

М.А. Поляков¹, канд. биол. наук, зав. лаб., Е.С. Бабушина¹, канд. биол. наук
**БИОАКУСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕЛЬФИНОВ И ТЮЛЕНЕЙ
В КАРАДАГСКОМ ДЕЛЬФИНАРИИ: ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
И МЕХАНИЗМЫ РАБОТЫ СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА**

Представлен обзор экспериментальных исследований слуховой рецепции, характеристик пространственного слуха, механизмов акустической ориентации черноморских дельфинов вида афалина (*Tursiops truncatus p.*) и тюленей (*Callorhinus ursinus u Pusa caspica*), выполненных в лаборатории морских млекопитающих Карадагского природного заповедника.

Ключевые слова: дельфин, тюлень, акустический сигнал, локализация, слуховая рецепция, Карадагский заповедник

В процессе эволюции у млекопитающих, далеких по происхождению, но обитающих в одной, водной среде, сформировалась сложная, очень чувствительная слуховая система с несколькими каналами проведения звука, тонкой частотной настройкой, позволяющая им прекрасно ориентироваться в окружающем пространстве, легко обнаруживать, распознавать, определять координаты добычи, возможного источника опасности или просто постороннего объекта. Чрезвычайно важную роль в проведении полезных звуковых сигналов и шумов, в направленном слуховом приеме играют периферические структуры органа слуха морских млекопитающих, поражающие своим совершенством.

Если сопоставить основные характеристики слуха с анатомическими, морфологическими, функциональными адаптациями звукопроводящих структур различных видов животных, можно получить поистине золотой ключ к пониманию конкретных механизмов обработки акустической информации.

В лаборатории морских млекопитающих Карадагского природного заповедника более 35 лет проводятся исследования слуховой рецепции, особенностей и механизмов акустической ориентации черноморских дельфинов афалин и более 25 лет – ластоногих, представителей ушастых и настоящих тюленей (северные морские котики и каспийская нерпа) с применением методики инструментальных условных рефлексов с пищевым подкреплением.

Впервые в одной лаборатории проведены комплексные исследования характеристик слуха, особенностей и механизмов акустической ориентации животных с разнообразными адаптивными модификациями периферических структур органа слуха; накоплен колоссальный экспериментальный материал, подтверждающий уникальные возможности слухового анализатора водных и полуводных животных.

Результаты наших исследований и обзор работ других авторов приведены в наших публикациях (Бабушина, 1979, 1986, 1990, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001а,б,в; Бабушина, Заславский, 1982; Бабушина и др., 1986, 1990,а,б, 1991; Заславский, Бабушина, 1986, 1990; Бабушина, Юркевич, 1994а,б; Бабушина, Поляков, 2001, 2003, 2004, 2008 а,б, 2009; Babushina, Polyakov, 2011 и др.).

¹ Государственное бюджетное учреждение науки и охраны природы Республики Крым «Карадагский природный заповедник», г. Феодосия, РФ.

В настоящей статье представлен обзор наиболее важных результатов наших работ. Каждое из приводимых ниже цифровых значений, каждый научный вывод получены в результате многих сотен, тысяч, десятков тысяч и более испытаний – предъявлений акустического стимула.

Основой большинства экспериментальных задач, связанных с изучением слухового анализа, является измерение чувствительности слуха (частотно-пороговых характеристик) во всем диапазоне слышимых и иногда неслышимых (в общепринятом смысле) частот. Область наибольшей чувствительности слуха подопытных дельфинов захватывает широкую зону – от 20 до 100–130 кГц, где наименьшие величины слуховых порогов в воде составляют –30 – –45 дБ относительно 1 мкб при длительности тональных импульсов 100 мс (Бабушина, 1999 и др.). Здесь и ниже пороговые значения для всех задач рассчитаны по уровню 75% положительных реакций животных.

Экспериментально доказано, что полуводные животные (в частности, тюлени) слышат в воде так же хорошо, как человек в воздухе. Оптимальная работа органа слуха ластоногих под водой обеспечивается сохранением замкнутого объема воздуха в наружном ухе, структурными модификациями наружного, среднего и внутреннего уха.

По нашим данным (Бабушина и др., 1991) в диапазоне частот 0,5–40 кГц область наибольшей чувствительности слуха северного морского котика в воде приходится на частоты 5–17 кГц (–41–45 дБ относительно 1 мкб). Звуки, предъявляемые в воздухе, воспринимаются морским котиком в диапазоне частот 0,1–25 кГц с наибольшей чувствительностью на частотах 2–16 кГц (11–20 дБ относительно $0,0002 \text{ дин}\cdot\text{см}^{-2}$). Возможности обнаружения морским котиком подводных и воздушных звуков более близки к таковым у настоящих тюленей. Обыкновенный тюлень уступает коту в среднем на 10 дБ, а морской лев – на 20–25 дБ.

Область наибольшей чувствительности слуха каспийского тюленя к подводным звукам соответствует частотам 5–20 кГц (–30 – –35 дБ относительно 1 мкб). Вне этой зоны пороги повышаются, достигая –7 – 13 дБ относительно 1 мкб на частотах соответственно 1 и 40 кГц. Слуховые пороги, измеренные у каспийского тюленя в воздухе в диапазоне частот 0,5–20 кГц, достигают наименьших значений на частотах 1–5 кГц (20–25 дБ относительно $0,0002 \text{ дин}\cdot\text{см}^{-2}$) и повышаются на краях исследованного диапазона частот до 40–45 дБ относительно указанного выше стандартного уровня. Как в воде, так и в воздухе на частотах наименьших порогов каспийский тюлень уступает северному морскому коту на 7–10 дБ (Бабушина, 1990).

Чувствительность слуха ластоногих к подводным звукам на 15–20 дБ превышает чувствительность в воздушной среде и лишь на 7–15 дБ уступает таковой дельфинов при сравнении на частотах наилучшего (для каждого вида) слухового восприятия. Чувствительность слуха настоящих тюленей к подводным звукам всего на 7–10 дБ ниже чувствительности слуха человека в воздухе.

Большая часть наших работ посвящена исследованию пространственного слуха дельфинов и тюленей, их способности определять направление на источник звука – обязательного условия успешной ориентации и выживания.

В результате многочисленных экспериментов на людях и некоторых наземных животных, проведенных еще в прошлом веке, установлены три фактора, обуславливающие локализацию источника звука в горизонтальной плоскости и основанные на бинауральных различиях во времени прихода сигнала, в фазе и в интенсивности звукового стимула. Следует ожидать, что теория бинаурального

слуха, разработанная при исследовании наземных млекопитающих, верна и для животных, обитающих в воде.

В статье (Бабушина, Поляков, 2009) приведены результаты сравнительного анализа пространственного слуха наземных, полуводных и водных млекопитающих на основании собственных экспериментальных данных.

Предельные углы локализации северным морским котиком источника тональных импульсов в воде соответствуют азимуту излучателя $6,5 - 7,5^\circ$; в воздухе – $3,5 - 5,5^\circ$.

Источник широкополосных шумовых импульсов, несущих несколько бинауральных признаков локализации, пеленгуется морским котиком с большей точностью, чем источник тональных импульсов, – 3° в воде и $2 - 5^\circ$ в воздухе (Бабушина, Заславский, 1982; Бабушина и др., 1991; Бабушина, Поляков, 2004). Вопреки ожиданиям, существенного увеличения точности локализации в воздухе (по сравнению с результатами для воды) – приблизительно пятикратного, согласно теории бинаурального слуха, вследствие уменьшения скорости звука, и, следовательно, увеличения бинауральных временных различий – не наблюдалось. Возможно, это объясняется изменением системы резонансов и передаточных характеристик наружного уха морского котика, слегка приоткрытого на воздухе. Кроме того, ушные раковины котика свернуты трубочкой и ориентированы спереди назад, что тоже не благоприятствует направленному слуховому приему в воздушной среде.

Для животных, большая часть жизни которых проходит в воде, крайне важно хорошо ориентироваться в трехмерном пространстве. По нашим данным (Бабушина и др., 1990б; Бабушина, Юркевич, 1994а) точность определения морским котиком направления прихода звука в вертикальной плоскости в воде зависит от параметров акустических сигналов и составляет (при полном размахе угла, т.е. угла между верхним и нижним излучателями при нулевом азимуте): $7 - 8^\circ$ – для щелчков, широкополосных шумов, узкополосных шумовых импульсов с центральными частотами $2 - 4$ кГц; $12 - 20^\circ$ – для непрерывных узкополосных шумов и шумовых импульсов с центральными частотами $5 - 20$ кГц; $18 - 20^\circ$ – для тональных импульсов с плавными фронтами изменения амплитуды.

Точность локализации морским котиком источника звука по вертикали в воздухе (Бабушина, 1998) при ненулевых значениях азимута излучателей – ($27^\circ - 35^\circ$) составляет (полный размах угла): $14,5$ и 21° соответственно для широкополосных и узкополосных (с центральной частотой 5 кГц) шумовых импульсов. Источник узкополосных шумовых импульсов с центральными частотами 2 , 4 и 10 кГц локализуется котиком на уровне случайного выбора (при углах между излучателями – $22 - 30^\circ$). Из приведенных данных видно, что способность морского котика определять направление на источник звука в вертикальной плоскости в воздухе зависит от параметров акустических сигналов, как и у человека, повышается для звуков со сложным спектром (содержащих больше информации о координатах источника звука) и в $1,5 - 2$ раза хуже, чем в воде (что отчасти можно отнести за счет различных у морского котика звукопроводящих каналов в воде и в воздухе). Возможно, морской котик, как и человек, использует также дополнительные бинауральные предпосылки локализации по вертикали за счет легкой асимметрии ушей.

Оказалось, что в воздухе направление на источник звука в медиальной (при нулевых значениях азимута излучателей) вертикальной плоскости, а также при азимуте 90° морской котик определять не способен. Причина, вероятно, в том, что ушная раковина морского котика очень проста по структуре, она глад-

кая, свернута трубочкой и имеет специфическую ориентацию – спереди назад. Такая раковина не способна создать сложную комбинацию дифракционной картины, резонансов, отражений, характерных для ушной раковины человека (с множеством складок, выступов). Зато в воде тюлень может блеснуть своими способностями с гораздо меньшими усилиями – наружное ухо закрыто, слуховые проходы окружены многочисленными кровеносными синусами вблизи барабанной перепонки с двух сторон, акустическое сопротивление воды и мягких тканей головы согласуются прекрасно. Идеальные условия для успешного определения координат источника звука даже в медиальной (при нулевом азимуте) вертикальной плоскости, что наш котик легко и доказал (как указано выше).

Предельные углы локализации двумя дельфинами-афалинами источника акустических сигналов в горизонтальной плоскости в воде составляют: для тональных посылок длительностью 1 с, частотой 5, 20 и 120 кГц соответственно 4,5, 4° и менее 2°; для импульсов с параметрами в пределах эхолокационных сигналов – 1,5–2° (Бабушина, 1979).

В вертикальной плоскости величины предельных углов локализации дельфином-афалиной тональных сигналов частотой 5, 20 и 120 кГц находятся в диапазоне 2 – 2,5°; последовательности импульсных щелчков с несущей частотой 120 кГц и экспоненциальной формой фронтов локализуются дельфином с точностью 1,5° (Бабушина, Поляков, 2008а).

Из представленных результатов видно, что дельфины с высокой точностью способны определять направление на источник звука не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскости. Такие жизненно важные свойства слухового анализатора обусловлены сложным комплексом звукопроводящих структур этих животных.

Подробный обзор работ, в которых изучались особенности звукопроведения у морских млекопитающих, приведен в статье (Бабушина, 2001а). Из поздних публикаций по этой теме следует отметить работы (Рябов, 2004; Koorman et al., 2006).

Многими авторами экспериментально подтверждены два пути прохождения звука у дельфинов: через нижнюю челюсть и слуховые проходы. Нижняя челюсть является основным проводником звуков частотой выше 30 кГц. Звуки более низких частот поступают по двум каналам – по слуховым ходам и нижней челюсти, причем в данном случае слуховые проходы играют главную роль. Слуховой проход и нижняя челюсть дельфина в совокупности с окружающими их тканями в значительной степени формируют направленность восприятия звукового сигнала (Purves, Utrecht, 1964). Сканирующие движения головой способствуют более точному анализу различий в интенсивности и спектральной картине на двух приемниках (Белькович, Солнцева, 1970).

Сложные звуки как бы «рассыпаются» по звукопроводящим каналам, взаимодействуют с ними, изменяются, создавая специфический спектральный рисунок в слуховых центрах в зависимости от координат источника звука.

Сравнивая величины предельных углов локализации дельфином источника моночастотных акустических сигналов в вертикальной плоскости, можно предположить существование разных, но в равной степени эффективных механизмов локализации на различных частотах. Это согласуется с данными, полученными нами при локализации дельфинами различных звуков в горизонтальной плоскости (Бабушина, 1979), а также с результатами работ по изучению локализации источника звука других авторов (Terhune, 1974; Moore, 1975; Renauld, Popper, 1975).

Животное с незакрепленной головой (как в наших экспериментах) может определять вертикальные координаты источника звука, запоминая на короткое время параметры сигналов и сравнивая их с характеристиками звуков при другом положении головы (Renauld, Popper, 1975).

По результатам наших исследований локализационные способности дельфинов превышают аналогичные возможности полуводных животных – ластоногих, в частности северного морского котика, в 1,6 – 1,8 раза в горизонтальной плоскости и в 5 – 9 раз в вертикальной плоскости (при сравнении в оптимальных для каждого вида диапазонах частот) (Бабушина, Юркевич, 1994а; Бабушина 1998; Бабушина, Поляков, 2004). Очевидно, для успешной вертикальной локализации необходим определенный комплекс высокочастотных составляющих спектра. Естественно, с такой задачей с легкостью мог справиться только сложный слуховой анализатор дельфина, в значительной степени сформировавшийся вследствие развития функции эхолокации.

Из всех исследованных представителей морских млекопитающих дельфины отличаются самым точным анализом акустического пространства.

Из вышеизложенного ясно, какую важную роль в формировании слухового образа и пространственном слухе морских млекопитающих играют звукопроводящие структуры головы.

Экспериментально установлено также, что дельфин хорошо слышит подводные звуки и в тех случаях, когда его голова приподнята над водой (Заславский, Бабушина, 1986).

Эти данные послужили поводом для постановки большой серии экспериментов по исследованию звукопроводящих свойств тканей тела дельфинов и ластоногих. Нами показано, что в широком диапазоне частот слухового восприятия каспийский тюлень, с его толстым слоем подкожного жира и промокаемым меховым покровом, гораздо лучше слышит подводные звуки, поступающие к слуховым ходам, среднему и внутреннему ушам по тканям тела (при подъеме головы над водой), чем северный морской котик, экранирующие свойства мехового покрова которого в значительной степени определяются содержащимся в нем воздухом (Заславский, Бабушина, 1990; Бабушина, 2000). Звукопроводение по тканям тела морского котика вероятно зависит также от изменения резонансов открытых на воздухе ушных раковин и слуховых ходов и, предположительно (на некоторых частотах), дополнительной рецепции звука через лапы. Особенности звукопроводения по телу каспийского тюленя и морского котика подтверждают определяющую роль канала восприятия через наружное ухо в подводном слухе ластоногих, по крайней мере, на низких частотах. Нами показано также, что в аналогичных условиях (при подъеме головы над водой) величина слуховых порогов дельфина определяется степенью изоляции (высотой подъема) от воды звукопроводящих структур головы (слуховых ходов и нижней челюсти) во всех исследованных диапазонах частот (5 – 100 кГц) и длительностей импульсов (0,1 – 100 мс). Ткани тела дельфина характеризуются эффективными звукопроводящими свойствами в широком диапазоне частот слухового восприятия и являются существенным звеном слуховой рецепции (Бабушина, 1999, 2000).

Нами исследовано также проведение тональных и сложных звуков по телу дельфина афалины (Бабушина, Поляков, 2008). Подводные слуховые пороги дельфина измерялись в зависимости от параметров (тональных импульсов в диапазоне частот 5 – 40 кГц и различных шумов) и путей проведения звука в условиях полного и частичного (голова над водой, на высоте 50 см от ее поверхности,

при звукопроведении по тканям тела) погружения животного в воду. Показано, что подводные слуховые пороги дельфина повышаются на 6–27 дБ в условиях звукопроведения по тканям тела (в наименьшей степени для тональных импульсов частотой 10 и 20 кГц). Величины слуховых порогов для тональных импульсов и узкополосных шумов очень близки между собой как в условиях полного погружения, так и при звукопроведении по тканям тела. Различия в слуховых порогах дельфина в условиях полного и частичного погружения возрастают с увеличением как частоты тональных импульсов, так и центральной частоты узкополосных шумов (при практически неизменной чувствительности слуха к звукам исследованных частот в условиях полного погружения). Для широкополосного шума различия в слуховых порогах в условиях полного погружения и в условиях звукопроведения по телу также (как и на частоте 40 кГц) достигают 24, 27 дБ у дельфинов и практически отсутствуют (как и для других звуков) у каспийского тюленя (Бабушина, 1999, 2000). Другими словами, проведение тональных импульсов и узкополосных шумов высоких частот (как минимум от 40 кГц), а также высокочастотных составляющих сложных звуков по тканям тела дельфинов явно затруднено, в то время как у настоящих тюленей в этом плане проблем нет.

Можно, конечно, усомниться в том, что звуки, поступающие из воды по тканям тела животных, достигают внутреннего уха, возможно, в этом случае проявляется рецепция иного рода?

Восприятие звука структурами внутреннего уха регистрируется, как правило, электрофизиологическими методами, обычно измерением микрофонных потенциалов улитки. В поведенческих экспериментах с использованием условно-рефлекторных методик можно получить косвенное доказательство собственно слуховой (а не какой-либо иной) рецепции звука. Так, например, при изучении временной суммации (понижения слуховых порогов с возрастанием длительности импульсов) в слухе морских млекопитающих в условиях звукопроведения по тканям тела (при частичном погружении животного) можно определить, достигает ли звуковой сигнал внутреннего уха. Наши исследования временной суммации в слухе морских млекопитающих при полном и частичном их погружении в воду показали, что звуковые сигналы, поступающие из воды по телу дельфина афалины и северного морского котика, достигают внутреннего уха – временная суммация проявлялась в обоих случаях (Бабушина, 1999). Причем временная суммация в слухе дельфина наблюдалась на всех частотах (5, 10, 20, 50, 100 кГц) в условиях полного и частичного погружения, а у морского котика была явно выражена в аналогичных условиях на исследованных частотах 10 и 30 кГц и очень слабо – на частоте 5 кГц.

На частоте 5 кГц различия слуховых порогов морского котика в условиях полного и частичного погружения достигают 45–50 дБ (при длительностях импульсов 100, 10 мс соответственно), а на частоте 30 кГц – всего 5 и 9 дБ (при тех же длительностях тональных импульсов). Можно было бы ожидать, что экранирующие свойства воздушной прослойки, содержащейся в подпушке мехового покрова морского котика, больше скажутся на проведении звуков высоких частот. Однако при звукопроведении по тканям тела этого животного может осуществляться рецепция звука через лапы, вероятно, по кровеносной и лимфатической системам (Ramprasad et al., 1971; Repenning, 1972; Солуха, Мантуло, 1973).

Следует учитывать также, что у котика на воздухе ушные раковины и слуховые проходы, играющие важную роль в слуховом восприятии в водной среде, открыты. Возможно, отчасти именно этим обстоятельством – изменением на

воздухе резонансов ушных раковин и слуховых проходов – объясняются столь существенные различия в слуховых порогах котика в условиях полного и частичного (при подъеме головы над водой) погружения на частоте 5 кГц.

Возможно, столь малая глубина суммации на частоте 5 кГц при подъеме головы над водой объясняется тем, что котик, слуховые пороги которого возросли на 45–50 дБ относительно подводных, обнаруживал сигнал в данном случае по частоте следования импульсов. Ситуация для животного была трудная: при открытых на воздухе ушных раковинах и слуховых проходах изменилась система резонансов наружного уха, слуховые пороги круто возросли, а подводные звуки (частотой 5 кГц) малых длительностей, вероятно, были едва слышны или вообще были подпороговыми. В таких условиях частота следования коротких импульсов могла вызвать (возможно, за счет усиления тканевыми структурами и измененной системы резонансов наружного уха) колебания косточек среднего уха.

Еще одно доказательство того, что звуки, поступающие по тканям тела морских млекопитающих, достигают центральных отделов слухового анализатора, мы получили в результате измерения дифференциальных порогов по частоте (ДПЧ). Минимально различимые изменения частоты измерялись у дельфина афалины и северного морского котика в воде в зависимости от частоты сигнала и путей проведения звука в условиях полного и частичного погружения животных в воду (Бабушина, Поляков, 2003).

В диапазоне частот 5–100 кГц ДПЧ дельфина изменяются от 0,46–0,60% до 0,21–0,34%, понижаясь с возрастанием частоты, и практически не зависят от путей проведения звука. Наименьшие значения ДПЧ северного морского котика в воде соответствуют частотам наибольшей чувствительности слуха, изменяются от 1,7 до 1–2,3% в диапазоне частот 1–20 кГц, резко повышаются на краях диапазона частот слухового восприятия и слабо зависят (в диапазоне частот 5–40 кГц) от путей проведения звука. Кстати, подводные значения ДПЧ морского котика хорошо согласуются с результатами, показанными этим же котиком ранее при исследовании частотного различения в слухе морского котика в воде и в воздухе: ДПЧ котика при различении чистого и частотно-модулированного тонов составили 1–2% в воде на частотах 1–30 кГц и – 1,6–1,8% в воздухе на частотах 3–5 кГц (Бабушина и др., 1986). ДПЧ у наших животных соизмеримы со значениями ДПЧ, исследованными другими авторами у дельфинов и наземных млекопитающих, включая человека (Сухорученко, 1971, 1973; Белькович, Дубровский, 1976; Ehret, 1977; Слуховая система, ред. Альтмана, 1990).

ДПЧ дельфина (в условиях полного погружения) наиболее близки такому же человеку (в воздухе), а подводные ДПЧ морского котика – порогам частотного различения кошки и мыши (в воздухе).

Близость порогов частотной слуховой дискриминации в условиях полного и частичного погружения животных в воду доказывает, что звуки, поступающие по тканям тела морских млекопитающих, достигают внутреннего уха.

Обитателям моря и суши постоянно приходится обнаруживать, распознавать и анализировать разнообразные звуки на фоне различных шумов. Маскировку в слухе морских млекопитающих исследовали многие авторы с различными целями, в частности для определения остроты частотной настройки слуха, а также для оценки чувствительности слуха животных в воздухе и воде. Как показали результаты работ ряда авторов (Fraser, Purves, 1960; Purves, Utrecht, 1964; Purves, 1966; Белькович, Солнцева, 1970), а также наши исследования маскировки акустических сигналов широкополосным и узкополосными шумами в условиях полного и частичного погружения животных (дельфина и каспийско-

го тюленя) в воду (Бабушина, 1999, 2000), каналы проведения звуковых колебаний к внутреннему уху водных и полуводных животных представляют собой не пассивные звукопроводящие тракты, а структурно-функциональные образования, вероятно, взаимодействующие с проводимым сигналом, изменяющие спектральную структуру сложного звука, частично декодирующие направление его поступления. К такому выводу мы пришли, исходя из того, что в условиях звукопроведения по тканям тела широкополосный шум маскировал сигнал (неожиданно) так же сильно, как и узкополосный шум. Вероятно, распространение звука по телу дельфина сопровождается изменением амплитудно-частотной структуры широкополосных звуков (Бабушина, 1999).

Пороги обнаружения каспийским тюленем акустических сигналов различных частот измерялись в присутствии широкополосного и узкополосных шумов (с различными центральными частотами) в зависимости от среды поступления (из воздуха или из воды) и путей проведения звука (в условиях полного и частичного погружения животного в воду) сигнала и шумового маскира. Показано, что воздушный и подводные каналы звукопроведения у каспийского тюленя функционально взаимосвязаны. Уровень маскировки в слухе каспийского тюленя определяется каналами проведения сигнала и шума (воздушным – через наружное ухо, подводными – через ткани и структуры головы и по тканям тела), чувствительностью слуха к сигналу и маскеру, их спектральным составом. Ткани тела тюленя, по-видимому, существенно изменяют амплитудно-частотные характеристики звука (Бабушина, 2000).

На основании вышеизложенного первичное звено слуховой рецепции морских млекопитающих можно охарактеризовать как сложный анатомо-морфофункциональный комплекс звукопроводящих трактов (включая ткани туловища), обеспечивающий поступление акустической информации к слуховым центрам.

Для выяснения конкретных особенностей функционирования каждого из звукопроводящих каналов необходимы дальнейшие исследования, возможно, с применением новых методик. Животные, прекрасно ориентирующиеся в окружающем пространстве посредством слуха, являются не только важными объектами исследований фундаментальной науки, но могут занять должное место и в прикладных разработках.

Литература

Бабушина Е.С. Локализация дельфином источника тональных импульсных сигналов в воде и в воздухе // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1979. – № 3. – С. 119–121.

Бабушина Е.С. Чувствительность слуха афалины к звукам в воздухе // Морские млекопитающие / Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). – Архангельск, 1986. – С. 16–17.

Бабушина Е.С. Подводная и воздушная аудиограммы каспийского тюленя // Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.). – М., 1990. – С. 10–11.

Бабушина Е.С. Подводная и воздушная аудиограммы каспийского тюленя // Сенсорные системы. – 1997. – Т. 11. – № 2. – С. 101–106.

Бабушина Е.С. Локализация северным морским котиком (*Callorhinus ursinus*) источника акустических сигналов в вертикальной плоскости в воздушной среде // Сенсорные системы. – 1998. – Т. 12. – № 4. – С. 444–451.

Бабушина Е.С. Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука // Биофизика. – 1999. – Т. 44. – Вып. 6. – С. 1101–1108.

Бабушина Е.С. Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука – II // *Биофизика*. – 2000. – Т. 45. – № 5. – С. 927–934.

Бабушина Е.С. Особенности звукопроводения у млекопитающих в водной среде // *Биофизика*. – 2001а. – Т. 46. – Вып. 1. – С. 80–87.

Бабушина Е.С. Слуховая рецепция морских млекопитающих (исследования в Карадагском дельфинарии) // *Актуальные вопросы развития инновационной деятельности в государствах с переходной экономикой / Материалы Международной научно-практической конференции к 80-летию Национальной Академии наук Украины*. – Симферополь: СОНАТ. – 2001б. – С. 51–52.

Бабушина Е.С. Слуховая рецепция, особенности акустической ориентации морских млекопитающих // *Карадаг. История, биология, археология / Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И.Вяземского*. Симферополь: СОНАТ. – 2001. – С. 230–235.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л. Исследование точности локализации источника звука под водой у морского котика // *Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих / Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. (г. Астрахань, 5–8 октября 1982г.)*, д.с.п. М., 1982. – С. 34.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л., Красницкий Б.Ю., Юркевич Л.И. Чувствительность слуха северного морского котика к изменению частоты в водной и воздушной средах // *Морские млекопитающие / Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.)*. – Архангельск, 1986. – С. 18–19.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л., Юркевич Л.И. Направленность слухового приема морского котика в горизонтальной плоскости в водной и воздушной средах // *Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.)*. – М., 1990а. – С. 7–8.

Бабушина Е.С., Заславский Г.Л., Юркевич Л.И. Характеристики слуха северного морского котика в водной и воздушной средах: аудиограммы, дифференциальные пороги по частоте // *Биофизика*. – 1991. – Т. 36. – Вып. 5. – С. 904–907.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Локализация суммы акустических сигналов северным морским котиком в воздушной среде // *Биофизика*. – 2001. – Т. 46. – Вып. 3. – С. 557–562.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Частотное различие в слухе дельфина афалины и северного морского котика в зависимости от параметров и путей проведения звука // *Биофизика РАН*. – 2003. – Т. 48. – Вып. 2. – С. 332–336.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Локализация источника звука северным морским котиком в горизонтальной плоскости в водной и воздушной средах // *Биофизика РАН* – 2004. – Т. 49. – Вып. 4. – С. 723–726.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Локализация дельфином афалиной источника акустических сигналов в вертикальной плоскости // *Биофизика*. – 2008а. – Т. 53. – Вып. 3. – С. 499–503.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Проведение тональных и сложных звуков по телу дельфина афалины // *Биофизика*. – 2008б. – Т. 53. – Вып. 3. – С. 495–498.

Бабушина Е.С., Поляков М.А. Сравнительный анализ пространственного слуха наземных, полуводных и водных млекопитающих // *Карадаг–2009 / Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины*. Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика. – 2009. – С. 493–507.

Бабушина Е.С., Юркевич Л.И., Красницкий Б.Ю. Локализация морским котиком источника подводных звуков в вертикальной плоскости // *Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.)*. – М., 1990. – С. 9–10.

Белькович В.М., Дубровский Н.А. Сенсорные основы ориентации китообразных. Л., 1976. – С. 204.

Белькович В.М., Солнцева Г.Н. Морфофункциональные особенности органа слуха дельфина // *Зоол. журн*. – 1970. – Т. 49. – Вып. 2. – С. 275–282.

Заславский Г.Л., Бабушина Е.С. Звукопроводение по телу дельфина // Морские млекопитающие / Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). Архангельск, 1986. – С. 141–142.

Заславский Г.Л., Бабушина Е.С. Звукопроводение по телу каспийского тюленя и морского котика // Морские млекопитающие / Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.). – М., 1990. – С. 108.

Рябов В.А. Нижняя челюсть – периферический отдел эхолокационного слуха дельфина / Сб. научн. трудов меж. конф. ММ Голарктики – 2004. – С. 483–489.

Слуховая система. / Ред. Альтман А.Я. – Л.: Наука, 1990. – 620 с.

Солуха Б.В., Мантуло А.Г. Некоторые вопросы экологии и морфологии животных // Материалы VIII науч. конф. – Киев, 1973. – С. 53–55.

Сухорученко М.Н. // Тр. Акуст. Инст. – М., 1971. – В. 17. – С. 54–59.

Сухорученко М.Н. // Физиол. Журн. СССР. – 1973. – Т. 9. – С. 1205–1210.

Babushina E., Polyakov M. Comparative analysis of spatial hearing of terrestrial, semiaquatic and aquatic mammals // Advances in sound localization / Edited by Pawel Strumillo, 2011. – P. 477–492.

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. Mus. Nat. History, Zool. – 1960. – V. 7. – N. 1. – P. 1–140.

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 // I.E.E.E. J. of Oceanic Engineering. – 2006. – V. 31. – N. 1. – P. 95–106.

Ehret G. // Naturwissenschaften. – 1977. – B. 64. – S. 461–470.

Moore P.W.B. Underwater localization of click and pulsed pure-tone signals by the California sea lion (*Zalophus californianus*) // J. Acoust. Soc. Amer. – 1975. – V. 57. – N. 2. – P. 406–410.

Purves P.E. The anatomy and physiology of the outer and middle ear in cetaceans // Whales, dolphins and porpoises / Ed. K.S. Norris. Berkeley; Los Angeles: Univ. of California Press, 1966. – P. 320–380.

Purves P.E., Utrecht W.L. The anatomy and function of the ear of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* // Beaufortia. – 1964. – V. 3. – N. 9. – P. 241–255.

Ramprasad F., Corey S., Ronald K. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). XIII. The gross and microscopic structure of the auditory meatus // Can. J. Zool. – 1971. – V. 49. – N. 2. – P. 241–248.

Renaud D.L., Popper A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* // J. Exp. Biol. – 1975. – V. 63. – N. 3. – P. 569–585.

Repenning C.A. // Functional Anatomy of Marine Mammals / By ed. R.J. Harrison. – London: Acad. Press. – 1972. – V. 1. – P. 307–331.

Terhune J.M. Directional hearing of a harbor seal in air and water // J. Acoust. Soc. Amer. – 1974. – V. 56. – N. 6. – P. 1662–1665.

Bio-acoustic investigations of dolphins and seals in Karadag dolphinarium (functional characteristic and mechanisms of hearing analisator work). М.А. Polyakov, Е.С. Babushina. The review of experimental investigations of hearing perception, the characteristics of spatial hearing and acoustic orientation mechanisms of Black Sea dolphins (*Tursiops truncatus* p.) and seals (*Callorhinus ursinus* and *Pusa caspica*) in marine mammals laboratoty (Karadag dolphinarium).

Key words: Dolphin, Seals, Acoustic Signal, Localization, Hearing Perception.