

В. А. ВЕЛЬМИН, Н. А. ДУБРОВСКИЙ

О СЛУХОВОМ АНАЛИЗЕ ДЕЛЬФИНАМИ ИМПУЛЬСНЫХ ЗВУКОВ

(Представлено академиком Л. М. Бреховским 30 VI 1975)

К настоящему времени измерен целый ряд важных характеристик слухового восприятия дельфинов афалин: абсолютная слуховая чувствительность (¹⁻³), временная суммация (⁴), маскировка тона шумом и тоном (^{5, 6}), дифференциальные пороги по частоте (^{7, 8}) и длительности (⁹) и т. п. Основное различие в слуховых характеристиках афалин и наземных неэхолоцирующих млекопитающих и человека, выявленное до сих пор, — это более широкий частотный диапазон восприятия (рис. 1), простирающийся до 170 кгц (^{1, 2}). Однако создавалось впечатление, что данное различие не является принципиальным с точки зрения механизмов слуха, поскольку характеристики слуха афалины можно получить из аналогичных характеристик слуха человека или путем растяжения шкалы частот приблизительно в 10 раз (маскировка тона тоном (⁶)), или путем непрерывного продолжения характеристик слуха человека в область ультразвуковых частот (маскировка тона шумом (⁵)).

Однако в то же время начали появляться опытные данные, указывающие на существование таких особенностей слухового восприятия афалин, которые не наблюдаются у неэхолоцирующих животных и не сводятся к изменению масштаба частоты и времени. Например, кривая чувствительности к изменению частоты (⁷) (рис. 1, 3) имеет максимум, который не совпадает с максимумом абсолютной слуховой чувствительности, как это наблюдается у неэхолоцирующих млекопитающих, но зато лежит в центре диапазона частот коммуникативных и эмоциональных звуков афалин (рис. 1, 4). Этот факт, наряду с фактом хорошей согласованности энергетического спектра эхолокационного импульса афалины (рис. 1, 2) с **высокочастотной частью кривой абсолютной слуховой чувствительности** (рис. 1, 1), позволяет предполагать наличие у афалины двух функционально (а возможно, и в какой-то степени морфологически) разделенных подсистем слуховой системы: подсистемы восприятия эмоциональных и коммуникативных звуков (0,01—30 кгц) — «пассивного» слуха и подсистемы восприятия эхо-сигналов (20—170 кгц) — «активного» слуха.

Целью данной работы явилось исследование основных характеристик активного слуха. Был выполнен ряд экспериментов по сходной методике. Опыты проводились в 1972—1974 гг. в морском бассейне размерами 20×15×3 м с применением разделительной сети (рис. 2) и пищевой мотивации животных.

В 1-м опыте исследовалось обнаружение одного импульса (сигнала) на фоне другого импульса большей амплитуды (помехи), задержанного относительно сигнала. Сигнал излучался в случайном порядке слева — справа от сети одним из преобразователей 30 раз в секунду. Импульсы помехи излучались одновременно обоими преобразователями (рис. 2). Давление импульса помехи у ближайшего к дельфину конца разделительной сети длиной около 7 м составило 1,1 па, что соответствует, по нашим данным, уровню около 51 дб над порогом слышимости последовательности таких импульсов при частоте их следования 30 имп/сек.

Результаты первого опыта изображены на рис. 3. Ниже приведены величины стандартных отклонений порогов обращенной маскировки для

двух афалин (σ_1 — для кривой 1 и σ_2 — для кривой 2):

τ_1 , мксек.	10	43	60	90	125	250	500	1000	1500	2000
σ_1 , дБ	1,7	5	0,8	11	1,1	1,6	5,2	1,3	—	1,2
σ_2 , дБ	2,2	3,3	5,1	4,2	3	2	1,5	3,2	4,2	0,9

При задержке между импульсами сигнала и помехи $\tau_1 > 500$ мксек. порог маскировки близок к порогу слышимости для обеих афалин. При $\tau_1 < 500$ мксек. происходит постепенное нарастание порога маскировки до 23–26 дБ при $\tau_1 \approx 100$ мксек. При дальнейшем уменьшении τ_1 кривые маскировки для афалин № 1 и № 2 выглядят по-разному. Так, для афалины № 2 происходит постепенное увеличение порога маскировки вплоть до $\tau_1 = 10$ мксек. По-иному располагается левая ветвь кривой обращенной маскировки при $\tau_1 < 100$ мксек. для дельфина № 1; здесь вновь происходит спад порога маскировки вплоть до $\tau_1 \approx 10$ мксек., а затем вновь

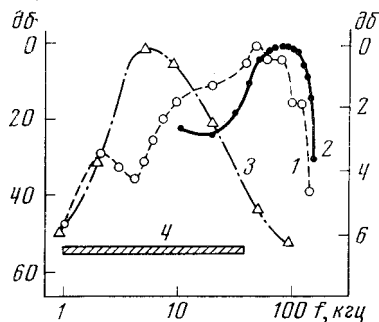


Рис. 1

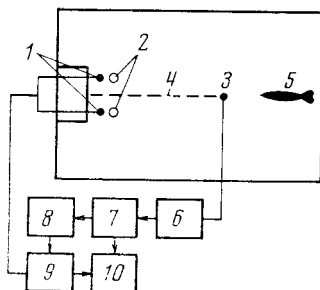


Рис. 2

Рис. 1. 1 — кривая абсолютной чувствительности слуха афалины (1); 2 — энергетический спектр зондирующего импульса афалины; 3 — кривая чувствительности афалины к частотной модуляции (1); 4 — диапазон коммуникативных и эмоциональных сигналов афалины. f — частота; левая ордината — относительный уровень чувствительности, нормированный к максимуму чувствительности (1) и нормированный уровень спектральной плотности интенсивности (2); правая ордината — уровень чувствительности к частотной модуляции (3)

Рис. 2. Схема проведения опытов в бассейне и экспериментальная установка. 1 — преобразователи для излучения импульсов; 2 — возможные положения мишени; 3 — приемный гидрофон; 4 — разделительная сеть; 5 — дельфин на стартовой позиции; 6 — усилитель; 7, 9 — генераторы импульсов; 8 — импульсная линия задержки; 10 — измеритель временных интервалов

быстрое повышение порога маскировки при приближении τ_1 к нулю, что свидетельствует, по нашему мнению, о том, что при $\tau_1 > 100$ мксек дельфин № 1 мог слышать сигнал и обнаруживать его на фоне помехи (спадающая ветвь кривой при $\tau_1 > 100$ мксек.), а при $\tau_1 < 100$ мксек он, по всей видимости, определял преобразователь, через который излучался импульс сигнала, путем различения импульса помехи с одной стороны сети и импульсов помехи и сигнала с другой стороны сети. Таким образом, интервал времени, равный приблизительно 250–500 мксек., можно рассматривать на основании результатов первого опыта как оценку разрешающей способности активного слуха афалины во времени.

Во втором опыте дельфины обнаруживали стальной шарик 2 (рис. 2) диаметром 40 мм, положение которого изменялось в случайном порядке относительно сети. Зондирующий импульс афалины принимался гидрофоном 3 и использовался для запуска импульсов помехи. Опытная установка позволяла изменять уровень помехи и задержку между моментом приема зондирующего импульса дельфина и моментом одновременного излучения импульсов помехи через преобразователи 1 (рис. 2). Результаты

опыта с искусственной реверберацией приведены на рис. 4. Значения стандартных отклонений для кривой 1 изменяются в пределах от 4,2 до 23,4% и для кривой 2 от 3,2 до 26,6%.

Из результатов опыта с искусственной реверберацией (рис. 4) следует, что при наличии синхронизации между сигналом (эхом от мишени) и помехой влияние помехи сказывается лишь при $|\tau_2| \leq 250-500$ мксек, при $|\tau_2| > 500$ мксек. эхо-сигнал воспринимается так, как если бы реверберация вовсе отсутствовала. Таким образом, результаты и второго эксперимента также указывают на существование временного интервала в 250–500 мксек., который с одной стороны, может рассматриваться как

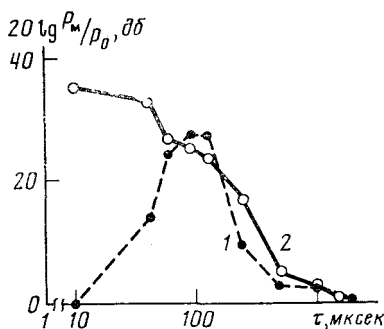


Рис. 3

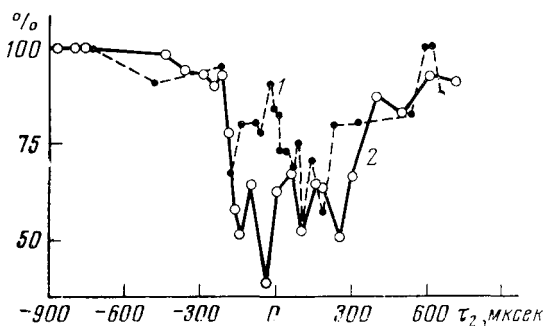


Рис. 4

Рис. 3. Зависимость превышения порога маскировки над порогом слышимости (в дБ) от задержки между моментами излучения импульсов сигнала и помехи τ_1 (мксек.) для афалин № 1 и № 2 (кривые 1, 2)

Рис. 4. Зависимость процента правильного обнаружения шарика диаметром 40 мм от задержки τ_2 между моментами прихода эхо-сигнала от шарика и импульса искусственной реверберации для афалин № 1 и № 2 (кривые 1, 2)

оценка временного разрешения эхо-сигналов в слуховой системе дельфина, а с другой — как некоторый характеристический параметр слуховой системы, в пределах которого происходит слуховое взаимодействие стимулов.

В третьем опыте дельфин № 2 различал пары импульсов по разнице временных интервалов между ними. Оказалось, что дельфин успешно решает задачу различения интервалов, близких к 50 и 100 мксек., менее успешно — различение интервалов вблизи 200 мксек., а при $\tau_3 = 500$ мксек. дельфина вообще не удалось обучить различению интервалов. Лишь однажды при $\tau_3 = 500$ мксек. была получена оценка разностного порога в 34 мксек. Этот результат позволяет высказать предположение, что целостный слуховой образ объекта возникает у дельфина лишь в том случае, когда последовательность отдельных импульсных составляющих эха лежит в пределах 200–300 мксек.

Разностные (р.п.) и дифференциальные (д.п.) пороги по интервалу и их стандартные отклонения следующие:

Средний интервал, мксек.	50	100	200
Р.п., мксек	$4,8 \pm 0,8$	$9,4 \pm 1,7$	$11,4 \pm 2,4$
Д.п., %	$9,6 \pm 1,6$	$9,4 \pm 1,7$	$5,7 \pm 1,2$
Д.п., дБ	$0,8 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$

Таким образом, результаты экспериментов по слуховому обнаружению одного короткого импульса (сигнала) на фоне импульса помехи, по эхолокационному обнаружению шаровой мишени при наличии задержанного относительно эха от мишени импульса искусственной реверберации и по

слуховому различению временных интервалов между импульсами в паре указывают на существование в слуховой системе дельфина характерного интервала времени в 250—500 мксек., который, с одной стороны, может рассматриваться как мера разрешающей способности слуха по времени и, с другой стороны, как некоторый интервал, внутри которого происходит слияние отдельных импульсных составляющих эха в целостный слуховой образ объекта.

Наличие этого интервала позволяет объяснить высокую помехоустойчивость эхолокационного обнаружения объектов вблизи жесткой стенки или дна и при действии импульсной помехи с частотой следования импульсов до 1000 имп/сек.

Приведенные опытные факты подтверждают гипотезу о существовании активного эхолокационного слуха наряду с «пассивным» низкочастотным слухом, характерным для наземных неэхолоцирующих млекопитающих, а найденный в эксперименте временной интервал в 250—500 мксек. можно рассматривать как фундаментальную константу активного слуха.

Акустический институт
Москва

Поступило
12 VI 1975

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ C. S. Johnson, In: Marine Bio-acoustics, v. 2, N. Y., 1967, p. 247 ² В. П. Морозов, А. И. Акопян и др., Физиол. журн. СССР, т. 57, № 6, 843 (1971). ³ В. А. Вельмин, Н. А. Дубровский, Л. И. Юркевич, VIII Всесоюзн. акустич. конфер., секц. Е, М., 1973. ⁴ C. S. Johnson, J. Acoust. Soc. Am., v. 43, № 4, 757 (1968). ⁵ В. И. Бурдин, В. И. Марков и др., В сб.: Морфология и экология морских млекопитающих, «Наука», 1971. ⁶ C. S. Johnson, J. Acoust. Soc. Am., v. 49, № 2, 1317 (1971). ⁷ D. W. Jacobs, *ibid.*, v. 52, № 2, 696 (1972). ⁸ R. K. R. Thompson, L. M. Herman, *ibid.*, v. 57, № 4, 943 (1975). ⁹ M. P. Yunker, L. M. Herman, *ibid.*, v. 56, № 6, 1870 (1974).