

ПРОВ 2010

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

Карадагский природный заповедник

ПРОВ 2020

КАРАДАГ

ИСТОРИЯ, БИОЛОГИЯ, АРХЕОЛОГИЯ

Сборник научных трудов,
посвященный 85-летию Карадагской научной станции

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 38807

Симферополь
СОНАТ
2001

СЛУХОВАЯ РЕЦЕПЦИЯ, ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОЙ ОРИЕНТАЦИИ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Е. С. Бабушина

Карадагский природный заповедник НАН Украины

Для любого организма, обладающего развитым органом слуха, важно достаточно точно ориентироваться в акустическом пространстве, тем более точно, чем выше уровень организации, а следовательно, и сложнее условия существования и выживания. Значительная доля успеха в оптимальной обработке акустической информации обусловлена взаимодействием акустического сигнала с периферическими звукопроводящими структурами. Большинство данных по этому вопросу получено в экспериментах с людьми, животные изучены гораздо в меньшей степени. Учитывая большую эволюционную изменчивость периферических структур слуховой системы, особый интерес представляет исследование их роли в проведении полезных звуковых сигналов и шумов, в направленном слуховом приеме у млекопитающих различного уровня филогенетического развития и экологической специализации. Морфологические, анатомические и функциональные адаптации звукопроводящих структур водных и полуводных животных создают условия для оптимального анализа акустического пространства. Сопоставление основных характеристик слуха с анатомическими структурами слухового анализатора различных видов морских млекопитающих может дать ключ к пониманию особенностей адаптации слуховой системы к среде обитания и конкретных механизмов обработки акустической информации. Чрезвычайно интересны в данном отношении ластоногие, большую часть жизни проводящие в воде, но не утратившие связь с сушей.

В течение многих лет в нашей лаборатории биоакустики морских млекопитающих проводятся исследования биоакустики, слуховой рецепции, особенностей и механизмов акустической ориентации дельфинов и ластоногих, — представителей настоящих и ушастых тюленей. Накоплен большой экспериментальный материал, подтверждающий уникальные возможности слухового анализатора водных и полуводных животных. С применением методики инструментальных условных рефлексов с пищевым подкреплением исследованы различные характеристики слуха черноморских дельфинов вида «афалина» (*Tursiops truncatus*), северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*), каспийского тюленя (*Pusa Caspica*). В частности, автором настоящей статьи измерены подводные и воздушные аудиограммы дельфинов и тюленей, исследованы особенности звукопроведения к уху у морских млекопитающих для сигналов с различными параметрами в условиях полного и частичного погружения животных в воду, чувствительность слуха морского котика к изменению частоты звука в водной и воздушной средах, направленность слухового приема северного морского котика в горизонтальной плоскости в воде и воздухе, точность локализации морскими котиками источника акустических сигналов с различными параметрами в горизонтальной и вертикальной плоскостях в воде и воздухе, маскировка в слухе дельфина и каспийской нерпы в зависимости от путей звукопроведения и параметров сигнала и шумового маскира и др. (Бабушина, Заславский, 1982; Бабушина, 1986, 1997; Бабушина и др., 1986, 1990 а,б, 1991; Заславский, Бабушина, 1986, 1990; Бабушина, Юркевич, 1994 а,б).

Основой большинства экспериментальных задач, связанных с изучением слухового анализа, является измерение чувствительности слуха во всем диапазоне слышимых и иногда неслышимых (в общепринятом смысле) частот. Частотно-по-

роговые кривые (ЧПК) слуха дельфинов разных видов исследовались неоднократно многими авторами. Частотный диапазон слухового восприятия дельфина, обладающего собственным великолепным биологическим прибором ориентации — эхолокатором, в 10 раз перекрывает таковой человека в области высоких частот. Область наибольшей чувствительности слуха наших подопытных дельфинов захватывает широкую зону от 20 до 100—130 кГц, где наименьшие величины слуховых порогов составляют -30 — -45 дБ относительно 1 мкб при длительности тональных импульсов 100 мс.

Экспериментально доказано, что полуводные животные слышат в воде так же хорошо, как человек в воздухе (Бабушина и др., 1991; Бабушина, 1997; и обзор работ в этих статьях). Ухо ластоногих адаптировано к водной среде и обладает хорошими аккомодационными возможностями в воздухе. Оптимальная работа органа слуха ластоногих под водой обеспечивается сохранением замкнутого объема воздуха в наружном ухе, структурными модификациями наружного, среднего и внутреннего ушей, особой структурой черепа (обзор работ в: Бабушина, 1997). Большинство исследований по слуху ластоногих выполнено на обыкновенном тюлене и морском льве, отдельные работы — на гренландском и сером тюленях, кольчатой нерпе, ряд публикаций посвящен слуховой рецепции северного морского котика и каспийского тюленя (Бабушина и др., 1991; Бабушина, 1997; и обзор работ там же).

По нашим данным в диапазоне исследованных частот 0,5—40 кГц область наибольшей чувствительности слуха северного морского котика в водной среде приходится на частоты 5-17 кГц (-41 — -45 дБ относительно 1 мкб). Подводная аудиограмма нашего подопытного котика близка к аудиограммам, полученным для данного вида другими авторами. Звуки, предъявляемые в воздухе, воспринимаются морским котиком в диапазоне исследованных частот 0,1—25 кГц с наибольшей чувствительностью на частотах 2—16 кГц (11—20 дБ относительно 0,0002 дин/см²). Как и в воде, возможности обнаружения морским котиком воздушных звуков более близки к таковым у настоящих тюленей. Характерно, что как в водной, так и в воздушной средах различия в чувствительности слуха морского котика и других ластоногих (в основном диапазоне частот слухового восприятия) сохраняются практически неизменными: обыкновенный тюлень уступает котику в среднем на 10 дБ (и то лишь на частотах, близких к 5 кГц), а морской лев — на 20—25 дБ (Бабушина и др., 1991).

Область наибольшей чувствительности слуха каспийского тюленя к подводным звукам (по данным, полученным нами в аналогичных условиях, — Бабушина, 1997) соответствует частотам 5—20 кГц (-30 — -35 дБ относительно 1 мкб). Вне этой зоны пороги повышаются, достигая -7 — -13 дБ относительно 1 мкб, соответственно на частотах 1 и 40 кГц. Слуховые пороги, измеренные у каспийского тюленя в воздухе, в диапазоне частот 0,5-20 кГц, достигают наименьших значений на частотах 1—5 кГц (20—25 дБ относительно 0,0002 дин/см²) и повышаются на краях исследованного диапазона частот до 40—45 дБ относительно стандартного уровня. Как в воде, так и в воздухе на частотах наименьших порогов каспийский тюлень уступает северному морскому котику на 7—10 дБ.

Чувствительность слуха ластоногих к подводным звукам на 15—20 дБ превышает чувствительность в воздушной среде и лишь на 7—15 дБ уступает таковой дельфинов при сравнении на частотах наилучшего (для каждого вида) слухового восприятия (Бабушина, 1997; и обзор работ там же). Слуховые пороги тюленей мало варьируют в пределах семейства, различаясь, в основном, у представителей различных семейств (Бабушина и др., 1991; и обзор работ там же). Северный морской котик слышит в воде так же хорошо, как человек в воздухе; чувствитель-

ность слуха настоящих тюленей к подводным звукам всего на 7—10 дБ ниже таковой человека в воздушной среде.

Анализ аудиограмм показал, что ластоногие обладают двумя способами звукопроводения под водой: 1) прямым, тимпанальным и 2) обусловленным костной проводимостью, и не позволяющим различать ультразвуки по частоте. Резкое возрастание дифференциальных порогов по частоте может служить критерием для определения границ частотного диапазона слухового восприятия. Минимальные дифференциальные пороги по частоте (ДПЧ) нашего подопытного морского котика при различении чистого и частотно-модулированного тонов составляют в воздухе 1,6—1,8 % (3—5 кГц) и 1—2 % в воде (1—30 кГц). Как в воде, так и в воздухе области резкого возрастания ДПЧ совпадают с граничными частотами диапазонов слухового восприятия (Бабушина и др., 1991).

Исследованию пространственного слуха полуводных животных посвящен ряд работ отечественных и зарубежных авторов. Сведения о способностях ластоногих локализовать источник звука в горизонтальной плоскости довольно малочисленны и не всегда согласуются не только в пределах отряда, но и семейства. До последнего времени почти ничего не было известно о функциональных характеристиках слуха северного морского котика. В связи с этим нами исследована точность локализации северным морским котиком источника акустических сигналов с различными параметрами в горизонтальной плоскости в водной (Бабушина, Заславский, 1982) и воздушной (в стадии подготовки к печати) средах. Предельные углы локализации (по уровню 75 % положительных реакций) северным морским котиком источника тональных импульсов в воде соответствуют азимуту излучателя 6,5—7,5°; в воздухе — 3,5—5,5°. Шумовые импульсы локализуются котиком с точностью 3° в воде и 2—5° в воздухе. Точность локализации ластоногими источника сложных звуков и тональных импульсов в горизонтальной плоскости в воде (6—9° — азимут излучателя) всего в 1,5—3 раза уступает таковой в воздухе (3—5,5°) — (Бабушина, Заславский, 1982; Бабушина, Юркевич, 1994 б; и обзор работ там же). Каким конкретно образом достигается относительно высокая точность пеленгации источника звука в среде с почти пятикратным (по сравнению с воздухом) возрастанием его скорости — остается пока загадкой.

Для проверки возможности кодирования в слухе морского котика направления поступления звука по изменению его интенсивности, как функции диаграммы направленности слухового приема, нами исследована направленность слуха северного морского котика в секторе 0—90° для частот 10, 20 кГц в воде и 10 кГц в воздухе (Бабушина, Юркевич, 1994 б). В воздушной среде направленность слуха морского котика несколько обостряется по сравнению с подводной. Значительная ширина характеристик направленности слуха морского котика не позволяет объяснить относительно высокую точность локализации звуков направленностью слухового приема, по меньшей мере, в воде.

Все известные до настоящего времени исследования пространственного слуха ластоногих ограничивались определением точности локализации источника звука в горизонтальной плоскости, хотя понятно, что для животных, большая часть жизни которых проходит в воде, крайне важно хорошо ориентироваться в трехмерном пространстве. Следует ожидать, что морфологические и функциональные адаптации звукопроводящих структур полуводных животных, обеспечивающие высокие локализационные способности в горизонтальной плоскости, имеют важное значение и при определении вертикальных координат источника звука. По нашим данным точность определения морским котиком направления прихода звука в вертикальной плоскости в водной среде зависит от параметров акустических сигналов и

составляет (полный размах угла): $7-8^\circ$ для щелчков, широкополосных шумов, узкополосных шумовых импульсов с центральными частотами $2-4$ кГц; $12-20^\circ$ для непрерывных узкополосных шумов и шумовых импульсов с центральными частотами $5-20$ кГц; $18-20^\circ$ для тональных импульсов с плавными фронтами изменения амплитуды (Бабушина, Юркевич, 1994 а).

Точность локализации морским котиком источника звука по вертикали в воздухе (Бабушина, 1998) при ненулевых значениях азимута излучателей составляет (полный размах угла): $14,5^\circ \pm 1^\circ$ при азимуте $34-35^\circ$ и $23^\circ \pm 1^\circ$ при азимуте излучателей $27-29^\circ$ соответственно для широкополосных и узкополосных (с центральной частотой 5 кГц) шумовых импульсов на уровне 75% положительных реакций. Источник узкополосных шумовых импульсов с центральными частотами $2, 4, 10$ кГц локализуется котиком на уровне случайного выбора (при углах между излучателями $22-30^\circ$). Оказалось, что направление на источник звука в медиальной (при нулевых значениях азимута излучателей) вертикальной плоскости, а также при азимуте 90° в воздушной среде морской котик определять не способен. Из приведенных данных видно, что точность локализации морским котиком источника акустических сигналов в вертикальной плоскости в воздушной среде (при ненулевых азимутах излучателей) зависит от их параметров, как и у человека, повышается для звуков со сложным спектром (содержащих больше информации о координатах слухового объекта) и почти в два раза превышает точность локализации узкополосных шумовых импульсов с центральной частотой 5 кГц. Ушная раковина северного морского котика лишена характерных для человека многочисленных складок и выступов, создающих для различных углов возвышения источника звука сложную комбинацию дифракционной картины, интерференции, рассеяния, огибания, резонансов, существенно повышающих точность локализации человеком источника звука в вертикальной плоскости. Ушная раковина морского котика свернута трубочкой и имеет специфическую ориентацию — спереди назад. Вероятно, отчасти этими двумя факторами объясняется неспособность морского котика локализовать источник даже сложных звуков в медиальной вертикальной плоскости. При нулевом азимуте излучателей вариации в амплитудных ответах (с изменением частоты и угла возвышения) в вертикальной плоскости за счет теней всей головы минимальны, но возрастают при ненулевых значениях азимута, что, вероятно, вносит свой вклад в определение северным морским котиком направления на источник звука в вертикальной плоскости при отличных от нуля азимутах излучателей, хотя с заметно меньшим успехом — в силу вышеуказанных причин, — чем человек. Возможно, морской котик, как и человек, использует также дополнительные бинауральные предпосылки локализации по вертикали за счет легкой асимметрии ушей (обзор работ — в вышеуказанной статье). Причина оптимальной (по сравнению с другими исследованными частотами) локализации по вертикали (в воздухе) источника узкополосных шумовых импульсов с центральной частотой 5 кГц пока неясна, но, возможно, связана с резонансными характеристиками наружного уха северного морского котика.

Точность локализации северным морским котиком источника акустических сигналов в вертикальной плоскости в воздушной среде при ненулевых азимутах излучателей в $1,5-2$ раза хуже, чем в воде при нулевых значениях азимута, что, вероятно, отчасти можно отнести за счет различных у морского котика звукопроводящих каналов в воде и на воздухе.

В последнее время большое внимание нами уделяется изучению роли звукопроводящих структур в формировании слухового образа и пространственном слухе морских млекопитающих. Показано, что в широком диапазоне частот слухового

восприятия каспийский тюлень, с его толстым слоем подкожного жира и промокаемым меховым покровом, гораздо лучше слышит подводные звуки, поступающие к слуховым проходам, среднему и внутреннему ушам по тканям тела (при подъеме головы над водой), чем северный морской котик, экранирующие свойства мехового покрова которого в значительной степени определяются содержащимся в нем воздухом; звукопроводение по тканям тела морского котика, вероятно, зависит также от изменения резонансов открытых на воздухе ушных раковин и слуховых проходов и, предположительно (на некоторых частотах), дополнительной рецепции звука через ласты. Особенности звукопроводения по телу каспийского тюленя и морского котика подтверждают определяющую роль канала восприятия через наружное ухо в подводном слухе ластоногих, по крайней мере, на низких частотах. Нами показано также, что в аналогичных условиях (при подъеме головы над водой) величина слуховых порогов дельфина определяется степенью изоляции (высотой подъема) от воды звукопроводящих структур головы — слуховых проходов и нижней челюсти — во всех исследованных диапазонах частот (5—100 кГц) и длительностей импульсов (0,1—100 мс). Ткани тела дельфина характеризуются эффективными звукопроводящими свойствами в широком диапазоне частот слухового восприятия и являются существенным звеном слуховой рецепции. Как показали наши исследования маскировки акустических сигналов широкополосным и узкополосными шумами в условиях полного и частичного погружения животных (дельфина и каспийского тюленя) в воду, каналы проведения звуковых колебаний к внутреннему уху водных и полуводных животных представляют собой не пассивные звукопроводящие тракты, но — структурно-функциональные образования, вероятно, взаимодействующие с проводимым сигналом, изменяющие спектральную структуру сложного звука, частично декодирующие направление его поступления (Бабушина, 1999; 2000).

Изложенный выше материал характеризует первичное звено слуховой рецепции морских млекопитающих как сложный анатомо-морфо-функциональный комплекс звукопроводящих трактов (включая ткани туловища), обеспечивающий поступление акустической информации к слуховым центрам. Для выяснения конкретных особенностей функционирования каждого из звукопроводящих каналов необходимы дальнейшие исследования, возможно, с применением новых методик.

Подобие определенных свойств звукопроводящих структур на фоне особенностей в способах обработки акустической информации у дельфинов и ластоногих открывает новую перспективу сравнительных исследований механизмов слухового анализа. Животные, прекрасно ориентирующиеся в окружающем пространстве посредством слухового анализатора, являются не только благодатными объектами исследований фундаментальной науки, но могут занять должное место и в прикладных разработках (при изучении проблем бинаурального распознавания сигналов, кодирования параметров сигналов в слуховой системе, исследовании явлений маскировки, теории отражений, теории звуковых полей, в инженерных науках и др.).

Большая, основная часть наших исследований аналогов в мировой науке не имеет.

Литература

- Бабушина Е. С. Чувствительность слуха афалины к звукам в воздухе // Морские млекопитающие: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9—11 сентября 1986 г.). — Архангельск, 1986. — С. 16—17.

Бабушина Е. С. Подводная и воздушная аудиограммы каспийского тюленя // Сенсорные системы. — 1997. — Т. 11. — №2. — С. 101—106.

Бабушина Е. С. Локализация северным морским котиком (*Callarhinus ursinus*) источника акустических сигналов в вертикальной плоскости в воздушной среде // Сенсорные системы. — 1998. — Т. 12. — №4. — С. 444—451.

Бабушина Е. С. Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука // Биофизика. — 1999. — Т. 44, вып. 6. — С. 1101—1108.

Бабушина Е. С. Звуковая рецепция морских млекопитающих в зависимости от параметров и путей проведения звука — II // Биофизика. — 2000. — Т. 46, вып. 1. — С. 80—87.

Бабушина Е. С., Заславский Г. Л. Исследование точности локализации источника звука под водой у морского котика // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. (г. Астрахань, 5—8 октября 1982 г.), д. с. п.. — М., 1982. — С. 34.

Бабушина Е. С., Заславский Г. Л., Красницкий Б. Ю., Юркевич Л. И. Чувствительность слуха северного морского котика к изменению частоты в водной и воздушной средах // Морские млекопитающие: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9—11 сентября 1986 г.). — Архангельск, 1986. — С. 18—19.

Бабушина Е. С., Заславский Г. Л., Юркевич Л. И. Направленность слухового приема морского котика в горизонтальной плоскости в водной и воздушной средах // Морские млекопитающие: Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2—5 октября 1990 г.). — М., 1990. — С. 7—8.

Бабушина Е. С., Заславский Г. Л., Юркевич Л. И. Характеристики слуха северного морского котика в водной и воздушной средах: аудиограммы, дифференциальные пороги по частоте // Биофизика. — 1991. — Т. 36. — Вып. 5. — С. 904—907.

Бабушина Е. С., Юркевич Л. И. Локализация северным морским котиком источника подводных звуков в вертикальной плоскости // Сенсорные системы. — 1994а. — Т. 8. — №1. — С. 87—90.

Бабушина Е. С., Юркевич Л. И. Направленность слухового приема северного морского котика в горизонтальной плоскости в водной и воздушной средах // Сенсорные системы. — 1994б. — Т. 8. — №1. — С. 91—93.

Бабушина Е. С., Юркевич Л. И., Красницкий Б. Ю. Локализация морским котиком источника подводных звуков в вертикальной плоскости // Морские млекопитающие: Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2—5 октября 1990 г.). — М., 1990. — С. 9—10.

Заславский Г. Л., Бабушина Е. С. Звукопроводение по телу дельфина // Морские млекопитающие: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Архангельск, 9—11 сентября 1986 г.). — Архангельск, 1986. — С. 141—142.

Заславский Г. Л., Бабушина Е. С. Звукопроводение по телу каспийского тюленя и морского котика // Морские млекопитающие: Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2—5 октября 1990 г.). — М., 1990. — 108 с.