

---

АКУСТИКА ЖИВЫХ СИСТЕМ.  
БИОМЕДИЦИНСКАЯ АКУСТИКА

---

УДК 599.537:534.28

МОРФОЛОГИЯ И НЕКОТОРЫЕ СЛУХОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ  
НАРУЖНЫХ УШЕЙ ДЕЛЬФИНА АФАЛИНА  
(*TURSIOPS TRUNCATUS*) И ЧЕЛОВЕКА

© 2024 г. В. А. Рябов<sup>а,\*</sup>

<sup>а</sup>Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН,  
филиал 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 21.02.2024 г.

После доработки 09.09.2024 г.

Принята к публикации 29.10.2024 г.

Установлено, что роль наружных слуховых проходов у дельфина играют соответствующие подбородочные каналы, мандибулярные каналы и мягкие ткани, заполняющие каналы. Показано, что слуховые проходы дельфина максимально вынесены на острие рострума навстречу отраженным от подводных объектов эхо и звукам, в отличие от слуховых проходов человека, расположенных по бокам головы. У дельфина механизмы формирования уникальных признаков локализации эхо и звука в пространстве обусловлены асимметрией морфологических структур левого и правого наружного уха, их волновыми размерами, а также количеством слуховых проходов, их положением и архитектурой. Однако у человека эти механизмы обусловлены симметрией расположения слуховых проходов и ушных раковин на левой и правой половине головы и расстоянием между ними. У дельфина наружные уши адаптированы для утилизации деструктивной интерференции когерентных эхо от мешающих объектов с целью повышения отношения полезное эхо/мешающее отражение. В целом слух дельфина как часть его эхолокационной системы, и слух человека, обуславливают принципиальные различия морфологии и слуховых механизмов уже на уровне их наружных ушей.

**Ключевые слова:** дельфин, человек, наружное ухо, слуховой проход, морфология, механизмы, подбородочный канал, мандибулярный канал, асимметрия

**DOI:** 10.31857/S0320791924060123, **EDN:** JTGVIJX

## ВВЕДЕНИЕ

Odontoceti, и в частности, дельфины — вторично водные животные, их адаптация к водной среде обитания привела к значительным модификациям структур наружного и среднего уха [1]. Они лишились ушной раковины, “слуховой проход” (расположен каудальнее глаза) стал узок и скорее всего не функционален, а барабанная перепонка представляет собой коническое упругое образование и не имеет непосредственной связи с рукояткой молоточка [1].

Отсутствие у зубатых китов характерных для всех сухопутных животных ушных раковин обеспечило им совершенную обтекаемую форму головы с точки зрения гидродинамики. Вместе с тем эта адаптация создала ряд проблем исследователям, поскольку приемники звука периферического

отдела слуха дельфина находятся внутри его нижней челюсти и не ясно, где они локализованы, по какому пути звук проходит из воды на левое и правое среднее ухо, какие морфологические структуры играют роль наружных слуховых проходов (СП), и непонятны их слуховые механизмы.

Тем не менее, у исследователей сложилось единое мнение о том, что звук из жирового тяжа нижней челюсти проходит на тимпанопериотический комплекс (ТП), т.е. на среднее и внутреннее ухо животных [1, 2].

Чтобы найти путь звукопроводения из воды в жировой тяж, были исследованы различные области головы и нижней челюсти дельфинов, наиболее чувствительные к звукам, предъявляемым контактно через челюстелефоны [3]. Рассмотрены возможности проведения звука через предполагаемые

“слуховые окна” [2, 4], через мягкие ткани между левой и правой половиной нижней челюсти [5], а также через эволюционно новые СП, роль которых, по-видимому, играют левый и правый ряд подбородочных каналов (ПК), мандибулярные каналы (МК) и мягкие ткани (МТ), заполняющие каналы [6, 7]. Однако области наилучшей чувствительности поверхности головы и нижней челюсти дельфинов к звукам, предъявляемым контактно, также как и области “слуховых окон”, в работах разных авторов различаются. В целом, до настоящего времени нет единого мнения о путях и механизмах звукопроводения на их среднее ухо [8].

Однако тот факт, что зубатые киты лишились наружных ушей (ушных раковин) во время адаптации к водной среде обитания миллионы лет назад, еще не означает, что у них за последующие миллионы лет не развились морфологические структуры, играющие роль согласованных с водной средой обитания эволюционно новых наружных ушей. Так, направленность слуха (около  $10^\circ$ ) во фронтальной и медианной плоскостях [9] и высокая точность локализации звука, практически одинаковая во фронтальной и медианной плоскости дельфина  $0.9^\circ$  и  $0.7^\circ$ , соответственно [10], указывают на наличие у них морфологических структур, играющих роль приспособленных к водной среде эволюционно новых наружных ушей. Имеющиеся к настоящему времени данные позволяют полагать, что эту роль играет левый и правый ряд ПК, МК и морфологические структуры роострума и черепа дельфина [6, 7, 11, 12].

Цель настоящей работы — сравнительный анализ морфологии эволюционно новых наружных ушей и некоторых слуховых механизмов дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) и человека.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

### Методы исследований

Экспериментальные исследования с дельфинами проводились в закрытых бетонных бассейнах размерами  $27.5 \times 9.5 \times 4.5$  м [7] и  $20 \times 13 \times 3$  м [22] ФГБУН Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН, филиал ФГБУН ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”. В качестве подопытных животных использовались взрослые черноморские дельфины вида афалина (*Tursiops truncatus*). Животные имели нормальный слух, находились в бассейне более 25–30 лет.

Эксперименты с дельфинами выполнялись с применением методики инструментальных условных рефлексов с пищевым подкреплением и использованием разделительной сети [22] и парадигмы go/no-go [7]. Эксперименты [7] и [22]

проводились с интервалом около 30 лет в разных бассейнах с разными дельфинами.

Для изучения влияния акустического экранирования нижней челюсти дельфина в области ПК на чувствительность его слуха [7], дельфин был обучен по сигналу тренера подходить к мосткам, где тренер надевал (или не надевал) ему акустический экран на область подбородочных каналов. После этого, дельфин по сигналу тренера подходил к стартовому манипулятору, подвешенному на глубине 1 м, и стоял, касаясь его кончиком роострума. Через несколько секунд исследователь включал стимул (излучатель которого находился на расстоянии 2 м от стартового манипулятора), который дельфин обнаруживал (или не обнаруживал). В каждом испытании предъявление положительного или отрицательного стимулов (предъявление или не предъявление стимула) определялось случайным порядком.

Акустически непрозрачный экран был изготовлен из вспененного неопрена с замкнутыми порами по форме роострума дельфина и плотно надевался на него, длина экрана около 15 см, толщина 0.6 см. Учитывая широкий диапазон использованных в эксперименте частот, длина волны звуковых стимулов изменяется от 1.5 до 20 см, поэтому акустический экран закрывал и верхнюю и нижнюю челюсть, что обеспечивало наилучшую звуковую тень в области ПК.

Материалом при изучении морфологии каналов нижней челюсти [6, 11, 13, 14] служили кости черепа и нижней челюсти четырех взрослых дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus*), которые мы нашли в разное время на берегу моря. Для изучения морфологии и выполнения необходимых измерений одна из нижних челюстей была распилена в области ПК. Далее в тексте будем 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 в плоскости максимальной ширины канала и во взаимно перпендикулярной плоскости.

Учитывая результаты измерений размеров каналов и архитектуры ПК и МК [6, 11, 13, 14], физическое моделирование механизмов приема эхо (звука) и его проведения по каналам нижней челюсти было рассмотрено с использованием модели групповой антенны бегущей волны и акустического катеноидального рупора.

Для изучения роли асимметрии левого и правого наружного уха дельфина в пространственной локализации источников эхо и звука [12] было 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 пробегаемые звуком пути

от фронта плоской звуковой волны через каждый ПК до соответствующего ТП 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”, а также фотографий рострума и черепа дельфина, сделанных с расстояния 5–10 м (для уменьшения перспективных искажений). 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 минимальная рассчитанная интерауральная разница временных задержек (ИРВЗ) слуха дельфина около 1.3 мкс [21], точность измерений путей пробега звука является достаточной. Время пробега звука через каждый ПК рассчитано с учетом соответствующего измеренного пути и скорости звука в воде и тканях дельфина, равной 1500 м/с [15].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Наружные слуховые проходы дельфина*

В работах [6, 11–14] было показано, что ПК, МК и соответствующие морфологические структуры рострума и черепа дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) играют роль СП их наружных ушей. Рассмотрим и обсудим основные результаты этих работ.

Изучение морфологии каналов нижней челюсти, их архитектуры, размеров и предполагаемых функций, а также физическое моделирование слуховых механизмов в свете известных концепций акустики и групповых антенн [6, 11, 13, 14] свидетельствует о том, что левый и правый ряд ПК нижней челюсти дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) (которые пронизывают нижнюю челюсть и МК в области симфиза, рис. 1–3) играют роль решеток элементарных приемников антенн бегущей волны (АБВ). Этот тип антенн относится к разновидности групповых антенн. Максимум чувствительности АБВ совпадает с базой ее приемников (т.е. с направлением, вдоль которого расположены элементарные приемники — ПК). В связи с этим становится очевидным, что каналы левой и правой половины нижней челюсти дельфина создавались на протяжении эволюции для устройства левой и правой антенны, соответственно. При этом каждый ПК и соответствующий МК, играя роль акустически узкого волновода и акустического рупора, обеспечивают режим “бегущей волны” звука в левой и правой АБВ, т.е. в каналах нижней челюсти во всем диапазоне частот слуха дельфина (исходя из свойств рупора) [6, 11, 13, 14]. Благодаря этому перенос энергии звука из воды в ПК, МК и МТ, заполняющие каналы нижней челюсти (сосудисто-нервный пучок и жировой тяж [15], рис. 1), и далее на латеральную стенку ТП

(среднее и внутреннее ухо) обеспечивается во всей области частот слуха и эхолокации дельфина (0.1–160 кГц) без искажений [6, 7, 13].

Рассмотренные выше результаты определяют организацию левого и правого широкополосного наружного уха дельфина в свете известных концепций акустики и групповых антенн как комплекс АБВ, расположенный оптимально в горле акустического катеноидального рупора [6, 11, 13, 14]. При таком сочетании АБВ осуществляет прием звука, преобразуя падающую на нее звуковую волну в бегущую волну по каналам нижней челюсти, независимо от угла ее падения, и вместе с костями рострума и черепа участвует в формировании характеристики направленности (ХН) наружного уха дельфина. Вместе с тем ПК, МК и МТ, играя роль акустических рупоров, обеспечивают оптимальное согласование акустических сопротивлений ТП с внешней средой [6, 11, 13, 14].

Следует отметить, что рассмотренные результаты свидетельствуют о соответствии морфологии наружных ушей дельфина и их слуховых механизмов известным концепциям акустики и групповых антенн. Вместе с тем в работах [7, 13] было получено экспериментальное подтверждение некоторых аспектов этих предположений. Было показано, что акустическое экранирование рострума дельфина в области ПК повышает слуховые пороги обнаружения акустических импульсов с частотами 8, 16, 30, 60 и 100 кГц, на 30–50 дБ [7, 13]. Во всей исследованной области частот 6–160 кГц (с учетом широкополосности стимулов) экранирование ПК существенно ухудшает чувствительность слуха дельфина, следовательно, ПК принимают акустические сигналы и играют роль основного пути проведения их из воды в жировой тяж МК и далее на среднее ухо [7, 13].

Более того, результаты рассмотренных работ [6, 7, 11, 13] согласуются с результатами одной из недавних работ [12], впервые для *Odontoceti* свидетельствующей о наличии у зубатых китов морфологических структур, функционально выполняющих роль приспособленных к водной среде эволюционно новых наружных ушей, в качестве которых выступают левый и правый ряд ПК, МК и морфологические структуры их рострума и черепа. При этом левый и правый ряд ПК, соответствующие МК и МТ, заполняющие каналы, играют роль наружных СП и передают звук на соответствующее среднее ухо. В этой работе измерены пути пробега звука по ПК, МК и МТ нижней челюсти дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) на ТП, рассчитаны относительные временные задержки звука между ПК и степень их акустического экранирования рострумом 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 ростралью. Механизмы локализации основаны на асимметрии, включающей в себя рострально-каудальную и лево-правую взаимно-комплементарную асимметрию архитектуры ПК, дорсально-вентральную асимметрию размеров рострума, а также рострально-вентральную асимметрию положения левого и правого ряда ПК на роструме и рострально-каудальную асимметрию размеров рострума и черепа. Показано, что наружные уши дельфина интегрированы в обтекаемую форму рострума 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.

Таким образом, результаты работ [6, 7, 11, 12, 13, 16] свидетельствуют о том, что ПК, МК и МТ играют у дельфина роль наружных слуховых проходов их эволюционно новых наружных ушей. Вместе с тем эти работы выполнены с использованием разных полидисциплинарных подходов, результаты работ хорошо согласуются между собой, что повышает их достоверность и дает основание использовать рассмотренные в работах концепции в дальнейших исследованиях.

Для изучения особенностей морфологии и некоторых механизмов наружных ушей дельфинов, которые не были рассмотрены в работах [6, 7, 11, 12, 13, 16], уточним номенклатуру каналов нижней челюсти дельфина в контексте их функции в слухе дельфинов и с учетом рассмотренных выше концепций. Будем рассматривать ПК, МК и МТ и как морфологические структуры нижней челюсти, и как структуры сложных наружных слуховых проходов эволюционно новых наружных ушей дельфина, состоящие из соответствующих ПК, МК и МТ. При этом будем обозначать их в соответствии с номером каждого ПК, т.е. СП1-СП4 на правой стороне нижней челюсти и СП1-СП3 на ее левой стороне, соответственно, рис. 1–3.

Вместе с тем учтем, что каждый ПК проводит в соответствующий МК и МТ часть энергии актуального звука или парциальный звук с определенным уровнем звукового давления (в соответствии с весовым коэффициентом, рассмотрим ниже).

В то же время кости рострума и черепа дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) играют роль акустически не прозрачного экрана и эквивалентного фильтра нижних частот для огибающего их звука, параметры которых зависят от локализации звука в пространстве относительно ПК [12].

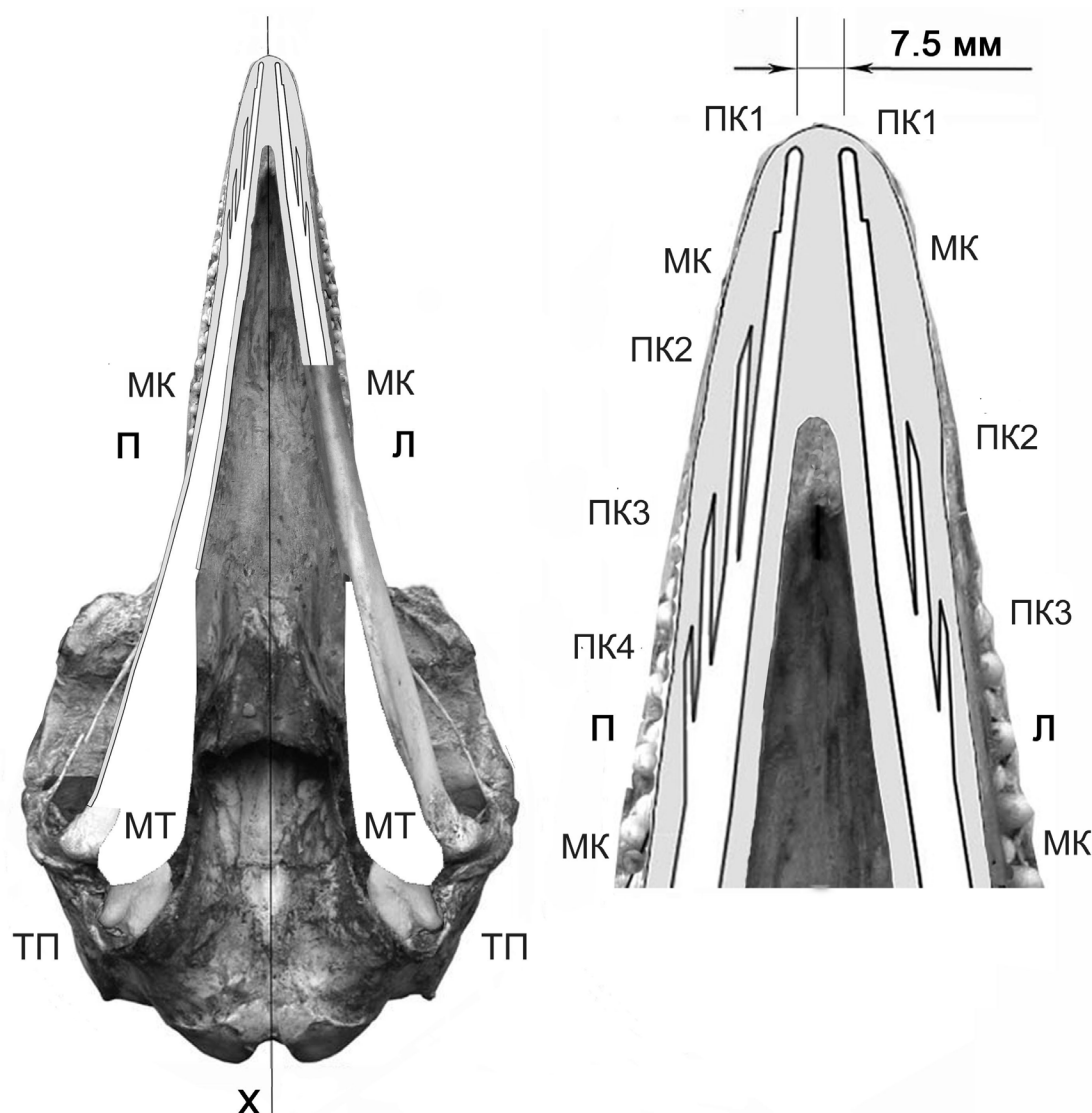
### Размеры, форма и количество СП

У человека и у дельфина два наружных уха — левое и правое. Однако у человека в каждом ухе только по одному наружному слуховому проходу, каждый из которых играет роль волновода и передает падающий на него звук на барабанную перепонку среднего уха [17]. Длина слуховых проходов (в среднем 26 мм) существенно больше их среднего диаметра,  $D \approx 6.3$  мм [17]. Поперечные размеры СП у человека соответствуют размерам акустически узкого волновода во всей области частот слуха, т.к.  $D \leq 0.58\lambda$  [18, 19], где  $\lambda \approx 17$  мм — минимальная длина волны звука частотой 20 кГц и  $D$  — поперечные размеры волновода или горла акустического рупора  $D_r$ .

В отличие от человека, у дельфина (*Tursiops truncatus*) в левом ухе три СП, СП1-СП3, а в правом — четыре СП1-СП4, рис. 1–3. Максимальные значения поперечных размеров СП дельфина в области ПК (1.6–3.2 мм) и в области МК (в ростральной области, горло рупора — около 4 мм), что несколько меньше, чем у человека. В то же время их поперечные размеры также соответствуют размерам акустически узкого волновода во всей области частот слуха дельфина (0.1–160 кГц) [6, 7, 11, 12, 13, 16]. Следовательно, механизмы распространения звука по слуховым ходам дельфина, и человека подчиняются законам распространения звука в волноводах и рупорах.

Интересно, что в 5 раз более высокая, чем в воздухе, скорость звука в воде приводит к пропорциональному увеличению длины волны звуков одной и той же частоты в воде по сравнению с воздухом, но максимальные частоты звуков у дельфина могут достигать 200 кГц, поэтому минимальные длины волн звука в слухе дельфина и человека отличаются только приблизительно в два раза. Учитывая, что поперечные размеры СП определяются минимальной длиной волны звука, у дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) они приблизительно в два раза меньше чем у человека — 3.2 и 6.3 мм, соответственно. При этом суммарная площадь сечений СП на левой ( $\sim 17$  мм<sup>2</sup>) и правой ( $\sim 18$  мм<sup>2</sup>) половине нижней челюсти дельфина в 1.7 раз меньше площади соответствующих СП человека (около 31 мм<sup>2</sup>) и характеризует апертуру левого и правого эволюционно нового наружного уха и соответствующих АБВ дельфина [6].

Отметим, что левый и правый ряд СП дельфина (*Tursiops truncatus*) играют роль решеток элементарных приемников групповых антенн “бегущей волны”, адаптированных для приема плоской звуковой волны, поэтому сферическую волну они не будут принимать корректно. В отличие от этого у человека наружные слуховые проходы играют роль “точечных” приемников звука, т.к. их диаметр около 6.3 мм [17], в 2.7 раз меньше длины волны



**Рис. 1.** Череп и нижняя челюсть дельфина афалина (*Tursiops truncatus*), вентральный вид. Слева расположение ПК и МК левого (Л) и правого (П) наружного уха (показан разрез правой половины нижней челюсти от симфиза до сустава, и разрез ее левой половины в области симфиза). Справа разрез в области симфиза, ПК и МК, увеличено. МТ — мягкие ткани и жировое тело, заполняющее ПК и МК, — прикрепляются к латеральной стенке ТП. ТП — левый и правый тимпанопериотический комплекс (среднее и внутреннее ухо). X — продольная ось.

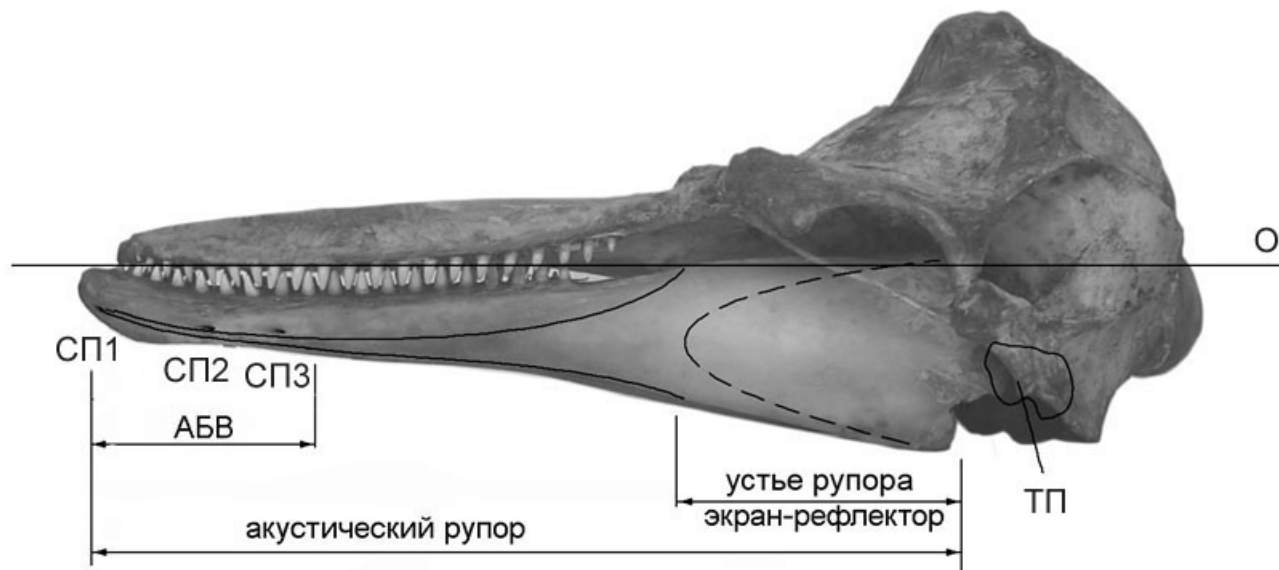
звуков верхней границы области частот слуха 20 кГц, поэтому они могут одинаково хорошо принимать и плоские и сферические звуковые волны.

#### Расположение СП левого и правого наружного уха

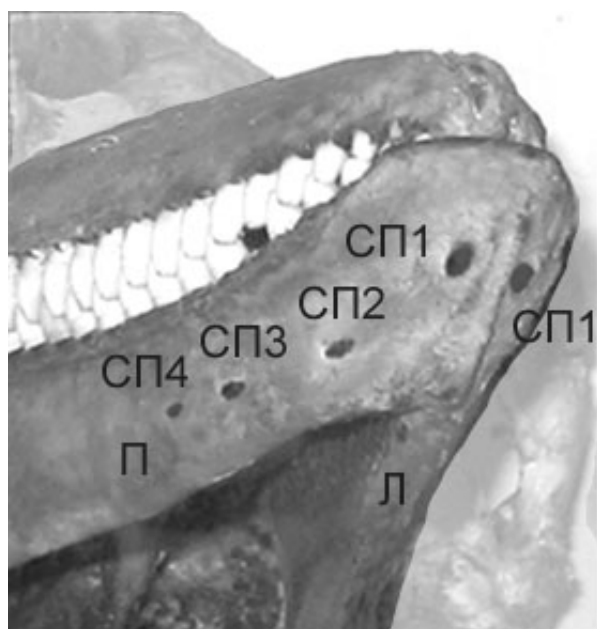
При взгляде на наружные уши дельфина (*Tursiops truncatus*) бросается в глаза, что в отличие от СП человека, расположенных симметрично по бокам головы, имеющие сферическую форму, левый и правый ряд СП дельфина максимально вынесены навстречу отраженным от подводных объектов эхо и звукам в направлении максимума точности их локализации (рис. 1–3). Более того,

левый и правый ряд СП имеет билатеральную и рострально-каудальную асимметрию и размещены на острове рострума дельфинов рострально-вентрально, существенно ниже продольной оси рострума, О, т.е. асимметрично [12]. Вместе с тем ярко выраженную рострально-каудальную асимметрию имеют и череп, и нижняя челюсть дельфинов [12].

Расстояние между лСП1 и пСП1 (где л — левый и п — правый) у имеющихся у нас четырех черепов взрослых дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus*) составило около 0.75 см (рис. 1), что близко к  $\frac{1}{2} \lambda$ , где  $\lambda$  — длина волны максимума энергии зондирующих “щелчков” дельфина на частоте 100–110 кГц — около 1.3–1.5 см [20] и характеризует базу их слуха [6].



**Рис. 2.** Череп дельфина, латеральный вид, левая сторона. АВВ — антенна бегущей волны (ряд ПК1–ПК3, рис. 1.) СП1–СП3 — наружные слуховые проходы. Профиль СП1 — сплошная линия (профиль ПК1 и МК). Устье акустического рупора — каудальный раскрыв медиальной стенки кости нижней челюсти (штриховая линия). Акустически непрозрачный экран-рефлектор — наружная заднелатеральная стенка кости нижней челюсти. ТП — тимпанопериотический комплекс. О — продольная ось головы животного.



**Рис. 3.** Нижняя и верхняя челюсть (рострум) дельфина афалина (*Tursiops truncatus*), рострально-вентрально-латеральный вид. Показано расположение видимых для данного ракурса СП вдоль правой (П) и левой (Л) половины нижней челюсти. Области черепа, удаленные более чем на 27 см от кончика роострума, показаны менее контрастно.

Однако у человека расстояние между левым и правым СП существенно больше, около 21 см [28], что близко к длине волны звука с частотой 1.5 кГц, оно определяет границу смены признаков локализации в горизонтальной плоскости с ИРВЗ на интерауральные

различия интенсивности (ИРИ) (рассмотрим ниже) и указывает на принципиальные различия слуховых механизмов дельфина и человека.

Расстояние между левым и правым рядом остальных СП дельфина, расположенных каудальнее, плавно возрастает до 4.7 см у ЛСП3–ПСП4.

С какой же целью эволюция слуха зубатых китов пошла в направлении кардинального уменьшения базы их слуха, увеличения числа СП и асимметрирования их архитектуры по сравнению со слухом наземных животных и человека? Ответ на эти вопросы в некоторой степени дают рассмотренные ниже особенности слуха дельфина.

Так, морфология наружных ушей дельфина (*Tursiops truncatus*) и расположение их СП [6, 12, 13] согласуется с известным раздвижением черепа зубатых китов на протяжении миллионов лет эволюции (telescoping) [36], которое, по-видимому, преследовало цель создания и размещения эволюционно новых наружных ушей [12] зубатых китов и дельфинов (рис. 1–3). Можно полагать, что они образовались в результате адаптации предков дельфина к новым условиям среды обитания, как эволюционная адаптация их слуха к воде [1, 2] и как функциональная адаптация слуха, необходимая для выполнения новых более сложных функций их эхолокационной системы: слышать эхо [6, 7, 11–14], активно и пассивно локализовать эхо и звуки в пространстве [10, 12, 33], координировать и управлять эхолокационным процессом [37], улучшать направленность [9] и помехозащищенность слуха [12, 16], и др., наряду с приемом обычных звуков [20].

Рассчитанная относительная временная задержка звука между лСП1 и пСП1 при изменении положения источника звука во фронтальной и медианной плоскости на  $0.9^\circ$  и  $0.7^\circ$ , что соответствует максимальной точности локализации звука дельфином во фронтальной и медианной плоскостях в ростральном направлении [10, 12], составила менее чем 0.07 мкс во фронтальной плоскости, а в медианной она практически отсутствует. При больших изменениях положения источника звука во фронтальной плоскости эта задержка возрастает. Например, если ширина ХН слуха афалин в горизонтальной плоскости составляет  $59^\circ$ ,  $32^\circ$  и  $13.7^\circ$  на частотах 30, 60 и 120 кГц, соответственно [9], то при изменении локализации звука в сторону от рострального направления на половину ширины этих ХН рассчитанные нами значения временных задержек между лСП1 и пСП1 составили менее чем 2.5, 1.4 и 0.6 мкс, соответственно. При латеральном источнике звука слева или справа задержки максимальны и не превышают 5 мкс. Следовательно, во фронтальной плоскости дельфина рассчитанные выше временные задержки звука между первыми СП существенно ниже известных, измеренных у дельфина с помощью “челюстефонов” порогов ИРВЗ в области “*pan bone*” нижней челюсти в горизонтальной плоскости, составляющих около 7 мкс для “щелчков” с максимумом энергии на 30 кГц и 17–18 мкс для “щелчков” с максимумом энергии на 60–90 кГц [21]. В то же время при перемещении звука в медианной плоскости относительные задержки звука между лСП1 и пСП1 практически отсутствуют.

Для СП, расположенных каудальнее, например, для лСП3 и пСП4, где расстояние между ними больше [11], около 4.7 см, рассчитанные относительные временные задержки звука, определяемые только расстоянием между ними в этом случае, составили около 0.48 мкс при смещении звука на  $0.9^\circ$  и около 31 мкс при латеральном источнике звука слева или справа, соответственно.

Вместе с тем, рострально-каудальная расстановка СП (рис. 1–3) на нижней челюсти на дистанции около 9 см, что более чем в 9 раз больше длины волны максимальной частоты слуха афалины около 160 кГц,  $\lambda \approx 0.99$  см, имеет значение для формирования временных признаков локализации звука (т.е. относительных временных задержек парциальных звуков, зависящих от локализации актуального звука) [12].

Однако у дельфина временные признаки пространственной локализации звука состоят из целой суммы задержек [12]. Они определяются расстояниями между левым и правым рядом соответствующих СП, а также рострально-каудальными расстояниями между ними, разностью путей распространения фронта плоской звуковой волны до этих СП, временем распространения парциальных звуков по соответствующим ПК, играющим при этом роль

линий временной задержки звука и задержками звука за счет огибания костей рострума и черепа в результате дифракции по пути к соответствующим СП. С учетом всех этих факторов относительные задержки звука между парциальными звуками различных ПК, например [12], при латеральном падении звука справа составили между: пПК4–пПК3 – 17 мкс, пПК4–пПК2 – 40.4 мкс, пПК4–пПК1 – 70 мкс, пПК4–лПК1 – 74 мкс,  $v$  (пПК4–лПК2) – 63 мкс,  $v$  (пПК4–лПК3) – 49 мкс. и  $d$  (пПК4–лПК2) – 87 мкс,  $d$  (пПК4–лПК3) – 73 мкс, где  $p$  и  $l$  – правый и левый,  $d$  и  $v$  – дифракция звука с дорсальной и вентральной стороны наружных ушей (рострума) на контралатеральные ПК, соответственно. Этот пример показывает роль разных слуховых механизмов и архитектуры СП дельфина в формировании признаков локализации звука, и их несовместимость с механизмами слуха человека (рассмотрим ниже).

Архитектура СП и размеры рострума дельфина являются оптимальными и для формирования ими уникальных временных и спектральных признаков локализации звука и, вместе с тем, для синфазного приема эхо и звука всеми слуховыми проходами в направлении максимума точности локализации слуха (около  $0^\circ$  во фронтальной плоскости и около  $7^\circ$  в медиальной) без искажений его признаками локализации, что имеет принципиальное значение для тонкого анализа эхо зондирующих импульсов (“щелчков”) их эхолокационной системы [12].

Более того, расположение лСП1 и пСП1 принципиально отличается от расположения остальных СП с точки зрения освещения звуком и экранирования рострумом и черепом [12]. Очевидно, что при падении звука из любой точки рострального полупространства, лСП1 и пСП1 практически одинаково им освещены и не попадают в область акустической тени рострума и черепа, рис. 1, 3. В то же время освещение звуком остальных СП и экранирование их рострумом и черепом существенно изменяется при изменении локализации звука в пространстве относительно рострума дельфина, и заметно изменяется даже при минимальном (единицы градусов) изменении пространственной локализации звука [12].

Отметим, что поперечные размеры рострума в области СП составляют около  $3\lambda$ , расстояние между левым и правым рядом СП каудально возрастает от 0.5 $\lambda$  до 3.6 $\lambda$  и длина рострума (расстояние от кончика рострума до черепа) составляет более 21 $\lambda$ , где  $\lambda$  – длина волны максимума энергии зондирующих “щелчков” дельфина на частоте 100–110 кГц – около 1.3–1.5 см [20] ( $21\lambda$  соответствует волновому размеру  $kL = (2\pi L)/\lambda = 130$ , где  $k = 2\pi/\lambda$  – волновое число,  $L$  – характерный размер).

Вместе с тем, относительно тонкий и длинный рострум дельфина и рассмотренная выше морфология и архитектура СП его эволюционно новых

наружных ушей имеют значение для утилизации слухом дельфина деструктивной интерференции отраженных когерентных помех с целью улучшения отношения уровней полезное эхо/мешающее отражение (рассмотрим ниже).

Нормированные значения весовых коэффициентов, определяющих соотношение уровней звукового давления парциальных звуков в СП1, СП2 и СП3 левого наружного уха, составили 1.0; 0.37 и 0.21, и в СП1, СП2, СП3 и СП4 правого наружного уха — 0.95; 0.29; 0.19 и 0.06, соответственно [12]. Учитывая, что плотность энергии волны пропорциональна квадрату ее амплитуды, нормированные значения весовых коэффициентов, определяющих соотношение энергий парциальных звуков в этих СП, составили: 1.0; 0.14; 0.04 и 0.9; 0.08; 0.036; 0.004, соответственно. Отсюда следует, что лСП1 передает на среднее ухо более 82% энергии актуального звука и пСП1 — более 87%, тогда как остальные СП левого и правого уха — 18% и 13.3%, соответственно. Следовательно, первые СП передают на средние уши основную часть парциальных энергий звука из рострального полупространства без добавления к ним признаков их пространственной локализации. В то же время остальные каналы передают меньшую часть парциальных энергий звука, существенно окрашенных признаками локализации этого звука. Другими словами, это есть вероятный компромисс между количеством энергии актуального звука, не идущей на формирование спектральных и временных признаков его пространственной локализации с целью меньших искажений признаками локализации, что имеет значение для тонкого анализа эхо.

Учитывая расположение СП (рис. 1–3), можно полагать, что первые СП левого и правого наружного уха адаптированы для квазимоноурального синфазного приема и передачи на средние уши актуального звука, локализованного в медианной плоскости в широком секторе углов практически из всего рострального полупространства без экранирования его роостромом и черепом. При этом форма этого звука во временной области и спектр в области частот 0.1–160 кГц, передаваемые на соответствующее левое и правое среднее ухо, одинаковы и не зависят от локализации звука в этом пространстве. Этот результат может расширить объяснение причин того, что дельфины разных видов при решении сложных эхолокационных задач, предъявляемых им в горизонтальной плоскости, разворачивались вдоль своей продольной оси на 90°, что обсуждается в работах [22, 23].

Вместе с тем, первые СП левого и правого уха адаптированы для квазимоноурального и квазисинфазного приема и передачи на средние уши актуального звука, локализованного в ростральном полупространстве, по крайней мере в широком секторе углов по уровню 0.7 от максимума ХН дельфина в соответствующей плоскости.

В общем лСП1 и пСП1 обеспечивают квазимоноуральный прием звука, локализованного в любой точке пространства вокруг дельфина, но для звуков каудального полупространства будут наблюдаться экранирование этих СП и спектральная фильтрация падающего на них звука, определяемая огибанием (дифракцией) звуком костей роострума и черепа [12].

#### *Пространственная локализация звука*

Основными факторами, обуславливающими механизмы формирования уникальных признаков пространственной локализации звука у дельфина (*Tursiops truncatus*) являются асимметрия морфологических структур его левого и правого наружного уха, их волновые размеры, а также количество СП, их расположение и архитектура [12].

Так, рострально-каудальная взаимно комплементарная асимметрия архитектуры СП во фронтальной плоскости (рис. 1–3), а также рострально-каудальная асимметрия размеров роострума и черепа и их волновые размеры определяют признаки рострально-каудальной пространственной локализации звука, формируемые наружными ушами дельфина во фронтальной и медианной плоскостях [6, 11–13].

Левострая-правострая взаимно комплементарная асимметрия архитектуры СП во фронтальной плоскости (рис. 1) определяет признаки локализации звука (левострая-правострая), формируемые в латеральных направлениях [12].

Дорсально-вентральная асимметрия размеров костей роострума (дорсальная часть роострума шире расстояния между левым и правым рядом СП) и асимметричное (рострально-вентральное) расположение левого и правого ряда СП на рооструме дельфина определяют признаки дорсально-вентральной локализации звука.

Архитектура СП и их расположение на острие роострума определяют соотношение энергий парциальных звуков между первыми и остальными СП, и степень их экранирования (т.е. спектральной фильтрации эхо и звука, падающих на СП) в зависимости от локализации звука в пространстве.

Таким образом, признаки пространственной локализации звука в слухе дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) формируются на уровне наружных ушей во всем диапазоне частот эхолокации и слуха (0.1–160 кГц) [12]. При этом три СП левого наружного уха и четыре СП правого наружного уха формируют последовательности из трех и четырех парциальных звуков с уникальными временными задержками и уникальными уровнями спектра в зависимости от пространственной локализации этого эхо или звука, которые передаются на левое и правое среднее ухо, соответственно.



Интересно, что у ночных хищных птиц, сов (*Tyto alba*, *Phodilus bodius* и др.) билатеральная асимметрия расположения ушных раковин формирует спектральные признаки локализации звука только в вертикальной плоскости [24–26]. У мохноногого сыча, длиннохвостой и бородатой неясытей эта асимметрия распространяется даже на кости черепа. В тоже время наземные эхолоцирующие хищники, рукокрылые (*Chiroptera*) при локализации звука в вертикальной плоскости используют признаки, формируемые ушными раковинами [27].

У человека, в отличие от дельфина, основными факторами, определяющими механизмы пространственной локализации звука, являются: симметричное расположение ушных раковин и слуховых проходов на левой и правой половине головы, имеющей сферическую форму, на расстоянии около 21 см, определяемое размерами головы [28], а также морфология наружных ушей (ушных раковин), и их расположение у слуховых проходов.

При этом локализация звуков человеком на разных частотах происходит по-разному. Звуки с частотами ниже 150 Гц человек не локализует. В горизонтальной плоскости человек локализует звуки с частотами от 150 Гц до 1.5 кГц (длина волны больше интераурального расстояния), анализируя интерауральную разницу временных задержек (ИРВЗ) или интерауральную разность фаз звуковой волны [29–31]. В этой области частот интерауральная разница интенсивностей звука мала, так как длина волны намного больше размеров головы и, следовательно, нет акустической тени и моноауральной направленности слуха. На частотах выше 3 кГц (длина волны становится меньше половины интераурального расстояния) сама голова начинает затенять звук дальнего от источника звука уха. На этих частотах человек локализует звук по интерауральным различиям интенсивности звука (ИРИ). С наибольшей точностью человек локализует звуки с длинами волн больше 1 и меньше  $\frac{1}{2}$  интераурального расстояния (т.е. с частотами меньше 1.5 кГц и больше 3 кГц).

Следует отметить, что изменение признаков локализации с ИРВЗ на ИРИ существенно ухудшает точность и даже однозначность локализации в области частот 1.5–3 кГц [19, 32] и является существенным недостатком слуховой системы человека.

В отличие от слуха человека, признаки пространственной локализации звука в слухе дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) не изменяются во всем диапазоне частот слуха и эхолокации (0.1–160 кГц) [12]. Это имеет значение для точной и однозначной активной и пассивной локализации эхо и звуков [10, 12, 33], а также для тонкого анализа эхо.

В вертикальной плоскости признаки локализации звука у человека формируют в основном ушные раковины. Они играют существенную роль для локализации звука в этой плоскости и определения

его положения сверху-снизу и спереди-сзади [32, 34, 35]. Однако точность локализации звука в вертикальной плоскости у человека на порядок хуже, чем в горизонтальной [19].

Следует отметить, что в отличие от вертикальной плоскости, ушные раковины лишь частично участвуют в формировании интерауральных различий звуков (ИРВЗ и ИРИ) в горизонтальной плоскости. Признаки локализации звука, основанные на этих различиях, формируются на более высоких уровнях слуха человека.

Вместе с тем к звуку, падающему на слуховые проходы человека, всегда добавляются отражения этого же звука от ушных раковин, несущие признаки пространственной локализации звука при любой локализации звука. Более того, в слухе человека звук поступает на левое и правое ухо со значительными интерауральными временными задержками и ослаблением интенсивности верхних частот в ухе дальнем от источника звука, в результате разной степени экранирования ушей головой при изменении локализации звука в пространстве. Эти факторы в некоторой степени искажают оригинальный звук, однако прием звука без искажений признаками локализации, в отличие от дельфина, в слухе человека не обеспечивается. Вместе с тем, квазимоноауральный прием звука у человека, по-видимому, не может быть реализован вследствие действующего в его слухе “эффекта предшествования” (рассмотрим ниже).

#### *Ослабление мешающих отражений зондирующих импульсов дельфина*

В работе [16] были проанализированы данные известных работ, демонстрирующие тонкие способности эхолокатора дельфина при обнаружении подводных объектов в условиях реверберационных помех и свидетельствующие о высоком уровне адаптации его слуха к мешающим отражениям (реверберации). Реверберация представляет собой суммарный эхосигнал, вызванный зондирующим импульсом эхолокатора от объектов и неоднородностей среды. Интенсивность реверберации пропорциональна интенсивности зондирующего импульса, поэтому в обстановке, ограниченной отраженными помехами, изменение интенсивности зондирующего импульса эхолокатора дельфина не улучшает отношение сигнал/помеха [16].

Однако, как следует из результатов экспериментов по дифференцированию дельфином сферических мишеней в условиях мешающих отражений стальных цилиндров [22] и результатов моделирования акустического поля мешающих отражений [16], морфология и размеры СП наружных ушей дельфина адаптированы к решению эхолокационных задач в условиях мешающих отражений. В этих экспериментах, например, три цилиндра мешали различению дельфином двух шаров по материалу

меньше чем два цилиндра или даже один. Наличие третьего цилиндра между шарами давало дельфину возможность использовать деструктивную интерференцию мешающих отражений их зондирующего “щелчка” от центрального и одного из боковых цилиндров, в результате которой влияние помех уменьшается и отношение полезное эхо/отраженная помеха улучшалось. Он легко находил область акустического поля, где происходит интерференция помех, и располагал там СП. Учитывая длительность зондирующего “щелчка” дельфина около 25 мкс, размеры области деструктивной интерференции соизмеримы с протяженностью “щелчка” в пространстве — около 4 см [16] и размерами области расположения левого и правого ряда СП дельфина, рис. 1–3. Учитывая, что дельфин принимает эхо и звук СП (рассмотрено выше), для утилизации деструктивной интерференции мешающих отражений апертура и база слуха дельфина (расстояние между СП левого и правого наружного уха) имеют самое существенное значение.

Анализ модели отраженных помех нагляднее показал, что наилучшими условиями для их взаимного подавления во временной области являются равенство амплитуд и задержка во времени одной помехи относительно другой на полпериода ( $\sim 5$  мкс) [16]. В этом случае отражения оказываются в противофазе и наиболее эффективно ослабляют друг друга. Их максимальные амплитуды уменьшаются почти в 2.5 раза ( $-7.6$  дБ), при этом энергия двух помех уменьшается в 7 раз ( $-8.5$  дБ). Еще более эффективная картина подавления отражений от цилиндров наблюдается в спектральной области. Например, на частотах максимума их энергетических спектров ( $F_0 = 114.3$  кГц) и, соответственно, в области максимальной чувствительности слуха дельфина энергия составляющих подавляется в 59 раз ( $-17.7$  дБ) относительно спектральной плотности эхо одного цилиндра. Представленный в этой работе анализ модели показывает наличие больших потенциальных возможностей для уменьшения влияния отраженных помех, возникающих в результате их интерференции, и повышения вследствие этого отношения сигнал/помеха. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что слух дельфина анализирует тонкую пространственную структуру акустического поля полезного сигнала на фоне взаимодействующих между собой мешающих отражений в месте расположения его СП. Он обладает преимуществом (в обсуждаемом контексте) перед приемником с большой апертурой или базой, который будет усреднять тонкую пространственную структуру акустического поля мешающих отражений в области расположения приемника [16]. Преимущество приемника с оптимальной апертурой и базой особенно заметно на коротких широкополосных “щелчках” дельфина и когерентных помехах, присущих работе его эхолокатора.

В отличие от этого в слухе человека при бинауральном приеме два одинаковых звуковых сигнала не только не подавляются взаимно, но, наоборот, усиливают друг друга вследствие “эффекта предшествования” [38] и воспринимаются как один “фантомный” сигнал, приходящий с направления, определяемого соотношением их амплитуд (на частотах выше 3 кГц) или временной задержкой одного из них (на частотах 150–1500 Гц) [39]. Следовательно, использование деструктивной интерференции эхосигналов от мешающих цилиндров (отраженных помех) исключает использование слухом дельфина “эффекта предшествования”. В пользу этого свидетельствуют и данные работы [40]. Автору этой работы не удалось обучить дельфина выходить на муляж излучателя сигналов, расположенного посередине между двумя излучателями одинаковых сигналов, при любых временных задержках и соотношениях интенсивностей сигналов на излучателях, а также расстояниях между ними.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных в работе результатов указывает на то, что эволюция новых наружных ушей дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) шла преимущественно в направлении развития свойств, необходимых для функции эхолокационной системы. Среди них наиболее существенными являются: 1) интеграция ушей в обтекаемые формы роострума и головы, в отличие от ограниченных ушными раковинами наружных ушей наземных животных и человека, что уменьшает сопротивление движению дельфина со стороны воды и, главное, не ухудшает отношение уровней сигнал/шум обтекания в его слухе с ростом скорости движения, что имеет значение для функции его эхолокационной системы, по крайней мере, на скоростях до 18 км/ч; 2) синфазный прием эхо или звука всеми СП в направлении максимума точности локализации слуха без искажений признаками локализации, что имеет значение при тонком анализе эхо зондирующих импульсов его эхолокационной системы; 3) асимметрия архитектуры СП, а также роострума и черепа дельфина, что, вместе с принципиальным отличием расположения первых слуховых проходов (лСП1 и пСП1) от расположения остальных СП с точки зрения освещения их звуком и экранирования роострумом и черепом, имеет значение для формирования уникальных признаков пространственной локализации эхо или звука; 4) утилизация слухом дельфина деструктивной интерференции отраженных когерентных помех (эхо мешающих объектов) с целью улучшения отношения полезное эхо/отраженная помеха; 5) передача первыми СП на средние уши дельфина основанной части парциальных энергий актуального звука из роострального полупространства (лСП1 — более 82%, и пСП1 — более

87%), без добавления к ним признаков их пространственной локализации. В то же время остальные каналы передают меньшую часть парциальных энергий этого звука (левого и правого уха — 18% и 13.3%, соответственно), существенно окрашенных признаками локализации этого звука, что имеет значение для тонкого анализа эхо.

В целом полученные в работе результаты свидетельствуют о том, что слух дельфина как часть его эхолокационной системы и слух человека обуславливают принципиальные различия морфологии и слуховых механизмов уже на уровне их наружных ушей. Вместе с тем они расширяют наше представление о возможностях пространственного слуха эхолоцирующих животных, показывают новые механизмы и особенности их слуха и требуют дальнейших исследований.

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета КНС-ПЗ РАН, филиала ФИЦ “Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН”, в рамках темы НИР № 124052000059-4. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Все исследования проводились в соответствии с принципами биомедицинской этики, изложенными в Хельсинкской декларации 1964 г. и последующих поправках к ней. Они также были одобрены Этическим комитетом Санкт-Петербургского университета (Санкт-Петербург), протокол № 115-02-2 от 06.04.2022.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ketten D.R. Functional analyses of whale ears: Adaptations for underwater hearing // I.E.E.E. Proc. in Underwater Acoustics. 1994. V. 1. P. 264–270.
2. 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.
3. Brill R.L. Moor P.W.B., Dankiewicz L.A. Assessment of dolphin (*Tursiops truncatus*) auditory sensitivity and hearing loss using jawphones // J. Acoust. Soc. Amer. 2001. V. 109. P. 1717–1722.
4. Popov V.V., Supin A. Ya., Klishin V.O., et al. Evidence for double acoustic windows in the dolphin, *Tursiops truncatus* // J. Acoust. Soc. Amer. 2008. V. 123(1). P. 552–560.
5. Cranford T.W., Krysl P., Hildebrand J.A. Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier’s beaked whale (*Ziphius cavirostris*) // Bioinsp. Biomim. 2008. 3. 016001. 10 pp. <https://doi.org/10.1088/1748-3182/3/1/016001>
6. Ryabov V.A. Mechanisms of Sound Reception and Conduction in the Dolphin // Biophysics. 2014. 59(3). P. 475–483.
7. Ryabov V.A. The effect of acoustic shielding of the region of a dolphin’s mental foramina on its hearing sensitivity // St. Petersburg Polytechnical University Journal: Physics and Mathematics. 2016. V. 2. P. 240–246. <https://doi.org/10.1016/j.spjpm.2016.08.003>
8. Романенко Е.В. Акустика дельфинов и рыб (обзор) // Акуст. журн. 2019. Т. 65. № 1. С. 82–92.
9. Au W.W.L., Moore P.W.B. Dolphin beam patterns // J. Acoust. Soc. Am. 1984. V. 75: 257–261.
10. Renaud D.L., Popper A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* // J. exp. Biol. 1975. V. 63. P. 569–585.
11. 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.
12. Рябов В.А. Роль асимметрии левого и правого наружного уха дельфина афалина (*Tursiops truncatus*) в пространственной локализации звука // Акуст. журн. 2023. Т. 69. № 1. С. 101–114.
13. Ryabov V.A. Role of the mental foramina in dolphin hearing // Natural Science. 2010. V. 2. No 6. P. 646–653. doi:10.4236/ns.2010.26081, <http://www.scirp.org/journal/NS/>
14. Ryabov V.A. A dolphin lower jaw is hydro acoustic antenna of the traveling wave // Abstracts of 146 meeting of ASA. J. Acoust. Soc. Amer. 1144. 2003. P. 2414–2415.
15. 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.
16. Ryabov V.A. Acoustic Clutter Field and Echo Reception by the Dolphin // ISSN0006–3509. Biophysics. 2008. V. 53. No 3. P. 237–242. <http://dx.doi.org/10.1134/S0006350908030123>
17. Johansen P.A. Measurement of the human ear canal // Acustica. 1975. V. 33. N 5. P. 349–351.
18. Скучик Е. Основы акустики. М. Мир, 1976. Т. 1. 520 с.
19. Слуховая система / Ред. Альтман Я.А. Л.: Наука, 1990. 620 с. (Основы современной физиологии.)
20. Ryabov V.A. Acoustic Signals and Echolocation System of the Dolphin // Biophysics. 2014. 59(1). P. 135–147.
21. Moore P.W.B., Pavlosky D.A., Dankiewicz L. Interaural Time and Intensity Difference Thresholds in the Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) // Sensory Systems of Aquatic Mammals / Eds. Kastelein R.A., Thomas J.A., Nachtigall P.E. DeSpil Publishers, Woerden, the Netherlands, 1995.
22. Zaslavsky G.L., Ryabov V.A. Discrimination of targets by dolphin (*Tursiops truncatus*) in the presence of interfering cylinders // Marine mammal sensory Systems. N.Y. Plenum Press. 1992. P. 433–437.
23. Wei C., Houser D., Erbe C., Mátrai E., Ketten D. and Finneran J.J. Does rotation increase the acoustic field of view? Comparative models based on CT data of a live dolphin versus a dead dolphin // Bioinsp. Biomim. 2023. 18 (3). 035006. <https://doi.org/10.1088/1748-3190/acc43d>

24. *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.
25. *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.
26. *Konishi M.* Neuroethology of sound localization in the owl // *J. Comp. Physiol.* 1993. V 173. P. 3–7.
27. *Gorlinsky I.A., Konstantinov A.I.* Auditory localization of ultrasonic source by *Rhinolophus ferrum-equinum* // *Proc. of the forth Int. Bat Res. Conf. Nairobi.* 1978. P. 145–153.
28. *von Hornbostel E.M., Wertheimer M.* Über die Wahrnehmung der Schallrichtung (нем.) // *Sitzungsberichte der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin.* Berlin: Akademie der Wissenschaften, 1920. Bd. 20. S. 388–396.
29. *Howard I.P., Templeton W.B.* Human Spatial Orientation. Oxford: John Wiley & Sons, 1966.
30. *Mills A.W.* On the minimum audible angle // *J. Acoust. Soc. Am.* 1958. V. 49(2). P. 467–477.
31. *Mills A.W.* Auditory localization // *Foundation of Modern Auditory Theory. V. II* / Ed. Tobias J.V. New York: Academic Press, 1972. P. 303–348.
32. *Nordland B.* Physical factors in angular localization // *Acta Otolaringol.* 1962. V. 54. P. 75.
33. *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.
34. *Gardner M.B.* Some monaural and binaural factors of median plane localization // *J. Acoust. Soc. Am.* 1973. V. 54. N 6. P. 1489–1495.
35. *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.
36. *Miller G.S.* The telescoping of the cetacean skull // *Smithsonian Misc Coll.* 1923. V. 76. P. 1–67.
37. *Белькович В.М., Дубровский Н.А.* Сенсорные основы ориентации китообразных. Л.: Наука, 1976. 204 с.
38. *Blauert J.* Spatial hearing: the psychophysics of human sound localization. MA: MIT Press, Cambridge, 1997. 494 p.
39. *Sandel T.T., Teas D.C., Feddersen W.E., Jefferes L.A.* Localization of Sound from Single and Paired Sources // *J. Acoust. Soc. Am.* 1955. V. 27. P. 842–852. <https://doi.org/10.1121/1.1908052>
40. *Zaslavski G.L.* Differences between the auditory system of humans and bottlenose dolphins. *Razreda sazu XLVII-3, Ljubljana, 2006, Slovenia, pp 51–74.*

## MORPHOLOGY AND SOME HEARING MECHANISMS OF THE EXTERNAL EARS OF THE BOTTLENOSE DOLPHIN (*TURSIOPS TRUNCATUS*) AND HUMANS

R. A. Ryabov<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup>*Vyazemsky Karadag Scientific Station—Natural Reserve  
of Russian Academy of Sciences, Branch of Federal Research Center “Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,  
Russian Academy of Sciences”, Nauki Str. 24, Kurortnoe, Feodosiya 298188, Russia*

\*E-mail: ryaboff@inbox.ru

The study of the morphology and auditory mechanisms of the new (evolutionary) external ears of the bottlenose dolphin was continued in the light of the latest morphological and experimental results obtained by the author. For the first time for toothed whales, it has been shown that the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) has three external auditory canals (AC) in the left ear and four in the right ear. However, in contrast to the human AC – located symmetrically on the left and right half of the head, the left and right row of the dolphin AC, having bilateral and rostral-caudal asymmetry, are located at the tip of the rostrum asymmetrically (rostral-ventral). It has been established that the illumination by echo (sound) and shielding by the rostrum and skull of the firsts ACs is fundamentally different from the rest of the ACs, depending on spatial localization of echo (sound). The architecture of the ACs are optimal for the formation of unique signs of echo (sound) localization, and for it in-phase reception by all ACs in the direction of maximum accuracy of hearing localization, without the localization signs, which is fundamentally importance for fine analysis of the echo. In contrast, in human hearing, sound is colored by signs of localization at any position it in space. The mechanisms of localization of echo (sound) and their fundamental difference in dolphins and humans, as well as mechanisms for protecting the dolphin's hearing from interfering reflections, are considered. It has been established that the auditory mechanisms of the external ears of dolphins and humans are determined by their morphology and functions.

**Keywords:** dolphin (*Tursiops truncatus*), evolutionarily new external ears, morphology, architecture of external auditory canals, asymmetry, echo (sound) localization, interfering reflection.