

PAWEŁ KUŚMIEREK

Zakład Neurofizjologii

Instytut Biologii Doświadczalnej PAN im. M. Nenckiego

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

e-mail: pq@nencki.gov.pl

SŁYSZENIE I LOKALIZACJA DŹWIĘKÓW PRZEZ SSAKI

Jest rzeczą powszechnie wiadomą, że do gromady ssaków należą zwierzęta o różnym trybie życia, czy rozmiarach ciała, żyjące w rozmaitych środowiskach i podlegające różnym zagrożeniom. Ich układ nerwowy podlegał presji ewolucyjnej wywieranej przez rozmaite czynniki, różne dla różnych gatunków. Dotyczy to również układu słuchowego. Powstaje pytanie, jaki jest dźwiękowy obraz świata tworzony w mózgach różnych zwierząt. Czy słoń i mysz, znajdując się w otoczeniu tych samych dźwięków (rozumianych jako fizyczne zaburzenie ośrodka), słyszą takie same dźwięki (rozumiane jako reprezentacje istniejące w ich móz-

gach)? Słyszenie jest bowiem funkcją zarówno własności elementów odwzorowywanego otoczenia, jak i zdolności do odbioru rozmaitych rodzajów bodźców słuchowych, a więc charakterystyki systemów słuchowych. Niniejszy artykuł ma na celu przegląd wiadomości o percepcji bodźców akustycznych przez ssaki. Dla porównania podano także pewne informacje na temat innych kręgowców. Choć rozważania te nie pozwolą Czytelnikowi usłyszeć świata takim, jakim słyszy go mysz czy słoń, mogą jednak uświadomić, jak bardzo słyszenie zwierząt różni się od naszego.

AUDIOGRAM

Najczęściej badaną charakterystyką układów słuchowych jest audiogram, czyli wykres określający jak cichy ton jest jeszcze słyszalny przy danej częstotliwości, czyli jaka jest czułość słuchu przy tej częstotliwości.

Pomiar czułości słuchu wymaga zdefiniowania jej miary, którą może być natężenie dźwięku lub ciśnienie akustyczne. Natężenie dźwięku, określające ilość energii przenoszonej przez falę dźwiękową przez jednostkę powierzchni w jednostce czasu, mierzy się w $\text{J/m}^2\text{s}$, czyli W/m^2 . Wygodniej jest jednak wyrażać je jako poziom natężenia dźwięku, w decybelach. Decybel nie jest jednostką poziomu natężenia dźwięku, określa jedynie stosunek dwóch wartości. Dopiero po podaniu poziomu odniesienia I_0 , do którego porównuje się mierzone natężenie dźwięku, liczba decybeli jednoznacznie określa to natężenie, poziom natężenia wynosi bowiem

$10 \log(I/I_0)$, gdzie I oznacza mierzone natężenie. W badaniach akustycznych za poziom odniesienia (0 dB) przyjmuje się najczęściej natężenie dźwięku 10^{-12} W/m^2 .

Często zamiast natężenia dźwięku podaje się ciśnienie akustyczne, mierzone w paskalach (Pa), lub (najczęściej) poziom ciśnienia akustycznego, który wynosi $20 \log(p/p_0)$, gdzie p to mierzone ciśnienie akustyczne, zaś p_0 – ciśnienie akustyczne odniesienia. Zwykle używa się ciśnienia odniesienia $20 \mu\text{Pa}$, oznaczając poziom ciśnienia akustycznego symbolem dB SPL (arig, sound pressure level). Wartości 10^{-12} W/m^2 (lub, jak się często podaje, 10^{-16} W/cm^2) i $20 \mu\text{Pa}$ odpowiadają czułości słuchu ludzkiego przy częstotliwości 1 kHz.

W powietrzu wartości poziomu natężenia dźwięku w odniesieniu do 10^{-12} W/m^2 są równe wartościom poziomu ciśnienia akustycznego w

odniesieniu do 20 μPa , dlatego rozróżnienie poziomu natężenia dźwięku i poziomu ciśnienia akustycznego nie jest bardzo istotne. W innym środowisku tak nie jest, bowiem natężenie dźwięku jest związane z ciśnieniem akustycznym wzorem $I=p^2/\rho V$, gdzie I to natężenie dźwięku, p – ciśnienie akustyczne, ρ – gęstość ośrodka, a V – prędkość dźwięku w ośrodku. Podczas, gdy w powietrzu $\rho=1,2 \text{ kg/m}^3$, zaś $V=340 \text{ m/s}$, to dla wody wartości te wynoszą $\rho=1000 \text{ kg/m}^3$, $V=1500 \text{ m/s}$. Dlatego dźwięk o takim samym ciśnieniu akustycznym ma w wodzie poziom natężenia o 35,5 dB niższy niż w powietrzu. Ma to znaczenie przy analizie audiogramów zwierząt słyszących pod wodą.

Dla celów porównawczych audiogram można opisać czterema parametrami. Są to: 1) górny limit częstotliwości, definiowany jako częstotliwość najwyższego tonu słyszalnego przy poziomie ciśnienia akustycznego 60 dB SPL, 2) dolny limit częstotliwości, czyli częstotliwość najniższego tonu słyszalnego przy poziomie ciśnienia akustycznego 60 dB SPL, 3) częstotliwość, przy której czułość słuchu jest najlepsza, 4) natężenie najcichszego słyszalnego tonu (maksymalna czułość słuchu) (np. HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992).

Audiogramy zwierząt uzyskuje się metodami behawioralnymi (warunkowanie instrumentalne bądź klasyczne) lub elektrofizjologicznymi (pomiar potencjałów mikrofonowych ze ślimaka,

odpowiedzi neuronalnych z jądra nerwu ślimakowego lub z wyższych części układu słuchowego). Za najbardziej reprezentatywne uważa się audiogramy uzyskane metodami behawioralnymi, odzwierciedlające czułość systemu słuchowego jako całości (EHRET 1977), podczas, gdy charakterystyka mierzona elektrofizjologicznie może być modyfikowana przez inne (wyższe) części tego systemu (EHRET 1977, RASLEAR 1974). Ponadto metody elektrofizjologiczne nie pozwalają na uzyskanie wartości bezwzględnych czułości słuchu (RASLEAR 1974). Z drugiej strony, oznaczenia metodami behawioralnymi angażują nie tylko układ słuchowy, ale również układy emocyjne, efekторы, i tak dalej, co może zaburzyć wynik. Dlatego metody behawioralne należy stosować z należytą starannością.

Audiogramy uzyskane u zwierząt tego samego gatunku, lecz różnymi metodami przez różnych autorów wykazują często znaczne różnice (np. RASLEAR 1974, MARKT i EHRET 1973). W tej sytuacji za najbardziej wartościowe dla celów porównawczych należy uznać audiogramy uzyskiwane przez tych samych autorów przy pomocy jednolitych, starannie dobranych metod behawioralnych (np. HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992). Należy podkreślić, że audiogramy poszczególnych osobników tego samego gatunku mogą dość znacznie różnić się między sobą (np. HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1985, HEFFNER H. E. i MASTERTON 1970).

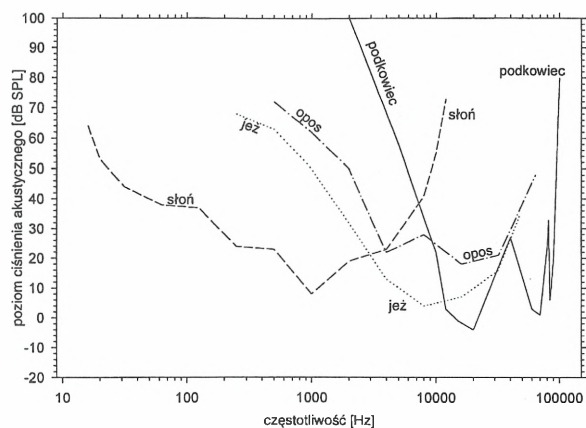
AUDIOGRAMY SSAKÓW

Audiogramy wybranych gatunków ssaków przedstawiono na rycinach 1–6.

Ryc. 1 przedstawia audiogramy oposa (torbacza), jeża (owadożerny), nietoperza i słonia. Torbacza wykazuje niewielką maksymalną czułość słuchu, mniejszą niż większość łżyskowców. Szczególnie wysokim górnym limitem częstotliwości charakteryzują się nietoperze. W ich audiogramach można często znaleźć kilka regionów o wysokiej czułości (np. u podkowca *Rhinolophus ferrumequinum*, Ryc. 1), przedzielonych regionami o zmniejszonej czułości. Zjawisko to może być związane albo ze szczególną czułością słuchu na dźwięki o wysokościach istotnych dla echolokacji (LONG i SCHNITZLER 1975), albo z właściwościami ucha zewnętrznego umożliwiającymi percepcję wzniesienia (wysokości) źródła dźwięku (KOAY i współaut. 1997). Audiogram słonia charakteryzuje się znacznym przesunięciem w stronę niskich częstotliwości, tak, że obejmuje odmienny zakres częstotliwości niż na przykład audiogramy nietoperza czy myszy (Ryc. 5).

Na Ryc. 2 przedstawiono audiogramy kilku gatunków naczelnych. Wykazują one podobny kształt i położenie, przy czym audiogram człowieka jest przesunięty w stronę niskich, a poniczy (małpy szerokonosej) w stronę wysokich częstotliwości. Nieprzedstawiony na rycinie audiogram tupaia (zaliczanej przez niektórych do owadożernych, przez innych do naczelnych, lub też do oddzielnego rzędu wiewióreczników) obejmuje częstotliwości od ok. 250 Hz do 70 kHz, z maksymalną czułością –15 dB SPL przy 16 kHz (MASTERTON i współaut. 1969).

Uzyskane dla słyszenia podwodnego audiogramy walen i płetwonogich (Ryc. 3) sugerują niezbyt wysoką maksymalną czułość (szczególnie u płetwonogich). Jak jednak wspomniano powyżej, własności akustyczne wody powodują, że poziom natężenia dźwięku odniesiony do 10^{-12} W/m^2 nie odpowiada poziomowi ciśnienia akustycznego (dB SPL). Zostało to uwzględnione na rycinie przez dodanie drugiej, opisanej kursywą osi, która przedstawia wartości poziomu natężenia rozchodzącego się w wodzie

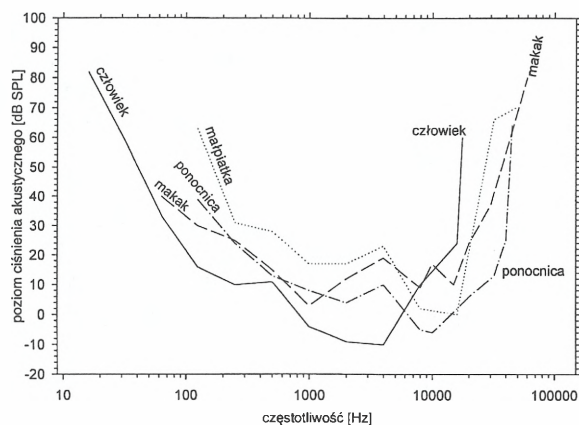


Ryc. 1. Audiogramy torbacza, ssaka owadożernego, nietoperza i trąbowca.

Opos (*Didelphys virginiana*, MASTERTON i współaut. 1969); jeż uszaty (*Hemiechinus auritus*, MASTERTON i współaut. 1969); podkowiec duży (*Rhinolophus ferrumequinum*, LONG i SCHNITZLER 1975); słoń indyjski (*Elephas maximus*, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1982).

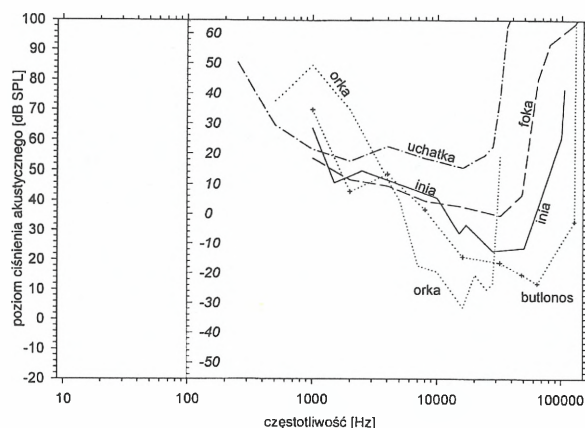
dźwięku o poziomie ciśnienia akustycznego przedstawionym na głównej osi. Po uwzględnieniu właściwości środowiska okazuje się, że płetwonogie mają przeciętną czułość słuchu, zaś walenie bardzo dobrą. Być może uszy płetwonogich są dostosowane do słyszenia zarówno w wodzie jak i w powietrzu, podczas gdy specjalizacja uszu waleni wyłącznie do słyszenia pod wodą doprowadziła do bardzo wysokiej czułości. Warto także podkreślić bardzo wysoki górny limit częstotliwości waleni (z wyjątkiem orki).

Audiogramy wybranych ssaków z rzędu drapieżnych przedstawione są na rycinie 4. Wykazują one duże podobieństwo — znaczny zakres



Ryc. 2. Audiogramy wybranych gatunków z rzędu naczelnych.

Małpiatka: *Perodicticus potto* (HEFFNER H. E. i MASTERTON 1970); małpa szerokonosa: ponocnica (*Aotus trivirgatus*, BEECHER 1974); małpy wąskonose: makaki (*Macaca* sp., STEBBINS i in. 1966), człowiek (*Homo sapiens*, HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992).

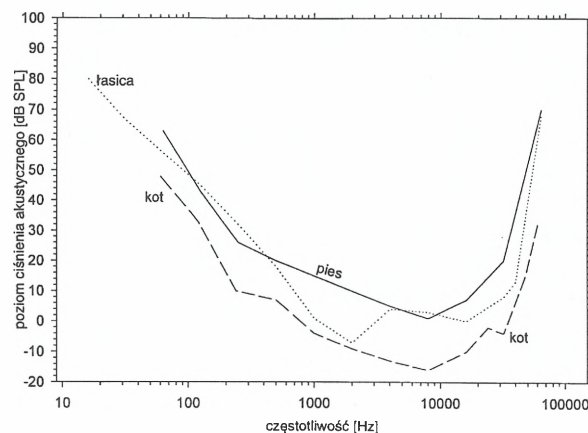


Ryc. 3. Audiogramy wybranych gatunków waleni i płetwonogich.

Butlonos (*Tursiops truncatus*, za SCHUSTERMAN i współaut. 1972), inia (*Inia geoffrensis*, JACOBS i HALL 1971), orka (*Orcinus orca*, HALL i JOHNSON 1972); fok zwyczajna (*Phoca vitulina*, za SCHUSTERMAN i współaut. 1972), lew morski (uchatka kalifornijska, *Zalophus californianus*, SCHUSTERMAN i współaut. 1972). Dodatkowa oś pionowa (oznaczona kursywą) podaje wartości poziomu natężenia dźwięku w wodzie odpowiadające poziomowi ciśnienia akustycznego na głównej osi.

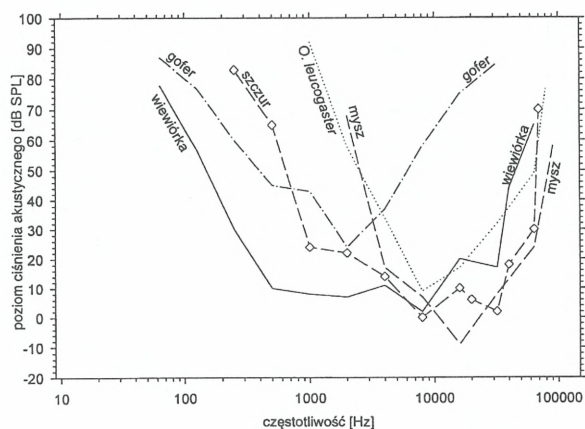
częstotliwości, przy czym słuchem o szczególnie dobrej maksymalnej czułości i bardzo wysokim górnym limicie częstotliwości (przy niskim dolnym limicie) charakteryzują się koty. U tego gatunku występują znaczne osobnicze różnice czułości słuchu w zakresie 1–10 kHz (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1985).

Na Ryc. 5 przedstawiono audiogramy wybranych gatunków gryzoni. Rząd ten został podzielony na podstawie audiogramów na kilka grup (JACKSON i współaut. 1997, HEFFNER R. S. i współaut. 1994, HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1985). Gryzonie o dobrym słyszeniu ni-



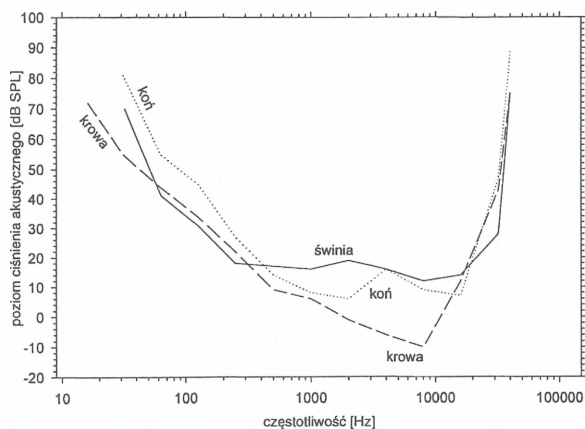
Ryc. 4. Audiogramy wybranych ssaków z rzędu drapieżnych.

Kot (*Felis catus*, NEFF i HIND 1955), pies (*Canis familiaris*, HEFFNER H. E. 1983), łasica (*Mustela nivalis*, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1987).



Ryc. 5. Audiogramy wybranych gatunków gryzoni.

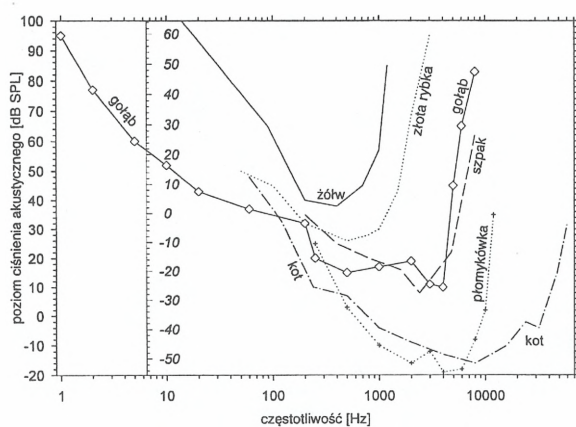
Gofer (*Geomys bursarius*, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1990a), mysz domowa (*Mus musculus*, HEFFNER H. E. i MASTERTON 1980), drapieżny gryzoń *Onychomys leucogaster* (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1985), szczur wędrowny (*Rattus norvegicus*, HEFFNER H. E. i współaut. 1994), wiewiórka (*Sciurus niger*, JACKSON i współaut. 1997).



Ryc. 6. Audiogramy wybranych gatunków parzystokopytnych i nieparzystokopytnych.

Świnia (*Sus scrofa*, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1990b), krowa (*Bos taurus*, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1983); koń (*Equus caballus*, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1983).

skich częstotliwości (dolny limit częstotliwości poniżej 150 Hz: np. świnka morska (HEFFNER R. S. i współaut. 1971) i wiewiórka na Ryc. 5) tworzą grupę wyraźnie odrębną od gryzoni o złym słyszeniu niskich częstotliwości (dolny limit powyżej 150 Hz: np. *Onychomys leucogaster*, szczur wędrowny i mysz domowa na Ryc. 5). Z kolei bardzo słabym słuchem, różni-



Ryc. 7. Porównanie audiogramów różnych gromad kręgowców.

Ryby: złota rybka (*Carassius auratus*, JACOBS i TAVOLGA 1967). Gady: żółw czerwonolicy (*Pseudemys scripta*, za: RASLEAR 1974). Ptaki: szpak (*Sturnus vulgaris*, za: HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992), sowa płomykówka (*Tyto alba*, za: HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992), gołąb (*Columba livia*, KREITHEN i QUINE 1979). Ssaki: kot (*Felis catus*, NEFF i HIND 1955). Uwaga! Oś częstotliwości jest przesunięta w porównaniu do rycin 1–6. Dodatkowa oś pionowa (oznaczona kursywą) podaje wartości poziomu natężenia dźwięku w wodzie odpowiadające poziomowi ciśnienia akustycznego na głównej osi, co pozwala na prawidłowe porównanie audiogramu ryby z pozostałymi audiogramami.

cym je od pozostałych przedstawicieli rzędu, charakteryzują się gryzonie podziemne (gofer na Ryc. 5), zaś pośrednią czułość słuchu wykazują pieski preriowe, czyli gryzonie częściowo podziemne (HEFFNER R. S. i współaut. 1994). Warto zwrócić uwagę na *Onychomys leucogaster*: jest to gryzoń o drapieżnym trybie życia, używający słuchu do wykrywania ofiary (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1985). Nie ma jednak typowego dla rzędu drapieżnych słuchu o szerokim zakresie częstotliwości — zakres częstotliwości wydaje się więc być cechą niezależną od nacisku selekcyjnego jakiemu podlegają zwierzęta polujące.

Audiogramy kopytnych, przedstawione na Ryc. 6, charakteryzują się dobrą maksymalną czułością i niskim dolnym limitem częstotliwości. Także górny limit jest dość wysoki, co, dzięki cieniowi akustycznemu małżowin usznych, ułatwia odróżnianie dźwięków dochodzących z tyłu od dochodzących z przodu (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1990b).

AUDIOGRAMY INNYCH KRĘGOWCÓW

W celu ukazania zdolności słuchowych ssaków na tle innych kręgowców, Ryc. 7 przedstawia audiogramy ryby, ptaków i gada, oraz, dla porównania, kota. Górny limit częstotliwości

ryb, żółwia i ptaków w zasadzie nie przekracza 10 kHz, podczas gdy ssaki o tak niskim górnym limicie częstotliwości należą do rzadkości. Czułość słuchu złotej rybki jest dobra, jeśli uwz-

głędnic właściwości akustyczne środowiska. Czułość słuchu żółwia jest bardzo słaba, a szpaka dość słaba. Nieprzedstawione na rycinie audiogramy ptaków takich jak krzyżówka (*Anas platyrhynchos*) czy pustułka amerykańska (*Falco sparverius*) są dość podobne do audiogramu szpaka (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992). Uważa się, że za znacznie lepszą jakość słuchu ssaków (zwłaszcza w zakresie wyższych częstotliwości) odpowiada budowa ucha środkowego, w którym drgania są przenoszone z powietrznego środowiska zewnętrznego (poprzez błonę bębenkową) do wodnego środowiska ucha wewnętrznego (poprzez okienko owalne). Straty energii w tym procesie wynikają z różnicy impedancji akustycznej środowiska zewnętrznego i ucha wewnętrznego. Ssaki posiadają trzy kosteczki słuchowe dzięki którym drgania są przekazywane z błony bębenkowej na okienko owalne z dużą wydajnością (patrz też art. M. MALINOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU). Pozostałe kręgowce lądowe mają tylko jedną kostkę słuchową — kolumienkę (homolog strzemiączka, JASIŃSKI 1987) i straty przy przekazywaniu drgań są większe. Nie dotyczy to ryb, u których środowisko zewnętrzne ma właściwości akustyczne podobne jak ucho wewnętrzne, więc układy dopasowujące impedancje są niepotrzebne.

Czułość słuchu jest całkiem dobra, mimo że ucho środkowe w ogóle nie istnieje (JASIŃSKI 1987). Warto zauważyć, że górny limit częstotliwości wielu ryb nie przekracza kilkuset Hz. Ucho wewnętrzne ryb sumowatych i karpio-watych (do których należy także złota rybka) łączy się za pomocą dwóch szeregów kostek, czyli tak zwanego aparatu Webera, z pęcherzem pławnym, który służy jako rezonator i pozwala podwyższyć górny limit częstotliwości (JASIŃSKI 1987). Płomykówka, dzięki silnej presji ewolucyjnej, wynikającej z nocnego trybu życia i drapieżnictwa, wykształciła bardzo dobrą czułość słuchu, nadal jednak górny limit częstotliwości pozostał w porównaniu ze ssakami dość niski.

Na szczególną uwagę zasługuje audiogram gołębia. Ptak ten jest bowiem zdolny do percepcji infradźwięków: jego dolny limit częstotliwości to ok. 5 Hz, przy czym infradźwięki o niższych częstotliwościach mogą również być słyszane, choć przy znacznym natężeniu. Ta niezwykła zdolność jest, jak się przypuszcza, wykorzystywana dla nawigacji (np. omijania burz). Recepja infradźwięków przez gołębie odbywa się przy pomocy uszu (a nie na przykład worków powietrznych): uszkodzenie kolumienki powoduje upośledzenie słyszenia infradźwięków (KREITHEN i QUINE 1979).

LOKALIZACJA DŹWIĘKU PRZEZ SSAKI

Lokalizacja źródła dźwięku jest zadaniem niełatwym. Zmiany ciśnienia akustycznego mierzone w dwóch punktach przestrzeni (w dwóch uszach) muszą zostać przeliczone na pozycję źródła, wyrażoną w biegunowych współrzędnych: azymut, wzniesienie i odległość. Azymut jest to mierzony na płaszczyźnie poziomej kąt między kierunkiem „do przodu” a kierunkiem do źródła dźwięku, zaś wzniesienie to mierzony w płaszczyźnie pionowej kąt między płaszczyzną poziomą a kierunkiem do źródła dźwięku. Najczęściej badania nad lokalizacją źródła dźwięku dotyczą lokalizacji w płaszczyźnie poziomej (azymut), rzadziej w płaszczyźnie pionowej (wzniesienie), bardzo rzadko badana jest percepcja odległości źródła dźwięku. Przedstawione poniżej mechanizmy lokalizacji dźwięku oparte są głównie na badaniach na ludziach, tym niemniej wydaje się, że są one przynajmniej w znacznym stopniu uniwersalne dla wszystkich ssaków.

Dla lokalizacji w płaszczyźnie poziomej dostępne są dwa typy informacji: 1) wynikające z porównania parametrów dźwięku między dwój-giem uszu („obuuszne”, ang. binaural cues), 2) wynikające z analizy dźwięku docierającego

do jednego ucha („jednouszne”, ang. monaural cues) (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1992a). Informacje obuuszne można podzielić na dwa niezależne rodzaje. Pierwszy to informacja o różnicy w czasie dotarcia dźwięku do dwóch uszu (Δt , ang. interaural time difference, ITD), która związana jest z tym, że jedno ucho znajduje się bliżej źródła dźwięku (o ile źródło nie znajduje się w płaszczyźnie pośrodkowej) i dźwięk dociera do niego wcześniej niż do drugiego ucha. Uzyskanie tej informacji jest łatwe, jeśli dźwięk ma zróżnicowaną strukturę amplitudową, zawiera wyraźne fragmenty o nieustalanej strukturze częstotliwościowej (transjenty), a więc elementy, których czas nadejścia do ucha może być precyzyjnie zmierzony. W przypadku czystych (sinusoidalnych) tonów porównaniu w obu uszach podlegają fazy fali dźwiękowej ($\Delta \phi$). Lokalizacja tonu przy pomocy $\Delta \phi$ jest jednoznaczna, jeśli różnica odległości między źródłem dźwięku a każdym z uszu jest większa od połowy długości fali dźwiękowej. W przeciwnym wypadku niemożliwe jest odróżnienie kolejności nadejścia do obu uszu poszczególnych fal. Informacja o lokalizacji zawarta w $\Delta \phi$ jest więc dostępna tylko dla niskich częstot-

liwości dźwięku, dla których długość fali jest wystarczająco duża.

Drugim rodzajem informacji obuusznej służącej lokalizacji źródeł dźwięku w płaszczyźnie poziomej jest różnica w widmie dźwięku docierającego do obu uszu (ang. *difference in frequency-intensity spectra*, Δf_i). Jeśli źródło dźwięku nie znajduje się w płaszczyźnie pośrodkowej, wtedy jedno z uszu jest w cieniu akustycznym głowy, która tłumi dźwięki o wyższych częstotliwościach i powoduje zmianę widma dźwięku. Dźwięki o niskich częstotliwościach, które charakteryzują się długością fali porównywalną lub większą niż wielkość głowy, wskutek dyfrakcji nie ulegają stłumieniu (IRVINE 1987, SHAW 1974, FEDDERSEN i współaut. 1957). Czyste tony ulegają stłumieniu, jeśli ich częstotliwości są wystarczająco wysokie i dostępną dla układu słuchowego składową Δf_i jest wówczas jedynie różnica natężenia dźwięku (ΔI , ang. *interaural intensity difference*, IID).

Obuuszne informacje o dźwięku nie są wystarczające, by dokładnie zlokalizować jego źródło: nie dostarczają bowiem informacji ani o wzniesieniu źródła dźwięku, ani o jego odległości. Nie są też konieczne, możliwa jest bowiem dość dokładna lokalizacja dźwięku w płaszczyźnie poziomej przy użyciu jednego ucha (np. BUTLER 1986). Co więcej, jednouszna lokalizacja w płaszczyźnie poziomej może stać się bardzo dokładna, gdy jednostronna utrata słuchu wymusi lokalizowanie źródła dźwięku przy użyciu tylko jednego, zdrowego ucha (BUTLER i PLANERT 1976). Informacje obuuszne są ponadto niewystarczające, aby odróżnić dźwięki dobiegające z tyłu od dobiegających z przodu. Percepcja wzniesienia źródła dźwięku, rozróżnianie dźwięków dochodzących z przodu i z tyłu oraz jednouszna lokalizacja w płaszczyźnie poziomej są możliwe wyłącznie dzięki kierunkowym właściwościom małżowiny ucha, która w różny sposób modyfikuje widma dźwięków dochodzących z różnych kierunków, szczególnie w zakresie wysokich częstotliwości (MARTIN i WEBSTER 1989, MUSICANT i BUTLER 1984, FLANNERY i BUTLER 1981, BUTLER i BELENDIUK 1977, HEBRANK i WRIGHT 1974, SHAW 1974, ROFFLER i BUTLER 1968a, WIENER 1947).

Dla lokalizacji źródła dźwięku wykorzystywane jest więc osobnicze doświadczenie pozwalające lokalizować dźwięki na podstawie charakterystycznych modyfikacji ich cech akustycznych przez małżowinę. Percepcja odległości źródła dźwięku odbywa się prawdopodobnie również na podstawie charakterystycznych modyfikacji ich cech akustycznych. Tu jednak modyfikacje są wprowadzane nie przez małżowinę, a przez środowisko. Na przykład dźwięki pocho-

dzące z odległego źródła zawierają zwykle mniej składowych o wysokiej częstotliwości, które są łatwiej tłumione, zaś więcej składowych odbitych od elementów otoczenia (BUTLER i współaut. 1980).

Warto zauważyć na marginesie, że zależność percypowanego wzniesienia źródła dźwięku od jego widma jest tak silna, że niemożliwa jest prawidłowa percepcja wzniesienia źródła czystego tonu. Wrażenie zależy nie od rzeczywistego położenia źródła tonu, lecz od jego częstotliwości, przy czym tony wysokie są odbierane jako dochodzące z miejsc położonych wyżej niż tony niskie. Efekt ten występuje nawet u cztero- i pięcioletnich dzieci, które nie znają określeń „wysoki” i „niski” odnoszących się do częstotliwości dźwięku, nie mogą się więc nimi sugerować (ROFFLER i BUTLER 1968b).

Czułość lokalizacji u zwierząt w płaszczyźnie poziomej najczęściej mierzy się znajdując najmniejszą odległość kątową między dwoma źródłami dźwięku, przy której zwierzę ciągle różnicuje te źródła. W trakcie pomiaru oba źródła znajdują się przed zwierzęciem, a ich odległość od płaszczyzny pośrodkowej zwierzęcia jest taka sama. Wykazano bowiem, że lokalizacja źródła dźwięku jest najdokładniejsza blisko tej płaszczyzny (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1988, KNUDSEN i współaut. 1979, STEVENS i NEWMAN 1936). Informacje zawarte w ΔI i $\Delta \phi$ stają się bowiem niejednoznaczne dla azymutów bliskich 90° lub 270° (czyli kierunków w prawo i w lewo, np. FEDERSEN i współaut. 1957, FIRESTONE 1930). Jako bodźca używa się najczęściej dźwięku o bogatej strukturze częstotliwościowej i amplitudowej, gdyż są one lokalizowane łatwiej (n.p. HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1992a, BUTLER 1986, TERHUNE 1985, STEVENS i NEWMAN 1936).

Możliwa jest również ocena, na podstawie którego parametru, $\Delta \phi$ czy ΔI , zwierzę potrafi lokalizować czyste tony. W tym celu bada się zdolność do różnicowania lokalizacji tonów o różnych częstotliwościach, emitowanych najczęściej z dwóch głośników umieszczonych 30° na lewo i na prawo od płaszczyzny pośrodkowej zwierzęcia (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1992a, MASTERTON i współaut. 1975). Zwierzęta zdolne do wykorzystania zarówno $\Delta \phi$ jak i ΔI potrafią dobrze lokalizować tony o długości fali znacznie mniejszej jak i znacznie większej niż rozstaw ich uszu. Te, które wykorzystują jedynie ΔI , lokalizują dobrze tony o wysokich częstotliwościach, czyli o małej długości fali (mniejszej niż rozstaw uszu). Z kolei zwierzęta zdolne do wykorzystania tylko $\Delta \phi$ potrafią lokalizować wyłącznie tony o niskich częstotliwościach.

Tabela 1. Czułość lokalizacji dźwięku i zdolność do wykorzystania różnych informacji do lokalizacji u wybranych ssaków.

Źródła: patrz HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1992b (czułość lokalizacji) oraz HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1992a (zdolność do wykorzystania $\Delta\phi/\Delta I$), o ile nie podano inaczej. + oznacza dobrą zdolność do wykorzystania danego rodzaju informacji, – oznacza zdolność ograniczoną lub brak zdolności.

Gatunek	czułość lokalizacji dźwięku (°)	zdolność do wykorzystania $\Delta\phi/\Delta I$
delfin butlonos (<i>Tursiops truncatus</i>)	1,1 (pod wodą)	+/+
słoń (<i>Elephas maximus</i>)	1,2	+/-
człowiek (<i>Homo sapiens</i>)	1,3	+/+
foka pospolita (<i>Phoca vitulina</i>) ¹	3 (w powietrzu) 9 (pod wodą)	
opos (<i>Didelphys virginiana</i>)	4,6	
świnia (<i>Sus scrofa</i>)	4,6	+/-
makak (<i>Macaca sp.</i>)	5	+/+
kot (<i>Felis catus</i>)	5,7	+/+
pies (<i>Canis familiaris</i>)	8	
tchórz (<i>Mustela putorius</i>)	8,5	
lew morski (<i>Zalophus californianus</i>)	8,8	+/+
szczur wędrowny (<i>Rattus norvegicus</i>)	11,1–12,8	+/+
łasica (<i>Mustela nivalis</i>)	12	+/+
mroczek (nietoperz, <i>Eptesicus fuscus</i>) ²	14 (bierna lokalizacja)	-/+ ²
koza (<i>Capra hircus</i>)	18	+/-
<i>Onychomys leucogaster</i> (drapieżny gryzoń)	19,3	
koń (<i>Equus caballus</i>)	25	+/-
gerbil (<i>Meriones unguiculatus</i>)	27	+/+
krowa (<i>Bos taurus</i>)	30	
mysz domowa (<i>Mus musculus</i>) ³	33	
gofer (<i>Geomys bursarius</i>)	180 ⁴	-/-

¹TERHUNE 1974; ²KOAY i współaut. 1998; ³HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992; ⁴HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1990a.

Badania nad percepcją wzniesienia i odległości źródła dźwięku są rzadko prowadzone na zwierzętach. Dlatego w Tabeli 1 przedstawiono

tylko przegląd zdolności ssaków do lokalizacji w płaszczyźnie poziomej.

LOKALIZACJA DŹWIĘKU PRZEZ INNE KRĘGOWCE

Istnieje niewielka ilość danych na ten temat, przy czym dotyczą one głównie zdolności do lokalizacji u ptaków. Uzyskano je przy pomocy procedur, które odbiegały od opisanych powyżej, jak również różniły się między sobą. Dlatego ich wyniki powinny być traktowane z dużą ostrożnością (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992). Przykładowe wyniki pomiarów czułości lokalizacji źródła dźwięku w płaszczyźnie poziomej to 26°, 27° i 56° odpowiednio dla kanarka (*Serinus canaria*), papużki falistej (*Melopsittacus undulatus*) i zeberki (*Poephilla guttata*) (PARK i DOOLING 1991). Z kolei według LEWALDA (1987) gołąb (*Columba livia*) potrafi lokalizować z czułością sięgającą 4°, choć HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. (1992) uważają tę wartość za

zaniżoną. KNUDSEN i współaut. (1979) wykazali, że u płomykówki (*Tyto alba*) czułość lokalizacji może osiągać 2° i mniej, zarówno dla lokalizacji w płaszczyźnie poziomej (azymut) jak i pionowej (wzniesienie). Zdolność ptaków do wykorzystania $\Delta\phi$ i ΔI do lokalizacji przedstawia się następująco: gołąb wykorzystuje prawdopodobnie $\Delta\phi$ i ΔI (LEWALD 1987), płomykówka ΔI , ale nie $\Delta\phi$ (lecz potrafi wykorzystać Δt) (KNUDSEN i współaut. 1979), zaś PARK i DOOLING (1991) analizując dane uzyskane dla kanarka, papużki falistej i zeberki wstrzymują się od osądu na ten temat. Podkreśla się, że mechanizmy lokalizacji u ptaków mogą różnić się od mechanizmów lokalizacji u ssaków: u ptaków lewe i prawe ucho środkowe są połączone kanałem między-

usznym, ponadto obie trąbki słuchowe ptaków łączą się przed ujściem do nosogardzieli. Dźwięki odbierane jednym uchem mogą więc interferować z odbieranymi drugim uchem, co

może dostarczać dodatkowych informacji o lokalizacji źródła dźwięku (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992, PARK i DOOLING 1991).

PRZYCZYNY RÓŻNIC W ZDOLNOŚCIACH SŁYSZENIA U SSAKÓW

Jak wspomniano powyżej, ssaki wyróżniają się spośród kręgowców dobrym słyszeniem dźwięków o wysokich częstotliwościach. Dlaczego jednak górne limity częstotliwości ssaków wykazują różnicowanie sięgające aż 4 oktaw (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992)? Słyszanie wysokich częstotliwości jest korzystne z punktu widzenia lokalizacji dźwięku: służą one lokalizacji opartej na różnicy widm dźwięku w obu uszach (Δf_i , ΔI), jak i odróżnianiu dźwięków dochodzących z przodu i z tyłu. Częstotliwości dźwięku możliwe dla wykorzystania dla tych rodzajów lokalizacji są wyznaczone przez wielkość głowy, gdyż dźwięki o niskich częstotliwościach (czyli dużej długości fali) mogą zostać stłumione przez dużą głowę ale — wskutek dyfrakcji — nie przez małą głowę. W przypadku odróżniania dźwięków dochodzących z przodu i z tyłu, częstotliwości możliwe do wykorzystania są wyznaczone przez wielkość małżowiny usznej. Teoretycznie więc zwierzęta o małych głowach (i małych małżowinach, co jest do pewnego stopnia związane) powinny słyszeć dźwięki o wysokich częstotliwościach, aby móc dokonywać prawidłowych lokalizacji. Taka prawidłowość rzeczywiście występuje w przyrodzie. Istnieje silna ujemna korelacja między wartością górnego limitu częstotliwości audiogramów ssaków a odległością między uszami (np. HEFFNER H. E. 1983). Innymi słowy, zwierzęta o małych głowach (czyli o małej odległości między uszami) mają wysokie górne limity częstotliwości, zaś zwierzęta o dużych głowach — niskie. Za odległość między uszami należy przyjąć odległość funkcjonalną, rozumianą jako czas, w którym dźwięk przemieszcza się od jednego do drugiego ucha w naturalnym środowisku zwierzęcia. Ma to znaczenie dla zwierząt wodnych, gdyż prędkość dźwięku jest w wodzie znacznie większa niż w powietrzu: funkcjonalna odległość między uszami delfina jest dwukrotnie mniejsza niż szczura i niewiele większa niż myszy, zaś orki — podobna jak królika (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1985).

Ssakami, które wyłamują się z korelacji górnego limitu częstotliwości z odległością między uszami, są podziemne gryzonie, jak ślepiec czy gofer (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1992a). Zwierzęta te, przystosowane do życia w podzie-

mnym środowisku utraciły zarówno zdolność do lokalizacji dźwięku jak i do słyszenia wysokich częstotliwości (Ryc. 5).

Warto podkreślić, że posługujące się echolacją nietoperze i walenie, których górne limity częstotliwości są bardzo wysokie (Ryc. 1 i 3), podlegają powyższej korelacji. Można więc przypuszczać, że umiejętność echolacji nie była powodem wykształcenia zdolności do percepcji wysokich częstotliwości. Gdyby tak było, nietoperze i delfiny miałyby znacznie wyższe górne limity częstotliwości, niż to wynika z ich odległości między uszami. Raczej umiejętność percepcji wysokich częstotliwości, wynikająca z małej funkcjonalnej odległości między uszami, umożliwiła wykształcenie echolacji.

Istnieje grupa ssaków, które nie są w stanie wykorzystywać ΔI dla lokalizacji (krowa, świnia, słoń, koń, Tabela 1). Wykorzystują one jedynie $\Delta \phi$, dla którego konieczne jest tylko słyszenie niskich częstotliwości. Można by sądzić, że słyszenie wysokich częstotliwości jest dla tych zwierząt zbędne, jednak podlegają one korelacji górnego limitu częstotliwości z odległością między uszami tak jak inne ssaki. Słyszenie wysokich częstotliwości jest jednak konieczne także dla odróżniania dźwięków dobiegających z tyłu i z przodu. Wynikająca z tego presja ewolucyjna była widocznie wystarczająco silna, by percepcja wysokich częstotliwości przez te ssaki została zachowana (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992).

Rozpiętość wartości dolnych limitów percypowanych częstotliwości wynosi u ssaków ponad 9 oktaw (HEFFNER H. E. i HEFFNER R. S. 1992), jest więc znacznie większa od rozpiętości górnych limitów. Aby znaleźć źródło tej zmienności, badano korelacje wartości dolnego limitu częstotliwości z następującymi czynnikami: masą ciała, funkcjonalną odległością między uszami i górnym limitem częstotliwości. Tylko ten ostatni czynnik jest skorelowany z dolnym limitem częstotliwości (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1990b). Ssaki, które dobrze słyszą bardzo wysokie dźwięki, często słabo słyszą niskie (np. delfin lub szczur, Ryc. 3 i 5). Z kolei te, które dobrze słyszą niskie dźwięki, zwykle nie słyszą bardzo wysokich (np. słoń, Ryc. 1). Sugeruje to istnienie jakiegoś fizycznego lub fizjologicznego

ograniczenia, które nie pozwala na dobre słyszenie zarówno bardzo niskich jak i bardzo wysokich częstotliwości. Natura takiego ograniczenia nie jest jednak znana (HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1990b).

Ssaki różnią się bardzo pod względem czułości lokalizacji (Tabela 1), która waha się od poniżej 1.5° (butlonos, słoń, człowiek) przez około 30° (krowa, mysz) do 180° (i to przy użyciu specjalnie dobranych, długo trwających bodźców — gofer, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1990a). Poszukując źródła tych różnic korelowano liczne czynniki z czułością lokalizacji. Szczegółowe analizy wykazały, że ani funkcjonalna odległość między uszami, ani ostrość wzroku, ani wielkość pola widzenia, ani poziom troficzny (drapieżnictwo lub bycie ofiarą), nie były skorelowane z czułością lokalizacji

dźwięku. Istnieje natomiast silna dodatnia korelacja między czułością lokalizacji dźwięku a szerokością (w stopniach) pola najlepszego widzenia, definiowanego jako obszar o wysokim ($> 75\%$ maksimum) zagęszczeniu komórek zwojowych w siatkówce (HEFFNER R. S. 1997, HEFFNER R. S. i HEFFNER H. E. 1992b). Ssaki, u których takie pole jest wąskie (np. człowiek — 0.7° , świnia — 4.3° , pies — 5.1°) lokalizują dźwięki dobrze, natomiast te o szerokim polu najlepszego widzenia (n.p. szczur — 52.8° , krowa — 132° , gofer — 166°) lokalizują znacznie gorzej (Tabela 1). Zależność ta wskazuje na biologiczną funkcję lokalizacji dźwięku: dźwięk trzeba zlokalizować, aby spojrzeć na jego źródło. Dokładność lokalizacji dźwięku musi być wystarczająca na tyle, by obraz źródła dźwięku na siatkówce znalazł się w polu najlepszego widzenia.

PODSUMOWANIE

Opisane różnice w słyszeniu dźwięków przez ssaki mogą mieć wielorakie znaczenie dla ich zachowania. Hałasy, których człowiek nie jest w stanie usłyszeć, mogą stanowić czynnik stresogenny dla słyszących je zwierząt. Zwierzęta mogą reagować na niesłyszalne dla nas dźwięki. Być może tu leży źródło wielu twierdzeń o paranormalnych zdolnościach wykazywanych na przykład przez psy. W laboratoriach wytwarzane przez aparaturę ultradźwięki, nie rejestrowane przez słuch eksperymentatorów, mogą stanowić bodźce warunkowe dla zwierząt i wpływać na wyniki eksperymentów, zwłaszcza behawioralnych. Należy więc stosować odpowiednie procedury sprawdzające (np. NERAD 1998).

Zwierzęta mogą porozumiewać się między sobą dźwiękami niesłyszalnymi dla drapieżników. Także ludzie, przy pomocy odpowiednich urządzeń, mogą oddziaływać na zwierzęta dźwiękami niesłyszalnymi dla ludzi.

Są ssaki, dla których dźwięki dochodzą znikąd — ich zdolność do lokalizacji jest znikoma — i takie, które precyzyjnie określają położenie źródła dźwięku. Są ssaki, które słyszą niemal wyłącznie różne dźwięki: mysz i słoń nie miałyby podobnych wspomnień po wspólnej wizycie w filharmonii. Warto mieć świadomość tych różnic i pamiętać, że świat dźwiękowy wielu zwierząt jest bogaty w niedostępne nam doznania.

HEARING AND SOUND LOCALISATION IN MAMMALS

Summary

A comparison of hearing abilities of a number of mammalian species and other vertebrates is presented. The article contains also basic information concerning audiograms (hearing ranges), sound localisation mechanisms, and sound localisation acuity measurements. Both audiograms and sound localisation abilities vary in mammals. This variability is not accidental but is related to important biological factors. Requirements of sound localisation

mechanisms make it important for small-headed mammals to have good high-frequency hearing. An unknown mechanism couples high-frequency hearing with low-frequency hearing. The sound localisation acuity appears to be related to the width of the best vision field. The diversity of hearing abilities implies that the internal representations of the acoustic world differ much across mammals.

LITERATURA

- BEECHER M. D., 1974. *Hearing in the owl monkey (Aotus trivirgatus)*. I. Auditory sensitivity. J. Comp. Physiol. Psychol. 86(5), 898–901.
- BUTLER R. A., 1986. *The bandwidth effect on monaural and binaural localization*. Hearing Res. 21, 67–73.
- BUTLER R. A., BELENDIUK K., 1977. *Spectral cues utilized in the localization of sound in the medial sagittal plane*. J. Acoust. Soc. Am. 61(5), 1264–1269.
- BUTLER R. A., PLANERT N., 1976. *The influence of stimulus bandwidth on localization of sound in space*. Percept. Psychophys. 19(1), 103–108.
- BUTLER R. A., LEVY E. T., NEFF W. D., 1980. *Apparent distance of sounds recorded in echoic and anechoic chambers*. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 6(4), 745–750.

- EHRET G., 1977. *Comparative psychoacoustics: perspectives of peripheral sound analysis in mammals*. Naturwissenschaften 64, 461–470.
- FEDDERSEN W. E., SANDEL T. T., TEAS D. C., JEFFRESS L. A., 1957. *Localization of high-frequency tones*. J. Acoust. Soc. Am. 29(9), 988–991.
- FIRESTONE F. A., 1930. *The phase difference and amplitude ratio at the ears due to a source of pure tone*. J. Acoust. Soc. Am. 2, 260–270.
- FLANNERY R., BUTLER R. A., 1981. *Spectral cues provided by the pinna for monaural localization in the horizontal plane*. Percept. Psychophys. 29(5), 438–444.
- HALL J. D., JOHNSON C. S., 1972. *Auditory thresholds of a killer whale Orcinus orca*. J. Acoust. Soc. Am. 51 (2), 515–517.
- HEBRANK J., WRIGHT, D., 1974. *Spectral cues used in localization of sound sources on the median plane*. J. Acoust. Soc. Am. 56(6), 1829–1834.
- HEFFNER H. E., 1983. *Hearing in large and small dogs: absolute thresholds and size of the tympanic membrane*. Behav. Neurosci. 97(2), 310–318.
- HEFFNER H. E., MASTERTON B., 1970. *Hearing in primitive primates: slow lori (Nycticebus coucang) and potto (Perodicticus potto)*. J. Comp. Physiol. Psychol. 71(2), 175–182.
- HEFFNER H. E., MASTERTON B., 1980. *Hearing in Glires: domestic rabbit, cotton rat, feral house mouse, and kangaroo rat*. J. Acoust. Soc. Am. 68(6), 1584–1599.
- HEFFNER H. E., HEFFNER R. S., 1985. *Hearing in two cricetid rodents: wood rat (Neotoma floridana) and grasshopper mouse (Onychomys leucogaster)*. J. Comp. Psychol. 99(3), 275–288.
- HEFFNER H. E., HEFFNER R. S., 1992. *Auditory perception*. [W:] PHILIPS C., PIGGINS D. (red.), *Farm animals and the environment*. C. A. B. International, Wallingford, UK, 159–184.
- HEFFNER H. E., HEFFNER R. S., CONTOS C., OTT T., 1994. *Audiogram of the hooded Norway rat*. Hear. Res. 73, 244–247.
- HEFFNER R. S., 1997. *Comparative study of sound localization and its anatomical correlates in mammals*. Acta Otolaryngol. (Stockh.) Suppl. 532, 46–53.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1982. *Hearing in the elephant (Elephas maximus): absolute sensitivity, frequency discrimination, and sound localization*. J. Comp. Physiol. Psychol. 96(6), 926–944.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1983. *Hearing in large mammals: horse (Equus caballus) and cattle (Bos taurus)*. Behav. Neurosci. 97(2), 299–309.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1985. *Hearing range of the domestic cat*. Hear. Res. 19, 85–88.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1987. *Localization of noise, use of binaural cues, and a description of the superior olivary complex in the smallest carnivore, the least weasel (Mustela nivalis)*. Behav. Neurosci. 101(5), 701–708.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1988. *Sound localization acuity in the cat: effect of azimuth, signal duration, and test procedure*. Hear. Res. 36, 221–232.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1990a. *Vestigial hearing in a fossorial mammal, the pocket gopher (Geomys bursarius)*. Hear. Res. 46, 239–252.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1990b. *Hearing in domestic pigs (Sus scrofa) and goats (Capra hircus)*. Hear. Res. 48, 231–240.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1992a. *Evolution of sound localization in mammals*. [W:] *The evolutionary biology of hearing*. WEBSTER D. B., FAY R. R., POPPER A. N. (red.), Springer Verlag, New York, 691–715.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., 1992b. *Visual factors in sound localization in mammals*. J. Comp. Neurol. 317, 219–232.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., MASTERTON B., 1971. *Behavioral measurements of absolute and frequency-difference thresholds in guinea pig*. J. Acoust. Soc. Am. 49(6), 1888–1895.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., CONTOS C., KEARNS D., 1994. *Hearing in prairie dogs: transition between surface and subterranean rodents*. Hear. Res. 73, 185–189.
- IRVINE D. R. F., 1987. *Interaural intensity differences in the cat: changes in sound pressure level at the two ears associated with azimuthal displacements in the frontal horizontal plane*. Hear. Res. 26, 267–286.
- JACKSON L. L., HEFFNER H. E., HEFFNER R. S., 1997. *Audiogram of the fox squirrel (Sciurus niger)*. J. Comp. Psychol. 111(1), 100–104.
- JACOBS D. W., TAVOLGA W. N., 1967. *Acoustic intensity limens in the goldfish*. Anim. Behav. 15, 324–335.
- JACOBS D. W., HALL J. D., 1971. *Auditory thresholds of a fresh water dolphin, Inia geoffrensis Blainville*. J. Acoust. Soc. Am. 51(2), 530–533.
- JASIŃSKI A., 1987. *Narządy zmysłów*. [W:] *Anatomia porównawcza kręgowców*. SZARSKI H. (red.), PWN, Warszawa, str. 398–499.
- KNUDSEN E. I., BLASDEL G. G., KONISHI M., 1979. *Sound localization by the barn owl (Tyto alba) measured with the search coil technique*. J. Comp. Physiol. 133, 1–11.
- KOAY G., HEFFNER H. E., HEFFNER R. S., 1997. *Audiogram of the big brown bat (Eptesicus fuscus)*. Hear. Res. 105, 202–210.
- KOAY G., KEARNS D., HEFFNER H. E., HEFFNER R. S., 1998. *Passive sound-localization ability of the big brown bat*. Hear. Res. 119, 37–48.
- KREITHEN M. L., QUINE D. B., 1979. *Infrasound detection by the homing pigeon: a behavioral audiogram*. J. Comp. Physiol. A 129, 1–4.
- LEWALD J., 1987. *The acuity of sound localization in the pigeon (Columba livia)*. Naturwissenschaften 74, 296–297.
- LONG G. R., SCHNITZLER H. U., 1975. *Behavioural audiograms from the bat, Rhinolophus ferrumequinum*. J. Comp. Physiol. 100, 211–219.
- MARKT H., EHRET G., 1973. *Die Hörschwelle der Maus (Mus musculus)*. Z. Tierpsychol. 33, 274–286.
- MARTIN R. L., WEBSTER W. R., 1989. *Interaural sound pressure level differences associated with sound-source locations in the frontal hemifield of the domestic cat*. Hear. Res. 38, 289–302.
- MASTERTON B., HEFFNER H., RAVIZZA R., 1969. *The evolution of human hearing*. J. Acoust. Soc. Am. 45(4), 966–985.
- MASTERTON B., THOMPSON G. C., BECHTOLD J. K., ROBARDS M. J., 1975. *Neuroanatomical basis of binaural phase-difference analysis for sound localization: a comparative study*. J. Comp. Physiol. Psychol. 89(5), 379–386.
- MUSICANT A. D., BUTLER R. A., 1984. *The influence of pinnae-based spectral cues on sound localization*. J. Acoust. Soc. Am. 75(4), 1195–1200.
- NEFF W. D., HIND J. E., 1955. *Auditory thresholds of the cat*. J. Acoust. Soc. Am. 27(3), 480–483.
- NERAD L., 1998. *Ultrasonic navigation in the dark. Negative evidence in the rat*. 1998 Forum of European Neuroscience Abstracts, Eur. J. Neurosci. 10 Suppl. 10, abstr. No. 99.22.
- PARK T. J., DOOLING R. J., 1991. *Sound localization in small birds: absolute localization in azimuth*. J. Comp. Psychol. 105(2), 125–133.
- RASLEAR T. G., 1974. *The use of the cochlear microphonic response as an indicant of auditory sensitivity: review and evaluation*. Psychol. Bull. 81(11), 791–803.
- ROFFLER S. K., BUTLER R. A., 1968a. *Factors that influence the localization of sound in the vertical plane*. J. Acoust. Soc. Am. 43(6), 1255–1259.

- ROFFLER S. K., BUTLER R. A., 1968b. *Localization of tonal stimuli in the vertical plane*. J. Acoust. Soc. Am. 43(6), 1260–1266.
- SCHUSTERMAN R. J., BALLIET R. F., NIXON J., 1972. *Underwater audiogram of the California sea lion by the conditioned vocalization technique*. J. Exp. Anal. Behav. 17, 339–350.
- SHAW E. A. G., 1974. *Transformation of sound pressure level from the free field to the eardrum in the horizontal plane*. J. Acoust. Soc. Am. 56(6), 1848–1861.
- STEBBINS W. C., GREEN S., MILLER F. L., 1966. *Auditory sensitivity of the monkey*. Science 153, 1646–1647.
- STEVENS S. S., NEWMAN E. B., 1936. *The localization of actual sources of sound*. Am. J. Psychol. 48, 297–306.
- TERHUNE J. M., 1974. *Directional hearing of a harbor seal in air and water*. J. Acoust. Soc. Am. 56(6), 1862–1865.
- TERHUNE J. M., 1985. *Localization of pure tones and click trains by untrained humans*. Scand. Audiol. 14, 125–131.
- WIENER F. M., 1947. *On the diffraction of a progressive sound wave by the human head*. J. Acoust. Soc. Am. 19(1), 143–146.