

*На правах рукописи*

**СЫСУЕВА Евгения Викторовна**

**ЗВУКОПРОВЕДЕНИЕ В СЛУХОВОЙ СИСТЕМЕ ЗУБАТЫХ  
КИТООБРАЗНЫХ**

Специальность 03.02.04 – зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2012

Работа выполнена в лаборатории сенсорных систем позвоночных Учреждения Российской Академии наук Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель:

**Попов Владимир Владимирович**  
д.б.н., в.н.с.  
ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты:

**Голубева Татьяна Борисовна**  
д.б.н., в.н.с.  
МГУ им. М.В. Ломоносова

**Потапова Елена Георгиевна**  
д.б.н., в.н.с.  
ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

Ведущая организация:

Акустический институт имени  
академика Н.Н.Андреева

Защита диссертации состоится **24 января 2012 года в 14.00** часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Учреждении Российской Академии наук Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу:

119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел/факс: 8 (495) 954-55-34,  
www.sevin.ru, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН.

Автореферат разослан **23 декабря 2011г.**

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования

Китообразные, как объект исследований, интересны для специалистов самых разных областей науки. Многие системы и функции их организма уникальны и дают богатый материал как для сравнительной, так и для общей физиологии и морфологии. В соответствии с многочисленными исследованиями (см. обзоры Белькович, Дубровский, 1976; Au, 1993; Supin et al., 2001; Au, Hastings, 2008) основные характеристики слуха зубатых китов, такие как диапазон воспринимаемых частот, чувствительность, способность различать изменения параметров звуковых сигналов и локализовать источник звука, превосходят аналогичные характеристики слуха у наземных млекопитающих. Однако, несмотря на успехи в исследовании слуха китообразных, некоторые проблемы остаются нерешенными.

В процессе эволюции классический путь проведения звуков, характерный для наземных млекопитающих, у зубатых китов теряет свою функциональность. У современных представителей подотряда зубатых китов слуховая система демонстрирует значительные преобразования наружного и среднего уха, а также возникновение в них новых дополнительных структур. Так в ходе адаптации к водному образу жизни зубатые киты лишились ушной раковины. Их наружный слуховой проход, скорее всего, не функционален. Барабанная перепонка представлена коническим, толстым и упругим образованием. Изменения в ухе китообразных включили в себя также утолщение медиальной части барабанной кости (*involucrum*), изолирование тимпано-перитического комплекса от костей черепа посредством воздушных пазух. Изменилась форма и положение цепи ушных косточек среднего уха.

Лишь улитка осталась относительно неизменной (Солнцева, 2006; Ketten, 1992, 1994; Hemilä et al., 2010).

Согласно последним данным (Nummela, 1995; Hemilä et al., 2010), функции барабанной перепонки у зубатых китов перешли к барабанной пластинке, латеральной части барабанной кости. От барабанной пластинки звуковые колебания передаются косточкам среднего уха, и далее схема передачи звука мало отличается от таковой у наземных млекопитающих. Поиск каналов, по которым звук передается к барабанной пластинке – одна из нерешенных проблем звукопроводения у зубатых китов.

Существует несколько гипотез о путях звукопроводения у зубатых китов: нижнечелюстная гипотеза (через нижнюю челюсть) (Norris, 1968, 1969), латеральная (через область заросшего слухового прохода) (Ketten, 1992; Popov et al., 1992) и глоточная (снизу между двумя челюстями) (Cranford et al., 2008).

Экспериментальная проверка этих гипотез является основной целью настоящей работы.

Большая часть сведений о слухе китообразных основана на исследованиях одного вида, дельфина афалины. Данные, полученные на представителях других видов зубатых китов, немногочисленны и достаточно противоречивы. Расширение видового состава является одним из условий успешного развития представлений о механизмах слуха.

Таким образом, для выявления механизмов звукопроводения у зубатых китов на современном этапе развития необходимы сравнительные эксперименты в сходных условиях с использованием одинаковых методических подходов на разных видах зубатых китов (Odontoceti).

## **Цель и задачи исследования**

**Фундаментальная проблема**, в рамках которой выполнена настоящая работа – изучение механизмов адаптации слуха вторичноводных млекопитающих к водной среде обитания.

**Целью** настоящего исследования является определение путей проведения звуковых сигналов к структурам улитки у зубатых китов.

**Задачи** исследования:

1. Опираясь на электрофизиологический метод, определить чувствительность различных точек поверхности головы двух представителей подотряда зубатых китов – дельфина афалины (*Tursiops truncatus*) и белухи (*Delphinapterus leucas*) к контактной стимуляции звуковыми сигналами разной частоты.
2. Провести сравнение полученных данных по зонам максимальной чувствительности с существующими гипотезами звукопроведения у китообразных.
3. Обобщить существующие на настоящий момент данные по эволюции звукопроведения у зубатых китов.

### **Научная новизна результатов исследования**

Впервые на представителях двух семейств подотряда зубатых китов произведена точная локализация зон повышенной чувствительности («акустических окон») к звуковым сигналам методом подводной контактной акустической стимуляции.

Получено новое экспериментальное доказательство существования у зубатых китов каналов проведения звука, отличных от таковых у наземных млекопитающих.

Показано, что у представителей двух разных семейств подотряда зубатых китов расположение зон повышенной чувствительности имеет общий план.

Одна зона, на нижней челюсти, чувствительна к «высокочастотным» стимулам, вторая, в области заросшего слухового прохода, чувствительна к «низкочастотным» звукам.

Наличие чувствительной области на нижней челюсти хорошо согласуется с нижнечелюстной теорией звукопроводения (Norris, 1968, 1969).  
Существование второй, низкочастотной, зоны подтверждает гипотезу о существовании латерального канала звукопроводения (Ketten, 1992; Popov et al., 1992).

### **Положение, выносимое на защиту**

У двух представителей подотряда зубатых китов на поверхности головы выделены две зоны повышенной чувствительности к звуковым сигналам: одна на нижней челюсти, чувствительная к высокочастотным стимулам, и вторая в области заросшего слухового прохода, чувствительная к низкочастотным звукам. Полученные данные подтверждают гипотезы о нижнечелюстном и латеральном каналах звукопроводения у зубатых китов.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Представленная работа относится к области фундаментальных исследований слуховой системы млекопитающих. Полученные данные дополняют наши представления о механизмах адаптации слуха к условиям обитания животного. Также результаты данных экспериментов позволяют по-новому взглянуть на пути эволюции слухового аппарата млекопитающих.

Возможно использование результатов данной работы при составлении курсов лекций в высших учебных заведениях по специальностям: сравнительная физиология, нейробиология и зоология. Также не исключено

использование данных при моделировании процессов эхолокации у зубатых китов с целью создания устройств для ориентирования под водой.

### **Апробация работы**

Материалы диссертации представлялись на следующих научных форумах:

1. Четвертая конференция «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых», 8 – 9 апреля 2010г., г. Москва;
2. 16-ая международная конференция молодых ученых по эволюционной биологии («16th Annual European Meeting of PhD Students in Evolutionary Biology»), 23 – 28 мая 2010 г., Вежба, Польша;
3. «XXI съезд Физиологического общества им. И.П.Павлова», 19-25 сентября 2010 г., г. Калуга;
4. Международная конференция «Морские млекопитающие Голарктики VI», 11-15 октября 2010 г., г. Калининград.

Диссертация апробирована на межлабораторном коллоквиуме ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН 18 октября 2011 г.

### **Публикации**

По теме диссертации опубликовано 8 печатных работ, из которых 4 – статьи, опубликованные в рецензируемых журналах из списка ВАК.

### **Структура и объём диссертации**

Диссертация изложена на 116 страницах, содержит 27 рисунков. Работа состоит из введения, обзора литературы, методики, результатов исследования,

обсуждения, выводов и списка литературы. Последний содержит 129 источников: 28 на русском и 101 на иностранных языках.

## **Благодарности**

Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику ИПЭЭ РАН В. В. Попову за всестороннюю помощь при выполнении работы; профессору А.Я. Супину за ценные советы и замечания; Л.М. Мухаметову и сотрудникам Утришской морской станции за предоставление экспериментальных животных и обеспечение работ; сотрудникам лаборатории сенсорных систем позвоночных ИПЭЭ В.О. Клишину, Д.И. Нечаеву, М.Г. Плетенко, М.Б. Тараканову за помощь в работе с животными.

Работа поддержана грантами РФФИ (РФФИ № 09-04-00688а; 09-04-10025к; РФФИ № 08-04-00460а; № 10-04-10006к).

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ**

### **Общие положения**

В обзоре литературы дано краткое описание основных гипотез звукопроведения, истории изучения и эволюции методов исследования слуховых особенностей у зубатых китов; описаны особенности строения периферических и центральных отделов слуховой системы китообразных; приведен сравнительный анализ различий строения и функционирования слуховой системы наземных и полностью водных млекопитающих. Проведен ретроспективный анализ работ по изучению звукопроведения у зубатых китов за последние десятилетия. Дана сравнительная характеристика различным

электрофизиологическим методам исследования слуховой системы этих животных.

## **МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ**

### **Объекты исследования**

В качестве объектов исследования были выбраны представители двух семейств подотряда зубатых киты (Odontoceti): дельфин афалина (*Tursiops truncatus*), представитель семейства Дельфиновые (Delphinidae), и белуха (*Delphinapterus leucas*), представитель семейства Нарваловые (Monodontidae). Такой выбор не был случайным. Семейства Monodontidae и Delphinidae имеют существенные различия как в особенностях экологии, так и в морфологии, в частности, это касается особенностей строения костей черепа. Предполагалось оценить, насколько эти отличия могут влиять на механизмы звукоприема.

### **Условия эксперимента**

Опыты проведены на Утришской морской станции Института проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН.

На время эксперимента животное помещалось в специальные акустически прозрачные носилки. Большая часть тела животного находилась под водой, и только дорсальная поверхность головы и спины находилась над водой. Электрическая активность регистрировалась неинвазивно от поверхности головы с помощью дисковых контактных электродов, вмонтированных в присоски. Активный электрод находился в нескольких сантиметрах позади дыхала, индифферентный – на спине животного.

В таком положении животное могло оставаться в течение 2-3 часов (обычное время эксперимента), не проявляя признаков беспокойства. На время эксперимента афалину помещали в ванну цилиндрической формы диаметром 6 метров и глубиной 40 см. Эксперименты на белухе проводили в ванне размерами 4×9 метров и глубиной 50 см. Во время эксперимента не применялись какие-либо фармакологические препараты, обездвиживающие или успокаивающие животных. Эксперименты проводились в соответствии с правилами использования животных в биомедицинских исследованиях Министерства Науки и Образования РФ.

### **Регистрация вызванных потенциалов**

Для неинвазивной регистрации коротколатентных слуховых вызванных потенциалов (КСВП) использовали дисковые контактные электроды из нержавеющей стали диаметром 15 мм, вмонтированные в 60-мм силиконовые присоски. С помощью экранированных кабелей электроды подсоединялись к дифференциальному усилителю с усилением в 60 дБ в частотной полосе 200-5000 Гц. Усиленный сигнал оцифровывался с помощью платы DAQ-6062E (National Instruments) и запоминался в памяти компьютера. Для выделения ответов из шума оцифрованные ответы подвергались процедуре синхронного накопления относительно начала стимула.

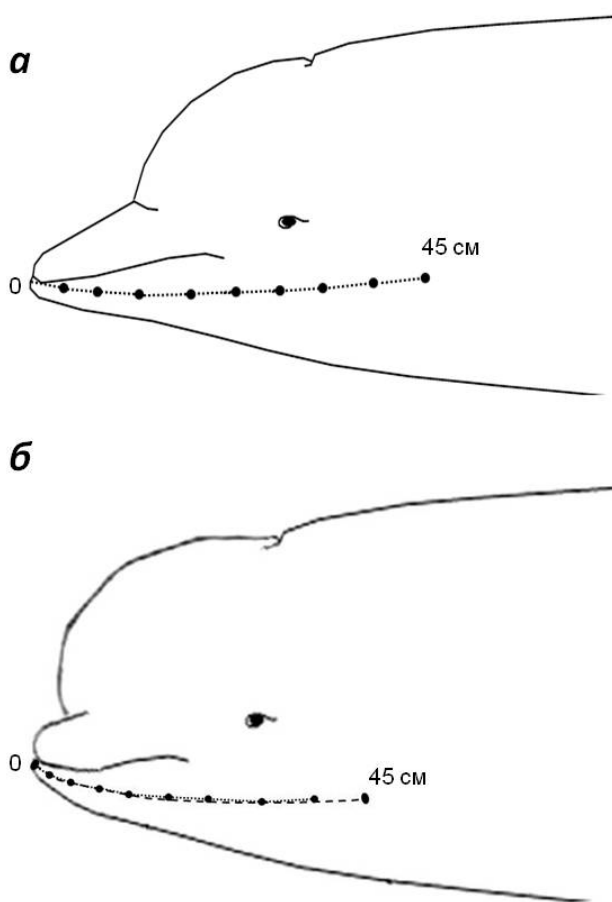
### **Акустическая стимуляция**

Прежде чем исследовать чувствительность различных точек поверхности головы у дельфина афалины и белухи, была произведена проверка чувствительность слуха экспериментальных животных. Для этого использовалась стандартная процедура определения частотно – пороговых

кривых (аудиограмм) – зависимости порогов возникновения КСВП от частоты тональных сигналов.

Чувствительность различных зон на поверхности головы животного оценивалась с помощью анализа слуховых вызванных потенциалов, возникающих в ответ на подводную контактную звуковую стимуляцию. Использовался контактный метод стимуляции, т.е. стимуляция производилась в ближнем поле.

Точки, чувствительность которых к контактной акустической стимуляции оценивалась в данной работе, обозначены на рис. 1а для афалины и на рис. 1б для белухи. Все точки были расположены вдоль линии, проходящей по боковой



**Рис. 1.** Расположение точек контактной стимуляции на голове дельфина афалины (*а*) и белухи (*б*).

поверхности нижней челюсти, начиная с конца роострума, и далее до области заросшего слухового прохода (meatus). Точки были выбраны в соответствии с существующими гипотезами о путях проведения звука к структурам улитки у зубатых китов. Была исследована чувствительность 10 точек, расположенных через 5 см от нулевой точки на конце роострума до расстояния 45 см от конца роострума.

В данной работе были использованы два типа акустических стимулов, провоцирующих суммарные вызванные потенциалы в стволовых отделах слуховой системы зубатых китов.

Первый тип - короткие звуковые посылки с несущей частотой 8, 16, 32, 64 или 128 кГц. Каждая посылка, независимо от частоты заполнения, содержала 8 циклов несущей частоты, огибающая посылки представляла собой один период косинусоиды. На рис. 2а представлен пример посылки с несущей частотой 64 кГц. Частота предъявления тональных посылок составляла 20/сек

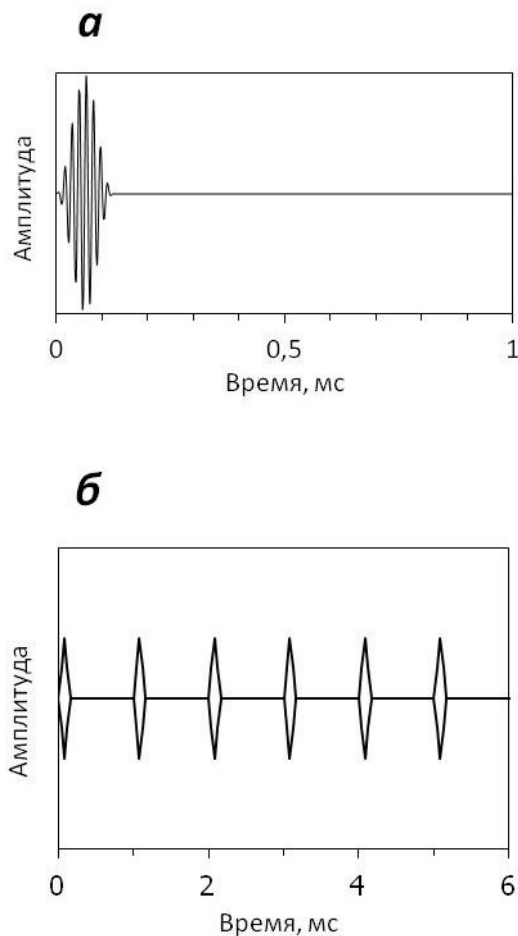
Второй тип стимулов представлял собой не одиночную посылку, а пачку из 16 посылок с частотой следования посылок внутри серии 1000 Гц.

Характеристики одиночной посылки в серии были такими же, как и в первом типе сигналов. Фрагмент такой серии посылок представлен на рис.2б. Пачки, состоявшие из 16 тональных посылок, предъявлялись также с частотой 20/сек.

В качестве источника звука использовался пьезокерамический излучатель В&К 8104. Параметры стимулов контролировались около головы животного с помощью измерительного, калиброванного гидрофона В&К 103.

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

Во всем частотном диапазоне, используемом в данном исследовании, у экспериментальных животных заметных нарушений чувствительности слуха



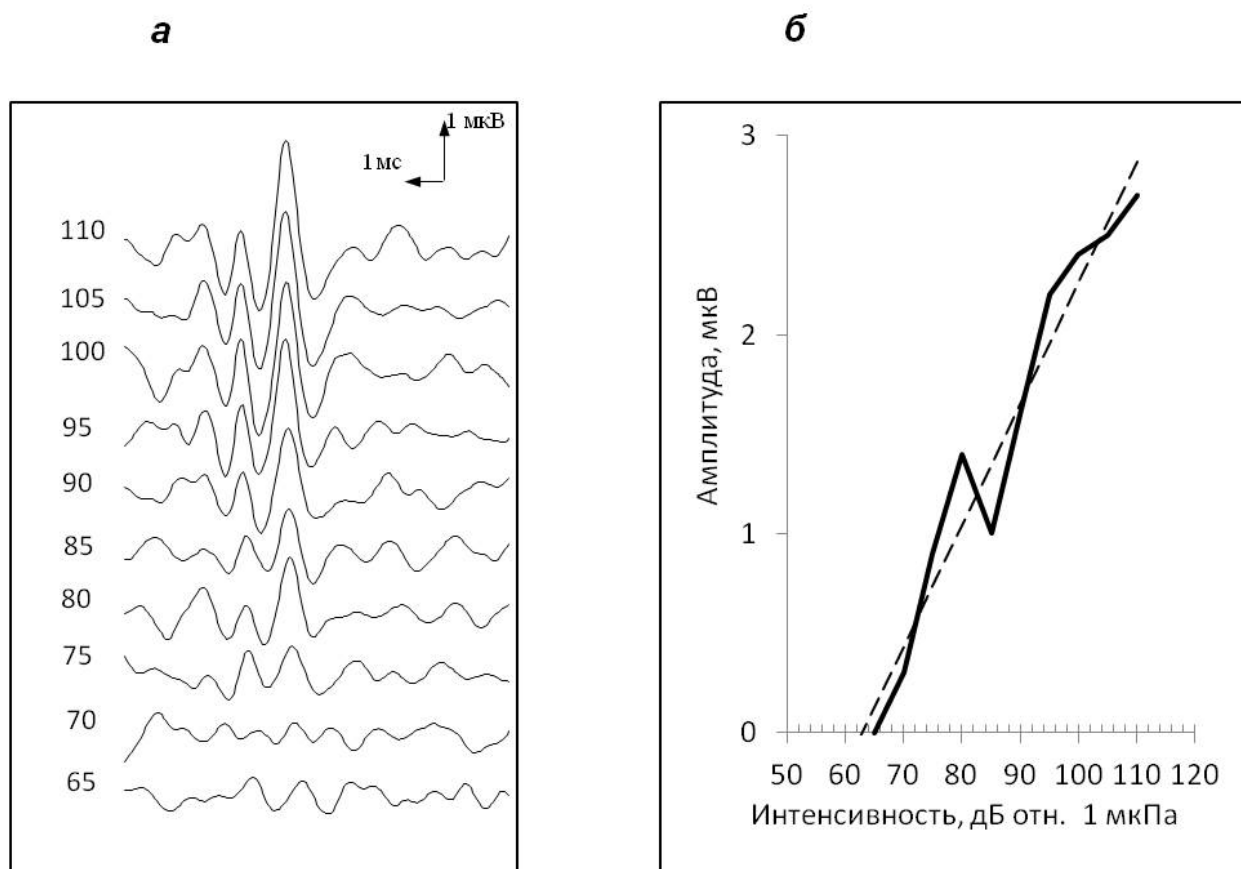
**Рис. 2.** Типы стимулов.

а – одиночная тональная посылка, 8 циклов несущей частотой 64 кГц, огибающая один период косинусоиды. б – фрагмент серии тональных посылок.

выявлено не было. Полученные кривые имели вид, характерный для частотно – пороговых кривых, полученных в других электрофизиологических экспериментах и по форме хорошо согласовались с аудиограммами, определяемыми другими исследователями (см. обзоры Supin et al., 2001; Au, Hastings, 2008).

При контактной стимуляции нижней челюсти короткой тональной посылкой (1–й вариант стимуляции) от поверхности головы животного регистрировался коротколатентный слуховой вызванный потенциал (КСВП),

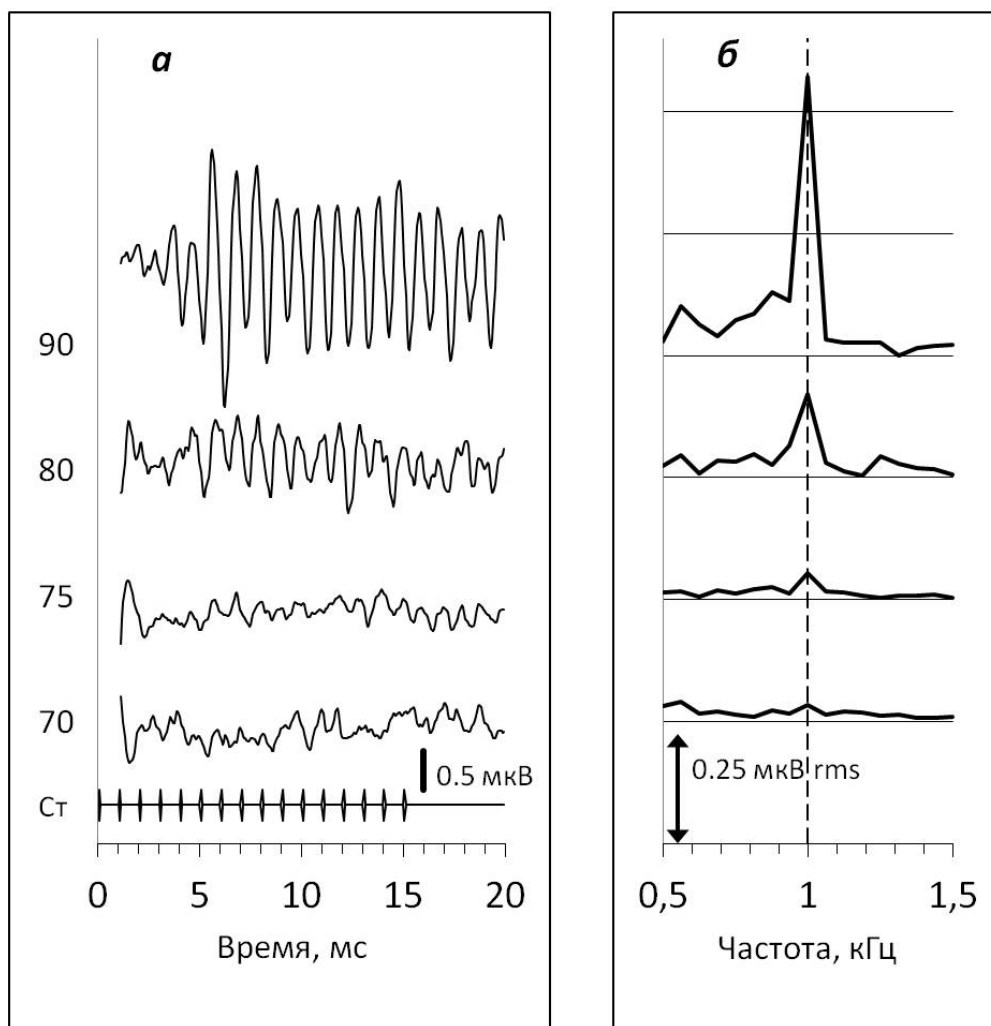
представляющий собой комплекс быстрых колебаний потенциала (рис. 3а). Эти потенциалы описаны для нескольких видов китообразных и являются в настоящее время одним из основных инструментов для исследования характеристик слуха этих животных (Supin at al., 2001). При фиксированном положении излучателя величина КСВП зависела от интенсивности посылки. На рис.3а представлены ответы на тональную посылку частотой 32 кГц при разной интенсивности стимула. Уменьшение интенсивности приводило к падению амплитуды КСВП. На рис. 3б представлен график зависимости амплитуды



**Рис. 3.** а – КСВП у афалины в ответ на контактную стимуляцию короткой тональной посылки частотой 32 кГц. Около осциллограмм указана интенсивность посылок в дБ относительно 1 мкПа. б - зависимость амплитуды КСВП от интенсивности тональной посылки. Пунктиром обозначена линия регрессии.

КСВП от интенсивности стимула. Зависимость амплитуды ответа от интенсивности была близкой к линейной, что позволяло аппроксимировать наклонную часть графика прямой линией регрессии. Пересечение этой линии с осью абсцисс принимали за порог ответа.

Серия тональных посылок (2-й тип стимуляции) вызывала в слуховой системе животного ритмическую реакцию, по своей форме повторяющую огибающую стимула: потенциалы следования ритму (ПСР) (рис. 4а). Как



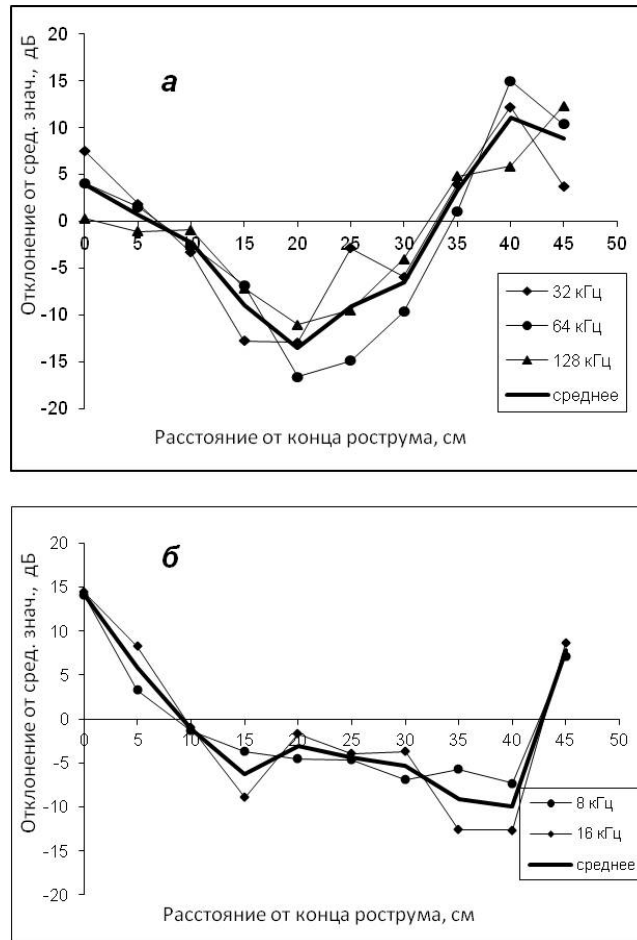
**Рис. 4.** а – ПСР у белухи в ответ на контактную стимуляцию серией тональных посылок частотой 64 кГц. Около осциллограмм указана интенсивность стимула в дБ относительно 1 мкПа. Ст – огибающая стимула. б – Спектры ответов, представленных на а. Пунктиром обозначен спектральный пик на частоте следования посылок в пачке 1000 Гц.

показывают исследования, такой ответ формируется слиянием отдельных КСВП, возникающих в ответ на каждую тональную посылку. Если провести Фурье преобразование ПСР при надпороговых значениях интенсивности стимула, то на амплитудном спектре ответа четко выделяется пик на частоте 1000 Гц, соответствующий частоте предъявления тональных посылок в пачке (рис. 4б). По пику на частоте 1000 Гц можно довольно точно определить порог возникновения ПСР.

### **Области повышенной чувствительности у афалины**

У дельфина афалины определяли пороги КСВП на контактную стимуляцию различных участков поверхности головы короткими тональными посылками. На рис. 5 (а, б) представлены графики зависимости порога от положения контактного излучателя на поверхности головы афалины. Значения порогов даны в дБ относительно среднего по всем точкам значения порога для каждой частоты стимула. Результаты показали, что в зависимости от частоты стимула функции порог/положение излучателя распадаются на две группы, каждая из которых характеризуется близким ходом кривых

Так, у афалины наименьшие пороги КСВП для высоких частот (32, 64 и 128 кГц) были получены при расположении контактного излучателя на расстоянии 20 см от конца рострума (рис.5а). При стимуляции в этой точке снижение порогов относительно среднего уровня составило 11-16 дБ (в среднем 13 дБ). Пороги повышались при сдвиге контактного излучателя от точки максимальной чувствительности как в ростральном, так и в каудальном направлении. Разница в порогах между точкой 20 см и 45 см достигала значений более 22 дБ.



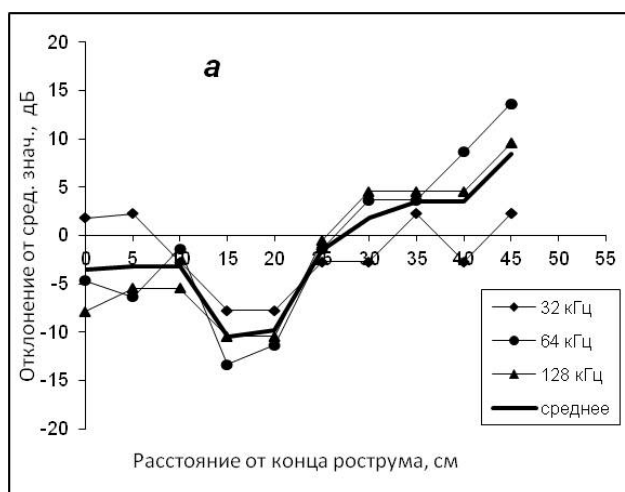
**Рис. 5.** Отклонение величины порога КСВП у афалины от среднего значения для каждой частоты в зависимости от расположения точки контактной стимуляции. а – для частот 32,64 и 128 кГц. б – для частот 8, 16 кГц.

При частотах стимула 8 и 16 кГц наблюдалась иная зависимость порогов от точки стимуляции (рис. 5б): минимальные пороги регистрировались при стимуляции точек, расположенных на расстоянии 35-40 см от конца роstrума. Снижение порогов относительно среднего уровня составило около 10 дБ. Наименее чувствительной точкой при стимуляции относительно низкочастотными стимулами оказался конец роstrума (точка 0 см). Повышение порогов достигало значений около 25 дБ относительно максимальной чувствительности.

## Области повышенной чувствительности у белухи

На белухе для определения чувствительности точек к контактной стимуляции был использован метод регистрации ПСР при стимуляции сериями тональных посылок и при определении величины реакции по амплитуде спектрального компонента на частоте 1000 Гц.

При частотах стимуляции 32, 64 и 128 кГц минимальные пороги были получены на расстоянии 15 – 20 см от кончика роострума (рис. 6а). Понижение



**Рис. 6.** Отклонение величины порога ПСР у белухи от среднего значения для каждой частоты в зависимости от расположения точки контактной стимуляции. а – для частот 32, 64 и 128 кГц. б – для частот 8, 16 кГц.

порогов в этой области относительно среднего значения составляло около 10 дБ. При сдвиге контактного излучателя как в ростральную, так и каудальную сторону относительно области максимальной чувствительности порог повышался. В каудальном направлении повышение достигало 18 дБ относительно минимального порога.

При стимуляции сигналами с частотой несущей 8 и 16 кГц зависимость чувствительности от положения излучателя выражена слабее. Тем не менее, наблюдали снижение порогов при смещении в каудальном направлении. В среднем по этим двум частотам (8 и 16 кГц) минимальные пороги наблюдались на расстоянии 35 – 40 см от рострума (рис. 6б).

## **ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ**

Обзор работ по звукопроведению, выполненных разными научно – исследовательскими коллективами за последние десятки лет, показывает, что единственное, в чем сходятся мнения исследователей – это то, что классический путь, описанный для наземных млекопитающих (наружный слуховой проход – барабанная перепонка – слуховые косточки – улитка), у зубатых китов не функционирует. Большую популярность завоевало мнение, что функцию барабанной перепонки взяла на себя барабанная пластинка, а точнее, её истонченная часть (Nummela, 1995; Nemilä et al., 2010). Что касается каналов проведения звука к барабанной пластинке, то все большее подтверждение получает «нижнечелюстная» гипотеза звукопроведения (Norris, 1968, 1969). Не отрицается также возможность существования нескольких каналов (Ketten, 1992; Popov et al., 1992).

Демонстрация настоящим исследованием двух зон повышенной чувствительности у дельфинов афалины и белухи подтверждает существование

по крайней мере двух каналов звукопроводения к структурам улитки у зубатых китов.

Ростральная зона более чувствительна к высокочастотным звуковым сигналам, каудальная – к более низкочастотным (термин «низкочастотный» применяется к частотам 8 – 16 кГц только для слуха зубатых китов, частотный диапазон которого может приближаться к 200 кГц; для человека эти частоты соответствуют верхнему пределу воспринимаемых частот).

Анализируя результаты проведенных экспериментов, следует, прежде всего, рассмотреть, насколько они согласуются с результатами, полученными другими исследователями.

Область повышенной чувствительности, аналогичная ростральной зоне, только более обширная, была описана в острых экспериментах с контактной стимуляцией на виде дельфинов, близком к афалине – *Stenella frontalis* (Bullock et al., 1968). У афалины контактная стимуляция короткими широкополосными щелчками в сочетании с регистрацией КСВП также выявила область пониженных порогов в средней части нижней челюсти (Møhl et al., 1999). В серии работ по определению пространственной чувствительности дельфина афалины (Попов и др. 2008; Попов, Supin, 2009) были получены данные в пользу существования рострального и каудального пути проведения, хотя точную локализацию «акустических окон» на поверхности головы животного определить не удалось. Попытка регистрации КСВП в ответ на контактную стимуляцию нижней челюсти широкополосными щелчками была осуществлена и на белухе (Mooney et al., 2008); область максимальной чувствительности к таким стимулам была сдвинута к концу роострума. Следует отметить, что контактная стимуляция в данной работе осуществлялась на воздухе, поэтому чувствительность разных точек могла существенно отличаться от того, что имеет место при более адекватной подводной стимуляции.

Существование рострального высокочастотного канала можно рассматривать как еще один факт, подтверждающий «нижнечелюстную гипотезу» Норриса. «Низкочастотный» канал находится вблизи заросшего слухового прохода и, возможно, канал звукопроводения здесь связан с латеральным жировым тяжем (Ketten, 1994, 2000).

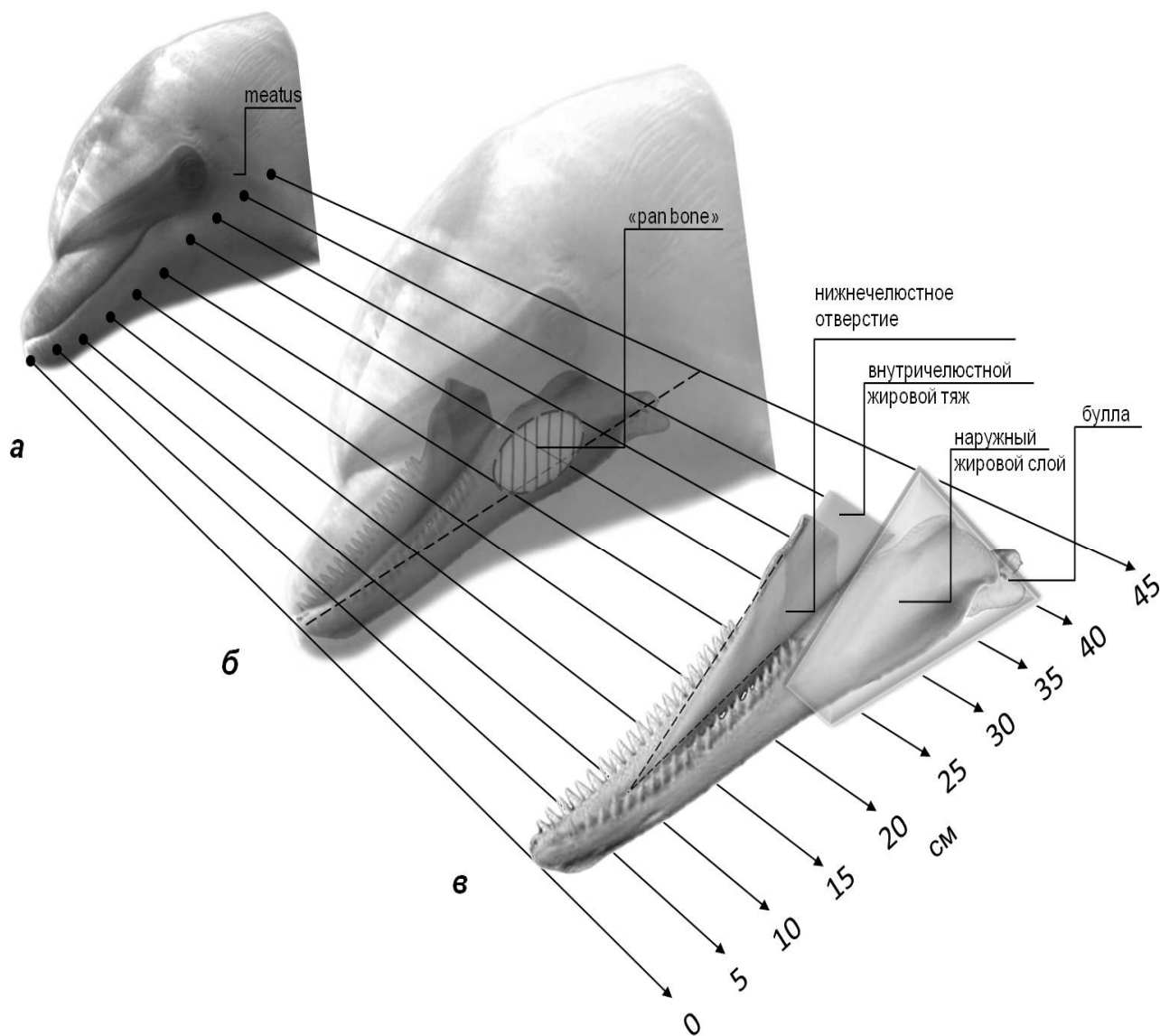
Представляет интерес соответствие зон повышенной чувствительности анатомическим зонам головы животных (рис. 7 и 8). Видно, что ростральные области повышенной высокочастотной чувствительности соответствуют ростральным участкам жирового тяжа внутри нижней челюсти, однако не совпадают с истонченной костной пластиной «pan bone» («акустическим окном» по Norris, 1968, 1969), расположенной более каудально. Область, чувствительная к относительно низким частотам, расположена на несколько сантиметров ростральнее заросшего слухового прохода (meatus), практически на уровне буллы. Морфологически доказано наличие латерального жирового тяжа (предположительно ответственного за механизм низкочастотного звукопроводения) как для афалины, так и для белухи, однако в случае белухи он выражен значительно слабее (Yamato et al., 2009).

Интересен факт слабой выраженности у белухи зоны повышенной чувствительности к низкочастотным сигналам, что коррелирует с менее развитым латеральным жировым тяжем у этого вида зубатых китов. В то же время следует отметить, что общий план расположения «акустических окон» у этих двух видов сходен, несмотря на существенные отличия в строении черепа.

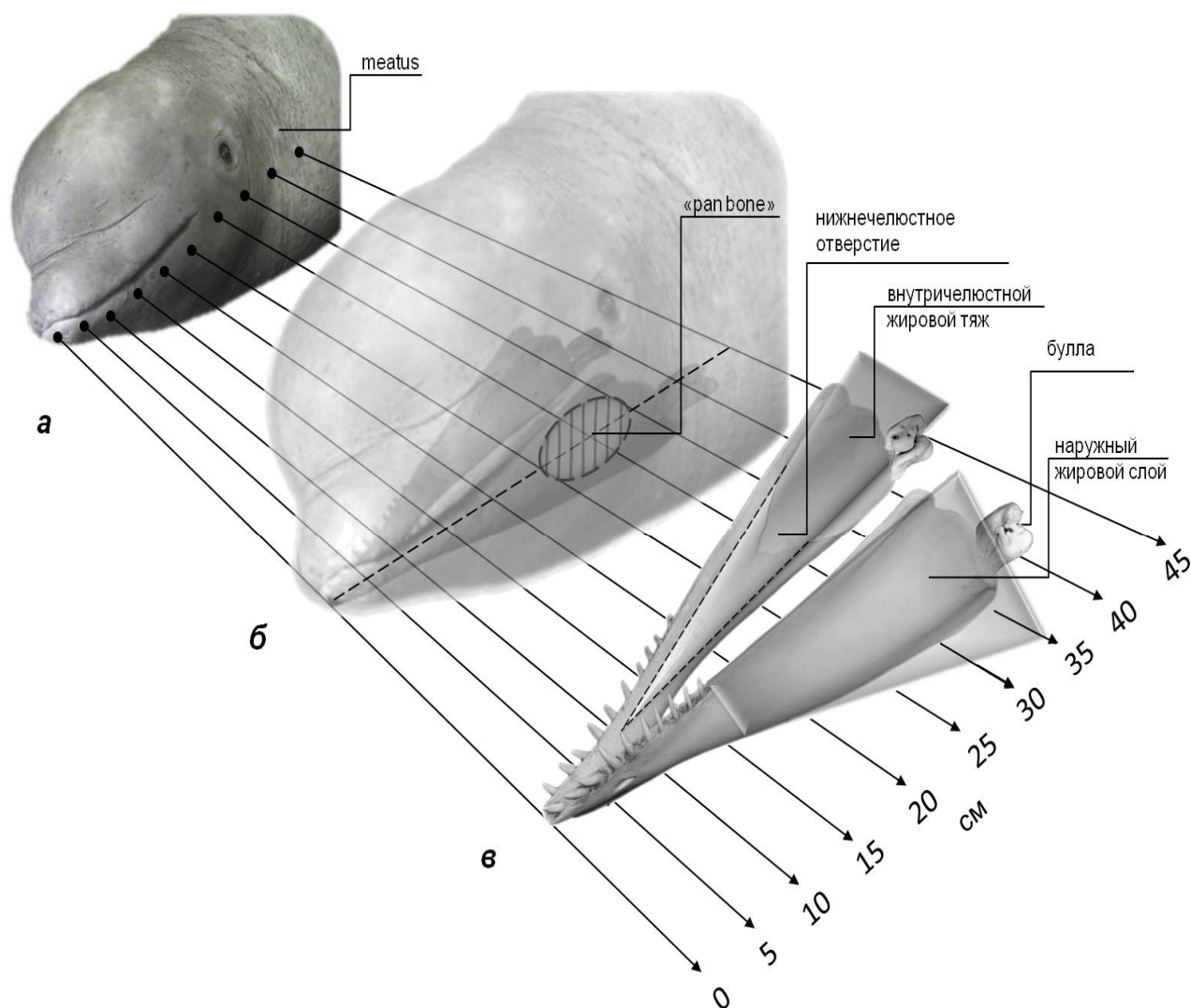
Благодаря исследованиям, проведенным в последние годы, наметился существенный прогресс в наших представлениях о механизмах звукопроводения у зубатых китов. Данные, полученные в настоящей работе, дополняют общую картину. Однако проблема проведения звука к улитке у зубатых китов еще далека от своего решения. Некоторые факты указывают на

возможность существования других путей звукопроводения помимо двух, рассмотренных выше.

Так, наряду с внутричелюстным жировым тяжем, описан наружный жировой тяж (рис. 7в, 8в), покрывающий нижнюю челюсть в ее каудальной



**Рис. 7.** Соответствие точек контактной стимуляции анатомическим зонам головы у афалины. а – голова афалины. б – контуры нижних челюстей. в – нижние челюсти.



**Рис. 8.** Соответствие точек контактной стимуляции анатомическим зонам головы у белухи. а – голова белухи. б – контуры нижних челюстей. в – нижние челюсти

части снаружи (Yamato et al., 2009). Неясно, играет ли он какую-либо роль в проведении звука. Так же интересно предположение, сделанное на основе модельных экспериментов на клюворылом дельфине, о существовании «глочного» канала – канала, проходящего снизу по мягким тканям между нижними челюстями (Cranford et al., 2008). Требуется своей проверки модель, предложенная Рябовым (2008), показывающая возможность проведение звука через подбородочные каналы в ростральной части нижней челюсти.

Благодаря последним палеонтологическим находкам (Luo, Gingerich, 1999; Nummela et al., 2007; Thewissen et al., 2007), стало возможным описать основные этапы становления периферических отделов слуховой системы этих животных. Изменения в слуховой системе китообразных влекли за собой и изменение ведущего способа звукопроводения. Показано, что в процессе эволюции таких путей могло быть несколько.

Всё это свидетельствует о незавершенности наших представлений об эволюции периферических отделов слуховой системы млекопитающих и о необходимости продолжения как экспериментальных, так и сравнительно анатомических работ в этой области.

## **ВЫВОДЫ**

1. Результаты настоящего исследования механизмов звукопроводения у зубатых китов указывают на наличие по меньшей мере двух каналов проведения звука к структурам улитки, кардинально отличающихся от путей звукопроводения у наземных млекопитающих.

2. У дельфина афалины обнаружены две области повышенной чувствительности: одна на нижней челюсти на расстоянии от 10 до 30 см от конца роострума, вторая в области заросшего слухового прохода на расстоянии 30 – 40 см от конца роострума. У белухи четко локализуется область на нижней челюсти - между 10 и 25 см от конца роострума, каудальная область в районе слухового прохода выражена значительно слабее, чем у дельфина афалины.

3. Ростральная, нижнечелюстная, область чувствительна к высокочастотным звуковым сигналам, каудальная – к относительно низкочастотным звукам.

4. Наличие высокочастотной области на нижней челюсти подтверждает гипотезу о нижнечелюстном канале проведения звуков. Низкочастотная

область в районе заросшего слухового прохода согласуется с теорией о латеральном канале звукопроводения.

5. Общий план расположения зон повышенной чувствительности у дельфина афалины и белухи, представителей двух семейств подотряда зубатых китов, предполагает существование общих механизмов звукопроводения в этом подотряде.

6. В ходе адаптации к водному образу жизни у предков зубатых китов произошло кардинальное изменение структуры звукопроводящих путей. Произошло замещение характерного для наземных млекопитающих слухового прохода по крайней мере двумя звукопроводящими каналами: высокочастотным нижнечелюстным и низкочастотным латеральным.

## **СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ**

### Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. Попов В.В., Клишин В.О., Нечаев Д.И., Плетенко М.Г., Сысуева Е.В., Тараканов М.Б. Анализ активности в параллельных частотных каналах слуховой системы с помощью суммарных вызванных потенциалов // Сенсорные системы. 2010. Т. 24. № 2, С. 161–167.
2. Сысуева Е.В., Нечаев Д.И., Попов В.В. Эволюция механизмов звукопроводения у китообразных // Сенсорные системы. 2010. Т. 24. №4. С. 332–343.
3. Сысуева Е.В., Попов В.В., Супин А.Я. Многоканальное проведение звука к улитке у зубатых китообразных // Сенсорные системы. 2011. Т.25. №4. С. 319 – 328.

4. Попов В. В., Клишин В. О., Нечаев Д. И., Плетенко М. Г., Рожнов В. В., Супин А. Я., Сысуева Е. В., Тараканов М. Б. Влияние шума на слуховые пороги кита белухи // Доклады академии наук. 2011. Т. 440. № 4. С. 1–4

#### Прочие публикации

5. Сысуева Е.В. Проблема звукопроведения к структурам улитки у зубатых китообразных (Odontoceti) // Морские млекопитающие Голарктики– Калининград: Капрос, 2010. – С. 564 – 567.

6. Сысуева Е.В. Эволюция механизмов звукопроведения у зубатых китообразный (Odontoceti) // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых: мат. конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. Москва: Т – во научных изданий КМК. 2010. С. 327 – 332.

7. Сысуева Е.В. Проблема звукопроведения к структурам улитки у зубатых китообразных // XXI съезд Физиологического общества им. И.П.Павлова: Тез. Докл. – М. – Калуга: Типография ООО "БЭСТ-принт", 2010. – 590 с.

8. Sysueva E. Sound transmission in toothed whales // Abstr. of the 16th Annual European Meeting of PhD Students in Evolutionary Biology – Wierzba, Poland, 2010. – P. 42.