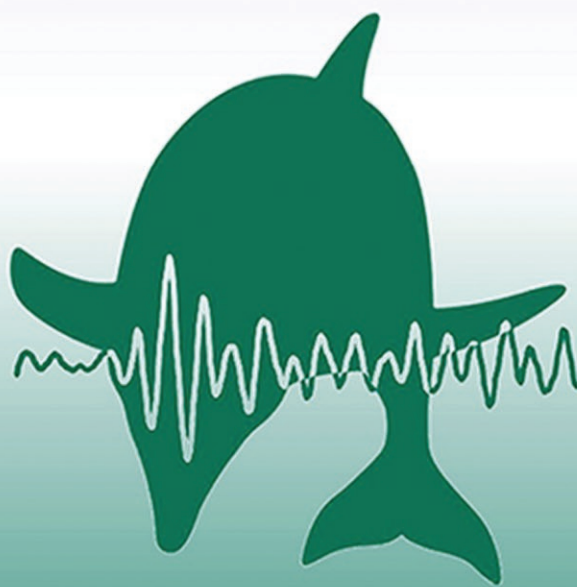


# СЛУХ КИТОВ И ДЕЛЬФИНОВ

В.В. Попов, А.Я. Супин



Москва 2013

**В.В. Попов, А.Я. Супин.** Слух китов и дельфинов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2013. 219 с.

Слуховая система китообразных привлекает внимание благодаря своим уникальным особенностям – высокой чувствительности, широкому частотному диапазону, высокой частотной, временной и пространственной разрешающей способностью, участием в работе эхолокационного аппарата. Представленная монография обобщает как обширный литературный материал, накопленный в течение нескольких последних десятилетий, так и собственные исследования авторов в этой области, рассматривает механизмы, обеспечивающие уникальные способности слуховой системы китообразных и пути эволюции, приведшие к появлению таких способностей. Монография рассчитана на специалистов в области общей физиологии, физиологии сенсорных систем, сравнительной и эволюционной физиологии, а также на студентов и аспирантов биологических и медицинских высших учебных заведений.

## Оглавление

<b>1. Введение</b> .....	3
1.1. Водные млекопитающие как объект сравнительно-физиологических исследований .....	3
1.2. Особенности воды как сенсорной среды .....	5
1.3. Слух усатых китов .....	8
1.4. Слух зубатых китообразных .....	9
<b>2. Особенности морфологии органа слуха зубатых китообразных</b> .....	10
2.1. Наружное и среднее ухо .....	10
2.2. Внутреннее ухо .....	13
2.3. Слуховые центры ствола мозга .....	15
2.4. Слуховая кора мозга .....	15
<b>3. Основные типы слуховых вызванных потенциалов мозга китообразных</b> .....	18
3.1. Интракраниальные вызванные потенциалы .....	18
3.2. Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы (КСВП): основные свойства .....	19
<b>4. Условия регистрации слуховых вызванных потенциалов</b> .....	23
4.1. Физические условия регистрации .....	23
4.2. Выделение сигнала из шума .....	23
4.3. Локализация точек отведения КСВП .....	25
4.4. Особенности КСВП у разных видов зубатых китообразных .....	26
4.5. Вклад различных частей частотного спектра звукового сигнала в генерацию КСВП .....	28
4.6. Неинвазивно регистрируемые вызванные потенциалы слуховой коры мозга .....	33
<b>5. Ритмические вызванные потенциалы</b> .....	35
5.1. Реакция следования ритму импульсов .....	35
5.2. Реакция следования огибающей .....	36
<b>6. Измерение характеристик слуха методом вызванных потенциалов</b> .....	40
6.1. Измерение амплитуды КСВП .....	40
6.2. Измерение магнитуды РСР и РСО .....	41
6.3. Оценка порога по КСВП и РСО .....	43
<b>7. Чувствительность и частотный диапазон слуха</b> .....	49
7.1. Психофизические данные .....	49
7.2. Данные, полученные методом вызванных потенциалов .....	51
<b>8. Частотная избирательность</b> .....	55
8.1. Основы измерения частотной избирательности слуха .....	55
8.2. Критические отношения и критические полосы .....	55
8.3. Кривые тональной маскировки .....	58
8.4. Маскировка шумом со спектральной вырезкой .....	72
8.5. Дифференциальная чувствительность по частоте .....	78
8.6. Различение сложных спектральных рисунков .....	82
<b>9. Различение интенсивности звука</b> .....	94
<b>10. Временная разрешающая способность</b> .....	97
10.1. Основные тесты на временную разрешающую способность .....	97
10.2. Психофизические исследования .....	97
10.3. Зависимость КСВП от длительности стимула .....	99

10.4. Восстановление КСВП при стимуляции парными звуковыми импульсами .....	101
10.5. Обнаружение паузы в шуме .....	105
10.6. Воспроизведение ритма амплитудной модуляции. Передаточная частотная функция .....	108
10.8. Воспроизведение ритма коротких звуковых импульсов .....	111
10.8. Временная передаточная функция слуховой системы .....	116
<b>11. Частотно-временные взаимодействия в слуховой системе .....</b>	<b>129</b>
11.1. Временные взаимодействия между стимулами разной частоты .....	129
11.2. Реакция на одновременное действие нескольких частотных компонентов с разными ритмами модуляции .....	130
11.3. Парадоксальное подавление .....	133
<b>12. Пространственная избирательность и бинауральный слух .....</b>	<b>139</b>
12.1. Основные показатели пространственной избирательности слуха .....	139
12.2. Психофизические исследования .....	140
12.3. Измерение остроты луча приема методом слуховых вызванных потенциалов (СВП) .....	143
12.4. Интерауральные различия и бинауральные эффекты .....	156
<b>13. Пространственно-частотные взаимодействия .....</b>	<b>164</b>
13.1. Азимутальная зависимость аудиограмм .....	164
13.2. Азимутальная зависимость ИРИ как функции частоты .....	166
13.3. Положение «акустических окон» и пространственный слух .....	166
<b>14. Влияние шумов на чувствительность слуха .....</b>	<b>179</b>
<b>15. Работа слуховой системы в режиме эхолокации .....</b>	<b>184</b>
15.1. Связь характеристик слуховой системы с эхолокационной функцией .....	184
15.2. Особенности восприятия эхо-сигнала в процессе эхолокации .....	188
<b>16. Заключение .....</b>	<b>205</b>
Литература .....	208

# 1. Введение

---

## 1.1. Водные млекопитающие как объект сравнительно-физиологических исследований

Сравнительное исследование сенсорных систем у животных, адаптированных к разным условиям обитания, открывает широкие возможности не только для выявления неизвестных ранее способностей этих систем, но и для выявления фундаментальных механизмов их функционирования. Ограничив круг объектов небольшим количеством стандартных лабораторных животных, исследователь не всегда может быть уверен, в какой степени установленные им закономерности отражают общие фундаментальные механизмы работы организма, а в какой – частные свойства данного объекта. Расширение же круга экспериментальных объектов позволяет установить, насколько общими или частными являются обнаруженные свойства; во многих случаях позволяет проследить важные этапы эволюции изучаемой системы. Поэтому вполне закономерно, что все больше исследователей в поисках фундаментальных механизмов работы всех систем организма, в том числе сенсорных систем, обращают внимание на «экзотические» виды, которые мало использовались для экспериментальных физиологических исследований.

Одной из групп животных, представляющей безусловный интерес для общей и сравнительной физиологии, в том числе физиологии сенсорных систем, являются водные млекопитающие, прежде всего - китообразные. Перейдя из наземной среды обитания в водную, предки современных китообразных в течение длительного времени, порядка десятков миллионов лет, эволюционировали независимо от наземных млекопитающих, причем эволюционировали в среде, предъявляющей специфические требования к функционированию сенсорных систем. Из-за этого многие решения, найденные в процессе эволюции китообразных для успешного функционирования этих систем, существенно отличаются от того, что наблюдается у других групп млекопитающих.

В последние десятилетия интерес к исследованию сенсорных систем китообразных неуклонно растет. Причем одно из первостепенных направлений этих исследований касается слуховой системы. В значительной степени особое внимание к слуховой системе китообразных обусловлено способностью зубатых китов и дельфинов к эхолокации, но оно стимулируется также и рядом других уникальных свойств.

Результаты многих из этих исследований обобщены в ряде монографий и сборников (Busnel, Fish, 1980; Nachtigall, Moore, 1988; Thomas, Kastelein, 1990; Thomas et al., 1992; Au, 1993; Kastelein et al., 1995; Supin et al., 2001). Однако большинство этих (крайне интересных!) изданий являются сборниками отдельных статей, которые не дают полного и систематического представления о проблеме. Кроме того, исследования слуховой системы китообразных постоянно развиваются, прогресс в этой области исследований весьма значителен. Поэтому нам представлялось полезным и необходимым обобщить и систематизировать имеющиеся к настоящему времени сведения о физиологии слуховой системы китообразных. Определенную часть этих сведений составляют и

собственные результаты, полученные авторами в процессе более чем тридцатилетних экспериментальных исследований.

Прежде чем перейти собственно к результатам исследования слуха китообразных, целесообразно определить положение этой группы среди других водных млекопитающих. Образ жизни очень многих видов млекопитающих в той или иной степени связан с водной средой, многие из них способны нырять и охотиться под водой. Но водными млекопитающими в полном смысле слова следует, видимо, считать представителей только трех отрядов (Rice, 1998): целиком отряды китообразных (*Cetacea*) и сиреновых (*Sirenia*) и несколько семейств отряда хищных (*Carnivora*), объединяемых общим названием ластоногих (*Pinnipedia*). Ранее ластоногих выделяли в отдельный отряд, но современные систематики пришли к выводу о том, что, несмотря на глубокую специализацию к обитанию в водной среде, ластоногих вместе с наземными хищными следует отнести к одному отряду. Таким образом, только китообразные и сиреновые образуют систематически выделенные группы полностью водных млекопитающих. Вся жизнь этих животных, от рождения до смерти, проходит в воде и только в воде, они никогда не выходят на сушу. Этим они отличаются от ластоногих (настоящие тюлени, ушатые тюлени или морские львы и моржи), которые амфибионтны: значительную часть своей жизни они проводят в воде, но определенные периоды жизни – на суше.

Из двух групп полностью водных млекопитающих – китообразных и сиреновых – китообразные изучены в значительно большей степени. Они глубоко специализированы к обитанию в водной и только в водной среде. Все системы их организма, в том числе слуховая система, претерпели глубокие изменения по сравнению с их наземными (по-видимому, относительно примитивными) предками.

Китообразные – процветающий отряд современных млекопитающих, включающий два подотряда: настоящие (или усатые, или баленовые) киты (*Mysticeti*) и зубатые киты (*Odontoceti*). Вместе эти два подотряда содержат 14 семейств с несколькими десятками родов и видов. Зубатые киты (10 семейств, 65 видов) распространены практически по всему миру, обитая как в морских, так и в пресных водах. По образу жизни все они являются хищниками, питаются в основном рыбой, но также и другим кормом – моллюсками, иногда мелкими бентосными организмами. Для зубатых китов характерно весьма значительное межвидовое разнообразие размеров тела, хотя очень мелких животных среди них все же нет: длина тела варьирует от приблизительно 1 м (мелкие дельфины и морские свиньи) до 40 м (крупные экземпляры кашалотов).

Относительно небольших по размеру зубатых китов (до нескольких метров) в обиходе обычно называют дельфинами или морскими свиньями, оставляя термин «киты» за более крупными видами. Широко распространенный термин «дельфин» на самом деле не имеет четкого определения: зубатых китов среднего размера (например, белуху *Delphinapterus leucas*, гринду *Globicephala sp.*, косатку *Orcinus orca*) иногда называют дельфинами, иногда китами. Если использовать термин «дельфин» в строгом таксономическом значении, то он должен применяться только к одному семейству дельфиновых (*Delphinidae*), но более широко его обычно применяют и к представителям других семейств – морских свиней (*Phocoenidae*), нескольких семейств пресноводных китообразных (*Platanistidae*, *Pontoporidae*, *Iniidae*, *Lipotidae*), а иногда и других семейств.

Характерная и общая для всех зубатых китов особенность – все они способны к эхолокации, то есть способны получать информацию об окружающей обстановке, ана-

лизируя эхо от ими же испускаемых звуковых сигналов. Очевидно, это накладывает ряд специфических требований к их слуховой системе, делая ее крайне интересным объектом для детальных исследований.

Относительно небольшие размеры многих видов зубатых китов (разумеется, не-большие лишь по сравнению с крупными китами) делают возможным их содержание в неволе, в специально оборудованных аквариумах, океанариумах, дельфинариях. Поэтому многие виды зубатых китов (дельфины и морские свиньи) служат объектами экспериментальных исследований, в том числе исследований в области слуха и био-акустики.

Подотряд настоящих (усатых, баленовых) китов (*Mysticeti*) состоит всего из четырех семейств, включающих 11 видов. В отличие от зубатых китов, все усатые киты – весьма крупные животные, с длиной тела от нескольких метров до десятков метров. За всеми ними закрепилось обиходное название китов. Ни у одного из видов настоящих китов не была установлена способность к эхолокации, так что, повидимому, у них она действительно отсутствует. Ввиду больших размеров тела, содержание настоящих китов в неволе весьма затруднительно и потому крайне редко. Поэтому до настоящего времени ни один из видов настоящих китов не был объектом детальных экспериментальных исследований слуха.

## 1.2. Особенности воды как сенсорной среды

Хотя элементарные физические, в том числе акустические, свойства воды хорошо известны, их связь с требованиями, которые среда предъявляет к сенсорным системам животных, может быть вне сферы внимания тех физиологов и этологов, которые работают с традиционными воздушнослышащими экспериментальными животными. Между тем, вне этой связи многие особенности слуха водных млекопитающих не могут быть адекватно проанализированы. Поэтому целесообразно вкратце рассмотреть основные различия в физических, прежде всего акустических, свойствах воды и воздуха.

Прежде всего, различие в физических характеристиках воды и воздуха имеет следствием разные соотношения между интенсивностью звука и другими физическими характеристиками звука, включая звуковое давление. Под интенсивностью звука понимают плотность потока звуковой мощности, т.е. звуковую мощность, проходящую через единицу площади, перпендикулярной к направлению распространения звука. Эта мощность определяется простым выражением:

$$I = p v \quad (1),$$

где  $I$  (Вт/м<sup>2</sup>) – плотность потока мощности,  $p$  (Па) – звуковое давление и  $v$  (м<sup>3</sup>/с) – объемная скорость движения частиц при прохождении звуковой волны. Однако это соотношение редко используется для измерения мощности по той причине, что только для одного из сомножителей – звукового давления  $p$  – применяются простые и удобные датчики; намного сложнее непосредственно измерить скорость движения микро-частиц среды в звуковой волне. Поэтому обычно измерение интенсивности звука основывается на использовании характеристики среды, именуемой акустическим импедансом:

$$\Omega = p / v \quad (2),$$

По сути, эта величина характеризует «жесткость» акустической среды: чем большее давление нужно приложить, чтобы заставить частицы двигаться с некоторой скоростью, тем выше акустический импеданс. Из уравнений (2) и (3) следует, что

$$I = p^2 / \Omega \quad (3),$$

Приведенная формула (2) акустического импеданса наглядно отражает физическую сущность этой величины, однако она также содержит трудную для измерений величину  $v$ . Дело, однако, облегчается тем, что от акустического импеданса зависит не только интенсивность (при данном давлении), но и скорость распространения звука в среде, причем эта зависимость определяется простым соотношением:

$$\Omega = \rho c \quad (4),$$

где  $\rho$  – плотность среды ( $\text{кг/м}^3$ ) и  $c$  – скорость звука ( $\text{м/с}$ ). Следовательно,

$$I = p^2 / \rho c \quad (5).$$

Все величины  $p$ ,  $\rho$  и  $c$ , входящие в правую часть формулы (5), легко измеримы, поэтому именно это выражение обычно используется для расчета интенсивности звука.

Как показывают уравнения (3) и (5), при одном и том же звуковом давлении  $p$  интенсивность звука обратно пропорциональна акустическому импедансу. Этим определяется одно из важных различий воздуха и воды как акустических сред. Импедансы воздуха и воды сильно различаются. Для воздуха ( $\rho = 1.3 \text{ кг/м}^3$ ,  $c = 340 \text{ м/с}$ ) получаем  $\Omega = 442 \text{ кг/с}\cdot\text{м}^2$ , для морской воды ( $\rho = 1030 \text{ кг/м}^3$ ,  $c = 1530 \text{ м/с}$ )  $\Omega = 1.576 \times 10^6 \text{ кг/с}\cdot\text{м}^2$ . Таким образом, импеданс морской воды в 3565 раз выше импеданса воздуха. Это означает, что при некотором звуковом давлении интенсивность звука в воздухе в 3565 раз выше, чем при том же давлении в воде. Чтобы достичь той же интенсивности, звуковое давление в воде должно быть в  $3565^{1/2} = 59.7$  раз выше, чем в воздухе.

Ввиду того, что интенсивности звуковых сигналов могут различаться на много порядков, общепринят способ обозначение интенсивности в логарифмических единицах – децибелах (дБ) относительно некоторого референтного уровня:

$$I_{\text{дБ}} = 10 \log_{10}(I / I_0) = 20 \log_{10}(p / p_0) \quad (6),$$

где  $I$  и  $p$  – соответственно интенсивность и звуковое давление измеряемого звука, а  $I_0$  и  $p_0$  – референтные интенсивность и звуковое давление. Шкала децибел позволяет обозначать интенсивность в дБ непосредственно по измеренному звуковому давлению относительно референтного уровня  $p_0$ .

Во избежание недоразумений следует напомнить, что общепринятые референтные уровни  $p_0$ , от которых отсчитывается интенсивность сигнала в шкале децибел, различны в воздушной и водной акустике. В воздушной акустике за общепринятый референтный уровень, от которого отсчитывается интенсивность звуков, принято звуковое давление, равное 20 мкПа, что соответствует интенсивности  $9 \times 10^{-13} \text{ Вт/м}^2$  – уровень, принятый за стандартный порог слышимости человека. Для водной среды такой референтный уровень не имел бы смысла, поскольку такое звуковое давление соответствует очень низкой интенсивности, приблизительно  $2.5 \times 10^{-16} \text{ Вт/м}^2$ , что намного ниже слухового порога для какого-либо из известных живых существ. В водной акустике общепринятым референтным уровнем стал не порог слуха какого-либо существа, а «круглое» значение звукового давления, равное 1 мкПа, что соответствует приблизительно



$6.5 \times 10^{-19}$  Вт/м<sup>2</sup>. Поэтому если для водного животного указывается, что его порог слышимости равен, например, 50 дБ, это отнюдь не свидетельствует о плохом слухе: это очень высокая чувствительность с порогом  $6.5 \times 10^{-14}$  Вт/м<sup>2</sup> – более чем на порядок ниже, чем у человека.

Еще одно важное следствие относительно высокого акустического импеданса воды состоит в том, что он весьма близок к импедансу тканей тела животных. В воздухе – низкоимпедансной среде – поверхность тела слабо проницаема для звука, так как создает границу между средами с разным импедансом; такая граница отражает звуковой энергии больше, чем пропускает. С одной стороны, это требует создать специальный канал звукопроводения, который может доставить звуковую энергию к расположенному внутри тела органу слуха; эту роль выполняет наружный слуховой проход у воздушнослышащих млекопитающих. С другой стороны, способность поверхности тела отражать звук позволяет создать структуры-рефлекторы, концентрирующие и направляющие звук; у млекопитающих эту функцию выполняет ушная раковина.

В воде, где импедансы среды и тканей тела близки, многие участки поверхности тела не являются границей для распространения звука. Звуки свободно проникают вглубь по крайней мере мягких тканей. Поэтому проведение звука к органу слуха возможно без участия структур, подобных наружному слуховому проходу воздушнослышащих млекопитающих, а если специальные звукопроводящие структуры все же возникают, они организованы по совершенно иным принципам. С другой стороны, слабое отражение звука от поверхности тела делает неэффективными звуковые рефлекторы типа ушной раковины.

Очевидно, что рассмотренные различия между акустическими свойствами воздуха и воды должны накладывать соответствующий отпечаток на организацию слуховой системы водных млекопитающих. Она должна быть адаптирована к восприятию звуковой энергии, передаваемой при относительно высоких (по сравнению со звуками в воздухе) звуковых давлениях, но малых смещениях частиц среды. Она должна также быть адаптирована к условиям передачи звука из окружающей среды к органу слуха в условиях, когда акустические свойства окружающей среды и тканей тела различаются значительно меньше, чем в воздушной среде. Как показано ниже, эти требования действительно отражаются в организации слуховой системы водных млекопитающих.

В заключение этого раздела отметим, что не только акустические, но и оптические свойства водной среды могут влиять на организацию слуховой системы водных млекопитающих. В этом утверждении нет ничего парадоксального. Дело в том, что плотная водная среда значительно сильнее поглощает свет, чем менее плотный воздух. Это справедливо даже для идеально чистой воды. В естественных же условиях поглощение света еще усугубляется наличием в воде взвешенных частиц как биогенного, так и абиогенного происхождения. Во многих водоемах прозрачность воды ограничена несколькими метрами, а иногда (в сильно замутненной воде) долями метра, но даже в очень прозрачной воде видимость редко превышает десятки метров, что несопоставимо с условиями в воздушной среде. Низкая (по сравнению с воздухом) прозрачность воды существенно затрудняет зрительную ориентацию. Следовательно, можно ожидать, что большая нагрузка в осуществлении ориентации и навигации животных ложится на слуховую систему, что должно стимулировать ее усиленное развитие. Как показано ниже, и эта закономерность справедлива для слуховой системы водных млекопитающих.

### 1.3. Слух усатых китов

Слух усатых (настоящих) китов исследован в несопоставимо меньшей степени, чем слух зубатых китообразных. Как отмечалось выше, случаи содержания усатых китов в неволе исключительно редки, а потому не было и условий для детального изучения их слуха. Даже такие простейшие характеристики слуха как чувствительность и частотный диапазон не измерены со сколько-нибудь приемлемой точностью ни для одного из видов усатых китов. Получены только косвенные и приближенные оценки этих свойств на основе данных о параметрах их вокализации и данных о морфологии органа слуха.

Можно предполагать, что чувствительность и частотный диапазон слуха животных более или менее согласованы с характеристиками используемых ими звуковых сигналов. Сигналы усатых китов, записанные в местах их естественного обитания, в основном низкочастотны: от нескольких десятков Гц до нескольких кГц (Weston and Black, 1965; Payne and Webb, 1971; Watkins, 1981; Clark, 1982, 1990; Watkins et al., 1987; Edds, 1982, 1988). Поэтому предполагается, что и диапазон слуха у усатых китов в основном низкочастотный, в отличие от высокочастотного слуха зубатых китообразных.

Морфологические данные также указывают на относительно низкочастотный слух усатых китов. Слуховые косточки среднего уха у них довольно массивные и не очень жесткие – для передачи высокочастотных вибраций такая конструкция была бы мало пригодной (Nummela et al., 1999b). Важный морфологический показатель для оценки частотной специализации слуха – соотношение толщины и ширины базилярной мембраны. Тонкая и широкая, а потому эластичная мембрана (низкое отношение толщина/ширина) реагирует преимущественно на низкочастотные колебания, толстая же и узкая мембрана (высокое отношение толщина/ширина) хорошо воспроизводит высокочастотные колебания. У усатых китов отношение толщина/ширина меняется от 0.06 на базальном конце базилярной мембраны до 0.001–0.002 на апикальном конце (Ketten, 1997). Для сравнения: для многих наземных млекопитающих (не принимая во внимание таких «слуховых специалистов» как летучие мыши) типичны отношения толщина/ширина порядка 0.1 на базальном конце и 0.01 на апикальном конце базилярной мембраны. Поэтому можно ожидать, что диапазон слуха у усатых китов смещен к относительно низким частотам.

С такой оценкой характеристик слуха усатых китов согласуются данные наблюдений за поведением серых китов *Eschrichtius robustus* в естественных условиях при звуковых воздействиях (Dahlheim, Ljungblad, 1990). За показатель того, что киты слышат излучаемый звуковой сигнал, были приняты изменения в поведении – стартл-реакция, изменение направления движения, изменение периодичности вдохов – в течение 5 с после включения звука; интенсивность звука в зоне, где находились киты, рассчитывалась из мощности источника звука и расстояния до этой зоны. Самые низкие пороги (95 дБ относительно 1 мкПа) были получены на частоте 800 Гц; эти пороги были близки к уровню шума в заливе, где проводили исследования. На более высоких частотах пороги были значительно выше: до 142 дБ на частоте 1800 Гц. Этих данных недостаточно, чтобы делать выводы о точных значениях порогов слышимости у серого кита, однако они явно указывают на преимущественную чувствительность к низким частотам.

Разумеется, точные границы частотного диапазона и реальная чувствительность слуха не могут быть определены на основе косвенных биоакустических и морфологи-

ческих данных, так же как и эпизодических наблюдений; для этого требуются прямые экспериментальные измерения, которые пока не были доступны. Тем более ничего нельзя пока сказать о других, более сложных для измерения, характеристиках слуха усатых китов, таких как острота частотной настройки, временная разрешающая способность, пространственный слух другие.

#### **1.4. Слух зубатых китообразных**

Поскольку данные по слуху усатых китов немногочисленны, основное – все последующее – содержание данной книги касается только слуха зубатых китообразных. Интерес к слуховой системе зубатых китообразных обусловлен рядом причин. Все они способны к активной эхолокации, и их слуховая система, наряду с функциями, общими для всех животных, выполняет функцию приемной части эхолокационного аппарата. Для эхолокации киты и дельфины используют высокочастотные ультразвуковые сигналы, частотная полоса которых превышает 100 кГц (Kellogg, 1959; Norris et al., 1961; Norris, 1968, 1969; Au, 1993). Соответственно, их слуховая система должна быть способна воспринимать и анализировать эхо-сигналы такой же высокой частоты. Такая способность действительно была обнаружена достаточно давно в поведенческих экспериментах; обобщения этих ранних результатов даны в ряде обзоров (Porper, 1980; Fobes, Smock, 1981; Watkins, Wartzok, 1985; Au, 1993). Эти ранние наблюдения стимулировали обширное и всестороннее исследование как свойств, так и механизмов работы слуховой системы зубатых китообразных.

## 2. Особенности морфологии органа слуха зубатых китообразных

### 2.1. Наружное и среднее ухо

Многие аспекты функционирования слуховой системы китообразных не могут быть поняты без рассмотрения особенностей строения – анатомии и биомеханики – их органов слуха. Имеется несколько детальных обзоров (Ketten, 1990, 1992a,b, 1997), рассматривающих результаты исследований в этой области, поэтому здесь мы приводим только краткое обобщение тех особенностей морфологии слуховой системы, которые определяют наиболее заметные отличия слуха китообразных от слуха наземных млекопитающих. Эти данные демонстрируют глубокую специализацию органа слуха китообразных, направленную на приспособление к работе в водной среде.

У всех китообразных полностью отсутствует ушная раковина, а наружный слуховой проход хотя и не исчез полностью, но сильно редуцирован. Сохранился выход наружного слухового прохода на поверхность тела в виде точечного отверстия, но сам слуховой проход сильно сужен, и его просвет заполнен серозным и клеточным содержимым. С барабанной перепонкой слуховой проход не соединен. Таким образом, частично сохранившись анатомически, канал как функциональная структура отсутствует. То обстоятельство, что наружный слуховой проход у китообразных не исчез полностью как анатомическая структура, в свое время послужил основанием для предположения, что он все же участвует в передаче звука (Fraser, Purves, 1954, 1959, 1960), однако в настоящее время эта идея полностью отвергнута. Вопрос о том, каким образом у китообразных звуковая энергия доставляется к органу слуха, заслуживает специального рассмотрения, и этому посвящен один из следующих разделов.

Среднее и внутреннее ухо зубатых китообразных расположены в костном образовании – булле, состоящей из двух частей: барабанной (*bulla tympanica*) и околоушной (*bulla periotica*). Важно, что булла не закреплена жестко на черепе, а подвешена в перибулбарной полости на нескольких связках и окружена губчатой тканью. Благодаря этому, булла в значительной степени акустически изолирована от черепа, а значит, правая левая буллы изолированы друг от друга (McCormick et al., 1970; Oelschldger, 1986). Под водой, где, благодаря близости акустических импедансов, звук может проникать непосредственно из окружающей среды в ткани тела, акустическая изоляция булл предотвращает одинаковое костное проведение звука к обоим ушам. Такая акустическая изоляция булл характерна только для зубатых китообразных, но не для настоящих китов.

Среднее ухо зубатых китообразных имеет ряд ярко выраженных свойств, отражающих приспособление к подводному слуху. Прижизненная компьютерная томография показала, что барабанная (тимпанальная) полость среднего уха заполнена воздухом (Ketten, 1997) – так же, как и у наземных млекопитающих. Свободное пространство барабанной полости позволяет свободно двигаться слуховым косточкам, что необходимо для передачи высокочастотных вибраций. Однако при отсутствии специальных предохранительных приспособлений свободное пространство барабанной полости могло бы привести к баротравме из-за больших изменений внешнего давления при нырянии. Таким предохранительным приспособлением являются, во-первых, широкие и жесткие евстахиевы трубы, которые никогда не пережимаются даже при резком

повышении внешнего давления. Во-вторых, уравнивание внутритимпанального давления с внешним давлением достигается благодаря наличию в тимпанальной полости сильно васкуляризованной ткани, *corpus cavernosum*. Сосудистое сплетение *corpus cavernosum* работает как своеобразный гидравлический компенсатор. Если внешнее давление превышает внутритимпанальное, то перепад давления вызывает приток крови в *corpus cavernosum*, объем этой ткани увеличивается, а свободный объем барабанной полости соответственно уменьшается, увеличивая внутритимпанальное давление до уровня внешнего. При снижении внешнего давления происходит отток крови, и внутритимпанальное давление снижается.

Не исключено, что значительное изменение объема барабанной полости в зависимости от глубины погружения до некоторой степени влияет на резонансные свойства полости среднего уха и из-за этого – на чувствительность или частотные характеристики органа слуха. Основная часть экспериментальных исследований слуха китообразных, по вполне понятным методическим причинам, выполнялась при положении животного близ поверхности воды или на небольшой глубине; именно к таким условиям относится подавляющее большинство данных о характеристиках слуха китообразных.

Барабанная перепонка уха китообразных также сильно модифицирована по сравнению с таковой воздушно-слышащих млекопитающих. Она утолщена и имеет вид не тонкой эластичной мембраны, а удлиненной структуры – тимпанального конуса. Как упомянуто выше, наружный слуховой проход у китообразных заканчивается, не достигая барабанной перепонки (конуса). Более того, первая слуховая косточка – молоточек, которая у воздушно-слышащих млекопитающих воспринимает колебания барабанной перепонки, у китообразных не контактирует с барабанным конусом. Таким образом, у китообразных роль барабанной перепонки как звуковоспринимающей мембраны полностью утрачена, и функция барабанной перепонки состоит лишь в том, чтобы закрывать полость среднего уха.

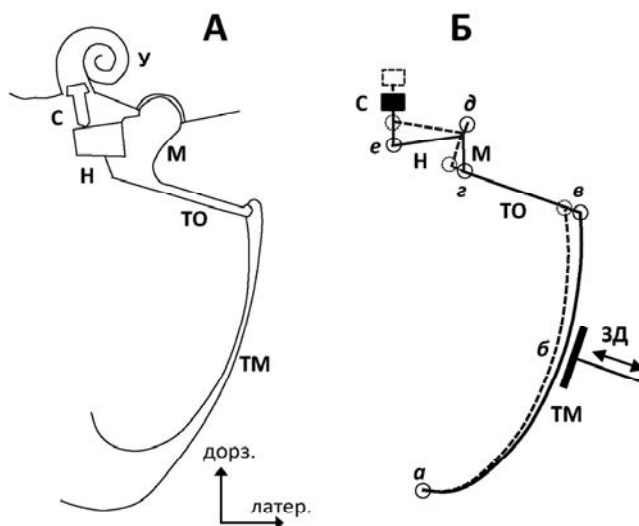
Все слуховые косточки среднего уха (молоточек, наковальня и стремечко) у китообразных присутствуют, однако их форма весьма специфична (Reysenbah de Naan, 1956; McCormick et al., 1970; Fleischer, 1978; Nummela et al., 1999a,b). Молоточек не контактирует с барабанным конусом (модифицированной барабанной перепонкой). Вместо этого, длинный отросток *processus gracilis* соединяет молоточек с тонкой наружной стенкой барабанной полости. Наковальня плотно соединена с молоточком, так что вместе они образуют единое тело. Однако стремечко выглядит практически так же, как и у остальных млекопитающих: вершина стремечка подвижно сочленена с наковальней, а основание стремечка лежит на овальном окне улитки, т.е. способно, как поршень, передавать вибрации от комплекса молоточек-наковальня на мембрану овального окна.

Отличительным свойством слуховых косточек у китообразных является их повышенная плотность:  $2.64 \text{ г/см}^3$ , тогда как у воздушнослышащих млекопитающих она составляет  $2\text{--}2.2 \text{ г/см}^3$  (Nummela et al., 1999b). Повышенная плотность несколько увеличивает инерцию косточек, что, казалось бы, должно понижать способность косточек передавать высокочастотные вибрации. Однако увеличенная плотность свидетельствует о высокой жесткости, так что увеличение удельной массы слуховых косточек на 20–30% с избытком компенсируется повышением их жесткости, способствующей тому, чтобы высокочастотные вибрации не демпфировались деформацией передающих структур.

Типичные для всех млекопитающих форма и положение стремечка у китообразных не оставляют сомнений, что именно через него звуковые вибрации передаются через овальное окно в улитку. В свою очередь, очевидно, что и на стремечко вибрации передаются не иначе как через комплекс молоточек-наковальня. Действительно, экспериментально показано (McCormick et al., 1970, 1980), что иммобилизация слуховых косточек значительно снижает кохлеарные потенциалы – электрические ответы улитки на звук, т.е. подтверждена роль этих косточек в звукопроведении. Разрушение же наружного слухового прохода и барабанного конуса практически не влияло на ответы улитки, как и следовало ожидать, исходя из их анатомического строения.

Более сложным оказался вопрос, как у китообразных передаются вибрации на комплекс молоточек-наковальня, если барабанная перепонка не принимает в этом участия. В работах (McCormick et al., 1970, 1980) впервые было высказано предположение, что вибрации самой барабанной полости среднего уха заставляют двигаться вмонтированные в нее слуховые косточки. Детально проработанная модель передачи звуковых вибраций через среднее к внутреннему уху представлена в работах (Nummela et al., 1999a; Hemilä et al., 1999).

Согласно этой модели (рис. 1), вместо барабанной перепонки функцию звукоприемной мембраны у китообразных выполняет тонкая наружная стенка барабанной кости – тимпанальная (барабанная) мембрана. Эта костная пластинка намного более жестка, чем образованная мягкими тканями барабанная перепонка воздушно-слышащих млекопитающих, поэтому в высокоимпедансной водной среде она лучше подходит для роли звукоприемной мембраны. Вентромедиальный край тимпанальной костной пластинки более толстый и массивный, поэтому он работает как точка опоры, вокруг ко-



**Рис. 1.** Модель передачи звуковых вибраций в среднем ухе китообразных. А. Схема расположения основных элементов среднего уха. ТМ – тимпанальная мембрана, ТО – тонкий отросток, М – молоточек, Н – наковальня, С – стремечко, У – улитка. Б. рычажная система, имитирующая действие слуховых косточек. Обозначения элементов рычажной системы (ТМ, ТО, М, Н, С) соответствуют обозначениям элементов среднего уха; сплошные линии – положение элементов в фазу разрежения звукового давления, пунктирные линии – положение в фазу компрессии. Действующее звуковое давление представлено поршнем ЗД. *abv* и *где* – рычаги, увеличивающие скорость передаваемых вибраций.

торой колеблется пластинка под воздействием звуковых волн, а дорзолатеральный ее край тонкий и легкий, при колебаниях пластинки размах движений этого края максимален. Именно к этому краю тимпанальной пластинки прикреплен отходящий от молоточка тонкий отросток (*processus gracilis*). Через него вибрации тимпанальной пластинки эффективно передаются комплексу молоточек-наковальня и далее через сочленение – стремечку, а через него – овальному окну улитки (рис. 1 А).

Система, образованная тимпанальной пластинкой и слуховыми косточками, образует рычажную систему, которая передает звуковые колебания к овальному окну улитки. При этом система увеличивает скорость передаваемых вибраций в результате действия двух рычагов. Роль первого рычага выполняет сама тимпанальная пластинка (рычаг *abv* на рис. 1 Б), поскольку ее верхний край, к которому прикреплен тонкий отросток, движется быстрее, чем средняя часть пластинки. Вторым рычагом – комплекс молоточек-наковальня (рычаг *gde*). Плечо этого рычага, образованное наковальней, длиннее плеча, образованного молоточком. Такая рычажная система, увеличивающая скорость (естественно, за счет снижения усилия), улучшает согласование более высокого импеданса водной среды с более низким импедансом овального окна, что обеспечивает эффективную передачу звуковой энергии. Отметим, что у воздушнослышающих млекопитающих система слуховых косточек решает прямо противоположную задачу – согласование низкого импеданса воздушной среды с более высоким импедансом овального окна, увеличивая усилие на овальном окне за счет снижения скорости.

Модель (Nemilä et al., 1999) не только удовлетворительно объясняет передачу звуковой энергии к внутреннему уху, но и дает хорошее соответствие между частотными характеристиками всей передающей системы, полученными путем расчетов на основе измеренных механических свойств всех элементов для нескольких видов китообразных, и частотно-пороговыми характеристиками слуха этих видов, полученными в поведенческих экспериментах. Это, безусловно, говорит в пользу корректности модели.

## 2.2. Внутреннее ухо

Внутреннее ухо зубатых китообразных имеет в принципе то же строение, что и у всех млекопитающих: состоит из вестибулярного и слухового (улитка) лабиринтов. При этом, однако, есть ряд отличительных особенностей. Одна из них – значительно большая величина слухового лабиринта по сравнению с вестибулярным, что не характерно для большинства других млекопитающих.

Детальные исследования улитки китообразных были выполнены в работах (Wever et al., 1971a-c, 1972; Solntseva, 1990; Ketten, 1990, 1992a,b; Солнцева, 2006). Качественно улитка китообразных организована так же, как и у других млекопитающих – спиральная полость внутри околушной кости (*bulla periotica*) вокруг центрального стержня (модиолуса), однако количество завитков улитки не очень велико. У бутылконосого дельфина (афалины) *Tursiops truncatus*, исследованного наиболее детально, улитка имеет немногим более двух завитков, у тихоокеанского белобочкого дельфина *Lagenorhynchus obliquidens* примерно 1.75 завитка (для сравнения: у человека – 2.5 завитка). Рейсснерова и базилярная мембраны продольно разделяют канал улитки на три протока: срединный (*scala media*), заполненный эндолимфой, и заполненные перилимфой барабанный (*scala tympani*) и вестибулярный (*scala vestibuli*) протоки. Проксимальный конец барабанного протока отделен от полости среднего уха эластичной

мембраной овального окна, а проксимальный конец вестибулярного протока – мембраной круглого окна.

Как и у всех млекопитающих, базилярная мембрана у китообразных более узкая и широкая на проксимальном конце, постепенно утоньшаяся и расширяясь к дистальному концу. Однако количественно толщина и ширина базилярной мембраны у зубатых китообразных резко отличаются от того, что можно наблюдать у других млекопитающих. От основания до вершины базилярная мембрана зубатых китообразных увеличивается по ширине в 10–14 раз, а толщина ее уменьшается в 5–6 раз (для сравнения: у человека ширина базилярной мембраны меняется в 5–6 раз, а толщина – в два раза). Проксимальная часть базилярной мембраны фактически выглядит не как мембрана, а как брусок около 30 мкм шириной и 25 мкм толщиной; дистальная ее часть действительно выглядит как мембрана, имея ширину 300–400 мкм и толщину около 5 мкм.

Отношение толщины базилярной мембраны к ее ширине (важный показатель, определяющий способность мембраны реагировать на низкие или высокие звуковые частоты) у зубатых китообразных меняется по длине мембраны в уникально широких пределах: на базальном конце оно составляет от 0.5 до 0.83, на апикальном конце – от 0.012 до 0.017 у разных видов (Ketten, 1997). Это примерно на порядок выше, чем у усатых китов. Такая форма базилярной мембраны – очевидный индикатор высокочастотного слуха зубатых китообразных.

Дополнительным приспособлением, увеличивающим жесткость базального отдела базилярной мембраны, является наружная костная пластинка, поддерживающая наружный (т.е. дальний от оси улитки) край мембраны. Эта структура также повышает резонансную частоту базального участка. Благодаря всем этим приспособлениям, частотный диапазон слуха зубатых китов, как будет показано ниже, превышает 100 кГц, а у некоторых видов приближается к 200 кГц.

Расположение кортиева органа на базилярной мембране у китообразных такое же, как у всех млекопитающих, в том числе обычно расположение внутренних волосковых клеток (в один ряд) и наружных волосковых клеток (в несколько параллельных рядов). Количество волосковых клеток также мало отличается от такового у других млекопитающих; так, у бутылконосого дельфина (афалины) *Tursiops truncatus* и тихоокеанского белобочного дельфина *Lagenorhynchus* кортиев орган содержит около 3500 внутренних и 13000 наружных волосковых клеток (для сравнения: у человека – соответственно, около 3500 и 11500 клеток).

Так же как и у наземных млекопитающих, количество клеток спирального ганглия улитки (первый уровень переключения сигналов, поступающих от рецепторов) у китообразных больше чем количество рецепторов – внутренних волосковых клеток, т.е. каждая рецепторная клетка иннервируется несколькими афферентными нейронами спирального ганглия. Однако количество нейронов спирального ганглия, иннервирующих каждый рецептор, у китообразных необычно велико (Wever et al., 1972). Так, у *Tursiops* на 3500 рецепторов приходится 95 000 спиральных нейронов, т.е. в среднем около 27 спиральных нейронов на каждый рецептор; у *Lagenorhynchus* – от 60 000 до 70 000 спиральных нейронов на 3500 рецепторов (17–20 нейронов на рецептор). У ряда других видов зубатых китообразных количество спиральных нейронов может быть еще больше: хотя прямые подсчеты количества нейронов у них не проводилось, но подсчитывалось количество волокон слухового нерва, подавляющее большинство которых – аксоны спиральных нейронов. У многих видов количество волокон слухового



нерва составляет от 70 000 до 100 000, а у крупных видов превышает 150 000 (Morgane, Jacobs, 1972; Gao, Zhou, 1991, 1992; Ketten, 1997). Для сравнения: у человека на 3500 рецепторов приходится всего лишь около 30 000 спиральных нейронов (отношение около 8.5). Можно полагать, что такое большое количество нейронов, иннервирующих каждый слуховой рецептор у зубатых китообразных, обеспечивает более дробную и точную передачу информации от каждого из них.

Таким образом, морфологическая организация органа слуха зубатых китообразных имеет ряд черт, характеризующих эту систему как исключительно высокоразвитую, в частности, приспособленную к восприятию и анализу очень высоких звуковых частот.

### 2.3. Слуховые центры ствола мозга

Морфологические исследования мозга китообразных показали принципиально ту же общую организацию слуховых отделов мозга, что и у наземных млекопитающих. Присутствуют все слуховые структуры ствола мозга: дорзальное и вентральное кохлеарные ядра, трапециевидное тело, ядро латеральной петли, нижнее двуххолмие и медиальное коленчатое тело. Однако отличительным признаком стволых отделов слуховой системы мозга зубатых китообразных является их явная гипертрофия. Относительный объем всех слуховых ядер у дельфинов по крайней мере в несколько раз больше, чем у аналогичных ядер мозга других млекопитающих с сопоставимым размером тела (Kruger, 1959; Зворыкин, 1963; Pilleri, 1964; Osen, Jansen, 1965; Pilleri, Gühr, 1968). У некоторых слуховых ядер мозга объем поистине огромен: например, ядро верхней оливы у обыкновенного дельфина *Delphinus delphis* в 150 раз больше по объему, чем у человека, ядро латеральной петли – в 200 раз больше (Зворыкин, 1963).

### 2.4. Слуховая кора мозга

Вопрос о том, где именно в коре мозга расположена слуховая проекционная зона, в течение длительного времени оставался открытым. Собственно морфологические исследования не позволяли идентифицировать слуховую область коры, хотя цитоархитектоника (т.е. характерный состав морфологических типов нейронов и характер их расположения) коры мозга у дельфинов описывалась многими авторами (Riese, 1925; Rose, 1926; Langworthy, 1931; Grünthal, 1942; Зворыкин, 1963; Кесарев, 1969, 1975; Kesarev et al., 1977; Garey, Revishchin, 1990). Эти описания во многом расходились между собой, хотя все они отмечали и некоторые особенности коры мозга китообразных, прежде всего – агранулярный характер коры, т.е. отсутствие значительного количества мелких гранулярных клеток в IV слое. У большинства других млекопитающих хорошо развитая гранулярная структура IV слоя – характерный признак проекционных сенсорных зон коры мозга. Этот признак позволял достаточно уверенно идентифицировать морфологически проекционные сенсорные зоны у большинства млекопитающих. Отсутствие этого признака у китообразных лишало исследователей основного «ключа», по которому можно локализовать слуховую проекционную зону.

В методическом арсенале современной экспериментальной морфологии есть достаточно много методов (такие как аксонный транспорт различных меток), позволяющих уверенно проследить связи между различными участками мозга, в том числе идентифицировать проекционные сенсорные области коры. Однако ни один из этих

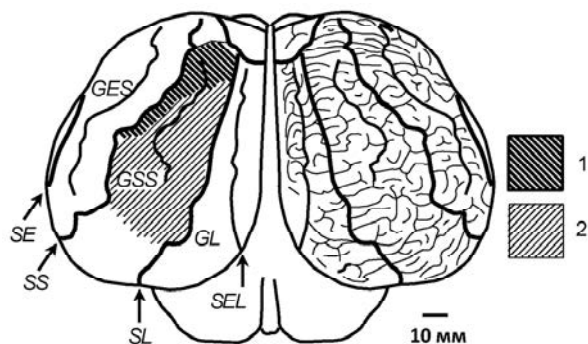
методов не удавалось применить к китообразным ввиду как практических трудностей работы с этими животными, так и этических ограничений, общепринятых к тому времени, когда эти методы стали широко доступными.

Локализация слуховой области коры мозга у дельфинов была установлена только тогда, когда был применен электрофизиологический метод исследования: регистрация вызванных потенциалов коры на звуковые стимулы (Ладыгина, Супин, 1970, 1974; Соколов и др., 1972). В этих работах, выполненных на морской свинье *Phocoena phocoena* и бутылконосом дельфине *Tursiops truncatus*, регистрировали вызванные потенциалы мозга на стимулы различных модальностей через множественные электроды, вживленные в различные области коры: латеральную, супрасильвиеву, эктосильвиеву, передне- и заднекрестовидную извилины. Только в супрасильвиевой извилине были зарегистрированы ответы на звуковые стимулы. Область, в которой регистрировались ответы на звук, занимала большую часть этой извилины: от венечной борозды на ее роstralном крае до каудального конца супрасильвиевой борозды (рис. 2). Вне супрасильвиевой борозды ответов на звук найдено не было.

Этот результат был достаточно неожиданным, поскольку у большинства исследованных млекопитающих слуховая проекционная зона коры мозга смещена к височному полюсу полушария. Именно там безуспешно пытались идентифицировать слуховую область у китообразных в ранних работах. Но никаких вызванных звуком ответов в этой области – эктосильвиевой и сильвиевой извилинах – не обнаруживалось.

Таким образом, общий план строения коры мозга у китообразных существенно изменен по сравнению с другими млекопитающими: проекционные зоны значительно сдвинуты в теменном и медиальном направлении.

Электрофизиологические исследования не только позволили локализовать слуховую область коры мозга дельфинов, но и выявить определенную дифференцировку внутри этой области (Ладыгина и др., 1978). Были выделены две подобласти (зоны) характеризующиеся разными типами вызванных потенциалов (рис. 3). Во фронто-латеральной части слуховой области возникали более быстрые ответы и с более корот-



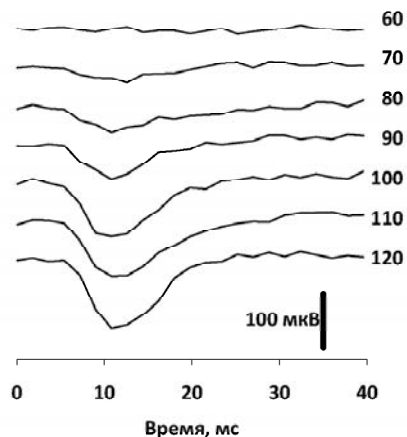
**Рис. 2.** Схема расположения слуховой области в коре мозга бутылконосого дельфина. На правом полушарии воспроизведен рисунок борозд и извилин, включая мелкие. На левом полушарии показаны только крупные (первого порядка) борозды и извилины: *GL* – gyrus lateralis, *GSS* – g. suprasylvius, *GES* – g. Ectosylvius, *SEL* – sulcus ectolateralis, *SL* – s. lateralis, *SS* – s. suprasylvius, *SE* – s. ectosylvius. Штриховкой обозначено положение слуховой области и подобластей: 1 – область коротколатентных быстрых вызванных потенциалов, 2 – область медленных вызванных потенциалов.

ким латентным периодом, что рассматривалось как свидетельство прямого прихода бструпроводящих афферентных путей от субкортикального ядра – медиального коленчатого тела – в эту зону; очевидно, она является первичной проекционной корковой зоной слуховой системы. В медио-латеральной части слуховой области возникали более длительные вызванные потенциалы с более продолжительным латентным периодом; эта часть, скорее всего, является вторичной проекционной зоной, куда афферентная импульсация приходит по более медленным проводящим путям и (или) после дополнительных переключений. Такие дополнительные переключения возможны либо в субкортикальных ядрах, либо в первичной проекционной слуховой зоне.

Позже положение проекционной слуховой области коры у дельфина (морской свиньи *Phocoena phocoena*) было подтверждено и морфологически – методом ретроградного аксонного транспорта (Garey, Revishchin, 1990). При инъекции метки в супрасильвиеву извилину коры были обнаружены ретроградно меченые нейроны в медальном коленчатом теле, что свидетельствует о прямых связях этого таламического релейного ядра слуховой системы с суправильвиевой областью коры. Помимо этого, некоторое количество меченых нейронов в медиальном коленчатом теле было обнаружено и при инъекции метки в эктосильвиеву извилину. Но поскольку эти эксперименты не были повторены, осталось неясным, являются ли эти метки результатом диффузии из области инъекции в соседнюю извилину или же действительно имеются прямые пути из медиального коленчатого тела в эктосильвиеву извилину коры, которые никак не проявляются в вызванной электрической активности коры.

Не было попыток исследовать более детально морфологическую организацию слуховой коры мозга дельфинов, в том числе тонопическую организацию, т.е. карту проекции разных звуковых частот по площади коры. Этот вопрос пока остается полностью открытым.

Помимо необычного (по сравнению с другими млекопитающими) расположения слуховой области коры у китообразных, безусловно, отличительной ее чертой можно считать большие размеры. Точные измерения площади слуховой коры у дельфинов не проводились – это было бы весьма затруднительно ввиду сложного рельефа коры, образованного множеством как крупных извилин и борозд, так и микроизвилин. Но даже без точного измерения хорошо видно, что слуховая область коры занимает значительную часть дорзальной поверхности полушария, и площадь слуховой области, включая участки, погруженные в глубокие борозды, очень велика. Такой большой размер слуховой области коры, так же как и гипертрофия стволовых и таламических слуховых ядер, может рассматриваться как еще одно свидетельство высокого развития слуховой системы зубатых китообразных.



**Рис. 3.** Интракраниально регистрируемые вызванные потенциалы слуховой коры мозга у морской свиньи *Phocoena phocoena*. Стимул – включение широкополосного шума в момент начала записи. Интенсивность стимула (дБ относительно 1 мкПа) указана около записей.

### 3. Основные типы слуховых вызванных потенциалов мозга китообразных

#### 3.1. Интракраниальные вызванные потенциалы

Первая попытка регистрации слуховых вызванных потенциалов у китообразных была выполнена с применением инвазивной техники: регистрирующие электроды вводились интракраниально, непосредственно в ствол мозга (Bullock et al., 1968). Этот первый опыт электрофизиологического исследования мозга дельфинов сразу же дал результаты, не потерявшие своего значения по сию пору. Во-первых, были описаны основные характеристики вызванных потенциалов ствола мозга дельфинов. Эти ответы имели короткий латентный период и состояли из нескольких быстрых колебаний потенциала, каждое длительностью от 0.5 до 1 мс, т.е. длительность компонентов ответа была сопоставима скорее с длительностью спайка (потенциала действия) быстрого нервного волокна нежели с длительностью более продолжительных синаптических потенциалов. Далее, была показана способность слуховой системы реагировать на очень короткие высокочастотные звуковые импульсы. Наконец, были получены весьма низкие пороги ответов, т.е. получены свидетельства высокой чувствительности слуха.

Основные характеристики вызванных потенциалов ствола мозга дельфинов были подтверждены в исследовании Воронова и Стосмана (1977). Они также использовали инвазивную технику: электроды вводили непосредственно в ствол мозга морской свиньи *Phocoena phocoena*. Направление введения электродов выбирали близким к направлению оси ствола мозга, так что при постепенном погружении электрода точка регистрации проходила через ряд слуховых центров ствола мозга: нижнее двухолмие, ядро латеральной петли, верхнюю оливу, трапезиевидное тело и кохлеарные ядра. Форма регистрируемого вызванного потенциала зависела от положения точки регистрации в том или ином ядре. Но при всех локализациях точки отведения вызванный потенциал содержал несколько компонентов, каждый длительностью около 0.5 мс, так что общая длительность ответа составляла несколько миллисекунд. В этих экспериментах не применялась никакая-либо техника, позволяющая отделить потенциалы, генерируемые непосредственно в точке регистрации, от потенциалов дальнего поля, генерируемых соседними структурами. Поэтому сложная форма вызванного потенциала, безусловно, была результатом сложения полей, генерируемых разными слуховыми ядрами. Сложная форма вызванного потенциала зависела от положения точки регистрации, что указывает на генерацию разных его компонентов различными слуховыми ядрами ствола мозга.

Другая серия исследований с интракраниальным введением электродов касалась вызванных потенциалов слуховой коры мозга (Попов, Супин, 1976 а,б; Popov et al., 1986). Электроды, вживленные в кору мозга на глубину 15–20 мм, в ответ на звуковой щелчок или короткую тональную посылку регистрировали вызванные потенциалы амплитудой до 100 мкВ. Форма и временные характеристики этих ответов сильно отличались от того, что регистрировалось в стволе мозга: это были относительно длительные, до 15–20 мс, колебания потенциала, представленные одним–двумя колебаниями (рис. 3). Форма и полярность колебаний зависели от положения электрода относительно извилин коры (ближе к поверхностным или к глубоким слоям извилин). Амплитуда вызванных потенциалов зависела от интенсивности звукового стимула, так

что, варьируя интенсивность, можно было измерить порог ответа на звуковой стимул определенной частоты или широкополосный стимул. Но в целом амплитуда ответов, регистрируемых непосредственно в генерирующих их структурах мозга, была весьма высока: при интенсивности порядка нескольких десятков дБ над порогом она могла достигать сотен микровольт.

Вызванные потенциалы, зарегистрированные в одной из последующих работ (Ridgway, 1980) от поверхности мозга дельфина через эпидуральные электроды, также, очевидно, были кортикального происхождения, хотя регистрировались не непосредственно от слуховой коры, а в дальнем поле. Не располагая данными о локализации слуховой области коры мозга у дельфинов, автор, по аналогии с наземными млекопитающими, расположил электроды на височной поверхности полушарий мозга, тогда как на самом деле, как показано выше, слуховая область коры у дельфинов значительно смещена в теменном направлении. Но, судя по длительности и латентному периоду (около 30 мс) регистрируемых потенциалов, они были ответами слуховой коры, а не ствола мозга.

### **3.2. Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы (КСВП): основные свойства**

После некоторого периода электрофизиологических исследований мозга китообразных с использованием инвазивных методов, в том числе с использованием интракраниальных электродов, стало общепризнанным, что такие методы не соответствуют этическим принципам, соблюдение которых необходимо при исследованиях высокоорганизованных животных. Впоследствии во многих странах эти этические нормы были закреплены законодательно, и использование инвазивных процедур, не продиктованных необходимостью лечения или спасения жизни животного, было запрещено. Поэтому все большее внимание стали привлекать неинвазивные методы исследования, в том числе неинвазивные методы регистрации вызванных потенциалов слуховой системы.

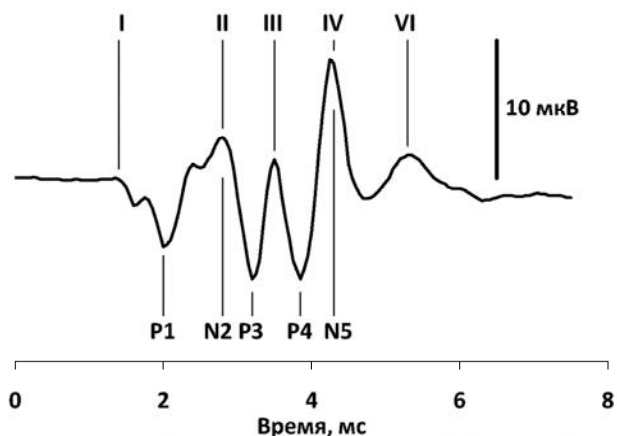
Из нескольких видов слуховых вызванных потенциалов, доступных для неинвазивной регистрации, наибольшее внимание привлекли коротколатентные вызванные потенциалы ствола мозга (КСВП), в англоязычной терминологии – auditory brainstem responses (ABR). Этот вид электрической активности генерируется слуховыми ядрами ствола мозга в ответ на звуковые стимулы. Мощность генерируемых ответов оказывается достаточной, чтобы регистрировать их в дальнем поле на значительном расстоянии от источника электрической активности, в том числе от поверхности головы. Разумеется, амплитуда ответов, регистрируемых от поверхности головы, на несколько порядков ниже, чем амплитуда потенциалов, которые можно зарегистрировать непосредственно в зоне их генерации. Однако современные методы выделения сигнала из шума путем синхронного накопления позволяют обойти это затруднение и успешно регистрировать КСВП. В настоящее время регистрация КСВП как у человека, так и у экспериментальных животных широко применяется в целях исследований и диагностики. Привести ссылки на сотни исследований в этой области здесь не представляется возможным, так что упомянем только один из обзоров (More, 1983).

Первые указания на возможность дистантной регистрации вызванных потенциалов ствола мозга у дельфинов были получены еще при использовании внутричерепных (не

поверхностных) электродов (Ладыгина, Супин, 1970; Bullock, Ridgway, 1972; Супин и др., 1978). Было обнаружено, что от внутримозговых электродов, расположенных *не в стволе*, а в коре мозга, можно зарегистрировать быстрые коротколатентные вызванные потенциалы, форма и латентный период которых были вполне сходны с теми, которые были описаны (Bullock et al., 1968) при регистрации ответов непосредственно в стволе.

Следующим шагом на пути перехода к неинвазивной регистрации было использование все еще инвазивных, но внечерепных электродов, которые менее травматичны, чем внутричерепные (Ridgway et al., 1981). В этой работе, выполненной на обыкновенном дельфине *Delphinus delphis*, целенаправленно была предпринята попытка регистрации именно КСВП, но электроды располагались не на поверхности тела, а на поверхности черепа. Поскольку оптимальные условия для регистрации КСВП у китообразных еще не были известны, расположение электродов по возможности копировало таковое, используемое при регистрации КСВП у человека (один электрод – на теменной, другой – на затылочной кости). Внечерепное расположение электродов, в отличие от внутричерепного, приводило к значительному снижению амплитуды регистрируемых вызванных потенциалов, так что уже в этой работе пришлось применить технику синхронного накопления для выделения ответов из фоновой электрической активности. При этом удалось зарегистрировать четкие вызванные потенциалы в ответ на короткие звуковые щелчки; эти ответы квалифицировались как КСВП.

Общая длительность типичного регистрируемого ответа составляла несколько миллисекунд, он был образован несколькими быстрыми колебаниями длительностью около 0.5 мс каждая. По аналогии с КСВП человека, авторы обозначали эти колебания по порядку как I – VI (рис. 4), однако без аргументации соответствия между этими компонентами КСВП дельфина и аналогично обозначаемыми компонентами КСВП человека. При стимуляции коротким щелчком высокой интенсивности амплитуда ответа могла достигать значительной величины – до 10 мкВ.



**Рис. 4.** Типичная форма КСВП, регистрируемого от дорзальной поверхности головы бутылконосого дельфина *Tursiops truncatus*. Усреднение 1000 реализаций. Негативность активного электрода соответствует отклонению вверх. Момент излучения широкополосного звукового щелчка высокой интенсивности (160 дБ пик/пик) соответствует началу записи, акустическая задержка составляет 0.7 мс. Над записью – обозначения компонентов по Ridgway et al. (1981), под записью – по Popov, Supin (1990a).