РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БИОФИЗИКА

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

БИОФИЗИКА, 2011, том 56, вып. 3, с. 566-573

БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ

УДК 577.38 599.5

ХАРАКТЕРИСТИКА НАПРАВЛЕННОСТИ СЛУХА ДЕЛЬФИНА АФАЛИНЫ В ПОПЕРЕЧНОЙ ПЛОСКОСТИ

© 2011 г. В.А. Рябов, М.А. Поляков, Н.Г. Бибиков*

Карадагский природный заповедник Национальной академии наук Украины, 98188, Феодосия, п. Курортное, Крым, Украина;

E-mail: ryaboff@ukr.net

** Акустический институт им. академика Н.Н. Андреева, 117036, Москва, ул. Шверника, 4*

Поступила в редакцию 10.11.10 г.

Измерены характеристики направленности абсолютной чувствительности слуха дельфина афалины в поперечной плоскости с использованием коротких широкополосных импульсов (стимулов), имитирующих его эхолокационные щелчки (с максимумом энергии на частотах 8, 16, 30, 50 и 100 кГц). Показано, что абсолютная чувствительность слуха дельфина на частотах 8-30 кГц в вентральных и латеральных направлениях поперечной плоскости лишь на 2-8 дБ хуже, чем в назальном направлении, но приблизительно на 25-30 дБ лучше, чем на частотах 50-100 кГц. На частотах 8-30 кГц характеристики направленности имеют ярко выраженную дорсально-вентральную асимметрию, достигающую примерно 15-18 дБ, уменьшающуюся на частотах 50-100 кГц до 2-3 дБ. В дорсальном направлении по сравнению с назальным чувствительность слуха хуже на 18 дБ на частотах стимула около 8 кГц и плавно ухудшается до 33 дБ на частотах около 100 кГц. На частотах 50-100 кГц слуховые пороги по сравнению с порогами с назального направления ухудшаются почти равномерно со всех направлений поперечной плоскости в среднем на 25 и 33 дБ. В связи с этим характеристики направленности в поперечной плоскости на частотах 50-100 кГц существенно сужаются и имеют округленную форму в отличие от таковых на частотах 8-30 кГц. Результаты обсуждаются в рамках модели восприятия звука через левый и правый ряды подбородочных каналов. Указывается на биологическую целесообразность отмеченной асимметрии восприятия.

Ключевые слова: дельфин, абсолютная чувствительность слуха, характеристики направленности, поперечная плоскость.

Животным, обитающим в водной среде, необходимо ориентироваться относительно окружающих их объектов (партнеры, дно, поверхность, подводные скалы, добыча, враги и т.д.) в трехмерном пространстве. Вне зависимости от прозрачности воды и освещенности они должны находить пищу, партнеров и избегать опасности. Для решения этих задач у зубатых китов имеется эффективно служащий эхолокатор, включающий систему излучения зондирующих импульсов и систему приема эхосигналов через специализированные излучатели и приемники. Обе системы обладают уникальными характеристиками, которые совершенствовались в процессе эволюции на протяжении миллионов лет и характеризуются явно выраженной направленностью.

В связи с необычным положением объекта в наших экспериментах, мы будем использовать систему пространственных координат, сопоставляемую непосредственно с самим объектом, не привязывая ее к внешним ориентирам. При этом плоскость, перпендикулярную продольной назально-каудальной оси животного, будем называть трансверсальной или поперечной. Плоскость, которая делит объект на две билатерально-симметричные части (левую и правую) и проходит вдоль продольной оси животного, будем называть саггитальной или медианной. Наконец, плоскость, проходящую через продольную ось животного и делящую объект на дорсальную и вентральную части, будем называть фронтальной. Отметим, что в большинстве работ [1-4] использовалась система пространственных координат, связанная с внешними ориентирами в пространстве, так что последняя из плоскостей при этом именовалась горизонтальной, а медианная плоскость - вертикальной.

У дельфинов звук передается на среднее ухо через левый и правый ряды подбородочных каналов и соответствующий мандибулярный канал. Система каналов каждой половины нижней челюсти выполняет функции левого и правого

Сокращения: ХН - характеристика направленности, АБВ -антенна бегущей волны.

«нового наружного уха» (далее «уха») и с точки зрения акустики представляет собой антенну бегущей волны (АБВ) [6-10]. Характеристика направленности (ХН) каждого уха формируется АБВ, а вместе они определяют сложную характеристику направленности пространственного слуха дельфина.

В поведенческих экспериментах ХН слуха во фронтальной плоскости у дельфина афалины впервые была получена в 1975 г. авторами работы [11] на единственной частоте 80 кГц с помощью метода бинаурального освобождения от маскировки. В последующем ХН в этой плоскости исследовалась у нескольких видов дельфинов как с использованием поведенческих [3,4,12], так и электрофизиологических [1,13-16] методов. Результаты, полученные авторами цитируемых работ, качественно оказались сходными как для различных экспериментальных подходов, так и для разных видов животных. Наибольшая чувствительность обычно наблюдалась в назальном направлении, совпадающем с продольной осью животного. Пороговая ширина ХН могла варьировать, но для коротких (0,5 мс) тонов при частоте 128 кГц она составляла у афалины около 10°, а у белухи - несколько более 10° [16]. Эти данные качественно не противоречат и всем другим результатам, полученным при изучении направленности слуха дельфинов во фронтальной плоскости главным образом поведенческими методами.

Существует единственная работа, в которой была исследована ХН слуха дельфина в назально-медианной полуплоскости [4]. Характеристика была определена методом оценки бинаурального освобождения от маскировки. В целом результаты этой работы свидетельствуют о близости ХН афалины в медианной и фронтальной плоскостях. При этом наибольшая пространственная направленность слуха отмечалась для высоких частот, а при снижении частоты она существенно уменьшалась.

Следует отметить, что до настоящего времени ХН слуха дельфинов в поперечной плоскости экспериментально не измерялась. В то же время результаты модельных работ [5,6] позволяют предположить, что характеристики направленности левого и правого уха дельфина должны частично пересекаться между собой назально и вентрально и несколько расходиться дорсально и каудально, образуя суммарную ХН пространственного слуха дельфина. При этом ХН левого и правого уха в поперечной плоскости также частично взаимно пересекаются, что может определять ряд интересных особенностей слуха. Рассчитанная ширина области взаимного пересечения ХН во фронтальной плоскости составила 21°, 16° и 14,4°, а в медианной плоскости - 11°, 8° и 7,2° для частот 60, 110 и 130 кГц соответственно. Эти результаты были получены при расчете ХН левого и правого уха с использованием модели антенны бегущей волны и качественно согласуются с шириной ХН, полученных в работе [4].

Цель настоящего исследования - экспериментальное измерение ХН абсолютной чувствительности слуха дельфина в поперечной плоскости с использованием коротких широкополосных импульсов, подобных его эхолокационным щелчкам (с максимумом спектра на частотах 2, 4, 8, 16, 30, 50 и 100 кГц), и сопоставление этих данных с абсолютной чувствительностью слуха того же дельфина в назальном направлении.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на базе Карадагского природного заповедника НАН Украины в закрытом бетонном бассейне с размерами 27,5 х 9,5 х 4,5 м. В качестве подопытного животного использовали взрослого черноморского дельфина (самку) вида афалина *Tirsiops truncates p.* Животное имело нормальный слух, находилось в бассейне более 20 лет и было натренировано на выполнение поведенческих реакций.

При проведении экспериментов использовали методику инструментальных условных рефлексов с пищевым подкреплением, с применением go/no-go парадигмы [17]. Тренер, находившийся на мостках (7), погружал стартовый диск (3) на глубину 1 м и давал дельфину сигнал выходить на старт (рис. *1)*. Дельфин подплывал к стартовому диску *(3)* и, приняв строго вертикальное положение, касался его кончиком рострума в ожидании акустического стимула. После этого исследователь включал стимул, который дельфин обнаруживал (или не обнаруживал). В первом случае дельфин оставлял стартовую позицию (go) и двигался в сторону излучателя стимулов. Если стимул не предъявлялся, то дельфин оставался на стартовой позиции до сигнала тренера (no-go). В этих случаях дельфин получал пищевое подкрепление. Если дельфин не покидал место старта при наличии сигнала (пропуск сигнала) или покидал его при отсутствии сигнала (ложная тревога), его не поощряли и обычно предъявление последующего стимула задерживали.

При измерении слуховых порогов в дорсальных направлениях поперечной полуплоскости стартовая позиция дельфина (5) соответствовала положению, показанному на рис. 1, так,

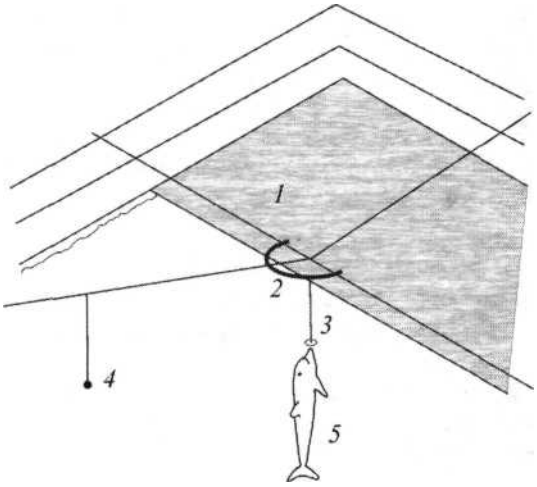

Рис. 1. Схема эксперимента: *1* - мостки; *2* - система канатов и транспортир для установки излучателя (*4*) по дуге радиусом 3 м под нужным углом в поперечной плоскости относительно нижней челюсти дельфина (*5*); *3* - стартовый диск; *4* - излучатель стимулов.

что край мостков (7) находился с вентральной стороны. При измерении слуховых порогов в вентральных направлениях поперечной полуплоскости дельфин стартовал, развернувшись на 180° вокруг продольной оси так, что край мостков (*1*) находился с дорсальной стороны. Следует отметить, что дельфин вполне четко определял тип стартовой позиции и придерживался его с большой точностью, так как в каждой позиции видел край мостков (тренер контролировал правильную позицию, колебания вокруг продольной оси редко превышали 5°).

При измерении порогов обнаружения стимулов с назального направления дельфин стартовал в горизонтальном положении параллельно краю мостков, касаясь кончиком рострума стартового диска на глубине 1 м. Излучающий гидрофон располагался непосредственно впереди дельфина (назально) на глубине 1 м. Расстояние между стартовым диском (*3*) и излучателем (*4*) во всех случаях составляло 3 м. В каждом опыте предъявление или не предъявление стимула определялось случайным образом (но не более чем три одинаковых стимула подряд). От прохода к проходу уровень стимулов изменялся ступенчато. Сессия начиналась с уровня стимула, намного превышающего предполагаемый порог. При правильном решении задачи уровень сигнала уменьшался на одну ступеньку (6 дБ). После первой ошибки шаг изменения уровня уменьшался до 3 дБ. Для расчета каждого порогового уровня стимула использовали результаты приблизительно пятнадцати испытаний. Порог рассчитывали как среднее значение точек смены направления изменения уровня. Для уменьшения влияния на результаты экспериментов интерференции прямого и отраженных в бассейне сигналов в качестве стимулов использовали короткие широкополосные акустические импульсные сигналы, подобные эхолокационным щелчкам дельфина. Отметим, что при вертикальном положении дельфина (рис. 1) с назального направления, т.е. с направления максимальной чувствительности слуха, поступают только многократно отраженные от поверхности и дна и существенно ослабленные сигналы. Вследствие геометрии расположения излучателя и головы дельфина прямые отражения от поверхности воды поступали также под значительным углом к продольной оси, не попадая в зону максимальной чувствительности слуха. Для уменьшения искажения акустического поля в области старта дельфина стартовый диск был изготовлен из оргстекла диаметром 50 мм и толщиной 4 мм и крепился к бамбуковому шесту. Толщина шеста в области крепления диска была около 6 мм и возрастала до 10 мм у поверхности.

Для получения стимулов с максимумом энергии на частотах 30, 50 и 100 кГц были использованы сферические акустические преобразователи из пъезокерамики диаметром 50, 30 и 20 мм, которые возбуждались прямоугольными импульсами длительностью 17, 10 и 5 мкс соответственно. Для получения импульсов с максимумом энергии на частотах 2, 4, 8 и 16 кГц использовали преобразователь диаметром 50 мм, который возбуждался через октавный полосовой фильтр с центральной частотой 2, 4, 8 или 16 кГц, прямоугольным импульсом длительностью 225, 125, 56 и 36 мкс соответственно. Эффективная длительность стимулов во всех случаях не превышала трех периодов частоты максимума энергии акустического импульса (рис. 2). При этом отражения от стен бассейна и поверхности воды не накладывались на стимул, так как появлялись с достаточной временной задержкой и существенно ослабленными по сравнению с прямым сигналом. При пороговых уровнях стимула отражения были ниже порога обнаружения импульсов, что позволило выполнить измерения без специальных звукопоглощающих покрытий. Уровни звуковых давлений и форму стимулов контролировали и измеряли калиброванным гидрофоном 8103 и прецизионным усилителем 2650 фирмы B&K и регистрировали с использованием АЦП (USB3000) в полосе частот 1-200 кГц.

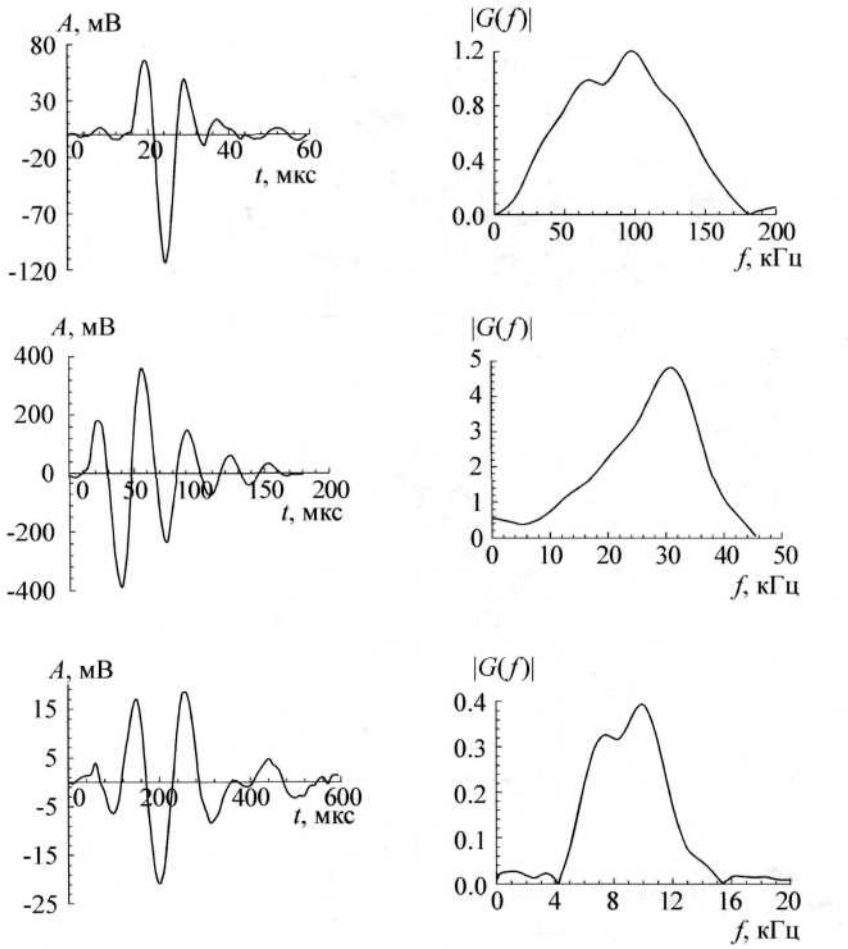

Рис. 2. Зависимости *A(t)* и соответствующие им частотные спектры *G(f)*\ акустических стимулов с максимумом энергии на частотах около 100, 30 и 8 кГц (сверху вниз). Регистрация выполнена для глубины погружения излучателя и приемника 1 м при расстоянии между ними 1 м, амплитуда возбуждающего излучатель прямоугольного импульса - 20 В. Приемник - калиброванный гидрофон 8103 с усилителем 2650 (усиление 100 х) фирмы B&K, объяснения в тексте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты измерения слуховых порогов дельфина (средние значения) для различных углов расположения источника стимулов относительно нижней челюсти в поперечной плоскости или ХН слуха в поперечной плоскости на стимулах с максимумом энергии на частотах 8, 16, 30, 50 и 100 кГц представлены на рис. 3. На каждом рисунке за 0 дБ принят уровень средних значений слуховых порогов этого же дельфина для того же самого стимула, предъявляемого с такого же расстояния назально. Таким образом, каждый рисунок показывает ухудшение абсолютной чувствительности слуха дельфина в зависимости от угла предъявления стимула в поперечной плоскости, по сравнению с чувствительностью для этого же стимула с назального направления. Отметим, что средние значения порогов обнаружения стимулов с назального направления не имеют ярко выраженного минимума в измеренном диапазоне частот. С ростом частоты от 8 до 100 кГц они плавно уменьшаются примерно на 6 дБ (от 0,0075 до 0,0037 Па). На частотах 4 и 2 кГц абсолютные пороги быстро возрастают до 0,2 и 0,8 Па (на 34 и 47 дБ) соответственно. В целом величина измеренных нами абсолютных порогов с назального направления соответствует нормальному слуху дельфина, с учетом энергетической суммации [17,18].

Но самый любопытный результат состоит в том, что абсолютная чувствительность слуха дельфина на частотах 8-30 кГц в вентральных и латеральных направлениях поперечной плоскости лишь на 2-8 дБ хуже, чем в назальном направлении, но приблизительно на 25-30 дБ лучше, чем на частотах 50-100 кГц (рис. 3,4), традиционно связываемых с эхолокационной функцией. Кроме того, на частотах 8-30 кГц

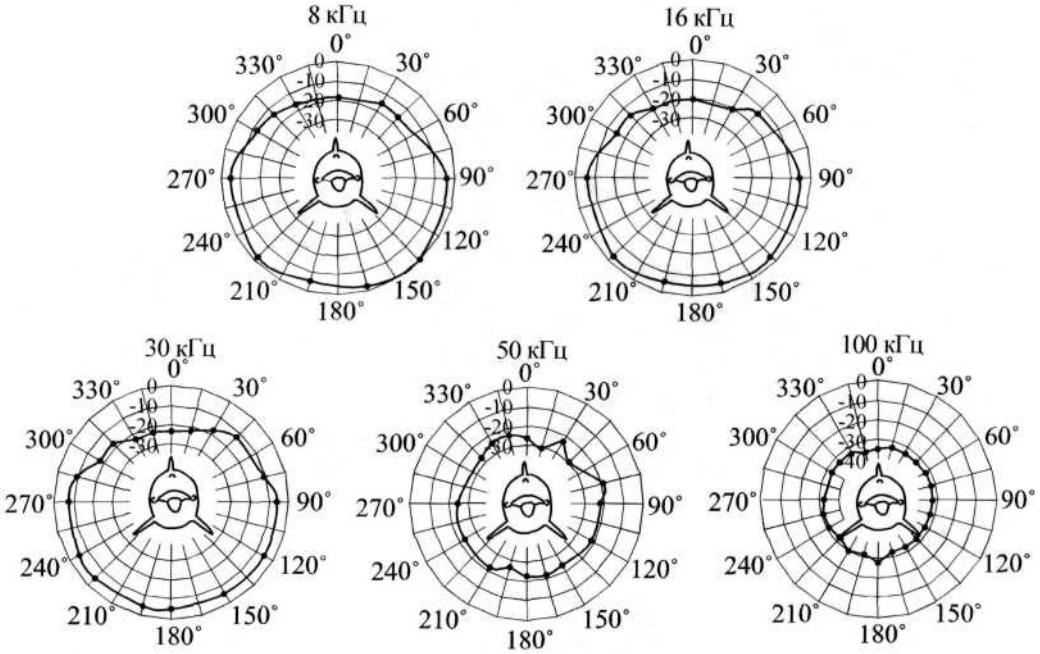

Рис. 3. ХН слуха дельфина в поперечной плоскости для стимулов с максимумом энергии на частотах около 8, 16, 30, 50 и 100 кГц. За 0 дБ для каждой частоты стимула принято среднее значение слуховых порогов этого же дельфина с назального направления - 0,0075; 0,0066; 0,0063; 0,0042 и 0,0037 Па соответственно. По оси ординат ухудшение чувствительности слуха, дБ.

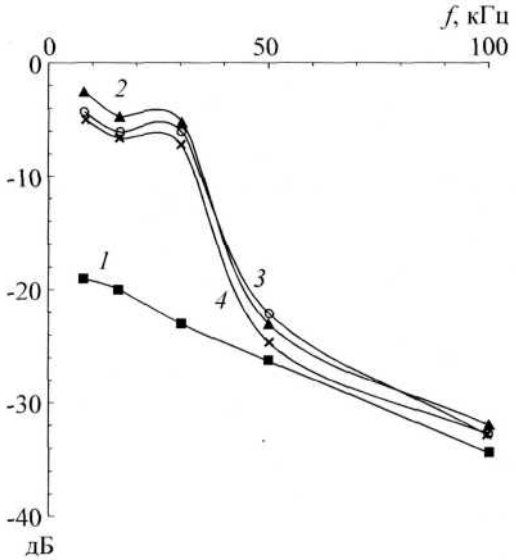

Рис. 4. Частотная зависимость снижения абсолютной чувствительности слуха дельфина для характерных направлений в поперечной плоскости: *1* - дорсально; *2* - вентрально; *3* - слева; *4* - справа.

характеристики направленности имеют ярко выраженную дорсально-вентральную асимметрию, достигающую примерно 15-18 дБ, которая быстро уменьшается до 2-3 дБ на частотах 50-100 кГц. При этом в дорсальном направлении по сравнению с назальным чувствительность слуха хуже на 18 дБ на частотах стимула около 8 кГц, а с ростом частоты эта разность увеличивается до 33 дБ (на частоте около 100 кГц). При этом на частотах 50-100 кГц слуховые пороги ухудшаются почти равномерно со всех направлений поперечной плоскости в среднем на 25-33 дБ, по сравнению с порогами с назального направления, соответственно. Вследствие этого ХН в поперечной плоскости на частотах 50-100 кГц существенно сужаются (рис. 3) и имеют округленную форму в отличие от ХН на частотах 8-30 кГц. Следует особо отметить, что при изменении частоты стимула приблизительно в четыре раза, с 8 до 30 кГц, форма ХН изменяется незначительно (рис. 3,4), но при возрастании частоты с 30 до 50 кГц, приблизительно в 1,7 раза, происходит резкая смена формы ХН.

Отметим, что в данной работе мы вынуждены опираться на результаты, полученные на одном животном. Учитывая, однако, малый шаг измерений (15-30°), увеличивающий надежность результатов, а также высокую тренированность животного, обеспечивающую малый разброс данных, мы полагаем, что полученные данные типичны и для других здоровых взрослых афалин.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что в назальном направлении слуховые пороги дельфина афалины минимальны (40-50 дБ относительно 1 мкПа) в широком диапазоне частот 8-130 кГц [4,15,16,18,20] и быстро возрастают на частотах ниже 8 кГц и выше 130 кГц. Направленность слуха во фронтальной и медианной плоскостях, будучи хорошо выраженной на частотах выше 50 кГц, почти отсутствует в низкочастотном диапазоне [4,16].

Результаты настоящей работы показывают, что зависимость абсолютной чувствительности слуха дельфина от направления и частоты сигнала достаточно ярко выражена и в поперечной плоскости. На частотах 8-30 кГц чувствительность в вентральном и латеральных направлениях мало отличается от чувствительности в назальном направлении (рис. 3,4). В то же время в дорсальном направлении чувствительность слуха почти на порядок хуже, чем в назальном, поэтому асимметрия чувствительности слуха в дорсовентральном направлении достигает 15-18 дБ.

При рассмотрении причин выявленной асимметрии укажем на то, что суммарная ХН должна являться результатом направленности левого и правого уха. В частности, об этом свидетельствуют литературные данные, полученные при изучении ХН различных структур головы только что погибшего дельфина [21]. При имплантации приемного гидрофона в жировой тяж непосредственно перед левой буллой моноуральная ХН имела максимум на углах, смещенных примерно на 20° ипсилатерально излучателю. Подобная асимметричная форма монаурального приема была получена также в остром электрофизиологическом эксперименте с отведением локальных потенциалов от заднего холма дельфина *Stenella* [22]. При регистрации от поверхности тела предполагаемых ответов слухового нерва речного дельфина *(Inia geoffrensis),* монауральные ХН для коротких импульсных сигналов с максимумом спектра на частотах 30-50 кГц [14] имели максимум для углов 10-15° ипсилатерально стороне регистрации. У дельфина афалины [15] направление максимальной чувствительности монотонно смещается от 0 до 22,5° в ипсилатеральном направлении с уменьшением частоты заполнения импульса от 128 до 8 кГц. Монауральные характеристики асимметричны, причем контралатеральный склон является более крутым. Эти данные хорошо согласуются между собой и также свидетельствуют о частичном взаимном пересечении ХН и о расширении диаграммы направленности слуха дельфина на низких частотах.

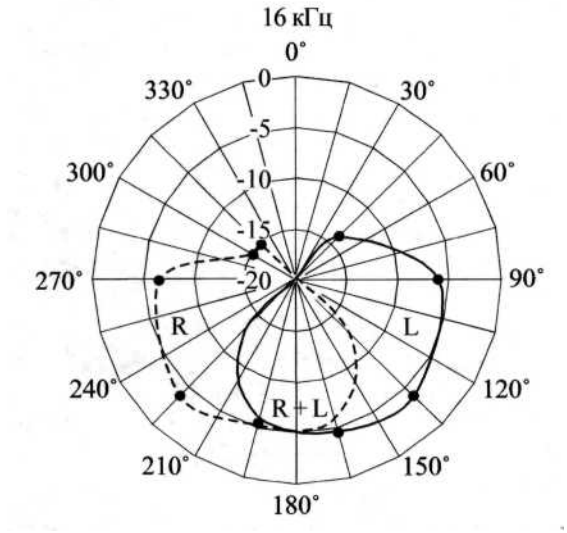

Рис. 5. ХН слуха дельфина в поперечной плоскости для стимулов с максимумом энергии на частотах около 16 кГц та же, что на рис. 3, но показанная в более крупном масштабе (от 0 до -20 дБ), рассматривается как взаимное пересечение ХН левого (L) и правого (R) уха. Область их предполагаемого взаимного пересечения (R+L) получена в соответствии с моделью, предполагающей восприятие дельфином звуков через левый и правый ряды подбородочных каналов нижней челюсти, функционирующих как АБВ [5-10].

Вполне естественно допустить, что асимметричность монауральных ХН, регистрируемая во фронтальной плоскости, существует и в поперечной плоскости. Здесь она должна определяться тем, что ХН каждого уха формируется за счет акустического экранирования подбородочных каналов костями верхней и нижней челюстей и дифракцией звука на этих морфологических структурах [5,6]. В результате ХН в вентральном направлении частично взаимно пересекаются на уровне высокой чувствительности слуха, тогда как в дорсальном - на уровне минимальной чувствительности слуха. С учетом горизонтального положения дельфина при движении у поверхности это означает, что чувствительность слуха в направлении дна выше, чем в направлении поверхности воды, что подтверждается результатами наших измерений.

Если результаты, полученные на частотах 8-30 кГц (рис. 3), представить в более крупном масштабе, то минимум характеристик в дорсальной области становится более очевидным и форма ХН становится близкой к кардиоиде. На рис. 5 в качестве примера приведена ХН для частоты 16 кГц. Исходя из длины звуковой волны на частотах 8-30 кГц, выявленный минимум можно объяснить частичным взаимным

пересечением ХН левого (L) и правого (R) уха. Следовательно, наши результаты можно рассматривать как свидетельство в пользу того, что на частотах 8-30 кГц суммарная ХН реально формируется как результат частичного взаимного пересечения ХН левого и правого уха. Так как взаимное пересечение ХН качественно согласуется с моделью [5,6], то на рис. 5 добавлены линии, определяющие предполагаемое взаимное пересечение ХН левого и правого уха (R+L). Такая ХН обеспечивает моноимпульсную пеленгацию цели (или источника звука) методом сравнения и, так же как и во фронтальной плоскости, формирует признаки, необходимые для локализации звука в поперечной плоскости.

В отличие от этого слуховые пороги на частотах 50-100 кГц в поперечной плоскости по сравнению с порогами с назального направления ухудшаются почти равномерно со всех направлений в среднем на 25 и 33 дБ соответственно, а дорсовентральная асимметрия чувствительности уменьшается до 2-3 дБ (рис. 4). Следовательно, взаимное пересечение ХН левого и правого уха, полученное при расчете ХН [5,6], реализуется в слухе дельфина только на частотах до 30-40 кГц и существенно возрастает на более высоких частотах. По-видимому, на частотах выше 40 кГц начинает действовать некоторый механизм, в результате которого ХН каждого уха сужается, а взаимное пересечение ХН возрастает настолько полно, что дорсовентральная асимметрия уже почти не проявляется на ХН слуха дельфина в поперечной плоскости. Об этом механизме свидетельствует также быстрое изменение формы ХН на частотах приблизительно выше 40 кГц (рис. 3,4). Этот результат согласуется с данными [15], полученными в назофронтальной полуплоскости.

Эффект резкой асимметрии чувствительности слуховой системы афалины (рис. 3-5) при поступлении звуков с вентральной и дорсальной сторон вполне согласуется с данными, полученными на частоте 30 кГц при измерениях, выполненных в медианной плоскости [4]. Для направлений, близких к дорсальному и вентральному, эта разница составляла около 15 дБ. Несколько меньшая разница порогов, приведенная на сглаженных и экстраполированных данных этой работы, не аргументирована. Полученная нами разница в чувствительности слуха с назального и латеральных направлений (рис. 3,4) также согласуется с данными этой работы, где она составила 8-10 дБ для частоты 30 кГц. Не противоречит она и электрофизиологическим данным [15,16], согласно которым относительное уменьшение чувствительности с латерального направления возрастало при повышении частоты тонального сигнала и на частотах 8, 30 и 128 кГц составило примерно 3, 20 и 30 дБ соответственно. Эта особенность приводит к довольно неожиданному виду аудиограмм животного при латеральном положении излучателей: пороги слуха почти монотонно возрастали при повышении частоты звука в диапазоне от 8 до 128 кГц [16]. Согласно нашим данным, та же тенденция сохраняется во всей поперечной плоскости (рис. 3,4).

Следовательно, у дельфина в полосе частот 8-30 кГц реализован широкий максимум чувствительности слуха с назальных, вентральных и латеральных направлений. С дорсальных и каудальных направлений чувствительность слуха существенно хуже [3,5,6], что определяет ее назально-каудальную и дорсовентральную асимметрию. Уменьшение чувствительности слуха в дорсальном направлении может обеспечивать защиту слуха дельфина от поверхностной реверберации собственных мощных эхолокационных импульсов. В то же время дорсовентральная и назально-каудальная асимметрия чувствительности слуха формирует назально-каудальные и дорсовентральные признаки, необходимые для локализации звуков. Следовательно, назально-вентральное частичное взаимное пересечение ХН левого и правого уха формирует сложную пространственную характеристику направленности слуха дельфина [5,6], что совместно с бинауральными признаками создает в слухе дельфина признаки назально-каудально, дорсально-вентрально и лево - право. Другими словами направленность «нового наружного уха» формирует в слухе дельфина признаки, необходимые для трехмерной локализации звуков двумя ушами [10], подобно ушной раковине наземных млекопитающих в условиях пассивного слуха [23].

Биологическая роль полученных результатов представляется очевидной для объяснения внутривидовой звуковой коммуникации черноморских афалин, а также восприятия и локализации всех звуков в диапазоне до 30-40 кГц. Для приема и локализации таких сигналов оптимальна широкая характеристика направленности с предпочтительностью назальных, вентральных и латеральных направлений приема [5,6].

Авторы горячо благодарят тренеров Светлану Яхно и Надежду Жукову, без высокой квалификации которых проведение экспериментов было бы невозможным.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГФФИ Украины и Российского фонда

фундаментальных исследований в рамках совместного проекта Ф28.4/024 и 09-04-00660.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В. В. Попов и А. Я. Супин, Докл. АН СССР **300** (3), 756 (1988).
2. D.L. Renaud and A.N. Popper, J. Exp. Biol. **63,** 569 (1975).
3. R. A. Kastelein, M. Janssen, W. C. Verboom, and D. de Haan, J. Acoust. Soc. Am. **118** (2), 1172 (2005).
4. W. W. L. Au and P. W. B. Moor, J. Acoust. Soc. Amer. **75** (1), 255 (1984).
5. В. А. Рябов, *Изучение морфологии нижней челюсти дельфина и моделирование характеристики направлен ности эхолокационного слуха* - link http://edok01.tib.uni-hannover.de/edoks/e01mr01/367007592.pdf
6. V. A. Ryabov, in: *Marine Mammals of the Holarctic,* Ed. by V. M. Belkovich (KMK Scientific Press, Moscow, 2004), pp. 483-489.
7. V. A. Ryabov, Proc. Institute of Acoustics **29** (3), 283 (2007).
8. В. А. Рябов, Биофизика **53** (3), 504 (2008) .
9. V. A. Ryabov, in: *Marine Mammals of the Holarctic,* Ed. by A. N. Boltunov (Astroprint Publishing House, Odessa, 2008), pp. 468-473.
10. V. A. Ryabov, Natural Science **2** (6), 646 (2010).
11. К. А. Зайцева, А. И. Акопян и В. 11. Морозов, Биофизика **20**, 519 (1975).
12. K. S. Norris and G. W. Harvey, J. Acoust. Soc. Amer. **56** (2), 659 (1974).
13. T. H. Bullock, A. D. Grinell, et al. Z.Vergl. Physiol. **59** (2), 117 (1968).
14. V. V. Popov and A. Ya. Supin, in *Marine Mammal Sensory Systems,* Ed. by J. Thomas, et al., (Plenum Press, New York, 1992), pp. 257-267.
15. V. V. Popov, A. Ya. Supin, V. O. Klishin, and T. N. Bulgakova, J. Acoust. Soc. Am. **119,** 636 (2006).
16. V. V. Popov and A. Ya. Supin, J. Acoust. Soc. Am. **126** (3), 1581 (2009).
17. R. J. Schusterman, in: *Animal Sonar Systems,* Ed. by R.-G. Busnel, and J. F. Fish (Plenum Publishing Corporation, New York, 1980), p. 11.
18. C. S. Johnson, in: *Marine Bio-Acoustics II,* Ed. by W. N. Tavolga, (Pergamon Press, Oxford, 1967), pp. 247-260.
19. C S. Johnson, J. Acoust. Soc. Am. **43**, (1) 75 (1968).
20. W. W. L. Au, D. W. Lemonds, S. Vlachos, et al., J. Comp. Psychology **116** (2), 151 (2002)
21. K. S. Norris and G. W. Harvey, J. Acoust. Soc. Amer. **56** (2), 659 (1974).
22. T. H. Bullock, A. D. Grinell, et al., Zeitschrift fur Vergleich. Physiol. **59** (2), 117 (1968).
23. T. J. Imig, N. G. Bibikov, P. Pourrier, and F. K. Samson, J. Neurophysiol. **83** (3), 907 (2000).

Characterization of Beam Patterns of Bottlenose Dolphin in the Transversal Plane

V.A. Ryabov*, M.A. Polyakov*, and N.G. Bibikov**

**Karadag Natural Reserve, National Academy of Sciences of Ukraine, Feodosia, Krymea, 98188, Ukraine*

***Andreev Acoustical Institute, ul. Shvernika 4, Moscow, 117036 Russia*

The characteristics of the absolute auditory sensitivity of the bottlenose dolphin (Tursiops truncatus p.) in the transverse plane have been measured using short broad-band stimuli simulating dolphin clicks (with energy maximum at frequencies 8, 16, 30, 50 and 100 kHz). Experiments were performed using the method of conditioned reflexes with food reinforcement. It was shown that, in the frequency range of 8-30 kHz, the absolute sensitivity of dolphin hearing in any ventral and lateral directions of the transverse plane is only by 2-8 dB worse than in the nasal direction. Moreover, it is approximately by 25-30 dB better than at frequencies of 50-100 kHz. At frequencies of 8-30 kHz, a pronounced dorsoventral asymmetry has been observed. In this frequency range, it reaches approximately 15-18 dB whereas at frequencies of 50-100 kHz, this asymmetry decreases to 2-3 dB. In the dorsal direction, the auditory sensitivity is by 18 dB worse than in the nasal one at frequencies of around 8 kHz, and the difference rises smoothly to 33 dB at frequencies of about 100 kHz. At frequencies of 50-100 kHz, the acoustical thresholds of the cross-section plane in comparison with thresholds for the with nasal direction get worse almost uniformly in all directions by 25-33 dB. As a result, in the transversal plane, the beam patterns have a nearly circular form, unlike the patterns at frequencies of 8-30 kHz. The results are discussed in terms of the model of sound perception through the left and right mental foramens. The biological expediency of the asymmetry is emphasized.

Key words: dolphin, absolute hearing sensitivity, characteristics of directivity, transverse plane