

УДК 599.537:534.88:534.75/.77

ИЗУЧЕНИЕ КОСТЕЙ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ *DELPHINUS DELPHUS* КАК ЭЛЕМЕНТА НАРУЖНОГО ОРГАНА СЛУХА*

Романов Б. В.

Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал
ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
пгт. Курортное, г. Феодосия, Российская Федерация
e-mail: bvromanov@gmail.com

Процесс проведения акустических сигналов к внутреннему уху зубатых китообразных является одним из ключевых вопросов устройства сонара этих животных, но до сих пор у исследователей нет однозначного ответа на него. Основная роль в проведении высокочастотной составляющей звука отводится морфологическим структурам нижней челюсти. Считается, что звук в эти структуры проникает через «акустические окна» - область в каудальной части каждой из половин нижней челюсти. По другой версии прохождение звука начинается в ростральной части через подбородочные каналы. До сих пор изучение этого вопроса производилось только на костях нижней челюсти *Tursiops truncatus*. В данной работе подобные данные получены из анализа морфологии костей *Delphinus delphus*.

Ключевые слова: дельфин; нижняя челюсть; слух; тимпанопериотический комплекс; мандибулярный канал.

Введение

Одним из дискуссионных вопросов в изучении эхолокации зубатых китообразных (подотряд *Odontoceti*) является звукопроведение акустических колебаний из внешней среды к внутреннему уху. Обычный для наземных млекопитающих канал звукопроведения через наружные слуховые проходы у *Odontoceti* в процессе эволюции претерпел сильные изменения. Ушная раковина редуцировалась. Слуховые проходы стали очень узкими, щелеподобными, у большинства видов частично заросли эпителиальными тканями или закрыты серными пробками (Богословская, Солнцева, 1979), поэтому их роль в звукопроведении ставится под сомнение.

Среди исследователей этой проблемы существует несколько предположений о том, какие морфологические структуры организма зубатых китообразных выполняют функцию периферического отдела слуховой системы. Наружные слуховые проходы в качестве таких структур рассматривались в ранних исследованиях биосонара зубатых китов (Reysenbach de Haan, 1957; Fraser, Purves, 1960; Dudok van Heel, 1962). Позже высказывались мнения, что звук не может передаваться через слуховые проходы на внутреннее ухо должным образом (McCormick, 1970; Fleischer, 1973), а если и передаётся, то не во всём диапазоне частот, а только в низкочастотном (Bullock, 1968; Айрапетьянц и др., 1973; Renaud, Popper, 1975). Учитывая, что чувствительность слуха к высокочастотным акустическим сигналам у представителей подотряда *Odontoceti* наибольшая, должны быть и другие каналы акустического проведения.

В настоящее время преобладает представление о том, что у зубатых китов имеется несколько каналов звукопроведения к внутреннему уху (Ketten, 1992; Popov et al., 1992; Сысуева, 2012). Это наружные слуховые проходы, нижняя челюсть и, возможно, гортань. Высказываются мнения, что могут быть и другие, ещё не известные, каналы звукопроведения. Например, экспериментально было показано, что афалины регистрируют подводные акустические сигналы при надводном положении головы

* Работа выполнена в рамках госзадания, тема "Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов", № АААА-А19-119012490045-0.

(Бабушина, Поляков, 2008), что указывает на проведение звука по тканям вне головы животного. В качестве высокочастотного канала звукопроводения многие авторы рассматривают нижнюю челюсть, имеющую очень удобное расположение при приёме собственных эхосигналов от пищевых объектов (Norris, 1968; Norris, Harvey, 1974; Brill, 1988). Нижняя челюсть имеет ткани, которые вплотную примыкают к внутреннему уху и способны играть звукопроводящую роль. Мандибулярный жировой тяж проходит вдоль нижней челюсти и крепится к тимпанальной мембране – тонкой костной пластине, выполняющей ту же роль что и барабанная перепонка у наземных млекопитающих (Nummela et al. 1999; Hemila et al. 1999).

Остаётся открытым вопрос о проникновении звуковых колебаний из внешней среды в жировой тяж. Наиболее обсуждаемой у исследователей (Cranford et al. 2010; Попов, Супин, 2013) является версия, которую впервые предложил Norris, о прохождении звука через мандибулярные «акустические окна» – тонкостенные заднелатеральные участки нижнечелюстной кости (Norris, 1968). Существует критика данной точки зрения (Ryabov, 2007; Рябов, 2014). Звуковая прозрачность кости в районе «акустического окна» изучалась с использованием точечных источников звука, локализованных в непосредственной близости (Сысueva 2012). Звуковая волна проникала в кость под углами близкими к нормали. Однако диаграмма направленности слуха зубатых китов в высокочастотной области показывает, что основной высокочастотный сигнал, на который настроен внешний орган слуха *Odontoceti*, приходит с рострального направления. В дальнем поле это будет плоская волна, направленная к «акустическому окну» под углами близкими к углу полного отражения. Таким образом, для сигналов с рострального направления (откуда дельфины наиболее чувствительно воспринимают высокочастотную составляющую сигнала и откуда приходят наиболее значимые эхосигналы собственного сонара) «акустические окна» не могут являться местом проникновения звуковых волн в жировое тело ввиду отражения полезного сигнала от этих участков.

Сам же Norris делал и другое предположение о проникновении звуковых колебаний в нижнюю челюсть (Norris, 1964). Он заметил, что мандибулярное жировое тело в ростральном направлении проникает в мандибулярный канал, который, сужаясь, идёт вдоль челюсти до самого кончика, выходя подбородочными каналами наружу. Norris предположил, что эта система каналов может быть местом проникновения акустических волн в мандибулярное жировое тело. Но в дальнейшем это предположение развития не получило пока Рябов в своих работах не обратил внимание на схожесть морфологической структуры мандибулярного канала и подбородочных каналов с системой двух акустических приёмных антенн бегущей волны. Он показал, что площадь поперечного сечения мандибулярного канала в рострально-каудальном направлении растёт по закону близкому к катеноидальному. А значит, жировой тяж размещается в полости акустического рупора, близкого к катеноидальному. Из акустики известно, что такой рупор обладает рядом преимуществ, которые, возможно, были реализованы в процессе эволюции *Odontoceti*.

Кроме версий, где, так или иначе, в качестве периферийного органа слуха выступает нижняя челюсть, для полноты картины необходимо упомянуть ещё ряд работ, в которых авторы в качестве эквидистантных антенных решёток приёмников акустических колебаний рассматривают ряды зубов (Goodson, Klinowska, 1990; Potter, Taylor, 2001; Dobbins, 2001; 2007). Отдельный зуб представляет пассивный резонатор, а рецепция происходит зубными нервами и, следовательно, в центральную нервную систему сигналы идут, минуя внутреннее ухо.

В данной работе предпринята попытка сравнить морфологические данные, полученные Рябовым в работах (Ryabov, 2007; Рябов, 2014) на образце челюсти *Tursiops truncatus*, с аналогичными данными вида *Delphinus delphus*.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили кости нижней челюсти, взятые у мёртвой особи *Delphinus delphus* выброшенной у побережья Карадагской научной станции. Останки принадлежали взрослому самцу. На нижней челюсти имелись небольшие повреждения в виде трещин не влияющие на результаты исследования. Кости черепа и нижней челюсти очищались от мягких тканей методом естественной мацерации. После чего были произведены замеры геометрических параметров нижнечелюстных полостей (подбородочных каналов и мандибулярного канала) и угловые размеры самих челюстных костей. Номенклатура анатомических пространственных координат использовалась такая же, как описана в методике (Рябов, 2014).

Результаты

Общая длина нижнечелюстной кости 330 мм. Она состоит из левой и правой половин, сросшихся в роstralной части. Половины сходятся в роstralном направлении под средним углом около 22° , поэтому их длина немного больше общей длины челюсти – 336 мм. Угол схождения костей меняется от максимального значения в районе суставных головок плавно снижаясь в роstralном направлении (за исключением окончания рострума, где угол быстро возрастает). Угол между поверхностью одной из нижнечелюстных костей и медианной плоскостью половинный от угла между костями. На рис. 1 показан график изменения угла между медианной плоскостью и касательной к латеральной поверхности кости. Угол между поверхностями костей в районе выхода подбородочных каналов около 30° , т.к. кости в этой области имеют скосы. Угол между плоскостью, в которой лежат выходы подбородочных каналов, и плоскостью, в которой расположены роstralные зубные альвеолы, равен 5° .

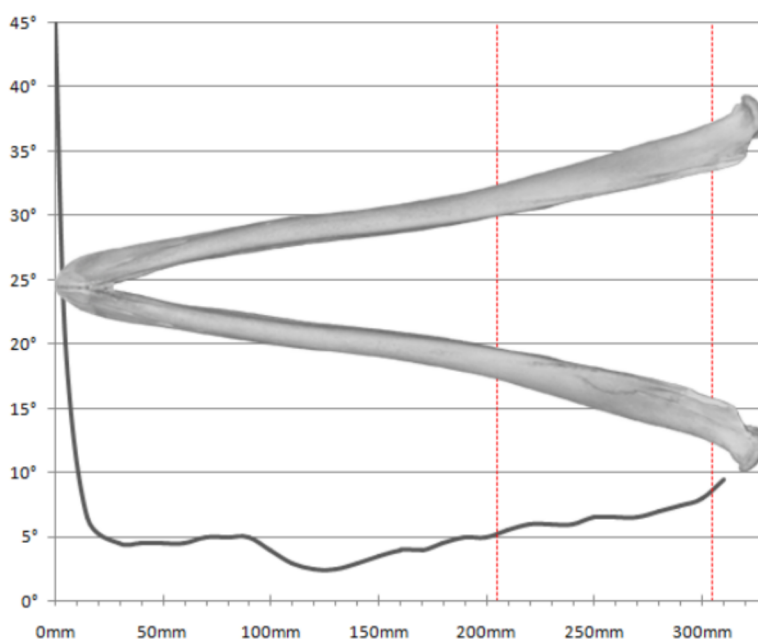


Рис. 1. На графике отображена зависимость изменения угла вдоль нижнечелюстной кости между касательной к латеральной поверхности кости и медианной линией. Красными пунктирными линиями отмечены границы области расположения «акустических окон»

Через каждую нижнечелюстную кость проходит мандибулярный канал. В ростральной части он выходит на латеральную поверхность кости подбородочными каналами (рис. 2, сверху). В каудальной области мандибулярный канал выходит на медианную поверхность кости в виде широкой полости, раскрывающейся на всю ширину кости (рис. 2, внизу).



Рис. 2. Вверху: правая половина челюсти с латеральной стороны, в узкой ростральной области видны выходы подбородочных каналов. Внизу: правая половина челюсти с медианной стороны, в широкой части видна полужакрытая полость

Как и у афалины, у белобочки на правой половине челюсти находится четыре подбородочных канала, на левой – три (рис. 3). Далее подбородочные каналы правой половины челюсти обозначены как ППК1 – ППК4, где ППК1 наиболее рострально расположенный канал, а ППК4 наиболее каудально расположенный канал. Подбородочные каналы левой половины челюсти соответственно обозначены как ЛПК1 – ЛПК3. Внутри кости подбородочные каналы идут почти параллельно рострально-каудальному направлению, поэтому они выходят на поверхность кости под малыми углами и имеют наклонный срез. ППК1 и ЛПК1 по сути являются окончаниями правого и левого мандибулярных каналов, остальные каналы примыкают к ним и имеют различную длину (чем каудальнее расположен канал, тем он короче): ППК2 – 22,3 мм, ППК3 – 13,2 мм, ППК4 – 1,7 мм, ЛПК2 – 21,5 мм, ЛПК3 – 9,4 мм. Площадь поперечного сечения каналов уменьшается с увеличением номера канала (только канал ЛПК3 немного выбивается из этого правила). Сечения каналов имеют форму близкую к эллипсу. Ниже приведены измеренные размеры больших и малых осей поперечных сечений подбородочных каналов в миллиметрах (измерялись не скошенные выходы каналов, а размеры сечений в перпендикулярной плоскости к каналам): ППК1 – 3,0 X 2,6; ППК2 – 1,9 X 1,5; ППК3 – 1,6 X 1,5; ППК4 – 1,5 X 1,4; ЛПК1 – 3,2 X 2,5; ЛПК2 – 1,6 X 1,6; ЛПК3 – 1,6 X 1,7. Выходы ППК1 и ЛПК1 находятся на одном уровне и лежат в одной аксиальной плоскости. Остальные выходы подбородочных каналов с одинаковыми порядковыми номерами с левой и правой сторон не лежат в одной плоскости и сдвинуты друг относительно друга так, что каждый последующий выход находится в аксиальной плоскости, расположенной между выходами каналов на противоположной стороне челюсти, кроме ППК4, который замыкает этот ряд. Расстояния между выходами каналов: ППК1 – ППК2 – 30 мм, ППК2 – ППК3 – 18 мм, ППК3 – ППК4 – 15 мм, ЛПК1 – ЛПК2 – 34 мм, ЛПК2 – ЛПК3 – 25 мм.

Мандибулярный канал каждой из половин челюсти довольно ровный, поэтому выходы подбородочных каналов можно наблюдать с каудальной стороны кости (рис. 4). Тимпанопериотический комплекс (*bulla tympanica*) в теле животного располагался в конце челюстной кости немного медианнее нижнечелюстной суставной головки. Таким образом, на пути от отверстий подбородочных каналов до *bulla tympanica* нет костных препятствий. Так же отчётливо видно расширение мандибулярного канала вдоль челюсти.

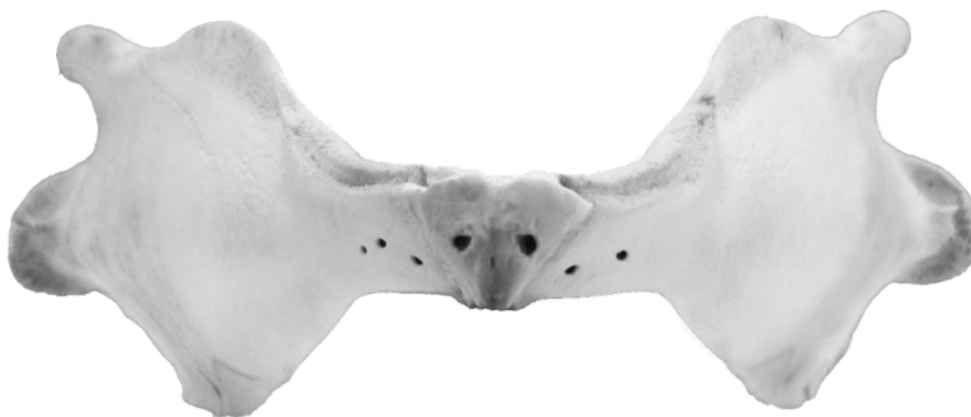


Рис. 3. Нижняя челюсть *Delphinus delphus*. Вид с рострального направления. Видно расположение и количество выходов подбородочных каналов на поверхности кости



Рис. 4. Ракурс на нижнюю челюсть *Delphinus delphus* с каудальной стороны

Обсуждение

Для обыкновенного дельфина количество подбородочных каналов, углы выхода их на поверхность, зависимость изменения длины и поперечного сечения подбородочных каналов, а также зависимость их взаимного расположения имеют такую же закономерность, как и у афалины (Рябов, 2014). С удалением от рострума площади сечений и длина каналов уменьшаются, что так же совпадает с данными по *Tursiops truncatus*.

Угол схождения челюстей тоже очень близок у обоих видов. В районе предполагаемого расположения «акустических окон» для *Delphinus delphus* этот угол находится в диапазоне от 10° до 16° (или вдвое меньше, если считать относительно медианной плоскости). При рассмотрении нижней челюсти как приёмника высокочастотной составляющей акустического сигнала стоит учесть, что максимум диаграммы чувствительности слуха зубатых китов в этом диапазоне не выходит за пределы 10° по уровню -6 дБ от рострально-каудальной оси (Norris, Harvey, 1974; Au, Moore, 1984; Popov, et al. 2005). При данном диапазоне углов приходящего сигнала и углов поверхности кости в области «акустических окон», этот сигнал падает на кость под углами от 0° до 18° , причём пик максимума чувствительности слуха приходится на углы $5^\circ - 8^\circ$, когда сигнал параллелен рострально-каудальной оси. При таких малых углах значительная часть энергии сигнала отражается. К тому же, при углах

акустического сигнала, при которых «акустическое окно» должно получать больше энергии, чувствительность слуха дельфина наоборот снижается.

Угол между базами, вдоль которых расположены отверстия выходов подбородочных каналов, около 30° у обыкновенного дельфина против 24° у афалины.

В целом у обоих видов морфология нижнечелюстных костей очень схожа. Мандибулярный канал, у наземных млекопитающих служащий для вывода нерва к поверхности челюсти и представляющий собой тонкую трубку, у дельфинов в процессе эволюции подвергся сильным преобразованиям. При рассмотрении нижней челюсти в качестве наружного органа слуха, а жирового тела как звукопроводящей ткани к тимпанопериотическому комплексу, необходимо анализировать весь комплекс нижнечелюстных каналов и полостей, а не только каудальную часть в районе «акустических окон».

На основании схожести полученных данных между двумя видами *Odontoceti*, можно предположить, что рассмотренные структуры могут играть важную роль в приёме и проведении акустических сигналов нижней челюстью. Если это окажется так, то версия, предложенная Рябовым, о нижней челюсти как акустической антенне бегущей волны, расположенной в устье рупора, заслуживает внимания. Чтобы разобраться в участии нижней челюсти в восприятии звуков дельфинами, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении (компьютерное моделирование, натурный эксперимент).

В данной работе впервые для зубатых китообразных изучена морфология архитектуры и геометрии костей нижней челюсти для *Delphinus delphus*.

Список литературы

1. Айрапетьянц Э. Ш., Воронов В.А., Иваненко Ю.В., Иванов М.П., Ордовский Д.Л., Попов В.В., Сергеев Б.Ф., Чилингарис В.И. К физиологии сонарной системы черноморских дельфинов // Журн. эволюц. биохим. физиол. – 1973. – Т. 9. – № 4. – С. 418–421.
2. Бабушина Е. С., Поляков М. А. Проведение тональных и сложных звуков по телу дельфина афалины // Биофизика. – 2008. – Т. 53. – №. 3. – С. 495–498.
3. Богословская Л.С., Солнцева Г.Н. Слуховая система млекопитающих – М.: Наука, 1979. – 240 с.
4. Попов В.В., Супин А.Я. Слух китов и дельфинов – М.: Т-во научных изданий КМК, 2013. – 219 с.
5. Рябов В.А. Механизмы приема и проведения звука у дельфина // Биофизика. – 2014. – Т. 59. – №3. – С. 579–590.
6. Сысуева, Е.В. Звукопроведение в слуховой системе зубатых китообразных: автореф. дис... канд. биол. наук. – М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2012. – 26 с.
7. Au W.W.L., Moore P.W.B. Receiving beam patterns and directivity indices of the Atlantic bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* // The Journal of the Acoustical Society of America. – 1984. – Т. 75. – № 1. – P. 255–262.
8. Brill R.L. The jaw-hearing dolphin: Preliminary behavioral and acoustical evidence // Animal Sonar. – Springer, Boston, MA, 1988. – P. 281–287.
9. Bullock T.H., Grinell A.D., Ikezono E., Kameda K., Katsuki J., Nomoto M., Sato O., Suga N., Yanagisawa K. Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. – 1968. – Т. 59. – № 2. – P. 117–156.

10. Cranford T.W., Krysl P., Amundin M. A new acoustic portal into the odontocete ear and vibrational analysis of the tympanoperiotic complex // PLoS One. – 2010. – T. 5. – № 8. – P. e11927.
11. Duddik van Heel W.H. Sound and cetacea // Netherlands Journal of Sea Research. – 1962. – T. 1. – № 4. – P. 407–507.
12. Fleischer G. Structural analysis of the tympanicum complex in the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*) // J. Audit. Res. – 1973. – T. 13. – № 2. – P. 178–190.
13. 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. – T. 7. – № 1. – P. 1–140.
14. Hemilä S., Nummela S., Reuter T. A model of the odontocete middle ear // Hearing research. – 1999. – T. 133. – № 1-2. – P. 82–97.
15. Ketten D.R. The marine mammal ear: Specializations for aquatic audition and echolocation // Evolutionary Biology of hearing (Eds. Webster D., Fay R. and Popper A. J.), Springer-Verlag N.Y. – 1992. – P. 717–750.
16. McCormick J.G., Wever E.G., Palin J., Ridgway S.H. Sound conduction in the dolphin ear // The Journal of the Acoustical Society of America. – 1970. – T. 48. – № 6B. – P. 1418–1428.
17. Norris K.S. Some problems of echolocation in cetaceans // Marine bio-Acoustics. New York: Pergamon press, – 1964. – T. 1. – P. 316–336.
18. Norris K.S. The evolution of acoustic mechanisms in Odontocete Cetaceans // E. Drake. Evolution and Environment. New Haven-Lond: Jail Univ. Press. – 1968. – P. 297–324.
19. Norris K.S., Harvey G.W. Sound transmission in the porpoise head // The Journal of the Acoustical Society of America. – 1974. – T. 56. – № 2. – P. 659–664
20. Nummela S., Reuter T., Hemilä S., Holmberg P., Paukku P. The anatomy of the killer whale middle ear (*Orcinus orca*) // Hearing Research. – 1999. – T. 133. – № 1-2. – P. 61–70.
21. Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Electrophysiological study of sound conduction in dolphins // Marine Mammal Sensory System. Eds. J. A. Thomas, R. A. Kastelein, A. Ya. Supin, New York, London: Plenum Press. – 1992. – P. 269–276.
22. Popov V.V., Supin A.Y., Klishin V.O., Bulgakova T.N. Monaural and binaural hearing directivity in the bottlenose dolphin: Evoked-potential study // The Journal of the Acoustical Society of America. – 2006. – T. 119. – № 1. – P. 636–644.
23. Renaud D.L., Popper A.N. Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus* // Journal of Experimental Biology. – 1975. – T. 63. – № 3. – P. 569–585.
24. Reysenbach de Haan F.V. Hearing in whales // Acta Oto-laryngologica. Supplementum. – 1957. – T. 134. – P. 1–114.
25. Ryabov V.A. Mechanisms of a dolphin's echolocation hearing // Bio-Acoustics 2007, Proceedings of the Institute of Acoustics. – 2007. – T. 29. – № 3. – P. 283–293.

MANDIBLE BONES STUDY OF THE *DELPHINUS DELPHUS* AS AN ELEMENT OF THE EXTERNAL HEARING ORGAN

Romanov B.V.

T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS – Branch of A.O. Kovalovsky
Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Kurortnoe, Feodosiya, Russian Federation
e-mail: bvromanov@gmail.com

The process of conducting acoustic signals to the inner ear of toothed cetaceans is one of the key questions of the device sonar of these animals, but so far researchers have no clear answer to it. The main role in conducting the high-frequency component of sound is assigned to the morphological structures of the lower jaw. It is believed that sound enters these structures through "acoustic

Windows" - an area in the caudal parts of each half of the lower jaw. According to another version, the passage of sound begins in the rostral part through the chin channels. Until now, this issue has only been studied on the bones of the lower jaw of *Tursiops truncatus*. In this paper, similar data are obtained from the analysis of the morphology of the bones of *Delphinus delphus*.

Key words dolphin; lower jaw; hearing; tympanoperotic complex; mandibular canal.

Романов Борис
Валериевич

Младший научный сотрудник, лаборатории биохимии и физиологии гидробионтов, Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», e-mail: bvromanov@gmail.com

Поступила в редакцию 24.12.2019 г.