

ПОДСТРОЙКА ЭХОИМПУЛЬСОВ, ОТРАЖЕННЫХ ОТ РАСПОЛОЖЕННЫХ НА РАЗНЫХ ДИСТАНЦИЯХ ОБЪЕКТОВ, ПОД СЛУХОВУЮ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ У ДЕЛЬФИНОВ: МОДЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2021 г. Л.К. Римская-Корсакова*, А.А. Родионов**, М.П. Иванов***

*АО «Акустический институт имени академика Н.Н. Андреева», 117036, Москва, ул. Шверника, 4

E-mail: lkrk@mail.ru

**Институт океанологии РАН (Санкт-Петербургский филиал),
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 5

E-mail: sPPP@spbrc.nw.ru

***Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

E-mail: 20mivanov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.05.2020 г.

После доработки 14.07.2020 г.

Принята к публикации 23.12.2020 г.

Дельфины при эхолокации во время охоты излучают зондирующий импульс и принимают эхоимпульс, на основании которого обнаруживают и идентифицируют жертву в фазе поиска. В фазе захвата дельфины нуждаются в стабильной слуховой реакции на эхоимпульс. Для объяснения особенностей восприятия эхоимпульсов в фазах поиска и захвата моделировали вызванную импульсами реакцию ансамбля высокочастотных периферических волокон. Пара импульсов с центральными частотами в 70 кГц, разными межимпульсными интервалами и пиковыми амплитудами была моделью зондирующего импульса и эхоимпульса. Импульсы поступали на вход модели, имеющей разные этапы обработки, включая преобразование рецепторного потенциала волосковых клеток в последовательность потенциалов действия ансамбля волокон слухового нерва. Показано, что для воспроизведения временной структуры импульсов в реакции ансамбля необходимо соответствие возникшего рецепторного потенциала порогам реакций большинства волокон ансамбля. При коротких интервалах между импульсами в паре воспроизведению временной структуры второго импульса (эхоимпульса) способствовало повышение порогов реакций волокон ансамбля за счет рефрактерных свойств, вызванных действием первого импульса (модели зондирующего импульса). При больших интервалах между импульсами в паре за воспроизведение структуры второго импульса (эхоимпульса) могли отвечать вариации пиковых значений амплитуд первого импульса (модели зондирующего импульса). Показано, что метод моделирования — удобный способ для выявления различий способов согласования эхоимпульсов со слуховой чувствительностью дельфинов в фазах поиска и захвата жертвы.

Ключевые слова: эхолокация, периферическое кодирование, волокна слухового нерва, воспроизведение временной структуры эхоимпульсов.

DOI: 10.31857/S0006302921020198

Дельфины используют эхолокацию для навигации и во время охоты [1, 2]. Они излучают зондирующие импульсы и принимают отраженные от объектов эхоимпульсы. Зондирующие импульсы имеют малую длительность (<100 мкс), высокую частоту (50–130 кГц) и интенсивность (~ 230

дБ отн. 1 мкПа). Анализируя эхоимпульсы, дельфины определяют направление на источник с точностью $\pm 1^\circ$, обнаруживают и распознают объекты, незначительно отличающиеся по размеру, форме и материалу. Эхолокатор дельфина имеет преимущества перед средствами гидроакустики при поиске малоразмерных объектов, расположенных в толще воды, на дне, под слоем ила или подо льдом, т.е. при наличии шумов, донной и объемной реверберации, рассеяния звуков на

Сокращения: ЗИ — зондирующий импульс, ЭИ — эхоимпульс, СВП — слуховые вызванные потенциалы, ВВК — внутренние волосковые клетки, ВСН — волокна слухового нерва.

границах сред. Поэтому изучение эхолокационных механизмов у дельфинов, в том числе методами моделирования, имеет фундаментальное и практическое значение.

Дельфины кормятся во время охоты, в которой выделяют фазы поиска и захвата жертвы [3]. Слуховой анализ эхоимпульсов в фазе поиска позволяет дельфину обнаружить и идентифицировать жертву, а в фазе захвата – иметь стабильную от нее реакцию.

Стабилизацию слуховых реакций на эхоимпульсы наблюдали при лоцировании дельфинами алюминиевого цилиндра на дистанциях в 1–8 м, т. е. при интервалах между зондирующими импульсами (ЗИ) и эхоимпульсами (ЭИ) в 1–10 мс [4–6]. Зарегистрированные на этих дистанциях слуховые вызванные потенциалы (СВП) ствола мозга дельфинов в ответ на ЭИ были постоянными. Постоянству амплитуд СВП при уменьшении дистанции, как полагали авторы, способствовало снижение слуховой чувствительности к ЭИ за счет повышения эффекта маскировки, вызванной ЗИ, но рост пиковых амплитуд ЭИ за счет уменьшения затухания звука в воде. Временная маскировка способствовала подстройке чувствительности слуха дельфина под интенсивность отраженного от объекта ЭИ, и поэтому получению стабильной информации о жертве в фазе захвата на дистанциях в 1–8 м.

На средних дистанциях до объектов, составляющих примерно 20–60 м, дельфины излучают каждый следующий ЗИ после приема предыдущего эхоимпульса. При этом дельфины варьируют в широком диапазоне интенсивность зондирующих импульсов при обнаружении или распознавании объектов как в экспериментальном бассейне [1, 7], так и при свободном плавании [8, 9]. На целесообразность вариаций интенсивности ЗИ как способа подстройки эхоимпульсов под слуховую чувствительность дельфина в точке приема указывали данные моделирования свойств периферического кодирования импульсных звуков [10].

На больших дистанциях до объектов, превышающих 100 м, дельфины излучали пачки ЗИ с периодами следования в 140–160 мс [11]. Внутри пачки имели место вариации интенсивностей ЗИ и задержек между ЗИ от 15 до 20 мс. При таких задержках временная маскировка не должна влиять на слуховое восприятие отдельных эхоимпульсов в пачке [6]. Поэтому можно предположить, что вариации интенсивности ЗИ в пачке могли подстраивать интенсивность эхоимпульсов под слуховую чувствительность дельфина в точке приема и тем самым способствовать идентификации жертвы (объекта) на этапе его обнаружения.

Целью данной работы было моделирование свойств *временного* периферического кодирования

высокочастотных звуков в интересах объяснения особенностей слухового приема дельфинами эхоимпульсов, отраженных от объектов, расположенных на коротких и дальних дистанциях. Также ставились задачи определения целесообразности варьирования амплитуд ЗИ в пачках при поиске жертвы на дальних дистанциях и определения причин, по которым вызванная эхоимпульсом реакция ансамбля могла быть стабильной в фазе захвата жертвы.

Считается, что на периферии слуховой системы млекопитающих тонкая временная структура сигналов с частотами выше 4 кГц не воспроизводится, поскольку импульсные отклики базилярной мембраны сглаживают реакции рецепторных внутренних волосковых клеток (ВВК), обладающих интегрирующими свойствами [12]. Постоянную времени интегрирования оценивают примерно в 0.2 мс. Сглаживание компенсируют реакции наборов волокон слухового нерва (ВСН), связанных с одной ВВК, а также генерация потенциалов действия (спайков) ВСН, приуроченных к возрастающей части рецепторного потенциала ВВК [13, 14]. Ограничения числа ВСН, имеющих свойства восстановления возбудимости (рефрактерностью и адаптацией), могут привести к появлению особенностей периферического кодирования временной структуры высокочастотных импульсов, рассмотрению которых посвящена данная работа. Под периферическим кодированием импульсов мы понимали преобразование аналогового рецепторного потенциала ВВК в последовательность спайков ансамбля ВСН.

Следует отметить, что возникшая в ответ на высокочастотный импульс реакция ансамбля ВСН вызывает последовательные реакции нейронных структур прямого слухового пути, которые ответственны за формирование СВП и слуховые реакции дельфинов в целом. Учитывая потребность дельфинов в быстром реагировании на принятые эхоимпульсы, учитывая короткий путь формирования слуховых реакций, можно ожидать проявлений свойств периферического кодирования в характеристиках СВП и слуховых реакциях дельфинов.

МОДЕЛИРОВАНИЕ РЕАКЦИЙ АНСАМБЛЯ ВОЛОКОН СЛУХОВОГО НЕРВА

В работе была использована модель волокна слухового нерва [10, 13–15], включающая несколько этапов преобразований входного сигнала $X(t)$. К ним относятся:

1. Полосовая фильтрация сигнала $X(t)$, воспроизводящая фильтрующие свойства базилярной мембраны (выходная функция $Y(t)$).

2. Детектирование и интегрирование, участвующие в формировании рецепторных потенциалов моделей ВВК (выходная функция $R(t)$).

3. Формирование синаптического потенциала модели волокна слухового нерва (выходная функция $G(t)$) в виде пуассоновского случайного процесса со средней и дисперсией, пропорциональные функции $R(t)$; для воспроизведения спонтанной активности дисперсию функции $G(t)$ увеличивали на некоторую величину.

4. Генерация потенциалов действия (спайков P_i) при условии, что функция $G(t)$ превышает пороговую функцию $H(t)$;

5. Изменение пороговой функции $H(t)$ модели волокна после генерации спайка, включающее мгновенное повышение порога и его постепенное восстановление за 20–30 мс до начального значения, а также повышение текущего значения порога на остаточное значение порога, бывшее в момент генерации нового спайка после генерации предыдущего спайка. Такой механизм повышения порога позволял достоверно воспроизводить в моделях ВСН свойства рефрактерности и адаптации реальных ВСН [16].

Параметры моделей ВСН были подобраны так, чтобы воспроизвести известные свойства реакций реальных ВСН наземных млекопитающих. Дельфины не являются обычными лабораторными животными, и прямые исследования реакций ВСН у дельфинов невозможны. Поэтому адекватность использованной модели подтверждали путем воспроизведения свойств реальных СВП дельфинов, особенностей слухового восприятия импульсных звуков у дельфинов [17–19]. Модельные СВП получали путем свертки реакции ансамбля ВСН с «элементарным» СВП, в основе которого был реальный СВП дельфина, полученный на одиночный щелчок.

Следует отметить, что на этапе моделирования импульсных откликов базилярной мембраны мы не учитывали нелинейные свойства смещений базилярной мембраны [20]. Динамический диапазон используемой модели периферии был существенно уже реального динамического диапазона слуховой системы дельфина, достигающего почти 200 дБ отн 1 мкПа. Поэтому моделирование было направлено на выявление качественных закономерностей кодирования тонкой временной структуры эхоимпульсов, у которых пиковые значения амплитуд менялись в динамическом диапазоне модели периферии. Нас интересовали свойства преобразования профиля входного сигнала ($X(t)$) в последовательность потенциалов действия (спайков), которую генерировал ансамбль ВСН ($P_i(t)$).

Входными сигналами модели $X(t)$ были одиночные импульсы, а также пары или тройки импульсов, временные профили которых спадали в

течение 50 мкс и были близки профилям и длительностям зондирующих импульсов дельфинов-афалин [1]. Центральная частота импульсов была равна 70 кГц. Эхоимпульсы, отраженные от реальных жертв дельфинов, а также от мишеней, используемых в экспериментах, чаще всего состоят из наборов отражений зондирующих импульсов, интервалы между которыми могут быть менее ста микросекунд. Поэтому моделями эхоимпульсов были пары и тройки коротких импульсов с межимпульсными интервалами меньшими 100 мкс.

Характеристическая частота моделей ВСН, соответствующая частоте настройки фильтра базилярной мембраны, была равна 70 кГц. Шаг вычисления составлял 1 мкс. В ответ на однократное предъявление одиночных, пар или троек импульсов получали реакцию ансамбля из 300 моделей волокон в виде гистограммы $P_i(t)$. Пиковые амплитуды импульсов выражали в дБ относительно амплитуды одиночного импульса на пороге реакции ансамбля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Восстановление временной структуры импульсов в реакции ансамбля моделей волокон. На рис. 1а представлены реакции разных блоков модели на пару надпороговых импульсов с амплитудами в 19 дБ и межимпульсными интервалами T в 12.8 мс. Показаны профили входных сигналов $X(t)$ и импульсных откликов базилярной мембраны $Y(t)$, сглаженные рецепторные потенциалы ВВК $G(t)$, а также суммарные реакции ансамбля волокон $P_i(t)$. Данные рис. 1а показали, что профиль функции $G(t)$, вызванный первым импульсом, не соответствует профилю $Y(t)$. За счет интегрирующих свойств ВВК потенциал $G(t)$ сначала возрастал, а потом плавно спадал до нуля. Максимум потенциала $G(t)$ приходился на окончание функции $Y(t)$. Интегрирующие свойства ВВК способствовали повышению отношения сигнал/шум, но нарушали воспроизведение временной структуры импульса. Структуру восстанавливала суммарная реакция ансамбля ВСН.

При низких пиковых амплитудах импульсов (19 дБ) каждое волокно ансамбля (из-за рефрактерности) могло генерировать не более одного спайка в момент, когда положительный градиент потенциала $G(t)$ превышал пороговую функцию $H(t)$. За счет внутреннего шума (спонтанной активности) профили функций $G(t)$ в разных волокнах ансамбля отличались случайным образом, поэтому возникшие в разных волокнах спайки были не синхронизированы. Появление спайков было приурочено к разным частям возрастающей части потенциала $G(t)$, и поэтому суммарная реакция ансамбля $P_i(t)$ восстанавливала профиль функции $Y(t)$ (рис. 1а). Данный способ кодирова-

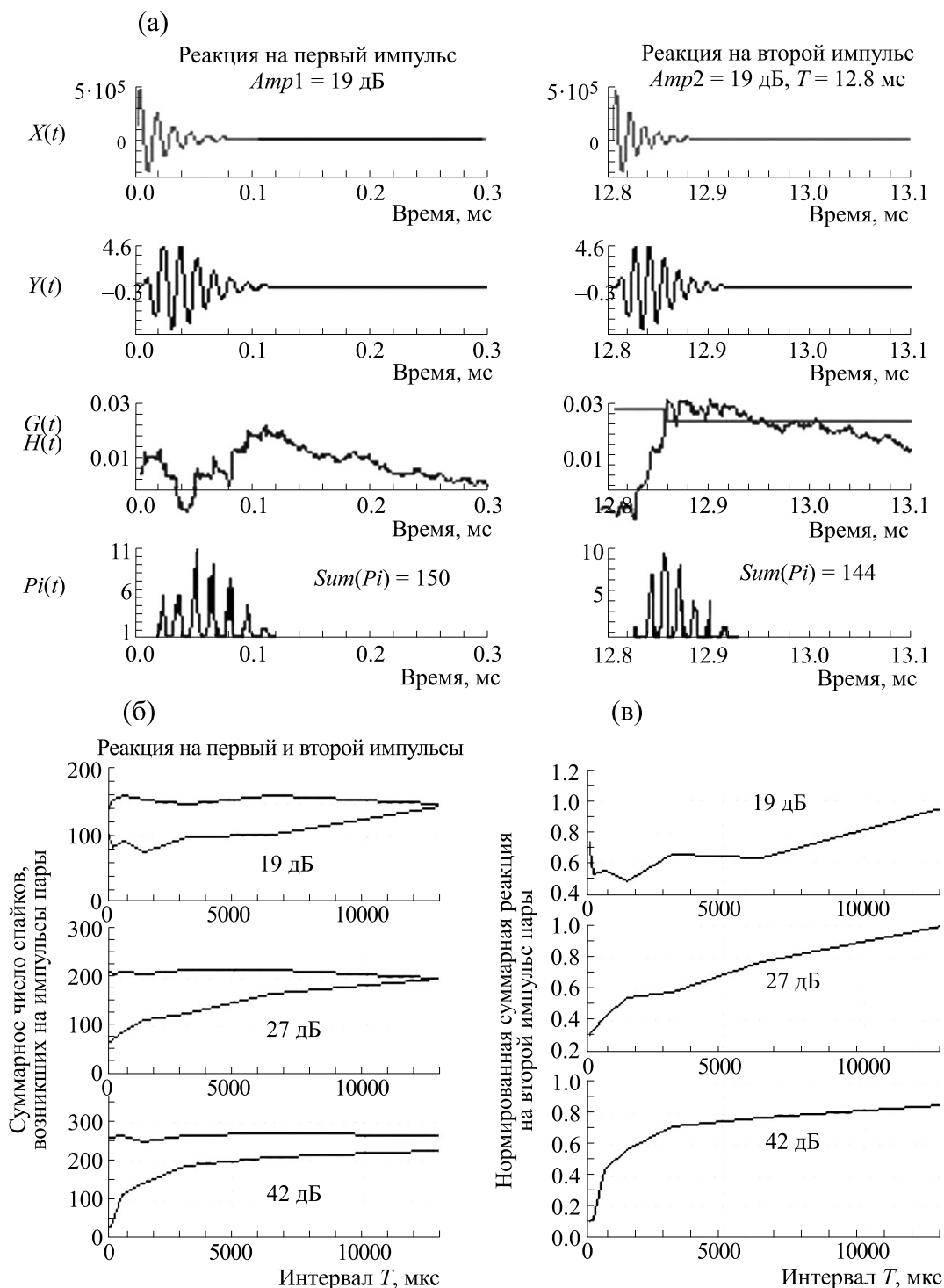


Рис. 1. Реакции разных блоков модели на пару равновеликих импульсов с пиковыми амплитудами в 19 дБ и задержкой T в 12.8 мс (а); зависимости от задержки T суммарного числа спайков, вызванных импульсами пары (б) и нормированной суммарной реакции на второй импульс пары (в). Параметры на (б) и (в) – значения пиковых амплитуд импульсов в дБ относительно амплитуды импульса на пороге. По осям абсцисс: на (а) – время в мс, на (б) и (в) – величина интервала T в мс; по осям ординат: на (а) – амплитуды в усл. ед.; на (б) – число спайков на каждом шаге; на (в) – отношение суммарной реакции на второй импульс. $Sum(Pi)$ – суммарное число спайков, возникшее в ансамбле в ответ на экосигнал. $X(t)$, $Y(t)$, $G(t)$, $H(t)$, $Pi(t)$ и $Sum(Pi)$ – см. объяснения в тексте.

ния пар низко амплитудных импульсов в ансамбле ВСН был назван стохастическим [21].

На рис. 1б показаны зависимости суммарного числа спайков, возникших на импульсы пары, от интервала между ними, а на рис. 1в — кривые восстановления реакции на второй импульс как зависимости нормированной амплитуды реакции на второй импульс от интервала между импульсами пары. Зависимости были получены при трех амплитудах импульсов (19, 27 и 47 дБ).

При амплитудах импульсов в 19 и 27 дБ и межимпульсном интервале в 0.8 мс суммарное число спайков, возникших на первый импульс в паре, соответствовало числу среагировавших волокон и было больше числа спайков (волокон), возникших на второй импульс (рис. 1б). Уменьшение суммарной реакции $Sum(P_i)$ на второй импульс обусловлено конечным числом волокон в ансамбле, рефрактерными свойствами и низкими значениями потенциалов $G(t)$. При низких амплитудах на второй импульс могли ответить только те волокна, которые *еще не ответили* на первый импульс. При интервале в 13 мс реакция на второй импульс восстановилась полностью (рис. 1в): суммарные реакции $Sum(P_i)$, а также профили реакций на первый и второй импульс были одинаковыми (рис. 1а). Реакция на второй импульс при увеличении интервала повышалась, так как с течением времени увеличивалось число волокон, готовых ответить в случайный момент времени. Чем меньше были амплитуды импульсов, тем меньше волокон отвечало на первый импульс, тем больше волокон отвечало на второй, тем меньше реакция на второй импульс зависела от межимпульсного интервала.

При наибольшей амплитуде импульсов в 42 дБ практически все волокна в ансамбле ответили на первый импульс (т.е. $Sum(P_i) \sim 280$) (рис. 1б). Поэтому при интервале в 0.8 мс число спайков, вызванных вторым импульсом, было почти равно нулю. Восстановление реакции на второй импульс отличалось от такового при амплитудах импульсов в 19 и 27 дБ (рис. 1в). При амплитуде в 42 дБ восстановление было более быстрым при задержках в 1–7 мс. Однако при задержке в 13 мс суммарная реакция на второй импульс была меньше таковой на первый импульс. При высоких амплитудах на второй импульс отвечали те волокна, которые уже ответили на первый импульс. Поэтому восстановление реакции на второй импульс соответствовало изменению порогов волокон вследствие рефрактерности и адаптации. Такой способ кодирования пары импульсов был назван детерминистическим [19].

Таким образом, воспроизведение временной структуры пары импульсов зависело от амплитуд импульсов и интервалом между ними. Стохастический способ кодирования, реализуемый ансам-

блем волокон слухового нерва, позволяет воспроизвести временную структуру низкоамплитудных импульсов, входящих в пару, а также структуру пар импульсов. Воспроизведение структуры тем точнее, чем точнее соответствие потенциала $G(t)$ порогу реакции волокон в ансамбле. Способ кодирования пар высокоамплитудных импульсов — детерминистический. Восстановление реакции на второй импульс определяется свойствами рефрактерности и адаптации волокон ансамбля. Воспроизведение структуры пары импульсов зависело от интервала между ними.

Моделирование эффекта стабилизации слуховых реакций. Учитывая рассмотренные выше свойства, можно объяснить эффект стабилизации реакции на эхоимпульс, наблюдаемый у дельфинов при эхолокации объектов на коротких дистанциях [6]. В модельном эксперименте входным сигналом $X(t)$ была пара разновеликих импульсов (рис. 2). Первый импульс пары был моделью зондирующего импульса (ЗИ), а второй — моделью эхоимпульса (ЭИ). Чтобы учесть уменьшение амплитуды ЭИ при увеличении задержки между ЗИ и ЭИ за счет свойств распространения звука в воде, амплитуду модели ЭИ уменьшали согласно выражению $Amp2 = Amp1/(2TV)$, где $Amp1$ и $Amp2$ — амплитуды моделей ЗИ и ЭИ; T — задержка ЭИ относительно ЗИ; V — скорость звука в воде. Поэтому при пиковой амплитуде модели ЗИ в 42 дБ при задержке между ЭИ и ЗИ в 39 мс амплитуда ЭИ составляла 6 дБ (рис. 2а), а вызванные ЗИ и ЭИ реакции $Sum(P_i)$ — 286 и 20 спайков соответственно (рис. 2а).

При приближении к жертве дельфин генерировал стабильные по амплитуде ЗИ и принимал ЭИ, амплитуды которых возрастали при уменьшении задержки. При высокой амплитуде ЗИ ансамбль волокон кодировал пару, включающую ЗИ и ЭИ, детерминистическим способом, а реакция на ЭИ была под влиянием свойств рефрактерности и адаптации волокон ансамбля. За счет двух взаимоисключающих процессов — повышения амплитуды ЭИ вследствие распространения звука в воде и уменьшения реакции ансамбля, вызванной ЭИ, вследствие рефрактерных свойств волокон — реакция на ЭИ была постоянной при $T < \sim 10$ –13 мс (рис. 2г).

Таким образом, моделирование объяснило наблюдаемую при коротких задержках T стабилизацию слуховых реакции на эхоимпульсы у дельфинов при их приближении к объекту [4–6] или жертве в фазе захвата.

Роль варьирования амплитуд зондирующих импульсов в пачках при поиске жертвы на дальних дистанциях. Оценим значение варьирования амплитуд зондирующих импульсов в пачке, излучаемой дельфинами в фазе поиска жертвы на

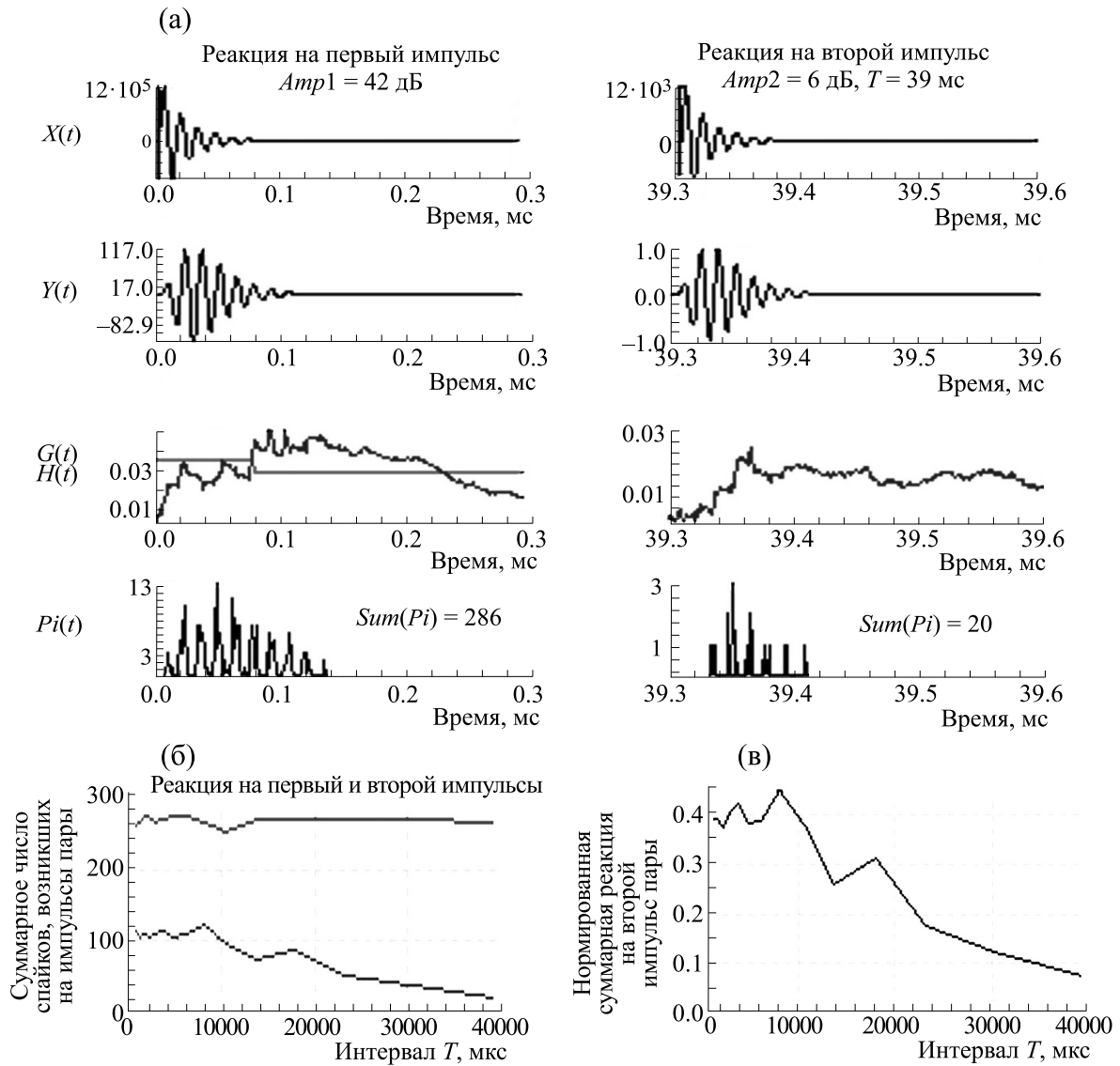


Рис. 2. Реакции блоков модели на пару разновеликих импульсов, имеющих пиковую амплитуду первого и второго импульсов в 42 и 6 дБ соответственно и с межимпульсным интервалом T в 39 мс (а). Зависимости суммарного числа спайков, возникших на импульсы пары (б) и нормированной суммарной реакции на второй импульс (в) от величины интервала T . Остальные обозначения, как на рис. 1.

дальних дистанциях [11]. После излучения пачки ЗИ дельфин принимает пачку эхоимпульсов. Временная структура ЭИ формируется при отражении ЗИ от жертвы и может включать в себя несколько импульсных компонентов. В нашем случае моделью пачки ЭИ (рис. 3) были три импульсных комплекса, каждый из которых включал в себя три импульсных компонента с одинаковыми частотами в 70 кГц, амплитудами, равными Amp , $Amp/10$, $Amp/3$, и интервалами между компонентами в 90 и 70 мкс (функция $X(t)$). Интервалы между ЭИ были равны 10 мс. Амплитуду Amp варьировали вблизи порога реакции большинства моделей волокон в ансамбле, полагая, что такая

ситуация имеет место при приеме ЭИ, пришедших с дальних дистанций.

Значения пиковых амплитуд компонентов ЭИ превышали пороги реакции волокон ансамбля не более чем на 15 дБ. При задержках между ЭИ в 10 мс реакция, вызванная предыдущим ЭИ, уже не влияла на реакцию, вызванную последующим ЭИ (рис. 1г). Увеличение амплитуды Amp приводило к росту суммарного числа спайков, вызванных ЭИ (рис. 3): при Amp в 3 или 8 или 11 дБ значения $Sum(Pi)$ составили 15 или 73 или 121 спайков.

Ансамбль волокон кодировал каждый из трех низкоамплитудных комплексов (модель ЭИ) сто-

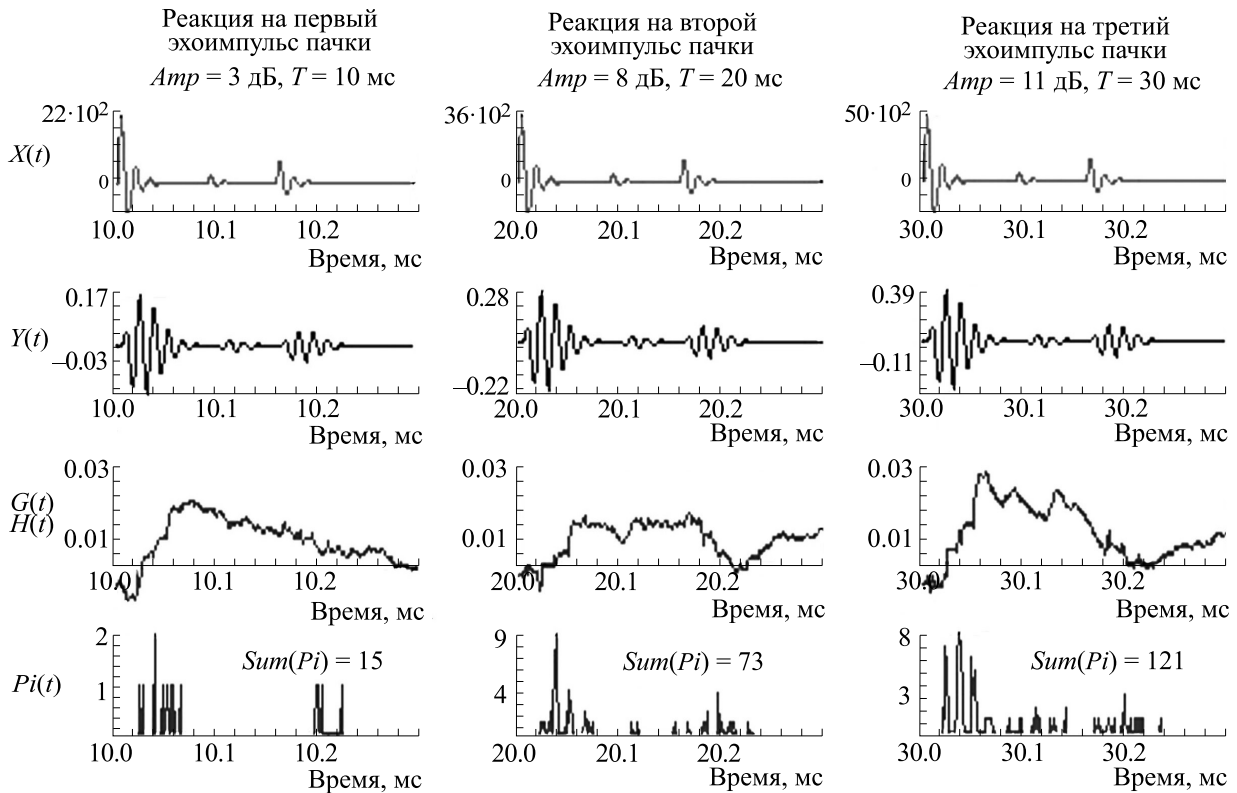


Рис. 3. Реакции разных блоков модели на пачку из трех импульсных комплексов (моделей эхоимпульсов пачки), каждый из которых имел три импульсных компонента. Интервалы между комплексами в пачке — 10 мс. Импульсные компоненты имели амплитуды Amp , $Amp/10$ и $Amp/3$. Задержки второго и третьего комплексов были равны 90 и 70 мкс. Остальные обозначения, как на рис. 1.

хастическим способом. При таком способе каждое волокно в ансамбле могло ответить только один раз, поэтому эффекты маскировки отдельных компонентов ЭИ при интервалах в 90 и 70 мкс не возникали (рис. 3). Профиль реакции на первый комплекс с амплитудой Amp в 3 дБ воспроизводил только два наибольших компонента. Реакции на двух других комплекса с амплитудами Amp в 8 и 11 дБ выявили три компонента. При Amp в 11 дБ реакция на средний наименьший компонент комплекса была подчеркнута по сравнению таковым в профиле $X(t)$. Это важное свойство кодирования импульсных звуков. За подчеркивание компонентов комплексов отвечали интегрирующие свойства ВВК и стохастический способ кодирования в ансамбле ВСН.

Таким образом, при большой скважности пачки, состоящей из трех моделей ЭИ (рис. 3), периферическое кодирование каждого из них осуществлялось стохастическим способом и не зависело от кодирования других импульсов. Близкорасположенные импульсные компоненты моделей ЭИ также не маскировали друг друга. Вариации параметра Amp способствовали точности воспроизведения временной структуры модели ЭИ. Можно предположить, что излучение пачек

ЗИ и прием пачек ЭИ позволяет дельфину надежно обнаружить жертву на дальних дистанциях, а варьирование амплитуд ЭИ вследствие варьирования амплитуд ЗИ позволяет дельфину идентифицировать жертву на этапе обнаружения.

Воспроизведение временной структуры подпороговых импульсов. Интегрирующие свойства ВВК направлены на повышение отношения сигнал/помех, но могут быть полезными при обнаружении эхоимпульсов дельфинами, например, в условиях реверберации.

На рис. 4 сравниваются реакции, полученные на одиночный импульс, и три импульса с межимпульсными интервалами в 100 мкс. Импульсы имели подпороговые амплитуды. Одиночный импульс и три импульса могли быть закодированы только стохастическим способом. Реакция ансамбля на одиночный импульс содержала 1 спайк, возникший в случайный момент времени. Однако реакция, вызванная тремя импульсами, точно воспроизвела реакцию на третий импульс, поскольку рецепторный потенциал $G(t)$ имел нарастающий профиль. Таким образом, воспроизведению временной структуры импульсов способствовали интегрирующие свойства рецепторных потенциалов $G(t)$ и стохастический способ

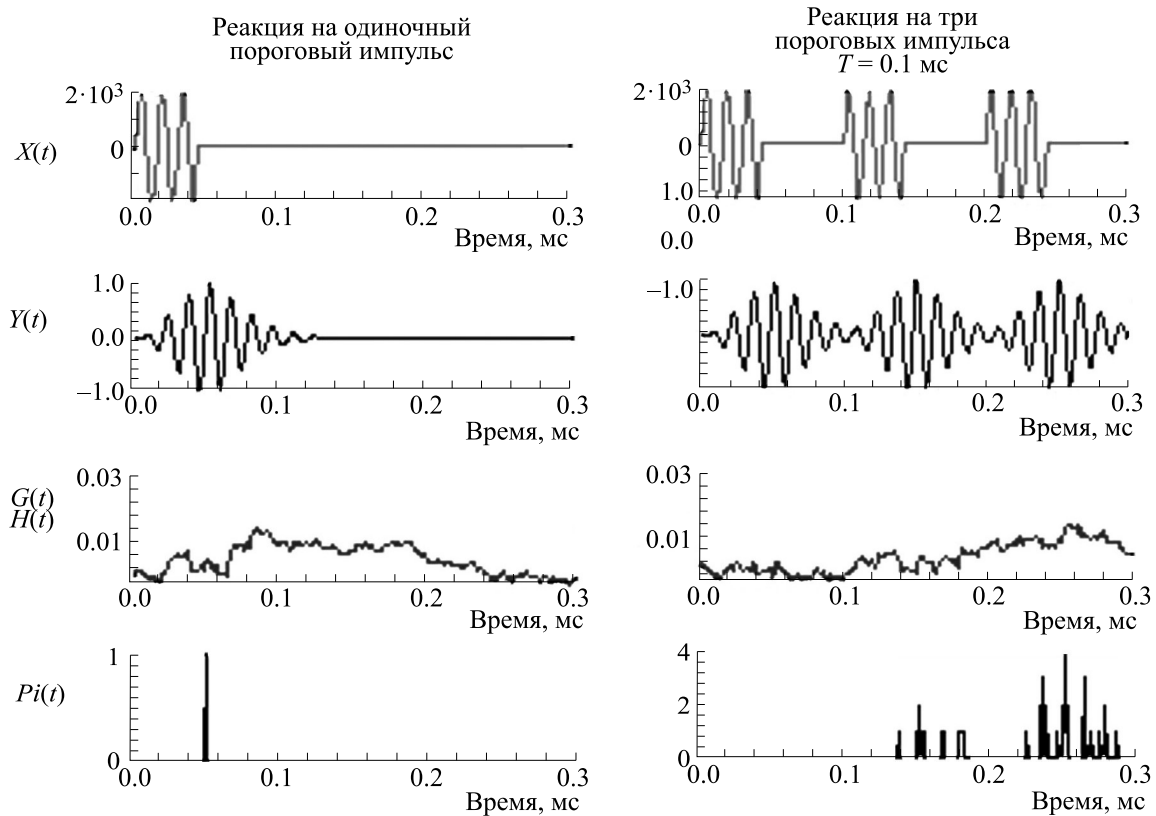


Рис. 4. Реакции разных блоков модели на одиночный импульс и три пороговых импульса с межимпульсными интервалами в 100 мкс. Остальные обозначения, как на рис. 1.

кодирования импульсов в ансамбле, а также соответствие потенциалов $G(t)$ порогу реакции большинства волокон в ансамбле (рис. 4). Группа из трех импульсов могла воспроизводить случай обнаружения эхоимпульсов в присутствии отражений у дельфинов.

Воспроизведение временной структуры импульсов в шуме. Пример выделения временной структуры пары равновеликих импульсов в шуме показан на рис. 5.

Дисперсия шума в этом примере соответствовала пиковой амплитуде импульсов. Поэтому профиль пары импульсов не проявился в профиле смеси сигнала и шума (в функции $X(t)$). Однако модели волокон обладали свойствами адаптации, т.е. волокна могли менять свою чувствительность под действием продолжительных тонов или шумов (в моделях волокон повышение потенциалов $G(t)$ вызывало повышение порогов $H(t)$). Пару импульсов предъявляли через 30 мс после начала шума, т.е. после изменения порогов $H(t)$ волокон. Поэтому ансамбль ВСН мог выявить присутствие пары импульсов в шуме. Чем больше волокон в ансамбле (в приведенном примере число волокон было увеличено в три раза), тем точнее ансамбль воспроизводил структуру входного сигнала.

Таким образом, интегрирующие свойства рецепторных потенциалов $G(t)$ и увеличение числа волокон в ансамбле способствует повышению отношения пиковых амплитуд эхоимпульсов к уровню шума, при котором возможно воспроизведение временной структуры эхоимпульсов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим значение и место данной работы в широком поле исследований эхолокационных способностей дельфинов.

Целенаправленные изменения частоты следования и интенсивности зондирующих импульсов при лоцировании дельфинами объектов в экспериментальных условиях выявлены давно [1, 2, 22]. У диких дельфинов разных видов обнаружена динамическая связь между частотой повторения, интенсивностью излучаемых зондирующих импульсов и дистанцией до объекта локации [8, 9]. Специальная система регистрировала зондирующие импульсы (ЗИ), оценивала расстояние до дельфина, интенсивность (уровень звукового давления) и частоту повторения ЗИ. По мере приближения к объекту дельфины корректировали частоту повторения. Интенсивности ЗИ, как пра-

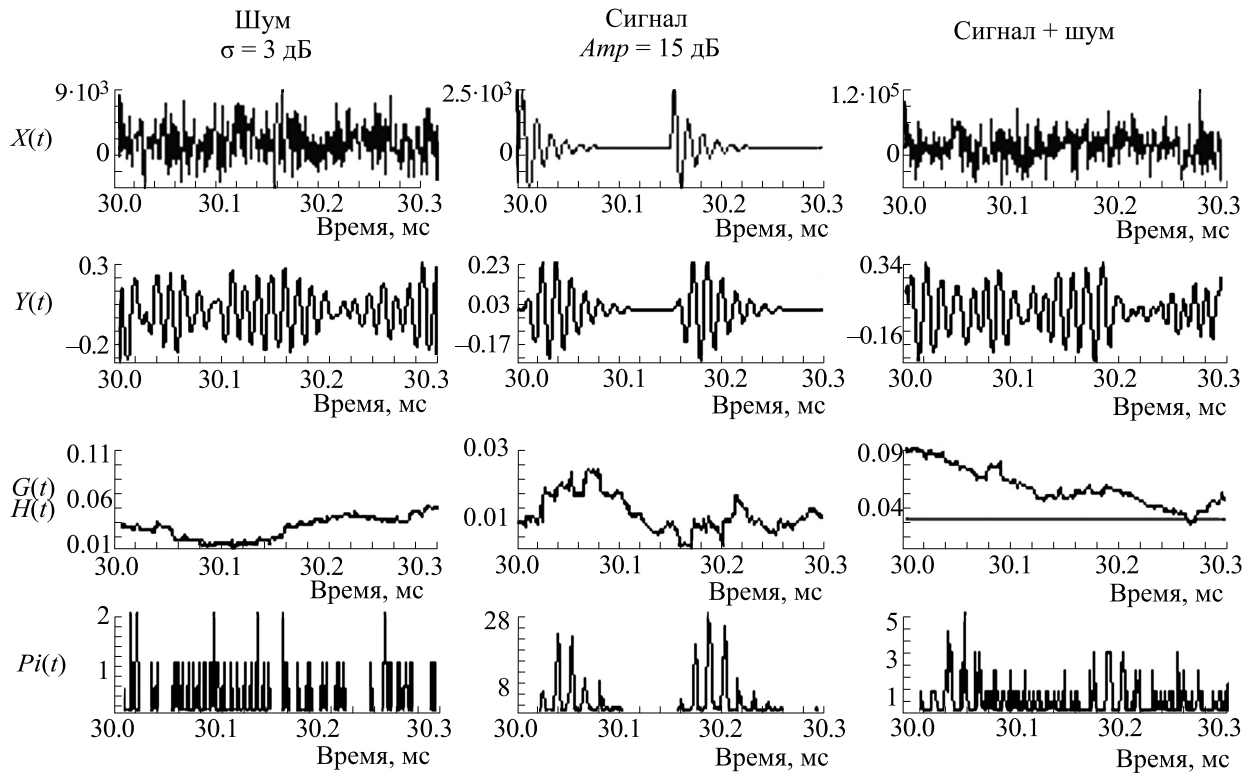


Рис. 5. Реакции разных блоков модели на полосовой шум, пару импульсов с межимпульсным интервалом в 150 мкс и смесь пары импульсов и шума. Остальные обозначения, как на рис. 1.

вило, были высокими при низкой частоте повторения, но уменьшались при увеличении частоты повторения. Изменчивость интенсивности ЗИ при изменении дистанции до объекта наилучшим образом аппроксимировала функция вида $Amp(R) = 20 \log R$, где R – дистанция. Выявленная зависимость указывала, что эхолокатору дельфина присущи свойства систем с автоматической регулировкой усиления (АРУ). Однако регулировка осуществлялась не при приеме эхоимпульсов, а при излучении зондирующих импульсов. Это явление назвали динамическим управлением уровня эхолокационного источника. Есть мнение [23], что динамическое управление является не результатом познавательного процесса, а естественным следствием способа генерации ЗИ у дельфинов. Дельфины генерируют каждый следующий ЗИ после приема отраженного от объекта ЭИ, поэтому частота повторения ЗИ повышается при приближении дельфина к объекту. Щелчки генерируются в назальной системе дельфина путем управления потоком воздуха через акустические губы. Сначала дельфин создает повышенное давление в своей назальной системе, а затем испускает серию ЗИ с относительно низкой

частотой повторения. Авторы предположили, что дельфины способны поддерживать излучаемую акустическую энергию относительно постоянной для каждого цикла повышения давления, поэтому амплитуда ЗИ могла быть высокой при низкой частоте повторения, но должна снижаться по мере увеличения частоты повторения. Было также показано [8, 9], что пиковые амплитуды ЗИ, зарегистрированные на одном и том же расстоянии до объекта, варьировали в диапазоне ± 20 дБ. Причины таких значительных вариаций точно неизвестны.

В данной работе приводятся аргументы в пользу целесообразности вариаций интенсивности зондирующих импульсов. Интенсивность эхоимпульсов зависит от интенсивности ЗИ, расстояния до объекта, силы цели объекта, поглощения звука в среде. При отсутствии априорной информации об объекте вариации интенсивности ЗИ могут помочь дельфину выявить объект за счет подстройки ЭИ под слуховую чувствительность, имеющую место в точке приема ЭИ. Однако надо признать, что значительные вариации интенсивности зондирующих импульсов у дельфинов имеют место как на стадии поиска объекта, так и после его обнаружения.

Другим аргументом в пользу целесообразности варьирования интенсивности ЗИ мог быть способ кодирования высокочастотных импульсов во внутреннем ухе дельфинов, направленный на сохранение максимально полной частотной и временной информации об ЭИ. Под кодированием мы понимали преобразование аналогового рецепторного потенциала внутренних волосковых клеток в последовательность потенциалов действия (спайков) ансамбля волокон слухового нерва. Одиночное инерционное волокно не может воспроизвести временную структуру высокочастотного звука, но, согласно принципу, это может сделать реакция ансамбля ВСН. Принцип залпов был декларирован, но специально не исследован. Морфологические изменения в улитке дельфинов подчеркивают роль реакции ансамбля ВСН в слуховом анализе ЭИ. Количество рецепторных ВВК у дельфинов сопоставимо с таковым у других млекопитающих, в том числе человека, но число клеток спирального ганглия улитки, связанных с одной рецепторной клеткой, у дельфина заметно больше [24–26]. На ~3500 волосковых клеток у человека приходится ~30000 спиральных нейронов, а у афалины – ~95000 спиральных нейронов. В данной работе показано, что для точного воспроизведения тонкой временной структуры ЭИ в реакции ансамбля ВСН важна подстройка рецепторного потенциала $G(t)$ под чувствительность большинства волокон ансамбля. При такой подстройке реализуется стохастический способ кодирования ЭИ, эффективность которого тем выше, чем больше число волокон в ансамбле. Однако не только вариации интенсивности ЗИ могут способствовать подстройке.

Путем регистрации слуховых вызванных потенциалов у дельфинов [4, 5, 20] показано, что на коротких дистанциях до объектов за такую подстроку могло отвечать взаимодействие ЭИ и ЗИ. Высокоинтенсивный ЗИ мог маскировать ЭИ. Согласно полученным нами данным, основой такой маскировки, могли быть рефрактерные свойства волокон ансамбля, вызванные зондирующим импульсом. За счет этих свойств, пороги реакции волокон в ансамбле повышались и подстраивались под вызванный эхоимпульсом рецепторный потенциал волосковых клеток, поэтому реакция ансамбля воспроизвести временной профиль ЭИ (рис.2).

Еще один вариант слухового взаимодействия ЗИ и ЭИ на коротких дистанциях до объектов рассмотрен в работах [5, 6]. Авторы оценили слуховую чувствительность касатки по порогам появления СВП в ответ на тональные сигналы, которые излучали во время лоцирования животным мишеней. Показано, что пороги возникновения СВП, вызванные тональным сигналом одной и той же интенсивности, различались на 20 дБ, если

при предъявлении тонального сигнала дельфин лоцировал пространство, в котором присутствовала или отсутствовала мишень. При отсутствии мишени пороги были ниже. По мнению авторов, причиной наблюдаемых изменений порогов обнаружения могли быть стремянный рефлекс среднего уха или эффект слуховой адаптации. Эти эффекты могли подавлять реакцию на ЭИ.

Действительно, адаптацию, которая снижает слуховую чувствительность, вызывают длительные звуковые воздействия. На рис. 5 в данной работе приведен пример, в котором адаптация, вызванная шумом, способствовала обнаружению импульсного сигнала. Помимо этого, проведенные исследования [27, 28] показали, что благодаря свойствам адаптации выделение и анализ импульсных звуков, предъявляемых на фоне помеховых сигналов, может быть лучше, чем в тишине.

Известно, что громкие звуки провоцируют стремянный рефлекс, вызывающий защитное снижение слуховой чувствительности уже на уровне среднего уха. У летучих мышей чувствительность слуха понижается за счет сокращения мышц в среднем ухе непосредственно перед излучением ЗИ [29]. Однако роль среднего уха и механизмы его функционирования у дельфинов не ясны [24, 25]. Цепочка слуховых косточек усилена и жестко связана с кольцевыми связками, а сами косточки плотнее и массивнее, чем у наземных млекопитающих соответствующего размера. Такие изменения могут препятствовать рефлексу среднего уха [23].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Слуховое периферическое кодирование высокочастотных эхолокационных импульсов включает в себя преобразование рецепторных потенциалов волосковых клеток в последовательность потенциалов действия (спайков) ансамбля волокон. Моделирование показало, что ансамбль волокон может кодировать короткие звуки двумя способами. Низкоамплитудные импульсы могут быть закодированы ансамблем волокон стохастическим способом. При таком способе каждое волокно в ансамбле отвечает один раз, поэтому составляющие импульсных звуков не маскируют друг друга. Этот способ кодирования позволяет восстановить тонкую временную структуру короткого импульса. Восстановление тем точнее, чем ближе амплитуда одиночного импульса к порогу реакции большинства волокон слухового нерва. Способ кодирования пар высокоамплитудных импульсов с интервалами, превышающими единицы миллисекунд, детерминистический. В этом случае в ответ на пару импульсов волокна в ансамбле отвечают более одного раза. Реакция на второй импульс определяется свойствами вос-

становления возбудимости волокон ансамбля (рефрактерностью и адаптацией), вызывающими снижение возбудимости волокон после реакции на первый импульс. Поэтому восстановление временного профиля второго импульса пары может зависеть от амплитуд импульсов пары и задержки между ними.

2. Моделирование воспроизводит стабилизацию слуховых реакций на ЭИ, наблюдаемую при коротких задержках T между ЗИ и ЭИ. Пара импульсов (ЗИ и ЭИ) закодирована ансамблем волокон детерминистическим способом. Реакция на второй импульс (ЭИ) формируется с учетом рефрактерных свойств волокон ансамбля, возникающих под действием первого импульса, а также свойствами распространения ЭИ в воде. Такое взаимодействие может подстроить чувствительности слуховой системы дельфина под амплитуду отраженного от объекта ЭИ и обеспечить стабильную реакцию на ЭИ во время охоты в фазе захвата.

3. На средних дистанциях до объектов дельфины излучают следующий ЗИ после приема ЭИ, но варьируют интенсивность ЗИ в широком диапазоне. Моделирование указывает на целесообразность варьирования амплитуд ЗИ. Варьирование представляется механизмом подстройки интенсивности ЭИ под чувствительность слуха дельфина в точке приема, сформированную окружающими шумами.

Для обнаружения объектов на дальних дистанциях или объектов с малыми силами цели на средних дистанциях дельфины могут излучать пачки переменных по амплитуде ЗИ. Излучение пачек ЗИ и прием пачек ЭИ помогает дельфину надежно обнаружить жертву на дальних дистанциях, а варьирование амплитуд ЗИ (и поэтому ЭИ) позволяет идентифицировать жертву на этапе обнаружения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В. М. Белькович и Н. А. Дубровский, *Сенсорные основы ориентации китообразных* (Наука, Л., 1976).
2. W.W. L. Au, *Sonar of Dolphins* (Springer, N. Y., 1993).
3. В. М. Белькович, Е. Е. Иванова и О. В. Ефременкова, в сб. *Поведение и биоакустика дельфинов* (ИОАН, М., 1978), сс. 67–78.
4. А. Ya. Supin, P. E. Nachtigall, and M. Breese, *J. Acoust. Soc. Am.* **115**, 3218 (2004).
5. А. Ya. Supin, P. E. Nachtigall, and M. Breese, *J. Acoust. Soc. Am.* **123**, 534 (2008).
6. В. В. Попов и А. Я. Супин, *Слух китов и дельфинов* (ООО «Товарищество научных изданий КМК», М., 2013).
7. Н. А. Дубровский, Л. К. Римская-Корсакова и Р. П. Трошенкова, в сб. *Докл. XI Всесоюз. акустич. конф-ии*, секция Ц (М., 1991), сс. 9–12.
8. W. W. L. Au and K. J. Benoit-Bird, *Nature* **423**, 861 (2003).
9. S. Li, D. Wang, K. Wang, and T. Akamatsu, *J. Acoust. Soc. Am.* **120**, 1803 (2006).
10. Л. К. Римская-Корсакова и Н. А. Дубровский, *Акустич. журн.* **52**, 521 (2006).
11. М. П. Иванов, в сб. *Труды IY между. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»* (СПб, 2006), сс. 218–222.
12. P. M. Sellick and I. J. Russell, *Hear. Res.* **2** (3–4), 439 (1980).
13. Л. К. Римская-Корсакова и Н. А. Дубровский, *Сенсорные системы* **4**, 92 (1990).
14. N. A. Dubrovsky and L. K. Rimskaya-Korsakova, in *Marine Mammal Sensory Systems* (Plenum Press, N.Y., 1992), pp. 223–233.
15. N.A. Dubrovsky and L.K. Rimskaya-Korsakova, *Neural Network World* **6**, 577 (1996).
16. Н. Г. Бибииков и Г. А. Иваницкий, *Биофизика* **30**, 141 (1985).
17. Н. Г. Бибииков, Л. К. Римская-Корсакова, А. В. Занин и Н. А. Дубровский, в сб. *Электрофизиология сенсорных систем морских млекопитающих*, под ред. В. Е. Соколова (Наука, М., 1986), сс. 56–84.
18. Л. К. Римская-Корсакова, *Сенсорные системы* **12**, 376 (1998).
19. Л. К. Римская-Корсакова и Н. А. Дубровский, *Сенсорные системы* **17**, 1 (2003).
20. L. Robles and M. A. Ruggero, *Physiol. Rev.* **81**, 1305 (2001).
21. Л. К. Римская-Корсакова, *Акустич. журн.* **63**, 436 (2017).
22. Л. Р. Гиро и Н. А. Дубровский, *Морское приборостроение, сер. Акустика*, **2**, 84 (1972).
23. S. H. Ridgway, W. W. L. Au, *Encyclopedia of Neuroscience* **4**, 1031 (2009).
24. D. R. Ketten, *Bioacoustics* **8**, 103 (1997).
25. D.R. Ketten, in *Hearing by Whales and Dolphins*, Ed. by W. W. L. Au, A. N. Popper, and R. R. Fay, (Springer-Verlag, N.Y., 2000), pp. 43–108.
26. E. G. Wever, J. G. McCormic, H. Palin, and S. H. Ridgway, *Proc. Math. Acad. Sci. USA* **68**, 2381 (1971).
27. Л. К. Римская-Корсакова, *Изв. РАН. Сер. физ.* **70**, 138 (2006).
28. L. K. Rimskaya-Korsakova, *J. Optic. Technol.* **72**, 383 (2005).
29. L. A. Simmons, A. J. M. Moffat, and W. M. Masters, *J. Acoust. Soc. Am.* **91**, 1150 (1992).

Distance-Dependent Gain Control of Echo-Pulses to Auditory Sensitivity in Dolphins: Simulation Experiments

L.K. Rimskaya-Korsakova*, A.A. Rodionov**, and M.P. Ivanov***

*JSC Andreyev Acoustics Institute, ul. Shvernika 4, Moscow, 117036 Russia

**Saint Petersburg Branch of the Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 5, St. Petersburg, 199034 Russia

Saint Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, Saint-Petersburg, 199034 Russia

Dolphins use echolocation during hunting. They emit acoustic pulses and analyze returning echoes to detect and identify the prey during the search phase. However, in the hunting capture phase, dolphins must have a stable sonar system in response to echo information they receive. In order to explain the features of echolocation in dolphins during the search and capture phases, the responses of the ensemble of high-frequency peripheral fibres were simulated. Pairs of pulses with central frequencies of 70 kHz, different inter pulse intervals and peak amplitudes were models of probing and echo pulses of dolphins. Pulses arrived at the input of a model with different stages of peripheral processing, including the transformation of the receptor potential of inner hair cells into a sequence of action potentials (spikes) generated by the ensemble of auditory nerve fibers. It is shown that an important condition for the reproduction of the fine temporal structure of an echo pulse in a synchronous ensemble reaction is the correspondence of the arising receptor potential to the thresholds of most fibers in the ensemble. For short delays between the pulses of the pair (in the capture stage), this correspondence causes an increase in the fiber thresholds due to the refractory properties of the fibers caused by the first pulse (models of the probing impulse). For long delays between the pulses of the pair (in the search stage), variations in the peak amplitudes of echo pulses could help to such a correspondence (models of the probing impulse). Modeling indicates a difference in the methods of matching echo pulses with the auditory sensitivity of dolphins in the phases of search and capture of the prey.

Keywords: echolocation, peripheral coding, auditory nerve fibers, reproduction of the temporal structure of echo pulses