

**Л.К. Римская-Корсакова<sup>1</sup>, А.А. Родионов<sup>2</sup>, М.П. Иванов<sup>3</sup>**

## **МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛУХОВЫХ РЕАКЦИЙ ДЕЛЬФИНОВ НА ЭХОСИГНАЛЫ, ПРИШЕДШИЕ ОТ РАСПОЛОЖЕННЫХ НА РАЗНЫХ ДИСТАНЦИЯХ ОБЪЕКТОВ**

<sup>1</sup>*АО «Акустический институт имени акад. Н.Н. Андреева»,  
Москва, ул. Шверника, 4, E-mail: lkrk@mail.ru*

<sup>2</sup>*Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН  
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., дом 5, лит. Б,  
Тел.: +7(812)323-48-663*

<sup>3</sup>*Санкт-Петербургский государственный университет  
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9,  
Тел.: +7(812)363-66-36*

Дельфины используют эхолокацию во время охоты, которая имеет фазы поиска и захвата жертвы. Слуховой анализ эхоимпульсов обеспечивает обнаружение и идентификацию жертвы в фазе поиска и стабилизацию реакции от жертвы в фазе захвата. Целью работы было моделирование периферического кодирования импульсных звуков для оценки условий воспроизведения временной структуры эхосигналов, отраженных от объектов, расположенных на разных дистанциях; для определения способов подстройки эхосигналов под слуховую чувствительность дельфина, определяемую шумовой обстановкой в месте приема эхосигналов. Импульсы были моделями зондирующих и эхоимпульсов дельфинов и поступали на вход модели, включающей ансамбль моделей волокон слухового нерва. Модели волокон преобразовывали аналоговую форму входного сигнала в последовательности спайков. Важным условием для воспроизведения временной структуры импульсов в синхронной реакции моделей волокон было соответствие входных потенциалов волокон порогам их реакций. При малых задержках в паре импульсов рефрактерные свойства ансамбля волокон, вызванные первым импульсом, понижали (маскировали) реакцию на второй импульс, подстраивая входной потенциал под пороги реакций волокон. При больших задержках в парах импульсов за подстройку могли отвечать вариации амплитуд импульсов. Повышение числа моделей волокон в ансамбле и использование пачек импульсов повышало отношение пиковых амплитуд импульсов к уровню шума, при котором воспроизводилась временная структура импульсов. Моделирование объясняло особенности генерации зондирующих импульсов и свойства восприятия эхоимпульсов у дельфинов в фазе поиска и захвата жертвы.

**Ключевые слова:** эхолокация, моделирование волокон слухового нерва, воспроизведение временной структуры эхоимпульсов

## Введение

Дельфины кормятся во время охоты, в которой выделяют фазы поиска и захвата жертвы [1]. Слуховой анализ эхоимпульсов в фазе поиска позволяет дельфину обнаружить и идентифицировать жертву, а в фазе захвата – иметь стабильную реакцию от нее. Стабилизацию слуховых реакций на эхоимпульсы наблюдали при лоцировании дельфинами алюминиевого цилиндра на дистанциях в 1–8 м, т. е. при интервалах между зондирующими и эхоимпульсами (ЗИ и ЭИ) в 1–10 мс [2]. Зарегистрированные слуховые вызванные потенциалы (СВП) ствола мозга дельфинов в ответ на ЗИ и ЭИ имели постоянные амплитуды. Авторы полагали, что за постоянство амплитуд СВП, возникших в ответ на ЭИ, отвечало повышение амплитуды ЭИ в результате уменьшения затухания звука в воде и снижение слуховой чувствительности к ЭИ вследствие временной маскировки, вызванной ЗИ. Временная маскировка подстраивала чувствительность слуха дельфина под интенсивность отраженного от объекта ЭИ, что помогало дельфину иметь стабильную информацию о жертве в фазе захвата. В фазе поиска на больших дистанциях до объектов дельфин излучал пачки зондирующих импульсов с периодами следования в 140–160 мс [3]. Внутри пачки автор наблюдал вариации интенсивностей зондирующих импульсов и задержек между ними в пределах 15–20 мс. При этих задержках временная маскировка не влияла на слуховое восприятие эхоимпульсов в пачке [2]. По-видимому, вариации интенсивности зондирующих импульсов в пачке способствовали подстройке интенсивности эхоимпульсов под слуховую чувствительность дельфина в точке приема и, тем самым, повышали надежность обнаружения жертв. Такие вариации интенсивности зондирующих импульсов были выявлены при поиске дельфинами объектов на средних дистанциях [4], когда дельфины излучали зондирующие импульсы после приема эхоимпульсов. На целесообразность подстройки интенсивности импульсов под чувствительность слуха дельфинов указывали модельные исследования свойств периферического кодирования эхосигналов дельфинов [5].

Считается, что на периферии слуховой системы млекопитающих тонкая временная структура сигналов с частотами выше 4 кГц не воспроизводится, поскольку импульсные отклики базилярной мембраны (БМ) сглаживаются в реакциях рецепторных внутренних волосковых клеток (ВВК), обладающих интегрирующими свойствами. Каждая внутренняя волосковая клетка имеет связи со множеством волокон слухового нерва (ВСН), которые преобразуют рецепторный потенциал ВВК в последовательность потенциалов действия (спайков). Высокочастотный

импульс вызывает синхронную реакцию ансамбля ВСН. Эта реакция вызывает синхронные реакции нейронов разных структур прямого слухового пути, участвующих в формировании СВП и слуховых реакций. Это позволяет ожидать проявлений свойств периферического кодирования импульсов в свойствах СВП и слуховых реакций дельфинов. Моделирование свойств преобразований импульсных звуков показало, что синхронная реакция ансамбля ВСН воспроизводит временную структуру входного сигнала, сглаженную ВВК, если рецепторный потенциал ВВК соответствует порогам реакции большинства ВСН ансамбля. За такую подстройку могли отвечать вариации интенсивности зондирующих импульсов, а также сложение эхоимпульсов с шумом, вызывающим слуховую адаптацию [5]. Целью данной работы было моделирование периферического кодирования импульсных звуков для объяснения особенностей слухового приема дельфинами эхосигналов, отраженных от объектов, расположенных на разных дистанциях; определение причин, по которым вызванная эхосигналом реакция ансамбля могла быть стабильной при задержках в 1–10 мс (в фазе захвата жертвы); установление роли варьирования амплитуд ЗИ в пачках (в фазе поиска жертвы на дальних дистанциях).

#### **Моделирование реакций ансамбля волокон слухового нерва**

В работе была использована модель волокна слухового нерва [5, 6]. Модель имела несколько этапов преобразований входного сигнала  $X(t)$ :

1. Полосовая фильтрация сигнала  $X(t)$ , (выходная функция  $Y(t)$ ).
2. Детектирование и интегрирование, (выходная функция  $R(t)$ ).
3. Формирование синаптического потенциала модели волокна слухового нерва (выходная функция  $G(t)$ ) в виде шума со средней и дисперсией, пропорциональные функции  $R(t)$ .
4. Генерация спайка ( $P_i$ ), когда функция  $G(t)$  превышала порог  $H(t)$ .
5. Изменение пороговой функции  $H(t)$  модели волокна после генерации спайка.

Пороговую функцию воспроизводили свойства рефрактерности и адаптации реальных ВСН. Параметры моделей ВСН были подобраны так, чтобы воспроизвести известные свойства реакций реальных ВСН наземных млекопитающих. В данной работе характеристическая частота модели ВСН была равна 70 кГц. В ответ на однократное предъявление пар импульсов получали реакцию ансамбля из 300 моделей волокон в виде гистограммы  $P_i(t)$ . Изучали свойства преобразования входного сигнала ( $X(t)$ ) в последовательность спайков, генерируемую ансамблем ВСН ( $P_i(t)$ ).

## Результаты

**Восстановление структуры импульсов в реакции ансамбля моделей волокон.** На рис. 1 представлены реакции разных блоков модели на пару импульсов с небольшими амплитудами в 19 дБ и задержкой  $T$  в 12.8 мс. Показаны профили входных сигналов  $X(t)$  и импульсных откликов БМ  $Y(t)$ , сглаженные рецепторные потенциалы ВВК  $G(t)$ , а также суммарные реакции ансамбля волокон  $Pi(t)$ . Возникший на первый импульс потенциал  $G(t)$  сглаживает профиль  $Y(t)$ , но реакция ансамбля  $Pi(t)$  восстанавливает его. Если длительность импульса менее 1 мс, то каждое волокно может сгенерировать не более одного спайка. Благодаря внутреннему шуму, профили  $G(t)$  в разных волокнах разные, поэтому спайки разных волокон не синхронизированы. Такой способ кодирования импульса ансамблем волокон был назван стохастическим (7). При небольших амплитудах импульсов и любых задержках между импульсами половина волокон ансамбля ответит на первый импульс  $\text{Sum}(Pi) = 150$ , а другая половина – на второй импульс  $\text{Sum}(Pi) = 144$  (рис. 1А). Число волокон в ансамбле конечно, поэтому повышение амплитуды импульсов сопровождается увеличением числа волокон, ответивших на первый импульс, но уменьшением числа волокон, ответивших на второй. Волокна обладают рефрактерно свойствами: после генерации спайка волокна в течении 1 мс и ~20 мс, полностью и частично не возбудимы. При задержках между импульсами более 1 мс второй импульс закодирован стохастическим способом, когда каждое волокно отвечает один раз, и детерминистическим способом, когда каждое волокно отвечает более одного раза (7). Различия кодирования импульсов в паре выявляют зависимости суммарного числа спайков,  $\text{Sum}(Pi)$ , возникших на пару равновеликих импульсов, от интервала между ними (рис. 1Б). Реакция  $\text{Sum}(Pi)$ , вызванная первым импульсом, была закодирована стохастическим способом и не зависела от задержки. Реакция  $\text{Sum}(Pi)$ , вызванная вторым импульсом, уменьшалась при уменьшении задержки. Из-за способа кодирования импульса, время восстановления нормированной реакция на второй импульс при низких амплитудах импульсов пары зависело от числа волокон, ответивших на первый импульс, а при высоких амплитудах, определялось рефрактерными свойствами волокон (рис. 1В).

Таким образом, стохастический способ кодирования восстанавливает временную структуру короткого импульса, если его амплитуда соответствует порогу реакции волокон ансамбля. Второй импульс, задержанный относительно первого на единицы миллисекунд, закодирован

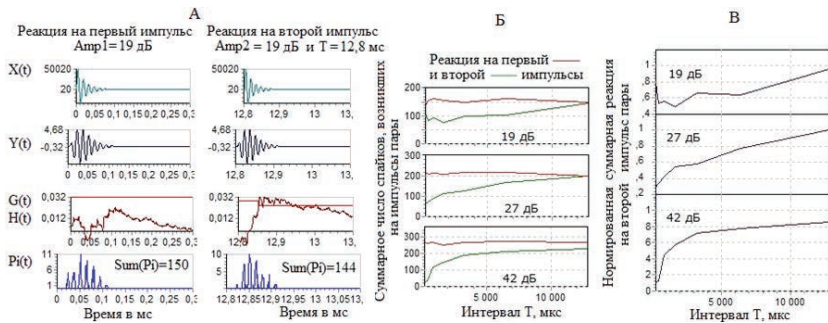


Рис. 1. Реакции разных блоков модели на пару равновеликих импульсов с пиковыми амплитудами в 19 дБ и задержкой  $T$  в 12,8 мс (А); зависимости от задержки  $T$  суммарного числа спаек, вызванных импульсами пары (Б); и нормированной суммарной реакции на второй импульс пары (В). Параметры на Б и В – значения пиковых амплитуд импульсов в дБ отн. амплитуды импульса на пороге. Абсцисс: на А – время в мс; на Б и В –  $T$  в мс. Ординат: на А – амплитуды в ед.; на Б – число спаек на каждом шаге; на В – отношение суммарных реакции на второй и первый импульсы.  $Sum(P_i)$  – суммарное число спаек, возникшее в ансамбле в ответ на эхосигнал.  $X(t)$ ,  $Y(t)$ ,  $G(t)$ ,  $H(t)$ ,  $P_i(t)$  и  $Sum(P_i)$  – см. объяснения в тексте.

стохастическим и детерминистическим способами. Восстановление его временного профиля зависит от амплитуды первого импульса, а также задержки второго импульса относительно первого. Учитывая это, можно объяснить стабилизацию реакции на эхоимпульс, отраженный от близко расположенного объекта (2).

В модельном эксперименте входным сигналом  $X(t)$  была пара разно-великих импульсов (рис. 2). Чтобы воспроизвести затухание эхосигналов при распространении в воде, амплитуду второго импульса уменьшали пропорционально увеличению задержки, так как это показано на рис. 2Б. Каждый из импульсов пары был закодирован в ансамбле ВСН стохастическим способом (рис. 2А). Суммарное число спаек  $Sum(P_i)$ , возникшее в ансамбле волокон на первый или второй импульс, было равно 286 или 20 спаек. Огибающая пары импульсов была закодирована в ансамбль волокон детерминистическим способом. Если учитывать ослабление реакции на второй импульс в результате затухания звука в воде (т.е.  $Amp2=Amp1/(2TV)$ ) (рис. 2Б), то при уменьшении интервала  $T$  пиковая амплитуда второго импульса в паре будет возрастать. Однако, как следует из рисунка 1Б и В, при уменьшении  $T$  реакция на второй импульс уменьшается благодаря рефрактерным свойствам волокон. В результате этих процессов суммарное число спаек, возник-

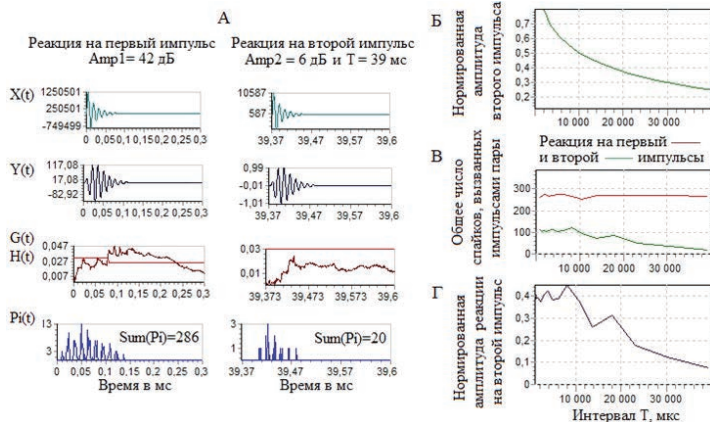


Рис. 2. Реакции разных блоков модели на пару разновеликих импульсов, имеющих пиковую амплитуду первого импульса в 42 дБ, а второго в 6 дБ и межимпульсный интервал  $T$  в 39 мс (А). Зависимости амплитуды второго импульса (Б) или суммарного числа спаек, возникших на импульсы пары (В), или нормированной суммарной реакции на второй импульс (Г) от задержки  $T$ . Остальные обозначения – см. рис. 1

ших на второй импульс, (рис. 2В) и нормированная реакция на второй импульс (рис. 2Г) оказываются постоянными в диапазоне  $T \sim 10\text{--}13$  мс (т.е. в диапазоне, где наиболее заметны проявления рефрактерных свойств волокон ансамбля). Таким образом, моделирование объясняет наблюдаемую при коротких задержках  $T$  стабилизацию слуховых реакции на эхоимпульс (2). Эхоимпульс закодирован ансамблем волокон детерминистическим способом. Реакция на этот импульс формируется не только с учетом рефрактерных свойств волокон, которые возникли под действием зондирующего импульса и которые отвечали за временную маскировку, но с учетом распространения эхоимпульса в воде. При уменьшении задержки чувствительность слуховой системы дельфина понижалась за счет роста влияния маскировки, а амплитуда отраженного от объекта эхосигнала понижалась. Эти процессы вместе способствовали формированию стабильной реакции на эхоимпульс в фазе захвата во время охоты.

Оценим роль варьирования амплитуд зондирующих импульсов (ЗИ) в пачке, изучаемой дельфином при поиске жертвы на дальних дистанциях (3). После излучения пачки ЗИ дельфин принимает пачку эхоимпульсов (ЭИ). Временная структура ЭИ может иметь несколько импульсных составляющих. Поэтому моделью пачки ЭИ (рис. 3) были три импульсных комплекса, каждый из которых имел по три импульсных



составляющих с частотами 70 кГц, амплитудами  $Amp$ ;  $Amp/10$ ;  $Amp/3$ , и задержками второй и третьей составляющих в 90 и 70 мкс (функция  $X(t)$ ). Интервал между комплексами составлял 10 мс, а амплитуды  $Amp$  комплексов варьировали вблизи порога реакции большинства моделей волокон в ансамбле.

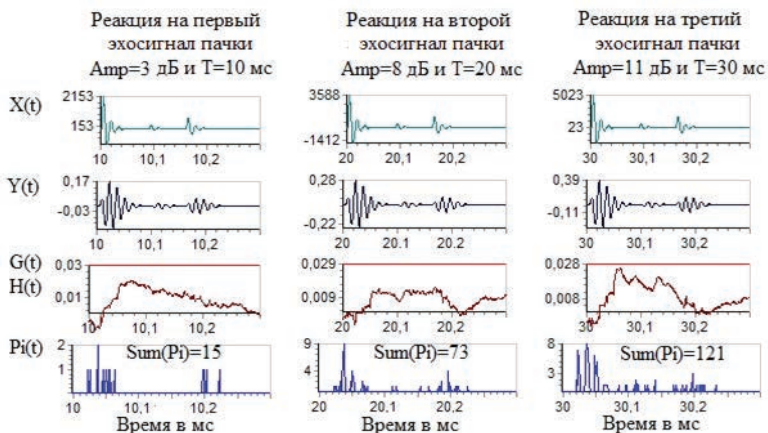


Рис. 3. Реакции разных блоков модели на пачку из трех импульсных комплексов (моделей эхосигналов пачки), каждый из которых имел по три импульсных составляющих. Интервалы между комплексами в пачке были равны 10 мс. Импульсные составляющие имели амплитуды  $Amp$ ;  $Amp/10$  и  $Amp/3$ . Задержки второй и третьей составляющих были равны 90 и 70 мкс.

Остальные обозначения – см. рис.1.

**Оценим восстановление временной структуры комплексов.** При задержках между ЭИ в 10 мс рефрактерные свойства волокон не проявлялись в реакциях на каждый из комплексов (рис. 1В и Г). Повышение амплитуды комплекса  $Amp$  сопровождал пропорциональный рост суммарного числа  $Sum(Pi)$  спаиков в ансамбле, вызванного комплексом (рис. 3) ( $Sum(Pi)$  были равны 15 или 73 или 121 при значениях  $Amp$  в 3 или 8 или 11 дБ). Каждый комплекс закодирован стохастическим способом. Поэтому импульсные составляющие комплекса при малых задержках (90 и 70 мкс) не маскировали друг друга (рис. 3). Суммарная реакция ансамбля волокон выявляла все три импульсные составляющие. Реакция ансамбля наилучшим образом выделяла структуру комплекса с  $Amp$  в 11 дБ. Таким образом, при большой скважности пачки импульсных комплексов (моделей ЭИ) (рис. 3), периферическое кодирование каждого из них осуществлялось стохастическим способом, при котором

импульсные составляющие комплексов не маскировали друг друга. Варьирование  $\Delta m$  способствовало воспроизведению структуры комплекса. Моделирование показало, что излучение пачек ЗИ и прием пачек ЭИ помогает дельфину обнаружить жертву на дальних дистанциях, а варьирование амплитуд ЗИ и ЭИ – идентифицировать жертву на этапе обнаружения.

### Заключение

1. Слуховое периферическое кодирование эхоимпульсов включает в себя преобразование рецепторных потенциалов волосковых клеток в последовательность потенциалов действия (спайков) ансамбля волокон. Ансамбль волокон может кодировать короткие звуки двумя способами. Если рецепторный потенциал, возникший на второй импульс, соответствует порогу реакции волокон в ансамбле, то реакция ансамбля точно восстанавливает его временную структуру. Восстановление структуры второго импульса пары зависит от амплитуды первого импульса и задержки между ними.

2. Моделирование объясняет стабилизацию слуховых реакций на ЭИ, наблюдаемую при коротких задержках  $T$  между ЗИ и ЭИ (2). Временная маскировка способствует подстройке чувствительности слуха дельфина под амплитуду отраженного от объекта ЭИ и стабилизирует реакцию на ЭИ.

3. Для обнаружения жертвы на дальних дистанциях дельфин излучает пачки высокоинтенсивных переменных по амплитуде ЗИ. Излучение пачек ЗИ и прием пачек ЭИ повышает надежность обнаружения жертвы на дальних дистанциях, а варьирование амплитуд ЗИ (и поэтому ЭИ) позволяет идентифицировать жертву на этапе обнаружения.

### Литература

1. Белькович В.М., Иванова Е.Е., Ефременкова О.В. Поведение и биоакустика дельфинов. М.: ИО АН, 1978. С. 67–78.
2. Попов В.В., Супин А.Я. Слух китов и дельфинов. М.: ООО Товарищество научных изданий КМК, 2013.
3. Иванов М.П. Труды IV межд. конференции «Морские млекопитающие Голарктики». СПб., 2006. С. 218–222.
4. Au W.W.L., Benoit-Bird K.J. // Nature. 2003. Vol. 423. P. 861–863.
5. Римская-Корсакова Л.К., Дубровский Н.А. // Акустический журнал. 2006. Т. 52. С. 521–530.
6. Римская-Корсакова Л.К. // Оптический журнал. 2005. Т. 72. С. 35–44.
7. Римская-Корсакова Л.К. // Акустический журнал. 2017. Т. 63. С. 436–448.



**L.K. Rimskaya-Korsakova<sup>1</sup>, A.A. Rodionov<sup>2</sup>, M.P. Ivanov<sup>3</sup>**

**SIMULATION THE DOLPHIN AUDITORY REACTIONS TO  
ECHO-SIGNALS FROM LOCATED AT DIFFERENT DISTANCES  
OBJECTS**

<sup>1</sup>*JSC NN Andreyev Acoustics Institute, Moscow,  
Shvernikst, 4, E-mail: lkrk@mail.ru*

<sup>2</sup>*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences  
199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 5,  
Tel.: +7(812)323-48-66*

<sup>3</sup>*St. Petersburg State University,  
199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 7-9,  
Tel.: +7 (812) 363-66-36, E-mail: 20mivanov@mail.ru*

Dolphins use echolocation during hunting, which includes the search and capture phases of the victim. Auditory analysis of echo pulses helps to detect and identify the victim in the search phase and stabilize reactions from the victim in the capture phase. The aim of the work was to simulate the peripheral coding of high-frequency pulsed sounds to determine the conditions under which it is possible to reproduce the temporal structure of echo signals reflected from objects located at different distances; to determine the methods of matching echoes to the auditory sensitivity of a dolphin, determined by the noise environment at the place of reception of echoes. Single, pairs and triples of pulses were models of the probe and echo pulses of dolphins. Pulses with central frequencies of 70 kHz, different inter pulse intervals and peak amplitudes were the input signals of the auditory periphery model, including an ensemble of models of auditory nerve fibers. Fiber models converted the analog form of the input signal into a sequence of action potentials (spikes). It was shown that an important condition for reproducing the time structure of echo pulses in the synchronous reaction of fiber models is the correspondence of the input potential of the models to the thresholds of their reactions. For small delays in a pair of pulses, the refractory properties of the ensemble fibers caused by the first pulse lower (mask) the response to the second pulse, so that the fiber input potential corresponds to the fibers thresholds. For large delays in pairs of pulses, a change in the amplitudes of the pulses can lead to such a correspondence. An increase in the number of fiber models in the ensemble, as well as the use of bursts of pulses, increases the ratio of peak pulse amplitudes to the noise level at which the temporal structure of pulses is reproduced. The simulation explains the features of the generation of probe pulses and the properties of the perception of echo pulses in dolphins in the search and capture phase of the victim.

**Keywords:** echolocation, simulation, auditory nerve fibers, reproduction of the temporal structure of echo pulses

## References

1. Belkovich V.M., Ivanova E.E., and Efremenkova O.V. Dolphin behavior and bioacoustics. Moscow: IO AN, 1978, pp. 67–78.
2. Popov V.V. and Supin A.Ya. Hearing of whales and dolphins. Moscow: OOO KMK Scientific Publishing Association, 2013.
3. Ivanov M.P. Proceedings of the IY Int. conf. “Marine mammals of Holarctic”, St. Petersburg, 2006, pp. 218–222.
4. Au W.W.L. and Benoit-Bird K.J. Nature, 2003, Vol. 423, pp. 861–863.
5. Rimskaya-Korsakova L.K. and Dubrovsky N.A. Acoust. zhurn., 2006, Vol. 52, pp. 521–530.
6. Rimskaya-Korsakova L.K. Optical magazine. 2005, Vol. 72, pp. 35–44.
7. Rimskaya-Korsakova L.K. Acoust. zhurn., 2017, Vol. 63, pp. 436–448.