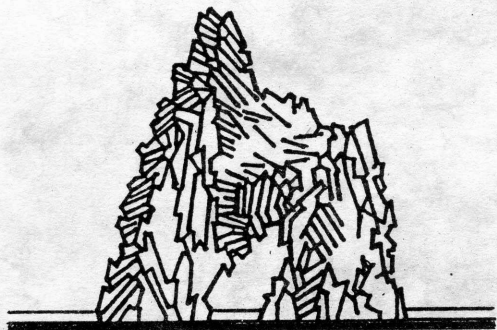


Институт
биологии
южных
морей
им. А. О. Ковалевского

*Труды
Карадагского
филиала*



1994

Национальная Академия наук Украины
Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского

*Восьмидесятилетию
Карадагской
научной станции
посвящается*

**ТРУДЫ КАРАДАГСКОГО
ФИЛИАЛА
1994**

Сборник научных трудов

Севастополь 1997

Заславский Г.Л., Рябов В.А., Поляков М.А.

ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ ОБРАБОТКИ ИМПУЛЬСНЫХ СИГНАЛОВ В СЛУХОВОЙ СИСТЕМЕ ДЕЛЬФИНА АФАЛИНЫ (*Tursiops truncatus*)

Введение

Исследования эхолокатора и слуха дельфина афалины в Карадагском филиале Института биологии южных морей проводятся начиная с 1966 года. В 1982 г. создана лаборатория биоакустики морских млекопитающих. Первые исследования были посвящены в основном изучению параметров эхолокационной системы дельфина. Однако со временем стало ясно, что определяющим фактором являются способы обработки эхолокационных сигналов в слуховой системе дельфина. Эхолокатор дельфина представляет собой ультразвуковую широкополосную импульсную систему с высокой потенциальной разрешающей способностью зондирующего импульса по времени. Однако подавляющее большинство исследователей, похоже, даже не допускают мысли, что эта потенциальная характеристика реализуется в слуховой системе дельфина. Немыслимым кажется, что слуховая система животного в состоянии улавливать изменения во временных параметрах сигналов, происходящие за 10 – 12 мкс, как можно было бы ожидать, исходя из потенциальной разрешающей способности зондирующего импульса по времени. Именно поэтому модели обработки информации в слуховой системе дельфина строятся в спектральной области, а не во временной.

Признание того положения, что для слуховой системы дельфина адекватным является анализ в спектральной области, по сути дела закрывает проблему эхолокации, так как сводит все процессы обработки в его слуховой системе к известным для других животных, но только в более широкой полосе частот.

Однако и возражения против возможности анализа во временной области на сегодняшний день могут быть лишь теоретические, основанные на традиционных представлениях о физиологии слуха животных. Важным шагом в сторону временного анализа явилось установление так называемого критического интервала, равного 200 – 300 мкс и рассматриваемого как мера разрешающей способности слуха дельфина по времени [Вельмин, 1975; Вельмин и Дубровский, 1976; 1978; Зориков, 1985; Попов и Супин, 1986; Занин и др., 1982; Au and Moore, 1988; Moore et al., 1984].

Нам удалось доказать, что реальная разрешающая способность слуха афалины по времени не хуже потенциальной ее зондирующего импульса [Заславский и Рябов, 1977; Заславский и др., 1979; Заславский и Рябов, 1979; Заславский и Рябов, 1991; Рябов, 1991]. Этот фундаментальный факт делает весьма весомым предположение о том, что слуховая система дельфина является анализатором временных, а не спектральных или, по крайней мере, не только спектральных характеристик сигналов [Рябов, 1991], и открывает новое направление исследований по проблеме эхолокации дельфинов. В первую очередь это касается поиска адекватных такому представлению о слуховом анализаторе признаков распознавания сигналов. Оказывается, что некоторые из признаков распознавания, используемые дельфином, вообще могут быть описаны лишь на временном языке, например если в качестве такого признака используется величина межимпульсного интервала эхо [Рябов, 1991].

Более отдаленной перспективой исследования эхолокации в этом направлении, по-видимому, следует считать построение моделей механизмов слуха, обеспечивающих дельфину анализ сигналов во временной области.

Поэтому, начиная с конца 70-х годов, главным направлением работ лаборатории биоакустики морских млекопитающих является выяснение методов обработки импульсных сигналов в слуховой системе дельфина.

Работы были выполнены на 8 афалинах (*Tursiops truncatus*) и 4 морских свиньях (*Phocoena phocoena*). Большинство экспериментов выполнено с использованием методики инструментальных условных рефлексов и, в частности - одной из ее разновидностей — альтернативного метода с принудительным выбором [Schusterman and Ronald, 1988.].

В данной работе мы остановимся на некоторых наиболее значительных результатах, полученных в лаборатории биоакустики к настоящему времени.

Временная маскировка

Временная маскировка в слуховой системе характеризуется изменением порогов слышимости испытательного сигнала в присутствии опережающего или запаздывающего относительно него маскирующего звука. Ее можно рассматривать в качестве "пассивного" аналога временной маскировки полезного эхо мешающим, обладающего, однако, тем преимуществом, что позволяет варьировать параметры маскируемого и маскирующего сигналов. Без такой возможности вряд ли можно надеяться на успех при изучении механизмов слухового анализа.

Поведенческие эксперименты с животными, к сожалению, можно проводить лишь в такой форме, при которой характеристики обнаружения определяются по результатам различия сигналов. В частности, исследование временной маскировки при обнаружении импульса возможно лишь в задаче различения дельфином одного импульса (маскера) и пары импульсов (маскер и маскируемый). Пара импульсов отличается от одного импульса по многим параметрам, каждый из которых в принципе может быть использован в качестве признака различия. Ввиду этого результаты экспериментов будут характеризовать временную маскировку в ее точном смысле лишь в том случае, если доказано, что различение пары и одного импульса проводилось дельфином лишь путем обнаружения маскируемого импульса наблюдаемого отдельно с маскирующим. При временной маскировке, осуществляемой в ходе различения импульсов, положительный и отрицательный сигналы представляют собой пары импульсов, и решение задачи не может быть завершено на этапе обнаружения одного из испытательных импульсов. В этом случае необходимо быть уверенным в том, что дельфин различает между собой испытательные импульсы, а не пары импульсов, также отличающиеся и по форме и по спектру.

Рассмотрим вначале временную маскировку импульса импульсом, имитирующих зондирующие сигналы афалины. Как и следовало ожидать, чем больше уровень ощущения маскера, тем больше, при том же интервале между ними, амплитуда испытательного импульса на пороге обнаружения. Вследствие этого минимальный интервал, при котором амплитуда испытательного импульса на пороге обнаружения достигает порога обнаружения в тишине (абсолютного порога), также зависит от уровня ощущения маскера (U_0 маскера). Так при U_0 маскера 20 и 47 дБ кривая обращенной маскировки достигает уровня абсолютного порога при задержках соответственно 30 и 300 мкс [Заславский и др., 1979].

Пара одинаковых по форме, но разных по амплитуде импульсов "маскер и маскируемый" отличаются от одиночного маскера по форме, спектральному составу, энергии и длительности. Любая из этих характеристик в принципе может быть использована дельфином как признак различения.

Энергетический спектр пары импульсов постоянной формы в отличие от спектра одиночного импульса в диапазоне частот слухового восприятия дельфина периодически изменяется.

Использование в качестве маскера шумового импульса делает маловероятным различение дельфином пары и одного импульса по энергетическому спектру, а учитывая малое пороговое отношение сигнал/шум (-20 — 26 дБ) и по энергии [Заславский и др., 1979]. Еще сложнее становится анализ этих параметров сигналов, если и маскер и маскируемый импульсы представляют собой шумовые импульсы [Рябов, 1991].

Показательными являются результаты обнаружения импульса в случае, когда маскер составлен из короткого (30 мкс) и длинного (1500 мкс) шумовых импульсов разной длительности [Заславский и Рябов, 1979]. При амплитуде испытательного импульса 0,1 В, задержке 50 мкс и среднеквадратичных амплитудах первой и второй частей маскера соответственно 0,6 и 0,25 В различение сигналов находилось на уровне 90 — 95 % правильных ответов. Уменьшение же амплитуды первой части до 0,4 В приводило к срыву дифференцировки сигналов. Следовательно, при таких условиях для дельфина не столько важен уровень ощущения маскера, сколько наличие в нем скачка (перепада) амплитуд.

Трудно объяснить этот феномен какой-либо причиной, кроме той, что дельфин проводит измерение длительности сигналов до скачка амплитуды в маскере. По-видимому, при малых отношениях сигнал/шум и небольших задержках маскера дельфин не ощущает паузу между испытательным импульсом и маскером, и лишь измерение длительности дает ему возможность различить сигналы. В отсутствие скачка относительная разность в длительностях пары и одиночного маскера составляет всего 3 % (длительности сигналов 1280 и 1230 мкс), что для дельфина гораздо ниже порога различения.

Наличие скачка достаточной амплитуды дает ему возможность проводить измерение не полных длительностей сигналов, а их начальных участков до скачка, относительная разность длительностей которых (соответственно 80 и 30 мкс) достаточно велика. Шумовой импульс длительностью 30 мкс обнаруживается дельфином и в том случае, когда вплотную примыкает к шумовому маскеру длительностью 4000. Относительная разница в длительностях пары импульсов "испытательный-маскирующий" и маскирующего импульса при этом для дельфина заведомо меньше пороговой. Практически совпадают и энергии пары и одиночного маскера такой длительности. Присутствие испытательного импульса в таких условиях может быть выявлено лишь по скачку интенсивности в паре. На пороге его обнаружения дельфином отношение интенсивностей испытательного импульса и шумового маскера составило 10 дБ.

Пороговая задержка в 30 мкс, соответствующая этому отношению интенсивностей, дает оценку разрешающей способности слуха афалины по времени, так как выявление скачка интенсивности физически эквивалентно разделенному наблюдению импульсов пары, пересекающихся на определенном уровне. Оценка эта по-видимому, является заниженной, так как при меньшей длительности маскера задержка может быть еще меньше.

Временная суммация

Явление снижения порогов слышимости сигналов при увеличении их длительности и частоты повторения известно как временная суммация и обусловлено накоплением энергии в центральных звеньях слухового анализатора [Zwislocki, 1960]. Пороги обнаружения пары импульсов в зависимости от межимпульсного интервала, одиночного импульса от его длительности и последовательности импульсов от частоты их повторения относительно полно описывают характер временной суммации в слуховой системе афалины [Занин и др., 1977].

Временная суммация в определенной мере характеризует возможности слуховой системы при проведении временного анализа. Она определяет интервал времени, по которому слуховая система интегрально оценивает интенсивность сигнала.

Оказывается, что если накопление энергии приводит к уменьшению отношения сигнал/шум, то слуховая система дельфина перестраивается на такой способ обработки, при котором накопление сигнала и шума вообще не происходит.

Эта двойственность в механизме обработки сигналов в слухе дельфинов, неизвестная для других животных, как правило, не проявляется при исследовании зависимости порогов обнаружения от длительности и частоты повторения испытательных импульсов. При увеличении длительности или частоты повторения полезного тонального сигнала возрастает отношение сигнал/шум, и преимущества накопления энергии очевидны. Однако не все дельфины догадываются в первых же опытах использовать накопление, и поэтому пороги обнаружения не зависели от длительности и частоты повторения до третьего или даже четвертого опыта. Но, так как раньше или позже дельфин все же переходит на режим обнаружения с накоплением энергии сигнала, если это увеличивает отношение сигнал/шум, то в этих условиях не удастся исследовать режим работы без накопления.

Можно, однако, создать такие условия, при которых определенный выигрыш в отношении сигнал/шум дает отказ от накопления энергии сигнала. Так, если длительность испытательного импульса остается неизменной, а увеличивается длительность маскирующего шумового импульса, то время накопления не должно превышать длительности полезного импульса, так как в противном случае уменьшается отношение сигнал/шум.

В такой постановке задачи мы переходим к обнаружению импульса в импульсе. В таком случае пороги обнаружения сильно зависят от взаимного расположения во времени испытательного и маскирующего импульсов. Если полезный сигнал и шум действуют одновременно, и сигнал задержан относительно помехи на время 3 – 10 мкс, то есть полностью "погружен" в шум, то при увеличении длительности шума от 30 до 10000 мкс порог обнаружения испытательного импульса, имитирующего зондирующий импульс афалины, изменяется всего на 3 – 4 дБ. Длительность участка шума, оказывающего маскирующее воздействие, в этом случае меньше 30 – 40 мкс и близка к длительности зондирующего импульса афалины. Аналогичная зависимость наблюдается, если в качестве тестового используется тональный импульс.

Следовательно, в тех случаях, когда накопление приводит к уменьшению отношения сигнал/шум, дельфин уменьшает интервал эффективной временной суммации до длительности собственного зондирующего импульса.

Практически отсутствует временная суммация и при обнаружении широкополосного шумового импульса в непрерывном шуме. Дельфин отказывается от накопления полезного шумового импульса, так как при этом более эффективно накапливается непрерывный шум. Присутствие полезного импульса он определяет по наличию скачка интенсивности, анализируя огибающую шума [Рябов, 1991].

Следовательно, действие механизма временной суммации в слухе дельфина не является безусловным и управляется самим дельфином. В этом легко усмотреть аналогию со способностью дельфина осуществлять по выбору то ли спектральный, то ли временной анализ сигналов. Более того, такая аналогия приводит к попытке объяснить временную суммацию в слухе дельфина накоплением энергии в частотных фильтрах слуховой системы. У дельфина постоянная интегрирования столь мала, что необходимость в специальном интеграторе, как это имеет место в слуховой системе человека, не столь очевидна. В связи с этим обращает на себя внимание то, что постоянная интегрирования близка ко времени установления колебаний в узкополосных фильтрах слуховой системы дельфина. По нашим данным, наиболее узкие частотно-пороговые кривые на уровне 3 дБ от максимума имеют ширину 4 — 5 кГц [Рябов, 1991]. Минимальное время установления колебаний в фильтре с такой шириной полосы пропускания составляет не менее 0,2 — 0,3 мс. Поэтому интервал эффективной временной суммации в слухе дельфина 0,5 — 1,0 мс вполне может характеризовать процесс накопления энергии в частотных фильтрах слуха.

Таким образом, наибольший интервал эффективной временной суммации в слухе дельфина не является безусловным и управляется самим дельфином. Временная суммация в слухе дельфина обусловлена накоплением энергии сигнала в частотных фильтрах. Интервал эффективной временной суммации следует рассматривать как время установления колебаний в частотных фильтрах. Отсутствие временной суммации при обнаружении сигнала означает, что прием осуществляется дельфином в широкой полосе.

Фазовая чувствительность слуха

Высокая разрешающая способность слуха дельфина по времени достигается благодаря широкополосному приему, что трудно согласовать с моделью распознавания экосигналов по спектральным признакам. Рассмотренный выше материал дает больше оснований предполагать наличие у дельфина механизмов временного анализа экосигналов, например измерения межимпульсных интервалов в эхо от цели [Рябов, 1991].

Однако при исследовании других возможных временных признаков распознавания экосигналов экспериментаторы сталкиваются со сложной методической задачей, так как форма импульса однозначно определяется его амплитудным и фазовым спектрами. И если относительно просто обеспечить совпадение амплитудных спектров, то различия в фазовых спектрах импульсов разной формы неизбежны.

С целью исследования чувствительности слуха к изменению фазовой структуры сигнала авторы работ [Babkoff H., Sutton S., 1971, Ronken D.A., 1970] использовали тот факт, что энергетический спектр сигнала остается неизменным при замене t на $-t$, то есть при зеркальном отображении сигнала.

Зеркально отображенные пары импульсов дают возможность исследовать механизмы различения дельфином акустических сигналов по признакам, не свя-

занным с энергетическим спектром. Применение таких пар к тому же удобно тем, что не требует дополнительных мер для выравнивания громкости стимулов, так как пары имеют равные энергии и должны создавать ощущение равных громкостей на выходе любого частотного фильтра слуха. Особый интерес представляет случай межимпульсных интервалов, меньших разрешающей способности слуха дельфина по времени, когда пары воспринимаются как одиночные акустические импульсы разных форм, но с одинаковыми амплитудными спектрами.

Увеличение межимпульсного интервала приводит к увеличению порогового отношения амплитуд импульсов в парах. Так, если при интервале 10 — 40 мкс пороговое отношение равно 0,5 дБ, то при 100, 200 и 400 мкс оно увеличивается соответственно до 2, 1,3 и 2 дБ.

Для дельфина определяющим является очередность меньшего и большего по амплитуде импульсов и безразлично их абсолютное значение. При разнице в амплитудах импульсов большей 3 дБ дельфин может перейти к различению первых импульсов, но лишь в том случае, если помешать ему сравнивать амплитуды первого и второго импульсов в парах, например, замаскировав вторые импульсы шумовыми. Требуется, однако, определенное время на переучивание животного.

Срыв дифференцировки пар происходит не только при уменьшении разницы в амплитудах ниже пороговой, но и при увеличении ее до определенной величины. Зависимость максимального порогового отношения импульсов в паре от межимпульсного интервала в точности описывается кривой обращенной маскировки импульса импульсом [Заславский и др., 1979]. Следовательно, для различения пар дельфину достаточно обнаруживать меньший по амплитуде импульс в паре, в которой он расположен первым. Уменьшение максимального порогового отношения имеет место лишь при межимпульсных интервалах меньших 20 мкс.

Различение пар было надежным и при изменении в случайном порядке межимпульсного интервала от 20 до 200 мкс, несмотря на то что при этом случайным образом изменялся амплитудный спектр пар. По сути дела в последнем случае от дельфина требовалось классифицировать сигналы по признаку "очередность меньшего и большего импульсов" при изменяющихся других характеристиках.

Столь же успешно различал дельфин и пары шумовых импульсов, отличающихся лишь очередностью большего и меньшего по амплитуде импульсов. При межимпульсном интервале 20 мкс пороговое отношение амплитуд таких импульсов составило 3 дБ.

Впервые установленный минимальный пороговый межимпульсный интервал при различении дельфином зеркально отображенных пар импульсов составил 15 мкс. В более поздних экспериментах с дельфинами было установлено, что при различении тональных импульсов дельфин организует фильтр в области частот быстрого изменения амплитудного спектра [Рябов, 1991]. Это подвело нас к идее проверить, насколько информативной для дельфина при различении зеркальных друг другу пар импульсов является область частот в окрестности минимума амплитудного спектра. В самом деле, при пороговом для дельфина межимпульсном интервале 15 мкс минимум амплитудного спектра еще попадает в диапазон частот слухового восприятия, и дельфин имеет возможность организовать в его окрестности частотный фильтр. Дальнейшее уменьшение межимпульсного

интервала вызывает смещение минимума амплитудного спектра пары за верхнюю границу диапазона частот слухового восприятия, что лишает дельфина такой возможности и приводит к срыву дифференцировки. В случае пар однополярных импульсов речь идет о втором минимуме амплитудного спектра, так как первый при интервалах близких к пороговому приходится на низкие частоты. Однако при межимпульсном интервале меньшем 10 мкс первый минимум амплитудного спектра пары смещается к более высоким частотам диапазона слухового восприятия дельфина в область максимума амплитудного спектра импульсов, и у дельфина вновь появляется возможность организации фильтра в окрестности минимума.

Первый порог различения наблюдался у дельфина при межимпульсном интервале 24 мкс. Но при межимпульсном интервале 4 — 5 мкс различение пар вновь восстанавливалось, хотя и не на уровне 100 %.

Модель распознавания пар однополярных импульсов, в основе которой лежит частотная фильтрация в окрестности минимума амплитудного спектра пар, хорошо списывает и распознавание пар разнополярных импульсов.

Маскировка полосовым 10 — 110 кГц резко усиливается, если полосовой шум начинает покрывать минимум амплитудного спектра пары. Периодическое изменение уровня маскировки пар разнополярных импульсов при увеличении межимпульсного интервала обусловлено периодическим смещением минимума амплитудного спектра из области частот, незамаскированной шумом, в полосу шума. Первое увеличение уровня маскировки наблюдается при интервале 10 мкс, когда в зону действия шума попадает первый минимум амплитудного спектра. При увеличении межимпульсного интервала до 16 мкс второй минимум амплитудного спектра пары смещается на 120 кГц, что дает возможность дельфину расположить фильтр в области частот, незамаскированной шумом. Но уже при 20 мкс и первый и второй минимум оказываются в полосе частот шума, а третий — за пределами диапазона слухового восприятия на частоте 150 кГц, что вызывает очередное повышение уровня маскировки.

Таким образом, для различения зеркально отображенных пар импульсов область частот, необходимая дельфину для анализа, должна охватывать или по крайней мере прилегать к одному из минимумов амплитудного спектра пар. При ограничении полосы частот, отводимой дельфину для анализа сигналов, это условие выполняется начиная с определенных, достаточно больших межимпульсных интервалов. Так, если эта полоса составляет приблизительно 20 кГц, то при интервалах больших 40 мкс полосовой шум 10 — 100 кГц слабо маскирует как пары однополярных, так и пары разнополярных импульсов. В незамаскированную область частот диапазона слухового восприятия приблизительно от 115 до 135 кГц и в том и в другом случаях обязательно попадает не менее одного минимума амплитудного спектра. При ограничении амплитудного спектра импульсов полосой 50 — 100 кГц дельфин охватывает фильтром слуха минимум амплитудного спектра, попадающего в эту полосу. При неизменном межимпульсном интервале, например 25 мкс, фильтр, следовательно, может располагаться как на частотах 115 — 135 кГц, так и на частотах 60 — 85 кГц.

Таким образом, можно утверждать, что слуховая система дельфина очень чувствительна к фазовым изменениям в сигналах. Дельфин способен различить и множество других сигналов, представляющих собой зеркальное отображение друг друга. Манипуляция с параметрами импульсов, осуществляемая с помощью ЭВМ, не влияет на их распознавание дельфином до тех пор, пока в их фазовых

спектрах в пределах диапазона частот слухового восприятия сохраняются участки быстрого изменения фазы.

Имеется достаточно оснований считать, что дельфин не проводит анализ фазового спектра сигналов. Это доказывается, например, его способностью различать пары в условиях временной маскировки шумовыми импульсами. При задержках маскира всего на 30 — 40 мкс пороговый уровень шума столь высок, что амплитудный и фазовый спектры суммы сигнала и шума имеют случайный характер.

В случае широкополосных коротких импульсов и межимпульсных интервалов больших разрешающей способности слуха по времени дельфин, по-видимому, просто измеряет их амплитуды (энергии) и определяет очередность. Прямым доказательством этого может служить независимость порога маскировки таких пар широкополосным равномерным шумом от межимпульсного интервала. Такая независимость возможна лишь для широкополосного приемника, обеспечивающего дельфину наибольшую разрешающую способность по времени. Накопление шума в узкополосных фильтрах должно было бы вызвать уменьшение порогового уровня шума с увеличением межимпульсного интервала.

Значительно труднее интерпретировать экспериментальные данные для межимпульсных интервалов меньших разрешающей способности слуха по времени, импульсов больших длительностей, также при полосовой частотной фильтрации в слухе дельфина. Во всех этих случаях дельфин не может наблюдать импульсы пары раздельно во времени и, следовательно, измерять их амплитуду.

Неизменность положительной пары при изменении межимпульсного интервала указывает на независимость от него признака распознавания пар. Если этот признак описывает форму пар, а точнее, форму реакции фильтра слуха на пару, то наибольший интерес представляет фильтр слуха, организованный в области минимума энергетического спектра пары. Из того, что при распознавании зеркально отображенных пар импульсов информативной для дельфина является именно эта область, еще не следует, что дельфин не может различить пары, используя более широкополосный фильтр. Однако и в том и другом случаях дельфин извлекает из реакции фильтров информацию об одном и том же ее параметре, так как в качестве положительной всегда выбирает пару с определенной очередностью меньшего и большего импульсов. Реакции широкополосного фильтра, моделирующего аудиограмму дельфина афалины на прямую и зеркально отображенные пары, отличаются при любых межимпульсных интервалах, хотя при малых межимпульсных интервалах трудно выделить характерные различия [Рябов, 1991]. Отличаются и реакции более узкополосных фильтров, но при условии, если они охватывают минимум амплитудного спектра пары. Такие реакции можно отличить по наличию или отсутствию разрывов в огибающих или по скорости ее изменения на определенных отрезках времени. Для пары, у которой первый импульс меньше второго, скорость нарастания колебаний реакции всегда меньше, чем для пары с обратным расположением импульсов. Во всяком случае дельфин легко различает реакции фильтров, моделирующих полосовые фильтры слуха, охватывающие минимум амплитудных спектров пар и даже реакции более узкополосных фильтров.

Вместе с тем различия в фазовых спектрах обуславливают не только различия в формах реакций фильтров слуха, но и текущих распределениях энергии пар по частоте (ТРЭЧ), что может быть использовано дельфином для их распознавания.

Такая возможность вполне реальна, так как дельфин при определенных условиях игнорирует очередность большего и меньшего импульсов, а следовательно, и форму реакции частотного фильтра слуха.

Несмотря на то, что энергетические спектры пар, зеркально отображенных друг другу, совпадают, их ТРЭЧ существенно отличаются. При большом отношении амплитуд импульсов в парах эти отличия столь характерны, что позволяют легко опознать пару с определенной очередностью импульсов. Более того, наиболее сильные различия в ТРЭЧ имеют место как раз в окрестности минимума амплитудного спектра. В ТРЭЧ пары, у которой первый импульс по амплитуде меньше второго, глубина минимума со временем уменьшается, тогда как для пары с обратным расположением импульсов - увеличивается. При небольших межимпульсных интервалах и большой разнице в амплитудах импульсов ТРЭЧ пар сильно отличаются лишь в начальные моменты времени и, следовательно, при небольших еще уровнях реакции частотных фильтров. Если же разница в амплитудах импульсов мала, различия в ТРЭЧ проявляются в более позднее время, при больших уровнях реакций фильтров. Чем больше межимпульсный интервал и меньше отношение амплитуд импульсов в парах, тем сложнее ориентироваться по этому признаку, так как ТРЭЧ пар повторяются, хотя и в разные моменты времени.

Для такой модели распознавания пар кривые маскировки уже нельзя отождествлять с амплитудно-частотными характеристиками одного фильтра слуха дельфина. В этом случае они описывают область частот, в пределах которой в слухе дельфина организуется набор узкополосных частотных фильтров с независимыми выходами.

Преобразование "частота-интенсивность" в слуховой системе дельфина

В обычном понимании частотный слуховой анализ связан с ощущением изменения высоты тона или созвучия тонов. В то же время имеющиеся литературные данные в общем-то не доказывают, что изменение частоты тона вызывает у дельфина ощущение изменения его высоты. В своей ранней работе измеряя пороги по частоте у афалины, мы даже не предполагали другой возможности различения тонов, кроме как по частоте. Исследования, проведенные позднее на другом животном, показали, однако, что ту же задачу различения тонов дельфин может решить не прибегая к измерениям частоты.

Первые указания на это дали результаты различения афалиной тональных импульсов [Заславский и Рябов, 1990]. Неожиданно оказалось, что пороги по частоте у дельфина практически не зависят от длительности тональных импульсов. При длительности импульса 20 мкс ширина главного лепестка амплитудного спектра на уровне 3 дБ от максимума составляет 50 кГц, и в области максимума спектр практически не изменяется.

Как и предполагалось, различение тональных импульсов проводится дельфином путем анализа амплитудных спектров в области склонов главного лепестка. Маскировка тональных импульсов узкополосным шумом максимальна в области склона главного лепестка амплитудных спектров. Если основная энергия импульсов сосредоточена в пределах диапазона частот слухового восприятия, то частотная фильтрация осуществляется в области правого более высокочастотного склона главного лепестка. При частоте импульсов 140 и 145 кГц дельфин анализирует спектр в области его левого склона.

При уменьшении длительности импульсов и расширении их амплитудных спектров дельфин перемещает фильтр вслед за высокочастотным склоном главного лепестка.

При использовании одного узкополосного фильтра с неизменным положением на оси частот различение тональных импульсов для дельфина сводится к различению реакций этого фильтра. В случае, когда импульсы имели плавную огибающую (длительность фронта и среза больше 1 мс), дельфин различал реакции фильтра по их амплитуде, так как разность частот импульсов можно было подавить разностью амплитуд. Постепенное уменьшение амплитуды положительного для дельфина импульса вначале приводило к срыву дифференцировки, а затем к ее восстановлению, но уже при обратной полярности стимулов. Смена положительного стимула указывает на то, что в качестве признака различения дельфин использовал амплитуду реакции частотного фильтра. Пороговое отношение амплитуд импульсов, как и следовало ожидать, зависит от разности частот импульсов: чем она больше, тем больше пороговая разница в амплитудах. Подавление разности частот импульсов разностью их амплитуд можно добиться и на более низких частотах, по крайней мере до 14 кГц.

Пороги по частоте для чистых тонов (длительностью 4 — 6 с) оказались самыми низкими на частоте 140 кГц. Вблизи 140 кГц дельфин упорно в качестве положительного выбирал тон меньшей частоты, тогда как на более низких частотах положительным для него всегда был тон большей частоты. В окрестности 140 кГц пороги слышимости у афалины изменяются со скоростью 10 — 11 дБ/кГц и при пороговой разнице в частоте тонов 0,3 — 0,4 кГц разница в громкостях должна составлять приблизительно 5 дБ. Эти факты навели нас на мысль, что, по крайней мере у края диапазона частот слухового восприятия, дельфин может различать тоны не по частоте, а по амплитуде. При выравнивании громкостей тонов изменением амплитуды одного из них дифференцировка нарушалась даже при разнице в частотах существенно большей пороговой.

Но и при более низких частотах подбором отношения амплитуд тонов оказалось возможным легко добиться срыва дифференцировки или смены полярности стимулов. Например, при частоте тонов 96 и 104 кГц пороговое отношение амплитуд составило приблизительно 6 дБ. При большем или меньшем отношении различение уверенное, но с разной полярностью стимулов. От опыта к опыту это отношение может изменяться даже в значительных пределах. Изменение порогового отношения обусловлено, по-видимому, тем, что в разных опытах организованный в слухе дельфина фильтр имеет разные параметры. Если для различения коротких импульсов дельфин располагает максимум амплитудно-частотной характеристикой фильтра на склонах амплитудных спектров импульсов, то при различении импульсов больших длительностей или непрерывных тонов задачу можно решить, организовав фильтр таким образом, чтобы максимумы амплитудных спектров сигналов приходились на его склоны. В этом случае тоны разных частот могут быть различимы по разнице в амплитудных реакциях фильтра.

Частотно-модулированный тон от чистого тона также можно отличить не по частоте, а по амплитуде реакции фильтра слуха. Если несущая ЧМ тона приходится на склон амплитудно-частотной характеристики фильтра, его реакция будет модулирована по амплитуде. Глубина амплитудной модуляции реакции на ЧМ тон зависит как от девиации частоты, так и от крутизны склона амплитудно-частотной характеристики.

Амплитудную модуляцию реакции фильтра на частотно-модулированный тон можно подавить, если амплитуду несущей изменять синхронно тем же сигналом, что и частоту. Но для этого необходимо точно знать положение частотного фильтра относительно несущей и крутизну его склонов. Учитывая, однако, что дельфин может в процессе опыта перестраивать частотный фильтр относительно сигнала, добиться такого подавления практически невозможно. Во всяком случае, не удавалось подобрать глубину амплитудной модуляции и направление изменения амплитуды (увеличение или уменьшение с ростом частоты несущей), при которых бы нарушалась дифференцировка чистого тона и частотно-модулированного.

Вместе с тем дельфин все же способен не только опознавать, но и различать частотно-модулированные тоны по глубине амплитудной модуляции реакции фильтра слуха. Дельфину предлагалось различить одновременно по частоте и по амплитуде модулированные тоны. Оба сигнала были промодулированы по амплитуде тем же тоном, который использовался для модуляции частоты. Сигналы отличались лишь тем, что в одном из них амплитуда нарастала с увеличением частоты, а в другом - уменьшалась с частотой. Достигалось это тем, что амплитудная модуляция сигналов осуществлялась тонами, сдвинутыми по фазе на 180 градусов друг относительно друга.

На частоте несущей 115 кГц при девиации частоты всего 0,4 кГц дельфин различал такие сигналы при глубине амплитудной модуляции большей 7 %.

Положение фильтра слуха относительно тонов, модулированных одновременно по частоте и амплитуде, было определено путем их маскировки узкополосным шумом. На частоте сигналов маскировка более чем на 30 дБ сильнее, чем на частоте максимума амплитудно-частотной характеристики фильтра, на которой пороговое отношение сигнал/шум достигает 60 дБ.

По амплитудной модуляции реакции фильтра слуха на ЧМ тон дельфин может отличить его от чистого тона. Однако наряду с этим он использует признак распознавания, описывающий ЧМ тон по изменению частоты. Выбор же дельфином того или другого признака определяется частотной модуляцией ЧМ тона, о чем можно судить по кривым маскировки сигналов широкополосным или узкополосным шумом.

Преобразование девиации частоты в амплитудную модуляцию реакции осуществляется благодаря использованию склонов АЧХ фильтра слуха, так же, как и при различении ЧМ тонов модулированными тонами, сдвинутыми по фазе на 180°. Дельфин организует частотный фильтр таким образом, чтобы центральная частота ЧМ тона приходилась на склоны АЧХ фильтра.

В то же время при частотах модуляции меньших 7 — 10 Гц дельфин располагает максимум АЧХ фильтра на частоте тона, обеспечивая тем самым лучшую помехоустойчивость. Пороговое отношение сигнал/широкополосный шум при частоте модуляции 2 — 5 Гц уменьшается от -6 дБ до -26 дБ с возрастанием девиации от 0,3 Гц до 2 кГц, что обусловлено сужением полосы пропускания частотного фильтра слуха с увеличением девиации. Граница перехода от одного признака распознавания к другому выявляется лишь в условиях маскировки сигналов широкополосным или узкополосным шумом. Не исключено поэтому, что при частотах модуляции меньших 10 Гц, по крайней мере в отсутствие помех, дельфин способен использовать склоны АЧХ фильтра для опознавания ЧМ тона по амплитудной модуляции реакции фильтра. Во всяком случае, тоны, мо-

дулированные одновременно по частоте и амплитуде, дельфин способен различить по глубине амплитудной модуляции реакции фильтра и при частотах модуляции 1 — 3 Гц.

В течение трех месяцев мы неоднократно предпринимали попытки заставить дельфина различать чистые тоны по частоте, а не по амплитуде реакции частотного фильтра слуха. Казалось почти очевидным, что, по крайней мере при значительной разнице в частотах, тоны могут быть различимы дельфином просто по положению организованных вокруг них частотных фильтров. Однако даже при разнице в 20 — 30 кГц при определенном отношении амплитуд дифференцировка тонов нарушалась. И лишь в конце этой серии экспериментов дельфин внезапно в течение одного опыта перешел к различению тонов по частоте. Возможно, этому способствовала маскировка тонов широкополосным шумом, затруднившим ему использование склонов амплитудно-частотной характеристики фильтра слуха для преобразования разности частот в разность амплитуд реакций фильтра. При любых отношениях амплитуд тонов в качестве положительного дельфин начал выбирать тон одной и той же частоты. Более того, теперь эту задачу он уверенно решал даже при предъявлении ему в испытании лишь одного из стимулов.

В очередной раз мы получили доказательство исключительно широких возможностей слуховой системы дельфина в анализе акустических сигналов. В то же время использование дельфином не одного, а нескольких признаков распознавания могут приводить к разным пороговым значениям при одной и той же задаче и сильно осложнять изучение этих признаков.

Низкочастотный слух дельфина

Насколько нам известно, все работы, посвященные признаковому описанию импульсных сигналов в слуховой системе дельфина, которое на сегодняшний день является наиболее изученным аспектом эхолокации дельфина, рассматривают область высоких частот, в которой функционирует эхолокационная система дельфина, приблизительно от 40 до 140 кГц. Что касается низкочастотного (пассивного) слуха дельфина, то известно лишь о восприятии дельфином непрерывных сигналов. Измерение частотной избирательности слуха дельфина проводилось методами маскировки тона тоном и тона шумом. В широком диапазоне частот относительная ширина частотных фильтров слуха дельфина составляет 0,06 — 0,11. В звуковом диапазоне частот характеристики фильтров слуха дельфина практически совпадают с параметрами фильтров слуха человека. Ввиду этого можно было бы ожидать, что в звуковом диапазоне частот при различении импульсных сигналов дельфин будет проявлять приблизительно те же способности, что и человек.

Однако даже наши первые попытки исследования низкочастотного импульсного слуха дельфина показали, что результаты, полученные на других животных и человеке, нельзя автоматически переносить на дельфина. Как оказалось, разрешающая способность слухового анализатора дельфина по частоте составляет в области звуковых частот 6 — 7 кГц, что практически совпадает с его разрешающей способностью по частоте в эхолокационном диапазоне частот и значительно хуже, чем у человека (Zaslavskiy G.L., Krasnitskiy B.U., and Polyakov M.A., 1991. J. В то же время, что касается временных характеристик низкочастотного слуха дельфина, то оказалось, что наименьший межимпульсный интервал, при котором дельфин еще в состоянии различить пары низкочастотных импульсов с разной амплитудой и отличающиеся порядком следования импульсов в паре, равен 25 —

— 30 мкс, что в 40 — 50 раз меньше межимпульсного интервала, измеренного у человека [Zaslavskiy G.L., Poliyakov M.A., 1992]. Признаки, используемые дельфином для распознавания таких пар импульсов в области высоких и низких частот, по-видимому, одни и те же.

Нами были проведены исследования разрешающей способности слуховой системы дельфина афалины по времени в области низких частот (до 30 кГц). Для исследования разрешающей способности слуха по времени дельфину предъявлялись шумовые пары импульсов, или одиночные импульсы. Все сигналы формировались на ЭВМ и через аппаратуру КАМАК подавались с предварительной фильтрацией на гидрофоны. Полоса шума была ограничена частотами 30 — 40 кГц, а полоса частот предъявляемых сигналов составляла либо 2 — 30 кГц, либо 10,5 — 25,5 кГц. Предъявляемые дельфину для различения сигналы в среднем не отличались ни по энергии (за счет одинаковой суммарной длительности шумовых импульсов), ни по спектру. Как показали проведенные эксперименты, разрешающая способность слуха дельфина по времени не хуже примерно 80 мкс в полосе 10,5 — 25,5 кГц и составляет около 60 мкс в полосе частот 2 — 30 кГц. Столь высокая разрешающая способность слуха дельфина по времени (для сравнения — у человека 1000 — 2000 мкс) заставляет пересмотреть широко распространенное мнение о пассивном слухе дельфина.

Полученные данные говорят о том, что даже в области низких частот слуховая система дельфина может являться анализатором временных, а не спектральных, или по крайней мере не только спектральных характеристик акустических сигналов. Проведенные исследования позволяют также объяснить некоторые полученные ранее данные о слухе дельфина на низких частотах, например о фазовой чувствительности слуха дельфина, когда он различает пары коротких импульсов, разделенные по времени на несколько десятков микросекунд и не отличающиеся по амплитудно-частотному спектру. Имея такую разрешающую способность слуха по времени, дельфин в принципе может проводить анализ таких характеристик сигналов, как форма огибающей или текущее распределение энергии по частоте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вельмин В.А. Обнаружение афалиной мишени в условиях искусственной реверберации // Морские млекопитающие. Материалы VI Всесоюз. совещ. по изуч. морских млекопитающих. — Киев: Наук. думка, 1975. — Ч. 1. — С. 75 — 77.
2. Вельмин В.А., Дубровский Н.А. Критический интервал активного слуха у дельфинов // Акуст. журн. — М., 1976. — 225. — Вып. 4. — С. 522 — 523.
3. Вельмин В.А., Дубровский Н.А. Слуховое восприятие афалиной импульсных сигналов // Морские млекопитающие. Результаты и методы исследований. — М.: Наука, 1978. — С. 90 — 98.
4. Занин А.В., Заславский Г.Л., Титов А.А. Временная суммация импульсов в слуховой системе дельфина афалины // IX Всесоюз. акуст. конф., секц. Ц: докл. — М., 1977. — С. 21 — 23.
5. Занин А.В., Водяная Е.Г., Бибииков Н.Г. Коротколатентные вызванные потенциалы ствола мозга азювки на пары ультразвуковых щелчков // Изучение, охрана и рациональное использование морск. млекопит.: тез. докл. — Астрахань, 1982. — С. 32 — 33.
6. Зориков Т.В. Признаковое описание сигналов и принципы его организации в слуховой системе афалины. Автореф. дис. . . канд. биол. наук. — Л., 1985. — 17с.
7. Заславский Г.Л., Рябов В.А. О разрешающей способности слуха дельфина афалины по времени. // Докл. IX Всес. акуст. конф. — М., 1977. — Секц. Ц. — С. 13 — 16.
8. Заславский Г.Л., Титов А.А., Рябов В.А. Исследование прямой и обращенной маскировки у дельфина афалины // Вопросы судостроения. Сер. "Акустика". — Л.: ЦНИИ "Румб", 1979. — Вып. 13. — С. 27 — 31.

9. *Заславский Г.Л., Рябов В.А.* Временной анализ звуков дельфином афалиной. // Вопросы судостроения. Сер. "Акустика". — Л.: ЦНИИ "Румб", 1979. — Вып. 13. — С. 10–14.
10. *Заславский Г.Л., Рябов В.А.* Различение афалиной тональных импульсов // Тез. докл. X Всес. совещ. по изучен. морск. млекопит. — М., 1990. — Секц. IV. — С. 109–110.
11. *Заславский Г.Л., Рябов В.А.* Измерение афалиной интервалов времени // Мат. XI Всес. акуст. конф., М., 1991. — секц. Ц. — С. 33–35.
12. *Попов В.В., Супин А.Я.* Определение слуха дельфинов афалин по суммарным вызванным потенциалам ствола мозга // Электрофиз. сенс. сист. морск. млекопит. — М.: Наука, 1986. — С. 86–106.
13. *Рябов В.А.* Спектрально-временной анализ акустических импульсных сигналов дельфином афалиной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С.-Петербург, 1991.
14. *Au W.W.L., Moore P.W.B.* Detektion of complex echoes in noise by an echolocating dolphin // J. Acoust. Soc. Am. — 1988. — 83, N 2. — P. 662–668.
15. *Babkoff H., Sutton S.* Monaural temporal interactions // J. Acoust. Soc. Am. — 1971. — 50. — P. 459–465.
16. *Ronken D.A.* Monaural detection of a phase difference between clicks // J. Acoust. Soc. Am. — 1970. — 47. — P. 1091–1099.
17. *Schusterman R.J., Ronald J.* Behavioral methodology in echolocation by merine mammals // Animal sonar systems. — New York: Plenum. — 1980. — P. 11–37.
18. *Zaslavsky G.L., Polyakov M.A.* Low-frequency phase sensitivity in the auditory system of the dolphin *Tursiops truncatus* // Sensory systems and behavior of Aquatic mammals, М., 1991, P. 103–104.
19. *Zaslavsky G.L. and Polyakov M.A.* Low-Frequency Phase Sensitivity in the Auditory System of a Dolphin. // Marine Mammal Sensory Systems. N.Y., Plenum Press, 1992, P. 295–298.
20. *Zwislocki J.* Theory of temporal auditory summation // J. Acoust. Soc. Am. — 1960. — 32, N 8. — P. 1046–1060.