БИОФИЗИКА, 2014, том 59, вып. 3, с. 579–590

БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ

УДК 599.537:534.88:534.75/.77

МЕХАНИЗМЫ ПРИЕМА И ПРОВЕДЕНИЯ ЗВУКА У ДЕЛЬФИНА

© 2014 г. В.А. Рябов

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

E-mail: ryaboff@ukr.net

Поступила в редакцию 26.02.13 г.

Обсуждается морфология нижней челюсти, модельные и поведенческие эксперименты с целью исследования механизмов приема и проведения звука по каналам нижней челюсти дельфина с учетом известных концепций акустики и теории групповых антенн. Показано, что левый и правый ряд подбородочных каналов, соответствующий мандибулярный канал и ткани, заполняющие каналы, образуют новое наружное ухо и новый наружный слуховой проход, по которому звуки передаются на среднее ухо дельфина во всей полосе частот слуха (0,1–160 кГц), в отличие от его нефункционального наружного уха. Это качественно новое наружное ухо создано Природой как приемная решетка (каждый ряд подбородочных каналов) антенны бегущей волны, расположенная в горле акустического рупора (соответствующий мандибулярный канал). Результаты работы дают основание предположить наличие подобного нового наружного уха у Odontoceti.

Ключевые слова: дельфин, прием, приема и проведения звука, нижняя челюсть, антенна бегущей волны, акустический рупор, сонар, слух.

Результаты изучения механизмов слуха зубатых китов и дельфинов отражены в многочисленных работах. Ряд авторов полагает, что звук проходит через наружные слуховые проходы и среднее ухо [1–3], хотя есть также мнение, что слуховые проходы не функциональны и вообще не могут участвовать в проведении звука к среднему уху [4–6] или служат для проведения акустических сигналов с частотами ниже 30 кГц [7–9]. Основываясь на гипотезе о звукопроведении через наружные слуховые проходы, авторы [10,11] обсуждают возможность существования функционально специфических подсистем пассивного (1–10 кГц) и активного (порядка 100 кГц) слуха.

Норрис [12] предположил, что звук может проводиться в жировой тяж мандибулярного канала (МК) через подбородочные каналы (ПК) нижней челюсти. Хотя несколько позже он высказал другую гипотезу, общепринятую до настоящего времени [13], о том, что звук передается в жировой тяж МК непосредственно через кость заднелатеральной стенки нижней челюсти в области, которую он назвал «акустическое окно». По жировому тяжу звуки проводятся на латеральную стенку тимпаника, где толщина кости минимальна и стенка играет роль барабанной перепонки, передавая звуковые колебания на молоточек среднего уха [13–18].

Два «акустических окна» были показаны в электрофизиологических экспериментах [19]; одно, расположенное в области наружного слухового прохода, – для низких (16–22,5 кГц) частот, и второе, расположенное на расстоянии 9,3–13,1 см от кончика мелона (проксимальная часть нижней челюсти), – для высоких (32–128 кГц) частот.

Акустическое стимулирование нижней челюсти возбуждает значительные вызванные потенциалы в центральной слуховой системе дельфина [5,7]. Однако области максимальной чувствительности поверхности нижней челюсти к звукам, излучаемым контактно точечным излучателем, так же как и области «акустических окон», в каждой из работ [5,7,19–22] различны, а полученные результаты не объясняют механизм звукопроведения.

Акустическое экранирование нижней челюсти дельфина существенно затрудняло ему эхолокационное различение мишеней [23–26], что подтверждает гипотезу об участии нижней челюсти в рецепции эхосигналов и их проведению на среднее и внутреннее ухо. Однако акустический экран в этом эксперименте покрывал нижнюю челюсть от кончика рострума до оснований грудных плавников, т.е. он экранировал и подбородочные каналы, и «акустические

Сокращения: МК – мандибулярный канал, ПК – подбородочный канал, АБВ – антенна бегущей волны.

окна», и вентральную область головы, поэтому путь звукопроведения остался не выясненным.

Наряду с этим обсуждается также возможность одновременного участия и наружных слуховых проходов, и «акустических окон» в проведении звуков к улитке при формировании пространственного слухового образа у дельфинов [27].

Есть также ряд работ, в которых авторы предполагают, что зубатые киты принимают эхосигналы зубами [28–31]. В этих работах каждый зуб рассматривается как пассивный резонатор, возбуждаемый отраженным эхосигналом, а зубные нервы как сенсоры звукового давления эхо. Каждый ряд зубов рассматривается как эквидистантная антенная решетка приемников с узкой характеристикой направленности, сигналы которой подаются по зубным нервам прямо в центральную нервную систему (минуя улитку).

В то же время результаты работ [32–38] дают основание полагать, что звук проходит на среднее ухо дельфина по каналам нижней челюсти. Ко времени опубликования этих работ были получены новые данные, свидетельствующие в пользу звукопроведения по каналам нижней челюсти дельфина. Обобщение оригинальных и известных из научной литературы результатов изучения механизмов приема и проведения звука на среднее ухо дельфина является целью настоящей работы.

Конкретные задачи работы – изучение морфологии нижней челюсти дельфина, а также моделирование механизмов приема и проведения звука на среднее ухо дельфина по каналам нижней челюсти в свете известных концепций акустики и теории групповых антенн.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом при проведении исследования служили кости черепа и нижней челюсти двух взрослых дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus* p.). Для изучения морфологии и выполнения необходимых измерений нижняя челюсть была распилена в области подбородочных каналов. Далее в тексте будем обозначать их, если это необходимо, с номером – ПК*n*, где *n* – номер канала, считая от кончика рострума; *n* = 1, 2, 3, 4. Измерение поперечных размеров каналов проводилось в плоскости максимальной ширины канала и во взаимно перпендикулярной плоскости.

В работе была использована номенклатура пространственных координат, сопоставляемая непосредственно с самим объектом. Плоскость, перпендикулярная продольной ростро-каудальной оси животного, называется поперечной. Плоскость, которая делит объект на две билатерально-симметричные части (левую и правую) и проходит вдоль продольной оси животного, называется медианной. Наконец, плоскость делящая объект на дорсальную и вентральную части, и проходящая через продольную ось животного, называется фронтальной. Следует отметить, что в большинстве работ ([7,9] и др.) использовалась номенклатура пространственных координат, связанная с внешними ориентирами в пространстве, так что последняя из плоскостей именовалась горизонтальной, а медианная плоскость – вертикальной.

Параметры акустического рупора каждой из половин нижней челюсти рассчитаны с использованием модели катеноидального рупора. Из теории рупора следует, что он эффективно излучает на частотах выше критической, f_c. На частотах ниже критической активная составляющая сопротивления излучения рупора r_r стремится к 0 и сопротивление становится чисто реактивным. Практически для частот

$$f \geq 2{,}3 f_c \tag{1}$$

активная составляющая сопротивления излучения рупора достигает 0,9 от максимального значения, и отражением от устья можно пренебречь. Критическая частота рупора (f_c) определяется длиной окружности его устья (выходного отверстия)

$$(C_m/\lambda_c) \geq 1,$$

где C_m – длина окружности устья рупора, или круга, равновеликого по площади устью другой формы; λ_c – длина волны критической частоты рупора. Практически выбирают

$$C_m = \lambda_c \text{ и } f_c = c_0/\lambda_c \tag{2}$$

где c_0 – скорость звука в воде (1500 м/с).

Критическую частоту катеноидального рупора можно также рассчитать, исходя из скорости расширения рупора

$$f_{c\beta} = (c_0\beta)/(2\pi), \tag{3}$$

где c_0 – скорость звука в жировом тяже нижней челюсти, которую примем равной скорости звука в воде (1500 м/с); β – показатель расширения поперечного сечения рупора, которое с расстоянием x от горла рупора изменяется по закону

$$S_x = S_0(\cosh(\beta x))^2, \tag{4}$$

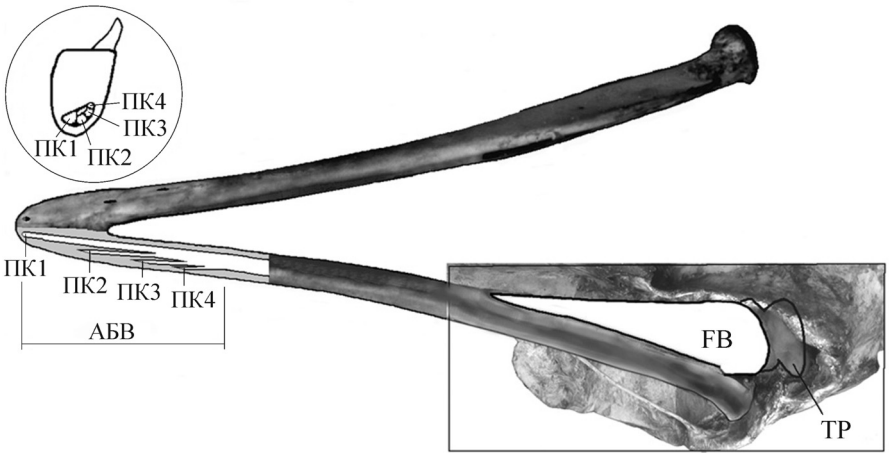

Рис. 1. Нижняя челюсть, вентральный вид. Схема расположения ПК правой половины челюсти показана на разрезе ее ростральной части. Расположение ПК в поперечной плоскости МК показано отдельно в кругу, вид в ростральном направлении на сечение в области внутреннего отверстия ПК4 (увеличено и развернуто). АБВ – антенна бегущей волны (ряд ПК1–ПК4). Перибулларная область показана в прямоугольнике, вентральный вид. ТР – тимпано-периотикум, FB – жировой тяж.

где S_0 – площадь поперечного сечения горла рупора; S_x – площадь поперечного сечения рупора на расстоянии x от его горла.

Для акустически «узкой» трубы (канала), имеющей скачек поперечного сечения, амплитуды звуковых давлений прошедшей и отраженной волн можно записать как:

$$A_2 = (2\sigma_1/(\sigma_1+\sigma_2))A_1, \quad (5)$$

$$B_1 = ((\sigma_1-\sigma_2)/(\sigma_1+\sigma_2))A_1, \quad (6)$$

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

Рис. 2. Череп дельфина, в ростральной области видны отверстия подбородочных каналов: четыре на правой половине нижней челюсти и три – на левой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1–4 показаны фотографии нижней челюсти и черепа афалины, использованные при проведении исследования. На первый взгляд, нижняя челюсть кажется очень простой, так как представляет собой две прямолинейные тонкостенные полые кости, соединенные в ростральной части по срединной линии прослойкой хрящевой ткани, которая с возрастом окостеневает (синостозируется). Полости челюсти заполнены жировым телом и соответствующим сосудисто-нервным пучком. Угол между костями челюсти исследуемого образца во фронтальной плоскости около 17° и плавно увеличивается, приблизительно до 30°, каудально. В ее ростральной части с левой и правой стороны имеется ряд отверстий подбородочных каналов (рис. 1–4). Длина левой и правой базы, вдоль которой расположены наружные отверстия ПК, составляет около 81 и 87 мм соответственно. Угол между базами больше угла между костями и составляет около 24°. Это связано с тем, что вдоль баз угол наклона латеральных стенок кости в поперечной плоскости изменяется, а ПК расположены на разном уровне стенок, дорсо-вентрально. Угол наклона стенок относительно медианной плоскости в районе ПК1 и ПК2 составляет около 30° и плавно уменьшается приблизительно до 25° у ПК3 (рис. 2). Если условиться, что продольная ось животного (в медианной плоскости) совпадает с линией рта (рис. 3, LA), то база левого и правого ряда ПК в этой плоскости направлена ростро-дорсально под углом около 8°.

Форма поперечного сечения подбородочных каналов овальная. Мандибулярный канал яв-

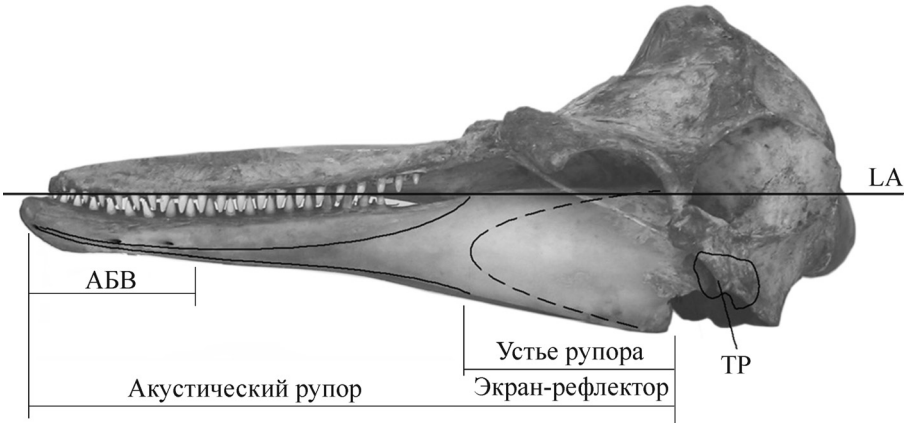

Рис. 3. Череп дельфина, латеральный вид, левая сторона, АБВ – антенна бегущей волны (ряд ПК). Акустический рупор – показан профиль ПК1 и МК (сплошная линия). Устье рупора – раскрыв внутренней стенки кости нижней челюсти (штриховая линия). Акустически непрозрачный экран-рефлектор – наружная заднее-латеральная стенка нижней челюсти. ТР – тимпано-периотикум. LA – продольная ось животного.

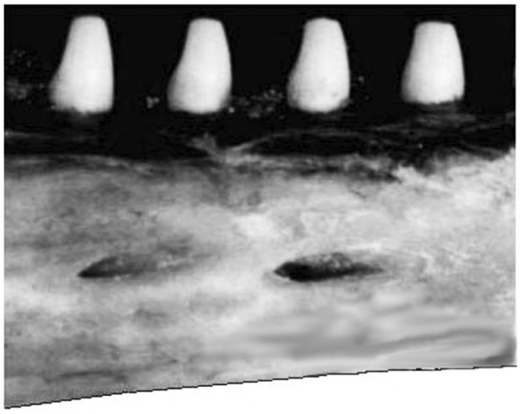

Рис. 4. Фрагмент правой половины нижней челюсти, латеральный вид ПК3 и ПК4. Видна типичная форма наклонного окончания ПК.

ляется продолжением ПК (рис. 1, 3). ПК имеют ярко выраженную антериорную направленность, поэтому на рис. 2 они выглядят почти круглыми овалами, тогда как на рис. 3, 4, как сильно вытянутые овалы. В сагиттальной плоскости ПК направлены ростро-дорсально под углом от 6° до 10°. Во фронтальной плоскости ПК направлены ростро-латерально под углом от – 8 до 0° (знак «–» означает направление в сторону соседней половины челюсти). В связи с таким расположением, у ПК на внешней стороне челюсти окончание наклонное (рис. 4), а внутри МК – прямое. Все каналы отличаются между собой длиной, размерами поперечного сечения и длиной наклонного окончания (таблица). Весьма любопытно, что на левой половине нижней челюсти их три, а на правой – четыре, что характерно не только для афалин, но и для других видов Odontoceti [13,39].

Между расположением каналов и их размерами существуют определенные закономерности. Длина ПК правой половины челюсти длиннее каналов с таким же номером левой половины. Поперечные размеры МК и их площадь поперечного сечения в области ПК плавно возрастают каудально, тогда как поперечные размеры ПК уменьшаются с удалением ПК от кончика рострума. В связи с этим отношение площадей поперечных сечений $\sigma_{ПКn}/\sigma_{МК}$ в месте входа каждого ПК*n* уменьшается (каудально). Расстояния между ПК и площадь их поперечного сечения уменьшаются с удалением ПК от кончика рострума. В то же время размеры поперечного сечения каждого ПК плавно увеличиваются в направлении к МК. Но самое очевидное и интересное то, что ПК левой и правой половины нижней челюсти расположены неэквидистантно и имеют лево-правую взаимно-комплиментарную асимметрию. В связи с такой архитектурой каналов, проекция наружного отверстия каждого ПК (начиная с ПК2) на соседнюю половину челюсти локализуется между соответствующими отверстиями ПК.

Ширина мандибулярного канала (во фронтальной плоскости) увеличивается после входа в него каждого следующего ПК (рис. 1) от 3,3 мм у ПК1 до 7,5 мм у ПК4. Высота мандибулярного канала (дорсо-вентрально) в этой области изменяется в меньшей степени – с 3,5 мм у ПК1 до 4,5 мм у ПК4. Скорость расширения МК в поперечной плоскости возрастает по его длине (рис. 1, 3). В целом ширина МК возрастает в латеральных направлениях от 3,3 мм у ПК1 до приблизительно 15 мм у каудального отверстия канала (устье рупора). Высота МК (дорсо-вентрально) изменяется в

Основные характеристики подбородочных каналов

Номер ПК	Длина ПК, мм	Поперечные размеры ПК, мм	Площадь поперечного сечения ПК, мм^2	Расстояние до следующего ПК, мм	Частота собственных колебаний ПК, кГц	Длина наклонного окончания ПК, мм
1						
левая	10	3,2 × 3,2	8,04; 8,5	50,2	75	7
правая	11	3,2 × 2,9	7,28; 8	36,1	68,2	8
2						
левая	27,5	2,9 × 2,2	5; 7,7	31,2	27,3	11
правая	35	2,6 × 2,1	4,29; 6,04	31,5	21,5	13,5
3						
левая	12	2,9 × 2,2	5; 5,7	19,15	62,7	11
правая	20	2,5 × 2,1	4,12; 4,94		37,5	11,5
4						
правая	10,5	1,5 × 1,3	1,53; 1,53		71,5	10

Примечание. В графе «площадь поперечного сечения ПК»: первое число – величина площади с наружной стороны кости, второе – со стороны МК. Длина и собственная частота ПК указаны без учета длины наклонного окончания.

большей степени, от 3,5 мм у ПК1 до ~ 44 мм у каудального отверстия. Форма поперечного сечения МК в его начале у ПК1 близка к овалу, а у ПК4 – ближе к полукругу. Форма поперечного сечения МК у каудального отверстия (в поперечной плоскости) ближе к вытянутому эллипсу с осями $2a$ = 15 мм, $2b$ = 44 мм и площадью поперечного сечения около 492 мм^2. Длина ПК1 + длина МК = 257,5 мм. Весь раскрыв каудального конца нижней челюсти, показанный на рис. 3 штриховой линией, имеет площадь около 6333,6 мм^2.

Площадь поперечного сечения вдоль каждого ПК и МК плавно возрастает каудально (рис. 5), близко к катеноидальному закону (R^2 = 0,993). Стенки ПК и МК образованы плотным костным веществом и акустически «упруги». Акустический импеданс тканей, заполняющих нижнюю челюсть, близок к импедансу морской воды [40], т.е. ткани звукопрозрачны. Следовательно, есть все основания рассматривать эти каналы как акустический катеноидальный рупор [35–38]. Интересно, что площадь раскрыва каудального отверстия нижней челюсти, которое рассматривается как устье рупора (рис. 5, $S2$), изменяется по тому же закону, что и поперечное сечение рупора, продолжая его рост.

Результаты работ [33,35–38] указывают на то, что механизмы приема звука и звукопроведения по каналам нижней челюсти на среднее ухо дельфина определяются архитектурой, формой и размерами каналов. Падающая на нижнюю челюсть звуковая волна возбуждает вынужденные колебания в тканях, заполняющих ПК. Эти колебания, пройдя ПК, излучаются в мандибулярных каналах и распространяются по жировому тяжу, заполняющему этот канал вплоть до латеральной стенки тимпано-периотического комплекса, в котором расположено среднее и внутреннее ухо соответственно. В этом месте толщина стенки кости тимпаника минимальна (0,3 – 0,4 мм) и стенка играет роль барабанной перепонки, передавая звуковые колебания на молоточек среднего уха [13,16–18]. Следовательно, в отличие от нефункциональных и частично заросших наружных слуховых проходов дельфинов, каналы их нижней челюсти играют роль левого и правого нового наружного уха. В то же время эти механизмы строго определяются теоретическими и практическими концепциями акустики и теории групповых антенн [33,35–38].

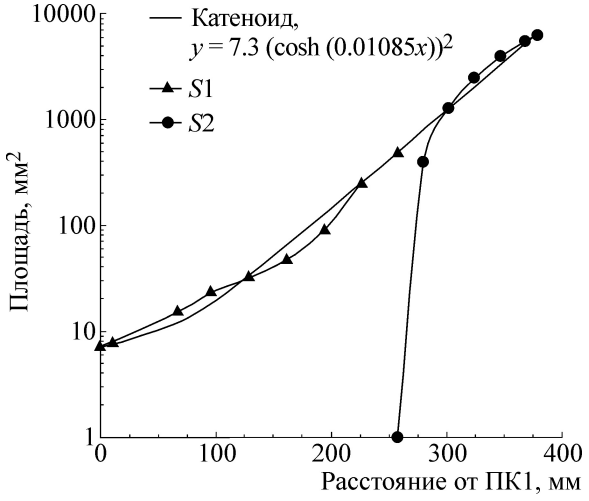

Рис. 5. Возрастание площади поперечного сечения вдоль ПК1 и МК ($S1$) и площади раскрыва каудального отверстия нижней челюсти ($S2$) в зависимости от расстояния от кончика рострума.

Известно, что в волноводе только плоская звуковая волна передает сигнал без искажений. На практике для этих целей используют волноводы на частотах ниже первого радиального резонанса или акустически «узкие» волноводы, у которых в осевом направлении могут распространяться только плоские волны. Форма сечения волновода большого значения не имеет. Например, условие того, что волновод прямоугольного сечения со стороной A – «узкий», выполняется при $A < 0{,}5\lambda$, где λ – длина волны звука; для волнового круглого сечения радиуса R – при $R < 0{,}61\lambda$, где λ – длина волны звука. Звуки и эхосигналы, распространяющиеся по ПК и МК, широкополосные, занимают полосу частот около 140 кГц, с максимумом энергии на частотах около 110 кГц, чему соответствует длина волны $\lambda_{110} \sim 13{,}6$ мм [42–44]. Исходя из этого, и ПК, имеющие радиус сечения, не превышающий приблизительно 1,6 мм, и мандибулярный канал в области ПК (радиус менее 3,75 мм) представляют собой акустически «узкие» волноводы или каналы во всем диапазоне частот слуха дельфина 0,1–160 кГц.

Левый и правый ряд ПК играют роль решетки элементарных приемников антенны бегущей волны (АБВ) [33,35–38]. Этот тип антенн относится к разновидности групповых антенн. Максимум чувствительности АБВ совпадает с направлением, вдоль которого расположены элементарные приемники (т.е. подбородочные каналы). Очевидно, что при падении звуковой волны вдоль нижней челюсти дельфина (рис. 1) звуковая волна по ПК внутри и снаружи антенны распространяется синфазно, поэтому парциальные давления волны, прошедшие через каждый ПК, внутри МК складываются синфазно (максимум чувствительности). Если волна падает под углом к оси антенны, синфазность парциальных давлений внутри МК нарушается и чувствительность антенны ухудшается.

Для анализа звукопроведения по ПК была использована модель акустически «узкой» трубы с потерями и открытыми окончаниями. В этом случае можно полагать, что потери будут обусловлены звукопрозрачными тканями, заполняющими каналы нижней челюсти. Известно, что при передаче вынужденных колебаний собственные колебания трубы можно не учитывать, так как при наличии потерь они быстро затухают. На вынужденные колебания трение практически не влияет, за исключением случая резонанса. Для «узкой» трубы с открытыми концами частоты собственных колебаний f_0 определяются из уравнения

$$kL = l\pi,$$

где $k = (2\pi f_0)/c_0$ – волновое число; $l = 1, 2, 3, \ldots$ – номер колебания; c_0 – скорость звука; L – длина трубы; откуда

$$f_0 = (lc_0)/(2L).$$

Величина потерь, или коэффициент затухания η, для исключения резонансных явлений определен из известных соотношений. Полуширина резонансной кривой собственных колебаний трубы по уровню –3 дБ соответствует изменению величины kL на $\pm\,\eta kL$, т.е. относительному изменению частоты $\Delta f/f_0 = \pm\eta$; где: Δf – изменение частоты относительно собственной частоты трубы f_0; «+» и «–» соответствует значениям η для частот выше и ниже собственной. Добротность колебаний $Q = 1/2\eta$. Следовательно, при добротности ПК, близкой к 1, $\eta = 0{,}5$, и резонансные явления на частотах собственных колебаний ПК (таблица) не будут превышать 3 дБ во всем диапазоне частот слуха дельфина, что необходимо также и для функции АБВ.

Время установления вынужденных колебаний в ПК при максимальной полосе пропускания (около 140 кГц) будет составлять величину, близкую к $1/(2\Delta f) \approx 8$ мкс. В этом случае передача звуков и эхосигналов через ПК будет обеспечена без искажений, даже если их длительность будет минимальная (около 20 мкс). Кроме того, рассчитанное время установления колебаний согласуется с потенциальной разрешающей способностью по времени зондирующих импульсов дельфина, близкой к 12 мкс [42,44].

Известно, что набор собственных частот акустически «узкого» волновода зависит от формы его окончания. Для «узкой» трубы с наклонным окончанием известны значения «концевой поправки», которые показывают, как изменяется эффективная «акустическая» длина окончания $\Delta\ell$ в зависимости от отношения d/λ; где d – длина окончания; λ – длина волны звука; ℓ – длина трубы. В диапазоне частот слуха дельфина отношение d/λ наклонных окончаний ПК изменяется от 0,073 до 1,1, при этом $\Delta\ell/d$ изменяется от 0,51 до 0,82 и приходится на область максимальной крутизны изменения отношений $\Delta\ell/d$, в зависимости от d/λ. Для окончаний ПК рассчитанные величины $\Delta\ell$ в диапазоне частот 10–140 кГц изменяются от 4 до 9 мм. По сравнению с прямой трубой, имеющей гармонический ряд собственных частот, обертоны трубы с окончанием расположены негармонически, поэтому возбуждаются слабее и после прекращения вынуждающих колебаний

быстрее затухают. Следовательно, наклонное окончание каналов будет улучшать демпфирование собственных колебаний и сглаживать неравномерность частотной характеристики ПК при передаче широкополосных сигналов.

Внутри МК отверстие каждого ПК представляет собой излучатель, монополь, который излучает звук в МК. В диапазоне частот максимальной чувствительности слуха афалины 10–140 кГц волновые размеры монополя составляют kr = 0,028–0,99, где $k = (2\pi)/\lambda$ – волновое число, r – радиус ПК (0,7–1,6 мм), λ – длина волны. На частотах максимума энергии зондирующих «щелчков» эхолокатора дельфина (около 110 кГц) и, соответственно, максимальной чувствительности слуха дельфина $kr \approx 0{,}67$ или $2r/\lambda < 1/3$. Такой монополь можно аппроксимировать пульсирующей малой сферой эквивалентной площади. Известно, что излучение звуковой энергии источника пропорционально активной составляющей его сопротивления излучения, r_R. Для пульсирующей малой сферы r_R круто возрастает с ростом kr, как квадрат частоты до значений $kr = 0{,}5$, дальше скорость роста уменьшается, достигая 0,8 максимально возможного значения при $kr = 2$. Следовательно, ПК как излучатели имеют оптимальные волновые размеры и площади сечения. Какова же эффективность таких излучателей? Монополь излучает мощность в $1/(kr)^2$ раз меньшую, чем плоский поршень с такой же площадью и колебательной скоростью, где $k = (2\pi)/\lambda$ – волновое число; r – радиус ПК (0,7–1,6 мм). Подставив сюда размеры ПК, получим, что, например, на частотах максимума энергии зондирующих импульсов мощность, излучаемая монополем ПК, лишь в $1/(0{,}67)^2 = 2{,}2$ раза меньше излучения плоского поршня. Другими словами, внутренние отверстия ПК при данной площади сечения являются весьма эффективными излучателями внутри МК.

Вдоль ПК и МК площадь поперечного сечения плавно возрастает (рис. 5), следовательно, каждый ПК и соответствующая часть МК вместе представляют собой акустический рупор со скачком поперечного сечения. Для анализа звукопроведения по ПК и МК была использована модель акустически «узкой» трубы со скачком поперечного сечения. Площадь сечения каждого ПК в месте его входа в МК существенно меньше площади соответствующего сечения МК. Следовательно, звук, проходя место скачка поперечного сечения, будет частично отражаться при входе в мандибулярный канал в соответствии с соотношениями (5) и (6). Интересно, что коэффициент отражения, обусловленный скачком поперечного сечения волновода, пропорционален разности сечений ($\sigma_{ПК} - \sigma_{МК}$), т.е. отражение значительно меньше, чем отношение поперечных сечений каналов, $\sigma_{ПК}/\sigma_{МК}$, где $\sigma_{ПК}$ и $\sigma_{МК}$ площади поперечных сечений ПК и МК. Поэтому лишь небольшая часть звука отражается от скачка. Расчеты показывают, что даже для ПК3, где отношение площадей $\sigma_{ПК}/\sigma_{МК}$ около 1:5, в МК проходит не менее 60% энергии звука.

Вдоль баз АБВ площади апертур ПК и отношение площадей $\sigma_{ПК}/\sigma_{МК}$ уменьшаются каудально (таблица). Оба эти фактора задают «падающее» амплитудное распределение объемных колебательных скоростей элементарных приемников решетки АБВ.

Вместе с тем различные расстояния между ПК задают различные временные задержки прихода звука в МК, зависящие от угла падения звуковой волны на ПК; эта зависимость важна при расчете характеристики направленности АБВ [35,37]. Если скорость звука в тканях ПК отличается от таковой в тканях МК, то длина ПК будет задавать дополнительную задержку прихода звука от каждого ПК в МК, независящую от угла прихода звуковой волны. Следовательно, в этом случае каждый ряд ПК вместе с тем может представлять собой неэквидистантную решетку волноводных линий задержки и, по-видимому, может задавать дополнительное фазовое распределение объемных колебательных скоростей АБВ. Следует отметить, что ПК выполняют несколько сложных совмещенных функций, несмотря на парадоксальную лаконичность морфологии, а их размеры оптимальны для выполнения этих функций.

Интересно, что ПК расположены в самом узком месте нижней челюсти, где ее левая и правая половины соприкасаются, что указывает на целенаправленную оптимизацию расстояния между левым и правым новым наружным ухом дельфинов [32], что согласуется с удлинением черепа Odontoceti в процессе эволюции, показанное Миллером [41]. Благодаря этому база слуха дельфина – расстояние между ПК левой и правой половины нижней челюсти – оптимальная, около (0,75–3,5 см). При этом поперечные размеры ПК (около 3 мм) характеризуют размер апертуры каждого элементарного приемника слуха дельфина, а суммарная площадь сечений ПК на левой (17,23 мм^2) и правой (18,04 мм^2) половине нижней челюсти характеризует апертуру левого и правого нового наружного уха дельфина и соответствующих АБВ [32,33,35–38]. Оптимальные размеры апертуры и базы слуха дельфина имеют ключевое значе-

ние для повышения эффективности защиты его сонара от реверберационной помехи [32].

Характеристики рупора нижней челюсти дельфина рассчитаны с помощью модели акустического катеноидального рупора, $y = 7{,}3(\cosh(0{,}01085x))^2$, имеющей параметры, соответствующие ПК1 и МК (рис. 5). Интересно, что катеноидальный рупор представляет собой разновидность экспоненциальных гиперболических рупоров и для данной нижней граничной частоты является самым коротким рупором этого семейства, т.е. он имеет максимальную скорость расширения поперечного сечения.

Горло рупора (ПК1, таблица) овальной формы с поперечными размерами 3,2 × 2,9 мм и площадью поперечного сечения около 7,3 мм^2. Устье рупора плоское, имеет сложную форму (рис. 3), с площадью поперечного сечения около 6333,6 мм^2. Для определения критической и нижней граничной частоты рупора воспользуемся соотношениями (1) и (2), откуда

$$f_c = 5{,}3\,\text{кГц}.$$

Следовательно, нижняя граничная частота рупора, определяемая размерами его устья, равна

$$f = 5{,}3 \times 2{,}3 = 12{,}2\,\text{кГц}. \quad (7)$$

Из (1), (3) и (4) находим:

$$\beta = 0{,}01085\,(1/\text{мм}),\ f_{c\beta} = 2{,}59\,\text{кГц}.$$

Следовательно, нижняя граничная частота рупора, определяемая его формой (скоростью расширения рупора), равна

$$f_\beta = 2{,}59 \times 2{,}3 = 5{,}96\,\text{кГц}. \quad (8)$$

Из расчетов (7) следует, что площадь устья рупора эффективно излучает частоты выше нижней граничной частоты f = 12,2 кГц. В то же время форма рупора нижней челюсти (скорость его расширения) задает его нижнюю граничную частоту (8) f_β = 5,96 кГц. Эти результаты представляют большой интерес, так как определяют нижнюю граничную частоту и рупора, и АБВ и, следовательно, слуха дельфина, близкой к 9 кГц. Полученный результат согласуется со значением нижней границы области частот (8–130 кГц), где слуховые пороги дельфина афалины (*Tursiops truncatus*) минимальны (40–50 дБ относительно 1 мкПа) [50–52]. Другими словами, рупор определяет область частот максимальной чувствительности слуха дельфина и играет роль фильтра верхних частот, так как передает на среднее ухо частоты выше приблизительно 9 кГц.

Рассмотрим некоторые свойства рупора, существенные для слуха дельфина. Исходя из закона сохранения энергии, рупор не усиливает энергию звука. Однако он преобразует акустическую энергию с высоким давлением и малой объемной скоростью в горле в энергию с низким давлением и высокой объемной скоростью в устье, с коэффициентом преобразования, $K_h = (S_m/S_t)^{1/2}$, где S_m – площадь устья рупора, S_t – площадь горла рупора. Следовательно, рупор дельфина усиливает объемную колебательную скорость звука приблизительно в $K_h = (6333/8)^{1/2} = 28$ раз, компенсируя недостаток усиления колебательной скорости, показанный для среднего уха Odontoceti [17]. В то же время акустический рупор согласует сопротивление излучения излучателя (в горле рупора) размерами много меньше длины волны с волновым сопротивлением среды. Поэтому рупор нижней челюсти дельфина согласует сопротивление излучения каждого внутреннего отверстия ПК с волновым сопротивлением жирового тяжа (в устье рупора). Вместе с тем полоса частот максимальной чувствительности слуха дельфина (8–130 кГц) около четырех октав, что согласуется с практическими требованиями для минимизации искажений сигналов, передаваемых рупором. Следовательно, рупор передает энергию звуковых волн из окружающей среды на слуховую кость во всем диапазоне частот слуха практически без искажений и отражений.

И самое важное, что во всем диапазоне частот слуха дельфина рупор обеспечивает режим «бегущей волны» в АБВ и каналах нижней челюсти, что необходимо для переноса энергии звука в каналах нижней челюсти и для функции АБВ. Это очень важный вывод, так как он определяет устройство широкополосного наружного уха дельфина как комплекс АБВ и акустического рупора. При таком оптимальном с точки зрения акустики сочетании, АБВ осуществляет прием звука (преобразует падающую на АБВ звуковую волну, независимо от угла падения, в бегущую волну звука по каналам нижней челюсти) и вместе с костями рострума участвует в формировании характеристики направленности нового наружного уха, а рупор обеспечивает оптимальное согласование акустических сопротивлений и передачу звука на среднее ухо дельфина. Следовательно, можно полагать, что левый и правый ряд ПК и кости рострума играют роль левой и правой ушной раковины, если сравнить с ухом наземных млекопитающих [33,34].

Отметим, что горло рупора МК играет роль «сумматора», где звуки, прошедшие через каждый ПК, складываются с соответствующими

амплитудами и временными задержками и излучаются рупором в направлении латеральной стенки тимпаника, расположенного рядом с суставом нижней челюсти. Однако нижняя челюсть может двигаться, и тимпаник расположен несколько вне оси рупора, поэтому звуковая энергия для более эффективной передачи должна быть канализирована и сфокусирована. Эту роль, по-видимому, выполняют устье рупора (как излучатель), заднелатеральная стенка нижней челюсти (как рефлектор) и жировой тяж (как звукопровод).

Рассмотрим роль экрана-рефлектора (рис. 1–3). Минимальная толщина заднелатеральной мандибулярной стенки кости в этой области 1–3 мм (для *Tursiops truncates,* [45]). Длина задне-латеральной стенки нижней челюсти изучаемого образца (ростро-каудально) около 132 мм, с дорсо-вентральными размерами около 55 и 88 мм у начала устья рупора и у сустава соответственно. Волновые размеры этого участка кости на частоте 110 кГц достигают kL > 25–40 дорсально-вентрально и kL > 80 ростро-каудально, где $k = 2\pi/\lambda$ – волновое число, L – характерные размеры кости. В связи с тем, что верхняя и нижняя челюсти имеют большие волновые размеры и акустический импеданс в пять раз больший, чем вода, очевидно, они играют роль акустически непрозрачного экрана. При сомкнутых челюстях верхние ряды зубов располагаются между нижними рядами (рис. 2, 3), что уменьшает проникновение звука через ротовую щель с одной стороны нижней челюсти на другую, увеличивая размеры акустического экрана (за счет присоединения верхней челюсти и черепа). При этом волновые размеры акустического экрана, составленного верхней и нижней челюстями, будут больше рассчитанных в несколько раз. Для экрана с такими волновыми размерами выполняется условие геометрического рассеивания $kL >> 1$, следовательно, при оценке его эффективности необходимо учитывать угол полного внутреннего отражения (α). Скорость звука в костях черепа дельфина составляет c_b = 3400 м/с [48], скорость звука в воде примем равной c_0 = 1500 м/с, откуда

$$\sin\alpha = c_0/c_b = 1500/3400 = 0{,}44 \text{ и } \alpha = 26{,}2°.$$

Ширина характеристики направленности излучения зондирующих «щелчков» сонара дельфина в горизонтальной плоскости не превышает 10° относительно продольной оси животного [47–49], следовательно, и угловой сектор, откуда к дельфину в основном приходят эхосигналы, такой же. Другими словами, эхосигналы падают на нижнюю челюсть в области

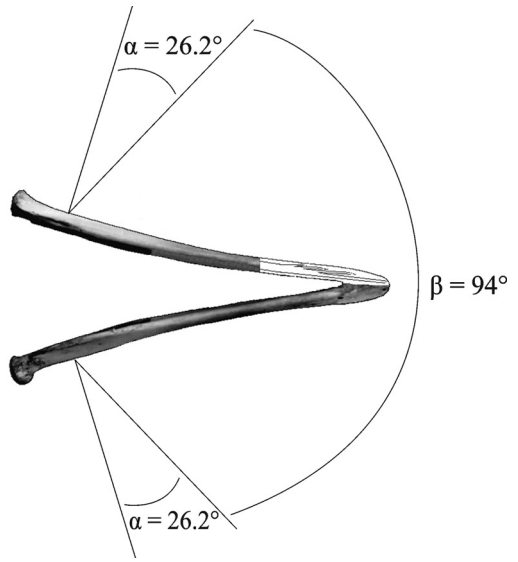

Рис. 6. Нижняя челюсть, вентральный вид, α – угол полного внутреннего отражения области «экран–рефлектор» левой и правой половин нижней челюсти, β – сектор углов полного внутреннего отражения нижней челюсти во фронтальной плоскости.

углов полного внутреннего отражения $\beta \leq 94°$ (рис. 6) (включая и область «акустических окон»).

Следует особо отметить, что эффективность акустического экрана в области углов полного внутреннего отражения многократно возрастает. Следовательно, заднелатеральная стенка кости нижней челюсти не может быть «акустическим окном», так как является акустически непрозрачным экраном жирового тяжа и слуховой кости от звуков, которые могли бы проходить к ним с внешней латеральной стороны. В пользу этого указывает также и факт резкого возрастания слуховых порогов дельфина при акустическом экранировании области ПК [33], и рассмотренные выше результаты моделирования. Более того, заднелатеральная стенка вогнута медиально и выпукла латерально (рис. 1–3), поэтому, исходя из ее расположения и геометрии, может отражать и фокусировать звуки на тимпаник. Об этом же говорит и форма устья рупора. В то же время рефлектор будет играть роль фильтра верхних частот, отражая звуки с частотами выше граничной частоты, $f_{гр}$, которую определим из условия, $ka = 1$, где $k = 2\pi/\lambda$ – волновое число, λ – длина волны граничной частоты, $a \approx 4{,}5$ см – эквивалентный радиус рефлектора. Отсюда $\lambda = 2\pi\ a \approx 28{,}3$ см, и $f_{гр} \approx 5{,}3$ кГц, что согласуется с нижней границей области частот минимальной чувствительности слуха дельфина [50–52]. Для эф-

фективной фокусировки звука необходимо, чтобы размер рефлектора был больше нескольких длин волны звука, что автоматически выполняется для частот приблизительно выше 30 кГц ($\lambda \leq 5$см).

Таким образом, полученные результаты, как и данные работ [33,34], указывают на то, что ПК – единственный путь, по которому звук проходит в жировой тяж МК и далее на среднее ухо дельфина, что исключает возможность звукопроведения по другим предполагаемым путям [1–3,5,7–11,13,19–22,27–31].

В связи с этим необходимо обсудить результаты работ по измерению звуковой чувствительности поверхности головы дельфина [5,7,20–22]. Методически все эти работы были выполнены с использованием гидрофона или челюстефонов при непосредственном контакте точечного (размер меньше длины волны) излучателя с телом животного. Вследствие этого в тканях головы (предполагаемого приемника звука) и окружающей воде возбуждается сферическая звуковая волна с центром, определяемым положением излучателя («ближнее акустическое поле» точечного излучателя). В отличие от этого, реальные звуки приходят к дельфину с расстояний, по крайней мере больших 1 м. В этом случае зона Фраунгофера («дальнее акустическое поле»), когда разность фаз между фронтами плоской и сферической звуковой волны считается достаточно малой, начинается с расстояния (D) до ненаправленного источника звука и определяется как

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

где размер приемной апертуры $L \sim 8$ см; длина волны (110 кГц) $\lambda = 1{,}36$ см; откуда $D \geq 47$ см. Следовательно, реальный звук, приходящий к дельфину с расстояний, больших приблизительно 47 см, представляет собой практически плоскую звуковую волну. Приемники, представляющие собой апертуру или, как в нашем случае, решетку ПК с размерами больше длины волны, предназначены для приема плоской звуковой волны в «дальнем акустическом поле». В связи с этим сферическое звуковое поле точечных излучателей, не адекватное приемнику, может являться причиной того, что в каждой из обсуждаемых работ [5,7,20–22] максимальную чувствительность имеют разные области нижней челюсти, а карты чувствительности очень сложные. Полученные в этих работах результаты авторам не удалось однозначно интерпретировать, и, к сожалению, они не проясняют возможный механизм звукопроведения, а напротив, усложняют модель восприятия звука дельфином. В то же время представление о нижней челюсти как о системе из двух антенн бегущей волны объясняет механизмы и звукопроведения и формирования характеристики направленности слуха [33–38,52]. Более того, результаты изучения морфологических структур нижней челюсти дают основание полагать, что левый и правый новый периферический отдел слуха дельфина состоит из функциональных акустических систем (рис. 1, 3). В то же время сложная закономерность архитектуры, формы и размеров каналов нижней челюсти [33–38] демонстрируют нам сродство морфологии и акустики. Удивительно, как Природа расположила весь этот комплекс акустических систем нового наружного уха в нижней челюсти дельфина!

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известно, что в процессе адаптации к водным условиям среды обитания Odontoceti претерпели экстенсивные модификации черепа. Полученные результаты дают основание полагать, что одна из наиболее ярких модификаций их черепа – удлинение (telescoping) [41] – связана, в том числе, и с расположением нового периферического отдела слуха в нижней челюсти Odontoceti, а сближение левой и правой половин нижней челюсти в области подбородочных каналов вызвано оптимизацией размеров апертуры и базы их слуха. Вместе с тем левый и правый ряд ПК и МК вместе с костями рострума играют роль ушной раковины и нового наружного слухового прохода (если использовать номенклатуру уха наземных млекопитающих). Но это уже качественно новое наружное ухо, реализованное Природой как приемная антенная решетка и акустический рупор нового периферического отдела слуха. Можно полагать, что этот отдел образовался в результате адаптации предков дельфина к новым условиям среды обитания как эволюционная адаптация уха к воде, и как функциональная адаптация уха для выполнения новых более сложных функций в структуре сонаров [34] дельфина. Результаты работы дают основание предположить наличие подобного периферического отдела слуха у Odontoceti.

Список литературы

1. F. V. Reysenbach de Haan, Acta Otolaryngol. Suppl. **134,** 1 (1957).
2. F. C. Fraser and P. E. Purves, Bull. Brit. Mus. Nat. History, Zool. **1**(7), 1 (1960).
3. W. H. Dudok van Heel, Neth. J. Sea Res. **1,** 407 (1962).
4. M. Yamada, Sci. Rep. Whales Res. Inst. **8,** 1 (1953).

5. J. G. McCormick, E. G. Wever, J. Palin, and S. H. Ridgway, J. Acoust. Soc. Amer. **48** (2), 1418 (1970).
6. G. Fleischer, J. Audit. Res. **13,** 178 (1973).
7. T. H. Bullock, A. D. Grinell, E. Ikezono, et al., Z. Vergl. Physiol. **59,** 117 (1968).
8. Э. Ш. Айрапетьянц, В. А. Воронов, Ю. В. Иваненко и др., Журн. эволюц. биохимии физиологии **2**, 418 (1973).
9. D. L. Renaud and A. N. Popper, J. Exp. Biol. **63,** 569 (1975).
10. N. A. Dubrovsky, in. *Sensory abilities of Cetaceans,* Ed. by J. Thomas and R. Kastelein (Plenum Press, N.Y., 1990), pp. 233–254.
11. Н. А. Дубровский, в сб. *Черноморская афалина* (Наука, М., 1997), сс. 544–574.
12. K. S. Norris, in: *Marine Bio-Acoustics*, Ed. by W. Tavolga (Pergamon Press, New York, 1964), pp. 316–336.
13. K. S. Norris, in. *Evolution and Environment,* Ed. by E. Drake (Jail Univ. Press. New Haven-Lond, 1968), pp. 297–324.
14. K. S. Norris and G. W. Harvey, J. Acoust. Soc. Amer. **56** (2), 659 (1974).
15. D. R. Ketten, J. Anim. Sound and Rec. **8,** 103 (1997).
16. S. Nummela, T. Reuter, S. Hemila, et al., Hearing Research **133** (1–2), 61 (1999).
17. S. Hemila, S. Nummela, and T. Reuter, Her. Res. **133,** 82 (1999).
18. H. N. Koopman, S. M. Budge, D. R. Ketten, and S. J. Iverson, J. Ocean. Engin. **31** (1), 95 (2006).
19. V. V. Popov, A. Y. Supin, V. O. Klishin, et al., J. Acoust. Soc. Amer. **123** (1), 552 (2008).
20. B. Møhl, W. W. L. Au, J. Pawloski, and P. E. Nachtigall, J. Acoust. Soc. Amer. **105,** 3421 (1999).
21. R. L. Brill, P. W. B. Moore, D. A. Helweg, and L. A. Dankiewicz, Tehnical report **1865**, 1 (2001).
22. R. L. Brill, P. W. B. Moore, and L. A. Dankiewicz, J. Acoust. Soc. Amer. **109**, 1717 (2001).
23. R. L. Brill, in. *Animal Sonar. Processes and performance,* Ed. by P. Nachtigal and P. Moore (Plenum Press, New York, 1988), pp. 281–287.
24. R. L. Brill, in *Sensory Systems and Behavior of Aquatic Mammal. Int. Symposium,* Ed. by J. A. Thomas, R. A. Kastelein, and A. Ya. Supin (Moscow, Oct. 17–22, 1991) Abstr. Moscow, 1991. pp. 24–25.
25. R. L. Brill, M. L. Sevenich, T. J. Sullivan, et al., Marine Mammals Sci. **4**, 223 (1988).
26. R. L. Brill and P. J. Harder, J. Acoust. Soc. Amer. **89,** 2851 (1991).
27. Л. К. Римская-Корсакова и Н. А. Дубровский, Сенсорные системы **4** (12), 497 (1998).
28. A. D. Goodson and M. Klinowska, in: *Sensory abilities of cetaceans*: *Laboratory and field evidence*, Ed. by J. A. Thomas and R. A. Kastelein (Plenum Press New York, 1990), pp. 255–269.
29. J. R. Potter and E. A. Taylor, Proc. IOA **23** (4), 103 (2001).
30. P. F. Dobbins, Proc. IOA **23** (4), 123 (2001).
31. P. F. Dobbins, Bioinspiration & Biomimetics. Inst. Phys. Publ. UK **2,** 19 (2007).
32. В. А. Рябов, Биофизика **53** (3), 504 (2008).
33. V. A. Ryabov, Natural Sci. **6** (2), 646 (2010). doi:10.4236/ns.2010.26081, http://www.scirp.org/journal/NS/
34. V. A. Ryabov, Open J. Acoustics **1**, 41 (2011). doi:10.4236/oja.2011.12006, Published Online September 2011 (http://www.SciRP.org/journal/oja)
35. В. А. Рябов, Изучение морфологии нижней челюсти дельфина и моделирование характеристики направленности слуха (2003). http://edok01.tib.uni-hannover.de/edoks/e01mr01/367007592.pdf
36. V. A. Ryabov, J. Acoust. Soc. Amer. **114** (4), 2414 (2003).
37. V. A. Ryabov, in: *Marine Mammals of the Holarctic*, Ed. by V. M. Belkovich (Moscow: KMK, 2004), pp. 483–489.
38. V. A. Ryabov, in: *Bio-Acoustics 2007,* Ed. by Dible, S., Dobbins, P., Flint, J. Harland and E. Lepper, P. (Fourth Int. Conf. on Bio-Acoustics Loughborough University, UK.). (Proceedings of the Institute of Acoustics. 2007), **29** (3) 283–293.
39. Г. Б. Агарков, Б. Г. Хоменко и В. Г. Хаджинский, *Морфология дельфинов* (Наук. думка, Киев, 1974).
40. U. Varanasi and D. C. Malins, Biochim. Biophys. Acta **231,** 415 (1971).
41. G. S. Miller, Smithsonian Misc. Coll. **76**, 1 (1923).
42. В. А. Рябов, Дис. канд. биол. наук (СПб., 1991).
43. В. А. Рябов и Г. Л. Заславский, Сенсорные системы **12** (2), 202 (1998).
44. В. А. Рябов и Г. Л. Заславский, Докл. НАН Украины **2**, 188 (1999).
45. S. Nummela, J. E. Kosove, and T. E. Lancaster, Marine Mammal Sci. **20** (3), 491 (2004).
46. D. Giraud-Sauveur, Mammalia **33** (2), 409 (1969).
47. W. W. L. Au, in: *Animal sonar systems,* Ed. by Busnel, R. and Fish J. (Plenum Press. New York, 1980), pp. 251–282.
48. W. W. L. Au, *The sonar of dolphins* (Springer-Verlag, New York, 1993).
49. W. W. L. Au and P. W. B. Moore, J. Acoust. Soc. Am. **75,** 257 (1984).
50. C. S. Johnson, in: *Marine Bio-Acoustics,* Ed. by W. N. Tavolga (Pergamon Press, Oxford, 1967), pp. 247–260.
51. W. W. L. Au, D. W. Lemonds, S. Vlachos, et al., J. Comp. Psychology **116** (2), 151 (2002).
52. В. А. Рябов, М. А. Поляков и Н. Г. Бибиков, Биофизика **56** (3), 566 (2011).

Mechanisms of Sound Reception and Conduction in a Dolphin

V.A. Ryabov

Karadag Natural Reserve, National Academy of Sciences of Ukraine, Feodosia, Crimea, 98188 Ukraine

Morphology of a lower jaw, model and behavioral experiments are discussed with the aim of exploring the mechanisms of sound reception and conduction to the dolphin's lower jaw canals taking into account known concepts of acoustics and a theory of group antennas. It is shown that the left and right row of mental foramens with the respective mandibular canal and tissues of the canals are forming the new outer ear and the new external auditory canal by which the sound (in frequency band of 0.1–160 kHz) is transmitted into the middle ear, in contrast to the dolphin's non-functional outer ear. This new external ear is created by nature as a receiving array of the traveling wave antenna located in the throat of the acoustical horn (a corresponding mandibular canal). The results give reason to assume the presence of similar new outer ear in Odontoceti.

Key words: dolphin, sound reception and conduction, lower jaw, traveling-wave antenna, acoustical horn, sonar, hearing