

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

О СПОСОБНОСТИ ДЕЛЬФИНА АФАЛИНЫ АНАЛИЗИРОВАТЬ ТЕКУЩИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ИМПУЛЬСНЫХ СИГНАЛОВ (ВРЕМЕННОЙ АНАЛИЗ)

М. А. Поляков, Г. Л. Заславский

Карадагский природный заповедник НАН Украины

Начиная с середины семидесятых годов, в исследованиях слухового анализатора дельфина все большее внимание стало уделяться временным аспектам. Все модели обработки информации в слуховой системе дельфина до этого времени строились в спектральной, а не во временной области. 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. Такая оценка еще, более чем на порядок, хуже потенциальной разрешающей способности зондирующего импульса по времени, но уже чрезвычайно высока по сравнению со скоростью процессов в нервных сетях (Вельмин, 1975; Вельмин, Дубровский, 1976, 1978; Занин и др., 1982; Moore et al., 1984; Зориков, 1985; Попов, Супин, 1986; Au, Moore, 1988). Было экспериментально доказано, что реальная разрешающая способность слуха афалины по времени не хуже потенциальной ее зондирующего импульса и составляет около 30 мкс (Заславский, Рябов, 1977, 1979, 1991; Заславский и др., 1979). Этот факт сделал весьма весомым предположение о том, что слуховая система дельфина является анализатором временных, а не спектральных, или, по крайней мере, не только спектральных характеристик сигналов. Поэтому, весьма настоятельно встала задача поиска адекватных такому представлению о слуховом анализаторе признаков распознавания сигналов.

На сегодняшний день накоплен значительный объем данных по распознаванию дельфином мишеней, в основном сферической и цилиндрической формы (Заславский и др., 1969; Абрамов и др., 1970, 1971, 1972; Бабкин, Дубровский, 1971; Бабкин и др., 1971; Бабкин, Фадеева, 1971; Белькович, Борисов, 1971; Дубровский, Краснов, 1971; Абрамов и др., 1972; Айрапетьянц и др., 1972, 1973; Дубровский, 1972, 1975; Яблоков и др., 1972; Голубков и др., 1973; Дубровский, Фадеева, 1973; Ершова и др., 1973; Фадеева, 1973; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Дубровский, Титов, 1975; Белькович, Дубровский, 1976; Белов и др., 1983). Доказано, что признаком, на основе которого дельфин проводит различение таких мишеней, является либо интервал времени между первичным и вторичным импульсами в эхо, либо соответствующий ему период колебаний амплитудного спектра эхо (Бабкин и др., 1971; Дубровский, Краснов, 1971; Голубков и др., 1973; Дубровский, Фадеева, 1973; Ершова и др., 1973). Вероятность различения шаровых мишеней растет с увеличением разности в средних периодах колебаний амплитудных спектров. На пороге различения шаров эта разность близка к 2 кГц (Дубровский, Краснов, 1971). Данные признаки применимы для случая, когда в диапазон слухового восприятия дельфина укладывается от 2 до нескольких десятков колебаний амплитудного спектра эхо мишеней (Дубровский, Краснов, 1971).

Вместе с тем афалина способна различать сигналы, представляющие собой зеркальное отображение друг друга и имеющие вследствие этого одинаковые амплитудные спектры (Дубровский и др., 1978). В качестве таких сигналов авторы работы использовали пары, составленные из импульсов разной амплитуды. Не вызывает сомнения, что в данном случае возможность распознавания сигналов дель-

фином была реализована благодаря различиям в фазовых спектрах сигналов. По-видимому, в этой работе впервые получены свидетельства в пользу того, что дельфин проводит анализ временных параметров эхосигналов. К сожалению, эксперименты с такими сигналами в то время не получили должного развития, хотя при использовании зеркально отображенных сигналов в значительной степени убиралась неоднозначность при выяснении реального физического признака распознавания у дельфина. Теоретически, учитывая близость амплитудного спектра зондирующего импульса и аудиограммы дельфина, его слух можно рассматривать в качестве согласованного фильтра (Hammer, Au, 1980).

Нами была предпринята попытка выявить некоторые признаки, связанные с временным анализом сигналов в слуховой системе дельфина афалины.

Исследование временных характеристик слуха дельфина проведено с использованием методики инструментальных условных рефлексов, в частности, одной из ее разновидностей — альтернативного метода с принудительным выбором (Schusterman, Ronald, 1980).

Сигналы, предъявляемые дельфину для различения, формировались специально разработанной для этого программой на ЭВМ и через аппаратуру КАМАК, и усилители по двум независимым каналам подавались на излучающие гидрофоны. Программа позволяла выполнять различные операции с исходными сигналами, заданными в цифровом виде, такие, как цифровую частотную фильтрацию с любыми параметрами, преобразование Фурье (прямое и обратное) и др. Сигналы, отличающиеся по некоторым параметрам, подавались одновременно в случайном порядке слева или справа от разделительной сети. Частота предъявления сигналов составляла несколько герц. Дельфин должен был определить при каждом предъявлении сигналов, с какой стороны излучается сигнал, который он выбрал в качестве положительного (за который получает подкрепление — рыбу) и подойти к соответствующему гидрофону. Для каждой пары сигналов с неизменными параметрами дельфину, как правило, давалось несколько десятков предъявлений. Задача считалась решенной, если процент правильных ответов равнялся или превышал 75%.

Чтобы в значительной мере устранить неоднозначность в интерпретации экспериментальных данных, при проведении работы в основном были использованы сигналы, имеющие одинаковые амплитудные спектры и, по возможности, отличающиеся по как можно меньшему числу временных признаков. Поскольку нами уже было установлено, что некоторые задачи решаются дельфином путем фильтрации сигналов в достаточно узкополосном фильтре слуха, дельфину сразу же были предложены узкополосные сигналы. Они представляли собой отрезки синусоидального сигнала, с определенной частотой заполнения, амплитуда которого (огибающая) изменялась по определенному закону. Сначала мы предложили дельфину различать сигналы, имеющие огибающие, нарастающие по линейному закону от нуля до некоторой величины, а затем спадающие опять же по линейному закону до нуля. Частота заполнения этих огибающих составляла 100 кГц. В качестве пары для сравнения использовался прямой и «зеркально отображенный» по времени сигналы, которые, как известно, имеют одинаковые амплитудно-частотные спектры (рис. 1а и 1б). Амплитудный спектр этих сигналов представлен на рис. 1в. Общая длительность этих сигналов составляла 100 мкс, а варьировались время нарастания и спада огибающей. Дельфин практически сразу же стал различать сигналы, время нарастания (или скорость нарастания) огибающих, которые отличались на 15—20%. После непродолжительной тренировки, на пороге различения (по уровню 75% правильных ответов) разница в скоростях нарастания огибающей сигнала составила менее 8% (время нарастания соответственно 48 и 52 мкс).

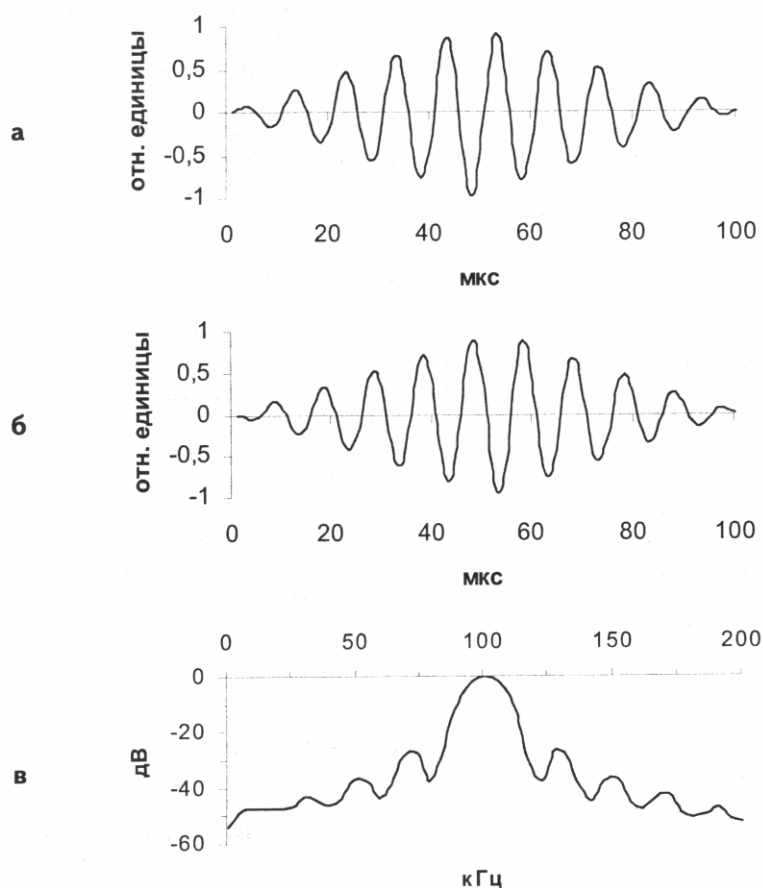


Рис. 1. Прямой (а) и зеркально отображенный (б) сигналы с линейным нарастанием и спадом, и их амплитудно-частотный спектр (в)

Именно эти сигналы и представлены на *рис. 1а и 1б*. Тем не менее, было неясно, что именно может использовать дельфин в качестве признака различения: именно скорость изменения амплитуды сигналов, или же время от начала сигнала до максимальной амплитуды (или начала спада, который в случае сигналов такой формы довольно четко выражен). Поэтому были использованы и другие сигналы, у которых огибающая нарастала и спадала по косинусоидальному закону и которые вследствие этого имели плавную огибающую. На пороге различения этих сигналов время нарастания составило 48 и 52 мкс соответственно у одного и другого сигнала (*рис. 2а и 2б*). Амплитудный спектр сигналов показан на *рис. 2в*. Разница в средних скоростях нарастания на пороге различения оказалась примерно такой же, как и для сигналов с огибающей, меняющейся по линейному закону. Однако у таких сигналов скорость нарастания огибающей на, примерно, линейном участке конечно же выше, чем у сигналов с линейной огибающей и измерить время до максимума нарастания сигнала или его спада более затруднительно. Это могло служить указанием на то, что признаком различения является все-таки скорость нарастания сигнала в каких-то пределах.

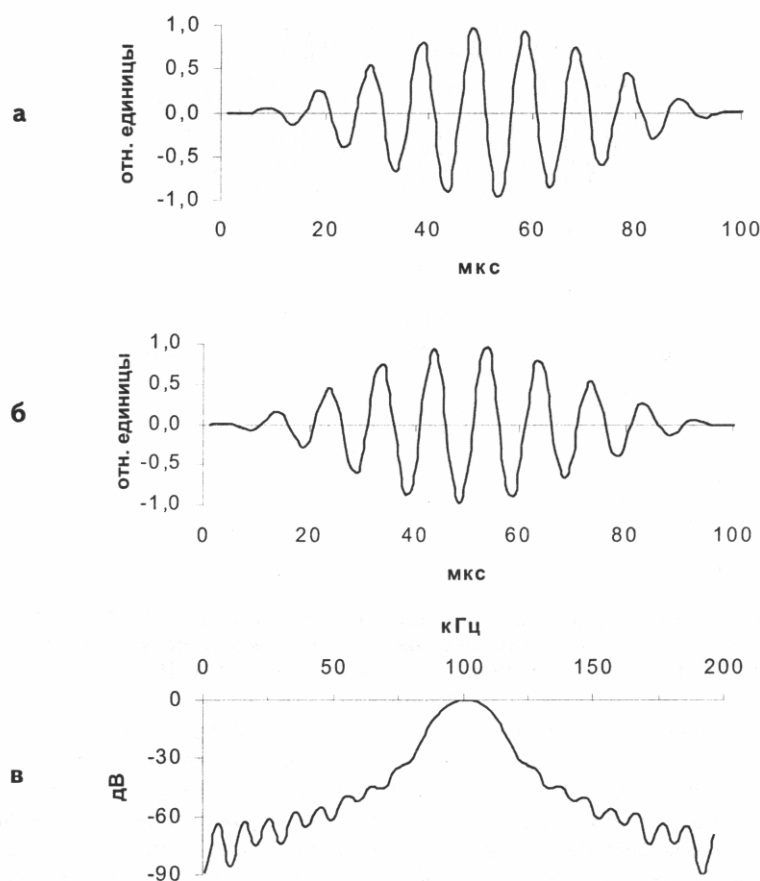


Рис. 2. Прямой (а) и зеркально отображенный (б) сигналы с косинусоидальным нарастанием и спадом, и их амплитудно-частотный спектр (в)

В дальнейшей работе были использованы сигналы и более общей формы, которые имели участок нарастания Т1, участок постоянной амплитуды Т2, и участок спада Т3. Нарастание и спад могли происходить как по линейному, так и по косинусоидальному закону. Один из таких сигналов (с косинусоидальным ростом и спадом) на пороге различения представлен на *рис. 3а*, а его амплитудный спектр на *рис. 3б*. При этом Т1 = 50 мкс, Т2 = 150 мкс, Т3 = 55 мкс. Трудно представить себе, что в данном случае измеряется время до начала спада сигнала, т. к. в этом случае точность измерения временного интервала должна бы составлять около 2,5%. А разница во времени установления постоянной амплитуды на начальных участках сигналов составляет около 10%, что близко к порогам, полученным ранее для других сигналов. То есть прямо или косвенно, дельфин все-таки измеряет каким-то образом некую скорость нарастания сигнала. Хотя можно было бы предположить, что он может сравнивать скорость нарастания и спада в одном и другом сигнале. Поэтому были проведены эксперименты, в которых дельфину предъявлялись сигналы, в которых нарастание и спад амплитуды колебаний в каждом сигнале происходил с одинаковой скоростью по косинусоидальному закону.

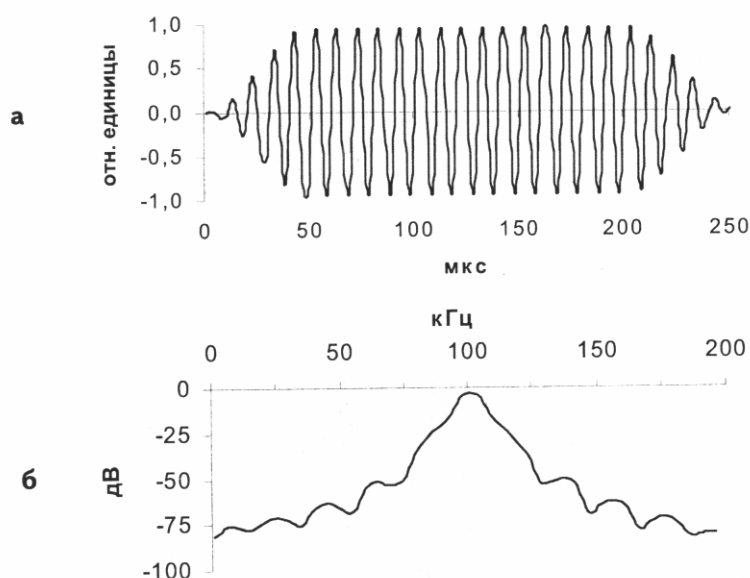


Рис. 3. Сигнал (а) с косинусоидальным нарастанием ($T_1=50$ мкс.) и спадом ($T_3=55$ мкс.), имеющий участок постоянной амплитуды колебаний ($T_2=150$ мкс.) и его амплитудно-частотный спектр (б) в Дб

В табл. 1 показаны некоторые результаты этих экспериментов. Общая длительность этих сигналов была одинакова и они, очень незначительно отличались по энергии и по амплитудному спектру. Дельфин всегда выбирал сигнал с более крутым фронтом нарастания огибающей в качестве положительного. Показательны в этом плане эксперименты по распознаванию сигналов, в которых нарастание в прямом сигнале производилось по линейному закону, а спад по косинусоидальному, и соответственно наоборот, в «зеркально отображенном» сигнале ($T_2 = 0$), некоторые результаты которых представлены в табл. 2. Как видно из таблицы, сигнал, нарастающий по косинусоидальному закону в течение 60 мкс, воспринимается дельфином как более крутой по сравнению с линейным нарастанием в течение 50 мкс (первая строка таблицы). Сигнал, нарастающий по косинусоидальному закону в течение 70 мкс и сигнал, нарастающий по линейному закону в течение 50 мкс, воспринимаются дельфином как сигналы с одинаковой скоростью нарастания и он не может их различить. А вот сигнал, нарастающий по косинусу в течение

Таблица 1

1 сигнал			2 сигнал			% правильных ответов
T1	T2	T3	T1	T2	T3	
50	100	50	55	90	55	75
50	100	50	60	80	60	100
50	100	50	70	60	70	100

Примечание: T1, T2, T3 в мкс.

80 мкс, воспринимается как нарастающий более медленно, и положительным становится сигнал с линейным нарастанием в течение 50 мкс. В двух других разделах таблицы показаны смены положительного и отрицательного стимулов в зависимости от соотношения длительностей нарастания сигнала по линейному и косинусоидальному закону при других длительностях импульсов.

Таблица 2

T1	T3	Прямой (первый) сигнал Положительный/отрицательный
50	60	—
50	70	не решает
50	80	+
100	100	—
100	110	не решает
100	120	не решает
100	130	+
150	150	—
150	180	+

Примечание: T1, T3 в мкс.

Эти данные говорят о том, что дельфином анализируется не полное время нарастания сигнала, а некоторая эффективная скорость нарастания сигнала. И, если даже измеряется длительность участка быстрого нарастания сигнала (в случае сигналов, нарастающих по косинусу), то все равно это эквивалентно измерению скорости нарастания сигнала. В экспериментах были использованы и другие сигналы самой разнообразной формы, имеющие как идентичные, так и отличающиеся амплитудно-частотные спектры. Однако во всех случаях дельфин выбирал в качестве положительного сигнал с большей скоростью нарастания на начальном участке сигнала.

В случае, когда скорость нарастания сигналов на начальном участке была одинакова, а сами сигналы при этом очень сильно отличались по амплитудно-частотному спектру, дельфин не решал задачу различения сигналов, так как был натренирован на различение сигналов именно по этому признаку. Догадайся он сразу перейти на спектральный признак различения этих сигналов, и задача была бы решена без труда, т. к. в других экспериментах, когда дельфин был натренирован на различение сигналов по спектральным признакам, аналогичные задачи легко им решались. В конце этой серии экспериментов, когда дельфин приобрел достаточный навык в различении сигналов, имеющих различную скорость нарастания на начальных участках, пороги различения несколько снизились. Теперь дельфин мог различать сигналы, скорость нарастания которых отличалась всего на 6%. Например, сигналы с линейным нарастанием и спадом огибающей, при длительности участка спада 300 мкс в каждом сигнале и длительностях нарастания сигналов 50 мкс и 53 мкс (на уровне 75% правильных ответов).

Полученные результаты непосредственно подтверждают, что анализ акустических сигналов в слуховой системе дельфина афалины может проводиться во временной, а не спектральной области. Причем задача решается на интервалах времени, составляющих десятки микросекунд. Одним из признаков различения

акустических стимулов является скорость изменения амплитуды высокочастотных колебаний по времени на начальном участке сигнала. Естественно, этот признак может использоваться не только при анализе сигналов такой специфической формы, какая использовалась в экспериментах, но и любых других. Достоверно установлено, что при решении задачи различения акустических сигналов, дельфин может организовывать в своей слуховой системе частотный фильтр, ширина полосы частот и центральная частота которого могут изменяться в зависимости от решаемой задачи (Заславский и др., 1997). В достаточно узком фильтре слуха любой сигнал будет подобен использованному в экспериментах. Поэтому фазовая чувствительность слуха дельфина (Zaslavsky, Polyakov, 1992) при различении пар импульсов, отличающихся амплитудами и порядком следования (амплитудно-частотные спектры таких пар идентичны), может объясняться тем, что достаточно узкий фильтр создается в области минимума амплитудного спектра. Как показывает моделирование на ЭВМ, начальные участки реакции такого фильтра на пары импульсов сильнее всего отличаются по скорости нарастания колебаний в том случае, когда фильтр располагается на частоте минимума амплитудного спектра пар импульсов. В связи с этим становится понятно, почему необходимым условием решаемости задачи является попадание хотя бы одного минимума амплитудного спектра в полосу частот, которую дельфин может использовать для анализа сигналов.

Литература

- Абрамов А. П., Айрапетьянц Э. Ш., Бурдин В. И., Голубков А. Г., Ершова И. В., Жежерин А. Р., Королев В. И., Малышев Ю. А., Ульянов Г. К., Фрадкин В. Б. Исследование способности дельфинов к дифференцированию объемных предметов по линейным размерам и материалам. // VII Всесоюз. акуст. конф.: Тез. докл. — Л., 1971. — С. 3.
- Абрамов А. П., Голубков А. Г., Ершова И. В., Фрадкин В. Б. Исследование способности дельфина к дифференцировке объемных предметов по линейным размерам и материалам. // Некоторые проблемы биол. киберн. — Л., 1972. — С. 101—103.
- Абрамов А. П., Жежерин А. Р., Королев В. И., Малышев Ю. А. Исследование возможностей дельфинов (*Tursiops truncatus*) различать объемные предметы, изготовленные из различных материалов // XXIII научн.-техн. конф. ЛИАП: Тез. докл. — Л., 1970. — С. 63.
- Абрамов А. П., Игнатъева Е. А., Королев В. И., Фрадкин В. Б. Определение дифференциального порога и предельного соотношения интенсивностей двух сигналов для слухового анализатора дельфина по времени задержки импульсов // XXV научн.-техн. конф. ЛИАП: Тез. докл. — Л., 1972. — С. 76—77.
- Айрапетьянц Э. Ш., Воронов В. А., Иваненко Ю. В., Иванов М. П., Ордовский Д. Л., Попов А. В., Сергеев Б. Ф., Чилингири В. И. Изменение параметров локационных сигналов дельфинов в процессе дифференцировки мишеней. // V Всесоюз. совещ. по изуч. морских млекопитающих: Тез. докл. — Махачкала, 1972. — Ч. 2. — С. 14.
- Айрапетьянц Э. Ш., Воронов В. А., Ордовский Д. Л., Сергеев Б. Ф., Чилингири В. И. Дифференцировка дельфином афалиной сферических и цилиндрических объектов // IV Всесоюз. конф. по бионике: Реф. докл. — М., 1973. — Т. 2. — С. 1—5.
- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. — Л.: Наука, 1974. — 512 с.
- Бабкин В. П., Дубровский Н. А. О дальности действия и помехоустойчивости эхолокационного аппарата дельфина афалины при обнаружении различных мишеней // Тр. Акуст. ин-та. — 1971. — Вып. 17. — С. 29—42.

Бабкин В. П., Дубровский Н. А., Краснов П. С., Титов А. А. Различение материалов шаровых мишеней дельфином-афалиной // VII Всесоюз. акуст. конф.: Тез. докл. — Л., 1971. — С. 5.

Бабкин В. П., Фадеева Л. М. Модельные эксперименты по аттестации шаровых мишеней // Тр. Акуст. ин-та. — М., 1971. — Вып. 17. — С. 80—98.

Белов Б. И., Королев В. И., Морозов В. П. Условно-рефлекторное распознавание афалиной класса эквивалентных предметов в различных условиях // X Всесоюз. акуст. конф.: Докл. — М., 1983.

Белькович В. М., Борисов В. И. Локационное распознавание дельфинами фигур сложной конфигурации // Тр. Акуст. ин-та. — М., 1971. — Вып. 17. — С. 19—23.

Белькович В. М., Дубровский Н. А. Сенсорные основы ориентации китообразных. — Л.: Наука, 1976. — 204 с.

Вельмин В. А. Обнаружение афалиной мишени в условиях искусственной реверберации // Морские млекопитающие. Материалы VI Всесоюз. совещ. по изуч. морских млекопитающих. — К.: Наукова думка, 1975. — Ч. 1. — С. 75—77.

Вельмин В. А., Дубровский Н. А. Критический интервал активного слуха у дельфинов // Акуст. журн. — М. — 1976. — Т. 225. — Вып. 4. — С. 522—523.

Вельмин В. А., Дубровский Н. А. Слуховое восприятие афалиной импульсных сигналов // Морские млекопитающие. Результаты и методы исследований. — М.: Наука, 1978. — С. 90—98.

Голубков А. Г., Ершова И. В., Жежерин А. Р., Фрадкин В. Б. Экспериментальное исследование предельной возможности различения морскими животными шаров // IV Всесоюз. бионич. конф.: Тез. докл. — М., 1973. — Т. 1. — С. 27—28.

Дубровский Н. А. Эхолокационное различение объектов у дельфинов // V Всесоюз. совещ. по изуч. морск. млекопитающих.: Тез. докл. — Махачкала, 1972. — С. 83—86.

Дубровский Н. А. Эхолокация у дельфинов (обзор). — Л.: ЦНИИ «Румб», 1975. — 77 с.

Дубровский Н. А., Краснов П. С. Распознавание дельфином афалиной упругих шаров по материалам и размеру // Тр. Акуст. ин-та. — М., 1971. — Вып. 17. — С. 9—18.

Дубровский Н. А., Краснов П. С., Титов А. А. Слуховое различение афалиной акустических стимулов с различной фазовой структурой // VII Всесоюз. совещ. по изуч. морск. млекопит.: Тез. докл. — М., 1978. — С. 110—111.

Дубровский Н. А., Титов А. А. Эхолокационное различение дельфином афалиной шаровых мишеней, отличающихся одновременно размерами и материалом // Акуст. журн. — 1975. — Вып. 3. — С. 469—471.

Дубровский Н. А., Фадеева Л. М. Распознавание шаровых мишеней дельфинами // IV Всесоюз. конф. по бионике: Тез. докл. — М., 1973. — Т. 4. — С. 29—34.

Ершова И. В., Жежерин А. Р., Игнатьева В. А. О различиях в экосигналах, используемых дельфинами при распознавании упругих шаров // VIII Всесоюз. акуст. конф.: Реф. докл. — М., 1973. — Т. 1. — С. 19—23.

Занин А. В., Водяная Е. Г., Бибииков Н. Г. Коротколатентные вызванные потенциалы ствола мозга азотки на пары ультразвуковых щелчков // Изучение, охрана и рациональн. использов. морск. млекопит.: Тез. докл. — Астрахань, 1982. — С. 32—33.

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.

Заславский Г. Л., Рябов В. А. Временной анализ звуков дельфином афалиной // Вопросы судостроения. Сер. «Акустика». — Л.: ЦНИИ «Румб», 1979. — Вып. 13. — С. 10—14.

Заславский Г. Л., Рябов В. А. Измерение афалиной интервалов времени // Мат. XI Всес. акуст. конф. — М., 1991. — Секц. Ц. — С. 33—35.

Заславский Г. Л., Рябов В. А., Поляков М. А. Исследование механизмов обработки импульсных сигналов в слуховой системе дельфина афалины (*Tursiops truncatus*) // Труды Карадагского филиала ИнБЮМ. — Севастополь, 1997. — С. 145—158.

Заславский Г. Л., Титов А. А., Лекомцев В. М. Исследование гидролокационных способностей дельфина азовки // Тр. Акуст. ин-та. — М., 1969. — Вып. 8. — С. 134—138.

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.

Зориков Т. В. Признаковое описание сигналов и принципы его организации в слуховой системе афалины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1985. — 17 с.

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.

Фадеева Л. М. Распознавание дельфином шаровых мишеней с различной структурой эхосигнала // VIII Всесоюз. акуст. конф.: Докл. — М., 1973. — Т. 1. — С. 134.

Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И. Киты и дельфины. — М.: Наука, 1972.

Au W. W. L., Moore P. W. B. Detection of complex echoes in noise by an echolocating dolphin // J. Acoust. Soc. Am. — 1988. — V. 83. — №2. — P. 662—668.

Hammer C. E., Au W. W. L. Porpoise echo-recognition. An analysis of controlling target characteristics // J. Acoust. Soc. Am. — 1980. — V. 68. — №5. — P. 1285—1293.

Moore P. W. B., Hall R. W., Griedl W. A., Nachtigall P. E. The critical interval in dolphin echolocation. What is it? // J. Acoust. Soc. Am. — 1984. — V. 76. — P. 314—317.

Schusterman R. J., Ronald J. Behavioral methodology in echolocation by marine mammals // Animal sonar systems. — New York: Plenum, 1980. — P. 11—37.

Zaslavsky G. L., 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.