

СТАБИЛИЗАЦИЯ СЛУХОВЫХ РЕАКЦИЙ ДЕЛЬФИНОВ НА ЭХОСИГНАЛЫ, ОТРАЖЕННЫЕ ОТ БЛИЗКО РАСПОЛОЖЕННЫХ ОБЪЕКТОВ: МОДЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

Л.К. РИМСКАЯ-КОРСАКОВА¹, КАНД. ФИЗ.-МАТ. НАУК, А.А. РОДИОНОВ², Д-Р ТЕХН. НАУК, М.П. ИВАНОВ³, КАНД. БИОЛ. НАУК

¹ АО «АКУСТИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ АКАД. Н.Н. АНДРЕЕВА», МОСКВА, РОССИЯ

² ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ ИМ. П.П. ШИРШОВА РАН, РОССИЯ

³ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ, РОССИЯ

STABILIZATION OF DOLPHIN AUDITORY REACTIONS TO ECHO SIGNALS REFLECTED FROM NEARBY OBJECTS: SIMULATION EXPERIMENTS

L.K. RIMSKAYA-KORSAKOVA¹, Ph.D., A.A. RODIONOV², Dr. Sc., M.P. IVANOV³, Ph.D.

¹ N.N.ANDREEV ACOUSTICS INSTITUTE, MOSCOW, RUSSIA

² P.P.SHIRSHOV INSTITUTE OF OCEANOLOGY OF THE RAS, ST. PETERSBURG, RUSSIA

³ SAINT-PETERSBURG STATE UNIVERSITY, ST. PETERSBURG, RUSSIA

Дельфины кормятся во время охоты, которая имеет фазы поиска и захвата жертвы. Моделировали характерный для фазы захвата эффект стабилизации суммарных периферических реакций дельфинов на локационные импульсы и отраженные от жертвы эхо импульсы. Определяли условия, в которых периферическая реакция воспроизводила тонкую временную структуру эхо-импульсов, анализ которых важен в фазе поиска. Пары импульсы с центральными частотами в 70 кГц и меж импульсными интервалами T в 1–40 мс были моделями локационных и эхо импульсов. Если амплитуда первого импульса была постоянной, а амплитуда второго импульса уменьшалась с ростом T (моделируя затухание звука в воде), то реакции на импульсы пары были постоянными при T в 1–20 мс. За стабилизацию реакций отвечали свойства восстановления возбудимости моделей периферических волокон. Если амплитуды импульсов были пороговыми, то реакции ансамбля модельных волокон воспроизводили временную структуру пар при любых T .

Dolphins feed during a hunt that has phases of searching and capturing a prey. The effect of stabilizing the auditory response of dolphins to an echo pulse reflected from nearby prey (phase of capture) was simulated. The common reactions of peripheral fiber models obtained in reply to pair pulses with frequencies of 70 kHz and the inter pulse intervals T in the range of 1–20 ms were stable despite the second pulse amplitude increasing with decreasing in T . The refractoriness properties or the post-spike excitability recovery properties of synchronously discharging fibers were the reason for the stabilization of the reaction to the second pulse. The reactions of the ensemble of peripheral fiber models reproduced the temporal structure of pairs of pulses with threshold amplitudes and any T .

Дельфины кормятся во время охоты, к важным фазам которой относят поиск и захват жертвы [1]. Эхолокация у дельфинов обеспечивает достоверное обнаружение жертвы в фазе поиска и стабильную реакцию от жертвы в фазе захвата. В фазе захвата слуховая реакция на эхосигналы может быть стабильной. Такая стабилизация была выявлена при неинвазивной регистрации вызванных потенциалов (СВП) ствола мозга при лоцировании дельфином алюминиевого цилиндра [2]. Амплитуды СВП, полученные в ответ на локационные импульсы (ЛИ) и эхо-импульсы (ЭИ) на дистанциях до цилиндра в 1–8 м (или при интервалах между ЛИ и ЭИ в ~1–10 мс), были постоянными. Стабилизацию объясняли компенсацией эффекта повышения реакции на ЭИ вследствие снижения затухания звука в воде при укорочении дистанции, эффектом снижения слуховой чувствительности к ЭИ вследствие маскировки, вызванной ЛИ. Дельфин генерирует каждый последующий ЛИ после приема ЭИ. Реальные ЛИ имеют малую длительность (<100 мкс), высокую частоту (50–130 кГц), широкую полосу (>50 кГц) и высокую интенсивность (~230 дБ отн. 1 мкПа) [3,4]. В фазе поиска на дальних дистанциях для получения достоверной слуховой реакции от жертвы дельфин излучает не одиночные, а пачки ЛИ с задержками в 10–20 мс и периодами следования пачек в 140–160 мс [5]. Амплитуды ЛИ в пачке варьируют, что может быть механизмом подстройки амплитуды отраженного от жертвы ЭИ под слуховую чувствительность дельфина, сформированную шумовой обстановкой в точке приема ЭИ [6,7]. В соответствии с принципом залпов короткий высокочастотный импульс преобразуется в последовательность спайков ансамблей синхронно разряжающихся волокон слухового нерва (СН), образующих множественные связи с рецепторными волосковыми клетками (ВК). Реакция ансамбля волокон, в свою очередь, вызывает появление синхронных реакций последовательных нейронных структур прямого слухового пути, а также лежит в основе формирования СВП и слуховой реакции в целом.

Целью данного исследования было изучение свойств осуществляемого ансамблем волокон СН временного кодирования эхо-импульсов (ЭИ), задержанных относительно локационных импульсов (ЛИ). Определяли причины, по которым вызванная *надпороговыми* ЭИ реакция ансамбля могла быть

стабильной при задержках в 1–10 мс (что соответствовало фазе захвата). Дополнительно, изучали свойства временного кодирования пачек *пороговых* ЭИ с задержками в 10–20 мс (что соответствовало фазе поиска жертвы на дальних дистанциях) с целью установления возможной роли варьирования амплитуд ЛИ в пачках. Для этого в модельном эксперименте получали и анализировали реакции ансамбля волокон СН в ответ на пары импульсов, имеющие центральные частоты в 70 кГц, а также надпороговые и пороговые пиковые амплитуды. Длительность импульсов не превышала 1 мс. Интервал между импульсами T варьировали в диапазоне 1–40 мс. Амплитуда второго импульса могла уменьшаться пропорционально интервалу T , воспроизводя эффект затухания звука в воде.

Метод. В исследовании использовали модель волокна слухового нерва [7], которая имела несколько этапов преобразования входного сигнала $X(t)$. 1. Полосовая фильтрация, воспроизводящая свойства базилярной мембраны (функция $Y(t)$), частота фильтра — 70 кГц, нелинейные свойства БМ не учитывались. 2. Детектирование и интегрирование, формирующие рецепторные потенциалы волосковых клеток (функция $R(t)$). 3. Формирование синаптического потенциала волокна (функция $G(t)$) в виде пуассоновского случайного процесса со средней и дисперсией, пропорциональные $R(t)$; для воспроизведения спонтанной активности дисперсию функции $G(t)$ увеличивали на некоторую постоянную. 4. Генерация потенциалов действия спайков (P_i) в волокне при превышении функции $G(t)$ пороговой функции $H(t)$ и повышение значения этой функции. После генерации спайка в течение 1 мс (абсолютный рефрактерный период) волокно оставалось невозбудимым. По истечении этого времени значение функции $H(t)$ за 20–30 мс (относительный рефрактерный период) возвращалось к начальному значению. Параметры модели подбирали путем сопоставления реакций отдельных блоков с реакциями реальных структур внутреннего уха. В ответ на однократное предъявление звука получали реакцию ансамбля из 300 моделей волокон в виде гистограммы $P_i(t)$.

Результаты. Реакции разных блоков модели на пару импульсов ($X(t)$) с амплитудами в 19 дБ и задержкой T в 12,8 мс представлены на рис. 1. Профили потенциалов $G(t)$ (рис. 1, А) соответствовали выходной характеристике «периферического оптимального» фильтра, включающего фильтр несущей, детектор, фильтр огибающей и генератор внутреннего шума. Под оптимальностью понималось максимальное отношение сигнал/шум. Максимум функции $G(t)$ приходился на окончание функции $Y(t)$, за время действия которой $G(t)$ спадал до нуля.

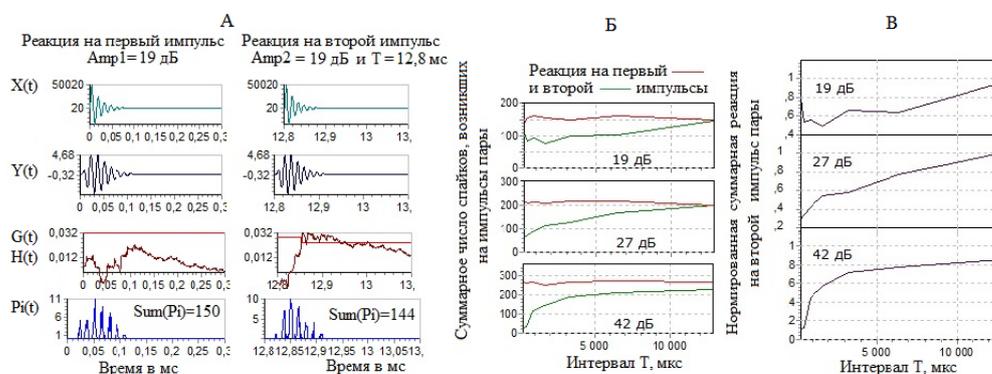


Рис. 1. Реакции разных блоков модели на пару равновеликих импульсов с пиковыми амплитудами в 19 дБ и задержкой T в 12,8 мс (А); зависимости от задержки T суммарного числа спайков, вызванных импульсами пары (Б); и нормированной суммарной реакции на второй импульс пары (В). Параметры на Б и В — значения 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 спайков на каждом шаге; на В — отношение суммарных реакции на второй и первый импульсы. $Sum(P_i)$ — суммарное число спайков, возникшее в ансамбле в ответ на экосигнал. $X(t)$, $Y(t)$, $G(t)$, $H(t)$, $P_i(t)$ и $Sum(P_i)$ (см. текст).

Благодаря внутреннему шуму профили функций $G(t)$ в волокнах ансамбля были разными. При превышении $G(t)$ порога $H(t)$ в волокне генерировался спайк. Если длительность отдельных импульсов была менее 1 мс, то благодаря рефрактерным свойствам каждое волокно ансамбля могло ответить 1 раз. При этом суммарные реакции ансамбля волокон (гистограммы $P_i(t)$) восстанавливали временную структуру функций $Y(t)$ (рис. 1, А). Этот способ временного кодирования отдельных импульсов в ансамбле был назван стохастическим.

Задержка между импульсами в паре составляла 12,8 мс. При амплитуде импульсов в 19 дБ одна половина волокон ансамбля отвечала на первый импульс ($Sum(P_i)=150$), а другая — на второй

($\text{Sum}(P_i)=144$) (рис. 1, А). С ростом амплитуд импульсов все больше волокон отвечало на первый импульс, но меньше (за счет рефрактерности) на второй. Способ кодирования пар импульсов в ансамбле волокон, отвечающих более 1 раза, был назван детерминистическим.

Зависимости суммарного числа спайков, $\text{Sum}(P_i)$, возникших на импульсы пары, от интервала между импульсами показаны на рис. 1, Б. Реакция $\text{Sum}(P_i)$, вызванная первым импульсом не зависела от задержки. При задержках меньших 10 мс реакция $\text{Sum}(P_i)$, вызванная вторым импульсом, была тем меньше, чем больше была амплитуда импульсов. Нормированная реакция на второй импульс имела минимум при наименьшем T в 0,8 мс, но наибольшей амплитуде импульсов в 42 дБ (рис. 1, В). Реакция восстанавливалась полностью при T в 10–13 мс. При этих T рефрактерные свойства волокон слабее влияли на реакцию, вызванную вторым импульсом, при низких амплитудах импульсов пары, чем при средних и высоких.

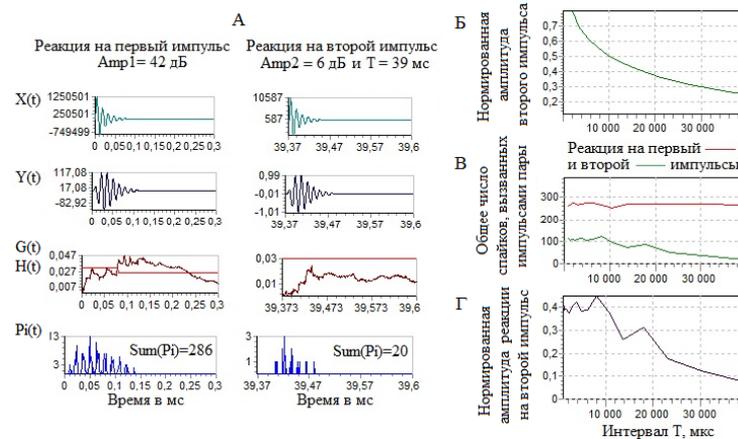


Рис. 2. Реакции разных блоков модели на пару разновеликих импульсов, пиковая амплитуда первого импульса составила 42 дБ, а второго — 6 дБ при T в 39 мс (А). Зависимости от задержки T амплитуды второго импульса (Б); суммарного числа спайков, возникших на каждый импульс пары (В) и нормированной суммарной реакции на второй импульс (Г) (см. рис. 1).

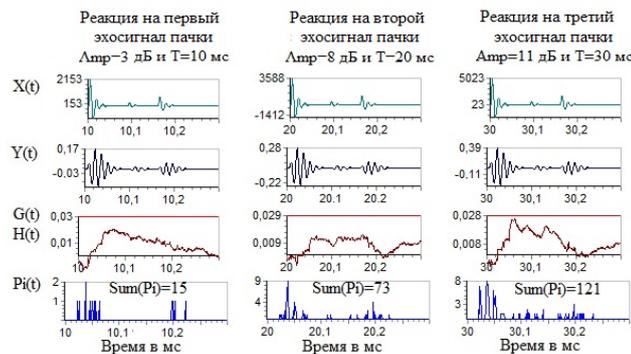


Рис. 3. Реакции разных блоков модели на пачку из 3 эхосигналов с разными пороговыми амплитудами и задержками. Каждый эхосигнал состоял из 3 импульсов, имевшие амплитуды $Ampr$; $Ampr/10$; $Ampr/3$ и задержки в 90 и 70 мкс (см. рис. 1).

Второй эксперимент объяснял эффект стабилизации реакции вызванной ЭИ [2,3]. Входным сигналом $X(t)$ была пара разновеликих импульсов (рис. 2). Амплитуда второго импульса уменьшалась пропорционально увеличению задержки, воспроизводя затухание эхосигнала при распространении (рис. 2, Б). Ансамбль кодировал импульсы стохастическим способом (рис. 2, А). Числа возникших спайков в ансамбле волокон, $\text{Sum}(P_i)$, на каждый из импульсов были разными: 286 и 20 спайков. Профиль $P_i(t)$ точнее воспроизводил профиль функции $Y(t)$ на второй импульс с более низкой амплитудой. Ансамбль волокон кодировал огибающую пары импульсов детерминистическим способом. При уменьшении T амплитуда входного сигнала была меньше, но ослабление реакции на второй импульс за счет рефрактерности было больше (рис. 1). Поэтому суммарное число спайков (рис. 2, В) и нормированная реакция на второй импульс (рис. 2, Г) были постоянными при $T < \sim 10$ мс.

Таким образом, при коротких задержках T стабилизации слуховых периферических реакции на ЭИ способствуют затухание ЭИ в воде и рефрактерные свойства, меняющие чувствительность волокон после генерации спайков, вызванных ЛИ.

Чтобы оценить роль варьирования амплитуд ЛИ в пачке, которую изучают дельфины в фазе поиска жертвы на дальних дистанциях [5], в третьем эксперименте анализировали временное кодирование пачки пороговых эхосигналов (ЭС). Моделью пачки (функция $X(t)$) были три ЭС, каждый из которых имел 3 импульсных составляющих с частотами в 70 кГц, амплитудами, равными Amp ; $Amp/10$; $Amp/3$, и задержками в 90 и 70 мкс. (рис. 3).

Ансамбль волокон кодировал огибающую пачки ЭС детерминистическим способом. При задержках между ЭС в 10 мс рефрактерные свойства волокон не влияли на вызванные ЭС реакции (рис. 1). В ансамбле волокон каждый ЭС закодирован стохастическим способом, исключаящим маскировку импульсных составляющих (рис. 3). Числа спайков $Sum(P_i)$, возникших в ансамбле волокон на ЭС с амплитудами Amp в 3, 8 и 11 дБ, составляли 15 или 73 или 121. Реакция на первый слабый ЭС имела только две составляющие ЭС, а реакции на два более сильных ЭС выявляли все 3 составляющие. При Amp в 11 дБ реакция на более слабую составляющую явно подчеркнута по сравнению с временным профилем ЭИ. Эти данные (рис. 3) указывают, что излучение дельфином пачек ЛИ и прием пачек ЭС может быть надежным способом обнаружения жертвы на дальних дистанциях. При варьировании амплитуд ЛИ также варьируют амплитуды ЭС в пачке. Это позволяет идентифицировать жертву на стадии обнаружения.

Выводы. (1) Анализ ЭС на периферии слуха дельфинов включает в себя «периферический оптимальный» фильтр с последующим аналогово-спайковым преобразованием выходного сигнала в ансамбле волокон. Стохастический способ кодирования ЭС в ансамбле способствует восстановлению его временной формы, при условии, что интенсивность ЭС соответствует порогу чувствительности ансамбля волокон. (2) Дельфины излучают следующий ЛИ после приема ЭС, но варьируют интенсивность ЛИ в широком диапазоне [3,4,7]. Такое варьирование может быть механизмом подстройки интенсивности ЭС под чувствительность слуха дельфина в точке приема [6]. Для обнаружения жертвы на дальних дистанциях дельфин излучает пачки высокоинтенсивных переменных по амплитуде ЛИ [4,5]. Согласно моделированию, при таком варьировании дельфин может опознать временную структуру ЭС в пачке и достоверно идентифицировать жертву уже на стадии обнаружения. (3) На коротких дистанциях до жертвы в слухе дельфина неизбежен анализ огибающих звукового комплекса, включающего ЛИ и задержанный ЭС. В ансамбле волокон кодирование огибающих комплексов осуществляется детерминистическим способом, при котором за счет рефрактерных свойств волокон ЛИ может маскировать ЭС. Однако при задержках ЭС относительно ЛИ в 1–10 мс слуховые реакции, возникшие на ЭС, стабильны [2]. Согласно моделированию, такая стабилизация может возникать на уже периферии: рефрактерные свойства волокон в ансамбле могут быть скомпенсированы эффектом затухания ЭС при его распространении в воде.

Литература

1. Белькович В. М., Иванова Е. Е., Ефременкова О. В. [и др.] Характеристика поисково-охотничьего поведения дельфинов // Поведение и биоакустика дельфинов. М.: ИОАН. 1978. С. 67–78.
2. Попов В. В., Супин А. Я. Слух китов и дельфинов. М.: ООО Товарищество научных изданий КМК. 2013.
3. Белькович В. М., Дубровский Н. А. Сенсорные основы ориентации китообразных. Л.: Наука. 1976.
4. Au W. W. L. Sonar of Dolphins. New York: Springer. 1993.
5. Иванов М. П. Устойчивость эхолокационной системы дельфина к воздействию пассивных и активных помех // Труды IY межд. конф. «Морские млекопитающие Голарктики». СПб. 2006. С. 218–222.
6. Римская-Корсакова Л. К., Дубровский Н. А. Определяется ли стратегия эхолокационного распознавания целей у дельфинов слуховым периферическим кодированием? // Акуст. журн. 2006. 52. С. 521–530.
7. Au W. W. L., Benoit-Bird K. J. Automatic gain control in the echolocation system of dolphin // Nature. 2003. 423. 861–863.
8. Римская-Корсакова Л. К., Теплов В. Н., Дубровский Н. А. Проявление динамического кодирования амплитудно-модулированных звуков волокнами слухового нерва // Российс. Физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 2003. 89. С. 700–714.