

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНАЯ МАСКИРОВКА СЛУХОВЫХ ВЫЗВАННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ У ДЕЛЬФИНА ПРИ МОНАУРАЛЬНОЙ И ДИХОТИЧЕСКОЙ ЗВУКОВОЙ СТИМУЛЯЦИИ: ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭФФЕКТА ПРЕДШЕСТВОВАНИЯ И БИОСОНАРА

© 2023 г. А. Я. Супин¹, Е. В. Сысуева^{1*}, Д. И. Нечаев¹, М. Б. Тараканов¹, В. В. Попов¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33, Россия

*E-mail: evgeniasysueva@gmail.com

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Неинвазивно регистрировали коротколатентные слуховые вызванные потенциалы (КСВП) у бутылконового дельфина *Tursiops truncatus* на парные импульсные звуковые стимулы (кондиционирующий и тестирующий), подаваемые через излучатели, контактирующие с “акустическим окном” на нижней челюсти. Использовали две формы стимуляции: моноауральную (оба стимула через один излучатель), или дихотическую (кондиционирующий и тестирующий стимулы подавали через разные излучатели, контактирующие один — с правым, другой — с левым акустическим окном). Кондиционирующий и тестирующий стимулы имели одинаковые характеристики, интервал между ними варьировал от 0.15 до 10 мс. При моноауральной стимуляции подавление тестирующего ответа было одинаковым в диапазоне интервалов от 0.15 до 0.5 мс; при удлинении интервала ответ восстанавливался. При дихотической стимуляции наиболее глубокое подавление тестирующего ответа происходило при интервале 0.5 мс, а при более коротких или более длительных интервалах тестирующий ответ восстанавливался. Полное восстановление происходило при укорочении интервала до 0.15 мс и удлинении до 2 мс. Обсуждается значение полученных данных для эффекта предшествования и для работы биосонара дельфинов.

Ключевые слова: дельфин, эффект предшествования, маскировка, эхолокация

DOI: 10.31857/S0235009223020051, **EDN:** QTARLN

ВВЕДЕНИЕ

Слух зубатых китообразных характеризуется уникальными способностями: высокой чувствительностью, широким частотным диапазоном, высоким пространственным и временным разрешением (Au, 1993; Supin et al., 2001; Au, Hastings, 2008). В значительной степени развитие уникальных слуховых способностей обусловлено работой слуховой системы китообразных в качестве приемной части биосонара. Можно ожидать, что требования, связанные с работой биосонара, влияют и на другие свойства слуховой системы. Одним из таких свойств является эффект предшествования.

Эффект предшествования характерен для слуховой системы многих животных и человека. Он проявляется в подавлении реакции на задержанный стимул предшествующим стимулом, исходящим из другой точки акустической сцены. Эффект предшествования возникает, если источник отраженного звука смещен относительно первичного источника звука как в вертикальной, так и в

горизонтальной плоскости (Agaeva, Al'tman, 2008). Одним из механизмов эффекта предшествования является прямая последовательная маскировка: подавление ответа на задержанный сигнал (тест) предшествующим сигналом (маскером). Последовательная маскировка может вызываться процессами на нескольких уровнях слуховой системы, включая слуховую периферию, что показано методами отоакустической эмиссии и коротколатентных слуховых вызванных потенциалов (КСВП) (Bianchi et al., 2013).

Функциональное значение эффекта предшествования состоит в том, что он позволяет локализовать источник звука на фоне многочисленных отражений, характерных для естественных акустических сцен: звук, распространяющийся напрямую от источника, приходит к слушателю раньше, чем отраженные звуки. Поэтому прямо распространяющийся и отраженный звуки играют роль соответственно маскера и тест-сигнала,

что приводит к подавлению ответов на отраженные сигналы (Brown et al., 2015).

Однако эффект предшествования может не быть столь же полезным для животных, располагающих биосонаром, т.е. способных к эхолокации. Для таких животных звук, отраженный от окружающих объектов, не является помехой, затрудняющей локализацию источника звука, а носителем важной информации об окружающей обстановке. Если бы ответы на эхо подавлялись вследствие эффекта предшествования, эхолокация была бы невозможна. Поэтому возникает вопрос, имеется ли эффект предшествования у эхолоцирующих животных, и если имеется, то насколько он выражен.

Поведенческие исследования на летучих мышах (Schuchmann et al., 2006) показали, что если животное слышит два отражения сонарного импульса с разных сторон, то не наблюдается предпочтения более раннего импульса. Этот результат можно интерпретировать как указание на слабую выраженность или отсутствие эффекта предшествования у летучих мышей.

Для другой группы животных, способных к эхолокации — зубатых китообразных, сведения об эффекте предшествования практически отсутствуют. Имеются данные о последовательной маскировке, но они касаются ситуации, когда маскер и тест-сигнал исходят от одного и того же источника. Показано, что при коротких межстимульных интервалах ответы на второй (тестирующий) стимул подавляются, а при увеличении интервала ответы восстанавливаются. Полное восстановление ответов происходит уже при интервалах порядка нескольких мс, как показано для бутылконосого дельфина *Tursiops truncatus* (Supin, Popov, 1995; Popov et al., 2001), морской свиньи *Phocoena phocoena* (Bibikov, 2004), белухи *Delphinapterus leucas* (Supin et al., 2007) и ложной косатки *Pseudorca crassidens* (Supin et al., 2007). В процессе эхолокации последовательная маскировка ответа на эхо собственным лоцирующим импульсом играет важную роль: она обеспечивает независимость величины ответа на эхо от расстояния до мишени. Этот эффект возникает потому, что увеличение расстояния до мишени приводит к ослаблению эха, но в то же время увеличение задержки между лоцирующим импульсом и эхо приводит к освобождению ответа на эхо от маскировки, и эти два процесса компенсируют друг друга (Supin, Nachtigall, 2013). Стабилизация ответов на эхо в результате последовательной маскировки лоцирующим импульсом означает, что ответ на эхо не угнетается, т.е. отсутствует важный компонент эффекта предшествования.

Эксперименты, в которых более ранний (маскер) и более поздний (тест) стимулы подаются на разные уши (источники звука слева и справа), мо-

гут служить моделью ситуации, когда напрямую распространяющийся звук воздействует преимущественно на одно ухо, а эхо — на другое. Исследование последовательной маскировки КСВП при разных азимутах источников маскера и тест-сигнала показало, что компонент КСВП, генерируемый слуховым нервом, слабее маскируется и быстрее освобождается от маскировки, если источники маскера и тест-сигнала находятся по разные стороны от сагиттальной плоскости головы (т.е. раздельно адресуются к правому и левому уху), чем если они находятся по одну сторону (адресуются к одному и тому же уху). Для компонентов КСВП, генерируемых более высокими уровнями слуховой системы, это различие меньше (Popov et al., 2022). Это исследование было выполнено при дистантном расположении источника звука, что может считаться моделью ситуации в естественной среде. При этом интерауральные взаимоотношения выявляются не в полной мере, поскольку звуки могут достигать оба (правое и левое) акустических окна: через латеральную поверхность ипсилатеральной ветви нижней челюсти (McCormic et al., 1970) и через медиальную поверхность контралатеральной ветви (Cranford et al., 2008).

Одним из подходов к более полному пониманию интерауральных взаимоотношений при последовательной маскировке может быть использование раздельной контактной стимуляции правого и левого акустических окон (дихотическая стимуляция). Возможность перекрестной стимуляции (стимуляция правого уха при левостороннем положении источника звука, и наоборот) при этом полностью не устраняется из-за проведения звука через ткани головы. Тем не менее присутствие на этом пути тканей с разными акустическими импедансами, включая газонаполненные полости (Cranford et al., 1996; Houser et al., 2004), позволяет ожидать, что звук, достигающий противоположное акустическое окно, существенно ослаблен. Такое исследование было выполнено с использованием КСВП, но на единственном животном и в ограниченном диапазоне задержек между маскером и тест-сигналом (не использованы задержки короче 0.3 мс) (Popov et al., 2023). Задержки менее 0.3 мс представляют специальный интерес, поскольку, принимая во внимание размеры головы дельфина, можно предполагать, что этот диапазон характерен для межшумных задержек. Кроме того, в упомянутой работе применяли стимулы в виде коротких тональных посылок с относительно узким частотным спектром, тогда как бутылконосые дельфины используют для эхолокации короткие щелчки с широким частотным спектром. Не исключено, что указанное различие влияет на проявление маскировки в процессе эхолокации.

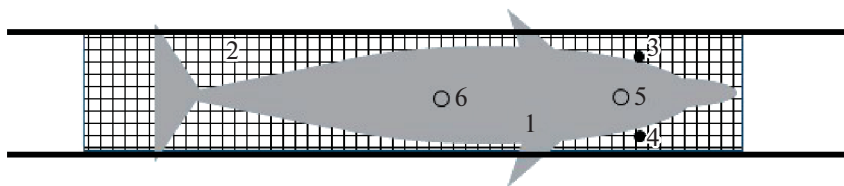


Рис. 1. Схема эксперимента.

1 – объект исследования; 2 – звукопрозрачные носилки; 3 и 4 – излучатели звука; 5 – активный электрод; 6 – референтный электрод.

Данное исследование было предпринято с целью получения более полной информации о последовательной маскировке КСВП у дельфинов при раздельной подаче маскира и тест-сигнала на правое и левое акустическое окно.

МЕТОДИКА

Объект исследования. Объектом исследования была взрослая самка бутылконосого дельфина (черноморская афалина) *Tursiops truncatus* в возрасте ориентировочно 27–30 лет, масса тела 230 кг.

Условия экспериментов. Работа была выполнена в Геленджикском дельфинарии (г. Геленджик, Краснодарский край).

Животное содержалось в крытом бассейне с морской водой. На время эксперимента животное (рис. 1, 1) заводили в секцию бассейна 5×1.5 м, глубиной 1.5 м, и помещали на носилки (2) таким образом, что тело было погружено в воду, но спина и дорзальная поверхность головы с дыхательным отверстием оставались над поверхностью. Два источника звука (3 и 4) располагали около правого и левого акустических окон на нижней челюсти. Электроды (5 и 6) для регистрации КСВП располагали на поверхности тела над водой: активный электрод (5) на дорзальной поверхности головы, 5 см каудальнее дыхательного отверстия; референтный электрод (6) на дорзальном плавнике.

Программа эксперимента. Для оценки эффекта последовательной маскировки измеряли амплитуду КСВП на тестирующий стимул как функцию от времени задержки после маскира. Однако при коротких интервалах (меньше длительности КСВП) происходит наложение ответов, вызванных маскиром и тест-сигналом. Поэтому для выделения ответа на тест-сигнал использовали процедуру вычитания: из ответа на комплекс маскир + тест-сигнал поточечно вычитали ответ на маскир. Полученный таким образом разностный ответ считали ответом на тест-сигнал. Его амплитуду оценивали в процентах от контрольного ответа на такой же тест-сигнал, но без предшествующего маскира. Эта процедура требует, чтобы ответы на маскир и на тест-сигнал, предъявляемые в комплексе, были точно равны ответам на те же

стимулы, предъявляемые изолированно. Чтобы выполнить это требование, парные сигналы (маскер + тест), контрольный маскир и контрольный тест-сигнал предъявляли попеременно (рис. 2).

Эту последовательность стимулов многократно повторяли, чтобы получить материал для выделения ответа на тест-сигнал из шума методом усреднения. Принимали, что при таком способе предъявления сигналов все долговременные изменения слуховой чувствительности, которые могли быть вызваны слуховой адаптацией к предъявляемым сигналам, небольшими изменениями положения головы или другими факторами одинаково влияют на все ответы.

Задержки между маскирами и тест-сигналами варьировали ступенчато следующими значениями: 0.15, 0.2, 0.3, 0.5, 0.7, 1, 1.5, 2, 3, 5, 7, 10 мс (квазилогарифмическая шкала с шестью значениями на десятикратный диапазон). Задержки менее 0.15 мс не использовали, поскольку при задержках 0.1 мс или короче происходило значительное наложение двух стимулов. Задержки длительнее 10 мс не использовали, поскольку при задержке 10 мс происходило уже полное освобождение тестирующего ответа от маскировки.

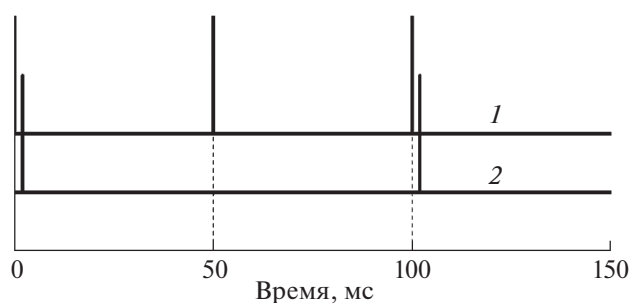


Рис. 2. Схема предъявления стимулов.

Представлен один из 1000 циклов предъявления стимулов. 1 – кондиционирующий стимул (маскер), 2 – тест-сигнал. Вертикальные пунктирные линии отмечают моменты начала эпох для регистрации КСВП. Маскер совпадает с началом окна регистрации как при предъявлении пары стимулов, так и при предъявлении контрольного маскира; тест-сигнал задержан относительно начала окна регистрации.

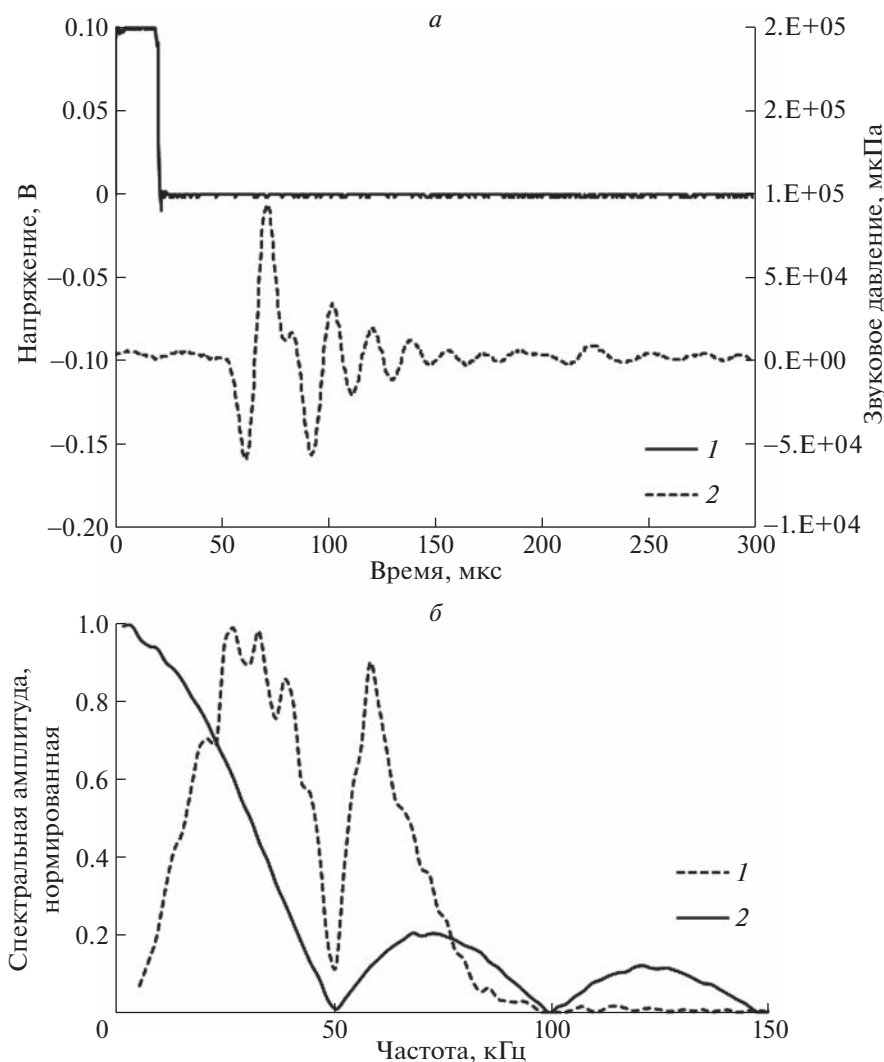


Рис. 3. *a* – форма электронного импульса, активирующего излучатель звука (1, левая шкала) и акустического импульса (2, правая шкала). *б* – нормализованные (максимум приравнен к единице) спектры электронного и акустического импульсов. Регистрирующий гидрофон расположен в непосредственной близости от излучателя (зазор 3.5 мм).

Интервалы между комбинациями стимулов варьировали от 50 до 60 мс (на рис. 2 представлены стимулы с интервалом 50 мс), так что комбинации всех стимулов (пара, контрольный маскер и контрольный тест-сигнал) длились 150–180 мс. Набор ответов на 1000 повторений всех комбинаций стимулов занимал 150–180 с.

Звуковые стимулы. Маскер и тест-сигнал были одинаковы по форме и интенсивности и создавались активацией звукового преобразователя прямоугольными импульсами длительностью 20 мкс. Сигналы генерировали цифровым способом при помощи компьютерной программы собственной разработки в программной оболочке LabVIEW (National Instruments, США). Сигналы, синтезированные в цифровой форме, переводили в аналоговую форму, используя 16-битный цифроана-

логовый преобразователь, входящий в состав платы сбора данных NI-USB 6251 (National Instruments), усиливали и (при необходимости) ослабляли, используя усилитель-аттенюатор собственной разработки и воспроизводили через звуковые пьезокерамические преобразователи B&K 8104 (Briel & Kjaer, Дания). Вследствие частотной характеристики преобразователей, прямоугольный импульс, подаваемый на их входы, преобразовывался в форму, представленную на рис. 3, с пиком компрессии 10^5 мкПа/В (100 дБ относительно 1 мкПа) и пиком разрежения -6×10^4 мкПа.

Длительность импульса на уровне -20 дБ относительно пика составляла 150 мкс. Частотный спектр импульса занимал полосу от 6 до 80 кГц с вырезкой на частоте 50 кГц (эта частота является

обратной величиной от длительности электронного прямоугольного импульса).

При измерении зависимости амплитуды КСВП от интенсивности сигнала интенсивность варьировала в пределах от 50 до 100 дБ относительно 1 мкПа. При измерении зависимости ответа на тест-сигнал от задержки относительно маскира использовали интенсивность 80 дБ относительно 1 мкПа.

Маскер и тест-сигнал генерировали в двух независимых каналах. Затем их либо суммировали и подавали через один преобразователь (монауральная стимуляция), либо подавали отдельно через два преобразователя, контактирующих с правой и левой акустическими окнами (дихотическая стимуляция).

Регистрация и измерение КСВП. КСВП регистрировали неинвазивно через электроды, закрепленные на поверхности тела. Использовали электроды с золотым покрытием, вмонтированные в присоски для фиксации (Cetacean Research Technology, Seattle, WA, USA). Электроды были соединены со входом усилителя биопотенциалов LP511 (Grass Technologies). Устанавливали полосу пропускания усилителя от 0.3 до 3 кГц, усиление $\times 5000$ (74 дБ). Усиленные биопотенциалы преобразовывали в цифровую форму 16-битным цифроаналоговым преобразователем, входящим в состав той же платы сбора данных, которую использовали для синтеза звуковых сигналов. Одновременно с генерацией звуковых сигналов программа обеспечивала обработку регистрируемых биопотенциалов: выделение сигнала из фонового шума методом усреднения и выделение эпох, содержащих ответы на пару маскер+тест, контрольный ответ на маскер и контрольный ответ на тест-сигнал. Для получения ответов усредняли по 1000 реализаций. Для каждой из задержек тест-сигнала относительно маскира измерения повторяли трижды.

Последующая обработка результатов состояла в том, что методом поточечного вычитания выделяли ответ на тест-сигнал после маскира и контрольный (без маскира) ответ. Усредненный результат трех измерений принимали за амплитуду ответа со стандартным отклонением. Для каждой из задержек тест-сигнала вычисляли амплитуду ответа на сигнал после маскира в процентах от контрольного ответа.

Контроль акустических сигналов. Акустические сигналы регистрировали в отсутствие животного, помещая регистрирующий гидрофон B&K 8106 (Brüel & Kjær) в непосредственной близости (3–3.5 мм) от излучателя, принимая, что такое взаимное расположение излучателя и гидрофона моделирует расположение излучателя в непосредственной близости от акустического окна в экспериментах. Сигнал от гидрофона подавали на

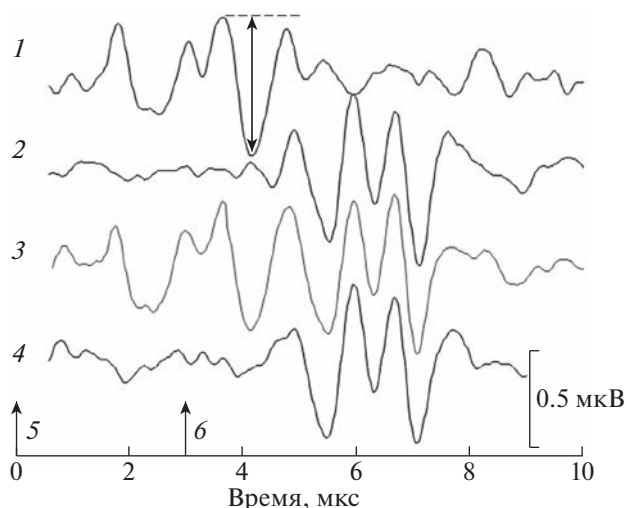


Рис. 4. Оригинальные и разностный КСВП. Монауральная стимуляция. Задержка между маскером и тест-сигналом 3 мс. 1 – контрольный ответ на маскер, 2 – контрольный ответ на тест-сигнал, 3 – ответ на парный стимул, 4 – ответ на тест-сигнал, выделенный процедурой поточечного вычитания. Стрелки 5 и 6 обозначают моменты предъявления маскира (5) и тест-сигнала (6). Двухконечная стрелка показывает измерение амплитуды ответа.

усилитель Nexus 2690 (Brüel & Kjær). Усиленный сигнал выводили на осциллоскоп NI USB-5133 (National Instruments), который обеспечивал регистрацию формы сигнала и измерение его интенсивности и длительности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристики КСВП и эффективность процедуры вычитания. В ответ как на маскер, так и на тест-сигнал возникали КСВП, имеющие характерную форму (рис. 4, 1 и 2). Основными компонентами ответа были позитивные волны с пиковыми латентными периодами 1.8, 3.05 и 3.65 мс и негативная волна с пиковым латентным периодом 4.15 мс.

КСВП, вызванный парой стимулов (маскер + тест), имел усложненную форму в результате наложения ответов на оба стимула (3). Форма комбинированного ответа зависела от задержки между двумя стимулами. Вычитание контрольного ответа на маскер из ответа на пару стимулов позволяло выделить ответ на второй (тестирующий) стимул. При этом ответ на первый стимул (маскер) удалялся (4).

Амплитуду ответа на тест-сигнал измеряли как разность между позитивным пиком с латентным периодом 3.65 мс и негативным пиком с латентным периодом 4.15 мс.

Зависимость амплитуды КСВП от интенсивности стимула. Амплитуда КСВП зависела от ин-

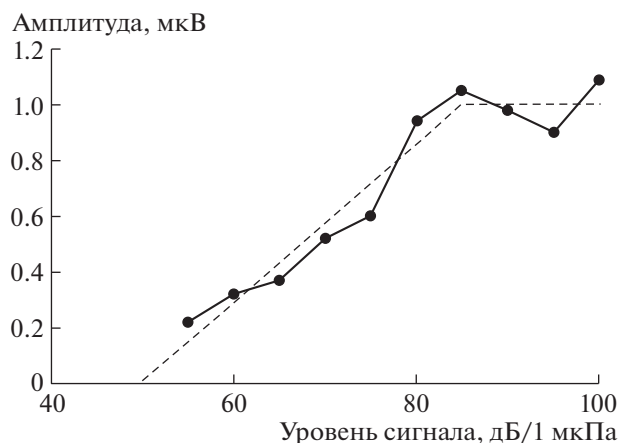


Рис. 5. Зависимость амплитуды КСВП от интенсивности стимула.

Линия с точечными символами — экспериментальные данные. Наклонная пунктирная линия — линия регрессии для интервала от 35 до 85 дБ.

тенсивности стимула в диапазоне до 85 дБ относительно 1 мкПа (рис. 5).

Дальнейшее повышение интенсивности не приводило к возрастанию амплитуды ответа, т.е. имел место эффект насыщения. В диапазоне до 85 дБ средняя зависимость амплитуды от интенсивности (регрессия) составила 0.03 мкВ/дБ. Экстраполяция линии регрессии до нулевой амплитуды ответа дала оценку порога 50 дБ относительно 1 мкПа. Таким образом, диапазон, в котором амплитуда ответа зависела от интенсивности стимула, составил 35 дБ (от 50 до 85 дБ относительно 1 мкПа).

Исходя из этого результата, зависимость амплитуды КСВП от интервала между стимулами измеряли при интенсивности стимула 80 дБ. Такой выбор обеспечивал относительно большую амплитуду ответа (что желательно для повышения точности измерений), при том, что амплитуда ответа не достигала насыщения и оставалась зависимой от параметров стимула.

Ответы на тестовый стимул: сравнение монауральной и дихотической стимуляции. Как при монауральной, так и при дихотической стимуляции маскира и тест-сигнала, ответ на тест-сигнал подавлялся (амплитуда снижалась) по сравнению с контролем (рис. 6).

Степень подавления в обоих случаях зависела от интервала между стимулами.

При монауральной стимуляции ответ на тест-сигнал оставался практически постоянным (около 20% от контрольной амплитуды) при интервалах 0.3 мс или короче. При более длительных задержках ответ на тест-сигнал освобождался от маскировки. Амплитуда ответа приближалась к



Рис. 6. Зависимость амплитуды КСВП от интервала между маскиром и тест-сигналом при монауральной (М) и дихотической (Д) стимуляции. Пунктиром обозначен уровень 100%.

контрольному значению при задержках 3 мс или больше.

При дихотической стимуляции полное восстановление ответа на тест-сигнал наблюдали при задержках 1.5–2 мс, т.е. быстрее, чем при монауральной стимуляции (3 мс). В диапазоне задержек от 0.5 до 2 мс ответы определенной амплитуды регистрировали при задержках, приблизительно в 1.5 раза более коротких, чем при монауральной стимуляции.

Существенное различие между результатами монауральной и дихотической стимуляции наблюдали при задержках 0.5 мс и менее. При дихотической стимуляции сокращение задержки менее 0.5 мс приводило к освобождению ответа от маскировки, и ответ достигал практически 100% амплитуды при задержке 0.15 мс.

ОБСУЖДЕНИЕ

Положение источников звука для дихотической стимуляции. Данное исследование планировалось для сравнения эффектов монауральной и дихотической стимуляции. В последнем случае маскир должен был воздействовать на одно ухо животного, а тест-сигнал — на другое. Для достижения этой цели источники звука располагали в непосредственной близости от правого и левого мандибулярных (т.е. расположенных на нижней челюсти) акустических окон.

Расположение акустического окна (участка поверхности тела, через который звуки эффективно проводятся к звуковой улитке) у дельфинов на нижней челюсти было установлено в работах

(Norris, 1968; 1969; 1980) и подтверждено как электрофизиологическими методами (Bullock et al., 1968), так и поведенческими экспериментами (Brill et al., 1988; Brill, 1991; Möhl et al., 1999). Со временем появились электрофизиологические (Popov, Supin, 1990; Popov et al., 1992) и морфологические (Ketten, 2000) данные, указывающие на то, что мандибулярное окно является не единственным акустическим окном у дельфинов. Однако эти данные не отрицают наличие мандибулярного акустического окна, а лишь указывают на возможность эффективной передачи звука через другие участки поверхности тела. Поэтому мы полагали, что расположение источников звука в непосредственной близости от правого и левого мандибулярных акустических окон обеспечивает благоприятные условия для дихотической стимуляции.

Взаимодействие маскера и тест-сигнала при моноауральной и дихотической стимуляции. Полученные экспериментальные данные выявили два основных различия во влиянии маскера на тестирующие ответы при моноауральной и дихотической стимуляции. Во-первых, при дихотическом предъявлении маскера и тест-сигнала тестирующий ответ быстрее освобождается от маскировки. Если при моноауральной стимуляции полное освобождение от маскировки требует 3 мс, то при дихотической — 1.5–2 мс. Этот результат показывает, что последовательная маскировка более эффективна, если маскер и тест-сигнал адресуются к одной и той же слуховой улитке, а не к противоположным улиткам. Результат согласуется с ранее опубликованными данными о том, что в эффекте предшествования участвует слуховая периферия (Bianchi et al., 2013). Тем не менее угнетение тестирующего КСВП при дихотической стимуляции с задержками 0.7–1 мс указывает на то, что интерауральная последовательная маскировка также имеет место.

В данном исследовании с применением дихотической стимуляции интерауральная последовательная маскировка оказалась более эффективной, чем в предшествующем исследовании, в котором применялась акустическая стимуляция в свободном поле (Popov et al., 2022). Одно из объяснений этого различия — множественные пути распространения звука к обеим улиткам в свободном поле.

Специального внимания заслуживает взаимодействие маскера и тест-сигнала при коротких (0.5 мс и меньше) задержках. При моноауральной стимуляции ответ на тестирующий стимул мало зависит от задержки, если задержка равна 0.3 мс или короче. Можно предположить, что при таких коротких задержках маскер и тестирующий стимул воспринимаются не раздельно, а как один стимул с удвоенной (относительно каждого из

стимулов) энергией, т.е. с уровнем, повышенным на 3 дБ. В этом случае ответ, получаемый процедурой поточечного вычитания, представляет собой разность ответов, вызванных стимулами, различающимися на 3 дБ. В такой ситуации взаимодействие маскера и тест-сигнала может соответствовать эффекту слияния (fusion), наблюдаемому при психоакустическом исследовании эффекта предшествования. Однако у человека диапазон задержек, в котором наблюдался эффект слияния, в несколько раз продолжительнее, чем 0.3 мс у дельфина (Litovsky, Shinn-Cunningham, 2001; Seeber, Hafter, 2011; Brown, Stecker, 2013). При более длительных задержках процедура поточечного вычитания у дельфина выявляла отдельный ответ на тестирующий стимул, который обнаруживал большую или меньшую степень угнетения под влиянием маскера. Этот диапазон задержек может быть аналогичен диапазону, в котором у человека наблюдается доминирование более раннего стимула.

При дихотической стимуляции имел место другой характер взаимодействия маскера и тест-сигнала. Главное отличие состояло в том, что ответ на тест-сигнал освобождался от маскировки при интервалах короче 0.5 мс. Факт маскировки указывает на процесс, приводящий к подавлению тестового ответа в период времени от 0.2 до 1 мс после маскера, с максимумом на 0.3–0.7 мс. Можно предположить, что при очень коротких интервалах между маскером и тест-сигналом слуховая система не способна определить очередность стимулов. В таком случае стимуляция обеих слуховых улиток приводит к появлению суммарного ответа, амплитуда которого больше, чем амплитуда ответа на стимуляцию каждой из улиток. При интервалах 0.7 мс и больше очередность стимулов определяется, и ответ на более поздний стимул подавляется более ранним стимулом.

Влияние на работу биосонара. В процессе эхолокации лоцирующий импульс не только излучается во внешнее пространство, но и достигает собственных органов слуха через ткани головы. Независимо от того, какое ухо воспринимает эхо, в соответствующей слуховой улитке происходит взаимодействие лоцирующего импульса и эха. Эта ситуация моделируется экспериментами с моноауральной стимуляцией, когда, как и при эхолокации, оба импульса воздействуют на одну и ту же слуховую улитку. Такое взаимодействие способствует поддержанию постоянного ответа на эхо вне зависимости от расстояния до мишени (Supin, Nachtigall, 2013).

При дихотической стимуляции подавление ответа на тест-сигнал предшествующим маскером не проявлялось при задержках 0.15–0.2 мс. Если мишень, отражающая звук, находится сбоку от средней плоскости головы, эхо приходит к одно-

му уху раньше, чем к другому, т.е. возникает меж-ушная задержка (interaural time difference, ITD). На основании приведенных выше экспериментальных данных можно предположить, что эхо стимулирует обе слуховых улитки, и поскольку ответ от контралатеральной улитки не подавляется, ответы от обеих улиток суммируются. Если так, то межушные задержки и межушные различия интенсивности могут использоваться как ключи для более точного определения положения мишени.

Однако следует подчеркнуть, что в настоящем исследовании взаимодействие между стимулами исследовалось только в варианте, когда интенсивности обоих стимулов были одинаковы. Такая ситуация не воспроизводит всего возможного

разнообразие взаимодействий между лоцирующим импульсом и эхо, так же, как и многообразие соотношений интенсивности эха и межушных задержек, которые могут создаваться при работе биосонара. Эти вопросы требуют изучения с варьированием соотношения интенсивностей маскера и тест-сигнала.

Работа поддержана Российским научным фондом, грант 22-25-00025.

Авторы благодарны руководству и персоналу Геленджикского дельфинария за предоставленную возможность провести исследование. Специальная благодарность А. Абрамову и Е. Абрамову за помощь во время экспериментов.

Forward masking of the auditory evoked potentials in a dolphin at monaural and dichotic auditory stimulation: implications for the preceding effect and biosonar

A. Ya. Supin^a, E. V. Sysueva^{a,*}, D. I. Nechaev^a, M. B. Tarakanov^a, and V. V. Popov^a

^a A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
119071 Moscow, Leninsky Prospekt, 33, Russia

*E-mail: evgeniasysueva@gmail.com

Short-latency auditory brainstem evoked potentials (ABR) to paired sound pulses (the conditioning and test stimuli) were recorded non-invasively in a bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. The stimuli were played through transducers contacting the left and right acoustic windows at the lower jaw. Two manners of stimulation were used: monaural (the both stimuli played through one and the same transducer) and dichotic (the conditioning and test stimuli played through different transducers, contacting the left and right acoustic window). The conditioning and test stimuli were equal in level and duration. The inter-stimulus delay varied from 0.15 to 10 ms. At the monaural stimulation, the suppression of the test stimulus was constant at interstimulus intervals from 0.15 to 0.5 ms; at longer intervals, the test response recovered. At the dichotic stimulation, the deepest suppression of the test response appeared at an interval of 0.5 ms; the test response recovered at both shorter and longer intervals. The complete recovery appeared at intervals as short as 0.15 ms and as long as 2 ms. Implications of the found regularities for the preceding effect and biosonar is discussed.

Keywords: dolphin, preceding effect, masking, echolocation

REFERENCES

- Agaveva M.Yu., Al'tman Ya.A. Echo thresholds measured in the vertical and horizontal planes. *Human Physiol.* 2008. V. 34. P. 678–684.
- Au W.W.L. *The Sonar of Dolphins*. New York: Springer, 1993. P. 227.
- Au W.W.L., Hastings M. C. *Principles of Marine Bioacoustics*. New York: Springer, 2008. P. 679.
- Bianchi F., Verhulst S., Dau T. Experimental evidence for a cochlear source of the precedence effect. *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2013. V. 14. P. 767–779.
- Bibikov N.G. What do evoked potentials tell us about the acoustic system of the harbor porpoise? *Acoust. Physics.* 2004. V. 50. P. 295–304.
- Brill R.L. The effect of attenuating returning echolocation signals at the lower jaw of a dolphin *Tursiops truncatus*. *J. Acoust. Soc. Am.* 1991. V. 89. P. 2851–2857.
- Brill R.L., Sevenich M.L., Sullivan T.J., Sustman J.D., Witt R.E. Behavioral evidence for hearing through the lower jaw by an echolocating dolphin, *Tursiops truncatus*. *Marine Mammal Sci.* 1988. V. 4. P. 223–230.
- Brown A.D., Stecker G.C. The precedence effect in sound localization: fusion and lateralization measures for pairs and trains of clicks lateralized by interaural time and level differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 2013. V. 133. P. 2883–2898.
- Brown A.D., Stecker G.C., Tollin D.J. The precedence effect in sound localization. *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2015. V. 16: P. 1–28.
- Bullock T.H., Grinnell A.D., Ikezono F., Kameda K., Katsuki Y., Nomoto M., Sato O., Suga N., Yanagisawa K. Electrophysiological studies of the central auditory mechanisms in cetaceans. *Z. Vergl. Physiol.* 1968. V. 59. P. 117–156.
- Cranford T.W., Amundin M., Norris K.S. Functional morphology and homology in the odontocete nasal com-

- plex: implications for sound generation. *J. Morphol.* 1996. V. 228. P. 223–285.
- Cranford T.W., Krysl P., Hildebrand J. A. Acoustic pathways revealed: Simulated sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Bioinspir. Biomim.* 2008. V. 3. P. 1–10.
- Houser D.S., Finneran. J., Carder. D., Van Bonn W., Smith C., Hof C., Mattrey R., Ridgway S. Structural and functional imaging of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) cranial anatomy. *J. Exp. Biol.* 2004. V. 207. P. 3657–3665.
- Ketten D.R. Cetacean ears. *Hearing by Whales and Dolphins*. New York, Springer. 2000. P. 43–108.
- Litovsky R.Y., Shinn-Cunningham D.G. Investigation of the relationship among three common measures of the precedence: Fusion, localization dominance, and discrimination suppression. *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. P. 346–358.
- McCormick J.G., Wever E.G., Palin G., Ridgway S.H. Sound conduction in the dolphin ear. *J. Acoust. Soc. Am.* 1970. V. 48. P. 1418–1428.
- Möhl B., Au W.W.L., Pawloski J., Nachtigall P.E. Dolphin hearing: Relative sensitivity as a function of point of application of a contact sound source in the jaw and head region. *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 105. P. 3421–3424.
- Norris K.S. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. *Evolution and Environment*. Yale University, New Haven. 1968. P. 297–324.
- Norris K.S. The echolocation of marine mammals. *The Biology of Marine Mammals*. Academic, New York. 1969. P. 391–424.
- Norris K.S. Peripheral sound processing in odontocetes. Ed *Animal Sonar System*. Plenum, New York. 1980. P. 495–509.
- Popov V.V., Nechaev D.I., Supin A.Ya., Sysueva E.V. Forward masking in a bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*: dependence on azimuthal positions of the masker and test sources. *J. comp. Physiol. A.* 2022. V. 208. P. 605–613.
- Popov V.V., Nechaev D.I., Supin A.Ya., Sysueva E.V. Inter-aural sequential masking in the dolphin auditory system. *Neurosci. Behav. Physiol.* 2023. V. 53 (2). P. 272–278.
- Popov V.V., Supin A.Ya. Localization of the acoustic window at the dolphin's head. *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence*. Plenum, New York. 1990. P. 417–426.
- Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Electrophysiological study of sound conduction in dolphins. *Marine Mammal Sensory Systems*. Plenum, New York. 1992. P. 269–276.
- Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Auditory brainstem response recovery in the dolphin as revealed by double sound pulses of different frequencies. *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 110. P. 2227–2233.
- Schuchmann M., Hübner M. Wiegrebe L. The absence of spatial echo suppression in the echolocating bats *Megaderma lyra* and *Phyllostomus discolor*. *J. exp. Biol.* 2006. V. 209. P. 152–157.
- Seeber B.U., Hafter E.R. Failure of the precedence effect with a noise band vocoder. *J. Acoust. Soc. Amer.* 2011. V. 129. P. 1509–1521.
- Supin A.Ya., Nachtigall P.E. Gain control in the sonar of odontocetes. *J. comp. Physiol. A.* 2013. V. 199. P. 471–478.
- Supin A.Ya., Nachtigall P.E., Brees M. Evoked-potential recovery during double click stimulation in a whale: A possibility of biosonar automatic gain control. *J. Acoust. Soc. Am.* 2007. V. 121. P. 618–625.
- Supin A.Ya., Popov V.V. Temporal resolution in the dolphin's auditory system revealed by double-click evoked potential study. *J. Acoust. Soc. Am.* 1995. V. 97. P. 2586–2593.
- Supin A.Ya., Popov V.V., Mass A.M. *The Sensory Physiology of Aquatic Mammals*. Boston: Kluwer, 2001. P. 332.