

DOI: 10.5862/JPM.248.11

УДК 599.537:534.75:534.28

В.А. Рябов

Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского –
природный заповедник РАН, г. Феодосия, Российская Федерация

ВЛИЯНИЕ АКУСТИЧЕСКОГО ЭКРАНИРОВАНИЯ ОБЛАСТИ ПОДБОРОДОЧНЫХ КАНАЛОВ ДЕЛЬФИНА НА ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ЕГО СЛУХА

Проведено экспериментальное исследование влияния акустического экранирования подбородочных каналов дельфина афалины (*Tursiops truncatus*) на его слуховые пороги. Применялась методика инструментальных условных рефлексов с пищевым подкреплением. Слуховые пороги обнаружения дельфином коротких широкополосных акустических импульсов существенно ухудшаются (на 30 – 50 дБ) в условиях акустического экранирования области подбородочных каналов во всей области частот его слуха. Следовательно, подбородочные каналы нижней челюсти принимают участие в приеме и проведении звуков в жировой тяж мандибулярного канала во всей частотной области слуха дельфина. Полученные результаты дают экспериментальное доказательство предположения о том, что морфологические структуры нижней челюсти играют роль нового периферического отдела слуха дельфина. Результаты работы дают основания предполагать, что подобный новый периферический отдел слуха имеется у зубатых китов (*Odontoceti*), ввиду подобия их морфологии.

ДЕЛЬФИН, СЛУХОВОЙ ПОРОГ, ПОДБОРОДОЧНЫЙ КАНАЛ, АКУСТИЧЕСКИЙ ИМПУЛЬС, ЭКРАНИРОВАНИЕ, НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ.

Введение

Изучение механизмов звукопроводения на среднее ухо зубатых китов отражено в многочисленных научных работах. Ряд исследователей этой проблемы полагают, что звук проходит на улитку через наружные слуховые проходы и среднее ухо, хотя существует также мнение, что слуховые проходы вообще не могут участвовать в проведении звука к среднему уху [1] или служат для проведения сигналов с частотами ниже 30 кГц [2]. Другие исследователи предполагают, что звук может передаваться по жировому тяжу мандибулярного канала непосредственно на барабанную кость, минуя наружные слуховые проходы и барабанную связку [1 – 4].

К.С. Норрис [3] предположил, что звук может передаваться в жировой тяж мандибулярного канала через подбородочные отверстия. Хотя несколько позже он выдвигает другую гипотезу о пути передачи

звука в жировой тяж – непосредственно через заднелатеральную стенку кости нижней челюсти, в определенном месте, которое он назвал «акустическим окном» [4]. По жировому тяжу звук передается на латеральную стенку барабанной кости, где ее толщина минимальна, и стенка играет роль барабанной перепонки, передавая звуковые колебания на молоточек среднего уха [3 – 6]. Было также показано, что акустическое стимулирование нижней челюсти возбуждает значительные вызванные потенциалы в центральной слуховой системе дельфина [1, 4]. Однако области максимальной чувствительности поверхности нижней челюсти животного к звукам, излучаемым контактно точечным источником, расположены по разному в работах [1, 4, 7, 8], а полученные результаты не объясняют механизма звукопроводения.

Есть также ряд работ, в которых авторы полагают, что зубатые киты принимают эхосигналы зубами [9]. В этих работах каж-

дый зуб считается пассивным резонатором, возбуждаемым отраженным эхосигналом, а зубные нервы – сенсорами звукового давления эха. 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).

Таким образом, рассмотренные результаты научных работ неоднозначны и противоречивы, а основной вопрос о механизмах приема и проведения звука на среднее ухо зубатых китов остается на сегодняшний день невыясненным. Вместе с тем, результаты работ [10, 12, 13] дают основания полагать, что звук проходит в жировой тяж мандибулярного канала дельфина через подбородочные каналы (ПК) нижней челюсти.

Результаты изучения морфологии нижней челюсти дельфина и последующего моделирования механизмов приема и проведения звука по каналам нижней челюсти на среднее ухо подтверждают это предположение. Более того, с точки зрения акустики и

теории групповых антенн, каждый ряд ПК играет роль акустической антенны бегущей волны, которая расположена в горле акустического катеноидального рупора (роль которого играет соответствующий мандибулярный канал). Представление о нижней челюсти как о системе из двух антенн бегущей волны объясняет механизмы приема и проведения звука на среднее ухо. Исходя из этого, морфологические структуры каждой из половин нижней челюсти (подбородочные каналы, мандибулярный канал и жировой тяж) рассматриваются как компоненты предполагаемого нового периферического отдела слуха дельфина.

Цель работы – экспериментальное выяснение роли подбородочных каналов в слухе дельфина. Конкретные задачи работы состояли в определении влияния акустического экранирования подбородочных каналов на слуховые пороги обнаружения акустических импульсов с максимумами энергии на разных частотах.

Объект исследования, материалы и экспериментальные методы

Эксперименты проводились на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки (ФГБУН) «Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН» (г. Феодосия) в закрытом бетонном бассейне размером $27 \times 9 \times 4,5$ м. В качестве подопытного животного использовался взрослый черноморский дельфин вида афалина (*Tursiops truncatus*), ранее не участвовавший в акустических экспериментах. Применялась методика инструментальных условных рефлексов с пищевым подкреплением, с использованием парадигмы «go/no-go» [14].

Дельфин был обучен по сигналу подплывать к мосткам (поз. 5 на рис. 1), где тренер надевал (не надевал) акустический экран на рострум животного в области ПК. После этого дельфин по сигналу тренера подплывал к стартовому манипулятору 2, подвешенному на глубине 1 м, и держался на этой глубине почти без движения (квазистационарно), касаясь кончиком рострума стартового манипулятора. Через несколько секунд исследователь включал слуховой

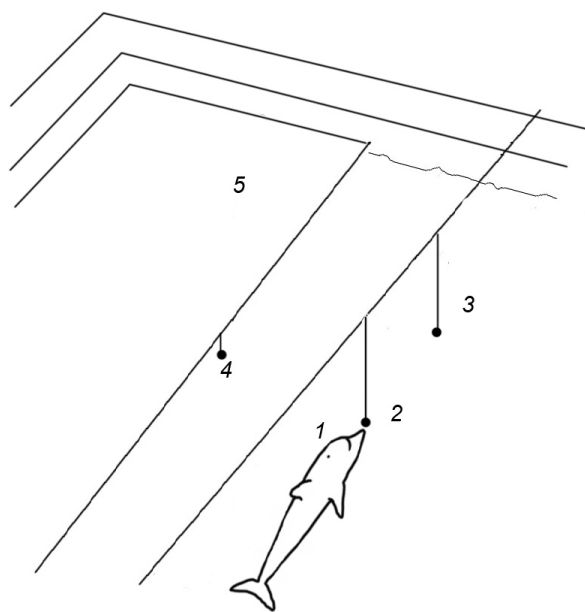


Рис. 1. Конфигурация эксперимента:
1 – дельфин в стартовом положении, 2 – стартовый манипулятор, 3 – излучатель акустических стимулов, 4 – сигнальный манипулятор, 5 – мостки экспериментатора

стимул (показан на рис. 2), который дельфин обнаруживал (не обнаруживал). Если стимул предъявлялся и дельфин его обнаруживал, то он оставлял стартовую позицию (go) и нажимал рострумом на сигнальный манипулятор 4 (расположен возле поверхности воды), показывая тем самым, что он обнаружил предлагаемый стимул. Если стимул не предъявлялся, то дельфин оставался на стартовой позиции до сигнала тренера (no-go). В этих случаях дельфин получал пищевое подкрепление за правильное

решение задачи. При необходимости тренер для этого каждый раз снимал с дельфина акустический экран. Ошибками считались случаи, когда дельфин не подходил к сигнальному манипулятору при наличии сигнала или подходил к сигнальному манипулятору при отсутствии сигнала (ложная тревога). Ошибки дельфина не подкреплялись.

В каждом испытании предъявление положительного или отрицательного стимулов (он либо предъявлялся, либо нет) опре-

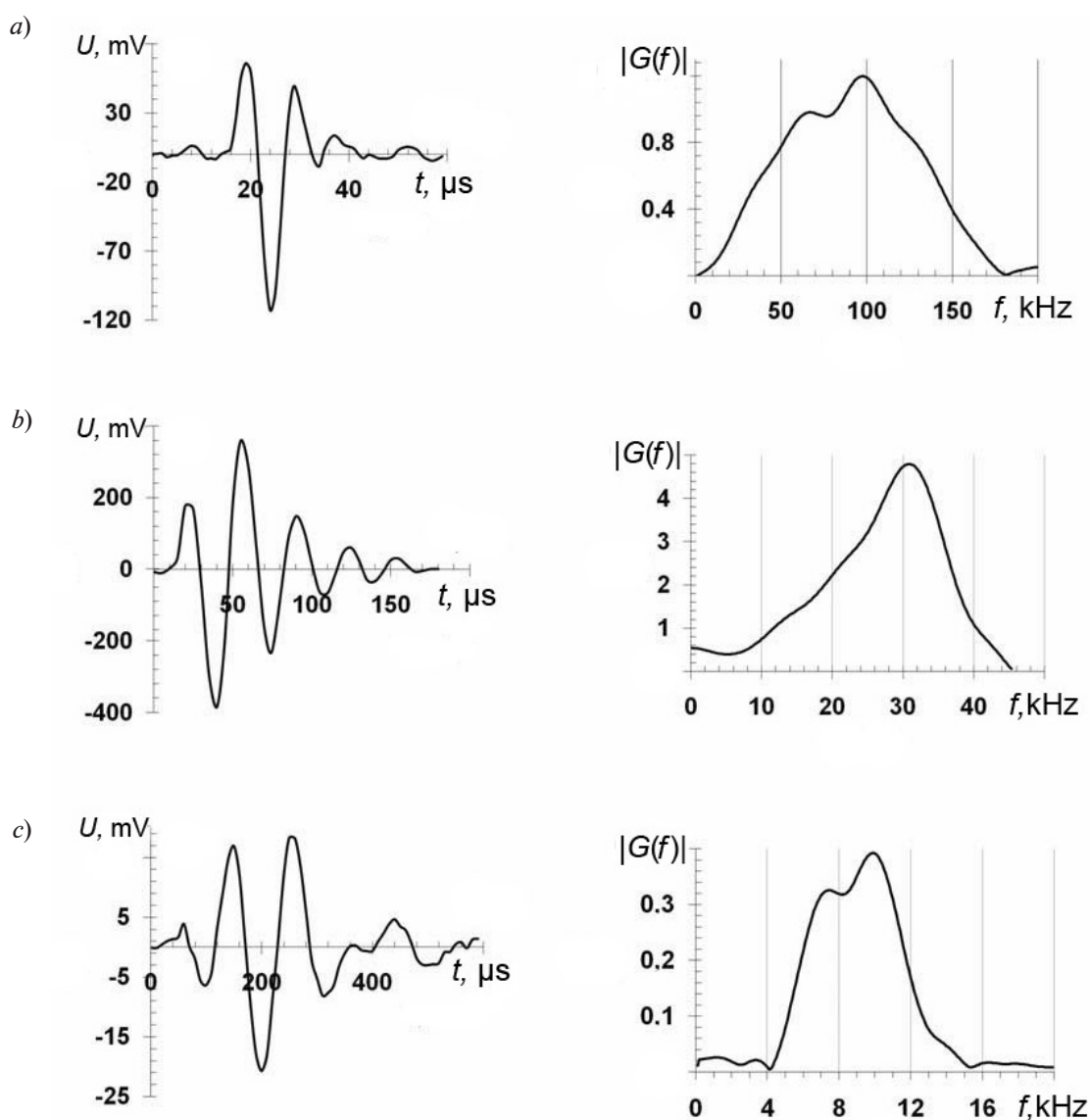


Рис. 2. Примеры осциллограмм $U(t)$ и соответствующих им частотных спектров $|G(f)|$ акустических импульсных сигналов с максимумами на частотах около 100 кГц (a), 30 кГц (b) и 8 кГц (c). Сигналы использовались в качестве акустических стимулов



делялось случайным порядком (но не более трех одинаковых стимулов подряд).

Каждое пороговое значение уровня звукового давления (УЗД) стимула определялось не менее чем по трем сессиям. Каждая сессия состояла приблизительно из 60 испытаний. Как правило, в каждой сессии на первых испытаниях предъявлялись стимулы с УЗД, существенно превосходящими пороговый. На протяжении сессии УЗД стимулов постепенно уменьшался (с шагом 3 дБ) до пороговых значений (уровень правильных реакций – 50 %). После этого УЗД стимула поднимался на 4 – 6 дБ, вплоть до правильных реакций животного, и приближение к порогу (уменьшение УЗД стимула) опять выполнялось с шагом 3 дБ. Пороговое значение УЗД стимулов, соответствующее уровню 75 % правильных ответов, вычислялось путем усреднения между максимальным подпороговым и минимальным надпороговым значениями их УЗД. Последние были получены при многократном пересечении порога.

Чтобы снизить влияние интерференции прямого и отраженных в бассейне сигналов на результаты экспериментов, в качестве стимулов использовались короткие широкополосные акустические импульсные сигналы от специального излучателя (поз. 3 на рис. 1), расположенного на расстоянии 2 м от стартового манипулятора и на глубине 1 м. Расстояние между излучателем 3 и стенкой бассейна составляло 3 м.

Стимулы с максимумами энергии на частотах 30, 60 и 100 кГц были сформированы в результате реакции сферических акустических преобразователей из пьезокерамики диаметрами 50, 30 и 20 мм на прямоугольные импульсы длительностью 17, 9 и 5 мкс, соответственно. Для получения импульсов с максимумами энергии на частотах 8 или 16 кГц использовался излучатель диаметром 50 мм, который возбуждался прямоугольным импульсом длительностью 56 или 36 мкс через октавный полосовой фильтр с центральной частотой 8 или 16 кГц, соответственно. Примеры применяемых стимулов представлены на рис. 2. Регистрация осциллограмм выполнена при глу-

бине погружения излучателя и приемника, равной 1 м, при расстоянии между ними в 1 м. Амплитуда возбуждающего излучателя прямоугольного импульса составляла 20 В. В качестве приемника использовался калиброванный гидрофон 8103 с прецизионным усилителем 2650 (усиление 40 дБ) фирмы В&К. Длительность стимулов не превышала трех периодов соответствующей частоты максимума энергии акустического импульса. В этом случае, отражения стимула от стен бассейна и поверхности воды не накладывались на прямой стимул, так как приходили с достаточной временной задержкой и были существенно ослабленными по сравнению с ним. При пороговых значениях УЗД стимула, уровни отражения были ниже слухового порога обнаружения импульсов дельфинами, что позволяло выполнять измерения без специальных звукопоглощающих покрытий.

Акустически непрозрачный экран ПК (рис. 3) был изготовлен по форме рострума дельфина и плотно надевался на него. Длина этого экрана составляла около 15 см. Он был изготовлен из листа (толщина – 5 мм) вспененного неопрена с замкнутыми порами. Этот материал имеет высокую прочность, обладает водонепроницаемостью и маслостойкостью. В связи с этими свойствами он может долго сохранять звукоэкранирующие свойства, которые обеспечиваются пузырьками газа, находящимися в его порах. Эффективность звукового экранирования этим материалом была измерена перед проведением экспериментов. Ослабление пикового звукового давления коротких широкополосных импульсов с максимумами энергии на частотах 10, 55 и 170 кГц при их экранировании одним слоем этого материала для нормально падающего звука достигало 28, 32 и 36 дБ, соответственно.

Следует отметить, что длины волн, соответствующие частотам максимумов энергии стимулов, использованных в эксперименте, лежат в области от 1,5 до 20 см, поэтому линейные размеры акустического экрана на низких частотах становятся меньше длин волн стимулов. В связи с этим, для повыше-



Рис. 3. Фотография дельфина с акустически непрозрачным экраном, закрывающим область его подбородочных каналов; сделана возле мостков экспериментатора

ния эффективности экранирования экран имел соответствующую форму, закрывая как верхнюю, так и нижнюю челюсти (см. рис. 3). Если бы экран был изготовлен по форме внешней поверхности только нижней челюсти, то даже на частоте 100 кГц (длина волны 1,5 см) эффективность такого экрана была бы низкой (вследствие дифракции). На частотах же ниже 8 кГц (длина волны более 19 см) экранирования таким приспособлением вообще бы не было, так как расстояние от края экрана до ПК составляло менее 2 см.

Экспериментальные результаты

В работе были измерены слуховые пороги обнаружения дельфином коротких широкополосных акустических импульсов с максимумами энергии на частотах 8, 16, 30, 60 и 100 кГц, а также пороги обнаружения этих же импульсов в условиях акустического экранирования ПК нижней челюсти. Результаты измерений (рис. 4) представлены в виде зависимости, демонстрирующей относительное ухудшение слуховых порогов обнаружения стимулов, вызванное акустическим экранированием ПК. Во всей исследованной области частот (6 – 160 кГц), с учетом широкополосности стимулов

(см. рис. 2), эффективность экранирования высокая и возрастает с частотой от 30 до 50 дБ.

Для более наглядного представления полученных результатов на этом же рисунке представлена рассчитанная зависимость длины волны звука в воде от частоты. Обращает на себя внимание тот факт, что зависимость эффективности экранирования ПК от частоты представляет собой зеркальное отражение частотной зависимости звуковой длины волны в воде. Этот результат свидетельствует о том, что эффективность экранирования обратно пропорциональна длине волны, и следовательно, определяется длиной волны звука.

Результаты измерений абсолютных значений порогов обнаружения стимулов в этом эксперименте согласуются с аудиограммой бутылконосого дельфина [15], с учетом явления энергетической суммации [16 – 18]. Это дополнительно свидетельствует о том, что дельфин, которого изучали в нашем эксперименте, имел нормальный слух.

Особенности каналов нижней челюсти дельфинов, а именно их размеры, форма и архитектура подчинены акустической

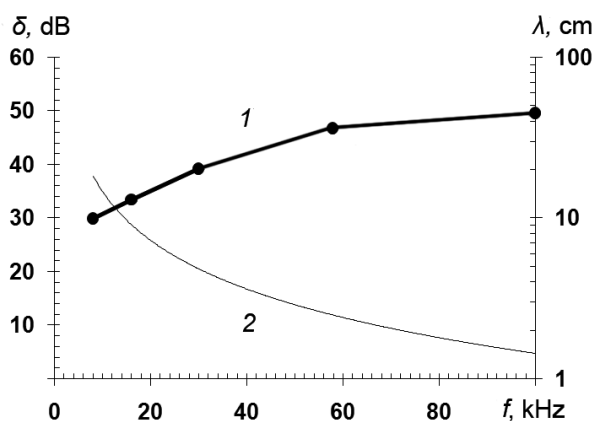


Рис. 4. Частотные зависимости степени ослабления слуховых порогов дельфина специальным экраном (1) и длины волны λ звука в воде (2).

Величина δ – отношение среднего значения слуховых порогов обнаружения дельфином акустических импульсов при экранировании области ПК к соответствующему значению без экранирования; f – частота максимума энергии акустических импульсов $|G(f)|$ и частота звука в воде

целесообразности [10, 12, 13]. Этот естественный вывод, основанный на результатах изучения морфологии и результатах моделирования механизмов приема и проведения звука по каналам нижней челюсти на среднее ухо дельфинов, в значительной степени подтверждается полученными экспериментальными результатами (см. рис. 4). При экранировании ПК средние значения слуховых порогов обнаружения импульсов с максимумами энергии на частотах 8, 16, 30, 60 и 100 кГц возрастают на 30, 34, 40, 46 и 50 дБ, соответственно. Это означает, что такое экранирование существенно ухудшает чувствительность слуха дельфина в области частот 6 – 160 кГц (с учетом широкополосности стимулов), т. е. во всей частотной полосе слуха дельфина. Следовательно, подбородочные каналы принимают участие в приеме и проведении звуков в жировой тяж мандибулярного канала, а также представляют собой единственный звукопроводящий путь для звуков всех частот, использованных в эксперименте.

В то же время, уменьшение эффективности экранирования ПК с уменьшением частоты стимулов, достигающее 20 дБ, можно объяснить возрастающим прониканием звука за экран с ростом длины волны стимулов в результате дифракции. Длина волны звука с понижением частоты существенно возрастает (см. кривую 2 на рис. 4). Причем, если на частотах около 100 кГц размеры акустического экрана в 10 раз превышают длину волны звука стимула, то для частот около 16 кГц линейный размер экрана становится соизмеримым с длиной волны, а в области частот около 8 кГц размеры экрана становятся даже меньше длины волны звука. В то же время, как это следует из теории и полученных результатов, эффективность экранирования максимальна при наибольшем отношении размеров экрана к длине волны (значение при 100 кГц на рис. 4). Более того, для экрана с такими размерами эффективность экранирования звука становится даже выше, чем эффективность экранирования самого материала, из которого изготовлен экран. Это связано с тем, что звуки падают на нижнюю челюсть (и значит на экран)

почти по касательной и проходят в материале экрана существенно больший путь, чем его толщина.

Если учесть влияние дифракции, то становится ясно, что эффективность экранирования ПК на измеряемых частотах была бы одинаковой при постоянном отношении размеров экрана к длине волны. Об этом же говорит и тот факт, что величина порогов изменяется обратно пропорционально длине волны (см. рис. 4). К сожалению, на низких частотах трудно обеспечить такое же соотношение между размерами экрана и длиной волны стимулов, как для частоты 100 кГц, поскольку размеры экрана должны быть слишком большими (например, 1,9 м для частоты 8 кГц), и ввиду этого эффективность используемого экрана падает с понижением частоты.

Полученные в работе новые оригинальные результаты указывают на то, что ПК участвуют в приеме и проведении звуков в жировой тяж мандибулярного канала и дальше на стенку тимпаника, т. е. на среднее ухо, представляя собой уникальный звукопроводящий путь. Этот факт исключает возможность звукопроводения по другим предполагаемым путям [4, 7, 8, 19 – 23].

Эффективность экранировки ПК на частотах ниже 6 кГц в настоящей работе не измерялась, однако можно полагать, что и на низких частотах прием и проведение звуков осуществляется по тому же уникальному пути, – через ПК. В пользу этого свидетельствует постоянный наклон (9 – 10 дБ/окт) низкочастотного склона аудиограммы дельфина [15], который начинается приблизительно от 0,1 кГц и простирается вплоть до 20 – 30 кГц.

Заключение

В настоящей работе изучено влияние акустического экранирования подбородочных каналов дельфина на слуховые пороги обнаружения акустических импульсов с максимумами энергии на разных частотах.

Полученные результаты измерения указанных слуховых порогов при экранировании области подбородочных каналов и без экранирования дают дополнительное экспериментальное подтверждение вы-

двинутой гипотезе об определяющей роли морфологических структур нижней челюсти дельфина как нового периферического отдела его слуховой системы [11 – 13, 24 – 26]. Выдвинутое предположение было основано на результатах изучения морфологии и моделирования рассматриваемой системы.

Таким образом, подбородочные каналы играют роль новых наружных слуховых проходов. Они участвуют в приеме и про-

ведении звуков в жировой тяж мандибулярного канала во всем диапазоне частот слуха дельфина (0,1 – 160 кГц). По жировому тяжу звуки передаются на латеральную стенку барабанной кости, т. е. на среднее ухо и на улитку, что согласуется с работами [3 – 6]. Результаты данного исследования дают основания предположить, что подобный новый периферический отдел слуха имеется у зубатых китов (*Odontoceti*), ввиду подобия их морфологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] **McCormick J.G., Wever E.G., Palin J., Ridgway S.H.** Sound conduction in the dolphin ear // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 48. No. 6-2. Pp. 1418–1428.
- [2] **Bullock T.H., Grinell A.D., Ikezono E., et. al.** Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans // *Z. Vergl. Physiol.* 1968. Vol. 59. No. 2. Pp. 117–156.
- [3] **Norris K.S.** Some problems of echolocation in Cetaceans // *W. Tavolga. Marine bio-Acoustics.* New York: Pergamon Press, 1964. Pp. 316–336.
- [4] **Norris K.S.** The evolution of acoustic mechanisms in *Odontocete Cetaceans* // *E. Drake. Evolution and Environment.* New Haven-Lond: Jail Univ. Press, 1968. Pp. 297–324.
- [5] **Hemila S., Nummela S., Reuter T.** A model of the odontocete middle ear // *Her. Res.* 1999. Vol. 133. No.1-2. Pp. 82–97.
- [6] **Koopman H.N., Budge S.M., Ketten D.R., Iverson S.J.** Topographical distribution of lipids inside the mandibular fat bodies of *Odontocetes*: Remarkable complexity and consistency // *J. Ocean. Engin.* 2006. Vol. 31. No. 1. Pp. 95 –106.
- [7] **Muhl B., Au W.W.L., Pawloski J., Nachtigall P.E.** Dolphin hearing: Relative sensitivity as a function of point of application of a contact sound source in the jaw and head region // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1999. Vol. 105. No. 6. Pp. 3421–3424.
- [8] **Brill R.L., Moore P.W.B., Helweg D.A., Dankiewicz L.A.** Investigating the dolphin's peripheral hearing system: acoustic sensitivity about the head and lower jaw // *Tehnnical Report.* 1865. 2001. Pp. 1–14.
- [9] **Dobbins P.F.** Dolphin sonar – modelling a new receiver concept // *Bioinspiration & Biomimetics.* Inst. Phys. Publ. UK. 2007. 2. Pp. 19–29.
- [10] **Рябов В.А.** Особенности акустического поля мешающих отражений и эхолокационный слух дельфина // *Биофизика.* 2008. Т. 53. № 3. С. 504–512.
- [11] **Ryabov V.A.** A dolphin lower jaw is a hydroacoustic antenna of the traveling wave. Abstracts of 146 meeting of ASA // *J. Acoust. Soc. Amer.* 2003. Vol. 114. No. 4. Pp. 2414–2415.
- [12] **Ryabov V.A.** Lower jaw – peripheric part of the dolphin echolocation hearing // *Belkovich V.M. Marine Mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers.* Moscow: KMK, 2004. Pp. 483–489.
- [13] **Ryabov V.A.** Mechanisms of a dolphin's echolocation hearing; Dible, S., Dobbins P., Flint, J. Harland E. Lepper P. *Bio-Acoustics 2007.* (Fourth Int. Conf. on Bio-Acoustics, Loughborough University, UK) // *Proceedings of the Institute of Acoustics.* 2007. Vol. 29. No. 3. Pp. 283–293.
- [14] **Schusterman R.J.** Behavioral methodology in echolocation by marine mammals // *R.-G. Busnel, J.F. Fish. Animal sonar systems.* New York: Plenum Publishing Corp., 1980. Pp. 11–41.
- [15] **Johnson C.S.** Sound detection thresholds in marine mammals // *Tavolga, W.N. Marine Bio-Acoustics II.* Oxford: Pergamon Press, 1967. Pp. 247–260.
- [16] **Johnson C.S.** Masked tonal threshold in the bottlenose porpoise // *J. Acoust. Soc. Am.* 1968. Vol. 44. No. 4. Pp. 965–967.
- [17] **Бабушина Е.С.** Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука // *Биофизика.* 1999. Т. 44. № 6. С. 1101–1108.
- [18] **Бабушина Е.С.** Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука // *Биофизика.* 2000. Т. 45. № 5. С. 927–934.
- [19] **Reysenbach de Haan F.W.** Hearing in whales // *Acta Otolaryngol. Suppl.* 1957. Vol. 134. Pp. 1–114.
- [20] **Fraser F.C., Purves P.E.** Hearing in the *Cetaceans*: Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans // *Bull. Brit. Museum Nat.*



History. Zool. 1960. Vol. 7. No. 1. Pp. 1–140.

[21] **Dudok van Heel W.H.** Sound and Cetacean // Neth. J. Sea. Res. 1962. Vol. 1. No. 4. Pp. 407–507.

[22] **Римская-Корсакова Л.К., Дубровский Н.А.** Участие двух путей проведения звуков к улитке в формировании пространственного слухового образа у дельфинов // Сенсорные системы. 1998. Т. 12. № 4. С. 497–506.

[23] **Popov V.V., Supin A.Y., Klishin V.O., et al.** Evidence for double acoustic windows in the dolphin. *Tursiops truncatus* // J. Acoust. Soc. Am.

2008. Vol. 123. No. 1. Pp. 552–560.

[24] **Ryabov V.A.** Properties of the dolphin's mandible horn // Marine Mammals of the Holarctic/ Ed. Boltunov A.N. Collection of Scientific Papers. Odessa: Astroprint Publishing House, 2008. Pp. 468–473.

[25] **Ryabov V.A.** Role of the mental foramens in dolphin hearing // Natural Science. 2010. Vol. 2. No. 6. Pp. 646–653.

[26] **Рябов В.А.** Механизмы приема и проведения звука у дельфина // Биофизика. 2014. Т. 59. № 3. С. 579–590.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

РЯБОВ Вячеслав Александрович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУН «Кардагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН», г. Феодосия. 298188, Российская Федерация, г. Феодосия, ПГТ Курортное, ул. Науки, 24
ryaboff@inbox.ru

Ryabov V.A. THE EFFECT OF ACOUSTIC SHIELDING THE REGION OF A DOLPHIN'S MENTAL FORAMENS ON ITS HEARING SENSITIVITY.

The effect of acoustic shielding the mental foramens of a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) on its auditory thresholds has experimentally been studied using the method of instrumental conditioned reflexes with food reinforcement. The detection thresholds of short broadband acoustic pulses deteriorated significantly (by 30–50 dB), under conditions of acoustic shielding the region of the mental foramens over the whole frequency band of a dolphin's hearing. Therefore, the mental foramens of its lower jaw take part in reception and conducting the sounds into the mandibular fat body in the entire frequency range of a dolphin's hearing. The obtained results give an experimental proof for the assumption that the morphological structures of the lower jaw play a role of the peripheral part of a dolphin's hearing. Now there are grounds to assume that Odontoceti have the similar peripheral part of their hearing. This assumption is based on similarity of their morphology.

DOLPHIN, HEARING THRESHOLD, MENTAL FORAMENS, SHIELDING, ACOUSTICS, LOWER JAW.

REFERENCES

[1] **J.G. McCormick, E.G. Wever, J. Palin, S.H. Ridgway**, Sound conduction in the dolphin ear, J. Acoust. Soc. Amer. 48 (6-2) (1970) 1418–1428.

[2] **T.H. Bullock, A.D. Grinell, E. Ikezono, et al.**, Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans, Z. Vergl. Physiol. 59 (2) (1968) 117–156.

[3] **K.S. Norris**, Some problems of echolocation in cetaceans, W. Tavolga, Marine bio-Acoustics, New York, Pergamon Press, 1964, 316–336.

[4] **K.S. Norris**, The evolution of acoustic mechanisms in Odontocete Cetaceans, E. Drake. Evolution and Environment, New Haven-Lond: Jail Univ. Press, 1968, 297–324.

[5] **S. Hemila, S. Nummela, T. Reuter**, A model of the odontocete middle ear, Her. Res. 133 (1-2) (1999) 82–97.

[6] **H.N. Koopman, S.M. Budge, D.R. Ketten, S.J. Iverson**, Topographical distribution of lipids inside the mandibular fat bodies of Odontocetes:

Remarkable complexity and consistency, J. Ocean. Engin. 31(1) (2006) 95–106.

[7] **B. Muhl, W.W.L. Au, J. Pawloski, P.E. Nachtigall**, Dolphin hearing: Relative sensitivity as a function of point of application of a contact sound source in the jaw and head region, J. Acoust. Soc. Amer. 105 (6) (1999) 3421–3424.

[8] **R.L. Brill, P.W.B. Moore, D.A. Helweg, L.A. Dankiewicz**, Investigating the dolphin's peripheral hearing system: acoustic sensitivity about the head and lower jaw, Technical Report 1865. (2001) 1–14.

[9] **P.F. Dobbins**, Dolphin sonar – modelling a new receiver concept, Bioinspiration & Biomimetics, Inst. Phys. Publ., UK. 2 (2007) 19–29.

[10] **V.A. Ryabov**, Osobennosti akusticheskogo polya meshayushchikh otrazheniy i ekholokatsionnyy slukh delfina, Biofizika. 53(3) (2008) 504–512.

[11] **V.A. Ryabov**, A dolphin lower jaw is a hydroacoustic antenna of the traveling wave, Abstracts of 146 meeting of ASA, J. Acoust. Soc.

Amer. 114(4) (2003) 2414–2415.

[12] **V.A. Ryabov**, Lower jaw – peripheric part of the dolphin echolocation hearing / Belkovich V.M. Marine Mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers. Moscow: KMK, 2004. P. 483–489.

[13] **V.A. Ryabov**, Mechanisms of a dolphin's echolocation hearing, Dible, S., Dobbins P., Flint, J. Harland E. Lepper P. Bio-Acoustics 2007, (Fourth Int. Conf. on Bio-Acoustics, Loughborough University, UK), Proceedings of the Institute of Acoustics. 29(3) (2007) 283–293.

[14] **R.J. Schusterman**, Behavioral methodology in echolocation by marine mammals, R.-G. Busnel, J.F. Fish, Animal sonar systems, New York, Plenum Publishing Corp., 1980, 11–41.

[15] **C.S. Johnson**, Sound detection thresholds in marine mammals, Tavolga W.N. Marine Bio-Acoustics II. Oxford, Pergamon Press, 1967, 247–260.

[16] **C.S. Johnson**, Masked tonal threshold in the bottlenose porpoise, J. Acoust. Soc. Am. 44(4) (1968) 965–967.

[17] **E.S. Babushina**, Zvukovaya retseptsiya morskikh mlekopitayushchikh v zavisimosti ot parametrov i putey provedeniya zvuka [The sound reception of marine mammals as a function of parameters and the ways of sound conduction], Biofizika. 44(6) (1999) 1101–1108.

[18] **E.S. Babushina**, Zvukovaya retseptsiya morskikh mlekopitayushchikh v zavisimosti ot parametrov i putey provedeniya zvuka [The sound reception of marine mammals as a function of parameters and the ways of sound conduction],

Biofizika. 45(5) (2000) 927–934.

[19] **F.W. Reysenbach de Haan**, Hearing in whales, Acta Otolaryngol. Suppl. 134 (1957) 1–114.

[20] **F.C. Fraser, P.E. Purves**, Hearing in the cetaceans: Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans, Bull. Brit. Museum Nat. History, Zool. 7(1) (1960) 1–140.

[21] **W.H. Dudok van Heel**, Sound and cetacean, Neth. J. Sea. Res. 1(4) (1962) 407–507.

[22] **L.K. Rimskaya-Korsakova, N.A. Dubrovskiy**, Uchastiye dvukh putey provedeniya zvukov k ulitke v formirovaniy prostranstvennogo slukhovogo obraza u delfinov [Sharing of the two ways of the sound conduction to the coclea when spatial hearing image forms in dolphins], Sensornyye sistemy. 12(4) (1998) 497–506.

[23] **V.V. Popov, A.Y. Supin, V.O. Klishin, et al.**, Evidence for double acoustic windows in the dolphin, Tursiops truncatus, J. Acoust. Soc. Am. 123(1) (2008) 552–560.

[24] **V.A. Ryabov**, Properties of the dolphin's mandible horn, Marine Mammals of the Holarctic, Ed. Boltunov, A.N. Collection of Scientific Papers, Odessa, Astroprint Publishing House (2008) 468–473.

[25] **V.A. Ryabov**, Role of the mental foramen in dolphin hearing, Natural Science. 2(6) (2010) 646–653.

[26] **V.A. Ryabov**, Mexanizmy priyema i provedeniya zvuka u delfina [Mechanisms of sound reception and conducting in a dolphin], Biofizika, 59(3) (2014) 579–590.

THE AUTHOR

RYABOV Vyacheslav A.

T.I. Vyzemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS
24 Nauki St., Kurortnoye, Feodosiya, 298188, Russian Federation
ryaboff@inbox.ru