентральные пути дифракции звука до контралатеральных ПК вокруг роостра, и степень освещения левых и правых ПК выравнивается (рис. 7). Относительное время задержки парциальных звуков также изменяется от угла (рис. 5, 7), вследствие изменения путей их пробега от фронта плоской волны звука до ПК (рис. 4, А, В), зависящих от архитектуры ПК.

Таким образом, для любого расположения источника звука в поперечной плоскости относительно дельфина, его левое и правое наружное ухо формируют уникальные временные и спектральные признаки локализации этого звука.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что максимальное различие признаков локализации дорсального и вентрального звука (рис. 7) определяется дорсально-вентральной асимметрией размеров роостра в области ПК (дорсальная часть роостра шире расстояния между левым и правым рядом ПК) и роострально-вентральной асимметрией расположения левого и правого ряда ПК на роостре (рис. 4, 6), а также большими волновыми размерами ($kL \sim 62.8$) и большой акустической длиной ($L/\lambda \sim 10.7$) роостра в области ПК. Однако, максимальное различие признаков локализации левого и правого звука (рис. 5) определяется лево-правой взаимно комплементарной асимметрией архитектуры ПК (рис. 1) во фронтальной плоскости, а также большими волновыми размерами и большой акустической длиной роостра в области ПК.

Медианная плоскость

Если плоская звуковая волна источника звука в медианной плоскости падает на наружные уши дельфина из направления максимума ХН слуха и излучения эхолокационных “щелчков” дельфина 7° [29, 30] (рис. 6, А), все ПК расположены ипсилатерально источнику звука, освещены звуком, и экранирования ПК и, следовательно, спектральной фильтрации парциальных звуков не происходит. Признаки локализации в этом случае формируются также как для рострального звука во фронтальной плоскости (рис. 1а, А; рис. 2а; рис. 3). Следует отметить, что первые ПК левого и правого наружного уха практически одинаково освещены звуком при его перемещении в широком секторе дорсально-рострально-вентральных углов, $90^\circ-0^\circ-220^\circ$ (рис. 6), и только при смещении звука в область дорсально-каудально-вентральных углов они экранируются рострумом и черепом. В отличие от этого, уже при минимальном (около $1^\circ-2^\circ$) перемещении источника звука дорсальнее или вентральнее 7° (рис. 6) степень освещения им остальных ПК левого и правого наружного уха изменяется в одном направлении (уменьшается с ростом угла или постоянна, соответственно), вследствие изменения степени экранирования этих ПК рострально-дорсальной частью нижней челюсти (рис. 6) (имеющей большие волновые размеры, большую акустическую длину и асимметричную кривизну) и степени спектральной фильтрации парциальных звуков ЭФНЧ. Можно полагать, что рассмотренный механизм изменения акустического освещения и экранирования ПК обеспечивает максимальную точность локализации в направлении около 7° . При этом парциальные звуки пробегает до сечений Q (рис. 1) и на соответствующее среднее ухо, уже с существенными различиями уровней спектра на частотах выше 3–4 кГц и минимальными различиями относительных временных задержек. Таким образом, максимальная точность локализации источника звука у дельфина в медианной плоскости реализована в направлении около 7° (рис. 6).

При дальнейшем смещении источника звука в медианной плоскости (дорсальнее) относительно рострума (оси X (рис. 6)), степень экранирования каудальных ПК асимметричной ростральной частью нижней челюсти (с обеих ее сторон) возрастает. Следует отметить, что пПК1 и лПК1 начинают экранироваться асимметричным дорсальным краем нижней челюсти только при дорсальном (90° , рис. 6) положении источника звука, когда все остальные ПК экранируются вследствие дорсально-вентральной асимметрии рострума. В этом случае относительные временные задержки парциальных энергий звука (лПК1 и пПК1) достигают 53 и 51 мкс, соответственно

(рис. 7), все ПК экранируются рострумом и звук падает на них в результате дифракции. При смещении источника звука относительно рострума в область каудальных углов ($160^\circ-180^\circ-192^\circ$, рис. 6), степень экранирования всех ПК и относительные временные задержки парциальных звуков возрастают вследствие дорсально-вентральной асимметрии рострума, рострально-вентральной асимметрии расположения левого и правого ряда ПК на роструме, а также рострально-каудальной асимметрии архитектуры ПК, рострума и черепа дельфина, и достигают своих максимальных значений при каудальном источнике звука, как и во фронтальной плоскости (рис. 3). При экранировании ПК происходит спектральная фильтрация парциальных звуков, определяемая степенью их экранирования.

При перемещении источника звука относительно рострума до вентрального положения (от 192° до 270° , рис. 6), степень экранирования ПК и относительные временные задержки между парциальными звуками уменьшаются, рис. 7, и при достижении им направления максимальной точности локализации (7° , рис. 6) относительные временные задержки парциальных звуков и степень экранирования ПК минимальны (рис. 1–3).

Таким образом, для любого расположения источника звука в медианной плоскости относительно дельфина, его левое и правое наружное ухо формируют уникальные временные и спектральные признаки локализации этого звука.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что максимальное различие признаков локализации рострального и каудального звука в медианной плоскости не отличается от таковых во фронтальной плоскости (рис. 3), и определяется рострально-каудальной взаимно-комплементарной асимметрией архитектуры ПК во фронтальной плоскости (рис. 1), большими волновыми размерами ($kL \sim 62.8$) и большой акустической длиной ($L/\lambda \sim 10.7$) рострума в области ПК, а также рострально-каудальной асимметрией рострума и черепа дельфина (рис. 1, 6). Однако, максимальное различие признаков локализации дорсального и вентрального звука (рис. 7) определяется дорсально-вентральной асимметрией размеров рострума в области ПК (дорсальная часть рострума шире расстояния между левым и правым рядом ПК) и рострально-вентральной асимметрией расположения левого и правого ряда ПК на роструме (рис. 4, 6), а также большими волновыми размерами и большой акустической длиной рострума в области ПК.

Механизмы формирования признаков пространственной локализации звука наружными ушами у дельфина

Полученные в настоящей работе результаты указывают на то, что основным фактором, определяющим механизмы формирования уникальных временных и спектральных признаков пространственной локализации звука в слухе дельфина (рис. 2, 3, 5, 7), является асимметрия морфологических структур его наружных ушей (рис. 1, 4, 6). Интересно, что, среди наземных животных, билатеральная асимметрия наружных ушей ночных хищных птиц является основным фактором, определяющим механизмы формирования признаков локализации звука только в вертикальной плоскости [11, 12].

При формировании временных признаков локализации звука наружными ушами дельфина основную роль играют: рostrально-каудальная и лево-правая асимметрия архитектуры ПК, а также асимметричное рostrально-вентральное расположение ПК на рostrуме, большие волновые размеры и большая акустическая длина рostrума и черепа (рис. 1, 4, 6). В то же время, при формировании спектральных признаков локализации звука наружными ушами дельфина основную роль играют: рostrально-каудальная и дорсально-вентральная асимметрия размеров рostrума и черепа, и асимметричное рostrально-вентральное положение левого и правого ряда ПК на рostrуме (рис. 1, 4, 6).

Таким образом, рассмотренные механизмы формирования временных и спектральных признаков локализации звука указывают на то, что наружные уши дельфина интегрированы в обтекаемую форму рostrума и головы, в отличие от ограниченных ушными раковинами наружных ушей сухопутных животных и человека. Благодаря тому, что *Odontoceti* приобрели обтекаемые формы тела в результате адаптации к водной среде обитания [28], измеренный режим потока обтекания вдоль верхней и нижней челюсти в области рostrума, а также вдоль лобно-жирового выступа дельфина, в диапазоне скоростей 1–5 м/с (или 3.6–18 км/ч) остается ламинарным [34, 35]. Следовательно, обтекаемая форма наружных ушей дельфина уменьшает сопротивление его движению со стороны воды, и, главное, не ухудшает отношение уровней сигнал/шум обтекания в слухе дельфина с ростом скорости его движения, по крайней мере, до 18 км/ч. Вместе с тем, ламинарный режим обтекания лобно-жирового выступа не будет искажать излучаемые через него звуки, в этом же диапазоне скоростей плавания дельфина.

Результаты настоящей работы свидетельствуют о том, что механизмы формирования уникальных признаков пространственной локализации источника звука реализованы у дельфина на уровне наружных ушей. При падении на них

фронта плоской звуковой волны, три ПК левого наружного уха и четыре ПК правого наружного уха формируют последовательности из трех и четырех парциальных звуков с уникальными уровнями высоких частот и уникальными относительными временными задержками, в зависимости от пространственной локализации этого звука (рис. 2, 3, 5, 7), которые по левому и правому МК передаются на левое и правое среднее ухо, соответственно. Таким образом, слуху дельфина остается только декодировать эти последовательности парциальных звуков с целью локализации источника звука в пространстве и интерпретации звука.

В отличие от этого наружные уши человека, его ушные раковины, формируют признаки локализации звука, в основном в вертикальной плоскости, и определяют его положение сверху–снизу, спереди–сзади [7–9], тогда как в горизонтальной плоскости признаки локализации звука формируются в результате обработки его ИРИ и ИРВЗ на более высоких уровнях слуховой системы. Эти факты указывают на принципиальное различие механизмов формирования признаков пространственной локализации звука, а также на различие механизмов бинаурального слуха дельфина и человека, что следует также и из результатов работы [1] и требуют дальнейшего изучения.

Максимальная точность рассмотренных в настоящей работе механизмов локализации звука реализована во фронтальной плоскости дельфина рostrально под углом около 0° (рис. 1), и в его медианной плоскости рostrально-дорсально под углом около 7° (рис. 6), что согласуется с направлением максимума ХН излучения эхолокационных “щелчков” и максимума ХН слуха бутылконового дельфина [29, 30], а также с результатами экспериментальных измерений точности локализации звука у дельфина [1] и направлением максимума ХН его левой и правой АБВ [21]. В этом же направлении ориентированы левый и правый ряд ПК, максимальный волновой размер и акустическая длина наружных ушей, а также максимальные размеры рostrума и черепа дельфина (рис. 1, 6). Более того, звук, падающий на наружные уши из направления максимальной точности локализации, приходит на левое и правое среднее ухо дельфина без относительных временных задержек его парциальных звуков, синфазно (рис. 2, 3), при этом отсутствует экранировка ПК и спектральная фильтрация передаваемых ими парциальных звуков. Эта особенность механизма локализации имеет первостепенное значение для функции эхолокационной системы дельфина, т.к. из этого направления в пространстве возвращаются максимальные уровни отражений (эхо) зондирующих сигналов (“щелчков”) эхолокационной системы дельфина от объектов питания, сородичей и различных подводных объектов, что принципиально важно для тонкого анализа их

эхо. Можно полагать, что все парциальные звуки в этом случае складываются в слухе дельфина синфазно, что максимально повышает точность восприятия эхо (звука) и чувствительность слуха. В этом случае выигрыш синфазного сложения парциальных звуков, исходя из соотношения максимальных относительных уровней звуковых давлений парциальных звуков (рис. 2), может достигать около 2 раз.

Многие авторы отмечали, что при решении эхолокационных и слуховых задач дельфины сканировали рострумом (влево-вправо, вверх-вниз) [30, 33]. В свете полученных в настоящей работе результатов можно полагать, что таким образом они более точно позиционируют максимум точности локализации слуха в направлении эхо (звука).

Рассмотренные в работе спектральные и временные механизмы пространственной локализации звука у дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) согласуются со спектрально-временными характеристиками его акустических сигналов [30], и результатами экспериментальных измерений МРУ [1–3]. Так, акустические сигналы типа эхолокационных “щелчков” (или их эхо) дельфин локализует с максимальной точностью, в этом случае МРУ составляют менее 1° во фронтальной и медианной плоскостях [1, 3]. Это можно объяснить тем, что эхолокационные “щелчки” (и их эхо) имеют спектральные составляющие практически во всей полосе частот слуха дельфина [30, 32]. Длительность и время нарастания фронта “щелчков” (и их эхо) наименьшее среди акустических сигналов. Следовательно, наружные уши дельфина формируют все потенциально возможные спектральные и временные признаки локализации этих сигналов, показанные в настоящей работе. Для сигналов менее широкополосных и имеющих большее время нарастания фронта, точность их локализации в разной степени ухудшается, что можно проследить, сравнивая спектрально-временные характеристики и точность локализации различных сигналов в экспериментах [1, 2].

В тоже время, точность активной локализации источников эхо в эхолокационных экспериментах [3] и точность пассивной локализации источников звука в слуховых экспериментах [1, 2] согласуются. Это указывает на то, что в обоих случаях дельфин использует рассмотренные в настоящей работе механизмы пассивной пространственной локализации звука.

Интересно, что относительные УЗД парциальных звуков актуального звука постоянны и определяются весовыми коэффициентами: 1, 0.37, 0.21 для ПК1–ПК3 левого наружного уха, и 0.95, 0.29, 0.19, 0.06 для ПК1–ПК4 правого наружного уха, соответственно (рис. 2). Можно полагать, что эти соотношения УЗД используются для декодирова-

ния парциальных звуков на более высоких уровнях слуховой системы дельфина.

Исходя из подобия морфологии *Odontoceti*, естественно предположить, что их ПК и морфологические структуры рострума и черепа играют роль наружных ушей и формируют признаки пространственной локализации звуков.

Исследования выполнены в рамках темы государственного задания (121032300019-0).

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории морских млекопитающих ФГБУН Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН, филиал ФГБУН ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН” и особенно тренерам С. Яхно и Н. Жуковой за неоценимую помощь при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Renaud D.L., Popper A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* // J. Exp. Biol. 1975. V. 63. P. 569–585.
2. Королев Л.Д., Лунатов Н.В., Резвов Р.Н., Савельев М.А., Фленов А.Б. Исследование возможностей локационного аппарата дельфинов при пассивной локации // Реф. Докл. 8-ой Всес. акуст. конф. М., 1973. Т. 1. С. 125–126.
3. Branstetter B.K., Mevissen S.J., Herman L.M. et al. Horizontal angular discrimination by an echolocating bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* // Bioacoustics. 2003. № 14. P. 15–34.
4. Simmons J.A., Kick S.A., Lawrence B.D., Hale C., Bard C., Escudie B. Acuity of horizontal angular discrimination by the echolocating bat, *Eptesicus fuscus* // J. Comparative Physiology. 1983. V. 153. P. 321–330.
5. Blauert J. Spatial hearing: the psychophysics of human sound localization. MA: MIT Press, Cambridge, 1997.
6. Warren R.M. Auditory perception: A new analysis and synthesis. UK: Cambridge University Press, Cambridge, 1999.
7. Butler R.A., Humanski R.A., Musicant A.D. Binaural and monaural localization of sound in two-dimensional space // Perception. 1990. V. 19. P. 241–256.
8. Gardner M.B. Some monaural and binaural factors of median plane localization // J. Acoust. Soc. Am. 1973. V. 54. № 6. P. 1489–1495.
9. Butler R.A. The influence of the external and middle ear on auditory discrimination // Handbook of sensory physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1975. V. 5(2). P. 247–260.
10. Gorlinsky I.A., Konstantinov A.I. Auditory localization of ultrasonic source by *Rhinolophus ferrum-equinum* // Proc. of the forth Intern. Bat Res. Conf. Nairobi. 1978. P. 145–153.
11. Norberg R.A. Occurrence and independent evolution of bilateral ear asymmetry in owls and implications on owl taxonomy // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 1977. V. 280. P. 375–408.

12. *Knudsen E.I., Konishi M.* Mechanisms of sound localization in the barn owl (*Tyto alba*) // *J. Comp. Physiol. A.* 1979. V. 133. P. 13–21.
13. *Ketten D.R.* Functional analyses of whale ears: Adaptations for underwater hearing // *IEEE. Proc. Underwater Acoustics.* 1994. V. 1. P. 264–270.
14. *Au W.W.L., Moore P.W.B.* Receiving beam patterns and directivity indices of the Atlantic bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* // *J. Acoust. Soc. Am.* 1984. V. 75. № 1. P. 255–262.
15. *Романенко Е.В.* Акустика дельфинов и рыб (обзор) // *Акуст. журн.* 2019. Т. 65. № 1. С. 82–92.
16. *Fraser F.C., Purves P.E.* Hearing in the cetaceans: Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans // *Bull. Brit. Museum Nat. History, Zool.* 1960. V. 7. № 1. P. 1–140.
17. *Norris K.S.* The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans // *Evolution and Environment / Ed. Drake E.* New Haven: Yale Univ. Press., 1968. P. 297–324.
18. *Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. et al.* Evidence for double acoustic windows in the dolphin, *Tursiops truncatus* // *J. Acoust. Soc. Am.* 2008. V. 123. № 1. P. 552–560.
19. *Cranford T.W., Krysl P., Hildebrand J.A.* Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) // *Bioinspir. Biomimet.* 2008. V. 3. P. 1–10.
20. *Ryabov V.A.* A dolphin lower jaw is hydro acoustic antenna of the traveling wave / Abstracts of 146 meeting of ASA // *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 114. P. 2414–2415.
21. *Ryabov V.A.* Lower jaw – peripheric part of the dolphin echolocation hearing // *Collection of scientific papers after the third Int. Conf. Marine Mammals Of The Holarctic, October 11–17, 2004, Koktebel, Crimea. Moscow, 2004.* P. 483–489.
22. *Ryabov V.A.* Role of the mental foramina in dolphin hearing // *Natural Science.* 2010. V. 2. № 6. P. 646–653. <https://doi.org/10.4236/ns.2010.26081>
23. *Ryabov V.A.* Mechanisms of sound reception and conduction in the dolphin // *Biophysics.* 2014. 59. № 3. P. 475–483.
24. *Ryabov V.A.* The effect of acoustic shielding of the region of a dolphin's mental foramina on its hearing sensitivity // *St. Petersburg Polytechnical Univ. J.: Phys. Math.* 2016. V. 2. P. 240–246. <https://doi.org/10.1016/j.sprjpm.2016.08.003>
25. *Агарков Г.Б., Хоменко Б.Г., Хаджинский В.Г.* Морфология дельфинов. Киев: Наукова думка, 1974. 167 с.
26. *Barroso C., Cranford T.W., Berta A.* Shape analysis of odontocete mandibles: Functional and evolutionary implications // *J. Morphol.* 2012. V. 273. № 9. P. 1021–1030. <https://doi.org/10.1002/jmor.20040>
27. *Varanasi U., Malins D.C.* Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*): differences in triacylglycerols and wax esters of acoustic (mandibular and melon) and blubber tissues // *Biochimica et Biophysica Acta.* 1971. V. 231. P. 415–418.
28. *Ketten D.R.* The marine mammal ear: Specializations for aquatic audition and echolocation // *The biology of hearing / Eds. Webster D., Fay R., Popper A.* New York.: Springer-Verlag, 1992. V. 13. № 2. P. 43–49.
29. *Ridgway S.H., Au W.W.L.* Hearing and Echolocation in Dolphins // *Encyclopedia of Neuroscience.* 2009. V. 4. P. 1031–1039. <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.00263-1>
30. *Au W.W.L.* The sonar of dolphins. New York: Springer-Verlag, 1993. 277 p.
31. *Moore P.W.B., Pawloski D.A., Dankiewicz L.A.* Interaural time and intensity difference thresholds in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) / Eds. Kastelein R.A., Thomas J.A., Nachtigall P.E. Sensory systems of aquatic mammals. Woerden, The Netherlands: De Spil, 1995. P. 11–23.
32. *Иванов М.П., Бутов С.Н., Леонова Л.Е., Романовская Е.В., Стефанов В.Е.* Апробация лабораторного макета регистрации сигналов дельфинов с расширенной полосой частот сквозного тракта // *Акуст. журн.* 2019. Т. 65. № 5. С. 699–707.
33. *Rossbach K.A., Herzog D.L.* Underwater observations of benthic-feeding bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Grand Bahama Island, Bahamas // *Marine Mammal Science.* 1997. V. 13. P. 498–504.
34. *Пятецкий В.Е., Шакало В.М.* Режим течения в пограничном слое модели дельфина // *Бионика.* Киев: Наукова думка, 1975. Т. 9. С. 46–50.
35. *Романенко Е.В., Янов Е.Г.* Измерение скорости обтекания морских животных // *Морские млекопитающие. Результаты исследований.* М.: Наука, 1978. С. 241–245.