

**Anno Accademico 2005-2006**

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI TRIESTE

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI

CORSO DI LAUREA IN SCIENZE BIOLOGICHE

Curriculum: Biologie e Tecnologie Cellulari e Molecolari



**SISTEMI SENSORIALI "ESOTICI":  
L'ECOLOCALIZZAZIONE NEI CHIROTTERI E  
NEGLI ODONTOCETI.**

*Laureanda:*

Beatrice Lana

*Relatore:*

Prof. Enrico Ferrero

*Correlatore:*

Dott. Andrea Della Chiesa

<b><u>Indice:</u></b>	1
<b>Riassunto</b>	5
<b>Introduzione</b>	6
<b>Capitolo 1: I sistemi sensoriali: il sistema uditivo e l'ecolocalizzazione</b>	7
1.1.1 Hearing range	8
1.1.2 I delfini	
1.1.3 I pipistrelli	8
<b>Capitolo 2: Le strutture di ricezione</b>	9
2.1 L'orecchio esterno dei delfini	9
2.1.1 Il complesso periotico-timpanico	10
2.2 L'orecchio medio dei delfini	10
2.2.1 Meccanismo di trasmissione del suono attraverso l'orecchio	11
2.3 <b>L'orecchio interno dei delfini</b>	11
2.3.1 La membrana basilare	12
2.3.2 Cellule gangliari e cellule cigliate	12
2.4 L'orecchio esterno dei pipistrelli	13
2.5 L'orecchio medio dei pipistrelli	14
2.6 l'orecchio interno dei pipistrelli	15
2.6.1 cellule gangliari e cellule cigliate	16
<b>Capitolo 3: Strategie comuni dettate da esigenze comuni</b>	17
3.1 Cos'è l'ecolocalizzazione	17
3.2 Segnali FM e segnali CF	18
3.3 Effetto Doppler	18
3.4 Caratteristiche ecolocative: frequenze, intensità, angoli di risoluzione e distanza	19
3.4.1 I delfini	19
3.4.2 I pipistrelli	20
3.5 Cos'è e come funziona l'ecolocalizzazione	22
3.5.1 I delfini	22
3.5.2 I pipistrelli	23

<b>Capitolo 4</b>	<b>Dove viene prodotto il segnale sonar: strutture anatomiche implicate</b>	<b>25</b>
4.1	I delfini	25
	4.1.1 Propagazione del raggio	26
4.2	I pipistrelli	27
	4.2.1 Propagazione del raggio	28
<b>Capitolo 5:</b>	<b>Sistema nervoso: strutture neuroanatomiche</b>	<b>29</b>
5.1	Le via acustiche	29
	5.1.1 Tecniche elettrofisiologiche	30
5.2	Citoarchitettura della corteccia uditiva dei delfini	31
	5.2.1 Organizzazione della corteccia cerebrale uditiva dei delfini	32
5.3	Citoarchitettura della corteccia uditiva dei pipistrelli	33
	5.3.1 Organizzazione della corteccia cerebrale uditiva dei pipistrelli	33
	5.3.2 La facilitazione	35
5.4	<b>Vie di conduzione e centri superiori</b>	<b>36</b>
	5.4.1 I delfini	36
	5.4.2 I pipistrelli	37
5.5	Il cervelletto	38
5.6	Modello di processamento	39
	5.6.1 I delfini	39
	5.6.2 I pipistrelli	40
<b>Capitolo 6:</b>	<b>Conclusioni</b>	<b>42</b>
	<b>Bibliografia</b>	<b>47</b>
	<b>Ringraziamenti</b>	

## RIASSUNTO

Con questa tesi ho voluto confrontare la strategia adattativa dell'ecolocalizzazione di due mammiferi di ordine diverso: i chiroteri e gli odontoceti.

Questi animali vivono in ambienti fisici nettamente diversi: quello aereo per i chiroteri e quello acquatico per i delfini, ma le costrizioni imposte sono molto simili: prima fra tutte la scarsa visibilità, caratterizza sia della caccia crepuscolare e degli ambienti con fitta vegetazione dove vivono i pipistrelli, sia della torpidità dell'acqua in cui si muovono i delfini. Questa difficoltà ha portato alla selezione del suono come strumento più idoneo per raccogliere tutte le informazioni necessarie alla vita di questi animali. Tale convergenza adattativa, in specie piuttosto distanti filogeneticamente, ha portato a chiedersi se esistessero meccanismi di funzionamento dell'ecolocalizzazione simili.

Ho proceduto ricercando materiale, sottoforma di manuali, monografie, articoli sperimentali o rassegne bibliografiche, sull'ecologia, l'anatomia e la fisiologia di questi due ordini, ho raccolto i dati e le considerazioni, le ho confrontate e ho tratto le conclusioni finali.

Ho scelto di porre l'attenzione su tre aspetti fondamentali dell'ecolocalizzazione, ovvero come viene percepito il segnale sonoro, come avviene e quali strutture anatomiche coinvolge l'emissione di tale segnale e come i suoni recepiti vengono processati e trasformate in informazioni utili.

L'abilità comune di pipistrelli e delfini di produrre, ricevere e analizzare frequenze ultrasoniche è detta "biosonar" o "ecolocalizzazione" e il funzionamento di base appare molto simile: consiste nell'inviare impulsi sonori ad alta frequenza (tra i 20kHz e i 200kHz) a seconda della specie, che colpendo un oggetto vengono riflessi e tornano all'emittente sotto forma di eco.

Le prestazioni uditive sono simili: entrambe le specie hanno un ottimo udito per le alte frequenze, con un limite superiore che tocca i 100-150kHz e risultano ottimi animali ecolocalizzatori in termini di sensibilità e precisione, anche se si possono riscontrare inevitabili differenze. Le più ovvie riguardano la diversa risoluzione angolare e le dimensioni minime e massime che deve avere la preda per poter essere riconosciuta. Per quel che riguarda il sistema di ricezione la differenza sostanziale è l'orecchio esterno: praticamente assente nei delfini, ma molto sviluppato nei pipistrelli. Inoltre la grande novità adattativa dei delfini è l'utilizzo della mandibola come sistema di ricezione che sostituisce l'orecchio esterno.

L'ambiente fisico incide molto sulla tipologia di segnali che possono essere impiegati per ricavare le migliori informazioni dall'ambiente. Segnali FM complessi, a banda larga, ma caratterizzati da una rapida diminuzione delle frequenze, sono utilizzati dai delfini, che grazie alla velocità di conduzione del suono nell'acqua che contrasta l'attenuazione delle frequenze, possono sfruttare le informazioni tridimensionali dettagliate fornite da questo tipo di impulsi. Anche i pipistrelli possono sfruttare segnali FM, che però nell'aria diminuiscono in frequenza più rapidamente, perciò molti pipistrelli ecolocalizzatori contano soprattutto sull'effetto Doppler dei segnali CF. Questi segnali, lunghi e costanti, non darebbero informazioni sufficienti ai delfini, in quanto lo spostamento Doppler è troppo lieve. Per questo motivo i pipistrelli che possono valutare l'avvicinarsi o meno di un bersaglio modificando le emissioni acustiche in modo da compensare lo spostamento Doppler usano un sistema *Doppler-shift compensation*, mentre i delfini, per i quali il movimento di un bersaglio non provoca alcuna variazione Doppler, sono detti *Doppler-shift tolleranti*. Altre sostanziali differenze si riscontrano nelle strutture atte a produrre il suono e soprattutto nelle strutture che focalizzano e ampliano il raggio emesso. I pipistrelli, come tutti mammiferi, producono i suoni tramite la laringe, mentre i delfini sfruttano l'apparato nasale. Quest'ultimi necessitano di un mezzo d'accoppiamento di impedenza per eliminare il problema della propagazione del suono attraverso l'interfaccia aria-acqua e per questo motivo hanno sviluppato il caratteristico melone, che funge da lente acustica. I pipistrelli al contrario devono amplificare il più possibile il suono prodotto,

che viene maggiormente attenuato nell'aria. Per questo motivo essi sfruttano adattamenti morfologici che amplificano il segnale, come le *vocal membranes* (membrane vocali) e che indirizzano il segnale: le *noseleaves*, gli specchi acustici che sono funzionalmente equivalenti al melone del delfino.

Entrambi i gruppi hanno sviluppato importanti accorgimenti per aumentare l'abilità localizzativa. Questi sono diversi dove le costrizioni anatomiche lo impongono (come i delfini che aumentano la distanza cocleare e intermandibolare per esaltare le differenze nella ricezione dei suoni, attuabile grazie alla testa molto grande, mentre i pipistrelli rinunciano a questo espediente date le loro dimensioni ridotte e contano perciò sull'effetto Doppler anziché sulle differenze in arrivo del suono), mentre in altri casi le strategie coincidono: ad esempio l'acquedotto cocleare sproporzionatamente grande, la rigidità generale nelle strutture dell'orecchio interno, un alto rapporto rigidità/spessore (T/W) della membrana basilare, così come l'elevata innervazione delle cellule sensoriali cigliate responsabili della ricezione dello stimolo sonoro. Quest'organizzazione può ragionevolmente essere messa in relazione alla sensibilità alle alte frequenze e alla necessità di utilizzare informazioni uditive complesse.

A livello dell'organizzazione nervosa e del processamento si riscontrano gli adattamenti evolutivi più significativi e interessanti dal punto di vista del funzionamento dell'ecolocalizzazione e del suo controllo. Un'elaborazione fine e dettagliata dei segnali acustici è alla base della necessità di entrambi gli animali di ricavare tutte le possibili informazioni per poter sopravvivere. Per una tale elaborazione deve essere quindi presente un sistema nervoso specializzato, che è stato trovato con sicurezza nella corteccia cerebrale uditiva dei pipistrelli, la quale è stata mappata e divisa in diverse regioni specializzate e sintonizzate su frequenze specifiche. Per i delfini esistono poche prove a riguardo, perché non si sono condotti, per ragioni etiche, esperimenti invasivi come con i pipistrelli. Dato che anche questi animali hanno le stesse necessità e contano sul medesimo sistema sensoriale, si è convinti possa esserci stata un'evoluzione pressoché parallela dell'organizzazione nervosa. Infatti un sistema duale è già stato ipotizzato anche per i delfini e inoltre in entrambi gli animali si è accertata un'ipertrofia e una specializzazione dei principali centri coinvolti nell'elaborazione uditiva, come l'oliva superiore e i collicoli inferiori.

Nonostante qualche differenza, soprattutto anatomica, quando si raggiunge il vertice del sistema sensoriale ecolocalizzativo si può quindi notare una ragionevole somiglianza. Dalle informazioni ricavate emergono perciò sia differenze, sia tratti comuni molto importanti e inoltre risultano evidenti lacune conoscitive in alcuni ambiti che potrebbero essere indagati più a fondo. Questo non tanto attraverso esperimenti che seguano un'etica meno restrittiva, ma ad esempio attraverso indagini comportamentali che mirino a definire alcuni aspetti ancora sconosciuti, come capire se le tattiche di valutazione dei targets (ad esempio per quel che riguarda la distinzione del materiale o della forma) sono simili per le due specie.

## INTRODUZIONE

In natura si osservano spesso fenomeni di convergenza evolutiva straordinari sia di strutture che di funzioni, anche tra organismi molto diversi tra loro. Quando una convergenza riguardante una certa funzione viene osservata in animali molto distanti tra loro da un punto di vista filogenetico, viene spontaneo chiedersi se i meccanismi alla base del suo funzionamento siano i medesimi nei due organismi. A maggior ragione poi è giusto porsi questa domanda osservando una medesima funzione in animali appartenenti allo stesso phylum e classe, come avviene per i cetacei e i chiroterri, per quanto riguarda la loro capacità di utilizzare gli ultrasuoni per orientarsi, cacciare e coordinarsi in ambienti dove gli stessi compiti non potrebbero essere svolti facendo affidamento su altri sistemi sensoriali, come ad esempio la vista.

Le caratteristiche fisiche dei due ambienti dove si trovano a vivere questi due ordini di mammiferi, quello aereo per i chiroterri e quello acquatico per i cetacei, risultano essere molto diverse tra loro. Entrambi i gruppi dimostrano un adattamento secondario ai due ambienti, ciononostante questi animali hanno sviluppato strategie ed adattamenti a volte molto simili per ovviare ad alcuni limiti imposti dai mezzi nei quali si muovono e dalle nicchie ecologiche che sono andati ad occupare. La caccia crepuscolare di piccoli insetti per i chiroterri e la torpidità dell'acqua per i cetacei ha portato alla selezione del suono come strumento più idoneo per raccogliere tutte le informazioni ambientali necessarie all'espletamento di questi compiti.

Il suono è prodotto dalle vibrazioni di una sorgente che determinano compressioni e decompressioni alternate nel fluido circostante. Queste perturbazioni s' irradiano, allontanandosi dalla sorgente che le produce, come onde circolari nelle quali picchi di aumento della pressione del fluido si alternano con minimi di rarefazione del fluido stesso. La frequenza d'onda è il numero dei picchi che attraversano un certo punto dello spazio nell'unità di tempo (in genere un secondo), si misura in Hz e determina la tonalità del suono. L'ampiezza è la massima escursione della pressione del fluido prodotta da un suono nei due sensi ed è correlata con l'intensità, misurata in dB. Mettendo a confronto pipistrelli e delfini, si riscontrano importanti differenze nelle proprietà fisiche dei due mezzi, aria e acqua, rispetto alla propagazione al loro interno di un'onda sonora:

- la velocità di propagazione in aria è di 340 m/s mentre in acqua è di 1500 m/s, inoltre in acqua la velocità cambia poco con la profondità mentre in aria le differenze sono notevoli ad altitudini diverse;
- l'attenuazione del suono in aria è moderata mentre in acqua è bassa;
- la dispersione dell'onda sonora in aria è data da temperature e vento disomogenei, mentre in acqua è data da bolle e dalle vesciche natatorie; inoltre in acqua è spesso possibile avere raggi di trasmissione molto ampi, mentre in aria questo è possibile solo in particolari ambienti e con particolari condizioni atmosferiche
- la pressione del suono (valutata per un'intensità di  $1 \text{ W/cm}^2$ ), che nell'acqua è di 12 Pa contro i 0.02 Pa dell'aria (Della Chiesa, 2000).

Perché usare proprio il suono come mezzo sensoriale su cui contare per muoversi, cacciare, comunicare e in sostanza quindi, sopravvivere nel proprio habitat?

Caratteristiche come la velocità di propagazione del suono molto alta e la sua bassa attenuazione permettono ai delfini e ai pipistrelli di ricevere informazioni più rapidamente e per aree più estese di quello che può fare ad esempio la vista. L'energia acustica si propaga in modo molto più efficiente di qualsiasi altra forma di energia, per esempio quelle elettromagnetica, termica e luminosa, che vengono molto più attenuate ed è per questo motivo che il suono si è rivelato essere uno strumento indispensabile per svolgere attività come la navigazione e l'individuazione e inseguimento delle prede.

Come già accennato in precedenza, un cacciatore notturno o crepuscolare come il pipistrello, o un delfino che vive in ambiente in cui la luce è scarsa e viene filtrata, come l'ambiente subacqueo, non possono contare sulla vista per orientarsi e cacciare. Questi animali hanno quindi sviluppato un raffinato sistema uditivo, che permette loro di discriminare ostacoli, prede e quant'altro, in modo molto più accurato rispetto a quello che consentirebbe la vista. La vista inoltre è un senso esclusivamente passivo, ovvero l'animale non può emettere segnali visivi in modo attivo, può solo percepirla. Particolari messaggi visivi come il cambio della livrea in molti uccelli durante il periodo di corteggiamento non può essere considerato un fenomeno attivo, in quanto non implica l'utilizzo di particolari strutture anatomiche specializzate al fine di far cambiare piumaggio all'uccello. Inoltre alla base non c'è un processo cosciente di ciò che sta avvenendo, cioè non è l'animale a scegliere quando e come attuare il cambiamento e, cosa molto importante, il segnale non può nemmeno venire modulato. Al contrario, il sistema uditivo in questi animali si è invece specializzato divenendo attivo e questa funzionalità è la ragione d'essere della sua fondamentale importanza che sta alla base del processo noto come ecolocalizzazione. Il segnale di ecolocalizzazione, o segnale biosonar, viene infatti attivamente emesso e modulato in base alle esigenze e alle condizioni ambientali a cui si trova di fronte l'animale, in modo da poter trarre da questo il maggior numero di informazioni possibili.

## 1. I SISTEMI SENSORIALI: IL SISTEMA Uditivo E L'ECOLOCAZIONE

Ci sono due questioni importanti da tenere presente quando si pensa a un sistema sensoriale: la prima è che i sistemi sensoriali e perciò la percezione sono specie-specifici, mentre la seconda è che questi sistemi sono habitat dipendenti. Riferendoci al sistema uditivo, entrambe le questioni risultano importanti (Ketten, 1998). Nonostante le diverse caratteristiche degli ambienti in cui si trovano a vivere i due ordini di mammiferi, ci si è chiesto se potessero esserci delle similitudini nelle strutture anatomiche e nei meccanismi di funzionamento e processamento dei loro sistemi uditivi.

I range uditivi sono in stretta relazione sia alla taglia sia alla nicchia dell'animale. In generale, la grandezza delle strutture uditive dei mammiferi aumenta in scala con le dimensioni corporee (Manley 1972; Ketten 1984, 1992; West 1986). La maggiore frequenza che un animale può udire è generalmente inversamente proporzionale alla massa corporea (von Békésy 1960, Greenwood, 1962, Manley 1972, Ketten 1984, West 1986), in alcuni casi però, indipendentemente dalle dimensioni, specie crepuscolari o notturne, presentano una capacità di produzione e ricezione di frequenze che si estende nel campo ultrasonico, altre specie che vivono sottoterra mostrano invece di percepire frequenze nel campo infrasonico e, in alcuni casi, sembrano in grado di rilevare le vibrazioni sismiche (Sales & Pye 1974, Heffner & Heffner 1980, Payne et al. 1986, Fay 1988). Potremmo perciò dedurre che non esiste un'assoluta linearità tra frequenze udibili e dimensioni corporee, infatti alcune strutture dell'orecchio dei mammiferi subiscono una progressione in scala con le dimensioni del corpo, è il caso della coclea e quindi della membrana basilare, dell'osso temporale e del canale uditivo interno, ma questo non è necessariamente correlato alla portata acustica. Le specie animali per le quali l'ampiezza della coclea è correlata alla rigidità della membrana sono detti generalisti e l'orecchio è detto isomorfo. Quelle specie che invece non hanno una relazione fra rigidità e ampiezza cocleare sono detti specialisti e l'orecchio anisomorfo (Etcheler et al. 1994).

Delfini e pipistrelli sono eccellenti ecolocalizzatori, capaci di produrre, ricevere e analizzare frequenze ultrasoniche. Questa loro abilità è comunemente identificata come "biosonar" o "ecolocalizzazione" in quanto il funzionamento di base di questi sistemi è lo stesso e consiste nell'invio di impulsi sonori ad alta frequenza, tra i 20 kHz e i 200 kHz a seconda della specie, che colpendo un oggetto vengono riflessi e tornano all'emittente sotto forma di eco. Queste eco sono poi elaborate per ricavare le informazioni utili agli animali. Osservando il comportamento di delfini e pipistrelli si è capito che le informazioni derivate da emissioni successive dei segnali ultrasonici vengono combinate per ricostruire le caratteristiche e le posizioni in tempo reale dei bersagli (Simmons et al., 1995).

## 1.1 Hearing range

### 1.1.1 I delfini

Gli odontoceti possono udire nel campo dell'ultrasuono, nonostante alcune specie raggiungano dimensioni notevoli, come *Orcinus orca* (fino a 10 m). I suoni emessi possono essere divisi in:

- suoni ad impulsi ad alta frequenza (fino a 200 kHz), cioè i "clicks" utilizzati durante l'ecolocalizzazione;
- suoni a bassa frequenza, che comprendono i "whistle", usati dal delfino per il riconoscimento individuale, caratterizzati da frequenze comprese tra i 5 e i 20 kHz, e i "burst pulsed sound", raffiche di impulsi a bassa frequenza, inferiori a 20 kHz, prodotti in presenza di particolari stati emozionali.

I segnali emessi tipicamente coincidono con la sensibilità uditiva, ma l'udito si estende anche oltre il range dei suoni emessi. Il limite superiore di frequenza uditiva dei delfini è comparabili a quello dei pipistrelli e va da 100 a 150 kHz.

Dati correnti indicano che gli odontoceti hanno da 10 a 12 ottavi di portata uditiva funzionale, in confronto agli 8 o 9 ottavi degli altri mammiferi. Molti hanno la migliore sensibilità oltre i 30 kHz e alcune specie addirittura oltre i 130 kHz (Mohl & Andersen 1973; Supin & Popov 1990).

Oltre a un buon udito ultrasonico, gli odontoceti hanno una buona frequenza di risoluzione angolare. La soglia di riconoscimento di un bersaglio va da 5 cm a 5 m e implica una risoluzione angolare uditiva di 0.5°, anche se sono stati registrati più comunemente angoli di risoluzione verticali e orizzontali che vanno da 1° a 4° (Au 1993).

Negli animali terrestri la soglia di discriminazione di intensità IDT (intensity discrimination thresholds) è indipendente dalla frequenza, decresce con l'aumentare del livello sonoro ed è generalmente migliore negli animali più grandi (Fay 1992; Heffner & Heffner 1992).

Le registrazioni effettuate hanno rilevato una IDT di circa 1-2 dB (Bullock *et al.* 1968, Moore *et al.*, 1995). La minima intensità di discriminazione in *Tursiops Truncatus* uguaglia quindi la media umana (Ketten, 1998).

### 1.1.3 I pipistrelli

Comunemente ai delfini, i pipistrelli hanno un ottimo udito per le alte frequenze. Anche per i pipistrelli infatti, il limite superiore di frequenza uditiva tocca i 100-150 kHz. La sensibilità uditiva è approssimativamente omodirezionale e copre un volume conico che si estende dall'area frontale fino a 100°-140° attorno alla sua testa. A 25 kHz l'ampiezza minima è di 180° (Simmons *et al.*, 1995) e la portata uditiva media è compresa fra 10 e 90 kHz.

Il pipistrello *Eptesivus fuscus* ha una risoluzione angolare verticale di 3.5° e di 1.5° nel piano orizzontale. Quando il trago è momentaneamente tenuto verso il basso, adeso al pelo, la sensibilità verticale è notevolmente ridotta. Questo pipistrello sembra elaborare gli angoli verticali analizzando il timing di eco secondari che seguono diversi percorsi attraverso l'orecchio interno e attorno al trago, a seconda della loro direzione di origine (Altringham, 1999).

## 2. LE STRUTTURE DI RICEZIONE

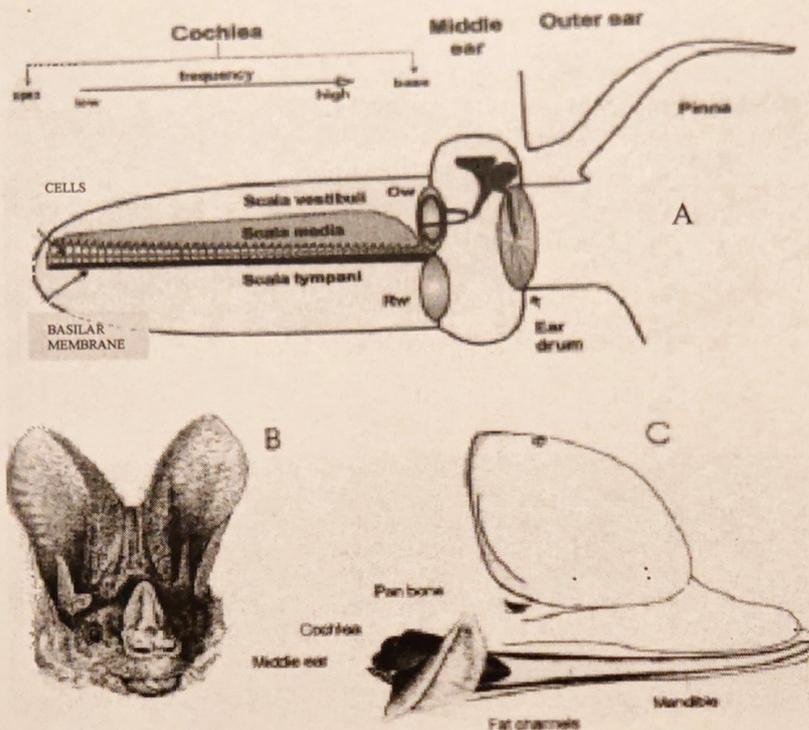


Figura1: Le strutture di ricezione dei Chiroterri e degli Odontoceti: percorso del suono dall'orecchio esterno all'orecchio interno nei mammiferi terrestri (A); Orecchio estremo nei Chiroterri (B); Percorso del suono dalla mandibola all'orecchio interno negli Odontoceti (C).

La grande novità adattativa è nei delfini, che utilizzano come struttura esterna per la ricezione dei suoni non più i padiglioni auricolari, come fanno i pipistrelli (fig.1B), ma la mandibola (fig.1C). Il meccanismo uditivo rimane comunque la stessa semplice catena di eventi sia per la ricezione da parte dell'orecchio che per la ricezione da parte della mandibola: l'energia sonora viene convertita, tramite trasduttori bio-

meccanici contenuti nell'orecchio medio e interno, in segnali elettrici (impulsi neuronali) che vengono poi trasmessi a un processore centrale (cervello) per l'elaborazione dei parametri acustici utili all'estrazione delle informazioni necessarie all'animale per orientarsi, individuare le prede o gli ostacoli (fig.1A).

### 2.1 L'orecchio esterno dei delfini

Il padiglione auricolare esterno e il canale uditivo esterno sono andati persi nella migrazione delle strutture dell'orecchio medio e interno al di fuori dall'alloggiamento craniale (fig.1C).

Le vestigia del padiglione auricolare sono state ritrovate inserite nel grasso sottocutaneo vicino al meato esterno, mentre l'apertura del meato, generalmente con un diametro minore di 3 mm, è segnalata esternamente da una depressione o una fossetta nella pelle.

Il meato uditivo esterno è presente, ma ridotto e chiuso da materiale fibroso, da frammenti cellulari e cerume. La via principale per la ricezione del suono corre attraverso due canali ricchi di grasso nella mandibola inferiore. Un canale contenente grasso scorre lungo il bordo della mascella inferiore e un secondo canale giace sopra l'osso piatto. I due canali, orientati ad angolo retto uno rispetto all'altro, operano come un analogo del padiglione esterno dei mammiferi terrestri (Ketten 1997, 1994) (fig.4).

### 2.1.1 Il complesso periotico-timpanico

Nei delfini l'osso dell'orecchio consiste di due bolle connesse fra loro e formanti il complesso periotico-timpanico, che differisce dal complesso dell'osso temporale dei mammiferi per struttura, posizione e funzione. Il complesso periotico-timpanico risiede in un'ampia cavità peribullare. La posizione extracraniale del complesso aumenta la separazione funzionale delle orecchie, un fattore cruciale per la localizzazione delle sorgenti sonore sott'acqua. La cavità peribullare è circondata dalla mandibola, lo squamoso, lo pterigoide e l'occipitale.

Nei mammiferi terrestri due caratteristiche sono importanti per la localizzazione del suono: la differenza temporale riferita all'arrivo del suono, detta anche IATD: Interaural Time Difference, che dipende chiaramente dal cammino di conduzione del suono nell'animale e nel mezzo attraverso cui viaggia il suono e corrisponde quindi alla distanza di viaggio del suono diviso la velocità del suono (Heffner & Masterson 1990); altro parametro è la differenza nel livello del suono, o intensità interauricolare, detta IID: Interaural Intensity Difference. Per le specie terrestri, il percorso è attraverso l'aria, attorno alla testa, da un padiglione auricolare all'altro, mentre in animali acquatici, il suono viaggia lungo una linea retta attraverso la testa e i tessuti che la costituiscono, i quali hanno un'impedenza acustica simile all'acqua di mare. La misura più appropriata per misurare IATD nei cetacei è quindi la distanza intercocleare IC, o la distanza intermandibolare, la quale risulta essere piuttosto ampia grazie al riposizionamento extracraniale; questo risulta essere un adattamento cruciale che spiega l'abilità nel localizzare i suoni sott'acqua (Ketten 2000).

### 2.2 L' orecchio medio dei delfini

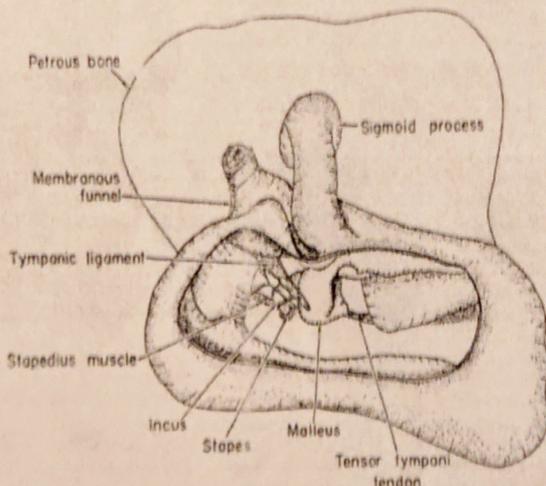


Figura 2: I principali componenti dell'orecchio medio dei delfini.

Nei delfini la catena degli ossicini è molto rigida, formata da elementi irrobustiti e manca una membrana timpanica discoidale, come si ritrova nei mammiferi terrestri (Ketten, 2000). Essa risulta invece essere una striscia di membrana ialina sostenuta da un cono timpanico con una struttura fibrosa a forma di imbuto, parzialmente calcificata che unisce il corpo del martello a un legamento timpanico (McCormick 1970, Ketten 1984, 1992). Un ponte rigido, il processo gracile, connette il martello alla parete esterna della bolla timpanica. Le due maggiori giunzioni ossicolari sono unite

rigidamente da legamenti e da un involucro membranoso e flessibile. I dati anatomici forniscono la prova per affermare che l'orecchio medio degli odontoceti è un sistema sintonizzato sulle alte frequenze (Ketten 1992, McCormick, Wever, Palin & Ridgway 1970) (fig.2).

### 2.2.1 Meccanismo di trasmissione del suono attraverso l'orecchio

Non esiste ancora un chiaro accordo su come funzioni l'orecchio medio dei cetacei. Ci sono due teorie: una convenzionale che si basa sul movimento degli ossicini e un'altra che propone una conduzione tramite traduzione ossea. (Lipatov & Solntseva 1972; Fleischer 1978; McCormick *et al.* 1970, 1980). Per la prima teoria, quella di Fleisher, si deve assumere una sinfisi periotico-timpanica flessibile, la seconda teoria, di McCormick, prevede invece un'unione periotico-timpanica fissa o addirittura fusa e una finestra rotonda estensibile. Nessuna delle teorie è completamente compatibile con l'ampia variabilità strutturale dell'orecchio medio, per cui il meccanismo rimane ancora in discussione (Ketten, 2000; Nachtigall, 1986).

### 2.3 L'orecchio interno dei delfini

Come l'orecchio interno dei mammiferi terrestri, l'orecchio interno dei delfini è formato da un labirinto osseo che segue le circonvoluzioni di un labirinto membranoso, pieno di endolinfa, che ospita due organi sensoriali: il sistema vestibolare per l'equilibrio e la coclea per l'udito.

La coclea dei cetacei ha la stessa fondamentale organizzazione di quella degli altri mammiferi terrestri, costituita da una spirale riempita di fluido, divisa da membrane in tre camere o scale: scala media o dotto cocleare, scala timpanica e scala vestibolare. Un tubo a U formato dalla scala timpanica e dalla scala vestibolare, circonda il dotto cocleare, che possiede una parete epiteliale che ospita l'organo di Corti. Il dotto cocleare è legato alle membrane basilare e vestibolare. Le scale, che salgono a spirale, giacciono all'interno del periotico come una scala a chiocciola. Le frequenze più alte vengono decodificate nella zona basale mentre quelle più basse nella zona distale della coclea (Ketten, 2000).

Il nucleo centrale della coclea è il modiolo, una struttura ossea contenente le fibre del ramo uditivo dell'ottavo nervo. La membrana basilare è una sorta di cassa di risonanza che funziona come una serie di filtri passa banda. L'organo di Corti è un complesso di cellule che traduce stimoli meccanici in risposte neurali e si estende all'apice della membrana basilare. Il diametro della spirale cocleare è maggiore alla base e si restringe verso l'apice. Il numero dei giri varia da 1,5 a 4,5 a seconda delle specie. L'orientamento del canale cocleare non sembra avere implicazioni con la ricezione acustica, ma è peculiare negli odontoceti, in quanto, in seguito alla migrazione del complesso periotico-timpanico, la spirale cocleare è stata trascinata nel movimento e l'asse del modiolo è orientato anteriormente.

Una caratteristica funzionale molto importante è una stria vascularis eccezionalmente densa e un legamento a spirale strettamente associato a un'infrastruttura di collagene. Lo strato marginale della stria vascularis contiene le cellule che sono responsabili dell'alta concentrazione di ioni potassio nell'endolinfa, condizione che controlla e sta alla base del potenziale endococleare. Gli odontoceti hanno più di cinque strati marginali (Ketten, 2000).

La scala timpanica è caratterizzata da un'ampia superficie all'estremità basale della coclea e si riduce verso l'apice di circa la metà. La larga estremità basale coincide con l'entrata

dell'acquedotto cocleare, che è eccezionalmente ampio in tutti i cetacei. Anche la scala vestibolare si riduce, ma meno drasticamente. Inoltre l'acquedotto cocleare, a causa della disgiunzione del periotico dal cranio, termina nel plesso peribullare e non nello spazio subaracnoideo (Ketten 1998).

L'acquedotto cocleare sproporzionalmente grande è una caratteristica notata anche in alcuni pipistrelli e secondo Kossl e Vater, potrebbe far ipotizzare un possibile compito nel prevenire danneggiamenti a causa delle oscillazioni intracocleari di risonanza richieste dall'uso dell'ecolocalizzazione. Analisi morfometriche del dotto cocleare e degli altri canali e strutture dell'orecchio dei delfini, potrebbero aiutare a determinare se queste similarità con i microchiroterteri siano funzionalmente importanti (Ketten, 2000).

### 2.3.1 La membrana basilare

La membrana basilare è la struttura fondamentale per la trasduzione dei segnali sonori e la loro trasmissione al cervello. Molto differenziata, anisotropa, è in grado di rispondere a un campo di frequenze molto ampio. La lamina spirale risulta sdoppiata in due parti: una interna con il foro di passaggio del nervo acustico-vestibolare e una lamina esterna ben sviluppata con spessore di 30-40 $\mu$ m nel giro basale che ospita un legamento spirale e funziona da punto di fissaggio laterale per la membrana basilare.

L'ampiezza varia notevolmente da un punto all'altro, è stretta circa 25 $\mu$ m dall'estremità basale, e aumenta uniformemente fino a raggiungere 350 $\mu$ m all'estremità apicale. Questa differenza, di ben 14 volte, è più del doppio di quella riscontrata nella membrana basilare umana.

Il rapporto T/W (thickness/width) è il valore massimo di alta e bassa frequenza a cui ogni specie animale può udire e tale parametro è stato scoperto essere elevato sia nei delfini che nei pipistrelli. Per i delfini, *T. truncatus* ha un rapporto T/W alla base della coclea pari a 0.71 e un picco di frequenza di circa 80 kHz, mentre alla base, il rapporto va da 0.01 a 0.02. L'alto rapporto T/W in delfini e pipistrelli è accompagnato da altri elementi del dotto cocleare che creano rigidità e contribuiscono a formare un complesso di risonanza che è indipendente dall'estensione della membrana.

Gli odontoceti in media hanno una membrana basilare che è da due a cinque volte più lunga di quella dei pipistrelli microchiroterteri, anche se le capacità uditive sono simili. Per odontoceti e chiroterteri è la rigidità della membrana e non la sua estensione che è in relazione con le risposte uditive (Ketten, 2000).

### 2.3.2 Cellule gangliari e cellule cigliate

Un'altra caratteristica saliente è che tutti gli odontoceti hanno un numero eccezionalmente alto di cellule gangliari e gli elementi dell'organo di Corti sono più larghi e più densamente associati rispetto agli altri mammiferi (Ketten, 2000).

	<i>T. truncatus</i>	<i>Homo sapiens</i>
numero cellule cigliate interne	3451	3475
numero cellule cigliate esterne	13993	11500
numero di cellule gangliari	95000	35000
rapporto cellule gangliari/cellule cigliate	5:1	2:1

Sin dai primi studi sull'anatomia dell'orecchio dei mammiferi si è riscontrato un progressivo incremento della papilla uditiva e nel numero di cellule cigliate che può essere in relazione con abilità uditive sempre più raffinate. Nel 1971 Wever, McCormick, Palin e Ridgway (Wever et al. 1971a, 1972) presentarono una serie di studi sull'orecchio interno di *T. truncatus* (vedi tabella). Essi suggerirono che suggerirono che: "L'elevato rapporto (delle cellule gangliari sulle cellule cigliate) è favorevole alla rappresentazione delle informazioni relative alle alte frequenze e all'elaborazione dettagliata degli eventi nei centri superiori del sistema nervoso uditivo". Quest'assunzione dipende dal fatto che un considerevole grado di specificità è mantenuto grazie a una buona innervazione delle cellule cigliate. Le fibre dei dendriti cocleari che raggiungono le cellule cigliate dell'organo di Corti formano un numero molto alto di terminazioni, per cui le cellule cigliate hanno un alto grado di specificità d'innervazione.

La maggiore innervazione di queste cellule sensitive indica la necessità di utilizzare molte più vie neuronali per la trasmissione delle informazioni sulle alte frequenze e potrebbe essere in relazione col fatto che il delfino possiede un sistema che fornisce ai centri superiori più dettagli sugli eventi cocleari rispetto a quello che succede nell'uomo (Wever et al, 1971b). È ragionevole assumere che quest'organizzazione è in relazione con la complessità dell'informazione estratta dai segnali di ecolocalizzazione.

## 2.4 L'orecchio esterno dei pipistrelli

L'orecchio esterno può essere visto come un'antenna ricevente dotata di una sensibilità direzionale che è frequenza dipendente ed è basata sulla sua forma e dimensione (Fletcher & Thwaites, 1988). (fig.1B)

La principale struttura dell'orecchio esterno è la pinna, una superficie curva e piegata, lunga circa 14 mm e larga 7 mm, che forma una prominente diretta in avanti e lateralmente e funziona come un ricevitore responsabile del miglioramento della direzionalità di ricezione dell'orecchio esterno (Jen & Chen, 1988; Wotton et al, 1995). Esiste un'altra struttura nell'orecchio esterno: il trago, una proiezione cartilaginea alla base dell'orecchio, sottile, lunga circa 8 mm e ampia 3 mm, localizzata frontalmente alla pinna. Questa agisce come un riflettore secondario, responsabile della generazione di riflessioni multiple nell'orecchio esterno che giocano un ruolo cruciale nel processamento delle eco. La pinna e il trago agiscono in modo combinato per determinare la direzionalità, a diverse frequenze, dei suoni percepiti. L'orecchio cioè punta in direzioni differenti a frequenze diverse (l'asse acustico è frequenza dipendente) e questo potrebbe stare alla base dell'abilità ecolocativa (Wotton, et al., 1995). Altri studi sulla

direzionalità delle orecchie dei pipistrelli hanno confermato che l'intensità relativa di frequenze diverse all'altezza del timpano varia a seconda della localizzazione della sorgente del suono (Coles et al., 1989; Fuzessery, 1986; Fuzessery & Pollak, 1984; Guppy & Coles, 1988; Jen & Chen, 1988; Obrist et al., 1993; Shimozawa et al., 1974), e che la teoria dell'asse acustico sarebbe alla base della localizzazione da parte dei pipistrelli (Pollak & Casseday, 1989). Visto che le orecchie esterne fungono da antenne per le eco, le loro proprietà direzionali forniscono le informazioni acustiche per determinare l'azimuth e l'elevazione dei bersagli (Lawrence & Simmons, 1982a; Masters et al., 1985; Simmons et al., 1983).

Il posizionamento delle due orecchie ai due lati della testa provoca la formazione di differenze di intensità e di tempi d'arrivo sulle due orecchie se il bersaglio non è posizionato esattamente di fronte al pipistrello. Quest'ultime sono molto lievi e quasi mai utilizzate per dedurre le informazioni spaziali; l'unico caso studiato che utilizza informazioni relative alle differenze interaurali temporali è la specie *A. pallidus*. Gli studi condotti su pipistrelli che usano FM mostrano che le informazioni binaurali vengono utilizzate per determinare l'azimuth, mentre le informazioni fornite dall'orecchio esterno servono per determinare l'elevazione (Fuzessery et al., 1992; Grinnell & Grinnell, 1965; Lawrence & Simmons, 1982a; Obrist et al., 1993; Shimozawa et al., 1974), ma le informazioni specifiche utilizzate dal pipistrello non sono ancora state sperimentalmente dimostrate, niente si sa ancora su come queste informazioni vengano trasformate in percezioni spaziali (Simmons et al., 1995).

## 2.5 L'orecchio medio dei pipistrelli

Nei pipistrelli microchiroteri una sensibilità alle alte frequenze è raggiunta assottigliando gli ossicini uditivi dell'orecchio medio e irrigidendo la loro unione (Reysenbach de Haan 1956; Sales & Pye 1974).

Il muscolo stapedio è attaccato alla staffa e prima dell'emissione degli impulsi ecolocativi, si contrare e spinge la staffa lontano dalla finestra ovale. Il suono così non può venire trasmesso alla coclea, che essendo molto delicata potrebbe venire danneggiata dalle altre frequenze (Simmons et al, 1995).

Gli ossicini dell'orecchio medio sono dotati di muscoli che si contraggono per attenuare la trasmissione del suono lungo le ossa dell'orecchio interno. In molti animali questi muscoli si contraggono in risposta a suoni molto intensi, come avviene anche nell'uomo, in modo da fornire una protezione ai recettori dell'orecchio interno, che verrebbero danneggiati da suoni troppo forti. Nel pipistrello questi muscoli si contraggono anche precedentemente la vocalizzazione, raggiungendo il livello massimo di contrazione durante l'emissione della trasmissione sonar, per poi rilassarsi subito dopo (Henson, 1970; Suga & Jen, 1975).

Il rilassamento dura circa 5-8 ms e durante questo intervallo la soglia uditiva cambia, diventando progressivamente più sensibile di circa 30 dB (Kick & Simmons, 1984; Simmons et al, 1992).

## 2.6 L'orecchio interno dei pipistrelli

Come in tutti i mammiferi, anche nel pipistrello la coclea è formata da tre canali paralleli e disposti a spirale e tra di esse giace l'Organo del Corti. Procedendo dalla base verso l'apice della spirale, le cellule dell'Organo di Corti rispondono a suoni che decrescono in frequenza. I microchiroterteri presentano da 2.5 a 3.5 giri completi, mentre i megachiroterteri e i primati ne hanno 1.75, e il giro alla base è particolarmente largo. Gli impulsi nervosi sono generati dallo spostamento delle ciglia, passano lungo nel nervo uditivo e arrivano al cervello per l'analisi e l'estrazione delle informazioni utili. La coclea presenta delle specializzazioni atte ad attenuare i suoni, infatti è sospesa nella cavità cocleare, anzichè essere fusa con il cranio come negli altri mammiferi ed è inoltre circondata da seni sanguigni e depositi di grasso (J. D. Altringham, 1999).

Anche per i pipistrelli si sono calcolati i rapporti T/W: per i pipistrelli che emettono FM e CF, T/W è pari a 0.44 alla base della coclea, e corrisponde a picchi di frequenza di 80kHz, mentre il rapporto misurato all'apice è esattamente uguale a quello di *T. Truncatus*, variando da 0.01 a 0.02 (Ketten, 2000).

L'avvolgimento basale della coclea contiene la cosiddetta fovea acustica, che è un'espansione spaziale dell'area di membrana basilare atta alla rappresentazione delle frequenze comprese fra 54 e 70 kHz. Una funzione per la regione foveale della membrana basilare è quella di fornire una zona di riflessione che genera onde stazionarie (standing waves) (Kossl & Water, 1995). Nei pipistrelli, le frequenze rappresentate in questa zona corrispondono alle componenti CF2, la seconda armonica del segnale di ecolocalizzazione. Questa regione specializzata ottimizza l'analisi e la risoluzione delle eco che hanno subito l'effetto Doppler dopo la riflessione sul target, fornendo un meccanismo che aumenta il segnale CF2 in confronto ai segnali emessi (overlapping call) e che può quindi percepire sottili differenze nell'eco (Grinnell & Grinnell, 1965). All'interno della fovea, c'è una regione densamente innervata, che codifica la frequenza dominante usata nell'ecolocalizzazione a 61 kHz. L'accentuata sintonizzazione è data dalle discontinuità morfologiche della membrana basilare che si manifesta nel brusco cambiamento di spessore della membrana da 30 a 5  $\mu\text{m}$  entro 1 mm (Ketten, 2000). È stato proposto che questa discontinuità possa provocare la riflessione dell'onda viaggiante e l'oscillazione lungo la membrana basilare. Esperimenti condotti hanno dimostrato che i neuroni presenti nella fovea acustica processano la risonanza della membrana dopo che è stata filtrata dalle cellule cigliate della coclea, inoltre questa regione non è sensibile solo alle frequenze intorno a 61kHz, ma risponde anche a frequenze vicine. La risonanza cocleare particolarmente spiccata per le frequenze attorno a 61kHz sembra dipendere anche da proprietà meccaniche dell'Organo del Corti e delle cellule cigliate esterne. Aumentando l'attività di risonanza della membrana basilare della coclea, il pipistrello raggiunge una frequenza cocleare di risoluzione che va oltre la normale risoluzione uditiva usata e necessaria agli altri mammiferi non ecolocalizzatori (Kossl & Russel, 1994).

### 2.6.1 Cellule gangliari e cellule cigliate

Anche nei pipistrelli, i molti studi effettuati sulle cellule cigliate hanno mostrato che le fibre efferenti di queste cellule sensoriali ne influenzano la motilità, alterando la loro rigidità e il potenziale di membrana (Dallos et al. 1997). Questo comporta un cambiamento nell'attività di amplificazione cocleare e quindi nell'ammontare di energia che raggiunge le cellule nervose (Roddy et al. 1994; Guinan, 1996). Molti autori suggeriscono che questo processo serva per proteggere il sistema uditivo dall'eccessiva stimolazione, provocando un momentaneo o permanente innalzamento della soglia uditiva da parte dell'orecchio (Patuzzi & Thompson, 1991, Marison et al., 2002). Numerosi esperimenti hanno suggerito il coinvolgimento della motilità delle cellule cigliate esterne nella determinazione dell'amplificazione, compressione e regolazione delle vibrazioni della membrana basilare (Dallos & Evans, 1995; Hudspet 1997; Kolston 1995), processi che stanno alla base della sensibilità cocleare alle alte frequenze, ma non è ancora stato chiarito quanto importante sia il contributo fornito da queste cellule (Russel & Kossl, 1999).

Le terminazioni efferenti più estese possono essere trovate nella regione più densamente innervata della coclea: la fovea acustica. L'innervazione efferente è infatti più densa in quelle regioni cocleari che processano le componenti dominanti del segnale di ecolocalizzazione. Un neurone afferente innerva al massimo sei cellule cigliate esterne, ma questo numero decresce in corrispondenza della fovea acustica, a una sola cellula innervata, riducendo drasticamente la convergenza e compressione di informazione acustica per quelle frequenze che rappresentano aspetti molto importanti dei suoni ecolocativi. In questa regione, infatti, dev' esserci un fine controllo dei meccanismi cocleari (Xie et al., 1993). La maggiore sensibilità del sistema uditivo alle frequenze intorno a 60 kHz è perciò in accordo con l'alta densità di sinapsi delle fibre efferenti in questa regione (fovea acustica). Probabilmente, la funzione più importante del sistema efferente è il controllo del risonatore acustico (la coclea) estremamente fine e specializzato presente nei pipistrelli (Drexler; Kossl, 2003).

### 3. STRATEGIE COMUNI DETTATE DA ESIGENZE COMUNI

Superficialmente i segnali di ecolocalizzazione di delfini e pipistrelli sembrano avere poco in comune. I segnali di ecolocalizzazione dei delfini sono generalmente più corti, con una forma d'onda caratterizzata da una banda più ampia e con picchi spettrali alti (circa 50  $\mu$ s, da 40 a 150 kHz) (Ketten, 2000) rispetto a molti segnali di pipistrelli (variano da 0.3 a 300 ms e da 12 a 200 kHz in frequenza) (Neuweiler, 1990).

La frequenza usata dai delfini è solo due o tre volte più alta di quella di molti pipistrelli, ma le prede dei pipistrelli sono, in proporzioni acustiche, più piccole di quelle dei delfini. (si pensi allo sbattere d'ali di un insetto rispetto alle vibrazioni prodotte da un pesce che nuota).

La densità del flusso di energia della sorgente di un segnale tipico del delfino *T. truncatus* può essere molto diversa da quella di altri delfini, come ad esempio quella del delfino *Phocoena phocoena*. Tra i pipistrelli, *E. fuscus*, può essere messo in relazione con *T. truncatus* per la densità di flusso di energia della sorgente, che è solo lievemente più grande di quella del delfino, ma molto più grande rispetto a quella degli altri pipistrelli. *T. truncatus* è infatti un predatore di acqua aperta e *E. fuscus* è un predatore di spazi aperti. Se confrontiamo invece *P. phocoena* e il pipistrello *Rhinophus ferrumequinum*, che dimostrano entrambi una buona discriminazione di piccoli oggetti in habitat che sono acusticamente rumorosi, difficili, in cui i bersagli sono nascosti dai suoni di altri elementi, notiamo che entrambi emettono segnali ad alta frequenza, a banda ristretta. Entrambi hanno membrane basilari specializzate e regioni ad alta densità di cellule gangliari e, per quel che riguarda il pipistrello, notiamo la presenza della fovea acustica, che non è ancora stata rivelata dagli studi effettuati, ma è fortemente ipotizzabile la presenza un'organizzazione simile anche per il delfino data la sua importanza nel permettere l'analisi minuziosa delle informazioni derivanti dalle eco (vedi paragrafo "sistemi di ricezione") (Ketten 2000).

Le caratteristiche dei segnali dipendono dallo scopo con cui è emesso il segnale (cacciare, orientarsi, comunicare), che sono entrambi "doveri" o necessità imposti dall'ambiente in cui l'animale vive. Le similarità nei segnali e nelle strutture cocleari comuni tra delfini e pipistrelli suggeriscono spunti interessanti per pensare a come pressioni selettive comuni abbiano portato a strategie di ecolocalizzazione parallele.

#### 3.1 Cos'è l'ecolocalizzazione

L'ecolocalizzazione, o biosonar, è il processo di emissione di onde ultrasoniche direzionali e di analisi delle eco provenienti dagli oggetti che tali onde colpiscono; grazie a queste eco l'animale costruisce un'immagine dell'ambiente attorno a lui. È un processo altamente evoluto che ha dato a pipistrelli e delfini l'abilità di sfruttare una nicchia ecologica dominata dalla scarsa visibilità.

### 3.2 Segnali FM e segnali CF

Gli animali ecolocalizzatori come i delfini, i pipistrelli e alcuni insettivori, usano le alte frequenze, ma questo tipo di frequenze non è indispensabile al processo ecolocativo, infatti un certo numero di animali ecolocalizzano usando basse frequenze. I più conosciuti sono gli uccelli delle caverne: il guaciario *Steatornis caripensis* usa suoni di 2-10 kHz, della durata di 1ms (Altringham, 1996).

Le alte frequenze però, sono quelle che conferiscono i vantaggi maggiori. Innanzi tutto, pochi altri suoni naturali sono così alti, in questo modo l'interferenza da parte di altre fonti sonore è minima. In secondo luogo, più importante, è il fatto che il miglior suono per discriminare un bersaglio è un suono tale che abbia lunghezze d'onda simili a quelle del target. I suoni ad alta frequenza hanno lunghezze d'onda piccole, adatte alla cattura di prede di piccole dimensioni, che sono il tipo di preda cacciata da delfini (piccoli pesci) e pipistrelli (insetti).

Il processo di ecolocalizzazione può sfruttare segnali FM (frequenza modulata) e segnali CF (frequenza costante). Frequenza modulata significa che la frequenza dell'impulso non è costante, ma modulata nel tempo. I segnali FM sono impulsi a banda larga (broadband), caratterizzati da una breve durata e una rapida diminuzione delle frequenze. Questi segnali forniscono immagini tridimensionali più dettagliate dei segnali CF, perciò permettono di distinguere meglio i bersagli in ambienti rumorosi e disordinati. Questo è reso possibile perché più sono le frequenze che costituiscono il segnale emesso e più sono le informazioni che il segnale di eco può trasportare: segnali FM portano informazioni al pipistrello perché l'eco del segnale emesso è stato variato e modificato dal bersaglio. Le informazioni utili si ricavano dai cambiamenti dello spettro, che derivano da variazioni di ampiezza e modulazioni delle componenti della frequenza.

I segnali CF invece mostrano caratteristiche opposte: sono lunghi e costanti. (Altringham, 1996).

Per quel che riguarda la terminologia, è bene specificare cosa si intende per ultrasuoni. Sonico è un termine arbitrariamente derivato dalla massima portata acustica umana. Frequenze al di fuori di questo range sono dette infrasoniche se sono sotto i 20 Hz o ultrasoniche se sono oltre i 20 kHz. Molti animali possono percepire suoni che l'uomo non può udire, alcuni sentono nel campo degli ultrasuoni e alcuni, come gli elefanti asiatici, *Elephant maximus*, sentono segnali infrasonici (Ketten, 1998).

### 3.3 Effetto Doppler

L'effetto Doppler è quel fenomeno che ci fa accorgere dell'approssimarsi di una sorgente sonora: quando essa si avvicina a noi il tono si fa sempre più alto, mentre man mano che si allontana il tono decresce. Questo avviene perché se la fonte sonora si avvicina, le onde sonore vengono compresse come una molla, la lunghezza d'onda decresce mentre cresce la frequenza e perciò aumenta il tono e il suono lo percepiamo più intenso. Il cambio di tonalità è

direttamente proporzionale alla velocità alla quale si muove la fonte: quando, ad esempio, un pipistrello si avvicina al bersaglio, le frequenze delle eco saranno determinate dalla velocità a cui si muovono il predatore e la preda, le eco ricevute dall'animale che si avvicina a un bersaglio fermo aumenteranno in frequenza (Altringham, 1996).

I pipistrelli che usano segnali CF per individuare le prede sfruttano lo spostamento Doppler della frequenza costante, mentre per quel che riguarda i delfini non si ritiene che essi possano utilizzare questo sistema di rilevamento perché lo spostamento Doppler che deriva dai suoni naturali prodotti nell'acqua è piuttosto lieve, in quanto la velocità di questi spostamenti è molto meno veloce rispetto alla velocità di propagazione del suono nell'acqua. I delfini sembrano invece comportarsi in modo più simile ai pipistrelli che utilizzano segnali FM, essendo entrambi specializzati per rilevare la posizione di un oggetto piuttosto che la sua velocità di spostamento (Masters & Harley, 2004).

I segnali CF usati da pipistrelli invece codificano informazioni relative alla velocità di spostamento del pipistrello verso il suo bersaglio e viceversa: per un pipistrello che vola verso la sua preda, si verificherà uno spostamento Doppler positivo che verrà rilevato dal sistema uditivo dell'animale, che provvederà ad abbassare la sua emissione acustica in modo da compensare lo spostamento Doppler (Doppler-shift compensation). I segnali dei delfini sono, al contrario, tolleranti all'effetto Doppler, cioè il movimento del delfino verso il bersaglio o l'avvicinarsi ad esso di quest'ultimo, non provoca alcun effetto rilevabile (Doppler-shift tolerant).

### **3.4 Caratteristiche ecolocative: frequenze, intensità, angoli di risoluzione e distanza**

Nell'analizzare l'evoluzione e il funzionamento dei sistemi ecolocativi in questi gruppi animali si possono distinguere due tipi di specializzazioni: quelle strettamente legate allo sviluppo del biosonar e quelle legate alla vita nei rispettivi ambienti di vita. Alle specializzazioni legate al biosonar appartengono: l'uso di segnali ultrasonici con corta lunghezza d'onda in modo da produrre eco individuabili anche su piccoli oggetti e lo sviluppo, a livello del sistema nervoso centrale, di capacità di analisi delle eco provenienti dagli oggetti insonorizzati dagli ultrasuoni; alle specializzazioni legate all'ambiente acquatico sono dovute lo sviluppo del melone e delle strutture associate per la propagazione del suono (Tougaard, 1999).

Le differenze maggiori dei due sistemi riguardano soprattutto gli organi deputati alla produzione degli ultrasuoni e la portata del sistema, molto limitata per i pipistrelli.

Si farà di seguito una descrizione delle diverse parti che contribuiscono al funzionamento del sistema ecolocativo nei due ordini di mammiferi.

#### **3.4.1 I delfini**

Nei delfini il sistema uditivo passivo ha elevata sensibilità nelle basse frequenze (1-10 kHz) questo fa sì che il delfino riesca a riconoscere e caratterizzare i suoni ambientali (ambient sounds) che subiscono solo lievi attenuazioni in acqua. La fonte più importante di suoni passivi

per i delfini sono i suoni a bassa frequenza emessi dai pesci (Dubrovskiy 1990). Un delfino può determinare la distanza dalla sorgente in modo passivo solo nel caso che conosca a priori l'intensità, le caratteristiche spettrali e temporali dei segnali (von Be'ke'sy, 1960). Il sistema uditivo attivo deve invece essere capace di misurare l'intervallo di tempo tra l'emissione dei click e il momento in cui l'eco di ritorno dal bersaglio viene percepito, in questo modo l'animale è in grado di valutare la distanza dalla sorgente. I delfini possono discriminare bersagli diversi sott'acqua fino a distanze che vanno oltre i 100 m, usando treni di click.

Nei delfini l'assunzione di Dubrovskiy che ipotizza il necessario sviluppo di due sistemi uditivi è particolarmente vera ed evidente, dato che l'ecolocalizzazione è apparsa come processo secondario di adattamento alla vita acquatica da parte dei predecessori terrestri, che possedevano un udito passivo ben sviluppato (Dubrovskiy, 1990).

I segnali usati dai delfini per ecolocalizzare variano molto in frequenza, intensità e ampiezza, ma sono tutti segnali lineari periodo-modulati e sono di breve durata, segnali di questo tipo sono adatti per una buona risoluzione di discriminazione di bersagli (Johnson, 1986). Questi suoni emessi durante l'ecolocalizzazione sono detti "click" e sono impulsi sonori molto intensi che possono arrivare fino a 220 dB a 1  $\mu$ Pa e alla profondità di un metro. Questi impulsi possono avere picchi di frequenza fino a 150 kHz, con una durata tra 91,6 e 265  $\mu$ sec (Verboon & Kastelein, 2004). Per *T. truncatus* l'ampiezza del raggio di ecolocalizzazione è piuttosto stretto: 10° sia sul piano verticale sia su quello orizzontale. Il centro del raggio è diretto verso l'alto nel piano verticale, a circa 20° rispetto alla linea della bocca dell'animale. Sul piano verticale il raggio è leggermente asimmetrico, con una maggiore energia di emissione sotto la linea centrale, mentre nel piano orizzontale il raggio è leggermente spostato a sinistra. Nel 1973 Evans dimostrò che *T. truncatus* poteva emettere due impulsi simultanei, uno spostato di 20° verso sinistra e l'altro spostato di 20° verso destra, separati tra loro 80  $\mu$ sec (Evans, 1973; Cranford, 2000).

L'intervallo critico di un delfino è compreso fra 200 e 300  $\mu$ s. Questo intervallo, che è il tempo di durata del segnale sonar, corrisponde a 18 cm, che è infatti la dimensione tipica dei pesci cacciati dai delfini (Dubrovsky, 1994).

Sono state definite due categorie acustiche per i delfini, che si rifanno a una ben precisa struttura cocleare che varia leggermente da una categoria all'altra per quel che riguarda il rapporto T/W, l'estensione della struttura ossea e la geometria della spirale. Il tipo 1, con frequenze che hanno picchi superiori ai 100 kHz, e il tipo 2, con frequenze al di sotto di 80 kHz (Ketten, 1984, Wartzock & Ketten 1999). Queste tipologie sono correlate con l'habitat: le specie costiere e delle rive che vivono in ambienti con alta densità di oggetti appartengono al tipo 1 ed emettono click relativamente brevi (125-250  $\mu$ s) con una lunghezza d'onda corta (120-160 kHz in *P. phocoena* e superiore ai 200 kHz in *Inia geoffrensis*). Specie che vivono in mare aperto sono del tipo 2 e usano segnali con una lunghezza d'onda maggiore (40-70 kHz), adatta per la risoluzione di bersagli piuttosto grandi e distanti (Vater & Kossel, 2004).

### 3.4.2 I pipistrelli

I pipistrelli con un evoluto sistema sonar sono generalmente quelli che si nutrono di insetti ed appartengono al sottogruppo dei microchiroteri, ma recentemente si è scoperto che anche pipistrelli impollinatori delle aree tropicali usano il biosonar per individuare i fiori migliori da impollinare; un esempio è quello di *Glossophaga commissarisi*, il maggior impollinatore dei fiori di *Mucuna holtonii* i quali contengono una piccola struttura concava che funziona come uno specchio acustico che riflette la maggior parte dell'energia acustica nella stessa direzione da cui proviene, seguendo questa traccia acustica il pipistrello trova il fiore da impollinare.

Il segnale sonar prodotto da ogni pipistrello possiede caratteristiche proprie che lo rendono facilmente distinguibile in presenza di segnali prodotti da altri individui della stessa specie e permettono una più facile elaborazione del segnale (Della Chiesa, 2000).

Esistono due categorie di segnali prodotti dai pipistrelli: ultrasuoni a banda larga e a frequenza modulata (FM) e ultrasuoni a banda stretta e frequenza costante (CF). Il grande pipistrello marrone mustached bat, *Eptesicus fuscus*, usa suoni sonar FM, mentre *Pteronotus parnelli* usa sia segnali sonar FM che segnali CF. I segnali CF mostrano caratteristiche opposte dei segnali FM: come già detto, sono lunghi e costanti. Per i pipistrelli i segnali CF durano da 10 a 50 s, mentre i segnali FM durano da 2 a 5 ms. I pipistrelli usano segnali CF perché gli impulsi FM, sebbene recanti numerose informazioni, sono soggetti ad attenuarsi rapidamente nell'aria, sono infatti caratterizzati da una rapida diminuzione delle frequenze che può passare da 60 a 30 kHz in 5 ms (mentre si attenuano meno in acqua, per cui il delfino non è obbligato a sopperire con segnali CF). Sembra ragionevole l'ipotesi che il pipistrello usi impulsi CF per portare avanti il segnale più a lungo senza farlo attenuare, concentrando la maggior parte dell'energia in un'unica frequenza anziché disperderla in un impulso FM a ampia banda.

Le calls di ecolocalizzazione della maggior parte dei pipistrelli cadono nel range di 12-200 kHz (Cranford & Amudin, 2004).

Per registrazioni effettuate entro un metro dall'animale, il pipistrello emette impulsi anche superiori a 120 dB (Altringham, 1996) (*E. fuscus* emette segnali di ampiezza compresa fra 95 e 105 dB misurati a 10 cm dalla bocca) (Simmons et al., 1995), ma i suoni decrescono rapidamente in ampiezza e intensità mentre attraversano l'aria, più di quanto accada ai suoni emessi dai delfini attraversando l'acqua. Per questo motivo i pipistrelli hanno dovuto sviluppare un udito molto sensibile per percepire le eco di ritorno molto deboli (Altringham, 1996).

Per *E. fuscus* il raggio emesso è relativamente ampio ed è puntato in avanti rispetto all'apertura della bocca, con angoli che si estendono fra +50° e -50° sul piano orizzontale, mentre per il piano verticale i dati precisi non sono ancora stati registrati. Da questo punto di vista, rispetto al delfino e ad altre specie di pipistrello che usano CF, *E. fuscus* ha un raggio di trasmissione più ampio (Au, 1993). Attraverso il segnale emesso, il pipistrello può insonorizzare, oltre allo spazio direttamente di fronte a lui, anche una larga zona operativa: un volume conico con un'ampiezza angolare di +-25-35° sull'asse puntato alla fronte del pipistrello. Questo comporta che, quando il pipistrello muove la testa per cercare la preda, egli insonorizza non solo il bersaglio, ma anche gli oggetti intorno al bersaglio. La conseguenza pratica è che il pipistrello non può discriminare il

target solo usando la testa come scanner. La distinzione fine degli oggetti e la selezione di quelli d'interesse deve avvenire a livello di un complesso sistema uditivo, come avviene nel delfino (Simmons et al., 1995).

Molte delle prede cacciate da *E. fuscus* hanno dimensioni che vanno da parecchi millimetri a pochi centimetri. Per questo pipistrello, i range di lunghezza d'onda vanno da 3.4 mm a 100 kHz a 20 mm a 15-20 kHz, e visto che la distinzione degli oggetti tramite impulsi sonori avviene utilizzando impulsi che abbiano lunghezze d'onda equiparabili al bersaglio, si capisce perché i segnali emessi siano adeguati a svolgere questo tipo di compito (Simmons et al., 1995).

Per fare un confronto con l'intervallo critico dei delfini, l'intervallo corrispondente per i pipistrelli, che ha sempre un range di 200-300  $\mu$ s, equivale nell'aria a intervalli di 4,5 cm, in quanto il suono viaggia più lentamente (Simmons et al., 1989).

Anche per i pipistrelli si possono distinguere due categorie acustiche che dipendono ancora dall'anatomia della coclea. La prima categoria comprende quei pipistrelli che adottano strategie di caccia e dieta molto variabili, come i foraggieri dello spazio aperto (open-air foragers) e le specie che cacciano nella vegetazione aperta. Essi contano su un segnale ad ampia banda e possiedono una coclea che non mostra una spiccata differenziazione e specializzazione di sintonizzazione per le diverse frequenze, come invece accade nella maggior parte delle specie studiate, che ricadono nella seconda categoria. Quest'ultima comprende infatti tutti i pipistrelli che possono compensare lo spostamento Doppler (Doppler-shift compensation) e sono perciò dotati di una coclea particolarmente differenziata per quel che riguarda la sintonizzazione su diverse frequenze (Vater & Kossl, 2004).

### 3.5 Cos'è e come funziona l'ecolocalizzazione

#### 3.5.1 I delfini

I delfini riescono a discriminare sott'acqua a distanze elevate usando treni di click (suoni ad alta frequenza, compresi in un ampio intervallo di frequenze, prodotti in rapida successione) emessi dal sistema nasale e diretti in avanti attraverso uno stretto raggio (Au & Moore 1984; Au 1980; Au & Moore 1986; Au 1993). Il fascio trasmesso è generalmente più direzionale di quello ricevuto come eco (Au, 1993) e un elemento viene quindi discriminato non perché l'ecolocalizzazione produce direttamente la percezione della forma dell'oggetto, ma perché le eco che ritornano da oggetti di diversa forma suonano differenti al delfino. Queste spiccate differenze di ricezione, e non il senso della forma dell'oggetto, fungono da guida per la discriminazione da parte del delfino (Pack & Herman, 1995). Probabilmente essi ricevono informazioni utili attraverso i cambiamenti di ampiezza dell'eco mentre muovono la testa "scannerizzando" i targets (Au, 2000).

Il numero di clicks e gli intervalli di tempo tra questi dipendono da molti fattori come la distanza valutata essere di interesse dall'animale, la difficoltà di rilevare un oggetto (target) e la presenza o l'assenza di un oggetto d'interesse.

Studi fatti da Penner (1988) mostrano una relazione sistematica tra la distanza dell'oggetto e la durata degli intervalli tra i clicks emessi e un meccanismo simile avviene anche per i pipistrelli. Esiste uno specifico intervallo di tempo, "lag time" (Au, 1993), che deve trascorrere tra due clicks successivi, esso è definito come la differenza di tempo tra l'intervallo del click (click interval) ed il tempo richiesto da un segnale acustico per percorrere lo spazio tra il delfino e l'oggetto e tornare al delfino (two-way transit time), questo tempo è di 15,4  $\mu$ s per distanze dagli oggetti comprese tra 1.4 e 0.4 metri (Au, 1993). La minima distanza di osservazione misurata è stata <0.1 m, che significa un lag time di 130  $\mu$ s, che equivale all'incirca alla durata di un click ad alta frequenza (Verboom & Kastelein, 2004). I delfini usano questo lag time per elaborare l'eco di ritorno prima di emettere un altro treno di impulsi ultrasonici.

Come già accennato in precedenza le emissioni sonar possono essere usate dai delfini per indagare l'ambiente circostante ed in base al grado di risoluzione che l'animale desidera avere può utilizzare due tipi di frequenze: usando onde fino a 10-20 kHz riesce ad avere un'ampia area esplorata ma con bassa risoluzione per i particolari, mentre con frequenze molto maggiori, fino a 180 kHz, ottengono informazioni più dettagliate ma con raggi di azione molto più limitati. Come compromesso a questa situazione i delfini utilizzano in ogni impulso un intervallo di frequenze compreso tra questi due limiti, esercitando anche un controllo volontario su ampiezza, frequenza, source level e durata dell'impulso in modo da rendere riconoscibili, dal punto di vista acustico, oggetti differenti. Caratteristiche come la struttura, lo spessore, le dimensioni, il materiale, la forma e la distanza a cui si trova l'oggetto indagato, sono tutti aspetti rilevabili basandosi sulle differenze presenti nell'ampiezza dell'eco o sulle caratteristiche spettrali (Della Chiesa, 2000).

### 3.5.2 I pipistrelli

I principi che i pipistrelli utilizzano per localizzare le prede sono molto simili a quelli appena descritti per i delfini, unica differenza evidente è che questo fenomeno avviene in ambiente aereo e sfrutta l'effetto Doppler-shift che, in tale ambiente, è più significativo.

Le eco riflesse dai bersagli sono percepite dalle orecchie che risultano molto sviluppate e hanno un'appendice, il trago, che si estende verso l'alto nella concavità del padiglione auricolare con la funzione di direzionare l'eco all'interno dell'orecchio (Della Chiesa, 2000) (vedi paragrafo "sistemi di ricezione"). Dopo che il suono trasmesso e l'eco hanno stimolato l'orecchio, il sistema uditivo del pipistrello funge da ricevitore sonar, che processa la trasmissione e l'eco, che ha subito un ritardo temporale d'arrivo, come una coppia di segnali che rappresentano l'immagine dell'oggetto (Simmons et al., 1995).

Suga (1998) ha condotto uno studio sulle vie centrali interessate ai processi di ecolocalizzazione e ha osservato che, al contrario dei delfini che usano solo FM, i suoni emessi da alcuni pipistrelli hanno due componenti principali: una banda di frequenze costanti CF (paragonabili agli elementi formativi dei suoni delle vocali nell'uomo) e una banda a frequenze modulate FM (che potrebbero venire assimilate alle frequenze variabili che caratterizzano le consonanti). Il pipistrello conta molto sulle FM perché gli impulsi a frequenza modulata, come si

è detto, sono brevi e, dato che il suono viaggia nell'aria a 340 m/s nell'aria, l'eco da un oggetto distante 1 m, insonorizzato da impulsi di 2-5 ms di durata, ritorna dopo appena 5.9 ms che l'impulso che lo colpisce è stato emesso. Se il segnale emesso fosse più lungo di 5.9 ms, il pipistrello udirebbe l'eco prima ancora di aver finito di emettere l'impulso (Altringham, 1996).

Si può dedurre che i delfini usino esclusivamente FM perché in acqua il suono viaggia ancora più veloce e i segnali emessi hanno la necessità di essere assolutamente brevi. Quindi il pipistrello emette l'impulso, aspetta il ritorno dell'eco e calcola la distanza dall'oggetto basandosi sul ritardo temporale e quindi emette un altro impulso "aggiornato" grazie all'informazione ricevuta (Altringham, 1996). I pipistrelli usano l'effetto Doppler della banda costante per valutare la velocità della preda e la banda modulata in frequenza per valutare la distanza e il raggio entro il quale si trova la preda, in base all'intervallo fra il tempo di emissione del segnale e quello d'arrivo della risposta riflessa. Le dimensioni dell'oggetto vengono determinate sia dall'estensione dell'oggetto stesso che dall'angolo che esso sottende. L'ampiezza dell'eco infatti aumenta con l'aumentare dell'angolo sotteso e quindi, conoscendo anche il ritardo nell'arrivo dell'eco che permette di valutare la distanza dal bersaglio, l'animale deduce le dimensioni generali di esso. L'ampiezza dello spettro e la modulazione dell'eco indicano i particolari della conformazione superficiale del bersaglio. (Kelly, 2003) (fig 3).

Durante l'ecolocalizzazione, i pipistrelli controllano attivamente la durata dell'impulso emesso, la velocità di ripetizione e l'ampiezza. Questi animali modificano il segnale che emettono man mano che avanza verso la preda, in modo che la velocità di emissione dell'impulso diventi progressivamente maggiore. Nella fase terminale, gli impulsi possono essere emessi anche a frequenze di 200kHz e ogni impulso può essere più breve di una frazione di millisecondo, in quanto il pipistrello decresce l'ampiezza del suono (compensando l'aumentata ampiezza dell'eco), abbassandone la durata e quindi il tempo che deve trascorrere prima di emettere un altro impulso (tempo impiegato dall'eco per tornare indietro), che è il lag time definito per il delfino. Analizzando le variazioni di ampiezza dell'eco, dovuti alla diminuzione della distanza tra pipistrello e bersaglio, l'animale riesce a catturare la preda (Simmons et al., 1992; Zhou & Jen, 2002). Questo spiega il bisogno di usare impulso di breve durata.

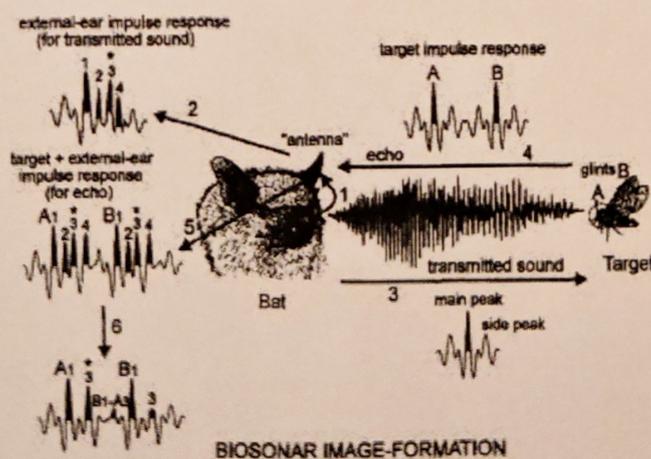


Figura 3: Diagramma del processo di ecolocalizzazione del pipistrello. Il segnale di emissione colpisce sia l'orecchio del pipistrello (1) che il bersaglio (3), la cui forma fa produrre un'eco di ritorno caratteristica (4). Oltre alla ricezione da parte dell'orecchio esterno, sia il suono trasmesso (2) che l'eco di ritorno (5) riverberano all'interno dell'orecchio creando una serie di picchi nell'eco (ad esempio ogni picco corrisponde a una precisa prominente nel corpo dell'insetto che costituisce il bersaglio).

## 4. DOVE VIENE PRODOTTO IL SEGNALE SONAR: STRUTTURE ANATOMICHE IMPLICATE

### 4.1 I delfini

Dato che altri mammiferi producono i suoni dalla laringe, come i pipistrelli appunto, questo fu il sito che inizialmente venne proposto anche per i delfini. In seguito (1961) Norris e altri ricercatori proposero e condussero degli esperimenti che confermarono che la regione di generazione del suono è l'apparato nasale, anche se il sito esatto fu, all'inizio, ancora sconosciuto, ma si concordò che l'aria fosse diretta, durante la generazione del suono, nelle sacche aerifere nasali sopraccraniali, in particolar modo verso i sacchi vestibolari. Tutti i lavori più recenti, da Norris a Mackay a Liaw, sostengono l'ipotesi che tutti gli impulsi sonori (click, pulse burst) siano prodotti nell'apparato nasale per uno scopo affine (Cranford, 2000).

L'ipotesi proposta da Norris era che il suono fosse prodotto dal passaggio di un flusso d'aria attraverso un generatore: le cavità spiracolari dorsali (Norris et al., 1971), inoltre si è trovato in altri esperimenti che la pressione dell'aria nelle vie nasali cambia durante la produzione di suoni (Ridgway et al., 1980; Amudin & Anderson, 1983). Cranford (1992) riporta una situazione simile intorno alla struttura che lui ritiene essere la vera generatrice dei suoni in tutti gli odontoceti, ovvero le *Monkey lips* o *phonetic lips* (Cranford, 2000): due paia di bulbi grassi proiettati dorsalmente al limite posteriore del melone. Questo complesso di tessuti è chiamato da Cranford "*Monkey Lips Dorsal Bursae*" (in sigla MLDB) in quanto le strutture che producono i suoni sono delle pieghe di tessuto connettivo che ricordano nella forma le labbra di scimmia, mentre per "*Dorsal bursae*" s'intendono le sacche aeree dorsali delle vie nasali dove passa il flusso d'aria in pressione che passando tra le *Monkey Lips* ne causa l'apertura. Il continuo aprirsi e chiudersi di queste strutture determina il ritmo di produzione dei clicks. Il sistema proposto da Cranford è quindi un sistema pneumatico (Cranford, 2000).

In seguito anche i modelli bi e tridimensionali di Aroyan per lo studio della propagazione del suono nella testa del delfino hanno mostrato che il suono è generato nel sistema nasale all'altezza delle *phonetic lips* ed è incanalato nell'acqua attraverso il melone. Anche recenti studi di videoscopia confermano l'ipotesi delle *phonetic lips* come sito di produzione del suono nella testa del delfino (Cranford, 2000) (fig. 4).

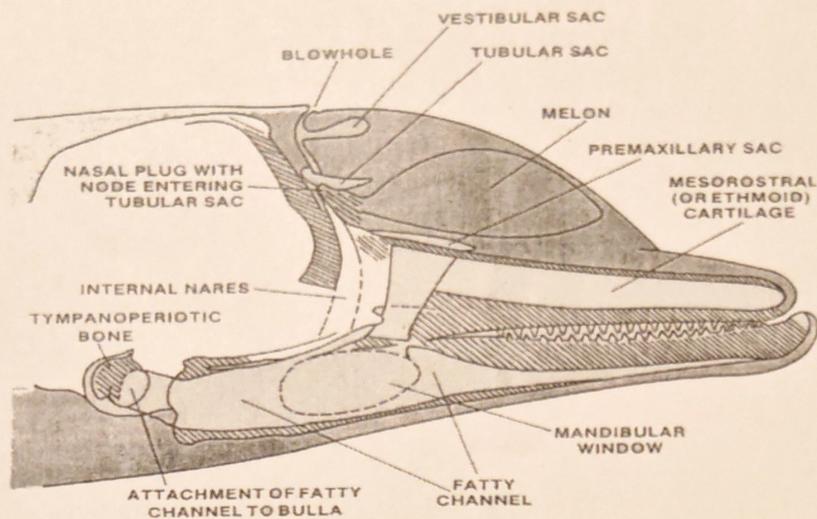


Figura 4: Principali strutture coinvolte nella produzione e ricezione del suono.

#### 4.1.1 Propagazione del raggio

Il cranio, i diverticoli nasali gonfiabili, il melone, il tessuto connettivo della teca, insieme ai muscoli nasali e rostrali hanno tutti dei ruoli cumulativi nella formazione del raggio sonar.

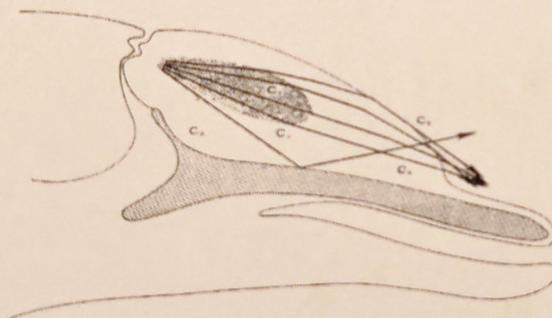


Figura 5: Schema di come il melone e il connettivo della teca fungono da "lente acustica".

(Cranford, 2000).

In particolare, dato che il suono è prodotto in ambiente aereo, s'impone la necessità di trovare un sistema per la trasmissione del suono nell'ambiente acquatico che riduca al massimo la possibilità che le onde vengano rifratte all'interfaccia aria/acqua e quindi rendano inservibili i segnali prodotti. Questo mezzo d'accoppiamento d'impedenza è stato suggerito essere il melone già nel 1964, grazie agli studi di Norris.

Il tessuto del melone invade i muscoli delle nasal plugs e le altre zone dei passaggi nasali, rendendo possibile un collegamento diretto fra la sorgente associata alle monkey lips e il resto del tessuto del melone, definito "tessuto acustico" e composto da lipidi ricchi d'olio che con il loro gradiente di velocità si suppone possano essere responsabili della focalizzazione del raggio acustico nascente (Varanasi & Malin 1971). Il melone contiene un nucleo centrale a bassa densità, caratteristica riscontrata in tutte le specie studiate (Cranford, 2000). Nel 1974 si fornì la prova più evidente della sua capacità di focalizzare il suono lungo l'asse maggiore e trasversalmente ad esso, fungendo cioè da lente acustica (fig. 5).

I suoni prodotti all'interno del cranio del delfino si proiettano in avanti attraverso il melone e da qui passano nell'acqua. Il passaggio delle onde acustiche attraverso le interfacce presenti tra i

diversi strati che costituiscono il melone e anche attraverso quella tra superficie del melone ed acqua, sono la causa della rifrazione e della focalizzazione degli ultrasuoni una volta all'esterno della testa del delfino (Cranford, 2000).

Inoltre è interessante il fatto che le ricerche hanno rilevato una asimmetria nella forma delle ossa craniche subito posteriori alla zona dove si pensa vengano generati i suoni per l'ecolocalizzazione, implicando che la geometria del cranio è un importante aspetto nella proiezione del raggio sonoro. La particolare conformazione craniale infatti forma una sorta di parabola che aiuta a focalizzare il suono verso la porzione anteriore della fronte, dove le sporgenze appiattite delle ossa premascellare sono coperte dai sacchi aeriferi che, essendo acusticamente altamente riflettenti (Griffin 1980) e avendo una complessa morfologia tridimensionale, rappresentano un'importante struttura nel processo di formazione del raggio sonoro. Norris, nel 1971, ha infatti, mostrato che questi sacchi premascellari sono gonfiati d'aria proprio prima dell'inizio della generazione del suono ed inoltre si è riscontrato che anche piccole malformazioni a queste strutture sono responsabili di un'errata localizzazione di un bersaglio (Aroyan 1996).

#### 4.2 I pipistrelli



Figura 6: Noseleaves di quattro specie di pipistrelli.

Comunemente agli altri mammiferi e diversamente da quanto accade nei delfini, i pipistrelli emettono i suoni con la laringe. La laringe dei pipistrelli ecolocalizzatori è proporzionalmente più grande di quella dei pipistrelli che non ecolocalizzano e di altri mammiferi. Il meccanismo d'azione è invece sempre lo stesso: l'aria passando fa vibrare le strutture atte a produrre il suono. Nei

pipistrelli queste strutture sono le corde vocali, mentre i muscoli della laringe sono usati per aggiustare la tensione delle corde vocali e per cambiare la frequenza dei suoni. Il pipistrello poi emette le calls attraverso la bocca o le narici. Quelli che usano le narici hanno spesso delle pieghe nasali complesse: ripiegamenti della pelle e cartilagini che possono estendersi oltre il limite della faccia. In molte specie, queste pieghe, dette noseleaves (pieghe nasali), sembrano fungere da specchi acustici, che focalizzano il suono entro un raggio limitato di fronte al pipistrello (Alcock, 1992) (fig. 6). La bocca consiste in un'apertura di 9 mm di diametro in *E. fuscus*, che produce un raggio relativamente ampio (Simmons et al., 1995). Recenti studi hanno portato alla scoperta di un altro tipo di struttura implicata nella produzione del suono: le membrane vocali (vocal membranes). Queste sono sottili estensioni membranose delle pieghe vocali (Griffin, 1958; Griffiths, 1978) e si ritrovano anche in altri mammiferi come in alcuni

primati, ma nei pipistrelli sembrano implicate in modo particolare nel produrre forti calls di tonalità elevata. Sono costituite da tessuto connettivo e sono prive di fibre muscolari. Nei pipistrelli sono spesse appena pochi micron. Queste membrane vocali, nei primati e nei pipistrelli si comportano come oscillatori indipendenti (Griffin, 1958; Griffiths, 1978), in modo da sostenere le alte frequenze, spesso ultrasoniche, utilizzate nel segnale di ecolocalizzazione (calls). Molti ricercatori suggeriscono che la rigidità e la leggerezza di queste membrane possa permettere loro di vibrare in modo indipendente dal resto delle corde vocali, e questo comporterebbe la produzione di segnali ad altissime frequenze (Griffin, 1958; Starck & Schneider, 1960). Si è scoperto che un cambiamento nella forma delle membrane vocali può produrre delle differenze durante la fonazione, per cui si ipotizza che una geometria corretta delle membrane locali possa essere la causa di un'augmentata efficienza vocale. I pipistrelli ecolocalizzatori impiegano molta energia per produrre gli impulsi ultrasonici che servono ad ecolocalizzare e la pressione subglottale necessaria per produrre simili impulsi (20-25 cm d'H<sub>2</sub>O) è grande abbastanza da ostacolare il flusso sanguigno e impedire la respirazione, costituendo quindi il limite principale all'intensità del segnale prodotto. (Suthers & Fattu, 1973; Suthers, 1998). Simulazioni computerizzate hanno suggerito che le membrane vocali possano permettere alle corde vocali di oscillare a minori pressioni subglottali, permettendo comunque lo sviluppo di suoni ad alta frequenza, abbassando semplicemente la soglia di pressione necessaria. Una semplice modificazione morfologica potrebbe quindi rendere un animale capace di produrre suoni intensi e ad altissime frequenze, utilizzando meno energia o sfruttando pressioni minori.

#### 4.2.1 Propagazione del raggio

Una volta prodotto dalla laringe, il suono deve essere emesso all'esterno. I pipistrelli emettono il suono attraverso la bocca o le narici lo focalizzano mediante quest'ultimi, un po' come il melone per i delfini (Altringham, 1996). Le caratteristiche del muso dei pipistrelli sono, infatti, molto importanti perché possono influenzare la forza e la discrezionalità del segnale. Ad esempio, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae) è un frugivoro che emette impulsi a bassa intensità, ampia banda e FM, attraverso le narici circondate da noseleaves. Il raggio di emissione di questo pipistrello è interessante perché il rapporto fra lo spazio fra le narici e la lunghezza d'onda del segnale emesso varia durante l'emissione e provoca delle interferenze lungo il piano orizzontale e modificazioni di emissione lungo il piano verticale (Hartley & Suthers, 1987). Si è riscontrato che anche le pieghe di pelle attorno alla bocca di alcuni pipistrelli (moroopidi) servono a direzionare il suono e le fotografie di pipistrelli ecolocalizzatori in azione mostrano un arrangiamento delle labbra che aumenta la direzionalità e il range raggiunto da questi suoni (Fenton, 2004).

## 5. SISTEMA NERVOSO: STRUTTURE NEUROANATOMICHE

Le strutture coinvolte nella percezione dei suoni in questi animali ecolocalizzatori sono essenzialmente le medesime riscontrabili in tutti gli altri ordini di mammiferi, con solo alcuni specifici adattamenti richiesti per la ricezione dei suoni in ambiente acquatico o aereo. Animali come i delfini e i pipistrelli devono raggiungere livelli altissimi di precisione per individuare e distinguere i suoni emessi dai loro bersagli. La codifica dei segnali acustici viene eseguita da un sistema di traduzione meccano-elettrico altamente sofisticato dell'orecchio interno, il quale invia i segnali ai sistemi neurali cerebrali che, confrontando i segnali provenienti dalle due orecchie, sono poi in grado di analizzarne le caratteristiche ed elaborarne le informazioni necessarie all'animale per, ad esempio, individuare una preda. Le alte frequenze vengono codificate nella parte inferiore della coclea mentre quelle basse sono codificate nell'apice. Una prima codifica dei segnali acustici ha luogo a livello delle sinapsi interposte fra le cellule cigliate e le fibre del nervo acustico ed è basata sulla frequenza di scarica dei potenziali d'azione. Le fibre del nervo trasmettono lo stimolo uditivo che comprende lo spettro delle frequenze contenute nel suono percepito, i rapporti di tempo o di fase che intercorrono fra le diverse bande di frequenza e le rispettive ampiezze. A livello cerebrale le afferenze provenienti dalle due orecchie vengono combinate insieme da vie ascendenti che attraversano a diverse riprese la via mediana. Le vie uditive operano la separazione delle informazioni che riguardano il tempo d'arrivo dei segnali e la loro intensità relativa, che sono gli elementi binaurali su cui si basa il sistema che analizza la provenienza dei suoni dallo spazio. Queste informazioni vengono trasportate in vie diverse, disposte in parallelo, fino alla corteccia uditiva, dove vengono mappate le caratteristiche relative al tempo di arrivo, all'intensità e alla frequenza dei segnali acustici. Nella corteccia uditiva, così come in quella visiva, le singole aree funzionali agiscono in modo da scomporre i suoni nei loro componenti elementari in modo da creare la percezione della localizzazione e intensità dei suoni stessi. È quello che accade nell'uomo per l'elaborazione dei suoni del linguaggio e nei pipistrelli e nei delfini per l'ecolocalizzazione degli ostacoli o delle prede (Kelly 2003).

### 5.1 Le vie acustiche

Un prerequisito importante per l'utilizzo di un sistema di ecolocalizzazione è la rapida trasmissione dei segnali ai centri superiori per il processamento e l'estrazione delle informazioni utili per poter tenere traccia degli spostamenti di una preda, di un predatore o di un ostacolo. Tale velocità di trasmissione viene perseguita grazie all'ipertrofia delle fibre di conduzione e all'aumento in dimensione anche delle strutture intermedie. Caratteristica questa riscontrabile in entrambi i gruppi di mammiferi.

Le vie acustiche si estendono dal nucleo cocleare alla corteccia uditiva primaria. I neuroni postsinaptici del nucleo cocleare inviano i propri assoni agli altri centri cerebrali attraverso tre vie principali: la stria acustica dorsale, la stria acustica intermedia e il corpo trapezoide. Il nucleo

mediale dell'oliva superiore riceve afferenze sia dai nuclei cocleari controlaterali e ipsilaterali e compartecipa alla localizzazione dei suoni in base alle differenze interaurali di tempo. Gli assoni del complesso dell'oliva superiore, insieme agli assoni omolaterali e crociati provenienti direttamente dal nucleo cocleare, convergono a formare il lemnisco laterale. Anche a questo livello si ha un largo scambio di fibre da entrambi i lati, attraverso la Commessura di Probst. Tutte le fibre del lemnisco laterale fanno sinapsi in fine con le cellule del collicolo inferiore, le cui cellule ricevono afferenze binaurali e presentano un'organizzazione tonotopica. La maggior parte delle cellule del collicolo inferiore inviano i loro assoni al corpo genicolato mediale del talamo ipsilaterale da cui poi partono le fibre che raggiungono la corteccia uditiva primaria, localizzata nel giro temporale superiore.

Gli animali ecolocalizzatori hanno però una particolarità: una mappa corticale con specifici neuroni uditivi spazio-specifici (Suga 1988). Queste mappe possono essere viste come organizzazioni neuronali che processano specifici parametri relativi all'eco e possono essere comparati ai filtri sonar dei segnali radar costruiti dall'uomo. Inoltre sono necessari dei neuroni che leghino e fondano le informazioni derivanti da parametri diversi che derivano dalle varie parti della corteccia uditiva (Suga 1994). Questi neuroni sono stati ben mappati nel pipistrello, ma sono solo ipotizzati nel delfino. I pipistrelli ecolocalizzatori utilizzano una varietà di frequenze modulate (FM) e frequenze costanti (CF) che possono venire combinate con le FM per creare suoni FM-CF (Sales & Pye, 1974). I delfini invece tendono ad usare impulsi relativamente semplici, ad ampia banda (Altes 1994).

### 5.1.1 Tecniche elettrofisiologiche

Per ricavare informazioni utili che possano servire allo studio di come il delfino analizzi le caratteristiche spettrali e temporali di un suono, si ricorre alla tecnica dei potenziali evocati (evoked brain potentials). Questo metodo registra le risposte neuronali dell'animale rispetto a stimoli artificiali aventi le caratteristiche d'intensità, ampiezza e frequenza utili al chiarimento di come queste informazioni vengano codificate e processate. Questa tecnica prevede l'inserimento di sottili aghi, o fili metallici attraverso la pelle, oppure l'attacco dei sensori sulla superficie della testa utilizzando delle ventose o una colla conduttiva, in modo da registrare l'attività elettrica proveniente dal tronco cerebrale, dal midbrain e persino dalla corteccia cerebrale. (Seeley et al. 1976; Ridgway et al. 1981; Woods et al. 1986; Popov & Supin 1990; Szymanski et al. 1995, 1998; Dolphin 1997). La registrazione più semplice e più usata è l'ABR: auditory brain stem response, tramite cui si sono esplorati i meccanismi di processamento uditivo.

Le misurazioni effettuate hanno messo in luce una relazione inversa tra durata del BTT (Brain Stem Transmission Time) e diametro delle fibre: la velocità di conduzione di un impulso nervoso lungo l'assone aumenta infatti con il diametro e la mielinizzazione delle fibre. Ad esempio, il più grande delfinide, *Orcinus orca*, ha il cervello grande quattro volte quello del *T. truncatus* ed è stato ipotizzato che il BTT in questo grosso cervello può essere mantenuto basso incrementando il diametro delle fibre del cammino uditivo (Ridgway 1986).

Per quel che riguarda l'abilità di discriminazione di suoni di interesse si procede attraverso una serie di esperimenti che portano a determinare il parametro detto Critical Band (CB), che misura l'abilità del sistema di identificare segnali coperti da rumore o la sensibilità dell'orecchio di percepire i suoni mascherati. Basandosi sui dati raccolti misurando tale parametro, gli odontoceti sono i migliori mammiferi nel distinguere segnali disturbati da rumori. Il delfino *T. truncatus* ha CB uguale a 40 (Johnson 1968; Moore & Au 1983; Watkins & Wartzok 1985; Thomas *et al.* 1988, 1990b).

## 5.2 Citoarchitettura della corteccia uditiva dei delfini

Differenze fra delfini e altri mammiferi sono state riscontrate a livello della citoarchitettura corticale, morfologia della superficie corticale e strutture subcorticali.

Nei delfini è stato riscontrato un alto livello di circonvoluzione corticale, un progressivo e graduale incremento dei solchi dalla regione orbitale a quella occipitale e proporzioni volumetriche differenti da altri mammiferi terrestri nelle caratteristiche subcorticali. Si può inoltre rilevare l'assenza di bulbi olfattivi e un'area di processamento sensoriale più grande, come accade ad esempio per i collicoli inferiori, probabilmente coinvolti nel processamento dell'informazione acustica.

Un'altra differenza d'organizzazione del SNC di questi animali è riscontrabile nella configurazione morfologica dell'intero cervello e dei lobi degli emisferi cerebrali. L'evoluzione della forma del cervello degli odontoceti potrebbe essere parzialmente dovuta alla migrazione dello sfiatatoio e al fenomeno di allungamento (telescoping) del cranio. Questa trasformazione craniale, a sua volta, è significativa per la particolare costruzione del cervello medio, come ad esempio le fibre corticopontine, corticobulbari e corticospinali che scorrono in alto, sulla superficie laterale, mentre la superficie ventrale è occupata dalla massa di materia grigia che si estende rostralmente dal diencefalo e caudalmente fino ai nuclei pontini.

Potrebbero esserci inoltre particolari caratteristiche organizzative dei gangli basali che contribuiscono a questa architettura esclusiva dei delfini (Marino *et al.*, 2001).

Il corpo calloso è piccolo in confronto ai grossi emisferi, mentre il cervelletto è ampio se paragonato ad essi. I peduncoli cerebrali sono posti in alto sulla superficie laterale del diencefalo caudale e attraversano l'intero cervello medio, anziché essere posti sulla superficie inferiore o ventrale, come in molti mammiferi. Infine, la superficie basale del diencefalo è invece occupata da una grande massa di materia grigia, che sembra in continuazione con lo striato ventrale e il pallidum ventrale e dorsale del cervello anteriore, raggiungendo queste strutture dai nuclei pontini, caudalmente (Morgane *et al.*, 1995).

La neocorteccia è generalmente più sottile rispetto a quella dei mammiferi terrestri; vi è poca differenziazione del modello laminare, a causa della mancanza di un ben definito quarto strato granulato; vi è inoltre la presenza di grandi neuroni superficiali densamente associati nel secondo strato e il primo strato molto assottigliato. Tutta l'area neocorticale contiene bande di grandi neuroni piramidali negli strati terzo e quinto e la distribuzione di afferenze talamo corticali

nella corteccia sensitiva differisce sostanzialmente dagli altri mammiferi terrestri, perché spesso terminano negli strati primo e terzo.

L'organizzazione laminare mostra dunque una maggiore densità d'innervazione nel primo strato, mentre gli strati secondi, terzo, quarto e quinto mostrano la più bassa densità di fibre, il sesto ha una densità intermedia. Inoltre la corteccia dei primati ha raggiunto un unico grado di differenziazione regionale con regioni sensoriali altamente specializzate, mentre in quella dei delfini ci sono solo impercettibili differenze citoarchitettoniche organizzative (Morgane et al., 1995).

### **5.2.1 Organizzazione corteccia cerebrale uditiva dei delfini**

Da alcune ricerche sovietiche è emersa un'estesa proiezione dell'area uditiva sulla superficie dorsale di ogni emisfero. Se comparata con quella di altri mammiferi essa sembra essere spostata leggermente dal lobo temporale a quello parietale e sul dorso dell'emisfero (Supin 1978). I delfini, come i pipistrelli, rivelano da un punto di vista istologico uno sviluppo corticale più primitivo rispetto, ad esempio, ad altri mammiferi carnivori, (Morgane et al. 1986; Glezer et al. 1988; Ridgway, 2000).

I risultati derivanti da esperimenti condotti con i potenziali evocati (Bullock & Ridgway 1972), suggeriscono la presenza di differenti aree specializzate nella corteccia uditiva: una corteccia uditiva primaria e una corteccia uditiva secondaria, mentre studi istologici non rilevano l'esistenza di tali zone (Morgane et al. 1986). Una mappa tonotopica delle proiezioni cocleari sulla corteccia del delfino non è ancora stata individuata, come invece è avvenuto con studi sui pipistrelli (Suga, 1984).

Esperimenti condotti da Ridgway e Bullock con i potenziali evocati nelle diverse aree del cervello, come i collicoli inferiori, i corpi genicolati mediali e la corteccia cerebrale, hanno permesso di capire che queste aree sono siti specializzati nell'elaborazione di tipi diversi di segnale. Elettrodi posizionati nei collicoli inferiori davano potenziali evocati di rapida insorgenza (Bullock 1968), rispondenti a stimoli ad alta frequenza, mentre non si registravano potenziali in presenza di segnali a bassa frequenza e lunga durata (Ridgway, 1986). I potenziali evocati dalla corteccia cerebrale, a livello della corteccia temporale o della sostanza bianca, mostrano caratteristiche opposte. Gli impulsi ad alta frequenza non stimolavano potenziali in queste aree. Bullock e Ridgway (1972) postularono che queste diverse risposte evocate rappresentano i due tipi di informazione uditiva processata dai delfini, con i click di ecolocalizzazione che vengono elaborati a livello dei collicoli inferiori, mentre i whistles a bassa frequenza vengono processati nel lobo temporale (Nachtigall, 1986). Queste scoperte suggeriscono quindi l'esistenza di un sistema di analisi duale: uno specializzato per gli ultrasuoni e uno specializzato per suoni a bassa frequenza (whistles), anche se una mappatura della corteccia cerebrale non è stata ancora compiuta e gli esperimenti condotti da Supin nel 1978 non hanno riportato sufficienti dettagli tali da rivelare un sistematico pattern di attivazione di neuroni sensibili ai ritardi temporali (delay-sensitive) o sensibili all'ampiezza del segnale (amplitude sensitive) lungo assi

specifici, come accade invece nei pipistrelli (Au 1993; Caldwell & Caldwell 1968, 1971; Steiner 1981; Moore & Ridgway 1995).

In accordo con Suga (1984), il pipistrello *P. parnelli*, può mappare un'area di solo 3 m e la distanza a cui riesce a discriminare al meglio un bersaglio è compresa fra 50 e 140 cm. Un delfino, con un range di ecolocalizzazione di 100 m, probabilmente può mappare area dell'ambiente che lo circonda più estesa. Sempre attraverso esperimenti con i potenziali evocati si è notato che le differenze nel campo delle frequenze provocano cambiamenti maggiori nelle forme d'onda delle risposte evocate rispetto alle differenze d'intensità, indicando quindi la presenza di gruppi neuronali differenti, che contribuiscono in modo diverso a produrre la risposta al segnale uditivo. Inoltre i toni a frequenza modulata producono ampi potenziali evocati rispetto a quelli prodotti dalle frequenze costanti. In un caso, un impulso di 100 kHz produce solo una leggera risposta evocata e un impulso di 135 kHz non ne produsse affatto, però un impulso a frequenza modulata che iniziava a 100 kHz e s'alzava velocemente sino a 135 kHz provocava un ampio potenziale evocato (Nachtigall, 1986).

Bullock e Gurevich (1979) condussero importanti studi neurofisiologici sulle capacità dei delfini e dei pipistrelli nel compito d'ecolocalizzazione. I dati mostravano che la discriminazione sulla distanza e sull'azimut era molto più fine nel delfino che nel pipistrello. Gli autori dichiararono: *"Se i paragoni sono corretti, possono essere d'aiuto per comprendere l'ampia differenza nelle dimensioni assolute (si pensa non relative) dei collicoli inferiori e delle altre strutture uditive del cervello"* (Bullock & Gurevich 1979). Seguendo la linea di questi lavori, Bullock suggerisce inoltre che i delfini sono capaci di discriminazioni maggiori rispetto ai pipistrelli ad esempio per quel che riguarda la qualità dell'eco e del segnale sociale, come il timbro individuale dei richiami (Ridgway, 1986).

### **5.3 Citoarchitettura della corteccia uditiva dei pipistrelli**

Usando la tecnica di colorazione di Nissl e tecniche immunocitochimiche si è studiata la citoarchitettura e i tipi cellulari della corteccia uditiva del pipistrello *E. fuscus*.

La corteccia uditiva è suddivisibile in 6 strati: quello molecolare, il più consistente e spesso 137  $\mu\text{m}$ , il granulare esterno, più sottile, di soli 55  $\mu\text{m}$ , lo strato piramidale esterno, quello granulare interno, il piramidale interno e il multiforme. Il tipo cellulare più diffuso sono le cellule piramidali. Altri tipi cellulari sono: le cellule stellate, le cellule orizzontali, le cellule granulari, le cellule fusiformi, le cellule a cestino (basket cells) e le cellule di Martinetti (Jen et al., 1997).

#### **5.3.1 Organizzazione della corteccia cerebrale uditiva dei pipistrelli**

Dal punto di vista fisiologico, anche i pipistrelli mostrano una complessa organizzazione della corteccia uditiva (Suga 1984). Come i delfini, anche i pipistrelli rivelano da un punto di vista istologico uno sviluppo corticale più primitivo rispetto ad esempio ad altri mammiferi carnivori (Morgane et al. 1986; Glezer et al. 1988). Nel 1984 Suga condusse degli studi sui pipistrelli e scoprì un'organizzazione estremamente complessa della corteccia uditiva. Neuroni sintonizzati su particolari parametri acustici e altri specifici per combinazioni d'informazioni, sono

raggruppati nella corteccia cerebrale e organizzati sistematicamente, come le aree corticali specializzate per l'elaborazione di particolari ritardi delle eco o delle ampiezze.

Nella corteccia uditiva del pipistrello *P. parnelli* distinguiamo un'area per la banda di frequenze costanti (CF, in cui i neuroni sono sintonizzati su particolari Doppler-shift) e un'area per la banda di frequenze modulate (FM, che contiene alcuni i neuroni che sono sintonizzati su determinati ritardi d'eco: echo-delay) (Kelly, 1998). In questa specie si ritrovano inoltre altre zone specifiche, in particolare la zona DSCF risulta molto importante.

Questa area risulta organizzata tonotopicamente, ha un'alta sensibilità per le alte frequenze ed è essenziale per la caratterizzazione e l'identificazione dei bersagli nell'ecolocalizzazione (vedi oltre). Esperimenti condotti per valutare l'elaborazione del corso temporale degli eventi hanno portato alla luce l'esistenza di una zona posta dorso-rostralmente alla regione organizzata tonotopicamente, che contiene neuroni non sensibili a frequenze modulate o stimoli sonori che si presentano singolarmente. Al contrario, questi neuroni rispondono a coppie di stimoli aventi la componente fondamentale del suono modulata in frequenza (FM) accoppiata con una componente FM di una delle armoniche più alte dell'eco. Questi neuroni sono detti neuroni di facilitazione e sono sensibili in modo specifico al tempo di ritardo tra le due componenti FM, come il tempo di ritardo dell'eco dall'impulso emesso.

Sono stati identificati due tipi di neuroni sensibili al ritardo (Delay-sensitive neurons). I primi sono i Tracking neurons, le cui risposte ai ritardi dell'eco variano in accordo con la velocità di ripetizione dello stimolo e con la sua durata. Questi neuroni sono piuttosto rari e la loro caratteristica sta nell'abilità di tracciare l'avvicinamento del bersaglio escludendo le eco che derivano da targets più distanti, che si stanno comunque avvicinando, ma non sono oggetto di interesse. L'altro tipo di neuroni è detto Delay-tuned neurons, questi sono neuroni sintonizzati su specifici tempi di ritardo dell'eco dall'impulso (best delays). Questi neuroni sono in grado di codificare ritardi dell'eco indipendentemente dalla velocità e durata degli impulsi emessi e rispondono a stimoli eco che seguono stimoli d'impulso solo a certi ritardi temporali. Il ritardo eco-impulso che genera la soglia più bassa per lo stimolo dell'eco è detto best-delay del neurone. Questa tipologia di neuroni è quella trovata più frequentemente nell'area FM. L'area della corteccia uditiva esaminata è funzionalmente organizzata per codificare intervalli di tempo attraverso l'azione di delay-tuned neurons. Questo nuovo tipo di organizzazione corticale non tonotopica fornisce un'importante informazione correlata al corso temporale degli eventi acustici. I delay sensitive neurons sono considerati il primo esempio di "filtri temporali" esistenti a livello neuronale nel sistema uditivo (Suga et al. 1978; Feng et al. 1978). Processando le informazioni in base alla sequenza temporale, si comportano come decodificatori di suoni significativi, come avviene nel processo di decodificazione delle informazioni importanti per il linguaggio nell'uomo.

Quindi l'esistenza di un'area organizzata per processare informazioni riguardo la frequenza, adiacente a un'area atta a elaborare altri parametri, come le informazioni temporali, suggerisce l'esistenza di almeno due, se non più, sistemi specializzati per processare differenti aspetti del suono. Questa teoria sarebbe confermata anche da esperimenti elettrofisiologici che hanno

dimostrato l'esistenza di percorsi diversi per le fibre che partono a livello dei nuclei cocleari e si ramificano procedendo verso i sistemi uditivi superiori.

Le informazioni temporali e di frequenza vengono quindi processate separatamente nella corteccia uditiva, su vie parallele e in zone differenti: una zona CF indispensabile per determinare la velocità di spostamento della preda e una zona FM per dedurre la distanza del bersaglio (O'Neill & Suga, 1982).

### 5.3.2 La facilitazione

Facilitazione significa che la risposta di un neurone a coppie di stimoli è maggiore della somma delle risposte verso uno stimolo individuale. Suga et al. hanno scoperto un'area della corteccia uditiva primaria del pipistrello dai mustacchi Mustached bat (*Pteronotus parnelli*), che contiene una sovra-rappresentazione di componenti CF2 del segnale biosonar e che mostra risposte facilitate verso combinazioni di differenti frequenze nell'impulso dell'eco. Quest'area è detta Doppler-shifted constant frequency (DSCF) e occupa il 50% della corteccia uditiva primaria.

I componenti essenziali per la facilitazione sono gli impulsi FM1 e l'eco CF2 (FM1 corrisponde alle frequenze contenute nell'armonica del segnale biosonar H1, mentre CF2 corrisponde alla seconda armonica della componente delle frequenze costanti del segnale biosonar e vale circa 60-64 kHz). La facilitazione FM1-CF2 è sensibile ai ritardi d'eco, indicando che i neuroni DSCF rispondono meglio a bersagli che stanno entro certe portate: in media, il più lungo ritardo d'eco che è discriminato corrisponde a una portata (target range) di 4.3 m e a una distanza di 3.6 m (Fitzpatrick et al., 1992). La facilitazione e la sensibilità alla combinazione di informazioni sembrano essere molto importanti nella percezione e distinzione di oggetti in uno sfondo di segnali non utili. Esperimenti di lesioni hanno mostrato che l'area DSCF è necessaria per completare la formulazione di una risposta per eco derivate da un ambiente rumoroso, come ad esempio è l'habitat di *P. parnelli*, che caccia in ambienti con fitta vegetazione e che quindi possono rimandare eco degli impulsi emessi che non sono di interesse per il pipistrello che vuole catturare un insetto che vola (Bateman & Vaughn, 1974). Una funzione identica, di discriminazione dei segnali utili da quelli rumorosi si è vista essere fondamentale anche nei delfini, tanto da definire un valore specifico per valutare quest'abilità (Critical Band).

Anatomicamente non sono state trovate connessioni che descrivano il modo in cui le frequenze FM1 e CF2 si combinino nell'area DSCF, (Wenstrup & Winer, 1987). I neuroni sensibili alla combinazione delle informazioni sono stati trovati nel corpo genicolato e nella corteccia, ma non nei collicoli inferiori (O'Neill, 1985; Olsen & Suga 1991 a) e questo suggerisce che questo tipo di processamento combinato avvenga a livello dei corpi genicolati mediali, dove alcuni neuroni mostrano una facilitazione nelle risposte a frequenze tipiche di FM1 piuttosto che alla frequenze CF1 (Olsen & Suga 1991 b) per poi arrivare alla completa analisi nell'area corticale DSCF. Si potrebbe ipotizzare che tali tipi neuronali atti alla facilitazione non esistano nel delfino perchè quest'animale utilizza informazioni molto più elaborate, che non possono essere integrate e processate a livelli inferiori per creare tale combinazione d'informazioni, come la facilitazione del pipistrello (fig. 7).

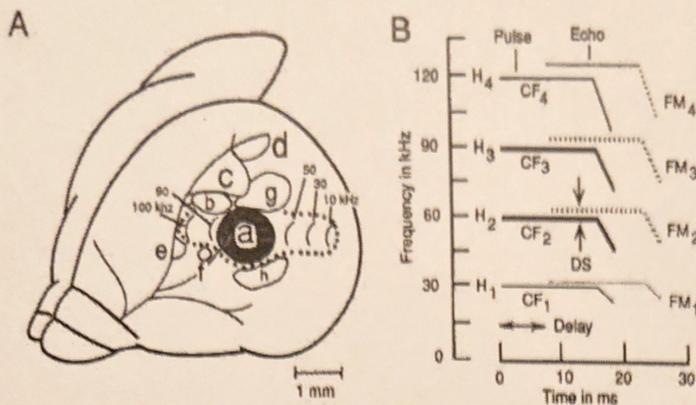


Figura 7: Veduta dorsolaterale dell'organizzazione funzionale della corteccia uditiva del pipistrello. L'area a è l'area DSCF, l'area b è l'area CF/CF, l'area c, d ed e sono le aree FM-FM, DF (Dorsal Fringe) e VF (Ventral Fringe). L'area f è l'area H<sub>2</sub>, le aree g e h sono le aree dorsomediali e ventroposteriori, rispettivamente (A). Segnale biosonar schematizzato: gli impulsi emessi sono rappresentati dalle linee continue, gli eco dalle linee tratteggiate (B).

## 5.4 Vie di conduzione e centri superiori

### 5.4.1 I delfini

La rapida conduzione di informazioni acustiche attraverso il sistema uditivo è un prerequisito per l'estrapolazione ad alta fedeltà di informazioni, ed è assicurata dal largo diametro delle fibre e dall'accentuata ipertrofia dei nuclei uditivi, in particolare in quei nuclei che, nei mammiferi, sono implicati nel processamento di informazioni temporali, come l'oliva superiore e i nuclei del lemnisco laterale.

Come si può vedere dalla tabella, molte strutture uditive dei cetacei sono considerevolmente più grandi confrontate con le stesse strutture del sistema uditivo umano.

**Table 1. Volumes (mm<sup>3</sup>) of auditory structures in the brains of the dolphin *Delphinus delphis***

	Structure						
	Nucl. cochl. dors.	Nucl. cochl. vent.	Oliva sup.	Nucl. trapez.	Nucl. lemn. lat.	Coll. inf.	Corp. genic. med.
Dolphin	7.0	160	150	85	417	470	340
Man	1.2	10.8	0.96	*	1.53	38	48.5
Ratio, dolphin/man	5.8	14.8	156	—	272	12.4	7.0

Le misure della tabella sono state fatte su un cervello relativamente piccolo di delfino (780g) e comparate con quelle di un normale cervello umano (1.250g). Molte strutture, la più evidente il complesso olivare superiore e i lemnischi laterali, mostrano una notevole ipertrofia. La cosa importante e interessante per lo scopo della tesi è la loro implicazione nel processamento delle informazioni temporali.

Ridgway; Bullock; Carder; Seeley; Woods; Galambos (1981).

In particolare molto ingrossati risultano essere i collicoli inferiori e l'oliva superiore che sembra essere coinvolta nella capacità di ecolocalizzare dei delfini e che mostra notevole sviluppo anche nei pipistrelli, gli unici altri mammiferi in grado di ecolocalizzare (fig. 8).

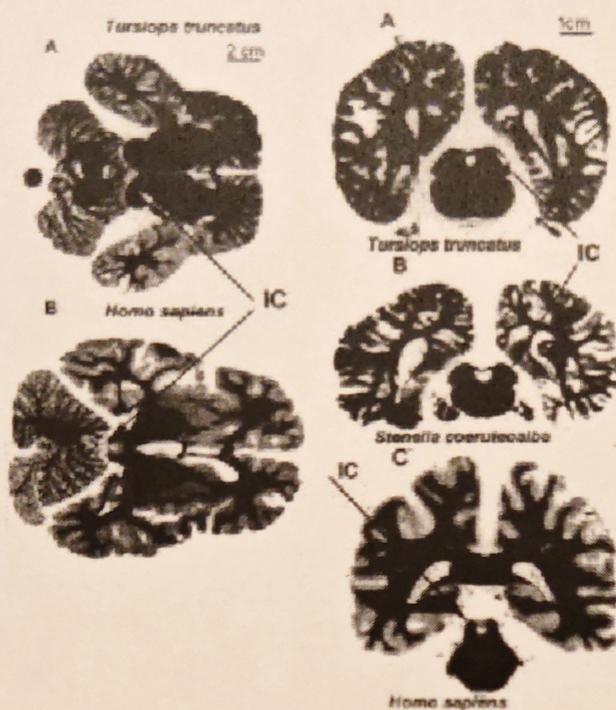


Figura 8: Fotografia digitale della sezio orizzontale (a sinistra) e coronale (a destra) del cervello di *Tursiops truncatus* (A) e *Homo sapiens* (B). IC= Inferior Colliculus

Le brevi latenze di risposta che possono essere misurate con la tecnica degli ABR indicano un'estrema rapida conduzione dell'informazione (Dolphin, 2000). La velocità di conduzione negli assoni mielinici è approssimativamente proporzionale al diametro delle fibre, infatti gli assoni presenti nella via uditiva sono le fibre più larghe trovate nei mammiferi. L'ottavo nervo ha un diametro che va da 5 a 7  $\mu\text{m}$  in *T. truncatus*, dove nell'uomo è circa 2 o 3  $\mu\text{m}$  e le fibre che lo costituiscono sono in numero 12 volte più grandi di quelle che si trovano nel nervo acustico umano. Ulteriori conferme derivano dalle misurazioni dei BTT, che in *T. truncatus* è considerevolmente più veloce di quello umano. Fibre con diversi diametri e quindi con diverse velocità di conduzione potrebbero costituire una prima linea di processamento del segnale acustico.

#### 5.4.2 I pipistrelli

Esperimenti condotti sul pipistrello *E. fuscus* hanno rivelato che variazioni nella durata e ampiezza dei suoni potrebbero avere effetti sulla selettività da parte dei neuroni dei collicoli inferiori. E' stato dimostrato, infatti, che la selettività di tali neuroni è tollerante a cambiamenti nell'ampiezza dell'impulso, ma non è ancora stato accertato se lo siano anche per la durata dell'impulso.

Questi neuroni sono soggetti a una certa differenziazione e specializzazione, come avevamo visto per i delfini, in quanto codificano un ampio range di ampiezze e una così vasta apertura richiede la cooperazione di neuroni con diversi range dinamici, che singolarmente comprendono 20-30 dB oltre la soglia e che insieme coprono tutta la gamma di ampiezze dei suoni biologicamente rilevanti, che vanno da -10 a 100 dB. (Gulick et al., 1989; Zhou & Jen, 2002)

Come nei delfini, un'altra categoria di nuclei uditivi che appare specializzata nei pipistrelli sono i nuclei del lemisco laterale. Essi sono molto più grossi rispetto a quelli degli altri mammiferi. Questo alto grado di sviluppo e differenziazione negli unici due ordini di mammiferi ecolocalizzatori suggerisce che queste strutture abbiano un ruolo importante in questo esotico sistema sensoriale (Covey & Casseday, 1991). Nel lemisco laterale, infatti, ci sono dei neuroni

che, nel periodo in cui l'animale trasmette i suoni, impediscono la trasmissione di messaggi uditivi ai livelli più alti del cervello (Alcock, 1992) (fig. 9).

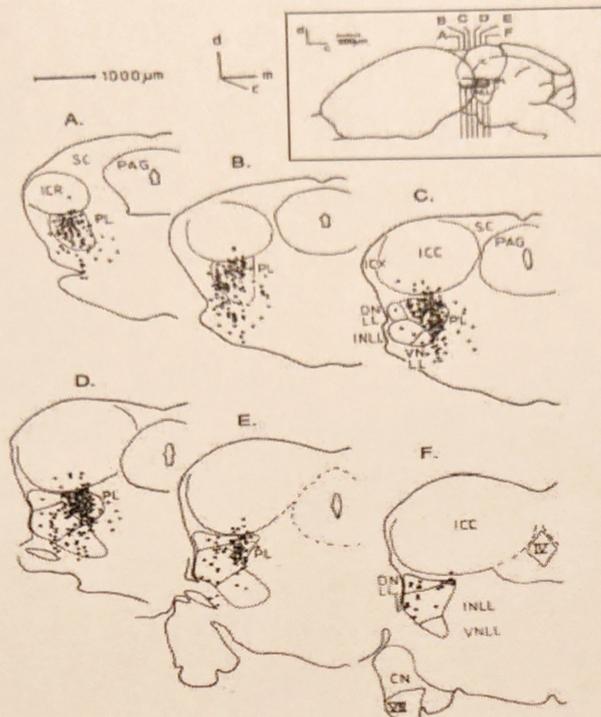


Figura 9: Collocazione dei neuroni audio-vocali nell'area tegmentale del paralemnisco (PL), nuclei dei collicoli superiori (SC), nuclei centrali dei collicoli inferiori (ICX), nuclei dorsali de lemnisco laterale (DNLL), nuclei inferiori del lemnisco laterale (INLL), nuclei ventrali del lemnisco laterale (VNLL), nuclei cocleari (CN), periductal gray (PAG).

Per quel che riguarda l'oliva superiore, questa struttura è il primo livello in cui nei mammiferi avviene l'interazione binaurale: i neuroni dell'oliva superiore sono eccitati da input che arrivano da entrambe le orecchie e permettono di analizzare le differenze temporali e di fase dei suoni a bassa frequenza. Il pipistrello *dai mustacchi E. fuscus* non sembra però utilizzare le differenze di fase e temporali come informazioni sensoriali. Queste informazioni, infatti, assumono rilevanza in animali che hanno una testa abbastanza grande e un buon udito anche a basse frequenze. Specie con una testa minuta non ricevono differenze temporali e di fase abbastanza grandi da permettere la discriminazione di tali parametri e in alcuni casi l'oliva

superiore viene addirittura persa. Ciononostante questa struttura viene sempre conservata nelle specie che ecolocalizzano e subisce un'importante modificazione funzionale: non presenta la ricezione degli input ipsilaterali eccitatori dei nuclei cocleari ma è adattata per l'analisi temporale utilizzando solo input derivanti dall'orecchio controlaterale. Questa scoperta è un buon esempio di come specifiche strutture neurali sottostanno ad adattamenti finalizzati a specifici obiettivi, come appunto l'ecolocalizzazione.

## 5.5 Il cervelletto

Studi compiuti su numerose specie di mammiferi hanno rivelato che il cervelletto e la neocorteccia variano di pari passo dal punto di vista del volume assoluto in relazione all'aumento delle dimensioni corporee. Quest'osservazione porta a supporre che il cervelletto serva come aiuto alla neocorteccia per esplicare le generali funzioni elaborative. La frazione di volume cerebellare è costante fra le diverse specie, anche quando la frazione di volume neocorticale varia. Questo fatto suggerisce che il suo ruolo funzionale non può essere valutato solo in termini di sostegno alla neocorteccia, ma piuttosto deve essere correlato ad ogni funzione cerebrale o particolare aspetto del body plan. Si pensa che il cervelletto trasformi informazioni sensoriali per fungere da coordinatore nel pianificare e svolgere vari tipi di attività motorie.

È significativa, infatti, la scoperta di alti valori di frazioni di volume cerebellare in quei mammiferi dotati di sofisticate abilità ecolocative, come i delfini e i microchiroteri. Inoltre, in contrasto con i microchiroteri, i megachiroteri, che non sono in grado di ecolocalizzare, non presentano un cervelletto di grosse dimensioni. Dato che i sistemi ecolocativi si basano sull'interpretazione di differenze temporali tra segnali emessi e ricezione delle eco, si fa sempre più concreta l'ipotesi che il cervelletto fornisca delle linee guida all'intero cervello sulle base di acquisizione di informazioni temporali (Clark et al., 2001).

## **5.6 Modello di processamento**

### **5.6.1 I delfini**

Rayleigh (1907), fu il primo ad affermare che negli animali terrestri i suoni a bassa frequenza sono localizzati principalmente in base a informazioni temporali (tempo di arrivo o differenza di fase), mentre i suoni ad alte frequenze sono localizzati principalmente attraverso la valutazione di differenze di intensità. Suoni complessi, ad esempio i rumori emessi dalla preda che si sta muovendo, sono probabilmente localizzati grazie a una combinazione di questi dati (Nachtigall et al., 2000).

Per quel che riguarda i delfini si ritiene che le informazioni non possano essere valutate in questo modo, perchè l'accoppiamento di impedenza tra i tessuti e l'acqua di mare è molto minore dell'impedenza che si riscontra tra aria e orecchio dei mammiferi terrestri, per cui è improbabile che le due orecchie dei delfini siano sufficientemente isolate da fungere come ricevitori. Inoltre la velocità del suono in acqua è 5 volte maggiore che in aria, il che significa che le differenze di arrivo temporali alle due orecchie sono molto lievi rispetto alle differenze temporali che possono essere rilevate da mammiferi terrestri di taglia comparabile (Nachtigall et al., 2000).

I primi studi effettuati sui delfini per comprendere il loro metodo di processamento dell'informazione acustica furono fatti tramite esperimenti con i potenziali evocati (Johnson 1986) e i risultati misero in luce che la risoluzione temporale di suoni successivi è estremamente rapida. Inoltre non si riscontrò alcuna facilitazione di risposta evidente al secondo di due stimoli identici, come invece è stato osservato nei pipistrelli. Infine, i risultati ottenuti hanno permesso di capire che toni in frequenza modulata FM sono quelli che con più probabilità producono i più ampi potenziali evocati registrabili con gli elettrodi, rispetto ai toni a frequenza costante CF (Bullock et al. 1968).

Renauld e Popper, condussero degli studi sulle capacità di localizzazione del delfino e scoprirono che l'abilità di localizzare impulsi sonori e click nel piano verticale è circa uguale alla loro abilità di localizzarli nel piano orizzontale (Renauld & Popper 1975).

La localizzazione di stimoli nel piano verticale sembra essere dovuta alla capacità di memorizzare l'intensità dei segnali o al percorso attraverso cui il suono raggiunge l'orecchio interno, dal momento che sono le complesse interazioni tra i modelli di suono ricevuti attraverso i canali sui due lati della testa che forniscono le informazioni per la percezione del segnale da

elaborare (Nachtigall et al., 2000). Per quel che riguarda il piano orizzontale, i dati su cui si basa un delfino sono tre: le differenze interauricolari temporali riferite all'arrivo del suono, le differenze interauricolari di fase e le differenze interauricolari in intensità di ricezione.

Sulla base dei dati disponibili vennero quindi proposti due modelli per il funzionamento del sistema di biosonar dei delfini (Floyd, 1980). Secondo la prima teoria, la forma d'onda del segnale emesso viene memorizzata e comparata con l'eco ricevuto. Il modello si basa quindi sulla corrispondenza della forma del segnale emesso che viene confrontata con la forma d'onda del segnale eco e sulla trasformazione dei filtri d'accoppiamento. La seconda teoria è basata sul fenomeno chiamato tempo di separazione di tono: quando una coppia di impulsi simili vengono proposti all'animale in modo ripetitivo, il suono viene percepito e la frequenza di questo segnale è uguale a una frazione con a denominatore il tempo di separazione tra i due impulsi:

$$\frac{1}{\text{tempo di separazione}}$$

Affinché questo accada la coppia di impulsi dev'essere in qualche modo simile nella forma, cioè i due segnali devo essere correlati tra loro, si ricade quindi a quello che dice la prima teoria (Jhonson, 1986). Gli studi più recenti condotti utilizzando stimoli continui ad ampiezza modulata e bassa frequenza hanno evidenziato caratteristiche interessanti, come il fatto che i delfini possono estrarre informazioni riguardo le caratteristiche superficiali di un oggetto utilizzando frequenze modulate più alte di quelle utilizzate da altri mammiferi (Kuwada *et al.* 1986, Dolphin & Mountain 1992, Dolphin 1995; Ketten, 1998).

### 5.6.2 I pipistrelli

Nella corteccia cerebrale dei pipistrelli esistono aree distinte che codificano la banda di frequenze costanti e quella di frequenze modulate sia per i suoni emessi che per le rispettive frequenze riflesse. I neuroni presenti nell'area della banda di frequenze costanti rispondono selettivamente a combinazioni specifiche di due diverse frequenze: una frequenza costante del suono emesso e una delle frequenze derivate per via dell'effetto Doppler, che ne costituiscono l'eco. I neuroni di quest'area cerebrale sono disposti in zone distinte in base alla banda di frequenza. Le cellule danno una migliore risposta quando due toni di una serie armonica sono leggermente sfalsati e questa sfasatura è il modo in cui viene rappresentato l'effetto Doppler nel sistema nervoso. La miglior risposta avviene per toni emessi di 28.5-30.8 kHz, in combinazione con un secondo tono di 90.5-92.5 kHz del tono eco spostato per effetto Doppler.

Lo spostamento Doppler viene poi tradotto in una mappa della velocità dell'oggetto bersaglio. Se il suono emesso e l'eco hanno una relazione armonica esatta, non vi è differenza di velocità fra il pipistrello e il suo bersaglio. Le cellule di quest'area sono in grado di distinguere velocità che vanno da 0 a 8.7 ms. I neuroni della banda di frequenze modulate rispondono esclusivamente a coppie di suoni modulati in frequenza e separati da ritardi che variano fra 0.4 e 18 ms, che corrispondono a una distanza che va da 7 a 310 cm. Nell'area di modulazione in

frequenza, le differenze del tempo di arrivo del suono emesso e del rispettivo eco sono rappresentate in cellule disposte lungo l'asse ortogonale, che decorre in senso dorso-ventrale.

I neuroni di quest'area fungono da rivelatori dell'ambito entro il quale si trova la preda e mettono in evidenza il ritardo fra il momento dell'emissione del suono e quello dell'arrivo della sua eco riflessa. Quindi l'area di modulazione di frequenza analizza la distanza di un oggetto, mentre nell'area delle frequenze costanti viene misurata la velocità (Kelly, 1998).

E' importante sottolineare che esperimenti condotti da Suga e O'Neill (O'Neill & Suga, 1982) hanno evidenziato che le aree funzionali della corteccia uditiva sono attivate in sequenza durante la caccia ad un insetto. I neuroni dell'area DSCF sono attivi soprattutto tra 11 e 26 msec, cioè per bersagli distanti da 2 a 4 m. Per ritardi di eco minori di 10 msec, circa il 50% dei neuroni DCSF non rispondono e per 5 msec di ritardo i neuroni DSCF che rispondono sono solo il 10%. Al contrario, il 95% dei neuroni FM-FM hanno un best-delays di circa 10 msec o meno. Allo stesso modo, i neuroni dell'area CF-CF sono generalmente sintonizzati su range più ampi di ritardi d'eco, ma la loro risposta declina per ritardi più lunghi di 10msec (Suga et al. 1983 a,b; Olsen & Suga 1991). Perciò i neuroni dell'area DSCF del tipo FM1-CF2 sono attivi durante gli stadi iniziali e intermedi dell'ecolocalizzazione, mentre i neuroni nelle aree FM-FM e CF-CF diventano attivi quando il bersaglio è più vicino.

La cosa saliente è che i pipistrelli, per trarre informazioni spaziali durante l'ecolocalizzazione, usino solo le differenze interaurali di intensità IID (Interaural Intensity Differences), a causa della loro testa molto piccola che permette quindi solo una lieve distanza interaurale che preclude la formazione di differenze temporali o di fase interauricolari significative. Per questo motivo i pipistrelli adottano l'eccellente sistema basato sull'effetto Doppler-shift per ricavare le informazioni di cui necessitano.

## CONCLUSIONI

Le caratteristiche di specie-specificità e habitat-dipendenza dei sistemi sensoriali li rendono un argomento estremamente vario e suscettibile di evoluzioni, perfezionamenti e adattamenti interessanti da indagare. Per quanto riguarda l'argomento di questa tesi: l'ecolocalizzazione, si tratta di un sistema sensoriale molto sviluppato che si riscontra in due ordini di mammiferi molto diversi tra loro per la nicchia ecologica occupata, il modo di cacciare e le prede cacciate e soprattutto per le differenze anatomiche e funzionali. Sicuramente le differenze ambientali sono il fattore che più ha inciso sulla differenziazione delle strutture anatomiche e fisiologiche dei sistemi sensoriali nei due gruppi ma, paradossalmente, l'ambiente stesso ha imposto una convergenza di strategie per la risoluzione di problemi comuni anche se in ambienti fisicamente differenti.

Considerando le strategie evolutive e i potenziali parallelismi adattativi, le questioni investigate riguardano le tecniche usate per cacciare, le strategie passive e attive simili per la rilevazione dei bersagli e il processo d'acquisizione e elaborazione del segnale recante l'informazione.

Nella prospettiva di considerare come i delfini e i pipistrelli possano generare il raggio sonoro di ecolocalizzazione, che sta alla base del loro peculiare sistema uditivo, notiamo che le due specie differiscono per la sorgente sonora utilizzata (laringe e apparato nasale). Di conseguenza non può esistere alcuna somiglianza anatomica tra le due strutture di fonazione anche se il meccanismo con cui viene prodotto il suono rimane invariato: apposite strutture vengono fatte vibrare dal passaggio forzato dell'aria sfruttando pressioni subglottali o intranasali. Inoltre, lo scopo è sempre quello di focalizzare e amplificare il suono prodotto ma, dato le situazioni ambientali completamente opposte nei due ordini, le strutture implicate saranno nettamente diverse.

L'apparato di respirazione si è modificato in entrambi i casi ("noseleaves" per pipistrelli e sacchi aeriferi nasali per i delfini) ma le strutture più originali sono dettate proprio dalle diverse caratteristiche dell'ambiente acquatico e aereo in cui vivono i due gruppi di animali.

I delfini necessitano di un mezzo d'accoppiamento d'impedenza per eliminare il problema della propagazione del suono attraverso l'interfaccia aria/acqua ed il melone con la sua struttura a densità variabile molto vicina a quella dell'acqua risolve egregiamente questo problema. Per i pipistrelli, al contrario, la sfida è riuscire ad amplificare al massimo il suono, che viene attenuato molto rapidamente in un ambiente aereo, a questo scopo vengono così sviluppate le vocal membranes e l'elaborata configurazione del muso attorno al naso. Sia il melone che le "noseleaves" (pieghe nasali) possono quindi essere considerate delle lenti acustiche e degli specchi acustici rispettivamente. Da notare è che l'ambiente aereo concede ai pipistrelli una fonte illimitata d'aria, mentre i delfini, vivendo in acqua, devono saper utilizzare l'aria che acquisiscono ad ogni respiro dalla superficie e questo necessariamente limita il volume del gas disponibile per la produzione del suono. Per far fronte al problema, i delfini si sono adattati elaborando un sistema per diminuire, all'occorrenza, il numero di click emessi.

Restando in un'ottica evolucionistica spiccano le differenze macroscopiche nell'apparato di ricezione. Entrambi gli ordini discendono da antenati terrestri con un orecchio adattato all'aria, ma, per i pipistrelli, adattarsi a una nicchia notturna ha significato ottimizzare la percezione sensitiva uditiva, evolvendo un grande orecchio esterno che funge da antenna captatrice, in alcune specie addirittura esageratamente grande se paragonato a quello degli altri mammiferi, e riscontrato solo in alcuni altri mammiferi notturni. La nicchia ecologica acquatica, ha costretto il delfino a sviluppare un altrettanto formidabile udito ma, seguendo direzioni opposte a quelle dei pipistrelli, ha portato alla scomparsa del padiglione auricolare esterno, che creerebbe non pochi problemi idrodinamici. Inoltre, la conduzione dell'onda sonora fino all'orecchio medio avviene attraverso i canali di grasso presenti nella mandibola inferiore, che viene mossa tramite la rotazione della testa che il delfino effettua mentre "ascolta" i suoni, simile per certi versi allo stesso movimento rotatorio che i pipistrelli eseguono muovendo la pinna per migliorare la direzionalità del segnale entrante, lungo un'asse frequenza dipendente.

Nonostante le differenze strutturali, il meccanismo uditivo è invece rimasto lo stesso e la pressione selettiva che ha scolpito il cuore dell'organo di senso, la coclea, ha determinato accorgimenti funzionali e soluzioni adattative innovative e caratteristiche conservate comuni. Particolarmente significativa è la grande densità di innervazione cocleare afferente, che assicura in entrambi gli ordini un minuzioso controllo proprio in quelle regioni deputate al processamento delle componenti dominanti del segnale di ecolocalizzazione, così come l'irrigidimento della membrana basilare che la rende più appropriata alla ricezione delle alte frequenze.

Una differenza riscontrata è invece la presenza della fovea acustica nei chiroteri, non ancora rilevata negli odontoceti, ma molto auspicabile anche in quest'ordine, data la sua funzione essenziale nell'analisi delle informazioni derivanti dalle eco. Questi accorgimenti rendono le prestazioni dei due animali assolutamente equiparabili in termini di efficienza (il rapporto  $T/W$  misurato all'apice cocleare è addirittura uguale per le due specie). Altra convergenza dei sistemi ecolocativi dei due gruppi, è data dalla possibilità di distinguere due categorie acustiche in base alle abitudini alimentari e al modo di cacciare, con differenze riscontrabili a livello anatomico nelle strutture cocleari adattate al range uditivo più utile allo stile di vita di ciascuna categoria.

Nella fase attiva del processo di ecolocalizzazione, alcuni aspetti salienti fanno comprendere che esiste un sottile e perfetto equilibrio tra le limitazioni imposte dall'ambiente e le strategie atte a superare questi ostacoli. È essenziale che il segnale sonar usato per ecolocalizzare sia preciso e direzionale. Per produrre un tale segnale, la dimensione della sorgente dev'essere di dimensioni comparabili o maggiori della lunghezza d'onda del suono prodotto. La maggiore lunghezza d'onda in acqua rende difficile la creazione di un segnale ben focalizzato, ma le maggiori dimensioni della testa del delfino controbilanciano questa difficoltà e perciò il segnale emesso risulta essere più limitato spazialmente di quello emesso dal pipistrello. Inoltre, la maggiore velocità di conduzione del suono in acqua riduce le differenze temporali nelle eco di

ritorno alle orecchie, ma la separazione tra i singoli click emessi rende meno forte il mascheramento di questa informazione e sotto questo aspetto, il delfino supera le prestazioni del pipistrello.

La differenza sostanziale fra i due ordini risiede nel tipo di segnale emesso.

I delfini utilizzano click molto brevi, così che le variazioni in ampiezza dell'eco derivanti da un pesce che nuota non variano significativamente tra un impulso e l'altro. Altro aspetto peculiare è dato dal fatto che essendo la velocità di propagazione del suono in acqua è 4,5 volte maggiore, le eco che derivano da più impulsi consecutivi mandati contro il bersaglio non possono essere molto diversi, soprattutto se il delfino è a pochi metri dalla preda. Inoltre questi animali utilizzano esclusivamente segnali FM, segnali modulati da cui possono ricavare un numero maggiore di informazioni maggiore rispetto ai segnali CF, che sono invece costanti. Per tali motivi i delfini ricevono le informazioni utili attraverso i cambiamenti nello spettro delle eco e basandosi sulle differenze interauricolari temporali di fase e di intensità riferite all'arrivo delle eco. Il problema dell'attenuazione si fa sentire di più nel mezzo aereo, e probabilmente anche per questo motivo i pipistrelli fanno uso, oltre che dei segnali FM, dei segnali CF, più lunghi e quindi meno soggetti a diminuzione in frequenza e in intensità. Il loro sistema uditivo è più specifico e sintonizzato per valutare deboli fluttuazioni nelle eco che derivano da un bersaglio in movimento, come può essere un moscerino che vola e produce modulazioni nelle eco non solo entro un impulso emesso, ma anche tra un impulso e l'altro dato che i segnali di ecolocalizzazione sono piuttosto lunghi. Per il pipistrello però, le differenze interauricolari delle caratteristiche sonore non sono così significative, perché le ridotte dimensioni della testa non sono sufficienti a determinare differenze rilevabili fra le due orecchie, soprattutto per quel che riguarda la discrepanza temporale. A questo limite però sono in grado di sopperire grazie all'eccellente abilità di analisi dell'effetto Doppler.

Nell'ambito del sistema nervoso gli studi si fanno più difficoltosi e i metodi sperimentali utilizzati sono soggetti a limitazioni di natura etica. Per cui è questo il campo più lacunoso di dati tecnici precisi e di comprensione dei meccanismi fisiologici, ma per tale motivo è anche l'ambito più affascinante che permette di spaziare con le ipotesi e le deduzioni. L'abilità di ecolocalizzare e catturare rapidamente una preda comporta un'abilità molto fine di localizzare la provenienza di un suono e riuscire a distinguerlo dal rumore di fondo. A loro volta la ricezione e il processamento dell'informazione dipendono dal sistema uditivo e le capacità uditive dipendono dalle caratteristiche dei centri uditivi superiori. Per quel che riguarda il delfino si può affermare che la corteccia uditiva ha raggiunto il suo grande sviluppo sulle basi degli stimoli acustici che si è trovata a processare e le notevoli dimensioni del cervello dipenderebbero quindi dall'ipertrofia del sistema uditivo (Ridgway, 1986).

A supporto di tale deduzione ci sono evidenze come l'ingrossamento delle strutture implicate nella conduzione ed elaborazione delle informazioni uditive (collicoli inferiori, corpi genicolati mediali, i nuclei del lemnisco laterale e i nuclei del tronco cerebrale). Inoltre la corteccia cerebrale è innervata da un numero molto elevato di fibre caratterizzate da un notevole

diametro per facilitare e aumentare la velocità di trasporto dei segnali acustici. Al contrario, osservazioni sui pipistrelli che posseggono un cervello molto più piccolo nonostante la loro nota abilità ecolocativa mettono in dubbio il fatto che l'alto grado di encefalizzazione dei delfini sia dovuto esclusivamente alle capacità ecolocative. Forse il delfino, rispetto al pipistrello, necessita di un'elaborazione maggiore delle informazioni sonore ricevute (ad esempio utilizza solo FM, più complesse rispetto alle CF che sono utilizzate da alcuni pipistrelli) e perciò necessita di un maggiore sviluppo delle strutture implicate nell'elaborazione del segnale uditivo. Anche nei pipistrelli è stato riscontrato un notevole aumento delle dimensioni delle sopra citate strutture, così l'ipertrofia dei nuclei implicati nel processamento uditivo osservata in mammiferi ecolocalizzatori, ma mai nei mammiferi privi di questo sistema sensoriale, può essere messa in relazione con la necessità di analizzare un numero maggiore di informazioni. Particolarmente significativo è il caso dell'oliva superiore che manca in molti pipistrelli non ecolocalizzatori a causa delle dimensioni ridotte della testa, ma è sempre conservata in quelle specie che usano l'ecolocalizzazione. La sensibilità di rilevazione delle eco è comparabile fra i due ordini, sia da una prospettiva evolutiva che ecologica. Messa a confronto però, il delfino ha migliori capacità di risoluzione, in quanto il suo sistema uditivo risponde agli stimoli più velocemente di quello del pipistrello, come hanno dimostrato gli esperimenti effettuati che hanno registrato un tempo di integrazione delle eco in *T. truncatus* che è un decimo di quello misurato per *E. fuscus* (Au, 2004). La specializzazione interna del sistema nervoso per il processamento dell'informazione non sembra invece essere così accurata come quella del pipistrello. In questi animali, infatti, si ha una notevole capacità di elaborazione, grazie all'estrema differenziazione funzionale dei neuroni della corteccia uditiva. In realtà il paragone può essere fatto solo tramite esperimenti comportamentali, in quanto un confronto su base molecolare dei due sistemi nervosi di non può essere fatta direttamente perché non sono mai state individuate mappe tonotopiche nella corteccia uditiva dei delfini. Nei pipistrelli si è ormai accertata la presenza di due tipi neuronali sensibili ai ritardi delle eco: neuroni specializzati per l'area CF e per l'area FM. Inoltre è stata identificata una ben precisa area di facilitazione insieme ad un'area DSCF, e di conseguenza due distinte vie parallele di processamento. Anche per i delfini, esperimenti condotti con i potenziali evocati, hanno suggerito la presenza di differenti aree specializzate nella corteccia uditiva e un sistema di analisi duale, uno specializzato per gli ultrasuoni e l'altro per le basse frequenze. Per cui, visto che esiste alla base uno schema organizzativo comune, anche se non sono ancora stati compiuti degli studi che abbiano dato dei risultati effettivi, si suppone che anche i delfini posseggano neuroni specializzati per essere sensibili ai ritardi piuttosto che all'ampiezza dei segnali ricevuti o a determinate frequenze. Esperimenti invasivi, come le registrazioni sui singoli neuroni, non sono stati compiuti sui delfini per motivi etici. Le abilità uditive dei delfini sono perciò state indagate tramite esperimenti psicofisici e comportamentali, o utilizzando EP non invasivi. Di conseguenza, si hanno meno informazioni sui meccanismi uditivi dei delfini. Molte ipotesi sull'organizzazione anatomica e funzionale del sistema nervoso sono state fatte ragionando sui parallelismi certi che sono stati riscontrati e che possono suggerire schemi organizzativi comuni. D'altro canto, anche nei pipistrelli restano alcuni aspetti non

indagati a fondo come ad esempio la misurazione effettiva delle dimensioni dei nuclei implicati nel processamento acustico.

Un aspetto interessante da approfondire sarebbe ad esempio la questione di se e come i pipistrelli possano saper distinguere il materiale dei bersagli che ecolocalizzano. Nei delfini questa abilità è stata studiata a fondo attraverso numerosi studi comportamentali, a cui il pipistrello si presta meno, e questo potrebbe essere uno degli ostacoli maggiori. Per quel che riguarda quest'ultimo ordine, si sa solamente che essi possono adeguare e modificare il raggio d'emissione in base all'ambiente in cui si trovano: raggi a banda più larga se si trovano a volare in ambienti aperti e meno rumorosi e segnali CF a frequenza più alta in caso si trovino in ambienti densi di vegetazione o rumorosi. Non si sa però se essi riescano a distinguere il rumore di fondo dal bersaglio di interesse anche grazie alla distinzione della composizione degli oggetti. I pipistrelli si destreggiano abilmente nel volare evitando gli ostacoli presenti anche in una fitta boscaglia, ma non si sa dire se distinguano le foglie dai rami legnosi o dalle pietre; per lo meno, al momento, gli studi compiuti non lo hanno rivelato. Probabilmente utilizzano indizi che derivano dal differente modo di riflessione delle eco che varia da materiale a materiale, come fanno i pipistrelli che cacciano lungo le rive dei fiumi e distinguono alla perfezione il limite tra il mezzo liquido entro cui cercano le prede e la terra circostante. Far chiarezza su questo aspetto porterebbe alla creazione di un nuovo anello di giunzione fra le abilità e le strategie adottate da questi due mammiferi per far fronte alle necessità imposte da comuni restrizioni, o, al contrario, costituirebbe un'interessante divergenza funzionale che prevederebbe un diverso utilizzo delle capacità sensoriali.

## BIBLIOGRAFIA

- Alcock, J. (1992). Cellule nervose e comportamento. In: *Etologia. Un approccio evolutivo*. Zanichelli Editore, pp. 120-123.
- Altes, R. A. (1994). Signal processing for target recognition in biosonar. In: *Neural Networks*, 8 (7/8), pp. 1275-1295.
- Altringham, J. D. (1996). *Echolocation In Bats. Biology and behaviour*. Oxford University Press, New York.
- Amudin, M. & Andersen, S. H. (1983). Bony nares air pressure and nasal plug muscle activity during click production in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, and the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. In: *J. Exp Biol*, 105, pp. 275-282.
- Aroyan J.L. (1996). Three dimensional numerical simulation of biosonar signal emission and reception in the common dolphin. Ph.D. Dissertation, University of California, Santa Cruz, CA.
- Au, W.W.L. (1993). Biosonar Discrimination, Recognition, and Classification. In: *The Sonar of Dolphins*. Springer-Verlag. Cap.9, pp. 177-215.
- Au, W.W.L., Moore, P.W.B. (1984). Receveing beam patterns and directivity indices of the Atlantic bottlenosed dolphin *Tursiops truncatus*. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 75, pp. 255-262.
- Au, W.W.L., Moore, P.W.B. (1986). Echolocation transmitting beam of the Atlantic Bottlenose dolphin. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 80 (2), pp. 688-694.
- Au, W. W. L. (2000). Hearing by Whales and Dolphins: An Overview. In: *Hearing by whales and dolphin*. Ed. by Au, W., Popper, A., Richard, N., Fay, R., Springer-Verlag, New York Inc, 2000. Cap 1, pp. 3-36.
- Au, W.W.L. (1980). Echolocation signals of the Atlantic Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in open waters. In: *Animal sonar sistem*. Ed. by Busnel R.G. & Fish, J. F., New York, Plenum Press, pp. 251-282.
- Au, W.W.L. (2004). A comparison of the sonar capabilities of Bats and Dolphin. In: *Echolocation in Bats and Dolphin*. Ed. by Thomas, J. A., Moss, C.F. & Vater, M., The University Chicago Press, 2004. Inroduzione, pp. XIII- XXIII.

Au, W.W.L., Hammer C.E., Jr (1980). Porpoise echo-recognition: An analysis of controlling target characteristic. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 68, pp. 1285-1293.

Bateman, G.C. & Vaughan, T.A. (1974). Night activities of mormoopid bats. In: *J. Mammals*, 55, pp. 45-65.

Bullock, T.H. & Gurevich, V. (1979). Soviet literature on the nervous system and psychobiology of Cetacea. In: *Int. Rev Neurobiol*, 21, pp. 48-127.

Bullock, T. H. & Ridgway, S. H. (1972). Evoked potential in the central auditory system of alert porpoises to their own and artificial sounds. In: *Journal of Neurobiology*, 3, pp. 79-99.

Bullock, T.H., Grinnell A.D., Ikezono E., Kameda K., Katsuki Y., Nomoto M., Sato O., Suga N., & Yanagisawa, K. (1968). Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans. In: *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 59, pp. 117-156.

Caldwell, M.C. & Caldwell, D.K. (1968). Vocalization of native captive dolphin in small groups. In: *Science*, 159, pp. 1121-1123.

Clark, D. A., Mitra, P. P. & Wang, S. S. H. (2001). Scalable architecture in mammalian brains. In: *Letters to Nature, Nature*, 411, pp. 189-192.

Coles, R.B., Guppy, A., Anderson, M.E. & Schlegel, P. (1989). Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaning bat, *Plecotus autilus* (Linnaeus 1758). In: *Comp. Physiol. A.*, 165, pp. 269-280.

Covey, E. & Casseday, J. H. (1991). The Monaural Nuclei of the Lateral Lemniscus in an Echolocating Bat: Parallel Pathways for Analyzing Temporal Features of Sound. In: *The Journal of Neuroscience*, 11 (11), pp. 3456-3470.

Cranford, T. W. (1992). Functional morphology of the odontocete forehead: implications for sound generation. Ph. D. dissertation, University of California, Santa Cruz.

Cranford, T. W. (2000). Impulse sound sources. In: *Hearing by whales and dolphin*. Ed. by Au, W.W., Popper, A. N., Fay, R.R., Springer-Verlag, New York Inc, 2000. Cap 3, pp. 108-155.

Cranford, T.W. & Amudin, M. (2004). Biosonar Pulse Production in Odontocetes: The state of Our Knowledge. In: *Echolocation in Bats and Dolphin*. Ed. by Thomas, J. A., Moss, C. F. & Vater M., The University of Chicago Press, Chicago. Cap 4, pp. 27-35.

Dallos, P., & Evans, B. N. (1995). High-frequency motility of outer hair cells and the cochlear amplifier. In: *Science*, 267, pp. 2006–2009.

Dallos, P., He, D.Z.Z., Lin, X., Sziklai, I., Mehta, S. & Evans, B.N.(1997). Acetylcholine, outer hair cell electromotility, and the cochlear amplitude. In: *J. Neurosci.* 17, pp. 2212-2226.

Della Chiesa A. (2000). Adattabilità del biosonar di *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) ad oggetti diversi per forma e riflettività ottica. Tesi non pubblicata.

Drexler, M. & Kossel, M. (2003). Sound-evoked efferent effects on cochlear mechanics of the mustached bat. In: *Hearing and Research*, 184(1-2), pp. 61-74.

Dolphin W. F. (2000). Electrophysiological Measures of Auditory Processing in Odontocetes. In: *Hearing by whales and dolphin*. Ed. by Au, W., Popper, A.N., Fay, R.R. Springer-Verlag New York Inc, 2000. pp. 295-326.

Dolphin, W.F. (1997). Electrophysiological measures of the auditory preprocessing in odontocetes. In: *Bioacoustics*, 8, pp. 79-102.

Dolphin, W.F. & Mountain, D.C. (1992). The envelope following response: Scalp potential elicited in the Mongolian gerbil using SAM acoustic stimuli. In: *Hearing Research*, 58, pp. 70-78.

Dubrovskiy, N. A. (1990). On the two auditory systems in dolphin. In *Sensory Abilities of Cetaceans*. Ed. by Thomas and R. Kastetein, Plenum Press, New York, 1990, pp. 233-254.

Dubrovsky N. A. (1994). Neural network based on models of actual biologic neurons. Presented at Critical issue in replicating biosonar, Naval Research and Development Center, San Diego, CA.

Echteler, S.W., Fay, R.R. & Popper, A.N. (1994). Structure of the mammalian cochlea. In: *Comparative Hearing Mammals*. Ed. by Fay R.R., Popper A.N. Springer-Verlag, New York: pp. 134-171.

Evans, W. E. (1973). Echolocation by marine delphinids and one species of freshwater dolphin. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 54, pp. 191-199.

Fay, R.R. (1988). *Hearing vertebrates: A psychophysics databook*. Winnetka, IL., Hill-Fay Associates.

- Fay, R.R. (1992). Structure and function in sound discrimination among vertebrates. In: *The evolutionary biology of hearing*. Ed. by Webster, D.B., Fay, R.R. & Popper, A.N., Springer-Verlag, New York, pp. 229-267.
- Feng, A.S., Simmons, J.A. & Kick, S.A. (1978). Echo detection and target-ranging neurons in the auditory system of bat *Eptesicus fuscus*. In: *Science*, 202, pp. 645-648.
- Fenton, M.B. (2004). Aerial-Feeding Bats: Getting the Most Out of Echolocation. In: *Echolocation in Bats and Dolphin*. Ed. by Thomas, J. A., Moss, C. F. & Vater M., The University of Chicago Press, Chicago. Cap 47, pp. 350-355.
- Fitzpatrick D. C., Kanwal J. S., Butman J. A. & Suga. N. (1993). Combination-sensitive neurons in the primary auditory cortex of the Mustached Bat. In: *The Journal of Neuroscience*, 13(3), pp. 931-940.
- Fleischer, G. (1978). Evolutionary principles of the mammalian middle ear. In: *Advanced Anatomy, Embryology and Cell Biology*, 55, pp. 1-70.
- Fletcher, N.H. & Thwaites, S. (1988). Obliquely truncated simple horns: Idealized models for vertebrate pinna. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 65. 194-204
- Floyd, R.W. (1980). Model of cetacean signal processing. In: *Animal Sonar System*. Ed. by Busnell, R.G. & Fish, J.F., New York Plenum Press, pp. 615-623.
- Fuzessery, Z.M. (1986). Speculations on the role of frequency in sound localization. In: *Brain Behav. Evol.* 28, pp. 95-108.
- Fuzessery, Z.M., & Pollak, G.D. (1984). Neural mechanisms of sound localization in an echolocating bat. In: *Science*, 225, pp. 725-728.
- Fuzessery, Z.M., Hartley, D.J. & Wenstrup, J.J. (1992). Spatial processing within the mustached bat echolocation system: possible mechanisms for optimization. In: *J. Comp. Physiol.*, 170, pp. 57-71.
- Gleizer, I.I., Jacobs, M.S. & Morgane, P.J. (1988). Implication of the "initial brain" concept for brain evolution in Cetacea. In: *Behav. Sci.*, 11, pp. 75-116.
- Greenwood, D.G. 1962. Approximate calculation of the dimensions of traveling-wave envelopes in four species. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 34 pp. 1364-1384.

Griffin, D.R. (1980). Early history of research on echolocation. In: Animal sonar system. Ed. by Busnel R.G. & Fish, J.F., New York, Plenum Publishing, pp. 199-238.

Griffin, D. R. (1958). Listening in the Dark. Yale University Press, New Haven, CT.

Griffiths, T. A. (1978). Modification of *M. cricothyroideus* and the larynx in the Mormoopidae, with reference to amplification of high-frequency pulses. In: *J. Mammal.*, 59(4), pp. 724-730.

Grinnel, A.D. (1963). The Neurophysiology of audition in Bats: intensity and frequency parameters. In: *J. Physiol.* 167, pp. 38-66.

Grinnell, A.D. & Grinnell, V.S. (1965). Neural correlates of vertical localization by echo-locating bats. In: *J. Physiol.* 181, pp. 830-851.

Guinan, J.J. Jr. (1996.) Physiology of the cochlear efferents. In: *The Cochlea*. Ed. by Dallos, P., Popper, A.N., Fay, R.R., Springer-Verlag, New York, pp. 435-503.

Gulick, W.L., Gescheider, G.A., Frisina, R.D. (1989). Hearing: Physiological Acoustics, Neural Coding, and Psychoacoustics. Oxford. Univ. Press, New York, pp. 48-49.

Guppy, A. & Coles, R.B. (1988). Acoustical and neural aspects of hearing in the Australian gleaning bats, *Maeroderma gigas* and *Nyctophilus gouldi*. In: *J. Comp. Physiol. A.*, 162, pp. 653-668.

Hartley D. J., Suthers R. A. (1987). The sound emission pattern and the acoustical role of the noseleaf in the echolocating bat, *Carollia perspicillata*. In: *J. Acoustical Society of America*, 82(6), pp. 1892-1900.

Heffner, R. S., & Heffner H.E. (1992). Evolution of sound localization in mammals. In: *The Biology of Hearing*. Ed. by D. Webster, R. Fay and A. Popper, Springer-Verlag, New York, pp. 691-715.

Heffner, R.S. & Heffner H.E. (1980). Hearing in the elephant (*Elephas maximus*). In: *Science*, 208, pp. 518-520.

Heffner R.S., & Masterton, R.B. (1990). Sound localization in mammals: brain-stem mechanism. In: *Comparative Perception Vol 1*. Ed. By Berkley, M.A. & Stebbins, W.C. . New York: Jhon Wiley and Sons, pp. 285-314.

- Henson, O. W. (1970). The ear and audition. In: *Biology of bats*. Ed. By Wimsatt, W. A.. New York: Academic Press, Vol. II, pp. 181-263.
- Hudspeth, A. J. (1997). Mechanical amplification of stimuli by hair cells. In: *Curr. Opp. Neurobiol.*, 7, pp. 480-486.
- Jen, P. H. S. & Chen, D. M. (1988). Directionality of sound pressure transformation at the pinna of echolocating bats. In *Hearing Research*, 34, pp. 101-118.
- Jen, P.H., Sun, X., Shen, J.X., Chen, Q.C., Qian Y. (1997). Cytoarchitecture and sound activated responses in the auditory cortex of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. In: *Acta Otolaryngol Suppl.*, 532, pp. 61-67.
- Jhonsen, C. S. (1986). Dolphin Audition and Echolocation Capacities. In: *Dolphin Cognition and Behaviour: a Comparative Approach*. Ed. by Schusterman, R., Thomas, J.A., Wood, F.G., Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. New Jersey. Cap 5, pp. 115-136.
- Kelly, J. P.(2003). La funzione uditiva. In: *Principi di Neuroscienze*. Ed. by Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessell, T. M., Mc Graw-Hill Companies, Inc., Casa Editrice Ambrosiana. Terza edizione italiana. Cap 31, pp. 607-617.
- Ketten, D. R. (1992). The marine mammal ear: specialization for aquatic audition and echolocation. In: *The evolutionary Biology of Hearing*. Ed. By Webster, D., Fay, R., Popper A.N. , Springer-Verlag, New York, pp. 717-754.
- Ketten, D. R. (1994). Functional analyses of whale ears: adaptations for underwater hearing. *IEEE Proceedings in Underwater Acoustics*, 1, pp. 624-270.
- Ketten, D. R. (1997). Structure and function in whale ears. In: *Bioacoustics*, 8, pp. 103-135.
- Ketten, D. R. (1998). Marine mammal auditory systems: a summary of audiometric and its implications for underwater acoustic impacts.
- Ketten, D. R. (2000). Cetacean ear. In: *Hearing by whales and dolphin*. Ed. by Au, W.W.L., Popper, A. N., Fay, R. R., Springer-Verlag, New York Inc, 2000, pp. 43-100.
- Ketten, D. R. (1984). Correlations of morphology with frequency for odontocete cochlea: Systematics and topology. Ph. D. dissertation, The Johns Hopkins University, Baltimore, MD.

- Kick, S. A. & Simmons, J. A. (1984). Automatic gain control in the bat's sonar receiver and the neuroethology of echolocation. In: *Journal of the Neuroscience*, 4, pp. 2725-2737.
- Kolston, P.J. (1995) A faster transduction mechanism for the cochlear amplifier. In: *Trends Neurosci.*, 1995, 18(10), pp. 427-429.
- Kössl M. & Russel I. J. (1994). Basilar membrane resonance in the cochlea of the mustached bat. In: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92, pp. 276-279.
- Kössl, M. & Vater (1995). Cochlear structure and function in bats. In: *Hearing by bats*. Ed. by Popper, A. N., Fay, R. R., Springer-Verlag, New York, pp. 191-234.
- Kuwada, S.R., R. Batra & V. Maher. (1986). Scalp potentials from normal and hearing impaired subjects in response to SAM tones. In: *Hearing Research*, 21, pp. 179-192.
- Lawrence, B.D. & Simmons, J.A. (1982a). Echolocation in bats: The external ear and perception of the vertical positions of targets. In: *Science*, 218, pp. 481-483.
- Lawrence, B.D. & Simmons, J.A. (1982b). Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 71, pp. 585-590.
- Lipatov, N.V. & G.N. Solntseva. (1972). Some features of the biomechanics of the middle ear of dolphins. *Makhachkala* 2, pp. 137-140.
- Manley, G. A. (1972). A review of some current concepts of the functional evolution of the ear in the terrestrial vertebrates. In: *Evolution*, 26, pp. 608-621.
- Marison, S.F., Luebke, A.E., Liberman, M.C. & Zuo, J. (2002). Efferent protection from acoustic collicular neurons in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. In: *Hearing Research*, 166, pp. 124-135.
- Marino L., Sudheimer K. D., Murphy T. L., Davis K. K., Pabst D. A, McLellan W. A., Rilling J. K. & Jhonson J. I. (2001). Anatomy and three-dimensional reconstruction of the brain of a bottlenose dolphin from magnetic resonance images. In: *The anatomical record*, pp. 397-414.
- Masters, W. M. & Harley H. E. (2004). Performance and Cognition in Echolocating Mammals. In: *Echolocation in Bats and Dolphin*. Ed. by Thomas, J. A., Moss, C. F. & Vater M., The University of Chicago Press, Chicago. Cap 33, pp. 249-259.

- Masters, W. M., Moffat, A. J. M., & Simmons, A. (1985). Sonar tracking of horizontally moving targets in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. In: *Science*, 228, pp. 1331-1333.
- McCormick, J.G., Wever, E.G., Palin G. & Ridgway, S.H.(1970). Sound conduction in the dolphin ear. In *Journal of the Acoustical society of America.*, 48, pp. 1418-1428.
- McCormick, J.G., Wever, E.G., Ridgway, S.H. & J. Palin. 1980. Sound reception in the porpoise as it relates to echolocation. In: *Animal sonar systems*. Ed. by Busnel, R.G. & Fish, J.F., Plenum Press, New York, pp. 449-467.
- Mohl, B. & Andersen, S. (1973). Echolocation: high frequency component in the click of the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*. In: *J. Acoustical Society of America*, 57, pp. 1368-1372.
- Moore, P.W.B. & Ridgway, S.H. (1995). Whistles produced by common dolphin from the Southern California bight. In: *Aquatic Mammals*, 21, pp. 55-63.
- Moore, P.W.B. & Au, W.W.L. (1983). Critical ratio and bandwidth of the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In: *J. Acoust. Soc. Am.* Supplement 1, pp. 74-173.
- Moore, P.W.B., Pawloski D.A. & Dankiewicz, L. (1995). Interaural time and intensity difference thresholds in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In: *Sensory systems of aquatic mammals*. Ed. by Kastelein, R.A., Thomas, J.A. & Nachtigall, P.E., DeSpil Publishers, Woerden, Netherlands, pp. 11-25.
- Morgane P.J., Jacobs, M.S. & Galaburda, A. (1986). Evolutionary morphology of the dolphin brain. In: *Dolphin Cognition and Behavior: A comparative Approach*. Ed. By Schusterman, R., Thomas, J. & Woos, F., Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, pp. 5-29.
- Morgane P.J., Hof P. R., Gleizer I. I., Revishchin, V, A., Bouras C. & Charnay Y. (1995). Distribution of dopaminergic fiber and neurons in visual and auditory cortices of the harbour porpoise and pilot whale. In *Brain research Bulletin*, 36 (3), pp. 275-284.
- Musicant, A.D., & Butler, R.A. (1984). Influence of monaural spectral cues on binaural localization. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 77, pp. 202-208.
- Nachtigall, P. E., Lemonds D. W. & Roitblat H. L. (2000). Psychoacoustic Studies of Dolphin and Whale Hearing. In: *Hearing by whales and dolphin*. Ed. by Au, W.W.L, Popper, A. N., Fay, R. R., Springer-Verlag, New York Inc, 2000, pp. 330-360.

- Nachtigall, P. E. (1986). Vision, audition and chemioreception in dolphin and other marine mammals. In: *Dolphin cognition and behaviour: a comparative approach*. Ed. by Schusterman R. J., Thomas J. A. & Wood F. G., Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. London, pp. 84-100.
- Neuweiler, G. (1990). Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. In: *Physiological Reviews*, 70, pp. 615-641.
- Norris, K.S. (1964). Some problems of echolocation in cetaceans. In: *Marine Bio-acoustics*. Ed. By Tavolga, W.N., New York Pergamon Press, pp. 317-336.
- Norris, K.S. (1974). *The Porpoise Watcher*. New York, W.W. Norton.
- Norris, K.S., Dormer, K.J., Pegg, J. & Liese, G.T. (1971). The mechanism of sound production and air recycling in porpoise: a preliminary report. Proceeding of the eighth Conference on the Biological Sonar of Diving Mammals, Menlo Park, California, Stanford Research Institute.
- Norris, K.S., Prescott, J.H., Asa-Dorian, P.V., Perkins, P. (1961). An experimental demonstration of echolocation behaviour in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). In: *Biol. Bull*, 120, pp. 163-176.
- Olsen, J.F. & Suga, N. (1991). Combination-sensitive neurons in the medial geniculate body of the mustached bat: encoding of relative velocity information. In: *J. Neurophysiol.*, 65(6), pp. 1254-1274.
- O' Neill, W. E. & Suga, N. (1982). Encoding for target range and its representation in the auditory cortex of the mustached bat. In: *The Journal of Neuroscience.*, 2 (1), pp. 17-31.
- O'Neill, W.E. (1985). Responses to pure tones and linear FM components of the CF-FM biosonar signal by single units in the inferior colliculus of the mustached bat. In: *J. Comp Physiol A*, 157, pp. 797-815.
- Obrist, M.K., Fenton, M.B., Eger, J.L., & Schlegel, P.A. (1993). What ears do for bats: A comparative study of pinna sound pressure transformation in Chiroptera. In: *J. Exp. Biol.*, 180, pp. 119-152.
- Olsen, J.F. & Suga N. (1991 a) Combination-sensitive neurons in the medial geniculate body of the mustached bat: encoding of relative velocity information. In: *J. Neurophysiol*, 65, pp. 1254-1274.

- Olsen, J.F. & Suga N. (1991 b) Combination-sensitive neurons in the medial geniculate body of the mustached bat: encoding of target range information. In: *J Neurophysiol.*, 65, pp. 1275-1296.
- Pack A. A. & Herman L. M. (1995). Sensory integration in the bottlenose dolphin: immediate recognition of complex shapes across the sense of echolocation and vision. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 98 (2), pp. 722-733.
- Patuzzi, R.B., Thompson, M.L., (1991). Cochlear efferent neurones and protection against acoustic trauma: protection of outer hair cell receptor current and interanimal variability. In: *Hearing and Research*, 54, pp. 45-58.
- Payne, K.B., W.J. Langbauer, Jr., & E.M. Thomas. (1986). Infrasonic calls of the Asian elephant (*Elephas maximus*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, pp. 297-301.
- Pollak G. D., & Casseday, J. H. (1989). The Neural Basis of Echolocation in Bats. In: *Zoophysiology*, 25, Springer-Verlag, Berlin.
- Renauld, D.L. & Popper, A.N. (1975). Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus*. In: *J. Exp. Biol.*, 63, pp. 569-585.
- Reyleigh, L. (1907). Our perception of sound direction. In: *Philosophical Magazine*, 13, pp. 214-232
- Reysenbach de Hann, F.W. (1956). Hearing in whales. In: *Acta Otolaryngol Suppl*, 13, pp. 1-14.
- Ridgway, S. H. (2000). The auditory central nervous system of dolphin. In: *Hearing by whales and dolphin*. Ed. by Au, W.W.L., Popper, A. N., Fay, R. R., Springer-Verlag, New York Inc, 2000, pp. 273-289.
- Ridgway, S. H. , Bullock T.H., Carder D.A., Seeley R.L., Wood D. & Galambost R. (1981). Auditory brainstem response in dolphins. In *Neurobiology*, 78 (3), pp. 1943-1947.
- Ridgway, S. H., Carder D.A., Green R.F., & Gaunt S.L.L. (1980). Electromyographic and pressure events in the nasolaryngeal system of dolphin during sound production. In: *Animal sonar system*. Ed. by Busnel, R.G. & Fish, J. F., Plenum Press, New York, pp. 239-250.
- Ridgway, S. H. (1986). Physiological Observation on dolphin brains. In: *Dolphin cognition and behaviour: a comparative approach*. Ed. by Schusterman R. J., Thomas J. A., Wood F. G., Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. London. Cap.2, pp. 45-55.

Roddy, J., Hubbard, A.E., Mountain, D.C. & Xue, S., (1994). Effects of electrical biasing on electrically-evoked otoacoustic emissions. In: *Hear. Res.* 73, pp. 148-154.

Russel, I. J. & Kossel M. (1999). Micromechanical Responses to Tones in the Auditory Fovea of the Greater Mustached Bat's Cochlea. In: *The American, Physiological Society*, 82, pp. 676-686.

Sales, G. & Pye, D. (1974). *Ultrasonic Communication by Animals*. New York: John Wiley and Sons. Chapman and Hall, London.

Seeley, R.L., Flanigan, W.F. & Ridgway, S.H. (1976). A technique for rapidly assessing the hearing of the bottlenose porpoise, *Tursiops truncatus*. Naval Undersea Center, NUCTP 522, pp. 1-15.

Shimozawa, T., Suga, N., Hendler, P., & Schuetze, S. (1974). "Directional sensitivity of echolocation system in bats producing frequency-modulated signals. In: *J. Exp.*, 60, pp. 53-69.

Simmons, J. A., Prestor A., Saillant A., Wotton M. J., Haresign T., Ferragamo M. & Moss C. F. (1995). Composition of biosonar images for target recognition by echolocating bats. In: *Neural Networks*, 8 (7/8), pp. 1239-1261.

Simmons, J. A., Freedman E. G., Stevenson S. B., Chen L. & Wohlgenant T. J. (1989). Clutter interference and integration time of echoes in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. In: *Journal of Acoustical Society of America.*, 86, pp. 1318-1332.

Simmons, L. A., Kick, S. A., Lawrence, B. D., Hales, C., Bard, C., & Eseedit, B. (1983). Acuity of horizontal angle discrimination by the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. In: *J. Comp. Physiol.*, 153, pp. 321-330.

Simmons, J.A., Moffat, A.J.M. & Masters, W.M., (1992). Sonar gain control and echo detection thresholds in the echolocating bat, *Eptesicus fuscus*. In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 91, pp. 1150-1163.

Steiner, W.W., (1981). Species-specific differences in pure tone whistle vocalizations of five western North Atlantic dolphin species. In: *Behav. Eco. Sociobiol.*, 0, pp. 241-246.

Starck, D., & Schneider, R. (1960). Respirations organe. In: *Primatologia III/2*. Ed. by H. Hofer, A. H. Schultz, & D. Starck (Karger, Basel).

Szymansky, M.D., Bain, D.E. & Henry, K.R. (1995). Auditory evoked potentials of a killer whale (*Orcinus orca*). In: *Sensory systems of the Aquatic Mammals*. Ed. by Kastelein, R.A., Thomas, J.A. & Natchigall, P.E.. Woerden, The Netherlands: DeSpil, pp. 1-10.

Szymansky, M.D., Supin, D., Ya, A., Bain, D.E. & Henry, K.R. (1998). Killer whale (*Orcinus orca*) auditory evoked potential to rhythmic clicks. In: *Marine Mammals Science*, 14, pp. 676-691.

Suga, N. (1984). Neural mechanism of complex-sound processing for echolocation. In: *Trends Neurosci.*, 7, pp. 20-27.

Suga, N. (1988). Parallel-hierarchical processing of biosonar information in the mustached bat. In: *Animal sonar: Processes and performance*. Ed. by Natchigall, P.E. & Moore, P.W.B., New York Plenum, pp. 149-159.

Suga, N. (1994). Multiform theory for cortical processing of auditory information: implications of single-unit and lesion data for future research. In: *Journal of Comparative Physiology*, pp. 135-144.

Suga, N. & Jen, P. H. S. (1975). Peripheral control of acoustic signals in the auditory system of echolocating bats. In: *Journal of Experimental Biology*, 62, pp. 277-311.

Suga, N., O'Neill, W.E. & Manabe, T. (1978). Cortical neurons sensitive to combination of information-bearing elements of biosonar signals in the mustached bat. In: *Science*, 200, pp. 778-781.

Suga, N., Niwa H, Taniguchi I. (1983a). Representation of biosonar information in the auditory cortex of the mustached bat, with emphasis on representation of target velocity information. In: *Advances in vertebrate neuroethology*. ed. by Ewert J.P., Capranica R.R., Ingle D.J., New York: Plenum, pp. 829-867.

Suga, N, O'Neill WE, Kujirai K, Manabe T (1983b) Specialization of "combination-sensitive" neurons for processing of complex biosonar signals in auditory cortex of the mustached bat. In: *J. Neurophysiol*, 49, pp. 1573-1626.

Suga, N. (1988). Auditory neuroethology and speech processing: Complex-sound processing by combination-sensitive neurons. In: *Auditory Function: Neurobiological diseases of Hearing*. Ed. by Edelman, G. M., Gall, W. E. & Cowan, W. M., New York Wiley, pp. 679-720.

Supin, A.Y., Mukhametov, L.M., Ladygina, T.F., Popov, V.V., Mass, A.M. & Poliatkova, E.C. (1978). Electrophysiological Study of the Dolphin Brain. Moscow: Nauka. (In Russian).

Supin, A.Y. & Popov, V.V. (1990). Frequency selectivity of the auditory system of the bottlenosed dolphin *Tursiops truncatus*. In: *Sensory abilities of cetaceans: Laboratory and field evidence*. Ed. by Thomas J.A. & Kastelein, R.A., Plenum Press, New York, pp. 385-393.

Suthers, R. A. (1988). The production of echolocation signals by bats and birds. In: *Animal Sonar: Processes and Performance*. Edited by Nachtigall, P. E. & Moore, P. W. B., Plenum, New York, pp. 23-45.

Suthers, R. A., & Fattu, J. M. (1973). Mechanisms of sound production in echolocating bats. In: *Am. Zool.*, 13, pp. 1215-1226.

Thomas, J.A., J.L. Pawloski & W.W.L. Au. 1990b. Masked hearing abilities in a false killer whale (*Pseudorca crassidens*). In: *Sensory abilities of cetaceans: Laboratory and field evidence*. Ed. by J.A. Thomas & Kastelein, R.A., Plenum Press, New York, pp. 395-404.

Thomas, J.A., N. Chun & W. Au. 1988. Underwater audiogram of a false killer whale (*Pseudorca crassidens*). In: *J. Acoust. Soc. Am.*, 84, pp. 936-940.

Tougaard, J. (1999). Biosonar as an adaptation to underwater life. In: *Secondary adaptation to life in Water*. Ed. by Ella Hoch & Annemarie K. Brantsen, pp. 67.

Xie, D.H., Henson, M.M., Bishop, A.L. & Henson, O.W., Jr. (1993). Efferent terminals in the cochlea of the mustached bat: Quantitative data. In: *Hearing and Research*, 66, pp. 81-90.

Varnasi, U & Malin, D.C. (1971). Unique lipids of the porpoise (*Tursiops truncatus*): differences in a triacylglycerols and wax esters of acoustic (mandibular canal and melon) and bubbler tissues. In: *Biochem. Biophys. Acta*, 231, pp. 425-418.

Vater M. & Kossel M. (2004). The ears of Whales and Bats. In: *Echolocation in Bats and Dolphin*. Ed. by Thomas, J. A., Moss, C. F. & Vater M., The University of Chicago Press, Chicago. Cap 12, pp. 89-99.

Verboon W.C. & Kastelein R. (2004). Structure of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*). Acoustic Signal with High Repetition Rates. In: *Echolocation in Bats and Dolphin*. Ed. by Thomas, J. A., Moss, C. F. & Vater M. The University of Chicago Press, Chicago. Cap 6, pp. 40-43.

von Békésy, G. (1960). Experiments in hearing. Ed. by Wever, E.G. (trans.). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, N.Y.

- Wartzock, D. & Ketten, D. (1999). Marine mammals sensory system. In: *Biology of marine mammals*. Ed. by Reynolds, J. E. & Rommel, S.A., Washington, D.C., Smithsonian Press, pp. 117-176.
- Watkins, W. A., & Wartzok, D. (1985). Sensory biophysics of marine mammals. In: *Marine Mammal Science*, 1, pp. 219-260.
- Wenstrup J.J. & Winer J.A. (1987) Projections to the medial geniculate body from physiologically defined frequency representations of the mustached bat's inferior colliculus. In: *Sot. Neurosci Abstr*, pp. 13-324.
- West, C.D. (1986). Cochlear length, spiral turns and hearing, 12th International Congress on Acoustics 1, B-1.
- Wever, E. G., McCormick, J. G., Palin, J., & Ridgway, S. H. (1972). Cochlear structure in the dolphin, *Tursiops truncatus*. *Proceeding of the National Academy of Science, USA*, 69, pp. 657-661.
- Wever, E. G., McCormick, J. G., Palin, J., & Ridgway, S. H. (1971a). Cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: The basilar membrane. *Proceeding of the National Academy of Science, USA*, 68 (11), pp. 2708-2711.
- Wever, E. G., McCormick, J. G., Palin, J., & Ridgway, S. H. (1971b). Cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: Hair cells and ganglion cells. *Proceeding of the National Academy of Science, USA*, 68 (12), pp. 2908-2912.
- Wotton J. M., Haresign T. & Simmons J.A. (1995). Spatially dependent acoustic cues generated by the external ear of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. In: *Acoust. Soc. Am.*, 98 (3), pp. 1423-1445.
- Woods, D.L., Ridgway, S., Carder D.A., & Bulloch, T.H. (1986). Middle-and long-latency auditory event-related potential in dolphin. In: *Dolphin Cognition and Behaviour: a Comparative approach*. Ed. By Schusterman, R., Thomas, J. & Wood, F., Hillsdale, NJ: Lawrence Earlbaum Associates, pp. 61-77.
- Zhou X. & Jen P. H. S. (2002). The effect of sound duration on rate amplitude functions of inferior collicular neurons in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. In: *Hearing and Research*, 166, pp. 124-135.