

Межведомственная ихтиологическая комиссия
Совет по морским млекопитающим
Национальная Академия наук Украины
Министерство образования и науки России
Институт Океанологии им. П. П. Ширшова РАН
Карадагский природный заповедник НАНУ

**МОРСКИЕ
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ГОЛАРКТИКИ**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ
по материалам третьей международной конференции
Коктебель, Крым, Украина
11-17 октября 2004 г.

Москва 2004



Interdepartmental Ichthyological Commission
Marine Mammal Council (Russia)
Ministry of Science and Education of the Russian Federation
National Academy of Sciences of Ukraine
Shirshov Institute of Oceanology RAS
Karadag Natural Reserve NASU

**MARINE MAMMALS
OF THE HOLARCTIC**

COLLECTION OF SCIENTIFIC PAPERS
After the third International Conference
Koktebel, Crimea, Ukraine
October 11-17, 2004

Moscow 2004

Editor- Dr. Belkovich V.M.

Compilers:

- Belkovich V.M.
- Smelova I.V.
- Boltunov A.N.

The Conference and this publication were sponsored by:

- Ministry of Education and, Science of the Russian Federation
- "Utrish Dolphinarium" LTD, Russia
- National Academy of Sciences of Ukraine
- Alaska SeaLife Center, USA
- IFAW
- Marine Mammal Commission
- North Pacific Wildlife Consulting, LLC, USA
- U.S. Geological Survey, USA
- WWF
- BREMA laboratory. Ukraine
- Association of Dolphinariums of Crimea:
 - o Karadag dolphinarium
 - o Yalta dolphinarium
 - o Sevastopol dolphinarium
 - o Evpatoriya dolphinarium

Organizing Committee of the Conference:

- Belkovich V.M. - Chairman
- Smelova I.V. - Deputy Chairman
- Boltunov A.N. - Deputy Chairman
- Loughlin T.
- Calkins D.
- Burkanov V.N.
- Mukhametov L.M.
- Zanin V.A.
- Morozova A.L.

Рябов В.А.

Нижняя челюсть - периферический отдел эхолокационного слуха дельфина

Карадагский природный заповедник НАН Украины, Феодосия, Украина

Ryabov V.A.

Lower jaw - peripheric part of the dolphin echolocation hearing

Karadag Nature Reserve, NASU, Feodosiya, Ukraine

Нижняя челюсть дельфина участвует в восприятии эхосигналов (Norris 1964, 1968; Bullock et al. 1968, McCormick et al. 1970, Norris and Harvey 1974, Brill 1988a, 1988b, 1991a, 1991b). Нижнюю челюсть можно рассматривать как периферический отдел эхолокационного слуха служащий для приема и проведения эхосигналов до буллы (bulla timpani). В то же время не понятно, по какому пути звук проходит в жировой тяж? Результаты моделирования задачи эхолокационного различения мишеней (Рябов и Заславский 1999, Рябов 2002) дают основания для рассмотрения подбородочных отверстий (foramina mentales) как каналов, по которым эхо проходит в жировой тяж нижней челюсти дельфина.

Нижняя челюсть и подбородочные каналы (ПК) заполнены жировым тяжом и соответствующим сосудисто-нервным пучком (Norris 1968, Агарков и др. 1974). Поперечные размеры сосудисто-нервного пучка во много раз меньше длины волны эхо, распространяющегося по ПК и мандибулярному каналу (МК). Акустический импеданс пучка и жирового тяжа близок к импедансу воды (Varanasi and Malins 1971), поэтому ткани заполняющие ПК и МК не будут вносить сколько ни будь заметных акустических неоднородностей. Стенки ПК и МК акустически «упругие». Беря за основу эти предпосылки, звукопроводение по ПК и МК можно проанализировать исходя из геометрии каналов.

Цель работы - изучение возможности передачи эхо в жировой тяж нижней челюсти через ПК, выяснение роли ПК и черепа в формировании направленности эхолокационного слуха дельфина.

Конкретные задачи работы: изучение морфологии нижней челюсти, анализ и моделирование изучаемых морфологических структур с использованием известных из акустики понятий и соотношений, расчет характеристики направленности (ХН) эхолокационного слуха дельфина.

Материалом при проведении исследования служили кости черепа и нижней челюсти взрослого дельфина афалины (*Tursiops truncatus*). Для изучения морфологии и выполнения измерений нижняя челюсть была распилена в области ПК. Далее в тексте они обозначены с номером ПК_n, где n - номер канала считая от кончика роострума; n = 1, 2, 3, 4.

На рис. 1-2, показаны фотографии нижней челюсти, использованные при проведении исследования. Нижняя челюсть представляет собой две прямолинейные тонкостенные полые кости, соединенные в назальной

The dolphin mandible is involved in the perception of echo signals (Norris 1964, 1968; Bullock et al. 1968, McCormick et al. 1970, Norris and Harvey 1974, Brill 1988a, 1988b, 1991a, 1991b). The mandible can be regarded as the peripheral part of echolocation hearing serving for reception and conducting of the echo signal to bulla timpani. At the same time, it is unclear in what way the sound passes into the fat body. The results of simulation of the problem of echolocation difference of targets (Рябов и Заславский 1999, Рябов 2002) give grounds to consider mental foramina (foramina mentales) as the canals through which the echo passes into the fat body of the dolphin mandible.

The lower jaw and mental foramina (MFs) are filled with the fat body and the respective vascular-nervous bundles (Norris 1968, Агарков и др. 1974). The cross-section size of the vascular-nervous bundle is by far smaller than the echo wavelength distributed along the MFs and the mandibular canal (MC). The acoustic impedance of the bundle and the fat strant is close to the water impedance (Varanasi and Malins 1971). Hence, the tissues filling the MFs and MC would not introduce any notable acoustic heterogeneities. The septae of MFs and MC are acoustically «elastic». Proceeding from those facts, sound conducting via MFs and MC can be analyzed on the basis of canal geometry.

The objective of the study is investigation of the possibility of transmitting the echo to the fat body of the mandible via MFs, the elucidation of the role of MFs and the skull in the formation of the direction of the echolocation hearing of the dolphin.

Some particular objectives of the study is the investigation of the mandible morphology, analysis and simulation of the morphological structures under study, using the acoustic concepts and relationship, the assessment of the directivity parameters, beam pattern (BP) of the dolphin echolocation hearing.

The material of the study was the bones of the lower jaw and the skull of an adult bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). To study morphology and to perform measurements, the mandible was sawed in the MFs region. Hereinafter, they are indicated in the text as MF_n, where n is the number of the canal, counting from the tip of the rostrum; n = 1, 2, 3, 4.

Fig. 1-2 shows the photographs of the mandible used in the study. The mandible represents two rectilinear hollow bones connected in the nasal part along the

части по срединной линии прослойкой хрящевой ткани, которая с возрастом окостеневаает (синостозируется).

midline by an interlayer of cartilaginous tissue which ossifies (synostosises) with age.

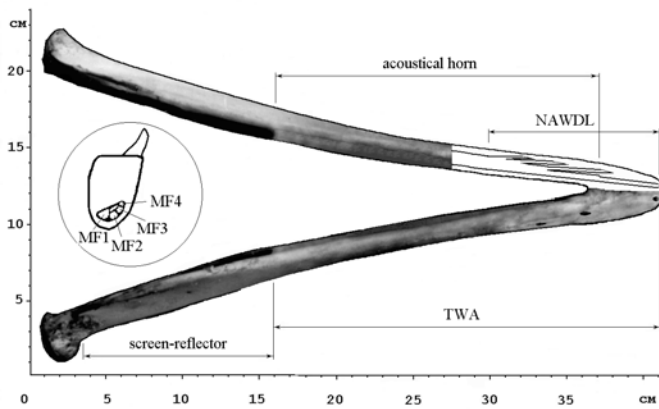


Рис.1. Нижняя челюсть, вентральный вид. В назальной части на разрезе показана схема расположения ПК правой половины челюсти. Отдельно в круге показано расположение ПК внутри МК вид в назальном направлении на сечении МК в области внутреннего отверстия ПК4, (увеличено и развернуто). НРВЛЗ - неэквидистантная решетка волноводных линий задержки. АБВ - антенна «бегущей волны».

Fig. 1. Mandible. Ventral view. Shown in the section of the nasal part is the pattern of the disposition of the MFs of the right half of the mandible. Shown separately in the circle is the location of MFs within MC, view in the nasal direction of the MC section in the region of the inner foramen MF4, (magnified and turned around). NAWDL - non-equidistant array of waveguide delay lines. TWA -the travelling-wave antenna.

Угол между костями челюсти исследуемого образца в области ПК составляет около 17° и плавно увеличивается до 30° в краниальном направлении. Угол между базами, на которых расположены ПК, больше угла между костями и составляет 24° . Длина базы левого и правого предполагаемого периферического органа эхолокационного слуха дельфина составляет 8,1 и 8,7 см, соответственно. База эхолокационного слуха, расстояние между ПК1 левой и правой половин нижней челюсти, составляет около 0,75 см. База каждого из органов эхолокационного слуха направлена назально-дорсально под углом около 8° (в медиальной плоскости).

The angle between the bones of the mandible of the specimen under study in the MFs region is about 17° and it gently increases to 30° craniad. The angle between the bases on which MFs are situated is greater than that between the bones, constituting 24° . The length of the base of the proposed left and right peripheral organ of the echolocation hearing of the dolphin is 8.1 and 8.7 cm, respectively. The base of echolocation hearing, the distance between MF1 of the left and right halves of the mandible is about 0.75 cm. The base of each of the organs of echolocation hearing is directed naso-dorsally under the angle of about 8° (medially).

ПК имеют ярко выраженную anteriорную направленность. На внешней стороне челюсти ПК имеют наклонный срез, который рассматривается как наклонное окончание каждого канала в виде акустически «мягкой» наклонной крышки.

MFs has a pronounced anterior directivity. The external aspect of the mandible is characterized by an oblique MFs section, which is regarded as an oblique end of each canal in the form of acoustically "soft" end caps.

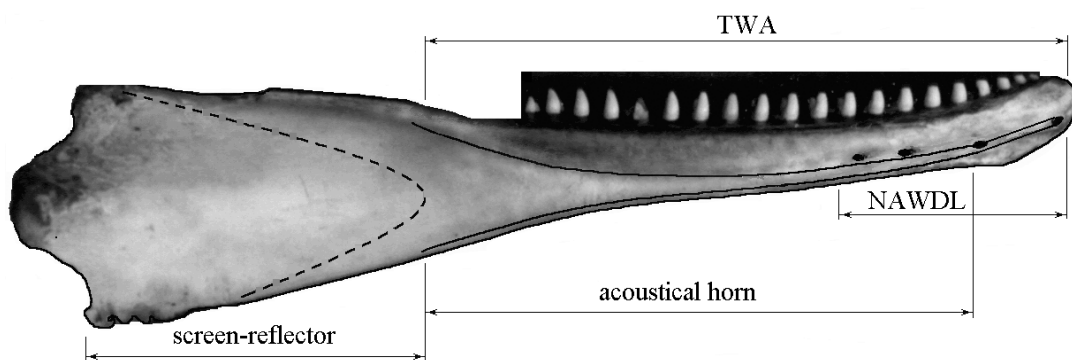


Рис. 2. Правая половина нижней челюсти, латеральный вид. Сплошной линией нанесен профиль ПК1 и МК.

Fig. 2. The right half of the mandible, lateral view. The solid line is the profile of MF1 and MC

Длина ПК, площадь их поперечного сечения и расстояние между ними уменьшаются с удалением от кончика роострума. Все каналы отличаются между собой длиной, размерами поперечного сечения и длиной окончания (Рябов 2003).

The length of MFs, their cross-section area and the distance between them decrease with distance from the tip of rostrum. All the canals differ in length, size of cross-section and length of the oblique end. (Рябов 2003).

Расположение ПК и МК таково, что морфологические структуры нижней челюсти представляют собой систему из двух (левая и правая половины челюсти) гидроакустических приемных антенн типа «бегущая волна» (АБВ). Механизмы звукопроводения и формирования ХН каждой из АБВ и всего периферического отдела эхолокационного слуха удовлетворительно моделируются двумя гидроакустическими АБВ с учетом явлений акустического экранирования и дифракции. Использование явлений экранирования и дифракции при формировании сложной пространственной ХН эхолокационного слуха в целом имеет решающее значение для минимизации размеров его приемного органа при весьма лаконичной форме.

Антенна этого типа представляет собой разновидность групповых антенн. Максимум чувствительности у нее совпадает с направлением базы (направлением наибольшего размера), на котором расположены элементарные приемники. В данном случае АБВ удобнее, по сравнению с антеннами, имеющими максимум чувствительности перпендикулярный к базе. В связи с этим, становится очевидным, что МК нижней челюсти для устройства такой антенны природа использовала идеально.

Как ПК, так и МК, с точки зрения акустики, представляют собой волновод, по которому распространяются звуковые волны, и рассматриваются как акустически «узкая» труба. Площадь поперечного сечения ПК задает амплитудное, а длина фазовое распределение объемных скоростей решетки элементарных приемников АБВ. Длина ПК задает дополнительную задержку прихода звука от каждого ПК в МК, не зависящую от угла прихода звуковой волны. Другими словами, ПК представляют собой неэквидистантную решетку волноводных линий задержки НРВЛЗ (Рябов 2003).

Для нормальной работы АБВ необходимо, чтобы в ПК и МК не возбуждались собственные резонансные колебания и устанавливался режим «бегущей волны». Расчеты показывают, что эти условия выполняются. Полученные результаты свидетельствуют о том, что ПК оптимизированы для проведения звука из окружающей среды в жировой тяж МК и подтверждают одну из гипотез Норриса (Norris 1964).

Из рассмотренных свойств ПК обращает на себя внимание их многофункциональность. Не смотря на простоту, они выполняют множество совмещенных функций, присущих сложным техническим устройствам, при этом их размеры, с точки зрения звукопроводения, являются оптимальными.

Поперечные размеры МК и, соответственно, площадь его поперечного сечения плавно возрастают (краниально). С точки зрения акустики МК представляет собой акустический рупор.

Площадь сечения рупора изменяется по закону близкому к экспоненциальному (рис. 3). На рис. 2 также хорошо заметно, что с вентральной стороны МК форма стенки кости описывает кривую близкую к экспоненте, а с дорсальной стороны такую форму имеет губчатое вещество зубного отростка нижней челюсти (processus alveolaris).

The disposition of MFs and MC is such that the morphological structures of the mandible represent a system of two components (left and right halves of the mandible) of hydroacoustic receiving antennas of the travelling-wave type (TWA). The mechanisms of sound conducting and formation of the beam pattern of each of the TWA and the entire peripheral part of echolocation hearing are satisfactorily simulated by two hydroacoustic TWA, taking into account the phenomena of acoustic screening and diffraction. The utilization of the phenomena of screening and diffraction in the formation of complex spatial BP of echolocation hearing is generally of the utmost importance in minimizing the size of its receiving organs, its form being very laconic.

This type antenna is a version of group antennas. A maximum sensitivity in it coincides with the base directivity (direction of the greatest size) on which elementary receivers are located. In this case, TWA is more convenient compared with antennas with a maximum sensitivity perpendicular to the base. Hence, it is clear that the MC of the mandible has been ideally utilized by Nature to design such an antenna.

In terms of acoustics, both MFs and MC are a waveguide whereby acoustic waves are transmitted and are regarded as an acoustically "narrow" tube. The area of the MFs cross-section sets amplitude; and the length, phase distribution of volume speeds of the antenna array of elementary TWA receivers. The length of MFs sets an additional delay of arrival of the sound from each MF to MC, not depending from the angle of the sound wave arrival. In other words, MFs represent a non-equidistant array of wave-guide delay lines (NAWDL) (Рябов 2003).

For normal TWA operation, it is necessary that in MFs and MC, their own resonance oscillations should not be excited and the traveling wave regime be established. Calculations reveal that these conditions are met. The results obtained indicate that MFs has been optimized for sound conducting from the environment into the MC fat body, supporting one of the Norris hypotheses (Norris 1964).

Of the MFs properties under consideration, their multifunctionality is noteworthy. Despite their simplicity they perform a multitude of joint functions characteristic of sophisticated technical devices, and in terms of sound conducting their dimensions are optimum.

The cross-section dimensions of MC, and, respectively, the area of its cross-section gently increases (cranial). In terms of acoustics, MC is an acoustic horn.

The cross-section of the horns changes according to a law close to exponential (Fig. 3). Fig. 2 also shows that on the ventral side of MC, the shape of the septum of the bone describes a curve close to an exponent, and on the dorsal side it has a sponge substance of a teeth process (processus alveolaris).

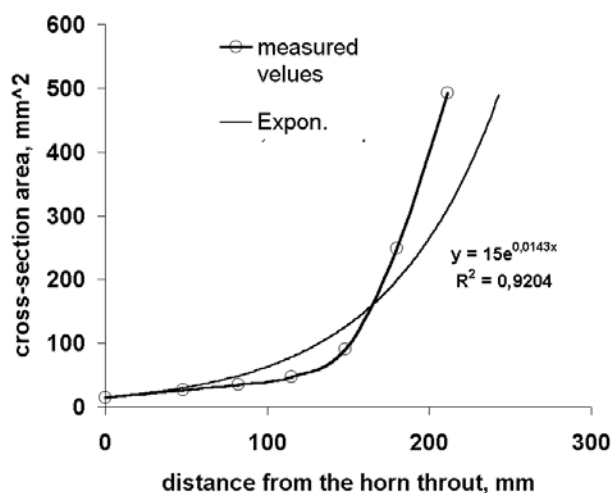


Рис. 3. Изменение площади поперечного сечения акустического рупора (правая половина нижней челюсти). Expon - экспонента, аппроксимирующая функция

Figl. 3. Changes in the area of the cross-section of the acoustic horn (right half of the mandible). Expon - exponent, an approximating function

Параметры рупора нижней челюсти рассчитаны с помощью модели экспоненциального рупора, рис. 3 (аппроксимирующая функция). Рупор также выполняет несколько функций. Он излучает звуковые колебания в направлении буллы. Средой для передачи звука является жировой тяж, заполняющий полость МК и достигающий латеральной стороны буллы. Этот факт подтверждает предположение о непосредственном прохождении эхосигналов в буллу в области крепления к ней жирового тяжа, где стенка кости имеет минимальную толщину 0,3-0,4мм (Norris 1968). Еще одна функция - усиление эхосигналов в 1514, 1165, 977 и 898 раз, входящих в МК через ПК1, ПК2, ПК3 и ПК4, соответственно. Кроме того, для частот $F > 40$ кГц, рупор согласует сопротивление излучения внутренних отверстий ПК внутри МК и волнового сопротивления среды, куда передается энергия звуковых волн. Рассчитанная величина нижней рабочей частоты рупора согласуется со значением нижней границы эхолокационного слуха (Рябов 1991, Рябов и Заславский 1998). Верхняя частота рупора не ограничена. Следовательно, в диапазоне частот 40-140 кГц, рупор обеспечивает режим «бегущей волны» в МК, так как отражения от его устья в направлении НРВЛЗ незначительны. Это очень важный результат, так как он определяет устройство «идеальной» созданной природой широкополосной АБВ, как комплекс, состоящий из пары акустических систем - НРВЛЗ и экспоненциальный рупор.

Строение левой половины нижней челюсти имеет те же закономерности, но только три ПК, размеры которых иные (Рябов 2003).

При расчете ХН решетки АБВ, $D(\theta, \varphi)_p$, были учтены задержки распространения звука до входа в МК, зависящие от угла падения плоской акустической волны на НРВЛЗ и задержки, обусловленные каждым ПК (Рябов, 2003).

The parameters of the mandible horn were estimated, using a model of exponential horn, Fig. 3 (approximating function). The horn also performs several functions. It radiates sound vibrations in the direction of the bulla. The medium for the transmission of sound is the fat body filling the MC cavity and attaining the lateral aspect of the bulla. This fact supports the hypothesis of a direct passage of echo signals to the bulla in the region where the fat body is fixed to it, where the bone wall has a minimum thickness of 0.3-0.4 mm (Norris 1968). Still another function is augmentation of echo signals entering MC via MF1, MF2, MF3 and MF4 by 1514, 1165, 977 and 898 times, respectively. In addition, for the frequencies $F > 40$ kHz, the horn is matching the resistance of radiation of inner foramens of MFs and the wave resistance of the medium where the energy of sound waves is transmitted. The estimated value of the lower operating frequency of the horn is in conformity with the value of the lower boundary of echolocation hearing (Рябов 1991, Рябов и Заславский 1998). The upper frequency of the horn is not limited. Hence, in the range of frequencies of 40-140 kHz, the horn ensures a traveling wave regime in MC, as its reflection from the mouth in the direction of NAWDL is negligible. This is a very important result as it determines the structure of an ideal Nature-designed broadband TWA as a complex consisting of a pair of acoustic system NAWDL and an exponential horn.

The structure of the left half of the mandible shows a similar pattern, but it only has three MFs, whose dimensions are different (Рябов 2003).

In the calculation of BP of TWA arrays, $D(\theta, \varphi)_p$, the delays in the propagation of sound until the entry to MC, depending on the angle of incidence of a flat acoustic wave on NAWDL and the delays determined by each MF were taken into account (Рябов, 2003).

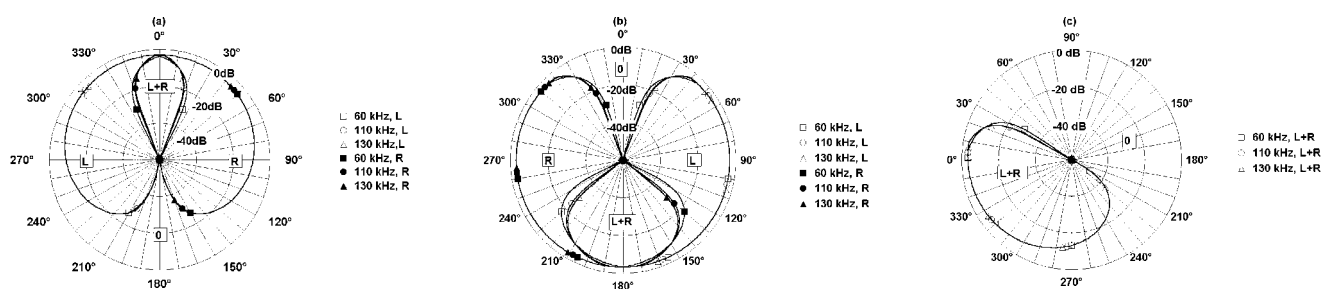


Рис.4. ХН двух АБВ моделирующих направленность периферических органов эхолокационного слуха дельфина, (а) во фронтальной плоскости, (б) в поперечной плоскости, (с) в медиальной плоскости. Направление 0°-180° для (а) и (с) роstralно-каудальное, для (б) дорсально-вентральное. Логарифмический масштаб по оси значений.

Рис.4. BP of two TWA simulating the directivity of peripheral organs of the echolocation hearing of the dolphin, (a) on the frontal plane, (b) on the lateral plane, and (c) on the medial plane. The direction 0°-180° for (a) and (c) is rostral-caudal; for (b), dorsal-ventral. The logarithmic scale is along the value axis

В связи со специфическим положением баз левого и правого органа эхолокационного слуха, ХН левой и правой АБВ взаимно пересекаются в назально-вентральном направлении и расходятся в дорсальном и каудальном (рис. 4). В связи с этим, на ХН видны четыре области, где условия восприятия звука резко отличаются: L, R, L+R, 0. В этих областях эхосигналы, приходящие к дельфину, слышны L - левым ухом, R - правым ухом, L+R - слышны левым и правым ухом с небольшим различием уровней, 0 - не слышны. Сложная пространственная ХН создает предпосылки для локализации источников эхо в трехмерном пространстве двумя органами слуха. ХН левой и правой АБВ широкие. Внешние склоны ХН пологие, тогда как внутренние (пересекающиеся) крутые. В связи с этим, для оценки направленных свойств эхолокационного слуха дельфина, представляет интерес ширина области ХН, ограниченная внутренними склонами. Во фронтальной плоскости ХН АБВ взаимно пересекаются на уровне -3дБ. Ширина рассматриваемой области на уровне -3дБ составляет на частотах 60, 110 и 130 кГц, - 21°, 16° и 14,4°, соответственно. В медиальной плоскости представляет интерес полуширина ХН по уровню -3дБ от максимального значения в сторону склона с большей крутизной, что составляет 10,5°, 8° и 7,2°. Эти значения близки к результатам, полученным в слуховых экспериментах, 32°, 13,7° и 22,7°, 17°, соответственно, на частотах 60 и 120 кГц (Au and Moog 1984).

В целом, рассчитанная форма ХН, естественно, определяется функциональностью эхолокационного слуха. Вследствие пересечения ХН в назальной области, эхолокационный слух являет собой моноимпульсный пеленгатор и позволяет животному проводить пеленгацию целей методом сравнения. В то же время «глухая» зона в дорсальном направлении защищает слух животного от поверхностной реверберации во время излучения мощных зондирующих импульсов. Большая область пересечения ХН в вентральном направлении увеличивает вероятность приема донной реверберации, несущей информацию о глубине. Узкая «глухая» область в каудальном направлении необходима для лучшего разделения ХН левого и правого периферического органа

In connection with the specific position of the bases of the left and right organ of hearing echolocation, the BP of the left and right TWA mutually cross in the nasal-ventral direction and diverge dorsal and caudal (Fig. 4). In this connection, four areas can be distinguished in BP, where the conditions of sound perception differ greatly: L, R, L+R, 0. In those areas, the echo signals that arrive to the dolphin can hear with L - left ear; R - right ear, L+R - they can be heard with left and right ear with a small difference of the level, 0 - they are not heard. The complex spatial BP creates preconditions for the localization of the sources of echo in the three-dimensional space by two organs of hearing. The BP of the left and right TWA are wide. The external slopes of BP are gentle, whereas the inner (crossing) are steep. In this connection for the assessment of the directed properties of echo location of dolphin hearing, of interest is the width of the BP area limited by the inner slopes. In the frontal plane BP TWA are mutually crossed at the level 1. The width of the area under study is at the 3dB level is at the frequencies 60, 110 and 130 kHz, - 21°, 16° and 14.4°, respectively. On the medial plane of interest is the BP semiwidth by the 3dB level of the maximum value towards the slope with a greater steepness, which is 10.5°, 8° and 7.2°. Those values are close to the results obtained in the acoustic experiments, 32°, 13.7° and 22.7°, 17°, respectively, in frequencies 60 and 120 kHz (Au and Moor 1984).

On the whole, the estimated BP form is determined by the functionality of the echolocation hearing. Due to crossing of BP in the nasal area, echolocation hearing is a monopulse direction finder and permits the animal to do direction finding by the method of comparison. At the same time, the «dead» zone in the dorsal direction protects the hearing of the animal from surface reverberation in the course of radiation of powerful probing pulse. A large area of the crossing of BP in the ventral direction increases the probability of receiving bottom reverberation carrying information of depth. The narrow «dead» area in the caudal direction is necessary for better separation of the BP-left and right peripheral

эхолокационного слуха в широком диапазоне частот. Другими словами, эхолокационный слух дельфина одинаково хорошо адаптирован и для локации (максимумы ХН излучения и приема совпадают), и для обнаружения (широкая пространственная ХН), и для локализации импульсных звуков (узкая область взаимного пресечения ХН).

Известно, что у китообразных в процессе вторичной адаптации к водным условиям среды обитания произошел ряд функциональных и морфологических изменений. К их числу относится и специализированный периферический отдел эхолокационного слуха. Результаты работы дают основание предположить наличие подобного периферического отдела эхолокационного слуха у Odontocety.

organ of the echolocation hearing in a wide frequency range. In other words, the echolocation hearing of the dolphin is similarly adapted for the location (the maxima of the BP radiation and reception coincide), and for detection (wide spatial BP) and also for localization of pulse sounds (narrow area of intercrossing of BP).

It is known that in cetaceans, in the course of secondary adaptation to aquatic conditions of the environment, a number of functional and morphological changes occurred. The latter include specialized peripehral part of echolocation hearing. The results obtained give grounds to suggest a presence of a similar peripheral part of echolocation hearing in Odontoceti.

Список использованных источников / References

1. Агарков Г.Б., Хоменко Б.Г., Хаджинский В.Г. 1974. Морфология дельфинов. Киев. «Наукова думка». 167 с. [Agarkov G.B., Khomenko B.G., Khadzhinskiy V.G. 1974. Dolphin's morphology. Naukova dumka. Kiev. 167p]
2. Рябов В.А. 1991. Спектрально-временной анализ акустических импульсных сигналов дельфином афалиной. Дисс. ... канд. биол. наук. СПб. 159 с. [Ryabov V.A. 1991. Spectral-temporal analysis of acoustic impact signals by bottlenose dolphins. Doctorate thesis. S. Petersburg. 159 p.]
3. Рябов В.А., Заславский Г.Л. 1998. Помехозащищенность эхолокатора дельфина. Сенсорные системы. Т. 12, (2): 202-209 [Ryabov V.A., Zaslavskiy G.L. 1998. Noise immunity of dolphins sonar. Sensory systems. 12(2): 202-209]
4. Рябов В.А., Заславский Г.Л. 1999. Дифференцирование мишеней в условиях мешающих отражений и моноауральный слух афалины. Сенсорные системы, том 13, №4, С.337-344 [Ryabov V.A., Zaslavskiy G.L. 1999. Differentiation of targets under conditions of interfering reflections and monaural hearing of bottlenose dolphin. Sensory systems, 13(4): 337-344]
5. Рябов В.А. 2002. Оценка размеров апертуры и базы эхолокационного слуха дельфина. Link <http://edok01.tib.uni-hannover.de/edoks/e01mr01/367010372.pdf> [Ryabov V.A. 2002. Assessment of aperture size and basis of echolocation hearing of dolphins]
6. Рябов В.А. 2003. Изучение морфологии нижней челюсти дельфина и моделирование характеристики направленности эхолокационного слуха. Link <http://edok01.tib.uni-hannover.de/edoks/e01mr01/367007592.pdf> [Ryabov V.A. 2003. Study of lower jaw morphology in dolphins and modeling of beam pattern of echolocation hearing]
7. Au, W.W.L., Moore, P.W.B. 1984. Dolphin beam patterns. J. Acoust. Soc. Am. V.75: 257-261.
8. Brill R.L. 1988a. The jaw-hearing dolphin: preliminary behavioral and acoustics evidence. Animal Sonar. Processes and performance. Eds P.E. Nachtigal, P.W.B. Moore, New York, Plenum Press, P. 281-287.
9. Brill R.L., Sevenich M.L., Sullivan T.J., Sustman J.D., Witt R.E. 1988b. Behavioral evidence for hearing through the lower jaw by an echolocating dolphin (*Tursiops truncatus*). Marine Mammals Science. V. 4. : 223-230.
10. Brill R.L. 1991a. Behavioral and acoustic evidence for the reception of echolocation signals at the lower jaw of dolphin (*Tursiops truncatus*). International symposium Sensory systems and behavior of aquatic mammals. Moscow. :24-25.
11. Brill R.L. 1991b. The effect of attenuating returning echolocation signals at the lower jaw of a dolphin (*Tursiops truncatus*). J. Acoust. Soc. Amer. V. 89. : 2851-2857.
12. Bullock T.H., Grinell A.D., Jkezono E., Kameda K., Katsuki J., Nomota M., Sato O., Suga N., Yanagisawa K. 1968. Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans. Z. Vergl. Physiol. V.59. : 117-156.
13. McCormick J.G., Wever E.G., Palin J. and Ridgway S.H. 1970. Sound conduction in the dolphin ear. J. Acoust. Soc. Amer. Vol,48, N6(part2) : 1418-1428.

14. Norris K.S. 1964. Some problems of echolocation in cetaceans. Marine bio-acoustics. New York. Pergamon press.: 316-336.
15. Norris K.S. 1968. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. Evolution and Environment. New Haven-Lond. Jail Univ. Press.: 297-324.
16. Norris K.S., Harvey G.W. 1974. Sound transmission in the porpoise head. J. Acoust. Soc. Amer. Vol,56, N2.: 659-664.
17. Varanasi, U., Malins, D., C. 1971. 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. 231. :415-418.