UPPSALA
UNIVERSITET

Ekolokaliseringens komplexa värld -

uppbyggnad och funktion hos de vattenlevande däggdjuren delfinerna *(Delphinidae)*

Alexandra Johansson

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2017
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Ekolokaliseringens komplexa värld – uppbyggnad och funktion hos de vattenlevande däggdjuren delfinerna (*Delphinidae*)

Alexandra Johansson

Självständigt arbete i biologi 2017

Sammandrag

Ekolokalisering är en akustisk navigeringsmetod som endast ett fåtal djurgrupper har lärt sig behärska; tandvalar, fladdermöss och vissa fågelarter. De första studierna med koppling till ekolokalisering inträffade redan på 1770-talet där Lazzaro Spallanzani observerade att fladdermössens hörselförmåga verkade spela en betydande roll för deras navigeringskapacitet i mörker. Den här upptäckten banade väg för vidare forskning inom området. Det var inte förrän på 1950-talet som ekolokaliseringen upptäcktes hos delfinerna och idag är det via forskningen känt att samtliga arter inom ordningen tandvalar (*Odontocetes*) har ekolokaliseringsförmåga. Den här artikeln syftar till att undersöka vilka mekanismer som ligger bakom bildandet av ljudsignalerna, systemets användningsområden och slutligen vad ekolokalisering har för betydelse för delfinernas levnadssätt.

Ekolokaliseringssignaler produceras i delfinernas näskomplex som innefattar ett flertal anatomiskt specialiserade strukturer som tillsammans verkar för att bilda signalerna. Ljuden emitteras ut i omgivningen i form av ultrasoniska ljudvågor och transporteras i vattenmediet tills den möter ett föremål som reflekterar signalen tillbaka till delfinen. Informationen delfinerna erhåller från signalerna kan tillämpas under flera situationer där navigering och födosökande är de huvudsakliga tillämpningsområdena, men det har även visat sig användbart under vissa sociala situationer. Ekolokalisering verkar onekligen vara en viktig komponent i delfinernas levnadssätt med avseende på systemets komplexa uppbyggnad och dess flertal användningsområden. Dock kanske det inte alltid används i den utsträckning som man kan förväntar sig och det finns sannolikt både ekonomiska och ekologiska kostnader associerat med systemet som begränsar användningen.

Inledning

Vad är ekolokalisering?

Ekolokalisering är en fysiologisk process som ett fåtal djurgrupper använder för olika ändamål, främst vid navigering men även för att bedöma avstånd och storlek på objekt i omgivningen. Ett annat begrepp för ekolokalisering är biosonar. Ekolokaliseringssignaler bildas i from av ljudvågor som transporteras genom omgivningsmediet tills den påträffar ett föremål. Ljudsignalen studsar på föremålet och reflekterar signalen tillbaka till ljudkällan där den tas emot och analyseras. Ekolokaliseringssystemet kan användas för flera ändamål beroende på situation och på djurtaxa/art. Generellt sett används det för navigering i miljön, undvika hinder samt lokalisera och identifiera föremål, exempelvis bytesdjur, i sin närvaro (Jones 2005).

Det finns endast ett fåtal djurgrupper som har utvecklat denna form av avancerade navigeringssystem och dessa är fladdermöss (*Chiroptera*) och tandvalar (*Odontocetes*). Men det förekommer även hos vissa fågelarter där den sydamerikanska oljefågeln (*Steatornis caripensis*) och några arter inom genus Salaganerna (Collocalia) från Sydostasien, använder sig av ekolokalisering för att navigera i mörker. Alla dessa djurgrupper har under evolutionens gång utvecklat en form av ekolokaliseringssystem oberoende av varandra som är unikt för just den djurgruppens behov och levnadssätt (Suga 2009). Grundkonceptet med ekolokalisering är densamma för samtliga; ljudsignaler emitteras ut i omgivningen, studsar på ett föremål och återvänder tillbaka till djuret som använder informationen i olika syften. Dock finns det stora skillnader både mellan och inom djurgrupperna i ekolokaliseringssystemets utformning och tillämpning (Jones 2005).

Ekolokaliseringens forskningshistoria

De första studierna på ekolokalisering utfördes redan på 1770-talet där forskaren Lazzaro Spallanzani fann intresse av fladdermöss kapacitet att navigera sig i mörker (Au 1993). Ett flertal experiment utfördes för att undersöka hur fladdermössens navigeringskapacitet i mörker förändrades när synen och hörselsinnet blockerades. Fladdermöss som fick sitt synsinne blockerat kunde navigera lika väl som övriga individer som hade alla sina sinnen tillgängliga. Efter denna upptäckt undersöktes fladdermössens navigeringsförmåga när hörselsinnet blockerades. Här fann man att de fick svårigheter att navigera i omgivningen och började krocka med föremål. Grundat på denna observation kunde Spallanzani dra slutsatsen att hörselsinnet har en avgörande betydelse för fladdermössens navigeringsförmåga i mörker, men det var fortfarande okänt hur det fungerar (Au 1993).

Efter Spallanzanis upptäckt dröjde det innan forskningsområdet återupptogs igen (Au 1993). Det var inte förrän på 1900-talet som forskarna Pierce och Griffin (1938) upptäckte att fladdermöss emitterade högfrekventa ultraljud som är ohörbart för det mänskliga örat. Efter vidare forskning inom området kunde Griffin tillsammans med Galambos påvisa att fladdermössen har kapacitet att höra de högfrekventa ljuden och att de använder sig av dessa ljudvågor för att navigera i mörker (Galambos 1941, Galambos 1942, Griffin 1958). I och med det kunde hypotesen om fladdermössens användning av ekolokalisering bekräftas.

Upptäckten av delfiners ekolokalisering kom några år senare, där Arthur McBride år 1947 observerade indikationer på att delfiner också använder sig av systemet (McBride 1956), men det var ingenting som blev bekräftat vid den tidpunkten (Au 1993). Några år senare, under 1950-talet, kom i huvudsak två forskningsteam, Schevill & Lawrence (1956) samt Kellogg (1958), fram till övertygande stöd för hypotesen att delfiner hade ekolokaliseringssystem. Det var inte förrän på 1960-talet som man faktiskt kunde bevisa att ekolokalisering förekommer hos delfiner grundat på experiment av Kenneth Norris med forskningsteam (Norris *et al.* 1961). Experimenten utfördes på Flasknosdelfiner (*Tursiops truncatus*) och gick ut på att de

skulle navigera i en miljö formad som en labyrint och försöka lokalisera fiskbyten som släpptes i vattnet med synsinnet tillfälligt blockerat under experimentet. Baserat på dessa undersökningar kunde Norris med sitt forskarteam påvisa att delfinerna kunde navigera i miljön och undvika hinder utan att använda sig av synen vilket gav klara indikationer på att delfinerna använder ekolokalisering (Norris *et al.* 1961). Med detta experiment som grund har man sedan undersökt ekolokaliseringsförmågan hos flera arter inom ordningen tandvalar (Odontocetes) och det finns idag stor kunskap om tandvalarnas ekolokalisering (Au 1993).

Ekolokaliserande tandvalar och familjen Delphinidae
Tandvalarna (Odontoceti) är en underordning inom de marina däggdjuren valarna (Cetacea) som är, till skillnad mot den andra underordningen bardvalar (Mysticeti), utrustade med tänder i varierande antal och storlekar. Dessa tandförsedda valar är en variabel grupp som innefattar ungefär 72 arter med en bred fördelning över världens alla hav (Macdonald 2006). Inom tandvalarna finns flera familjer, där delfinfamiljen (*Delphinidae*) som innefattar pilotvalar, späckhuggare och delfiner, är en av dem (Allaby 2014). Delphinidae består av 38 stycken arter (Britannica Academic 2017) som är förhållandevis små i storleken med en längdvariation mellan ungefär 1,5–9,4 meter (Allaby 2014). Idag vet vi att alla arter inom ordningen tandvalar är utrustade med ett ekolokaliseringssystem och använder det för navigering i sin omgivning och lokalisering av bytesdjur (Cranford *et al.* 1996).

Den här artikeln syftar till att undersöka vilka mekanismer som ligger bakom producerandet av ekolokaliseringssignaler hos delfiner, vid vilka situationer det är tillämpbart och vilken betydelse ekolokaliseringssystemet har för deras levnadssätt. Artikeln inriktar sig specifikt på delfinfamiljens (*Delphinidae*) ekolokaliseringssystem och utesluter därav studier från andra arter/familjer inom tandvalsordningen (*Odontoceti*).

Ekolokaliseringens ursprung

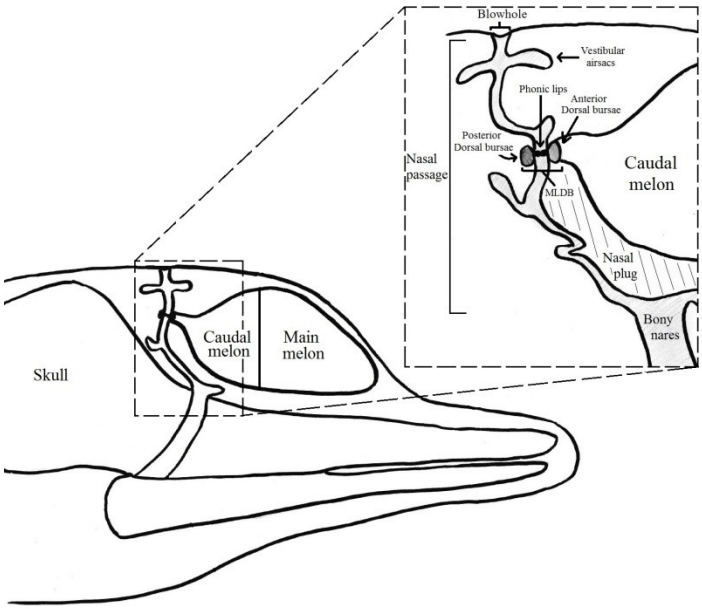
Alla nulevande arter inom ordningen tandvalar har ett ekolokaliseringssystem, dock ser inte alla system likadana ut utan det finns vissa artspecifika skillnader i utformning och tillämpning (Cranford *et al.* 1996). Vad som triggade evolutionen av detta akustiska navigeringssystem och när det inträffade historiemässigt är ännu inte helt fastställt. Man tror det kan ha inträffat någon gång för ungefär 30–34 miljoner år sedan, en tidsperiod där underordningarna Odontoceti och Mysticeti började utvecklas separat från varandra. Geisler *et al.* (2014) fann i ett fossil av en utdöd odontoceti-art (*Cotylocara macei*), som troligtvis levde för ungefär 28 miljoner år sedan, anatomiska strukturer som tros ha varit en primitiv form av ekolokaliseringssystem. En del av dessa anatomiska fynd kan liknas med de strukturer som idag är viktiga komponenter för de moderna tandvalarnas ekolokaliseringssystem. Baserat på resultatet drog de slutsatserna att denna utdöda art troligtvis kunde använda sig av ekolokalisering och att förmågan sannolikt utvecklades hos tandvalarna strax efter den evolutionära separationen mellan underordningarna Odontoceti och Mysticeti (Geisler *et al.* 2014). Idag vet man att alla nulevande arter inom ordningen tandvalar har ekolokaliseringsförmåga (Cranford *et al.* 1996) och det finns ett ganska brett kunskapsspektrum om uppbyggnaden av de anatomiska strukturer som utgör ekolokaliseringssystemet.

Mekanismerna bakom ekolokaliseringssystemet

Ljudsignaler produceras i delfinernas näskomplex som innefattar anatomiskt viktiga strukturer som alstrar ekolokaliseringspulserna (Cranford et al. 2011). Näskomplexet fungerar inte bara som luftväg för andning utan har också visat sig ha en ljudproducerande funktion. Mekanismerna bakom producering av ljudsignaler hos delfiner har länge varit ett omdiskuterat ämne (Au 1993). Vissa forskargrupper hypotiserade att ljudsignaler bildades i delfinernas struphuvud (larynx) (Purves 1967, Schenkkan 1973, Purves & Pilleri 1983), en anatomisk struktur som har en ljudproducerande funktion hos de landlevande däggdjuren (Au 1993). Idag vet man säkert att det är näskomplexet med associerande strukturer som står för den ljudproducerande funktionen hos delfinerna (Cranford *et al.* 1996). Det här avsnittet avser att beskriva uppbyggnaden av tandvalarnas näskomplex med specifik inriktning på familjen delfiner (*Delphinidae*).

Näskomplexet

Näskomplexet återfinns på toppen av delfinernas hjässa och innefattar strukturer såsom blåshålet (blowhole), näspassagen (nasal passage), MLDB-komplexet, näspluggen (nasal plug), vestibulära luftsäckar (vestibular airsacs), bony nares och melon, se Figur 1. Dessa strukturer arbetar tillsammans för att skapa ekolokaliseringssignalerna men även andra ljudsignaler såsom visslingar som används i kommunikationssyfte (Cranford *et al.* 1996).



Figur 1. Tvärsnitt genom flasknosdelfinens (*Tursiops truncatus*) huvud med näskomplexets komponenter utmärkta. Observera att bilden endast visar den högra näskanalen med associerat MLDB-komplex. Figuren är omritad från Cranford *et al.* 1996 (Figur 1b & 9) och Harper *et al.* 2008 (Figur 1a).

Näspassagen är en rörformad kanal som sträcker sig från blåshålet ända ner till bony nares och innefattar de strukturer som är delaktiga i ljudproduceringsprocessen. Denna rörformade kanal är inledningsvis från blåshålet ett sammanhängande rör som tudelas strax ovanför bony nares av en nässkiljevägg till två separata kanaler (höger och vänster). I respektive kanal finns ett varsitt MLDB-komplex som är den så kallade ljudgeneratorn i näskomplexet (Cranford *et al.* 1996). Den tudelade näspassagen övergår sedan till bony nares med associerade strukturer.

I den översta delen av bony nares finns en näsplugg som tillsammans med bony nares har en luftreglerande funktion i ljudbildningen. Näspluggarna består av muskelfibrer som man tror har som funktion att reglera luftens transport mellan näspassagen och bony nares (Cranford *et al.* 1996). Tidigare ansågs det att näspluggarna fungerade som ljudgeneratorer, men efter flera

studier har man kommit fram till att detta var felaktigt och att det är MLDB-komplexet som står bakom ljudproduktionen hos tandvalarna (Cranford *et al.* 2011).

En ljudsignal bildas när luftpulser, som passerat bony nares och näspluggarna, når MLDB-komplexet som överför signalen vidare till melon. Luften som passerat förbi komplexet ansamlas därefter i de så kallade vestibulära luftsäckarna. Dessa luftsäckar är U-formade håligheter som förekommer strax under blåshålet i näspassagen. Luften som samlas där har sedan möjlighet att återanvändas (Cranford *et al.* 1996).

MLDB-komplexet
MLDB-komplexet är den ljudproducerande delen (ljudgeneratorn) i näspassagen och består av två sammankopplade komponenter, Monkey Lips (ett annat namn för phonic lips eller ljudläppar) och Dorsal Bursae, därav namnet MLDB. Dessa två komponenter samverkar för att bilda de klickande ljudsignalerna som tandvalarna emitterar ut i omgivningen vid ekolokalisering. Inom ordningen Odontocetes har de flesta arter två uppsättningar av MLDB-komplex, höger och vänster, som ligger i respektive näspassage avskilda från varandra med en nässkiljevägg. Det finns dock undantag där kaskelotvalarna (Physeteridae och Kogiidae) endast har en uppsättning MLDB-komplex på den högra sidan av nässkiljeväggen (Cranford *et al.* 1996).

Ljudläpps-komplexet
Ljudläpps-komplexet är uppbyggt av två stycken labium, en bakre- (posterior labium) och en främre del (anterior labium), som ligger motsatt varandra i luftkanalen av näspassagen (Cranford *et al.* 2011). Det inledande steget i ljudalstringen är att en luftpuls trycker sig igenom läpparna som skapar vibrationer i strukturen som därefter överförs till dorsal bursae. Lufttrycket tvingar labium-delarna att öppnas och stängas vilket får de båda komponenterna att slå ihop med varandra och på så vis bilda vibrationer (Cranford *et al.* 1996). Händelseförloppet när en ljudsignal bildas beskrivs ofta i termer av cykler; ett cykelförlopp inträffar när lufttrycket tvingar labium att öppnas och avslutas när den stänger sig igen. En av dessa cykler motsvarar en ljudimpuls (klickning) (Cranford *et al.* 2011).

I stort sett alla tandvalsarter, bortsett kaskelotvalarna, har ett höger och vänster ljudläpps-komplex med funktion att generera akustiska signaler. Vid undersökningar gjorda på arter inom delfinfamiljen, bland annat Flasknosdelfinen (*Tursiops truncatus*), har man funnit indikationer på att dessa två komplex kan producera ljud både individuellt eller samtidigt (Cranford *et al.* 2011). En fråga som fortfarande kvarstår är om ekolokaliseringssignaler produceras av båda ljudgeneratorerna samtidigt eller endast en av dem.

I en studie av Cranford *et al.* 2011 hänvisades det till att båda ljudgeneratorerna krävs för producering av ekolokaliseringssignaler, en hypotes som kallas ”dual actuation hypothesis”. När hypotesen två år senare testades av Madsen *et al.* (2013) fann man inga indikationer på att de båda ljudkällorna krävs för att bilda ljudsignalerna och föreslog istället en alternativ hypotes att signalerna bildas från endast en ljudgenerator. I studien, gjorda på fem ekolokaliserande delfiner inom familjen Delphinidae, uppvisade de båda ljudläpps-komplexen ha något skilda funktioner där den högra delen producerade framförallt de klickande signaler som används för ekolokalisering och den vänstra producerade visslande ljud (Madsen *et al.* 2013). Detta utesluter dock inte möjligheten att de vänstra ljudläpparna också kan användas i ekolokaliseringssyfte. Studien påvisar dock att det framförallt är den högra uppsättningen som aktiveras vid produceringen av ekolokaliseringssignaler (Madsen *et al.* 2013).

Dorsal bursae
Varje enskild komponent, den främre och bakre delen, av ljudläpps-komplexen är sammankopplade till en dorsal bursae som mottager signalen av ljudläpparna och överför den till nästa komponent i ljudtransmissionsledet; melon. Dorsal bursae är ovalformade strukturer uppbyggda av en tunn bindvävsskiva innehållande en fettbaserad vätska, även kallat akustiskt fett. Vätskan består av specialiserade lipider som underlättar överförandet av vibrationssignalerna till melon. Dorsal bursae förekommer parvis, likt ljudläpparna, på både höger och vänster sida av nässkiljeväggen. Varje par består av en främre (anterior) och bakre (posterior) dorsal bursae; den främre är sammankopplad till den främre ljudläppen och den bakre till den bakre ljudläppen i respektive MLDB-komplex, se Figur 1. Av dessa två strukturer är det den främre bursae som ligger närmast associerad med melon och överför ljudsignalerna vidare till den strukturen (Cranford *et al.* 1996).

Melon
Den sista anatomiska strukturen i ljudtransmissionsledet är melon vars funktion är att emittera ekolokaliseringssignalerna ut till omgivningen. Melon är en ovalformad fettbaserad struktur omgiven av bindväv som ligger innanför tandvalarnas panna. Strukturen vilar på en vävnadsdyna placerad ovanför det näbbformade skallbenet (rostrum). Melon är en unik struktur för ordningen tandvalar som alla arter inom ordningen har. Det finns dock en bred variation mellan arterna i både utformning och storlek inom ordningen tandvalarna (Cranford *et al.* 1996).

Melon innehåller fettlipider, så kallat akustiskt fett, av olika slag som förutsätter transmissionen av ljudsignaler från MLDB-komplexet ut till omgivningen (Cranford *et al.* 1996). Fettet består av flera lipidtyper där kompositionen skiljer sig i avseende på art och familj inom tandvalarna. Delfinfamiljens melon innehåller bland annat triglycerider, vaxestrar och lipider i varierande kvantiteter. Melonens lipidinnehåll tros spela en avgörande roll i ljudtransmissionsledet. En melonkropp bestående av exempelvis långa, relativt oförgrenade och omättade lipider verkar överföra ljudsignaler snabbare än en kropp bestående av motsatta lipidattribut (Litchfield & Greenberg 1974).

Melon är uppbyggd av flera strukturellt viktiga komponenter som verkar för att vidarebefordra signalerna från MLDB-komplexet ut till omgivningen, där bland annat caudal melon och main melon utgör två huvudsakliga delar av melonstrukturen (Harper *et al.* 2008). Caudal melon är den bakre delen av melon och är uppbyggd av två stycken fettbaserade armar som ligger i direkt anslutning till höger respektive vänster MLDB-komplex i näspassagen. Kopplingen mellan MLDB-komplexet och causal melon har visat sig skilja sig åt mellan den högra och vänstra delen av näskomplexet. Den högra melonarmen ligger i direkt anslutning till den främre dorsal bursae medan den vänstra armen ligger något separerad från den vänstra dorsal bursae (Harper *et al.* 2008). Orsaken till detta är ännu inte fastställt men kan ha en koppling till hypotesen att ekolokaliseringssignaler produceras i höger MLDB-komplex och att den delen möjligtvis behöver vara närmare associerad med den högra melonarmen för att på ett effektivare sätt kunna överföra signalerna (Madsen *et al.* 2013). En ljudsignal som bildas i MLDB-komplexet överförs till caudal melon som i sin tur skickar signalen vidare till den främre melondelen; main melon, som slutligen emitterar signalen ut till omgivningen (Harper *et al.* 2008).

Ekolokaliserings mottagningssystem

En ekolokaliseringssignal som har skickats ut i omgivningen studsar på ett objekt och återvänder tillbaka där signalen mottages av delfinen. I de landlevande däggdjuren tas ljudsignalerna emot av ytterörat som sedan överförs till mellan- och innerörat, liknande system kan förväntas förekomma hos de vattenlevande däggdjuren. Studier har dock påvisat det motsatta; ytterörat är ett litet dolt hål som saknar öronmussla (pinnea) och det finns få indikationer som tyder på att detta modifierade ytteröra har en ljudmottagande funktion hos delfinerna (McCormick *et al.* 1970). En alternativ hypotes har framtagits som säger att ljud istället tas emot av delfinernas underkäke som därefter vidarebefordrar signalerna vidare till mellan- och innerörat via en fettfylld kroppskanal (Norris 1968a). Ett flertal studier har gjorts som instämmer med Norris (1968a) så kallade mandibular-hypotesen (McCormick *et al.*1970, Brill *et al.*1988) men det kvarstår fortfarande en del obesvarade frågor hur signalerna tas emot av underkäken och vidare överför dem till hörapparaten (Koopman *et al.* 2006).

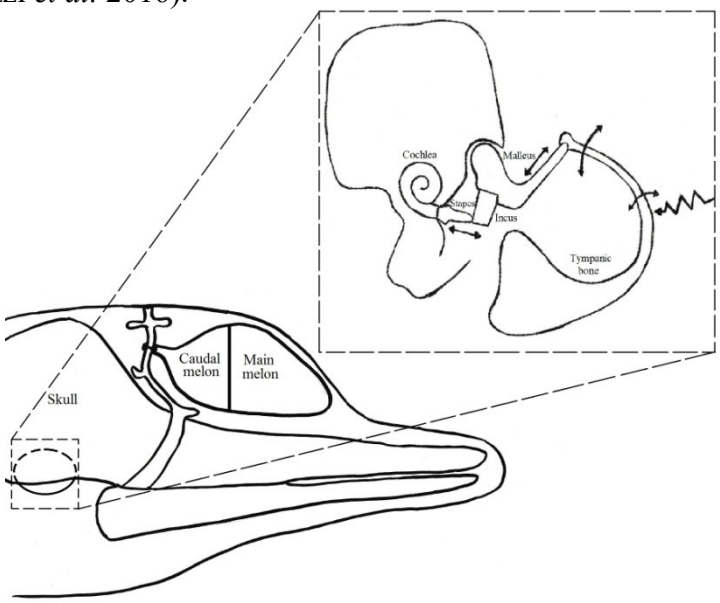
Mandibular-hypotesen: underkäken och MFB-komplexet

Underkäken är uppbyggd av en yttre benstruktur (skelett) som omsluter en fettkropp (mandibular fat body, MFB) som tros ha en ljudöverförande förmåga hos delfinerna. Ljudsignalerna mottages av det akustiska fönstret och överförs vidare till MFB som signalen transporteras igenom innan den slutligen anländer till hörapparaten (tympanoperiotic komplex, TPC), en struktur som innefattar mellan- och innerörat. Det akustiska fönstret är en fettdyna som är lokaliserad mellan delfinernas käkben och huden. En ljudsignal transporteras genom det akustiska fönstret och sedan vidare över käkbenet till MFB. Käkbenet är ett väldigt tunt med en tjockleksvariation på 0,5-3 millimeter, vilket är en grundförutsättning för att ljud ska kunna transporteras över benet (Norris 1968a, Norris 1698b). Man är dock ännu inte helt säker på hur ljudet passerar käkbenet men det verkar krävas speciella mekanismer för att det ska kunna inträffa (Cranford *et al.* 2008). Det har också kommit en studie på senare tid som föreslår en alternativ ljudmottagningsmekanism; att ljudet också kan mottas oralt och via halspartiet (gular region) genom en så kallad gular pathway (Cranford *et al.* 2008). Ljudsignalerna transportas då från omgivningen in till MFB via de mjuka vävnaderna i hals- och munpartiet på liknande sätt som via underkäken. Detta utesluter dock inte mandibular-hypotesens trovärdighet eftersom båda hypoteserna kan fungera i samspel med varandra (Cranford *et al.* 2008). Mekanismerna för gular pathway hypotesen kommer dock inte beskrivas vidare i den här artikeln.

MFB (mandibular fat body) befinner sig innanför det undre käkbenet hos delfinerna där den ligger sammankopplad med TPC. Ljudsignalen som mottagits av akustiska fönstret når därefter fettkroppen som transporterar signalen vidare till TPC, bestående av mellan- och innerörat (Cranford *et al.* 2010). MFB innehåller, likt melon, akustiskt fett bestående av bland annat vaxestrar och glyceroler som är viktiga vid överföring av ljudsignalerna. Det akustiska fettet har visat sig enbart förekomma inom melon och underkäkens fettkropp som båda har ljudrelaterande betydelser och finns alltså inte någon annanstans i tandvalarnas kropp (Varanasi & Malins 1971).

Mellan- och innerörat

Tympanoperiotic komplexet (TPC) är en benstruktur som innefattar delfinernas mellan- och inneröra som ligger isolerat från den övriga skallstrukturen. Uppbyggnaden och mekanismerna för ljudtransmissionen i mellan- och innerörat hos delfiner är väldigt likt det system som återfinns hos de landlevande däggdjuren. Men det finns vissa strukturella skillnader mellan systemen som exempelvis storleken på hörselsnäckan. Skillnaderna kan vara ett resultat av de morfologiska anpassningarna delfinerna behövde genomgå för att klara ett liv i vatten (Cozzi *et al.* 2016).



Figur 2. Sammanfattande bild över Tympanoperiotic komplexets (TPC) komponenter; Tympanic bone, mellanörat (Malleus, Incus och Stapes) samt innerörat (Cochlea). Pilarna redovisar vad som händer när en ljudsignal anländer och hur de olika delarna sätts i rörelse. Bilden är omritad från Cranford *et al.* 1996 (Figur 9), Harper *et al.* 2008 (Figur 1a) samt Cozzi *et al.* 2016 (Figur 5.38).

Ljudsignalen som transporteras via MFB tas emot av den så kallade tympanic benet (tympanic bone), vilket är den första strukturen i TPC. Ljudsignalen gör att benet sätts i vibration som vidare överförs till nästa struktur i kedjan; hörselbenen (ossicles) (Cozzi *et al.* 2016). Hörselbenen tillhör mellanörat och innefattar tre stycken sammankopplade benstrukturer vid namn hammare (malleus), städet (incus) och stigbygeln (stapes) vars funktion är att överföra ljudsignalen vidare till innerörat (Cranford *et al.* 2010), se Figur 2. Innerörat är den sista strukturen i ljudtransmissionsledet som består av det ovala fönstret (fenestra vestibuli) och hörselsnäckan (cochlea). Hörselbenen som ligger i anslutning till det ovala fönstret skapar vibrationer i membranet när ljudimpulsen inkommer. Ljudimpulsen leds sedan ut i hörselsnäckan där signalen konverteras till en nervimpuls som kan tolkas av hjärnan (Au & Hastings 2008). På det här viset omvandlas en ljudsignal från omgivningen till nervimpulser som tolkas av delfinens hjärna där informationen kan användas till en rad olika funktioner i delfinernas ekologi (Au 1993).

Ekolokaliseringens tillämpningsområden

Ekolokaliseringssignaler är korta, i genomsnitt 50–150 mikrosekunder, ultrasoniska signaler (Au 1993) med en frekvensvariation mellan ungefär 30 och 130 kHz (Au & Nachtigall 1997). Delfiner har en god hörselförmåga och kan uppfatta ljudfrekvenser under 20 kHz och ända upp till maximalt 280 kHz (Cozzi *et al.* 2016). Tillämpningen av akustiska signaler för navigering och lokalisering av objekt är ett väldigt framgångsrikt utnyttjande av vattnets egenskaper. Ljud har en god spridningsförmåga i vatten och transporteras i mediet i form av akustiska longitudvågor (akustisk energi). Men för att ekolokaliseringssystemet ska fungera effektivt så måste mottagningssystemet bland annat ha möjlighet att uppfatta objekt från både korta och långa distanser, lokalisera var ljudkällan kommer ifrån och urskilja enskilda objekt i en annars händelserik miljö (Au 1993).

Ekosignalernas egenskaper

Delfinerna har kapacitet att med hjälp av ekolokalisering bedöma avstånd till objekt, såsom bytesdjur, genom att beräkna tidsskillnaden från utskickandet av signalen tills dess att det mottas (Finneran 2013). Delfinerna brukar vid dessa tillfällen skicka ut en signal i taget; de låter signalen återvända innan nästa signal produceras (Au & Hastings 2008, Evans & Powell 1967), vilket underlättar avståndsbedömningen (Finneran 2013). I ett flertal studier har man kunnat påvisa att delfiner har kapacitet att upptäcka objekt som befinner sig på en distans över 100 meter (Au & Snyder 1980, Penner 1988, Au 1993). Au och Snyder (1980) fann exempelvis att den atlantiska flasknosdelfinen (*Tursiops truncatus*) kunde detektera en 7,62 cm i diameter stor sfär på 110 meters avstånd (Au & Snyder 1980). Men det finns indikationer på att ekolokaliseringsdistansen kan stäcka sig längre än så. I en studie utförd av Ivanov (2004) på flasknosdelfiner (*Tursiops truncatus ponticus*) visade det sig att delfinerna kunde upptäcka byten med ett avstånd på hela 650 meter. Det är dock viktigt att poängtera att delfinernas förmåga att upptäcka objekt inte enbart beror på distansen utan det finns flera faktorer som spelar in, som exempelvis storlek och form på objektet samt de rådande omgivningsförhållandena (Ivanov 2004).

Delfinerna har utöver distansbedömningen även förmåga att med sina ekosignaler urskilja objekt baserat på storlek och form. Det har utförts ett flertal studier som undersökt delfinernas kapacitet att skilja på objekt i varierande storlekar och former (Au 1993, Evans & Powell 1967, Evans 1973). I en av studierna utförda av Evans och Powell (1967) undersöktes delfinernas kapacitet att särskilja metallplattor av olika tjocklek och metallkomposition med hjälp av ekolokalisering där synen var blockerad och endast ekolokalisering var tillämpbart. Delfinerna presenterades för två stycken plattor, den ena plattan hade delfinen lärt sig känna igen medan den andra plattan skilde sig på något vis från den igenkännbara. Målet i den här studien var att delfinen skulle försöka lokalisera den igenkännbara. Resultatet indikerade att delfinerna kunde skilja plattorna åt med hjälp av ekolokalisering och kunde på vis bedöma materialskillnaderna (Evans & Powell 1967, Au 1993). Man har i huvudsak gjort denna typ av experiment med oorganiska material som delfiner inte normalt kommer i kontakt med i det vilda (Au *et al.* 2009). Men det finns även ett fåtal studier som gjorts under mer ”naturliga” förhållanden. Ett exempel är en studie som gjordes på arterna atlantisk flasknosdelfin (Tursiops truncatus) och vanlig tumlare (Phocoena phocoena) där man fann indikationer på att signalerna kunde användas för att särskilja fyra stycken fiskarter från varandra (Au *et al.* 2009).

Man brukar tala om att delfiner har ett riktningsbegränsat ekolokaliseringssystem där ljudsignaler skickas ut i omgivningen i form av en snäv ljudstråle (Au *et al.* 1986) och med detta bildas en tredimensionell bild av omgivningen eller över enskilda objekt (Au 1993). Den riktningsbegränsade ljudstrålen gör att ljudet bättre kan fokuseras på enstaka objekt och sålla

ut all övrig oviktig information i miljön. Ljudet koncentreras i ljudstrålen vilket medför att signalen får en ökad ljudstyrka som därmed leder till att ekosignalens räckvidd förlängs (Branstetter *et al.* 2012). På så vis kan ljudet koncentreras på enskilda objekt vilket förbättrar bytesidentifieringen (Kloepper *et al.* 2015). Det här är ett utmärkt sätt för delfinen att aktivt fokusera på ett byte eller andra objekt och undvika intryck som saknar betydelse för ekosignalens tillämpning (Branstetter *et al.* 2012). Det verkar även som att delfinerna kan justera ekolokaliseringsstrålens omfång i både vertikalt och horisontellt led vilket blir väldigt tillämpbart under jakt för att fokusera in siktet på enstaka byten (Moore *et al.* 2008).

Navigering och födosöksbeteende

Delfinernas kapacitet att ekolokalisera är ett väldigt användbart verktyg för att lokalisera byten eller predatorer, navigera och undvika att krocka med objekt i omgivningen (Au 1993, Barrett-Lennard et al. 1996, Au & Nachtigall 1997). Användningen av ekolokalisering är speciellt evident vid mörkt och grumligt vatten men tillämpas även vid andra tillfällen (Barrett-Lennard *et al.* 1996). Detta audiotoriska navigeringssystem är med andra ord användbart i flera olika situationer.

I en studie av Barrett-Lennard *et al.* (1996) undersökte man hur ekolokaliseringsaktiviteten varierade mellan två späckhuggarpopulationstyper (*Orcinus orca*) vid olika beteendekategorier: jakt, sociala interaktioner, sovande och resande. Den ena populationstypen (A) är sammanhållna späckhuggargrupper med individantal mellan 5–40 individer som livnär sig i huvudsak på fisk. Den andra populationstypen (B) livnär sig primärt på däggdjur och har en mindre sammanhållen gruppsammansättning mellan ungefär 2–10 individer. Späckhuggargrupper av kategori B rörde sig i större utsträckning i grundare områden medan späckhuggargrupper av kategori A återfanns i mer öppna vattenmassor (Barrett-Lennard *et al.* 1996). Man fann intressanta skillnader mellan beteende, ekolokaliseringstillämpande och resmönster mellan de båda populationstyperna. I alla beteendekategorier använde späckhuggargrupper av kategori A sig av ekolokalisering mer än B grupperna. Det här tror forskarna kan bero på de olika bytesdjurens kapacitet att uppfatta ekolokaliseringsljud. Fiskar, som utgör kategori A:s huvudföda (Barrett-Lennard *et al.* 1996), verkar generellt ha ganska dålig kapacitet att uppfatta ultrasoniska ljudvågor (Marten *et al.* 1988), men det finns dock undantag (Wilson & Dill 2002). Däggdjuren, som är kategori B:s huvudföda, verkar däremot ha något lättare att uppfatta ljuden och har då chans att hinna retirera innan späckhuggarna har chans att anfalla (Barrett-Lennard *et al.* 1996). Vissa av späckhuggarnas byten tillhör tandvalarna och har därmed också ett ekolokaliseringssystem som kan uppfatta ljuden (Barrett-Lennard *et al.* 1996). Späckhuggare inom kategori A kan av denna anledning använda sig av ekolokalisering i större utsträckning i alla beteendekategorier; födosökande, socialt beteende, resande samt inaktivt tillstånd, utan att riskera att bli upptäckta medan späckhuggare i kategori B måste begränsa sig mer i användandet. Ytterligare en faktor som styrker påståendet att späckhuggare av kategori B måste vara mer selektiva i sin användning av ekolokalisering är att de observerades producera flera enstaka och lågintensiva ekosignaler. Denna form av ekolokaliseringssignaler kan vara svårare för bytesdjuren att upptäcka och kan därför vara en anledning till att detta mönster observerades i studien (Barrett-Lennard *et al.* 1996).

Man fann också skillnader i produktionen av ekosignaler hos kategori B (däggdjursätarna) beroende på om de jagade längs kusterna i grundare vatten eller ute på djupare vatten. Vid de tillfällen späckhuggarna jagade vid kusten producerades fler signaler. En förklaring till detta diskuterade forskarna kan vara att signalerna användes för navigering i kustområdena för att de behövde en översiktlig bild över sin omgivning för att undvika att krocka med objekt (Barrett-Lennard *et al.* 1996). Troligtvis använde späckhuggare av kategori B i huvudsak ekolokalisering för navigeringssyfte och mindre under födosöksbeteendet medan

späckhuggargrupper i kategori A i huvudsak troligtvis använder ekolokalisering för att lokalisera byten då de inte har samma problem med att riskera att bli upptäckta. Det här är ett exempel på att ekolokalisering kan tillämpas vid olika beteendesituationer såsom födosökande och navigering (Barrett-Lennard *et al.* 1996).

Ett flertal studier på olika delfinarter har lett fram till förståelsen att delfiner tillämpar ekolokalisering vid olika beteendesituationer (Barrett-Lennard *et al.* 1996, Nowacek 2005, Soldevilla *et al.* 2010) och att det troligtvis har en koppling till dygnsrytmen (Soldevilla *et al.* 2010). I en studie på Rissos delfiner (*Grampus griseus*) i södra Kalifornien fann man ett mönster i användningen av ekolokalisering kopplat till delfinernas dygnsrytm, att ekosignaler skickas ut som mest under natten och som minst under dagtid (Soldevilla *et al.* 2010). Det här tror forskarna har en koppling till deras födosöksbeteende; att de jagar under natten och vilar under dagtid. Man fann också en svängande klickaktivitetsvariation under natt- och dagtid. Det var hög aktivitet under tidig kväll som sedan minskade i mitten av natten och därefter ökade igen när det började närma sig soluppgång. Den här tidsvariationen kan hänvisas bero på Risso delfiners bytesdjursaktivitet (Soldevilla *et al.* 2010). Risso delfiner livnär sig i huvudsak på bläckfiskar där Humboldtbläckfisken (*Dosidicus gigas*) utgör ett viktigt bytesdjur (Orr 1966). Bläckfisken befinner sig på stora djup majoriteten av dygnet men kommer upp mot ytan under nattetid. Någon gång mitt under natten verkar de dock återvända en kort stund till djupt vatten igen för att sedan återgå till grundare vatten senare på dygnet (Gilly *et al.* 2006). Detta indikerar att Risso delfinerna jagar bläckfiskarna under nattetid och använder sig av ekolokalisering för att identifiera bytena. Man fann också en aktivitetsvariation under dagtid; hög aktivitet på morgonen och låg aktivitet på eftermiddagen. Det här resultatet förklaras med att delfinerna troligen socialiserar under morgonen och vilar under eftermiddagen (Soldevilla *et al.* 2010).

Ekolokalisering i sociala situationer

Att delfiner använder ekolokalisering för att navigera sig i sin omgivning och lokalisera föda har under en längre tid varit vetenskapligt accepterat. Men att ekolokalisering används enbart i dessa situationer är troligtvis inte helt sant. Studier har visat på att ekosignaler även används i sociala situationer (Nowacek 2005, Benoit-Bird & Au 2009). Ekolokaliseringens tillämpningsområden begränsar sig inte bara till dessa syften utan det finns flera variabler som påverkar en enskild delfins användning av ekolokaliseringssystemet vilket gör det hela mer komplext (Nowacek 2005).

En enskild delfins användning av ekolokaliseringssignaler under födosökande beror på faktorer såsom tillhörande av en grupp, gruppstorleken, miljön delfinen befinner sig i och bytesdjuren. I en studie av Nowacek (2005) på flasknosdelfiner fann man evidens att varje enskild delfin i grupp avger färre ekolokaliseringssignaler under födosökande än ensamjagande delfiner. Antalet producerande ekosignaler minskade med ökad gruppstorlek. En anledning till detta mönster kan vara att delfinerna använder varandras ekosignaler för att bedöma avstånd till bytet (Nowacek 2005). En icke-ekolokaliserande delfin kan fånga upp signaler som emitterats av en annan individ och på så vis erhålla samma information om bytet. Man kan med andra ord säga att den icke-ekolokaliserande delfinen ”tjuvlyssnar” på den andra individen i gruppen. Att andra delfiner fångar upp information om bytet grundat på en annan delfins ekosignal kan vara en bieffekt, men det kan också ha betydelse vid koordinerat bytesjagande i grupp (Xitco & Roitblat 1996). I en studie på späckhuggare (*Orcinus orca*) fann man också en negativ korrelation mellan mängden utsända ekolokaliseringssignaler och gruppstorleken, större grupper producerade mindre antal signaler, vilket kan bero på samma mekanismer som beskrivs ovan (Barrett-Lennard *et al.* 1996).

Att endast ett fåtal delfiner i gruppen sänder ut ekolokaliseringssignaler vid gruppjagande kan ha flera fördelar (Nowacek 2005). Det finns vissa fiskarter, till exempel Stillahavssillen (*Clupea pallasii*), som har visat sig ha förmåga att upptäcka och reagera i försvarsställning på lågfrekventa ekolokaliseringsljud (Wilson & Dill 2002). Genom att begränsa mängden ekolokaliseringssignaler som sänds ut i omgivningen gynnas hela delfinflocken för att det minskar risken att signalerna upptäcks. Men det kan också ha andra strategiskt viktiga funktioner vid synkroniserat födosök (Nowacek 2005). I en studie på Spinndelfiner (*Stenella longirostris*) fann Benoit-Bird & Au (2009) att ekolokaliseringssignalerna användes aktivt mellan de olika faserna av grupporienterat födosöksbeteende. Ekolokaliseringssignaler verkar enligt denna studie användas för att koordinera rörelserna under de olika attackfaserna vid födosöksbeteende. Med andra ord används inte bara ekosignalerna för att lokalisera byten utan också för att avgöra hur gruppen ändrar sina rörelser i respons till bytesdjuren. Detta är ett exempel på observationer som visar att ekolokalisering kan ha så många fler funktioner än den traditionella förklaringen med födosökande och navigering (Benoit-Bird & Au 2009).

Är ekolokalisering så viktigt som man tidigare förutspått?
De ovannämnda studierna har redovisat ekolokaliseringens betydelse för såväl navigering och födosökande (Barrett-Lennard *et al.* 1996, Soldevilla *et al.* 2010) men också under sociala förhållanden (Nowacek 2005, Benoit-Bird & Au 2009). Trots att forskningen har gjort ganska stora framsteg under de senaste sex decennierna om delfinernas ekolokaliseringssystem så har man fortfarande en ganska begränsad förståelse hur de tillämpar systemet i sin naturliga livsmiljö (Gannon *et al.* 2005, Wahlberg *et al.* 2011). Det finns studier som menar att ekolokalisering kanske inte används i så stor utsträckning under naturliga förhållanden som man tidigare har förutspått (Gannon *et al.* 2005, Nowacek 2005).

Ekolokaliseringens tillämpning för navigering har bland annat ifrågasatts av Nowacek (2005) som i sin studie på flasknosdelfiner fann indikationer att ekosignalerna i huvudsak producerades under födosöksbeteendet och i begränsad utsträckning under transportföreteelser i dagsljus. Detta indikerar att ekolokalisering möjligtvis inte har så stor betydelse för flasknosdelfinernas navigeringskapacitet i miljön och att alternativa metoder möjligtvis är tillämpbara under dessa tillfällen (Nowacek 2005). Utöver detta exempel finns det även andra studier som ifrågasätter i hur stor utsträckning delfinerna faktiskt använder sig av ekolokalisering under födosöksbeteendet (Gannon *et al.* 2005). En alternativ hypotes har föreslagits att delfiner i stor utsträckning använder sig av passiv lyssning för att lokalisera, identifiera och kvantifiera bytesdjur och använder därmed ekolokalisering i en ganska sparsam mån (Gannon *et al.* 2005).

Passiv lyssning- hypotesen innebär att delfinerna använder hörseln för att lokalisera ljud som kan härledas komma från bytesdjur (Barros 1993; Gannon *et al.* 2005). I en studie av Gannon et al. (2005) testades hypotesen om passiv lyssning på vilda flasknosdelfiner (*Tursiops truncatus*) utanför Floridas västkust (Sarasota Bay) där man undersökte hur delfinernas ekolokaliseringsaktivitet och beteende svarade på inspelade fiskljud, då fisk ingår flasknosdelfinernas diet. Resultatet visade att det fanns en signifikant skillnad före och efter fiskljuden spelades upp, både gällande beteende och ekolokaliseringsaktivitet. Delfinerna vände sig i genomsnitt 41 grader mot ljudkällan och ekolokaliseringsaktiviteten ökade i respons till ljudstimulit. Baserat på resultatet drog de slutsatserna att delfinerna passivt lyssnar efter ljudsignaler för att lokalisera bytesdjur och därefter använder ekolokalisering i ett senare skede för att närmare undersöka ljudkällan. Ekolokalisering användes i ganska begränsad mån under födosöksaktiviteten och det kan sannolikt bero på att det tillkommer kostnader för att tillämpa systemet. Delfinerna måste troligtvis under födosöket avväga ekolokaliseringens fördelar och nackdelar (Gannon *et al.* 2005).

De kostnader som diskuteras i artikeln Gannon *et al.* (2005) som tillkommer med ekolokalisering är både energimässiga och ekologiska, vilket troligtvis begränsar hur mycket systemet kan användas. De energimässiga kostnaderna innefattar de metaboliska processerna som krävs för att producera signalerna och med de ekologiska kostnaderna menas att ekosignalerna riskerar att upptäckas av bytesdjur, konkurrenter eller predatorer som kan använda informationen till sin fördel (Gannon *et al.* 2005). Dock har man ännu inte kunnat kvantifiera dessa kostnader (Gannon *et al.* 2005, Berens McCabe *et al.* 2010). Med avseende på de sannolikt tillkommande kostnaderna med ekolokalisering så kan passivt lyssnande vara ett effektivt sätt att jaga byten utan att riskera att bli upptäckt (Gannon *et al.* 2005). Passiv lyssning har också observerats i andra studier (Berens McCabe *et al.* 2010) och är troligtvis också en viktig del i födosöksaktiviteten (Gannon *et al.* 2005). Men det behöver nödvändigtvis inte utesluta ekolokaliseringens betydelse under födosöksaktiviteten, utan processerna kan likaväl arbeta tillsammans eller enskilt för att få en lyckad födosöksframgång (Gannon *et al.* 2005).

Diskussion

Ekolokalisering är ett akustiskt navigeringssystem där ljudsignaler, som bildats genom specialiserade strukturer i näskomplexet, skickas ut i omgivningen för att samla information om den rådande miljön (Cranford *et al.* 1996). Ekolokaliseringssystemet har haft en stor betydelse för delfiners anpassning till vattenmiljön vilket kan reflekteras i deras levnadssätt och beteende. Delfiners utveckling av dagens komplexa form av ekolokaliseringssystem kan härledas tillbaka till åtminstone 28 miljoner år sedan, där man funnit en fossil Odontoceti-art som uppvisar strukturer som kan ha använts för ekolokalisering. Forskare tror att ekolokaliseringsförmågan utvecklades någon gång efter underordningen tandvalar skildes från bardvalarna för 30–34 miljoner år sedan, men när exakt vet man ännu inte säkert. Detta kan ses som ett startskott på evolutionen av det ekolokaliseringssystem som lett fram till de komplexa system vi kan se hos de moderna tandvalarna idag (Geisler *et al.* 2014).

Ekolokaliseringssystemets komplexa utformning och det faktum att signalerna verkar ha många viktiga funktioner i deras levnadssätt tyder på att ekolokalisering har varit en viktig komponent under delfinernas evolution (Cranford *et al.* 1996). Systemet har ett brett spektrum användningsområden där det anses vara särskilt viktigt vid navigering och födosökande (Barrett-Lennard *et al.* 1996, Soldevilla *et al.* 2010) men även vid sociala interaktioner (Nowacek 2005). Trots flera övertygande studier som tyder på att ekolokalisering spelar en viktig roll i delfinernas levnadssätt (Barrett-Lennard *et al.* 1996, Nowacek 2005, Soldevilla *et al.* 2010) så har man fortfarande en ganska begränsad kunskap om hur ekolokalisering tillämpas i det vilda (Gannon *et al.* 2005, Wahlberg *et al.* 2011). Det finns studier som ifrågasätter ekolokaliseringens betydelse för navigering och födosökande och menar att det kanske inte används i så stor utsträckning i det vilda som man tidigare trott (Gannon *et al.* 2005, Nowacek 2005).

Det finns en studie av Nowacek (2005) vars resultat motsäger den allmänna föreställningen att ekolokalisering används för navigering. De kunde inte finna några indikationer som tyder på att ekolokalisering används för det syftet (Nowacek 2005). Dock bör man vara lite försiktig med att dra några slutsatser utifrån det här för snabbt. Att just denna delfingrupp inte använder ekolokalisering för navigeringssyfte utesluter inte möjligheten att andra delfinarter tillämpar systemet för det syftet. Det finns med stor sannolikhet en bred variation i ekolokaliseringens tillämpningsområde både inom och mellan delfinarter som man bör ta hänsyn till innan man drar några slutsatser från resultatet. Det finns andra studier som uppvisar det motsatta, exempelvis Barrett-Lennard et al. (1996) studie på späckhuggare som fann att ekolokalisering användes för både navigering-och födosökssyfte men att användningsområdet varierade med avseende på bytesdjurens förmåga att upptäcka signalerna. De fiskätande späckhuggarna använde ekolokalisering i huvudsak under jaktbeteendet och de däggdjursätande späckhuggarna för att navigera i grunda kustområden, troligtvis för att undvika att krocka med objekt i omgivningen. Det här resultatet hänvisas bero på att däggdjur har större kapacitet att upptäcka signalerna än fiskarna, vilket innebär att de däggdjursätande späckhuggarna behöver vara mer selektiva i sin användning av ekolokalisering för att inte riskera att bli upptäckta (Barrett-Lennard *et al.* 1996). Den här studien är ett bra exempel som illustrerar att ekolokalisering kan användas för flera olika syften och verkar ha en väsentlig betydelse i båda fallen.

Ekolokaliseringssystemet har kapacitet att bedöma avstånd, storlek och form på objekt i sin omgivning (Ivanov 2004, Au *et al.* 2009, Finneran 2013), vilket är fördelaktiga egenskaper som kommer väl tillpass under födosöksbeteendet. Användning av ekolokalisering under jaktsammanhang verkar vara av stor betydelse för födosöksframgången hos vissa delfinarter (Barrett-Lennard *et al.* 1996, Soldevilla *et al.* 2010), speciellt under mörka och grumliga

vattenförhållanden (Barrett-Lennard *et al.* 1996). Ett exempel är Rissos delfin som födosöker under nattimmarna på grund av att deras bytesdjur är aktiva under den tiden på dygnet. Ekolokalisering verkar i det här avseendet vara en grundförutsättning för delfinernas möjlighet att lokalisera och urskilja bytesdjuren i mörker (Soldevilla *et al.* 2010). Med andra ord har alltså ekolokalisering en fundamental betydelse för Risso delfinens levnadssätt och verkar vara en grundförutsättning att delfinerna ska kunna jaga under nattetid. Att jaga i mörker kanske rentav hade varit en omöjlighet om det inte vore för ekolokaliseringssystemet.

Det finns flera fördelar med att använda akustiska signaler för att lokalisera bytesdjur i omgivningen, men det går inte att utesluta chansen att det även kan tillkomma kostnader att tillämpa systemet. Ekolokalisering är troligtvis en energimässigt krävande process som dessutom löper risk att upptäckas av bytesdjur, antagonister eller predatorer (Gannon *et al.* 2005). Av den anledningen kan delfinerna rentav gynnas av att begränsa användandet av ekolokalisering och istället tillämpa alternativa metoder för att upptäcka bytesdjur i närheten (Gannon *et al.* 2005). I en studie på flasknosdelfiner fann man att den huvudsakliga metoden för att lokalisera byten var genom passiv lyssning och att ekolokalisering användes i ett senare skede för att närmare undersöka bytet. De fann att ekolokalisering användes i en ganska begränsad omfattning vilket kan vara ett resultat av de kostnader som tillkommer med ekolokalisering (Gannon *et al.* 2005). Med avseende på denna studie verkar passiv lyssning spela en väsentlig roll i födosöksaktiviteten men det behöver nödvändigtvis inte utesluta ekolokaliseringens betydelse för detta syfte, utan kan snarare ses som en mer ekonomisk lösning till problemet.

Min slutsats baserat på dessa studier är att ekolokalisering troligtvis är en viktig komponent i delfinernas livsföring med avseende på systemets komplexa uppbyggnad och det faktum att det är tillämpbart under flera beteendesituationer. Man kan fråga sig vad syftet med att ha utvecklat ett sådant komplext akustiskt navigeringssystem är om det saknar betydelse för delfinernas levnadssätt. Det kanske däremot inte alltid används i den utsträckning som man kan förvänta sig och det finns flera variabler som avgör om ekolokalisering är tillämpbart i den enskilda situationen. Dessutom bör man inte utesluta möjligheten att det troligtvis också förekommer artspecifika skillnader i tillämpningen av systemet. Det finns idag en ganska begränsad kunskap om ekolokaliseringens tillämpning i det vilda och det är något som behöver undersökas i kommande studier för att få en djupare förståelse om dess betydelse för delfinernas levnadssätt. Hur delfiner hade klarat sig utan detta akustiska navigeringssystem är något man bara kan spekulera i, men jag tror att deras levnadssätt och framförallt födosöks beteende hade sett något annorlunda ut. Visserligen hade delfinerna säkerligen utvecklat alternativa anpassningar som ersätter de roller som ekolokalisering spelar idag. Med avseende på ljudvågors goda transmissionsförmåga i vatten så är det här ett väldigt effektivt navigeringssystem som troligen har haft en stor framgång i delfinernas levnadsförhållanden.

Tack

Jag vill tacka min handledare Monika Schmitz för all hjälp och råd under skrivprocessen och mina kurskamrater Jenny Fernberg, Lilly Blomberg och Oliver Morén James för återkopplingen som har hjälpt mig förbättra artikelns innehåll och utformning.

Referenser

Allaby M. 2014. A Dictionary of Zoology, 4:e uppl. Oxford University Press.

Au WWL. 1993. The sonar of Dolphins. Springer-Verlag, New York.

Au WWL, Snyder KJ. 1980. Long-range target detection in open waters by an echolocating Atlantic Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). The Journal of the Acoustical Society of America **68**: 1077–1084.

Au WWL, Nachtigall PE. 1997. Acoustics of echolocating dolphins and small whales. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology **29**: 127–162.

Au WWL, Hastings MC. 2008. Principles of Marine Bioacoustics. doi 10.1007/978-0-387-78365-9.

Au WWL, Moore PWB, Pawloski D. 1986. Echolocation transmitting beam of the Atlantic bottlenose dolphin. The Journal of the Acoustical Society of America **80**: 688–691.

Au WWL, Branstetter BK, Benoit-Bird KJ, Kastelein RA. 2009. Acoustic basis for fish prey discrimination by echolocating dolphins and porpoises. The Journal of the Acoustical Society of America **126**: 460–467.

Barrett-Lennard LG, Ford JKB, Heise KA. 1996. The mixed blessing of echolocation: differences in sonar use by fish-eating and mammal-eating killer whales. Animal Behaviour **51**: 553–565.

Barros NB. 1993. Feeding ecology and foraging strategies of bottlenose dolphins on the central east coast of Florida. Ph.D. thesis, University of Miami.

Benoit-Bird KJ, Au WWL. 2009. Phonation behavior of cooperatively foraging spinner dolphins. The Journal of the Acoustical Society of America **125**: 539–546.

Berens McCabe EJ, Gannon DP, Barros NB, Wells RS. 2010. Prey selection by resident common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. Marine Biology **157**: 931–942.

Branstetter BK, Moore PW, Finneran JJ, Tormey MN, Aihara H. 2012. Directional properties of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) clicks, burst-pulse, and whistle sounds. The Journal of the Acoustical Society of America **131**: 1613–1621.

Brill RL, Sevenich ML, Sullivan TJ, Sustman JD, Witt RE. 1988. Behavioral Evidence for Hearing Through the Lower Jaw by an Echolocating Dolphin (*Tursiops Truncatus*). Marine Mammal Science **4**: 223–230.

Britannica Academic. 2017. Dolphin. WWW-länk: http://academic.eb.com.ezproxy.its.uu.se/levels/collegiate/article/dolphin/30847. Hämtad 2017-04-18.

Cozzi B, Huggenberger S, Oelschläger HA. 2016. Anatomy of Dolphins: Insights into Body Structure and Function. Academic Press

Cranford TW, Amundin M, Norris KS. 1996. Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation. Journal of Morphology. **228**: 223–285.

Cranford TW, Krysl P, Hildebrand JA. 2008. Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). Bioinspiration & Biomimetics **3**: 016001.

Cranford TW, Krysl P, Amundin M. 2010. A New Acoustic Portal into the Odontocete Ear and Vibrational Analysis of the Tympanoperiotic Complex. PLoS ONE **5**: e11927.

Cranford TW, Elsberry WR, Van Bonn WG, Jeffress JA, Chaplin MS, Blackwood DJ, Carder DA, Kamolnick T, Todd MA, Ridgway SH. 2011. Observation and analysis of sonar signal generation in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): Evidence for two sonar sources. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **407**: 81–96.

Evans WE. 1973. Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin. Acoustic society **54**: 191-199.

Evans WW & Powell BA. 1967. Discrimination of different metallic plates by an echolocating delphinid. Animal sonar systems: Biology and Bionics: 363-382.

Finneran JJ. 2013. Dolphin "packet" use during long-range echolocation tasks. The Journal of the Acoustical Society of America **133**: 1796–1810.

Galambos R. 1941. Cochlear potentials from the bat. Science **93**: 215

Galambos R. 1942. Cochlear potentials elicited from bats by supersonic sounds. The Journal of the Acoustical Society of America **14**: 41-49

Gannon DP, Barros NB, Nowacek DP, Read AJ, Waples DM, Wells RS. 2005. Prey detection by bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*: an experimental test of the passive listening hypothesis. Animal Behaviour **69**: 709–720.

Geisler JH, Colbert MW, Carew JL. 2014. A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation. Nature **508**: 383–386.

Gilly WF, Markaida U, Baxter C, Block B, Boustany A, Zeidberg L, Reisenbichler K, Robison B, Bazzino G, Salinas C. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid Dosidicus gigas revealed by electronic tagging. Marine Ecology Progress Series **324**: 1–17.

Griffin DR. 1958. Listening in the dark. New Haven: Yale University Press

Harper CJ, McLellan WA, Rommel SA, Gay DM, Dillaman RM, Pabst DA. 2008. Morphology of the melon and its tendinous connections to the facial muscles in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). Journal of Morphology **269**: 820–839.

Ivanov MP. 2004. Dolphin's echolocation signals in a complicated acoustic environment. Acoustical Physics **50**: 469–479.

Jones G. 2005. Echolocation. Current Biology **15**: R484–R488.

Kellogg WN. 1958. Echo ranging in the porpoise. Science **128**: 982-988

Kloepper LN, Buck JR, Smith AB, Supin AY, Gaudette JE, Nachtigall PE. 2015. Support for the beam focusing hypothesis in the false killer whale. Journal of Experimental Biology **218**: 2455–2462.

Koopman HN, Budge SM, Ketten DR, Iverson SJ. 2006. Topographical Distribution of Lipids Inside the Mandibular Fat Bodies of Odontocetes: Remarkable Complexity and Consistency. IEEE Journal of Oceanic Engineering **31**: 95–106.

Litchfield C & Greenberg AJ. 1974. Comparative lipid patterns in the melon fats of dolphins, porpoises and toothed whales. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry **47**: 401–407.

Macdonald DW. 2006. The Encyclopedia of Mammals, 3:e uppl. Oxford University Press.

Madsen PT, Lammers M, Wisniewska D, Beedholm K. 2013. Nasal sound production in echolocating delphinids (*Tursiops truncatus* and *Pseudorca crassidens*) is dynamic, but unilateral: clicking on the right side and whistling on the left side. Journal of Experimental Biology **216**: 4091–4102.

Marten K, Norris KS, Moore PWB, Englund KA. 1988. Loud Impulse Sounds in Odontocete Predation and Social Behavior. I: Nachtigall, Moore PWB (red.). Animal Sonar, s. 567–579. Springer US,

McBride AF. 1956. Evidence for echolocation by cetaceans. Deep-sea Research **3**: 153-154.

McCormick JG, Wever EG, Palin J, Ridgway SH. 1970. Sound Conduction in the Dolphin Ear. The Journal of the Acoustical Society of America **48**: 1418–1428.

Moore PW, Dankiewicz LA, Houser DS. 2008. Beamwidth control and angular target detection in an echolocating bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). The Journal of the Acoustical Society of America **124**: 3324–3332.

Norris KS. 1968a. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. Evolution and Environment: 297-324

Norris KS. 1968b. The echolocation of marine mammals. The Biology of Marine Mammals: 391-423

Norris KS, Prescott JH, Asa-Dorian PV, Perkin P. 1961. An experimental demonstration of echolocation behaviour in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). The Biological Bulletin **120**: 163-176

Nowacek DP. 2005. Acoustic ecology of foraging Bottlenose dolphins (*Tursiops Truncatus*), habitat-specific use of three sound types. Marine Mammal Science **21**: 587–602.

Orr RT. 1966. Risso's Dolphin on the Pacific Coast of North America. Journal of Mammalogy **47**: 341–343.

Penner RH. 1988. Attention and detection in dolphin echolocation. Animal sonar: processes and performance: 707–713.

Pierce GW & Griffin DR. 1938. Experimental determination of supersonic notes emitted by bats. Journal of Mammalogy **19**: 454-455.

Purves PE. 1967. Anatomical and experimental observations on the cetacean sonar system. Animal Sonar Systems: Biology and Bionics **1**: 197-270.

Purves PE & Pilleri G. 1983. Echolocation in Whales and Dolphins. Academic press, London.

Schenkkan EJ. 1973. On the comparative anatomy and function of the nasal tract in odontocetes (Mammalia, Cetacea). Bijdragen tot de Dierkunde **43**: 127–159.

Schevill WE & Lawrence B. 1956. Food-finding by captive porpoise (*Tursiops truncatus*). Breviora **53**: 1-15.

Soldevilla MS, Wiggins SM, Hildebrand JA. 2010. Spatial and temporal patterns of Risso's dolphin echolocation in the Southern California Bight. The Journal of the Acoustical Society of America **127**: 124–132.

Suga N. 2009. Echolocation II: Neurophysiology. I: Squire (red.). Encyclopedia of Neuroscience: 801–812. Academic Press, Oxford.

Varanasi U, Malins DC. 1971. Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*): Differences in triacyl glycerols and wax esters of acoustic (mandibular canal and melon) and blubber tissues. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Lipids and Lipid Metabolism **231**: 415–418.

Wahlberg M, Jensen FH, Aguilar Soto N, Beedholm K, Bejder L, Oliveira C, Rasmussen M, Simon M, Villadsgaard A, Madsen PT. 2011. Source parameters of echolocation clicks from wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus* and *Tursiops truncatus*). The Journal of the Acoustical Society of America **130**: 2263–2274.

Wilson B, Dill LM. 2002. Pacific herring respond to simulated odontocete echolocation sounds. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **59**: 542–553.

Xitco MJ, Roitblat HL. 1996. Object recognition through eavesdropping: Passive echolocation in bottlenose dolphins. Animal Learning & Behavior **24**: 355–365.

Etikbilaga

Alexandra Johansson
Självständigt arbete i biologi 2017

Den information vi idag har om delfiners ekolokaliseringsförmåga är grundat på både beteendemässiga och anatomiska undersökningar. Den beteendemässiga forskningen syftar till att undersöka frågor såsom: hur, när och varför delfiner använder ekolokalisering och vid vilka tillfällen det kan vara tillämpbart i dess omgivning. Medan de anatomiska undersökningarna genom exempelvis dissektion undersöker man hur biosonarsystemet är uppbyggt och vilka mekanismer som ligger bakom producerandet av signalerna. Jag kommer att inrikta mig på den beteendebaserande forskningen i den här bilagan där jag har valt att diskutera delfinernas levnadsförhållanden under försöken. Mycket av den forskning som görs på levande delfiner, för att undersöka ekolokaliseringens funktioner, utförs nämligen i bassänger i begränsade storlekar. Min etiska frågeställning lyder: Bör man utföra denna form av beteendebaserande experiment i instängda människokonstruerande vattenmiljöer?

Att utföra experiment i instängda vattenmiljöer kan ha både sina för- och nackdelar. Ett av huvudargumenten som talar för instängda experimentförsök är att delfinerna blir mindre påverkade av externa uttryck vilket kan vara en viktig bidragande faktor på forskningsresultatet. En förhållandevis neutral miljö kan göra att delfinens fokus begränsas till själva ekolokaliseringsuppgiften när den inte störs av yttre faktorer såsom exempelvis predationstryck, sociala interaktioner eller annat. På så vis kan forskningsresultatet anses vara mer trovärdigt eftersom andra påverkande faktorer elimineras. Ett annat argument som talar för instängda experiment är att delfinerna blir enklare att undersöka eftersom man kan ha god kontroll över experimentet och forskningsdjuren under undersökningstiden. Det kan vara en förutsättning till att man överhuvudtaget har möjlighet att undersöka forskningsområdet och få fram forskningsresultat som rättfärdigar det man utreder.

Ett motargument som talar emot instängda experimentförsök är att delfinerna antagligen inte mår psykiskt bra av att vara instängda på små ytor utan social kontakt med andra individer, vilket kan vara en negativ faktor för delfiners hälsa. Många delfiner rör sig över väldigt stora distanser under sin livstid och har mycket social kontakt med andra individer, så det är inte osannolikt att delfinerna blir stressade och mår dåligt av att leva under sådana förhållanden. Ytterligare ett argument som talar emot instängda experimentförsök är att ekolokalisering tillämpas i deras naturliga levnadsmiljöer för olika syften och genom att stänga in djuren under försökstiden så tar man medvetet bort de naturliga faktorerna som kanske är av betydelse för deras tillämpning av systemet. Det kanske till och med är så att man tvingar fram ett beteende i de instängda miljöerna som kanske inte förekommer naturligt och som inte reflekterar verkligheten av delfinernas ekolokaliseringstillämpning.

De ovannämnda för- och motargumenten har alla sin forskningsetiska relevans. Men jag anser att man bör försöka undvika dessa instängda djurförsök i så stor utsträckning som möjligt. Denna värdering grundar jag framförallt ur ett djuretiskt perspektiv eftersom delfinerna utsätts för lidande och stress under dessa instängda förhållanden, vilket är en viktig faktor att ta hänsyn till när man utför experiment av detta slag. Resultatet kanske påverkas av yttre faktorer men det behöver nödvändigtvis inte vara en negativ sak eftersom man då testar ekolokaliseringsförmågan i en miljö där det förekommer naturligt. Vissa tester är dock svårare att utföra i deras naturliga miljöer och då kanske det är nödvändigt att göra dessa instängda experiment. Men då måste man ställa sig frågan vad syftet med experimenten är och om det är etiskt försvarbart att utsätta individerna för detta lidande grundat på experimentets syfte.