

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



ЭХОЛОКАЦИОННАЯ
СЕНСОРНАЯ
СИСТЕМА
ПОДКОВОНОСОВ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ

ЭХОЛОКАЦИОННАЯ
СЕНСОРНАЯ
СИСТЕМА
ПОДКОВОНОСОВ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

Эхолокационная сенсорная система подковоносов. — Л.: Наука, 1988. — 222 с.

Монография посвящена различным аспектам функционирования эхолокационной сенсорной системы подковоносовых летучих мышей, обладающей рядом уникальных свойств. На основании литературных данных и результатов собственных экспериментальных исследований детально описаны структурные и функциональные характеристики излучающей и приемной систем эхолокатора подковоносов, процессов и характеристик компенсации доплеровских частотных сдвигов в эхосигналах, физические и физиологические корреляты локализации целей, характеристики и механизмы помехоустойчивости, особенности регуляции эхолокационной системы на уровне высших слуховых центров. Рассмотрены адаптивные особенности эхолокационной системы подковоносов, оптимизированной в процессе эволюции к обнаружению, локализации, оценке скорости движения и распознаванию объектов охоты — летающих насекомых, и характеризующейся рядом морфофункциональных приспособлений голосового аппарата и слуховой системы для излучения, приема и анализа длительных локационных сигналов с постоянной частотой. Библиогр. 321 назв. Ил. 66. Табл. 1.

Авторы:

**А. И. КОНСТАНТИНОВ, А. К. МАКАРОВ, Е. В. МОВЧАН,
Б. В. СОКОЛОВ, И. А. ГОРЛИНСКИЙ**

Рецензенты:

В. П. МОРОЗОВ, С. М. ВЕРЕЩАГИН

ВВЕДЕНИЕ

Изучение систем дистантной ориентации и механизмов их функционирования в животном мире привлекает внимание многих исследователей и продолжает оставаться актуальным среди многочисленных проблем современной биологии. За последнее время благодаря кропотливым и тщательным экспериментам с использованием новой современной техники удалось расшифровать многие формы поведения живых организмов и расширить наши представления об арсенале специфических средств пространственного анализа. Одним из примеров функциональной адаптации является особый акустический способ ориентации, выработанный некоторыми животными в процессе длительной эволюции для существования в оптически неблагоприятных условиях. Получение информации об окружающей среде у них основано на излучении звуковой энергии и последующем восприятии отраженной волны (эха) от предметов, встречаемых на пути их движения. Эта форма пространственной ориентации получила название эхолокации, а средства, с помощью которых она осуществляется, — эхолокационными, или сонарными, системами.

Открытие эхолокации в животном мире произошло сравнительно недавно, почти 50 лет тому назад, и первыми в списке эхолоцирующих животных стали летучие мыши. В дальнейшем было установлено, что помимо летучих мышей активной акустической локацией пользуются многочисленные представители зубатых китообразных, а также один род крыланов — роузеттусов, обитающих в пещерах, и несколько видов пещерных птиц — стрижи-саланганы из Юго-Восточной Азии и гуахаро из Венесуэлы (Griffin, 1958; Айрапетьянц, Константинов, 1970, 1974).

Какие же причины, особенности среды обитания побудили всех перечисленных животных, столь далеких друг от друга как в филогенетическом, так и в экологическом отношении, взять на вооружение эхолокацию как способ дистантной ориентации? Наши гипотезы на этот счет сводятся к следующему (Константинов, 1977, 1980, 1982, 1984).

Прежде всего следует обратить внимание на то, что все эхолоцирующие животные относятся к летающим или плавающим формам. Это позволяет думать, что возможность животного к свободному передвижению в трехмерном пространстве создает ему благо-

приятные условия как для распространения акустических колебаний, так и для получения отчетливых эхо от встречаемых на пути предметов.

Интересно, что до сих пор, несмотря на тщательные поиски, не удается обнаружить эхолоцирующих животных среди бегающих и лазающих. Неблагоприятные в акустическом отношении условия обитания на земле, особенно в случае нахождения животного среди густой растительности или в кроне дерева, выражающиеся, например, в множественном отражении и переотражении звука, не могли способствовать появлению эхолокации у таких животных.

Указанные обстоятельства заставляют усомниться в высказываемом иногда предположении, что в ходе эволюции эхолокация первоначально возникла у каких-то наземных животных и лишь затем совершенствовалась у плавающих и летающих форм. Скорее, наоборот, после освоения воздушного пространства или в связи с уходом в водную среду у некоторых животных произошел переход к эхолокационной ориентации, и последняя совершенствовалась, причем у отдельных форм в разной степени в силу различной жизненной необходимости.

Что же способствовало этому процессу? Для наземных позвоночных одним из главных факторов, несомненно, стало освоение пещер. Если не принять это положение, то мы встанем в тупик перед вопросом — почему другие ночные животные, например ближайшие родственники летучих мышей из подотряда крыланов, другие представители отряда козодоевых, кроме гуахаро, и виды стрижей саланган, гнездящихся на скалах вне подземелий, не развили столь прогрессивного и несомненно удачного способа ориентации в темноте. Все они ограничились лишь совершенствованием зрения к ночному видению и некоторыми дополнительными приспособлениями к пассивной слуховой локации. По-видимому, для ночных полетов в условиях естественной освещенности этого вполне достаточно, но явно не хватает для беспрепятственного передвижения в абсолютной темноте извилистых подземелий.

О причинах появления эхолокации у зубатых китов, которые охотятся за рыбой в основном в дневное время, сделать какие-либо заключения пока трудно, но следует иметь в виду по крайней мере два обстоятельства. Во-первых, из-за большого поглощения света при распространении в воде, а также рассеяния на взвешенных частицах видимость даже в самой прозрачной воде ограничивается несколькими десятками метров, составляя обычно несколько метров. Во-вторых, распространение звука в воде на значительно большее расстояние, чем света, в случае использования животными звукокации создает несомненное преимущество для поиска косяков рыб и своевременного обнаружения препятствий.

Итак, по нашим представлениям, возникновение эхолокации стало возможным лишь после освоения животными трехмерного пространства — воздушной или водной среды — в таких условиях, где оптические и другие имевшиеся у животных средства не

обеспечивали им получения полноценной для их существования информации.

Среди существующих специализированных биосонаров самыми примитивными являются звуковые сонары пещерных птиц и крыланов-роузеттусов, которые могут служить примером конвергентного развития одной и той же функции у совершенно различных представителей разных отрядов и даже классов позвоночных животных. Все они используют в качестве локационных сигналов широкополосные щелчки, основная энергия которых сосредоточена в слышимом диапазоне частот. Щелчки эти издаются простым механическим способом — прищелкиванием клювом или языком. По-видимому, они выполняют единственную функцию — обнаружения крупных препятствий и оценки расстояния до них. В комплексе дистантных анализаторов эхолокация у этих животных играет лишь соподчиненную роль при хорошо развитой зрительной рецепции.

Наибольшее совершенство эхолокационная функция достигла у представителей подотрядов летучих мышей и зубатых китообразных. Качественным отличием их локации от таковой птиц и крыланов следует признать использование ультразвукового диапазона частот. Ультразвук из-за большого поглощения распространяется на более короткие расстояния, чем звук, но зато малая длина волны создает благоприятные условия для получения сильных отражений даже от небольших предметов, которые волны звукового диапазона частот огибают. Кроме того, ультразвук можно излучать узким, фокусированным пучком, что позволяет концентрировать энергию в нужном направлении. Переход локационных сигналов в ультразвуковой диапазон объясняется, по-видимому, необходимостью обнаруживать, локализовать и ловить мелкую, быстро перемещающуюся добычу (насекомых — летучими мышами, рыбу — дельфинами). Охоту за подвижной добычей в условиях ограниченной видимости следует считать главной причиной возникновения ультразвуковой эхолокации.

Повышенный интерес, который проявляется в настоящее время к изучению механизмов и принципов функционирования ультразвуковых эхолокационных систем именно летучих мышей и дельфинов, объясняется тем, что результаты биологических исследований могут открыть новые пути для совершенствования технических систем аналогичного действия в плане задач, выдвигаемых бионикой. Особую привлекательность представляет изучение чрезвычайно разнообразных типов эхолокации у летучих мышей (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Судя по образцам локационных сигналов, большинство из них в целях эхолокации использует короткие частотно-модулированные импульсы с разной степенью выраженности частотной девиации и разным количеством гармонических составляющих. Некоторые летучие мыши излучают короткие шумоподобные сигналы без частотной модуляции, а другие — сигналы короткой или средней длительности, с постоянным частотным составом в первой половине и частотной модуляцией —

во второй. И наконец, существует довольно обширная группа, которая пользуется совершенно особыми локационными сигналами очень большой длительности с постоянным частотным заполнением и лишь с короткими частотно-модулированными участками в начале и в конце сигнала. Эта группа объединяет в основном два семейства: шелегубов, или ложных подковоносов (*Hipposideridae*), и подковоносов (*Rhinolophidae*). Аналогичная структура сигналов обнаружена также у отдельных представителей семейства *Moptopidae* из Нового Света. В последнее время внимание исследователей, занимающихся изучением эхолокации летучих мышей в разных странах, приковано именно к этой группе рукокрылых. Рассказать об особенностях функционирования этой уникальной сонарной системы, ее возможностях и принципах действия составляет главную задачу нашей книги. Тем более что авторы сами в течение почти 20 лет изучали разные аспекты эхолокации подковоносов и внесли определенный вклад в разработку этой проблемы.

ПОДКОВОНОСЫЕ ЛЕТУЧИЕ МЫШИ

1.1. Систематическое положение, распространение
и экология подковоносов

Отряд рукокрылых (Chiroptera) — один из наиболее многочисленных среди млекопитающих по количеству видов и многообразию жизненных форм. Судя по немногочисленным ископаемым остаткам, корни происхождения его уходят в дотретичное время, так как формы из раннего эоцена, т. е. приблизительно 50 млн. лет тому назад, мало чем отличаются от современных представителей (Jepsen, 1970). Общепринято выводить рукокрылых от примитивных древесных насекомоядных (Insectivora) (Weber, 1928; Allen, 1939; Кузьякин, 1950), однако промежуточные ископаемые формы, которые связывали бы эти два отряда, до сих пор не обнаружены.

Уже в самом названии отряда заключен основной признак, благодаря которому этих животных легко отличить от всех других представителей класса млекопитающих. Их передние конечности превратились в крылья за счет удлинения предплечья, метакарпальных костей и особенно фаланг пальцев (кроме первого), служащих каркасом для тонкой, эластичной кожистой летательной перепонки, натянутой между ними, боками тела и задними конечностями.

В составе отряда насчитывается около 890 видов, которые образуют два подотряда: крыланов (Megachiroptera) — 162 вида, обитающих в тропиках и субтропиках восточного полушария, и летучих мышей (Microchiroptera), широко распространенных по всему земному шару (Коорман, 1984). Подотряд летучих мышей состоит из 4 надсемейств, объединяющих 16 семейств, в которые входят 725 видов. Оба подотряда, по-видимому, произошли от одних предков, но уже давно в результате разделения путей развития между ними появились значительные морфологические и биологические различия. Важно подчеркнуть, что крыланы, несмотря на активность в ночное время, пользуются в основном визуальными средствами ориентации, тогда как летучие мыши при полете в темноте полагаются больше на ультразвуковую локацию, чем на зрение.

Летучие мыши — зверьки мелких размеров. Длина тела от 28 до 140 мм. По числу видов и разнообразию экологических форм они намного превосходят крыланов. Подавляющее большинство летучих мышей насекомоядные и добывают пищу в стре-

мительном полете, но встречаются формы, уклонившиеся от генеральной линии их эволюции в отношении пищевой специализации. Так, имеются виды, которые подобно крыланам перешли к растительной пище — фруктам, нектару и пыльце цветков. Другие разнообразят свою диету рыбой, мелкими наземными позвоночными, а некоторые стали питаться кровью крупных животных. Летучие мыши широко распространены в тропических и умеренных областях обоих полушарий, на север и на юг до границ древесной растительности.

После краткого ознакомления с основными систематическими группами отряда перейдем непосредственно к характеристике подковоносов.

Семейство подковоносовых летучих мышей, или просто подковоносов (*Rhinolophidae* Bell, 1836) — одна из древних групп рукокрылых. Одни авторы включают их в надсемейство *Rhinolophoidea* вместе с тремя семействами (*Nycteridae*, *Megadermatidae*, *Hipposideridae*) из Старого Света (Weber, 1928; Simpson, 1945; Grasse, 1955), другие объединяют семейство листоносов Старого Света *Hipposideridae* и подковоносов в одно семейство *Rhinolophidae* (Andersen, Jones, 1967; Koopman, 1984), третьи систематики полагают более правильным считать их отдельными семействами (Сokolov, 1973). Как бы там ни было в отношении родственных связей с другими семействами подковоносы имеют свои характерные морфобиологические признаки (рис. 1), благодаря которым их невозможно спутать с другими летучими мышами.

Из отличительных наружных признаков представители этого семейства имеют на передней части морды своеобразные кожные выросты, не покрытые волосами. Обычно среди этих кожных выростов различают «подкову», «ланцет» и «седло». Подкова — широкая кожная пластинка, огибающая ноздри с боков и спереди. Благодаря ее наличию семейство и получило название. Ланцет — продолжение подковы с заостренной вершиной, оттянутой кверху. Седло — небольшой гребень, расположенный между подковой и ланцетом. Как будет показано далее, эти кожные выросты у подковоносов являются отнюдь не украшением, а служат для формирования направленности ультразвуковых импульсов, излучаемых через ноздри.

Обращают на себя внимание лишенные козелков крупные ушные раковины, которые у активных подковоносов находятся в непрерывном движении.

Задние конечности длинные и очень тонкие, мало приспособленные для передвижения животного по горизонтальной поверхности. Они служат лишь для подвешивания и передвижения зверька вниз головой, что он мастерски выполняет, используя малейшую трещину или выступ на стене или потолке пещеры. За счет исключительной подвижности суставов нижних конечностей подковоносы могут свободно поворачиваться на 180° вправо и влево и таким образом обследовать все окружающее пространство.

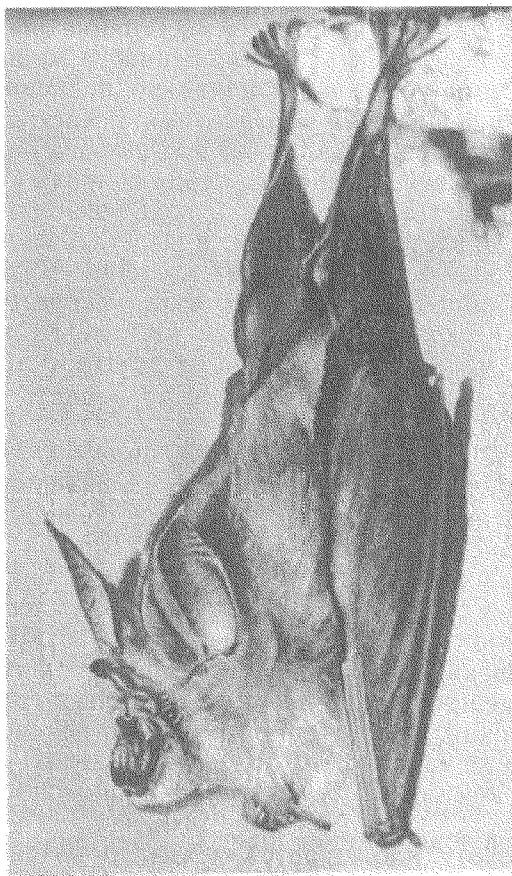


Рис. 1. Внешний вид большого подковоноса (фото Б. В. Соколова).

У самок в паховых областях есть кожные сосковидные выросты (паховые ложные соски), они служат для прикрепления детеныша, который крепко держится за них зубами во время дневного отдыха самок в убежищах. Так как самки подковоносов (впрочем, как и взрослые самцы) всегда висят вниз головой, то ориентация детеныша будет как раз наоборот, т. е. головой вверх.

Если придерживаться систематики В. Е. Соколова (1973), семейство подковоносов включает два рода: большеухих подковоносов — *Rhinomegalophus* (1 вид) и подковоносов — *Rhinolophus* (68 видов). Распространение охватывает тропическую и умеренную части восточного полушария на восток до Австралии, Новой Гвинеи, Филиппинских островов и Японии, на север до Англии, балтийского побережья, Крыма, Кавказа и южных частей Средней Азии включительно. Подковоносы — типично ночные животные. Днем они скрываются в различных убежищах, а с наступлением темноты вылетают на охоту за насекомыми.

Как уже отмечалось выше, подковоносы не могут передви-

гаться по земле. Даже на небольшое расстояние они предпочитают перелетать, а не переползать. Эти особенности животных обуславливают выбор ими убежищ. Изначально подковоносы, по всей видимости, были пещерными обитателями. В настоящее время они занимают ниши, пещеры, различные подземелья, погреба, полости под куполами церквей и мечетей, чердаки жилых домов, обязательно имеющие достаточно широкий вход, позволяющий зверькам беспрепятственно влетать в укрытие и вылетать из него. Большинство видов подковоносов образуют колонии. В зависимости от экологии вида, общей численности, пола, сезона года в колонии собирается от нескольких особей до нескольких тысяч. Причем одни виды не избегают соседства с другими видами летучих мышей, тогда как другие — стремятся образовать «чистые» одновидовые колонии.

Подковоносы отечественной фауны зимой впадают в спячку в глубоких пещерах и каменоломнях. Если условия позволяют, остаются в летних убежищах, но чаще совершают кочевки и перелеты в поисках подходящих мест. Впадая в оцепенение, подковоносы заворачиваются в крыловые перепонки и висят в пещерах наподобие сушеных груш. Зимуют при температуре 6—15 °С и высокой влажности (Константинов и др., 1976). Во время спячки снижается уровень метаболизма, а температура тела превышает температуру внешней среды всего на несколько градусов. Спячка не очень глубокая и в течение зимы многие особи пробуждаются и кочуют по извилистым ходам подземелий. Содержащиеся в неволе при комнатной температуре подковоносы не впадают в спячку.

Вылет на охоту наблюдается довольно поздно, спустя полчаса—час после захода солнца. Большинство авторов считают, что основной пищей подковоносов являются насекомые с мягкими покровами, в основном ночные бабочки и двукрылые (Кузякин, 1950; Богданов, 1953; Абеленцев и др., 1956). И это, по-видимому, правильно, хотя при массовом вылете других насекомых, подковоносы не гнушаются и ими. Так мы находили остатки жуков, в основном из родов *Copris*, *Melolontha*, *Amphimallon*, под кормовыми местами больших подковоносов (Константинов и др., 1976).

В фауне нашей страны представлены шесть видов подковоносов: большой подковонос (*Rhinolophus ferrum-equinum*), малый подковонос (*Rh. hipposideros*), южный подковонос (*Rh. euryale*), Мегели, или очковый подковонос (*Rh. meheli*), средиземноморский подковонос (*Rh. blasii*) и бухарский подковонос (*Rh. bocharicus*).

По кариологическим исследованиям три средиземноморских вида: средиземноморский, южный и очковый — имеют близкородственные отношения. Несколько особняком стоят подковоносы бухарский и большой, тогда как малый подковонос занимает более высокую ступень в филогенетическом ряду (Фаттаев, 1978).

Мы проводили наши исследования по экологии главным образом на большом подковоносе, как, впрочем, и наши зарубежные коллеги. Часть экспериментов была поставлена на малом и

очковом подковоносах. У других видов нами были записаны лишь локационные сигналы и произведен их биоакустический анализ (Константинов, Соколов, 1969; Соколов, 1973).

1.2. История изучения эхолокации подковоносов

История открытия эхолокации у животных, и в частности у летучих мышей, подробно изложена в ряде монографий (Griffin, 1958; Айрапетьянц, Константинов, 1970, 1974; Константинов, 1982; Константинов, Мовчан, 1985), так что нет необходимости повторять ее в этой книге.

Честь этого открытия принадлежит профессору Рокфеллеровского университета в Нью-Йорке Дональду Гриффину, который первым установил факт излучения ультразвуковых импульсов у летучих мышей, произвел их физический анализ и обосновал основные принципы работы их эхолокационных систем. Все это было сделано в основном на представителях летучих мышей, относящихся к семейству гладконосовых (*Vespertilionidae*), которые широко представлены и в нашей фауне. Было выяснено, что эти зверьки в целях эхолокации излучают через рот короткие (1—3 мс) частотно-модулированные сигналы, частота в которых изменяется от 70 до 30 кГц. Воспринимая их эхо, животные могут обнаруживать различные цели и препятствия. Измерение расстояния до объекта у них основано на оценке временной задержки между излучаемым и воспринимаемым сигналами (истинный эхопринцип), а определение направления на объект осуществляется благодаря классическим бинауральным механизмам.

Сведения об акустической ориентации подковоносов появились в 50-х гг. нашего столетия благодаря работам немецкого исследователя Ф. Мёреса (Möhres, 1950, 1951, 1952, 1953). Он проводил эксперименты в основном на самом крупном представителе этого семейства — большом подковоносе, который с тех пор считается классическим объектом при изучении эхолокации для всей группы подковоносов. Отличие локационных сигналов подковоносов от уже известных тогда импульсов гладконосовых летучих мышей было настолько велико, что позволило автору говорить об открытии «нового типа ультразвуковой локации». Несмотря на некоторые неточности в описании сигналов, вызванные несовершенством звукозаписывающей и анализирующей аппаратуры, автору удалось выявить три главные отличительные черты эхолокационного излучения подковоносов.

Во-первых, в противоположность гладконосым, подковоносы издают ультразвук не через рот, а через две ноздри, расположенные на морде в глубине кожного выроста — подковы. Ноздри имеют вид щелей и расстояния между их центрами составляет около половины длины волны издаваемого животным ультразвука. В результате интерференции ультразвуковых волн, выходящих из каждой ноздри зверька, формируется узконаправленный, зондирующий пространство луч.

Во-вторых, длительность локационных сигналов подковоноса изменяется от 24 до 140 мс, т. е. она в 20—30 раз больше, чем у гладконосых летучих мышей. Частота следования импульсов составляет в среднем 4 имп/с, и темп излучения тесно координирован с дыханием, а именно каждому выдоху соответствует один импульс. Большая длительность сигналов подковоносов обуславливает перекрытие во времени посылаемого и отраженного сигналов. Такое перекрытие является обязательным условием функционирования эхолокатора во всем радиусе его действия. В реальных условиях эхо начинает возвращаться к подковоносу уже тогда, когда импульс излучен еще только на $1/4$ — $1/6$ его длительности. В результате прием слабого эхосигнала происходит на фоне действия мощного зондирующего импульса, что существенно затрудняет его обнаружение.

Явление наложения отраженного сигнала на посылаемый послужило поводом для отрицания истинного эхопринципа при толковании способа определения расстояния до цели подковоносами. И тогда Мёрес выдвинул гипотезу, по которой измерение расстояния до предметов подковоносами осуществляется путем фиксирования угловых координат объекта каждым ухом животного. Однако этот метод дальнометрии путем прямой угловой засечки, как его называют в технической литературе, обеспечивает достаточную точность лишь при наличии большой базы, т. е. при большом расстоянии между двумя приемниками, что не выполняется для подковоноса, имеющего расстояние между ушами примерно 2 см.

Третьей отличительной чертой локационных сигналов подковоносов от гладконосых, по Мёресу, являлось постоянство частоты заполнения от начала и до конца каждого импульса, и для большого подковоноса ее величина составляла 80 кГц.

Большая длительность зондирующего сигнала, постоянство частоты заполнения и перекрытие отраженного сигнала излучаемым прежде всего навели на мысль о возможности использования подковоносами изменения частоты отраженного сигнала по сравнению с излучаемым, возникающего при движении в результате эффекта Доплера (Kleesattel, 1952; Кау, 1961; Рые, 1961). Эффект Доплера, как известно, заключается в изменении частоты принимаемого сигнала, если приемник и источник излучения движутся друг относительно друга.

В зависимости от скорости полета величина доплеровского сдвига частоты эха может составлять от сотен Гц до нескольких кГц. Таким образом, подковоносы могут принимать отраженные сигналы на фоне мощного излучения, основываясь на различии в их частотах.

Позднее предположение об использовании эффекта Доплера в процессе эхолокации у подковоносов для обнаружения перекрытого эхосигнала нашло свое подтверждение и при этом в неожиданном варианте (Schnitzler, 1968, 1970, 1973a, 1973b; Константинов и др., 1973, 1975, 1976, 1978). Оказалось, что во время полета

зверька частота заполнения средней части излучаемого сигнала не остается такой же постоянной, как у неподвижного подковоноса, а снижается пропорционально скорости полета на величину, близкую к значению доплеровского сдвига принимаемого эха. Тем самым обеспечивается прием эха на частоте, близкой к частоте сигнала, излучаемого в покое, т. е. происходит компенсация доплеровских сдвигов. Свойства доплеровской компенсационной системы подковоносов в дальнейшем были тщательно исследованы разными учеными с применением различных методических разработок, о чем пойдет речь в специальной главе нашей книги.

Однако открытие новых возможностей эхолокационной системы не могло ответить на вопрос, как же подковоносы определяют расстояние до предмета. Дело в том, что доплеровские локаторы наряду с преимуществами при оценке скорости движения цели и ее угловых координат имеют определенные недостатки, среди которых наиболее существенный состоит в том, что такой локатор не позволяет определять дальность цели.

Выход из тупика подсказали дальнейшие исследования эхолокационного процесса у подковоносов, которые выявили два различных режима функционирования их акустических систем (Schnitzler, 1967a, 1967b, 1968; Айрапетьянц, Константинов, Матюшкин, 1968, 1969; Константинов, Соколов, 1969; Соколов, 1972, 1973). Если при обзорной локации с места или во время полета в просторном, уже знакомом помещении подковоносы обычно излучают длинные одиночные сигналы, то при исследовании какого-либо предмета подковоносы вместо одиночных сигналов излучают пачки более коротких импульсов, разделенных паузами в 2—3 мс. Чем ближе подковонос подлетает к исследуемому предмету, тем больше импульсов входит в пачку. При этом соответственно уменьшается длительность каждого из импульсов до 15—20 мс. Интервалы между пачками с возрастанием количества импульсов в пачке сокращаются.

Помимо установления второго режима эхолокации была выявлена еще одна существенная деталь, не замеченная Мёресом. Каждый импульс как одиночный, так и в пачке, кроме моночастотной части всегда заканчивается падением частоты на 10—30 кГц в течение последних 0.5—3 мс. Примерно на такую же величину наблюдается подъем частоты в начале первого импульса каждой пачки или у одиночных импульсов. У некоторых видов подковоносов конечная девиация частоты сопровождается значительными всплесками амплитуды, до 4 раз превышающих амплитуду моночастотной части сигнала. Позднее стало принято разделять локационный сигнал подковоноса на часть с постоянной частотой (ПЧ-часть) и частотно-модулированную (ЧМ-часть), обычно конечную.

Новые данные об особенностях зондирующих сигналов и режимов их излучения позволили предположить возможность применения подковоносами того же принципа определения дальности, что и гладконосыми летучими мышами (Schnitzler, 1968; Констан-

тинов, Соколов, 1969; Айрапетьянц, Константинов, 1970а). Заключительные ЧМ-части излучаемых импульсов подковоносов и эхосигналов во всех случаях не перекрываются и могут служить хорошей меткой для отсчета времени между моментами излучения и приема, что является мерой расстояния до объекта.

Не менее важное значение для изучения эхолокации подковоносов имели исследования функций слуховой системы этих животных. Они были впервые начаты в Ленинградском университете в 1965 г. под руководством Э. Ш. Айрапетьянца и выполнялись с использованием электрофизиологических методик (Васильев, Матюшкин, 1966, 1967, 1968; Васильев, 1967а, 1967б, 1968а, 1968б, 1968в, 1968г, 1969а, 1969б, 1969в; Матюшкин, Стосман, 1967, 1968, 1969; Айрапетьянц и др., 1968, 1969; Айрапетьянц, Васильев, 1970).

Исследования частотно-пороговых характеристик слуховой системы подковоносов по суммарным вызванным потенциалам и реакциям отдельных нейронов заднего двухолмия выявили неожиданные результаты. Оказалось, что пороги слуха большого подковоноса на локационной частоте 80 кГц очень высоки и составляют примерно 80 дБ.

Детальное изучение частотно-пороговой характеристики слуха подковоносов в электрофизиологических опытах было проведено немецким нейрофизиологом Нойвайлером (Neuweiler, 1970; Neuweiler et al., 1971). Он подтвердил низкую чувствительность слуха подковоносов на частотах 79—80 кГц, но вместе с тем обнаружил резкое снижение порогов, т. е. значительное улучшение чувствительности слуха в узком диапазоне частот 82—84 кГц. Позднее в нашей лаборатории (Константинов и др., 1976) было показано, что перепад порогов слуховой чувствительности в диапазоне 80—83 кГц может достигать у подковоносов 80—100 дБ. Таким образом, подковонос почти не слышит свой зондирующий сигнал, тогда как может воспринимать отраженные сигналы с положительным доплеровским сдвигом частоты. Другими словами, в слуховой системе подковоносов существует узкополосный фильтр, который обеспечивает без помех восприятие эхоимпульсов на фоне мощного зондирующего сигнала за счет их частотной дискриминации.

Мы осветили лишь некоторые вехи в истории изучения эхолокации подковоносов, которые, на наш взгляд, являются правильными моментами для дальнейшего исследования и детализации механизмов и принципов действия этой уникальной системы.

ЗВУКОИЗЛУЧАЮЩАЯ СИСТЕМА ПОДКОВОНОСОВ

Под звукоизлучающей системой мы понимаем совокупность органов, причастных к генерации, частотной фильтрации, проведению и излучению звука. Конечным ее продуктом является тот или иной сигнал, которым животное пользуется в целях коммуникации или эхолокации. Рассмотрим в начале более детально структуру локационного сигнала, используемого подковоносами, а затем механизмы генерации и направленности излучения.

2.1. Локационные сигналы

К настоящему времени описаны сигналы 13 видов семейства подковоносов. Однако точность и достоверность данных различна. Дело в том, что, во-первых, аппаратурные возможности разных авторов в различное время были не одинаковы, а, во-вторых, и это главное, подковоносы в значительных пределах изменяют параметры сигналов в зависимости от условий и задач локации. Эти изменения необходимы в процессе эхолокации для ее оптимизации, но их не всегда учитывали при описании сигналов различных видов. Кроме того, на характеристики локационных сигналов определенное влияние оказывает состояние животных. У больных, ослабленных зверьков нередко наблюдается изменение частотных характеристик импульсов, в частности усиление 1-й гармонической составляющей и ослабление 2-й, обычно заключающейся в себе основную энергию сигнала. Однако все это не мешает говорить о видоспецифичности сигналов подковоносов.

Спокойно сидящие животные в условиях неподвижного окружения излучают одиночные импульсы длительностью 15—95 мс, обычно 30—60 мс, следующие с частотой 3—7 имп/с. Амплитуда их близка к максимальной. Огибающая плавная, но иногда в конце сигнала отмечается всплеск амплитуды. В начале сигнала наблюдается повышение частоты на 2—10 кГц за 0.5—2 мс, затем следует участок с постоянной частотой (ПЧ-часть), занимающий от 80 до 94 % времени звучания импульса, оканчивается сигнал снижением частоты на 10—25 кГц за 0.5—3 мс (ЧМ-часть) (рис. 2, А). Период следования колеблется от 300 до 150 мс. Это — так называемый режим одиночных сигналов.

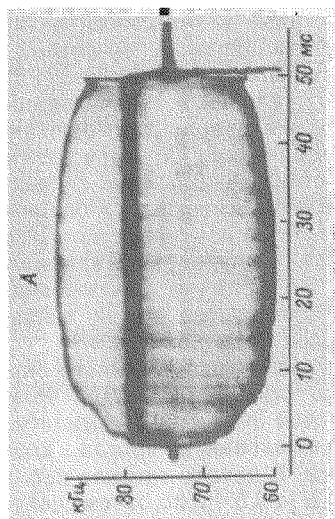
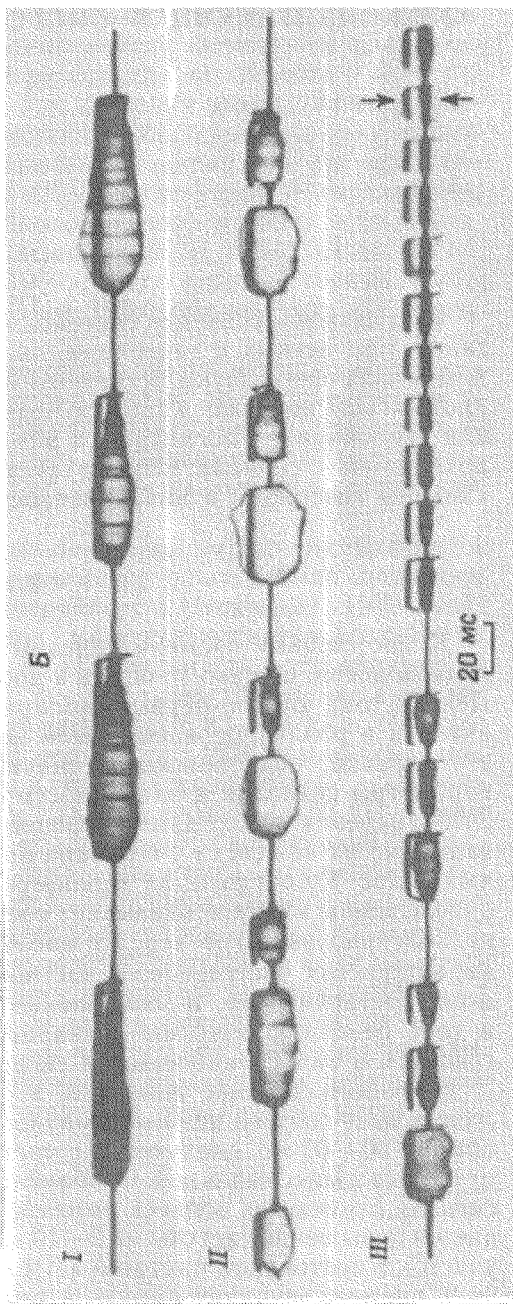


Рис. 2. Осциллограммы локационных сигналов большого подковеноса.

А — одиночный локационный сигнал. *По оси ординат* — частота заполнения, кГц; *по оси абсцисс* — длительность, мс. *Темная линия*, пересекающая импульс, показывает изменение частоты заполнения. *Б* — последовательность локационных сигналов, излучаемых при полете к цели. *I* — режим одиночных импульсов, *II* — пачек из 2 сигналов, *III* — участие — пачки из 3 и 11 импульсов. *Стрелки* — момент подлета. *Отметка* времени 20 мс.



Если внимание сидящего животного привлечено внезапным шумом или появлением движущегося объекта, режим излучения резко меняется. Вместо одиночных сигналов подковоносы издают пачки сигналов. Пачка представляет собой серию из 2—8 импульсов, разделенных короткими (2—10 мс) паузами. Пачки разделены более длительными (20—100 мс) интервалами, обусловленными временем, необходимым для вдоха. Сигналы в пачках имеют меньшую длительность. Так, у большого подковоноса при средней длительности одиночных сигналов 51 мс средняя длительность сигналов в пачках из 2 импульсов — 35, а из 5 — 24 мс. По мере увеличения количества сигналов в пачке сокращается и длительность пауз. Все это ведет к увеличению частоты следования до 40 имп/с. В режиме пачек несколько изменяется и характер частотного заполнения сигналов. Если 1-й импульс имеет характерный подъем частоты на 5—10 кГц в начале, то у последующих сигналов этот подъем незначителен (2—5 кГц) или не обнаруживается вовсе. При этом сохраняется снижение частоты в конце сигнала. Частота заполнения ПЧ-части у сидящих в неподвижном окружении животных сохраняется и в режиме пачек. Она получила название «частоты покоя».

Пачечный режим излучения характерен для всех исследованных видов подковоносов. В определенных ситуациях, например при сближении с целью, он приобретает ведущее значение (рис. 2, Б). У некоторых видов, таких, например, как подковонос Мегели, пачки из 2—3 сигналов нередко излучаются животными в спокойной обстановке.

Между сигналами разных видов подковоносов имеются существенные, хотя, по-видимому, не принципиальные с точки зрения эхолокации различия. Так, частота покоя лежит в пределах от 42 кГц (большой восточный подковонос — *Rh. luctus*) до 120 кГц (подковонос Ландера — *Rh. landeri*). Из 6 видов подковоносов, обитающих на территории СССР, только у двух (бухарского и южного) частота заполнения сигналов может совпадать. Остальные виды четко различаются по этому признаку.

У большинства видов подковоносов обычно доминирующая частота заполнения сигналов представляет собой вторую гармонику, а первая — несет незначительную часть энергии и поэтому обычно не обнаруживается, хотя у некоторых видов, например у подковоноса Блазиуса, она может быть представлена достаточно четко и даже иногда заключать в себе основную часть энергии сигнала.

Достоверные различия обнаруживаются и во временных характеристиках локационного процесса. Так, наиболее длительные одиночные сигналы характерны для большого (51 ± 1.2) мс и бухарского (49 ± 2.0) подковоносов. По этому параметру они четко отличаются от сигналов остальных видов, обитающих на территории СССР, средняя длительность импульсов которых не превышает 40 мс.

Одна из наиболее существенных характеристик сигналов —

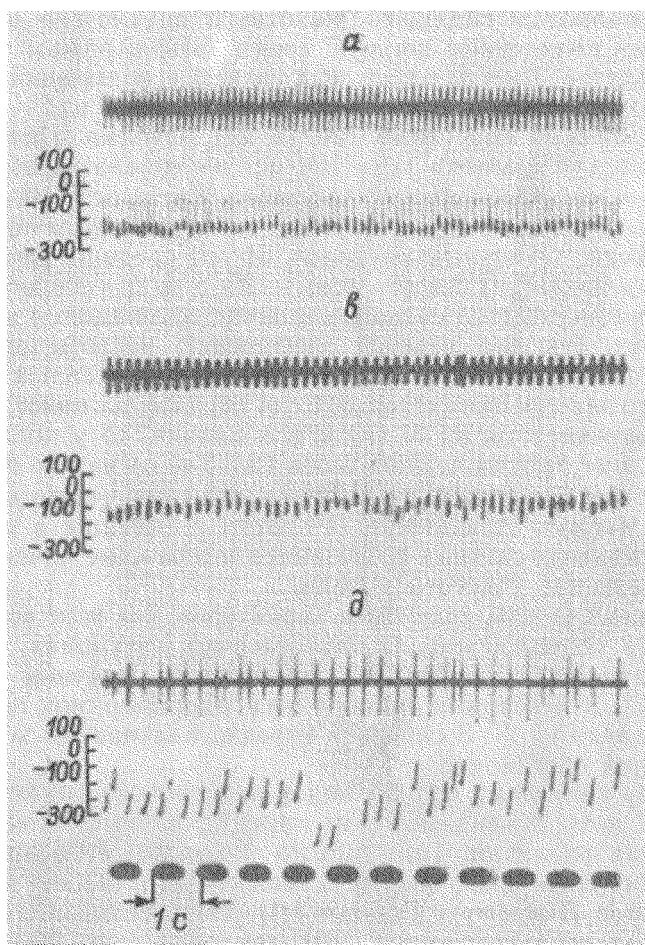


Рис. 3. Осциллограммы сигналов, излучаемых большими подковоносами «с места». (По: Макаров, Соколов, 1980).

Верхний луч — осциллограммы сигналов, *нижний* — величина изменения частоты заполнения ПЧ-частиц, Гц; *а, б* — сигналы, характерные для 7 животных; *в, г* — для большей части животных; *д, е* — подковонос, излучавший сигналы с большими интервалами.

их интенсивность. Она наряду с частотой и чувствительностью слуха определяет дальность действия эхолокационной системы, надежность обнаружения объектов локации, помехозащищенность. В этом отношении подковоносы превосходят большинство представителей других семейств, а по энергии излучения занимают первое место. Еще Мёрес (Möhres, 1953) отмечал, что сигналы подковоносов в несколько раз интенсивнее сигналов гладконосых летучих мышей. Первые измерения звукового давления сигналов, проведенные Новиком (Novick, 1958), подтвердили наблюдения Мёреса. Для подковоноса *Ру* (*Rh. gouxi*) приводится максимальная величина 69 Н/м^2 , в 15 см от головы животного, а для рыжева-

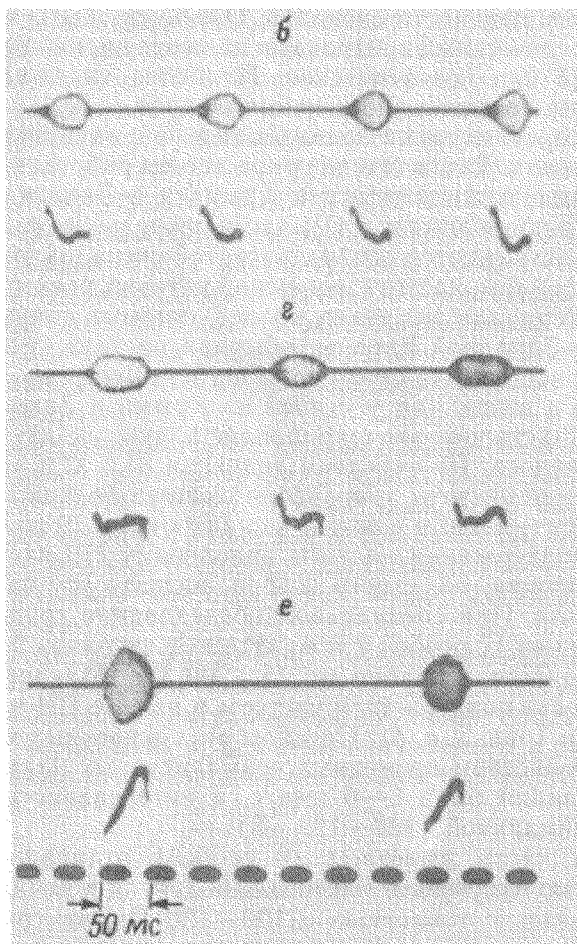


Рис. 3 (продолжение).

того подковоноса (*Rh. subrufus*) — 140 Н/м^2 . Результаты проведенных нами измерений сигналов пяти видов (Соколов, 1973), а также измерения Шнитцлера (Schnitzler, 1968) отличаются от данных Новика в сторону уменьшения. Максимальная величина звукового давления сигналов даже у самого крупного и «громкого-голосого» большого подковоноса не превышает 33 Н/м^2 (124 дБ относительно $2 \cdot 10^{-5} \text{ Па}$). Уровень звукового давления сигналов других видов, обследованных нами, на 6—14 дБ ниже, а у самого мелкого вида нашей фауны — малого подковоноса — сигналы слабее на 30 дБ (1 Н/м^2). В зависимости от конкретных задач локации животные могут изменять уровень громкости излучаемых сигналов. Динамический диапазон при этом составляет 30—40 дБ.

Итак, такие характеристики излучения, как частота, длительность и максимальное звуковое давление позволяют говорить

о видовой специфичности сигналов. Они могут быть дополнительными диагностическими признаками не менее надежными, чем морфологические или поведенческие. Наиболее надежна и показательна из них частота заполнения сигналов.

Возможно, существуют подвидовые и популяционные различия частот излучения. Так, в течение ряда лет мы работали с большими подковоносами, отловленными в Крыму и в Закавказье. У этих животных средняя частота ПЧ-части импульсов равна 81 кГц, очень редко встречаются особи с частотой сигналов ниже 80 кГц и буквально единицы, частота излучения которых превышает 82 кГц. Судя по материалам немецких коллег, которые получали животных из Юго-Западной Европы, обычная частота сигналов больших подковоносов была около 83 кГц (Schuller et al., 1974, 1975), т. е. на 2 кГц выше, чем у особей из Крыма и Закавказья.

Наиболее детально эхолокационное излучение изучено у большого подковоноса. При среднем значении 81.5 кГц индивидуальные отклонения частоты заполнения сигнала больших подковоносов достигают ± 2.5 кГц и лежат в диапазоне от 79 до 84 кГц. Стабильность поддержания частоты заполнения ПЧ-части сигналов довольно высокая, но, строго говоря, назвать эту часть монохромной нельзя. При специальном обследовании группы больших подковоносов из 17 особей у 7 животных в сигналах была обнаружена нисходящая девиация на 75—200 Гц (Макаров, Соколов, 1980). Точность поддержания частоты в начале ПЧ-части составляла ± 50 Гц (рис. 3, а, б). Сигналы этих животных характеризовались постоянством временных и амплитудных параметров. Частота следования была 5—6 имп/с, а интенсивность приближалась к максимальной (120—122 дБ).

Большая часть животных (9 особей) отличалась меньшей стабильностью излучения. Частота заполнения в начале ПЧ-части поддерживалась с точностью ± 100 —150 Гц, внутриимпульсная девиация варьировала как по направлению, так и по величине. Наиболее часто наблюдались сигналы, у которых на протяжении 15—20 мс частота заполнения снижалась на 100—150 Гц, а затем вновь повышалась на 50—100 Гц (рис. 3, в, г). При более активной локации, вызванной, например, посторонними шумами, параметры сигналов этих животных приближались к соответствующим значениям импульсов первой группы животных. Наконец, один подковонос излучал сигналы со средней частотой следования 2 имп/с. Частота заполнения в начале ПЧ-участка изменялась в пределах 400 Гц (рис. 3, д, е). В большинстве случаев сигналы имели восходящую девиацию на 150—250 Гц. Аналогичное повышение частоты ПЧ-части на величину до 400 Гц после паузы отмечалось также Симмонсом (Simmons, 1974). Снижение стабильности частоты излучения особенно часто появляется у больных и ослабленных зверьков. В целом стабильность поддержания частоты ПЧ-части можно оценить в ± 100 Гц или 0.1—0.2 %. Частота покоя сигналов одной особи может поддерживаться неизменной на протяжении месяцев.

Во время полета подковоносы снижают частоту излучения на величину, пропорциональную скорости сближения с объектом (Schnitzler, 1967, 1968, 1973; Константинов и др., 1973). В результате частота эхосигналов, отличающаяся от частоты излучения на величину доплеровского приращения, также сдвигается вниз по частотной шкале и стабилизируется на частоте, незначительно превышающей частоту покоя. Происходит компенсация доплеровских сдвигов. Детально процесс компенсации, особенности его протекания и значение будут рассмотрены в специальном разделе (гл. 3). Здесь же необходимо отметить, что компенсируются лишь положительные доплеровские сдвиги, возникающие при сближении животного и объекта локации и не компенсируются отрицательные, вызванные их взаимным удалением (Schuller et al., 1975; Соколов, Липманова, 1977).

Долгое время считалось, что индивидуальная частота покоя — наиболее высокая частота, которую может поддерживать особь (Schuller et al., 1974, 1975). Однако нами было показано, что в определенных условиях животные могут изменять индивидуальную частоту покоя как в сторону понижения, так и повышения. Величина повышения частоты покоя может достигать 1.6 кГц (Соколов, 1984а).

Итак, эхолокационное излучение подковоносов принципиально отличается от излучения большинства других летучих мышей прежде всего большей длительностью сигналов, обеспечивающей обязательное перекрытие во времени излучаемого и отраженного сигналов, а также относительной стабильностью частоты большей части сигнала.

2.2. Механизмы генерации сигналов

В систему излучения включают: легкие и мышцы, при сокращении которых в трахеоназальных путях возникает направленный поток воздуха, необходимый для создания воздушного давления и генерации звука; гортань, которой большинством авторов приписывается роль генератора сигналов; различные полости и капсулы трахеоназальных путей, в силу своих резонансных свойств способствующие усилению и «очищению» звука; и, наконец, ноздри и ротовую полость, влияющие на амплитудно-частотные характеристики излучаемого сигнала и ответственные за формирование направленности излучения.

У летучих мышей в связи с большими физическими нагрузками во время полета и необходимостью регулярно излучать эхолокационные сигналы дыхательная система приобрела ряд особенностей, существенно отличающих ее от дыхательной системы других млекопитающих. Во-первых, ткани легких у летучих мышей обладают большей жесткостью, чем у других млекопитающих. Вероятно, это облегчает генерацию серий коротких импульсов с крутыми фронтами. Во-вторых, на основании визуальных на-

блюдений и скоростной киносъемки Сатерс с сотрудниками (Suthers et al., 1972) пришли к заключению, что у летучих мышей реберное дыхание отсутствует и наполнение легких обусловлено только работой диафрагмы. В-третьих, как показали эти же авторы с помощью телеметрической аппаратуры, соотношение частоты взмахов крыльев и частоты дыхания у летучих мышей близко 1 : 1. Шнитцлер (Schnitzler, 1968) на двух видах подковоносов установил, что за время одного выдоха они излучают либо один длительный сигнал, либо серию более коротких сигналов. Пауза между пачками сигналов, минимальная длительность которой равна 20 мс, связывалась с необходимостью вдоха перед излучением очередной группы импульсов. Частота дыхания у подковоносов в зависимости от ситуации и нагрузки колеблется в пределах от 2 до 10 респираторных циклов в секунду.

У большинства млекопитающих звуковые сигналы генерируются гортанью. Многие исследователи считают, что подковоносы в этом отношении не исключение. Тем не менее эта точка зрения подвергалась сомнению. Дело в том, что у подковоносов, и только у них, на границе трахеи с гортанью имеются 3 полые костно-хрящевые капсулы эллипсоидной формы (рис. 4). Функция их неизвестна. Предполагалось, что они могут играть роль резонансных фильтров (Elias, 1907; Möhres, 1953). Мёрес, кроме того, допускал, что эти образования в силу своих резонансных свойств могут участвовать в генерировании ультразвука.

Для проверки этой гипотезы у 4 животных нами было проведено хирургическое отключение капсул (Соколов, 1984б). Отключались левая, правая и дорсальная капсулы поочередно и две латеральные одновременно. Анализ частотных характеристик сигналов выявил, что после операции изменение частоты заполнения не превышало 300 Гц, а такие колебания частоты заполнения могут иметь место и в норме (Макаров, Соколов, 1980). Этот простой опыт показывает, что предположение о верхнетрахеальных капсулах подковоносов как о генераторах ультразвука ошибочно.

Исследование гортани летучих мышей началось со сравнительно-анатомических работ (Robin, 1881; Elias, 1907). Уже первые исследования в этом плане свидетельствуют, что гортань летучих мышей существенно отличается от гортани других млекопитающих относительно крупными размерами, частичным окостенением и слиянием отдельных элементов, малой подвижностью хрящей, мощной и специализированной мускулатурой. Все это наводило на мысль, что летучие мыши должны издавать звуки исключительно высокой частоты.

Гортань представителей различных семейств летучих мышей имеет ряд общих черт. Ростральная часть гортани образована надгортанным хрящом. В верхней части он расширен, в нижней — сужен и образует «ножку», с помощью которой сочленяется со щитовидным хрящом. Важным элементом, морфологически связанным с надгортанником, являются надгортанные складки, хорошо выраженные у гладконосых летучих мышей. При натяже-

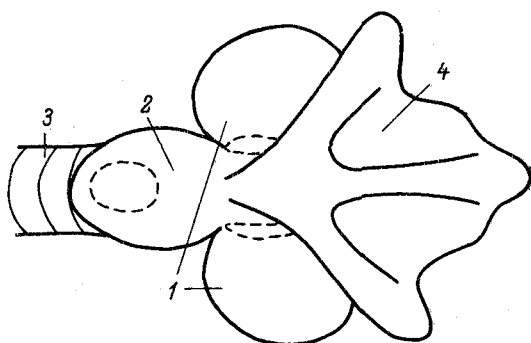


Рис. 4. Схема расположения верхнетрахеальных капсул большого подковоноса. (По: Соколов, 1984б).

1 — латеральные капсулы; 2 — дорсальная капсула; 3 — трахея; 4 — перстневидный хрящ.

нии складки сближаются и закрывают вход в гортань, что, по-видимому, имеет место во время глотательных движений. Надгортанные складки состоят из эластичной соединительной ткани и имеют свой мышечный аппарат. Сужение надгортанной щели происходит при движении вперед надгортанного хряща за счет сокращения подъязычно-надгортанной мышцы, развитой у летучих мышей лучше, чем у других млекопитающих. Тот же эффект достигается при движении назад черпаловидного хряща за счет сокращения задних перстневидно-черпаловидных мышц.

У гладконосых летучих мышей во время излучения локационных сигналов вся гортань несколько опускается и ее выход находится в основании «рупора», образованного ротовой полостью. У подковоносов надгортанные складки высокие и с внутренней стороны непрерывно переходят одна в другую, образуя гортанный вырост, напоминающий трубку. Он не служит для закрытия гортани, как у гладконосых, а при движении гортани вверх входит в мягкое небо, мышцы которого наподобие сфинктера плотно охватывают его. В результате создается постоянный дыхательный канал через носовую полость. Такое положение гортани можно считать нормальным. Оно сохраняется даже у погибших животных. Только в таком положении возможно излучение локационных сигналов. При опускании гортани подковоносы могут дышать через рот, но излучают при этом только низкочастотные «крики протеста».

Отделение дыхательной и излучающей систем от ротовой полости дает подковоносам определенные преимущества. Животные могут пережевывать и глотать пищу, не прекращая излучения локационных сигналов. При глотании пища проходит в пищевод по обе стороны от гортанного выроста. Такая адаптация дает подковоносам возможность охотиться за крупной добычей — ночными бабочками, жуками, и при этом не прекращать полет и не терять ориентировку в местах, где много препятствий.

Черпаловидные хрящи срастаются с дорсальной стороны и практически неподвижны относительно друг друга. У человека их взаимная подвижность играет важную роль в артикуляции. Сочленение перстневидного и черпаловидного хрящей допускает изменение их взаимного расположения в дорсовентральном направлении. Эти перемещения обеспечиваются в основном мощной задней перстневидно-черпаловидной мышцей. Перстневидный хрящ образует основание всей гортани и сочленяется с разрастающимся под ним в дорсовентральном направлении щитовидным хрящом. Сочленение между ними допускает ограниченную взаимную подвижность, которая обеспечивается наружной парной перстневидно-щитовидной мышцей. У летучих мышей она достигает особого развития и обеспечивает натяжение голосовых складок.

Внутренние мышцы гортани развиты относительно слабо. Их основная функция — регуляция ширины голосовой щели за счет натяжения голосовых складок. Голосовая мышца исключительно слаба. Внутренняя полость гортани расширена в каудальной части и сужена в средней. В средней суженной части полости на боковых стенках гортани у большинства семейств летучих мышей располагаются две пары складок: верхние (ростральные), называемые преддверными, или ложноголосовыми, в толще которых находятся ложноголосовые связки, и нижние (каудальные), истинно голосовые складки с толстыми и короткими голосовыми связками. Суженная часть гортани, где располагаются складки, называемая голосовой щелью, по мнению ряда авторов (Möhres, 1953; Schuller, Rübсamen, 1981), может полностью перекрываться голосовыми складками. По образному выражению Новика и Гриффина (Novick, Griffin, 1961), эта часть гортани напоминает барабан, в днищах которого прорезаны параллельные щели. У подковоносов ширина голосовой щели составляет $\frac{2}{5}$ от максимальной ширины гортани. Существенное отличие гортани подковоносов от гортаней других семейств летучих мышей заключается в том, что у них почти полностью редуцируются ложноголосовые складки и за счет этого расширена область гортанного желудочка.

Деятельность голосового аппарата регулируется в первую очередь ветвями блуждающего нерва (X пара черепномозговых нервов). Из них наибольший интерес представляет верхний гортанный нерв, разделяющийся на сенсорную и моторную ветви (рис. 5). Моторная ветвь, расходясь большим числом анатомически обособленных веточек, иннервирует, в основном, разные узлы перстневидно-щитовидной мышцы. Нижний гортанный нерв обеспечивает возбуждение всех внутренних мышц гортани. Он также представляет собой ветвь блуждающего нерва. Ответвления подъязычного нерва (XII пара) иннервируют щитовидно-подъязычную мышцу, а также мышцы, связанные с грудиной, подъязычной костью и языком. Двигательное возбуждение мышечсжимателей глотки и сенсорное ее обеспечение осуществляется глоточным сплетением, состоящим из ветвей языкоглоточного

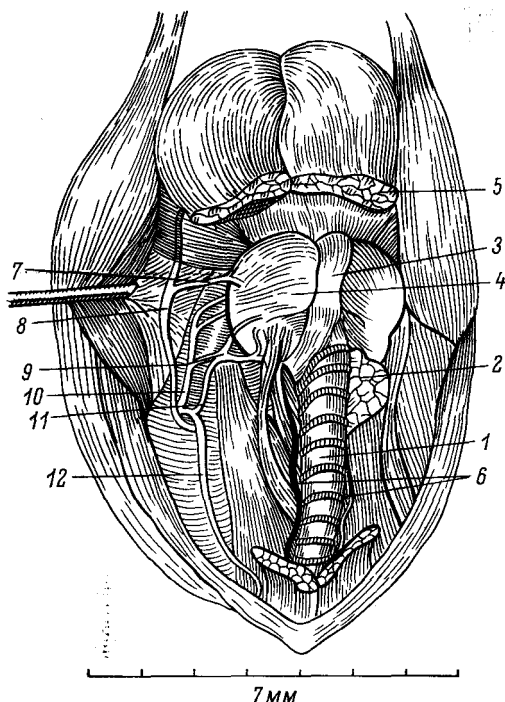


Рис. 5. Иннервация гортани летучей мыши. (По: Griffin, 1958).

1 — трахея; 2 — щитовидная железа; 3 — перстневидно-щитовидная мембрана; 4 — внутренние мышцы гортани; 5 — перерезанная грудинно-подъязычная мышца; 6 — нерв; 6 — нижний гортанный; 7 — веточка подъязычного; 8 — подъязычный; 9 — веточка языкоглоточного; 10 — языкоглоточный; 11 — верхний гортанный; 12 — блуждающий.

(IX пара) и блуждающего нервов. Такова схема периферической иннервации гортани.

Исследования, проведенные на подковоносах, показали, что односторонняя перерезка верхнегортанного нерва не оказывала существенного влияния на характеристики сигналов. У подковоносов в ряде случаев зарегистрировано снижение частоты покоя на 4—6 кГц и усиление энергии 1-й, обычно подавленной гармоники, при сохранении ведущей роли 2-й (Schuller, Suga, 1976). Двусторонняя перерезка верхнегортанных нервов значительно изменяла частотные и амплитудные характеристики сигналов сразу после операции (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Анализ осциллограмм (рис. 6, А) показал резкие различия в форме излучаемых импульсов. Амплитудная модуляция оказалась настолько выраженной, что одиночный сигнал превратился в последовательность очень коротких импульсов ($\tau=0.5$ мс), связанных между собой участками с малой амплитудой. Усложнилась внутренняя структура сигналов, и вместо синусоидального импульса стал шумоподобным. Спектр такого сигнала (рис. 6, Б) охватывал

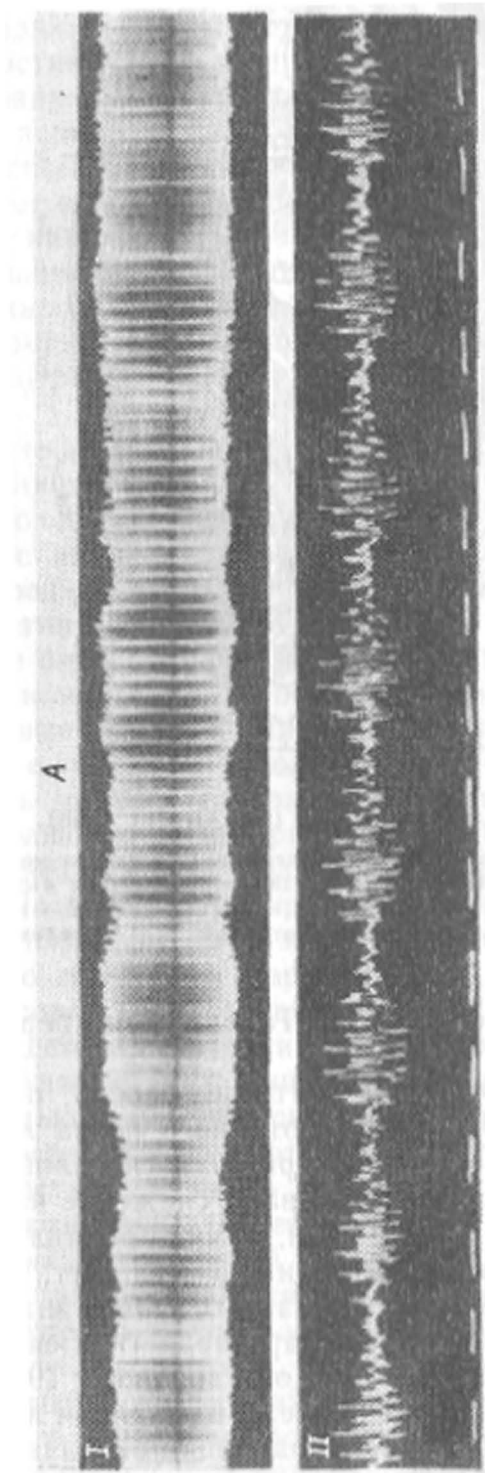


Рис. 6. Осциллограммы и спектрограммы локационных сигналов большого подковоноса в норме и после перерезки гортанных нервов. (По: Айрапетьянци, Константинов, 1974).

А — осциллограмма части локационного сигнала в норме (*I*) и после двусторонней перерезки верхнегортанных нервов (*II*). Отметка времени 0,3 мс. *Б* — спектрограммы локационных сигналов в норме (*I*), после односторонней перерезки нижнего гортанного (*II*) и двусторонней — верхнего гортанного нерва (*III—IV*) на 2-й и 10-й (*IV*).

Б

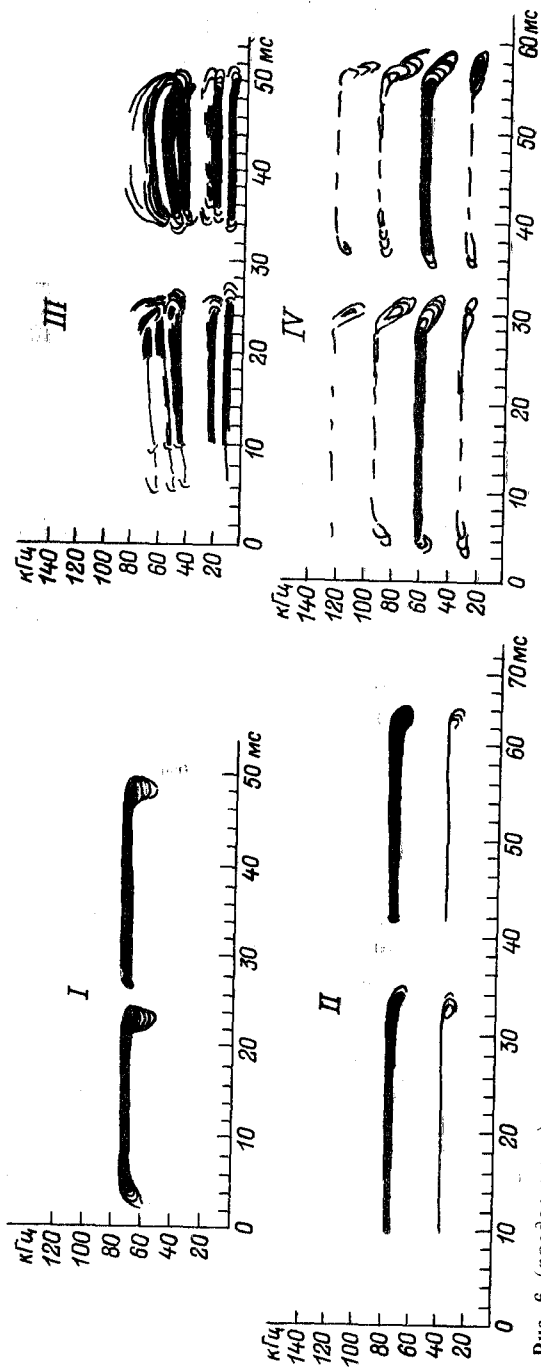


Рис. 6 (продолжение).

диапазон частот от 8 до 80 кГц с равномерно распределенной энергией по всему диапазону. Однако уже на 5-й день после операции форма многих записанных сигналов напоминала импульсы интактного животного, но их спектр имел четко выраженный полосовой характер с наличием четырех гармонических составляющих. Основная энергия приходилась на частоту 60 кГц. Наряду с такими импульсами отмечены сигналы более сложной структуры, в спектре которых можно было выделить шесть гармонических составляющих и максимум энергии приходился на частоты 20 и 40 кГц. Таким образом, у подковоносых летучих мышей проявляется тенденция к восстановлению первоначальных параметров локационных сигналов, несмотря на выключение функций верхних гортанных нервов.

Главный вывод из этой группы опытов: частотный состав сигнала определяется в основном степенью натяжения голосовых складок, обусловленной деятельностью перстневидно-щитовидных мышц. Путем электрической стимуляции перстневидно-щитовидной мышцы у подковоносов удается регулировать частоту излучения локационных сигналов. Причем, если стимуляция производилась в тот момент, когда животные излучали сигналы на частоте покоя, наблюдалось незначительное повышение частоты локационного излучения, максимум на 500 Гц. Если же раздражение подавалось во время компенсации доплеровских сдвигов, когда излучались импульсы с пониженной частотой, отмечалось повышение частоты на 1—3 кГц до частоты покоя (Schuller, Suga, 1976). Позднее Рюбзамен и Шуллер (Rübsamen, Schuller, 1981) показали, что частота локационных сигналов находится в прямой и почти линейной зависимости от величины активности верхнегортанного нерва.

Попутно было установлено, что тетаническое сокращение перстневидно-щитовидной мышцы наступает при частоте раздражения от 200 до 400 Гц, т. е. у подковоносов эта мышца обладает большим быстродействием, в 4—5 раз выше, чем, например, у собаки, и вполне соответствует высокой частоте следования сигналов.

Односторонняя перерезка нижнегортанных нервов и частичное нарушение деятельности внутренних мышц гортани не вызывает существенных изменений в процессе звукоизлучения. Иногда отмечается усиление первой гармоники. Аналогичные результаты получены и при двусторонней денервации внутренних мышц у большинства семейств летучих мышей, но у подковоносов она вызывает немедленную гибель зверьков (Айрапетьянц, Константинов, 1974). По-видимому, смерть наступает из-за аддукции голосовых связок, так как животное, у которого была предварительно проведена трахеотомия и сохранена возможность дыхания помимо гортани, выжило (Schuller, Suga, 1976).

Шуллер и Рюбзамен (Schuller, Rübsamen, 1981) регистрировали два резких увеличения числа разрядов нижнего гортанного нерва: первый — за 40—50 мс до начала излучения сигнала и

второй — в момент его окончания. Авторы считают, что первый всплеск электрической активности нижнего гортанного нерва отражает активность боковой перстневидно-черпаловидной мышцы, запирающей голосовую щель, а второй — задней перстневидно-черпаловидной, открывающей ее. Голосовая щель перед излучением сигнала, по их мнению, может полностью перекрываться голосовыми складками. При этом во время выдоха повышается подгортанное давление, которое, достигнув определенного значения, обуславливает частичное открывание голосовой щели. Одновременно с окончанием сигнала голосовая щель открывается полностью.

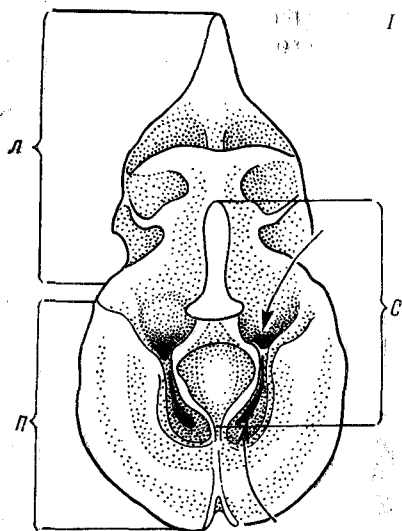
Итак, по современным исследованиям, элементом, ответственным за генерацию звука у подковоносов, излучающих длительные ПЧ-сигналы, являются голосовые складки.

Нет единого мнения в отношении физических основ генерации локационных сигналов. Фишер и Вёмель (Fischer, Vömel, 1961) на основании анатомических исследований гортани и построения ее модели предполагают, что у летучих мышей она функционирует подобно свистку, т. е. причиной возникновения звука является нарушение равномерности воздушного потока при прохождении через узкую голосовую щель. Действительно, при прослушивании сигналов подковоносов, трансформированных в звуковой диапазон путем замедления магнитных записей при воспроизведении, создается впечатление свиста. Наконец, Пай (Pye, 1967) считает, что генерироваться могут звуки довольно широкого диапазона типа шумов или шелчков, а при прохождении через воздушные полости рта и носа, имеющие свои резонансные характеристики, они фильтруются и приобретают вид ПЧ-, ЧМ- и других сигналов. У подковоносов носовые воздушные полости развиты особенно сильно. Они вплотную прилегают к слуховым барабанам и, вероятно, играют роль дополнительных резонансных фильтров. Однако характер сигналов, поддержание и тонкие изменения частоты, по-видимому, все же определяется генерирующим элементом. В пользу этого говорит линейная зависимость интенсивности сигналов от величины подгортанного давления (Fattu, Suthers, 1981).

Чтобы дать окончательный ответ на вопрос о принципах и механизмах генерирования локационных сигналов, необходимы новые экспериментальные работы с применением не только анатомо-физиологических методик, но и с привлечением современных физических способов исследования.

2.3. Направленность излучения и ее формирование

Как уже отмечалось, излучение у подковоносов происходит через две ноздри, открывающиеся в вертикально расположенные носовые щели, окруженные сложной формы кожистыми с хрящевым скелетом носовыми выростами. Снизу и с боков ноздри



1 Рис. 7. Схема носовых выростов (I) и типичные диаграммы направленности излучения большого подковоноса в горизонтальной (II) и вертикальной (III) плоскостях. (По: Соколов, Макаров, 1971).

На I: Л — ланцет, С — седло, П — подкова. На II: а — у интактного животного, б — при излучении через одну ноздрю, в — расчетная; на III: а — у интактного животного, б — у животного с удаленными седлом и ланцетом, в — после тампонации верхних частей носовых щелей.

охватывает слегка вогнутое к центру образование, за внешнее сходство получившее название подковы. Сверху подкова переходит в треугольной формы пластинку — ланцет, фронтальная поверхность которой разделена поперечными складками на своеобразные пазухи. Плоскость ланцета наклонена вперед и образует с плоскостью подковы угол порядка 150° . В сагиттальной плоскости ланцет и подкова соединяются гребнем-седлом, выступающая часть которого нависает над основанием седла между носовыми щелями. Складки основания образуют внутренние стенки носовых щелей (рис. 7, I).

Функции этих образований долгое время оставались не выясненными. Предполагалось, что они связаны с осязанием. Действительно, по периферии подковы расположены вибриссы, но центральная часть лишена волосяного покрова и малочувствительна к механическим воздействиям. После открытия эхолокации у летучих мышей носовые выросты стали связывать с этой функцией. Так, Хартридж (Hartridge, 1945) предполагал, что они могут экранировать уши от мощного ультразвукового излучения, а Дайграф (Dijkgraaf, 1946) считал, что они принимают участие в восприятии эха. Уже в первых работах, посвященных исследованию эхолокации подковоносов (Möhres, 1953), было констатировано, что их локационное излучение обладает более высокой направленностью, чем излучение гладконосых летучих мышей. Автор полагал, что в процессе формирования направленности принимает участие подкова, а ланцет и седло служат для восприятия воздушных течений. Он же обратил внимание на исключительно важную деталь строения носового листка. Носовые щели у подковоносов находятся на расстоянии половины длины волны, излучаемого сигнала, что обуславливает интерференцию звуковых волн от этих двух источников.

Первое экспериментальное исследование направленности локационного излучения, проведенное Шнитцлером (Schnitzler, 1968), подтвердило данные Мёреса о высокой направленности излуче-

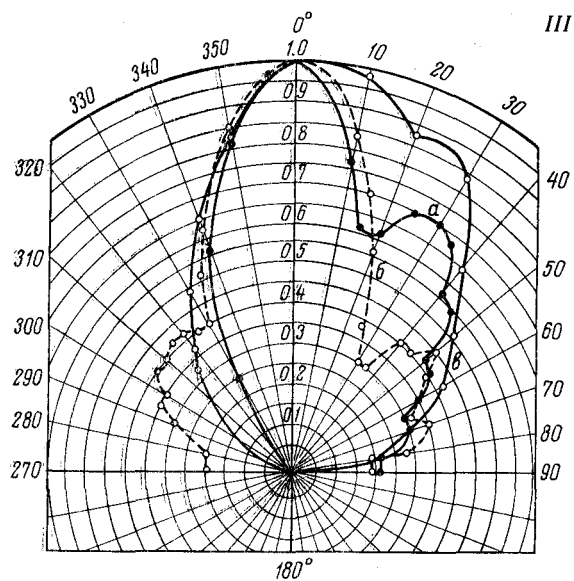
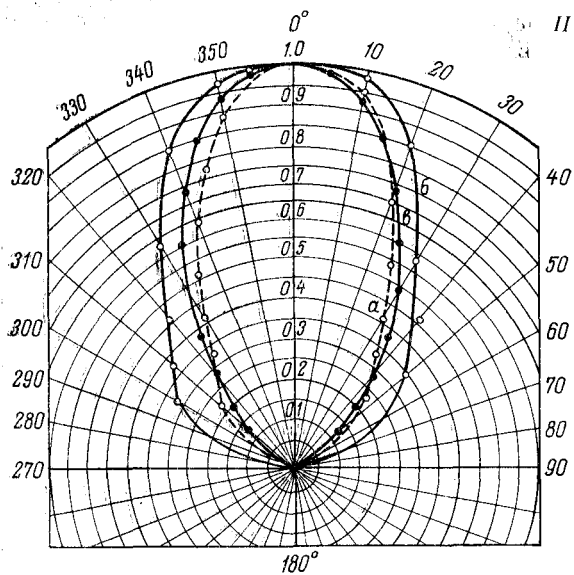


Рис. 7 (продолжение).

ния подковоносов, но оставило открытым вопрос о способе формирования направленности — роли отдельных частей носового листка и интерференции. Совершенно неясным оставался принцип формирования направленности в вертикальной плоскости.

Чтобы ответить на эти вопросы, нами были проведены специальные исследования на 7 больших и 2 подковоносах Мегели (Макаров, Соколов, 1970; Соколов, Макаров, 1971; Соколов, 1973). Во время опытов животное закреплялось в специальной установке-держателе, обеспечивавшей жесткую фиксацию головы. Измерения проводились двумя микрофонами, чувствительность которых предварительно выравнивалась усилителями. Один микрофон устанавливался перед головой животного в точке с максимальным звуковым давлением, а второй — смежался относительно него и головы по дуге в горизонтальной и вертикальной плоскостях.

Прежде всего были сняты диаграммы направленности излучения интактных животных в горизонтальной и вертикальной плоскостях (рис. 7, II, III). Диаграммы представляют собой графическое изображение отношений звукового давления под заданными углами к звуковому давлению в направлении максимума излучения, принимаемому за единицу. Ширина диаграммы на заданном уровне (Θ) оценивается величиной угла между направлениями, на которых звуковое давление падает до заданного уровня. По измерениям на больших подковоносах в горизонтальной плоскости ширина диаграммы на уровне 0.7 ($\Theta_{0.7}$) равна в среднем $41 \pm 2^\circ$ (рис. 7, II). Для подковоноса Мегели эта величина оказалась несколько меньше ($30 \pm 1^\circ$). В вертикальной плоскости, соответствующей сагиттальной, диаграммы у обоих видов были асимметричны. Ширина основного лепестка на уровне 0.7 у большого подковоноса равнялась $30 \pm 3^\circ$, у Мегели $24 \pm 2^\circ$. Вниз диаграмма расширяется и состоит из ряда лепестков, максимальный из которых направлен под углом $30-50^\circ$ и составляет у большого подковоноса 0.6—0.7 максимального значения, а у Мегели — 0.4—0.6 (рис. 7, III). Близкие результаты на большом подковоносе были получены позднее Шнитцлером и Гриннелем (Schnitzler, Grinnel, 1977). Кроме того, с помощью фотографии они выяснили, что направление максимума излучения у подковоносов перпендикулярно плоскости подковы и во время прямолинейного полета животное держит голову так, что вектор движения совпадает с акустической осью излучения.

Для проверки роли интерференции звуковых волн от двух источников с помощью ватно-воскового тампона отключалась одна из ноздрей, и таким образом синфазный источник превращался в точечный. Как и ожидалось, после такой операции диаграмма излучения значительно расширялась и на уровне 0.7 в горизонтальной плоскости достигала 52° (рис. 7, II). Следовательно, интерференция оказывает влияние на ширину диаграммы. Но величина, полученная в опыте, гораздо меньше ожидаемой ширины 180° в случае точечного источника, расположенного на достаточно большой плоскости. Следовательно, помимо интерференции на

формирование направленности оказывают влияние и другие причины, по-видимому, в первую очередь фокусировка за счет вогнутости подковы. Эта точка зрения подтверждается и теоретическими расчетами (Соколов, Макаров, 1971). Диаграмма от двух точечных источников, расположенных на плоскости на расстоянии половины длины волны, должна иметь на уровне 0.5 общую ширину 60° . В действительности она несколько уже: 48° по данным Шнитцлера и Гриннеля, и 55° по нашим измерениям (рис. 7, II). Правда, такой же результат может быть достигнут и в том случае, если ноздри располагаются на расстоянии, несколько большем половины длины волны излучаемого сигнала, что имеет место у подковоноса Мегели ($\lambda/2=1.55$ мм, расстояние между центрами ноздрей 1.7 мм) (Соколов, 1973). Но в этом случае должны возникать боковые лепестки, которые в опыте не обнаруживаются, а следовательно, гасятся или переотражаются носовым листком.

Рассмотрение излучающей системы подковоносов как двух синфазных источников, расположенных на плоскости, не объясняет принципа формирования направленности в вертикальной плоскости. В этом случае диаграмма должна была бы иметь ширину около 180° , так как в этой плоскости волны складываются в одной фазе. На самом деле направленность четко выражена и в этой плоскости (рис. 7).

Как уже говорилось, ноздри у подковоносов открываются в довольно глубокие носовые щели, частично прикрытые сверху складками подковы и основания седла. Верхний конец щели расширен и открывается в углублении на границе между подковой и ланцетом. Общее направление щелей вертикальное. Длина ее от центра нижнего выхода до центра углубления, которое можно принять за верхний выход, в среднем равна 2.85 мм у большого подковоноса.

Мы предположили, что направленность излучения в вертикальной плоскости формируется за счет интерференционных явлений при излучении из щелевидного источника. Для простоты расчетов приняли верхний и нижний концы щели за два точечных источника. Основной лепесток расчетной диаграммы практически полностью совпадает с величиной, полученной в эксперименте. Так как расстояние между этими точками несколько больше половины длины волны, должны появляться дополнительные лепестки вверх и вниз от основного направления. В действительности же имеется ряд лепестков, направленных вниз.

Для эмпирической проверки предположения о роли интерференции в формировании направленности в вертикальной плоскости проводилась иммобилизация одной ноздри. Как и ожидалось, диаграмма при излучении через одну ноздрю близка к диаграмме, полученной на интактном животном. Тампонация верхних частей носовых щелей, что приближало щелевидные источники звука к точечным, привела к значительному расширению диаграммы и некоторому смещению максимума излучения вниз (рис. 7, III).

Это послужило еще одним доказательством ведущей роли интерференции при формировании направленности в вертикальной плоскости.

Ампутация верхней части седла незначительно повлияла на направленность излучения. В большей мере сказалось последующее удаление ланцета. На 0.22 снизилась относительная величина нижнего лепестка и изменилось его направление. Вверх от акустической оси появилось несколько лепестков со звуковым давлением 0.3—0.45 от основного. Ширина основного лепестка осталась без изменений. В результате диаграмма стала более симметричной (рис. 7, III). Следовательно, ланцет экранирует и, возможно, частично переотражает излучение, направленное вверх.

Таким образом, формирование направленности излучения как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях происходит в результате интерференции звуковых волн при излучении через две щелевидные ноздри, отставленные друг от друга на расстояние половины длины волны излучаемого сигнала. Упрощенно такую модель можно рассматривать как четыре синфазных излучателя, расположенных по углам квадрата.

Наличие интерференции при излучении через две щелевидные ноздри дает подковоносам ряд преимуществ. Во-первых, в 2 раза возрастает звуковое давление сигналов в направлении максимума излучения и, следовательно, увеличивается дальность действия эхолокации; во-вторых, гашение волн под углом 90° к нулевому направлению должно в какой-то мере обеспечивать защиту уха от отрицательного влияния мощного излучаемого сигнала; и, в-третьих, за счет интерференции формируется высокая направленность излучения.

Носовые выросты окончательно формируют направленность излучения. Подкова несколько фокусирует излучение, является экраном, препятствующим распространению волн в каудальном направлении, и наряду с нижней частью седла принимает участие в оформлении носовых щелей. Верхняя часть седла частично отражает излучение и вместе с ланцетом участвует в формировании нижних лепестков диаграммы направленности в вертикальной плоскости. Ланцет, кроме того, гасит верхние лепестки.

Мы предполагали, что наличие дополнительных лепестков, направленных вниз, позволяет животному контролировать высоту и скорость во время полета над поверхностью земли. Исследования Шнитцлера и Гриннеля (Grinnell, Schnitzler, 1977; Schnitzler, Grinnell, 1977) показали, что при приеме снизу эхосигналы значительно ослабляются за счет экранирующего влияния головы животного. Авторы высказали предположение, что усиление излучения вниз компенсирует ослабление приема с этого направления, в результате чего суммарная диаграмма локатора в вертикальной плоскости выравнивается и приближается к симметричной.

Описанное выше строение излучающей системы допускает управление направленностью излучения. Незначительное сближение ноздрей приведет к ее расширению, а удаление — к сужению.

Мёрес (Möhres, 1953) с помощью скоростной киносъемки наблюдал некоторые изменения глубины подковы и взаимного расположения ноздрей. Шнитцлер и Гриннель (Schnitzler, Grinnell, 1977) констатировали, что при увеличении звукового давления излучаемых сигналов направленность излучения несколько увеличивается. Однако этих данных недостаточно для утверждения, что подковоносы могут управлять направленностью излучения. Для ответа на этот вопрос необходимы дополнительные специальные исследования.

Одной из важных характеристик эхолокационной системы является коэффициент направленного действия (КНД). Он представляет собой отношение максимального звукового давления, создаваемого данным излучателем, к звуковому давлению изотропного излучателя той же мощности. КНД определяется по диаграммам направленности графическим методом (Кочержевский, 1968). КНД излучения большого подковоноса равен 23 как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях (Горлинский, Макаров, 1980).

Таким образом, эхолокационная система подковоносов характеризуется относительно высокой направленностью излучения, определяющей в значительной мере дальность ее действия, помехоустойчивость и точность оценки угловых координат.

КОМПЕНСАЦИЯ ДОПЛЕРОВСКИХ СДВИГОВ В ЭХОСИГНАЛЕ У ПОДКОВОНОСОВ

В естественных условиях пространственной ориентации животные воспринимают не изолированные статические факторы окружающей среды, а непрерывно и быстро меняющиеся по всем параметрам их комплексные сочетания. Поэтому способность животных чутко и точно реагировать на любые изменения в окружающем пространстве определяют их адекватное, целесообразное поведение. В этих условиях в процессе пространственной ориентации одной из главных функций сонарной системы является восприятие движения окружающих объектов, определение скорости и динамики изменения их пространственных координат.

Скорость относительного движения окружающих объектов можно определить так называемым координатным способом, т. е. по величине изменения их дальности и угловых координат за определенный промежуток времени. Большинство технических локаторов именно так и оценивают движение целей в пространстве. В то же время имеется возможность непосредственного восприятия движения объектов и оценки скорости. В основе этого метода лежит измерение доплеровского сдвига частоты отраженного сигнала. Эффект Доплера заключается, как известно, в изменении частоты принимаемых колебаний, если приемник или источник излучения движутся друг относительно друга. В случае эхолокации величина доплеровского сдвига частоты прямо пропорциональна удвоенной радиальной скорости, причем при сближении с целью частота принимаемого эхосигнала увеличивается, а при расхождении уменьшается.

Локационная система, основанная на использовании эффекта Доплера, обладает по сравнению с координатной рядом существенных преимуществ: возможностью прямого измерения текущей скорости и ускорения, обнаружения движущихся целей и выделения их на фоне относительно неподвижных предметов, селекции (разделения) отдельных целей по их скорости. Следовательно, доплеровский локатор должен обладать высокой точностью измерения сдвигов частоты эха, которая возрастает при увеличении длительности и стабильности частоты зондирующих сигналов и при повышении частотной избирательности приемной системы.

Впервые возможность использования эффекта Доплера у под-

ковоносов была экспериментально доказана Шнитцлером (Schnitzler, 1968), получившим возможность измерять частоту с точностью ± 30 Гц. Ему удалось обнаружить, что во время полета большие и южные подковоносы снижают частоту заполнения излучаемых сигналов пропорционально скорости движения на величину, близкую к значению доплеровского сдвига частоты эхосигналов. Этим обеспечивается прием эха на частоте, близкой к частоте сигналов, излучаемых животными в покое, т. е. происходит своеобразная компенсация доплеровских сдвигов.

Шнитцлером было установлено, что при обычных скоростях полета к неподвижной цели у подковоносов величина частотной компенсации в среднем на 150 Гц меньше величины доплеровского сдвига, в результате чего частота принимаемого эха выше частоты излучения в покое на 150 Гц.

Автор высказал предположение о возможном существовании двух наиболее вероятных систем, обеспечивающих способность подковоносов поддерживать постоянную частоту эха.

Во-первых, летучие мыши измеряют свою скорость в полете с помощью механорецепторов и используют информацию для необходимого изменения частоты излучения. Во-вторых, летучие мыши сравнивают в «контрольной системе» частоту принимаемого эхосигнала с оптимальной частотой, которая на 150 Гц выше частоты в покое. При наличии разницы между этими частотами частота излучения меняется так, чтобы частота эха стала равна оптимальной частоте. В отличие от первой системы такая система регулирования работает с обратной связью.

В серии оригинальных опытов Шнитцлер (Schnitzler, 1973) показал, что величина компенсационной реакции подковоносов определяется только фактическим значением доплеровского сдвига частоты эха. Так, помещая животное в аэродинамическую трубу, он обнаружил, что компенсация соответствует действительной скорости сближения подковоноса с посадочной площадкой и не зависит от направления и скорости ветрового потока, который приходилось преодолевать животному. Частота отраженных сигналов, принимаемых животным, во всех случаях в среднем на 150 Гц была выше частоты зондирующих импульсов, излучаемых спокойно сидящим животным. Аналогичный результат получен и при полетах подковоносов в камере с газовыми смесями из кислорода и гелия, в которых скорость звука по сравнению с воздухом увеличивалась в 1.5 раза, соответственно задержка эхосигналов была в 1.5 раза меньше, и величина доплеровского сдвига в 1.5 раза меньше, чем в воздухе при одинаковой скорости приближения животного к объекту локации. В первое время после помещения в газовую смесь подопытные животные неправильно оценивали расстояние до окружающих предметов, ударялись о стенки камеры, не могли скоординировать свои движения при посадке. В дальнейшем ориентация быстро восстанавливалась. При этом величина компенсационного изменения частоты излучения соответствовала воспринимаемому доплеровскому сдвигу

частоты эха в газовой смеси, а не тому сдвигу, который имел бы место при той же скорости полета в воздухе.

Результаты этих опытов доказывают, что подковоносы должны использовать контрольную систему с обратной связью, в которой частота ПЧ-части эха сравнивается с оптимальной (эталонной) частотой системы. Если между этими частотами имеется разница, то частота излучения сигналов изменяется до тех пор, пока частота отраженных эхо не попадает в полосу шириной 200 Гц, центр которой в среднем на 150 Гц выше частоты излучения в покое. Еще одним подтверждением того, что компенсационная система у подковоносов является системой регулирования с обратной связью, могут служить результаты ранее проведенных опытов (Schnitzler, 1968), в которых сидящая летучая мышь старалась компенсировать доплеровские сдвиги, вызванные качающимся перед ней маятником — шаром, подвешенным на тонкой нити. В дальнейшем целый ряд исследователей экспериментально подтвердили эти данные и детально исследовали характеристики доплеровской компенсационной системы эхолокатора подковоносых летучих мышей при локации движущихся целей или при моделировании этого условия.

3.1. Характер компенсации в естественных и искусственных условиях

Первые исследования, проведенные Шнитцлером (Schnitzler, 1968), в которых у подковоносов был обнаружен эффект компенсации доплеровских сдвигов, обладали рядом методических недостатков, не позволяющих провести детальное исследование процесса компенсации у летающих в помещении животных. В частности, в опытах не учитывалась реальная траектория движения подопытного зверька по отношению к лоцируемому объекту, что приводило к ошибке в определении величины радиальной скорости сближения с целью. Кроме того, измерение скорости полета животного производилось лишь на отдельных коротких отрезках дистанции и с недостаточной точностью, а измерение частоты излучаемых сигналов было чрезвычайно трудоемким. В связи с этим мы провели аналогичные исследования в методике, лишенной указанных недостатков (Константинов и др., 1973, 1975, 1976).

Исследовался процесс компенсации доплеровских сдвигов у больших подковоносов во время их полета в манеже (7×3××2.5 м), затянутом тонкой капроновой сетью. В манеже на расстоянии 3 м друг от друга устанавливали на высоте 1.7 м две небольшие площадки, одна из них служила местом старта животного, а другая — местом посадки, на котором проводили пищевое подкрепление. В результате предварительной недельной тренировки у всех подопытных зверьков вырабатывалась достаточно прямолинейная траектория полета с одной площадки на

другую. Под посадочной площадкой устанавливали конденсаторный микрофон, с которого принимаемые зондирующие сигналы летящего подковоноса после усиления подавались на электронный цифровой частотомер ЧЗ-22. Частотомер был расположен таким образом, что его индикаторное табло проецировалось на нижнюю часть кадра 16-миллиметровой кинокамеры «Красногорск», которой на фоне белого экрана с нанесенной на нем координатной сеткой регистрировали полет подопытного зверька. В результате на каждом кадре киноленты одновременно регистрировалось пространственное положение животного и значение частоты излучаемого им в этот момент сигнала. Точность измерения частоты составляла ± 50 Гц. Скорость сближения животного с посадочной площадкой (радиальная скорость) определялась в соответствии с выражением $V_p = V_n \cdot \cos \Theta$, где V_n — скорость полета, Θ — угол между направлением полета и направлением на цель. Поскольку во время полета животного за счет возникающего доплеровского сдвига частота сигналов, принимаемых микрофоном ($f_{\text{микро}}$) отличалась от частоты сигналов, излучаемых подковоносом ($f_{\text{изл}}$), частота излучаемого сигнала определялась по формуле

$$f_{\text{изл}} = f_{\text{микро}} \frac{C - V_p}{C}; \text{ где } C \text{ — скорость звука.}$$

Основные результаты проведенных опытов представлены на рис. 8. Траектория полета животных не была строго прямой. На первом участке после слета со стартовой площадки подковоносы снижались, набирая максимальную скорость, которая в наших опытах составляла 3.5—5 м/с и приходилась на средний участок траектории полета, а затем поднимались, замедляя полет перед посадкой на площадку. В результате действительная скорость полета была несколько выше показанной на графиках радиальной скорости (скорость сближения с площадкой). Одновременно с изменением скорости полета и соответственно радиальной скорости у животных отмечалось обратное пропорциональное изменение частоты излучаемых сигналов, характерное для компенсационной реакции (рис. 8, А). Максимальная величина компенсационного снижения частоты излучения у подковоносов в нашем случае достигала 2 кГц (рис. 8, Б). Как видно, за счет снижения частоты излучения частота принимаемых сигналов независимо от скорости полета животного остается примерно на том же уровне, что и при локации с места. Полученная в опытах кривая изменения частоты излучения от скорости близка к расчетной, но у всех летучих мышей в наших опытах при скорости полета до 3 м/с наблюдалась незначительная (не более 200 Гц) перекомпенсация доплеровских сдвигов, тогда как при скорости выше 3 м/с — возрастающая недокомпенсация, в результате которой частота принимаемых сигналов оказывалась на 200—250 Гц выше частоты в покое.

Исследования характеристик процессов компенсации доплеровских сдвигов у подковоносов в условиях естественного полета имеют существенный недостаток, который состоит в том, что

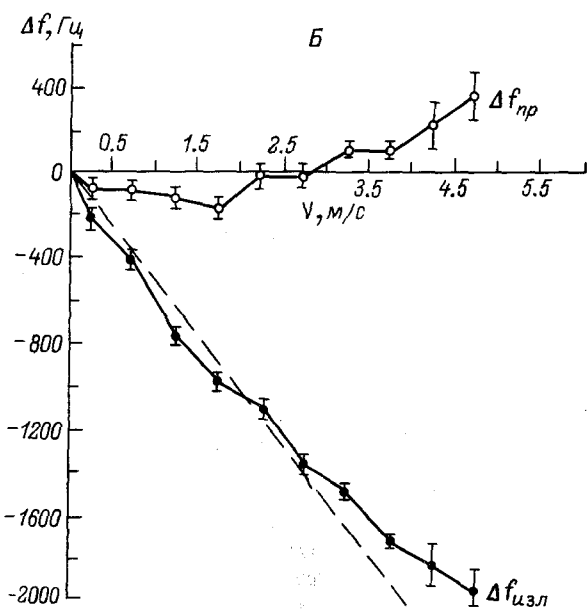
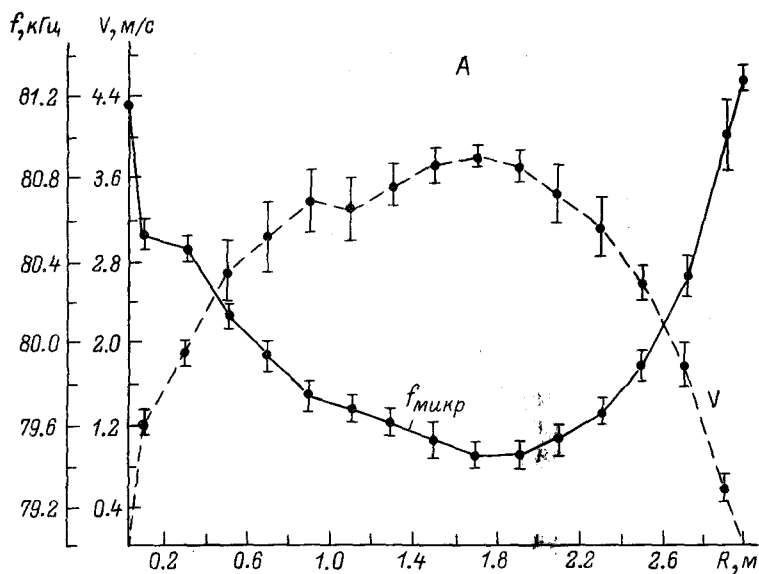


Рис. 8. Компенсация доплеровских сдвигов частоты эха подковоносцами в полете. (По: Константинов и др., 1976).

А — зависимость частоты излучения сигналов, принимаемых микрофоном ($f_{\text{микр}}$), и скорости сближения (V) от расстояния до посадочной площадки (R) (индивидуальные данные); Б — зависимость величины изменения частоты излучения ($\Delta f_{\text{изл}}$) и частоты приема ($\Delta f_{\text{пр}}$) от радиальной скорости полета (V) (усредненные данные для 5 больших подковоносов). Прерывистая линия — условие полной компенсации доплеровских сдвигов.

не позволяет экспериментатору менять по своему усмотрению характеристики движения животного по отношению к цели. Поэтому в нашей лаборатории были проведены опыты, которые в той или иной степени моделировали натуральные условия эхолокации. Это позволило детально изучить особенности процессов компенсации и определить их показатели. Наиболее приближенной к естественным условиям является методика искусственного перемещения животного или цели в пространстве, примененная нами в ряде исследований (Соколов, Липманова, 1977; Макаров, Соколов, 1980; Мовчан, 1981, 1984; Константинов, Мовчан, 1985, 1986). Подопытные животные закреплялись на специальной площадке (рис. 9), которая могла перемещаться по тросу, натянутому между двумя стенами. Площадка приводилась в движение электромотором или действием веса падающих грузов, соединенных с площадкой через систему шкивов тонким капроновым шнуром. Такая методика позволяла в широких пределах менять скорость, ускорение и направление движения подопытного животного в пространстве, сохраняя условия естественного эхолокационного процесса. Регистрация излученных локационных сигналов осуществлялась конденсаторным микрофоном, установленным на площадке перед головой животного. Капсюль микрофона находился на расстоянии 7 см от головы и, чтобы не создавать помех при локации, несколько снизу от осевого направления излучения. Измерение частоты производилось либо цифровым частотомером, либо с помощью высокочувствительного частотного детектора, либо методом преобразования ультразвуковых сигналов в звуковые с последующим измерением мгновенной частоты сигнала. Точность измерения составляла ± 25 Гц.

Было установлено, что в условиях искусственного перемещения эхолокационное поведение подопытного животного принципиально не отличается от локации в естественных условиях. Животные, закрепленные на площадке, в отсутствие движения регулярно излучают локационные сигналы, характерные по своим параметрам для локации с места. Спустя 100—150 мс после начала движения подковоносы резко увеличивают частоту следования сигналов и производят снижение частоты ПЧ-части излучаемых импульсов пропорционально изменению скорости движения (рис. 10). Ниже будут подробно изложены результаты исследований, проведенных по этой методике, сейчас же необходимо отметить один важный момент. В отличие от приближения к цели в случае удаления при обратном движении площадки с животным реакции компенсации на отрицательный доплеровский сдвиг эхосигналов не происходит. Шнитцлер в своих первых исследованиях процессов компенсации у подковоносов (Schnitzler, 1968) на одном животном провел интересный опыт с локацией неподвижным животным качающегося перед ним маятника. Животное в этих условиях старалось удерживать частоту принимаемых эхосигналов на оптимальной частоте, компенсируя как положительные, так и отрицательные доплеровские сдвиги на ± 500 Гц. Однако в наших

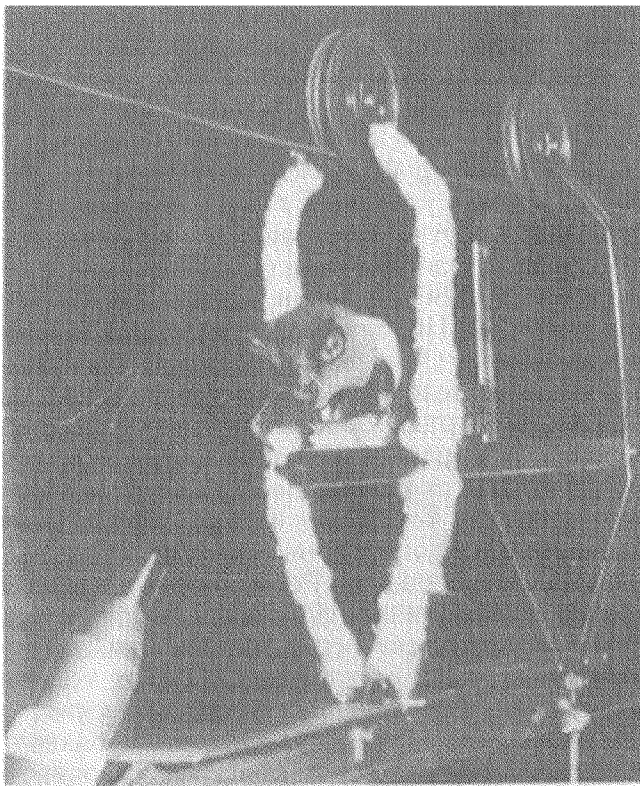


Рис. 9. Общий вид тележки с животным, используемой в экспериментах по изучению характеристик доплеровской компенсационной системы у подковоносов (фото А. К. Макарова).

Слева — конденсаторный микрофон для регистрации локационных сигналов.

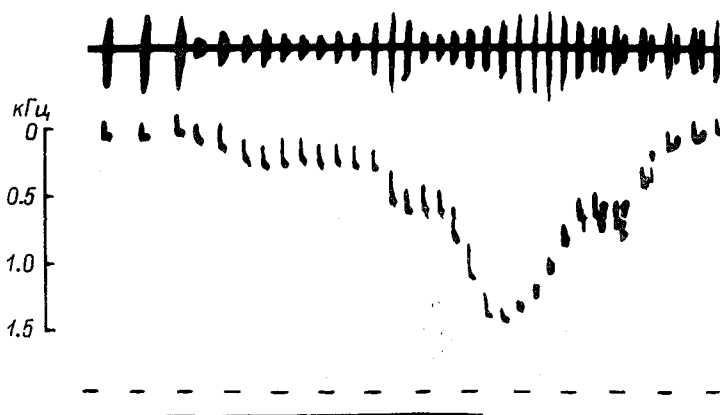


Рис. 10. Осциллограмма локационных сигналов и частоты заполнения их ПЧ-части у подковоносов при приближении мишени с ускорением 2.7 м/с^2 . (По: Макаров, Соколов, 1980).

По вертикали — частота сигналов относительно частоты в покое, кГц; *сплошная линия* — отметка движения мишени, *прерывистая* — отметка времени (0.3 с).

условиях проведения опытов этот эффект не подтвердился. Исследование процесса компенсации при предъявлении переизлученных сигналов, моделирующих эхо от движущейся цели, также не обнаружило компенсацию отрицательных доплеровских сдвигов (Shuller et al., 1974, 1975).

В методике искусственного движения нами проводилось исследование процесса компенсации и при движении цели относительно животного, закрепленного на неподвижной площадке. В этом случае компенсационная реакция подковоносов существенно отличалась от условий движения самого животного (рис. 10). В начале движения мишени, когда она еще находилась на большом расстоянии, подковоносы незначительно снижали частоту излучаемых сигналов (на 200—250 Гц) и поддерживали ее на этом уровне на большей части дистанции приближения цели. Лишь при приближении мишени на расстоянии 1—1.5 м животные осуществляли полную компенсацию доплеровских сдвигов.

В еще большей степени моделирование условий естественного эхолокационного процесса имело место в методике предъявления животным переизлученных со смещением по частоте собственных зондирующих импульсов или полностью синтезированных сигналов, имитирующих эхоимпульсы от движущихся целей (Schuller et al., 1974; Simmons, 1984). Оказалось, что в этих условиях, когда предъявляемые сигналы имитируют эхо от движущихся целей лишь по одному параметру — доплеровскому сдвигу частоты, подковоносы проявляют компенсационную реакцию, характерную для естественных условий локации движущейся цели. Применение методики предъявления искусственных эхосигналов благодаря своим неограниченным возможностям имитации параметров движения цели позволило определить ряд важных показателей работы компенсационной системы подковоносов и еще раз продемонстрировало, что единственным условием запуска реакции компенсации является прием животным сигнала с частотой, отличающейся от оптимальной.

Проведенные нами исследования условий, при которых происходит компенсационная реакция снижения частоты излучаемых сигналов, показали, что для этого даже нет необходимости предъявления импульсов, сохраняющих форму и длительность зондирующих сигналов подковоносов. Реакция снижения частоты излучения вызывается при предъявлении животному непрерывного сигнала при условии, если его частота превышает частоту локационных импульсов, излучаемых самим животным. Следовательно, как только в компенсационной системе включается обратная связь (прием сигналов) и вырабатывается сигнал рассогласования (отличие частоты излучаемого и принимаемого сигнала), происходит запуск компенсационной реакции. Таким образом, доплеровскую компенсационную систему подковоносовых летучих мышей с полным основанием можно считать системой регулирования с обратной связью.

3.2. Основные характеристики доплеровской компенсационной системы

Сравнительный анализ результатов исследований как в условиях свободного полета или искусственного перемещения животных в пространстве, так и при предъявлении им синтезированных эхосигналов, имитировавших движение цели, позволяет определить основные характеристики и динамические свойства компенсационной системы подковоносов.

Уже в первых опытах Шнитцлера (Schnitzler, 1968, 1973) было установлено, что максимальная величина компенсационного снижения частоты излучаемых сигналов соответствует максимальной скорости полета в условиях проводимых экспериментов и равна для больших подковоносов 2.3 кГц при скорости полета 4.8 м/с и для южных подковоносов 2.5 кГц при скорости полета 4.2 м/с. В проведенных нами исследованиях (Константинов и др., 1973, 1976) также было показано, что в полете у больших подковоносов максимальная величина компенсационного снижения частоты достигает 2 кГц.

Возникает вопрос, могут ли животные компенсировать еще большие по величине доплеровские сдвиги, соответствующие более высокой скорости полета, возможной в естественных условиях обитания. К сожалению, до настоящего времени такие исследования не проводились, поскольку они сопряжены прежде всего с решением проблемы регистрации на большом расстоянии локационных сигналов животных и измерения скорости их полета. Наиболее удобным здесь было бы размещение на самом подопытном зверьке миниатюрного микрофона с передатчиком, что давало бы экспериментатору большие возможности в проведении наблюдений за эхолокационным поведением животного. Однако в настоящее время такая техника только создается, и появление ее с нетерпением ожидается исследователями.

Другую возможность определения предельных способностей к компенсации доплеровских сдвигов дают методы с принудительным движением животного к цели или при предъявлении синтезированных эхосигналов, имитирующих движение цели. В исследованиях реакции компенсации у подковоносов при принудительном движении (Макаров и др., 1977; Соколов, Липманова, 1977; Макаров, Соколов, 1980) максимальная величина снижения частоты достигала 2.4 кГц при скорости 6 м/с, а в экспериментах с предъявлением синтезированных сигналов (Schuller et al., 1974) была получена величина 4.4 кГц, а для одного животного — даже 6 кГц, что соответствовало бы доплеровскому сдвигу частоты эха при скорости полета 12 м/с (или 43 км/ч).

Интересные результаты были получены Шуллером (Schuller, 1974), который предъявлял животным синтезированные эхосигналы с частотой на 1 кГц выше частоты покоя. В отличие от описанных выше опытов частота предъявляемых сигналов не менялась при изменении частоты излучения подопытного живот-

ного. При этом подковоносы, не имея обратной связи через изменение частоты принимаемых сигналов, снижали частоту излучения на максимальную величину, пытаясь скомпенсировать частотный сдвиг в предъявляемых синтезированных сигналах. Предельная величина подобной компенсационной реакции не превышала 4 кГц и, как считает автор, ограничивалась, по всей вероятности, возможностями голосового аппарата. Аналогичные данные были получены нами при предъявлении большим подковоносам непрерывного сигнала с частотой выше частоты излучения животного. В этих условиях, как уже отмечалось, также происходило снижение частоты излучения у подковоносов, максимальная величина которой, зарегистрированная при обследовании большой группы животных, составляла 4 кГц. Скорость полета животного, соответствующая этой величине доплеровского сдвига частоты эхосигналов, составляет 30.6 км/ч, что, оказывается, почти вдвое больше реальной максимальной скорости полета подковоносов, составляющей 16.4 км/ч (Панютин, 1974). Таким образом, эхолокационная система подковоносов имеет своеобразный «запас» по величине скорости сближения с целью, от которой доплеровский сдвиг частоты эхосигналов может быть скомпенсирован соответствующим снижением частоты излучения. Очевидно, что при охоте подковоносов за летающими насекомыми такая ситуация может оказаться вполне реальной.

Другими важными параметрами, характеризующими возможности доплеровской компенсационной системы, являются ее чувствительность (минимальная величина сдвига частоты эха, на которую реагируют животные) и точность компенсации (точность поддержания частоты эхосигнала вблизи частоты покоя). В экспериментах, проведенных на летающих животных, минимальная скорость полета, при которой регистрировалось снижение частоты излучения, составляла в среднем 0.25 м/с, чему соответствовал доплеровский сдвиг на 120 Гц (Schnitzler, 1968, 1972; Константинов и др., 1973, 1976). Частота принимаемых отраженных сигналов при этом поддерживалась близкой к частоте покоя, а точность компенсации лежала в пределах $\pm 50 \div \pm 150$ Гц. В опытах с принудительным движением животных чувствительность компенсационной системы равнялась в среднем 100 Гц, а точность компенсации также составляла $\pm 50 \div \pm 150$ Гц (Макаров, Соколов, 1980).

При предъявлении подковоносам синтезированных эхосигналов минимальная величина введенных в эхо частотных сдвигов, которая вызывает различные изменения частоты излучения, была равна у разных животных 50—300 Гц (Schuller et al., 1974). В отличие от предыдущих работ в этих экспериментах при компенсации частота принимаемых эхо оказалась на 50—300 Гц выше частоты покоя (эталонная частота), т. е. имело место недокомпенсация частотных сдвигов, причем точность поддержания частоты эха на этом уровне составляла ± 50 —200 Гц. Более высокая точность компенсации (± 60 Гц) получена при предъявлении большим

подковоносам синтезированных эхосигналов, в которые скачком вводился сдвиг частоты на 1 кГц (Simmons, 1974).

Резюмируя приведенные данные, можно отметить, что чувствительность и точность компенсации доплеровских сдвигов эхолокационной системы подковоносов оказываются близкими по величине и в среднем составляют 50—150 Гц, что соответствует изменению скорости цели на 0.1—0.3 м/с. Эти параметры могут быть мерой для оценки порога чувствительности слуховой системы по частоте. Теоретически разрешающая способность по частоте в случае эхолокации определяется величиной обратной длительности ПЧ-составляющей излучаемых импульсов, которая в проведенных исследованиях лежала в пределах 20—60 мс. В случае идеального приемника такие сигналы позволили бы обнаружить разность частот от 50 до 150 Гц, что фактически совпадает с экспериментальными данными. Это позволяет сделать вывод, что подковоносы могут определять скорость цели, используя доплеровские сдвиги с точностью, близкой к идеальной.

Характерной особенностью процесса компенсации частотных сдвигов у подковоносов является то, что он имеет дискретный, импульсный характер, при котором в динамическом режиме, когда происходит изменение относительной скорости движения цели, неизбежно возникают ошибки рассогласования между задаваемым частотным сдвигом эхоимпульса и величиной производимой компенсации. Подобная ошибка рассогласования, характерная для импульсной системы регуляции, становится еще больше, если анализ сдвигов частоты происходит при обработке нескольких эхосигналов. Поэтому в естественных условиях локации, особенно в случае обнаружения и преследования летающей добычи, величина производимой подковоносами компенсации доплеровских сдвигов может значительно отличаться от оптимальной.

Особенности работы компенсационной системы подковоносов в динамических режимах изменения доплеровских частот, соответствующих резким изменениям скорости полета, исследованы рядом авторов. Впервые некоторые динамические характеристики компенсационной системы подковоносов удалось определить Симмонсу в опытах с предъявлением животным синтезированных эхосигналов (Simmons, 1974). Им было установлено, что для осуществления полной компенсации вводимого частотного сдвига на 1 кГц необходимо время порядка 200—500 мс. За этот период животные излучали около 3 импульсов. Время восстановления частоты покоя после выключения частотных сдвигов составляло около 500 мс (при этом излучалось 5—7 импульсов). Латентный период первого частотного изменения в излучаемых сигналах после включения частотных сдвигов в среднем равнялся 200 мс. Таким образом, уже в этих опытах, достаточно приближенно моделирующих динамический режим компенсации, было показано, что компенсационная система подковоносов обладает определенной инерционностью, особенно если рассматривать ее

в масштабе быстротекущего эхолокационного процесса в реальных условиях.

Более подробно динамические свойства компенсационной системы подковоносов исследованы в опытах с предъявлением синтезированных эхосигналов, частота которых изменялась скачком или по синусоидальному закону с различной длительностью периода (Schuller et al., 1975). Проведенные эксперименты показали, что для положительных частотных сдвигов, изменяющихся по синусоидальному закону, при уменьшении периода модуляции от 10 до 0.5 с и увеличении частотного сдвига от 1 до 4 кГц, приводящих к увеличению скорости изменения частоты предъявляемых синтезированных эхоимпульсов, ошибка компенсации возрастает. Например, для сдвига в 3 кГц с периодом модуляции 1 с величина компенсации, производимой животным, составляет лишь одну десятую от величины вводимого частотного сдвига.

Характерно, что в этих экспериментах в отличие от результатов, полученных Симмонсом (Simmons, 1974), процесс компенсации возрастающей части волны вводимого частотного сдвига был более быстрым по сравнению с уменьшающейся, в результате чего при большой скорости изменения частотных сдвигов частота излучения подковоносов вообще не успевает вернуться до уровня покоя в момент нулевого частотного сдвига. В случае когда частотный сдвиг в синтезированные эхосигналы вводился скачком, быстроедействие компенсационной системы зависело от величины сдвига. Так, при увеличении частотного сдвига от 1 до 4 кГц время полной компенсации увеличивалось в среднем от 0.3 до 2.16 с, а время восстановления частоты до уровня 0.37 от частоты покоя увеличивалось от 0.35 до 1.23 с. Время полного восстановления частоты покоя значительно превышало время компенсации. Существенным моментом в процессе компенсации таких частотных сдвигов явилось то, что изменение частоты в излучаемых животными сигналах происходит лишь в импульсах, следующих за тем, в котором впервые был введен частотный сдвиг. Максимальная величина компенсационного изменения частоты излучения у подковоносов при положительном частотном скачке лежала в пределах от 100 до 1400 Гц за период следования импульсов.

Таким образом, результаты исследований динамических свойств компенсационной системы при предъявлении синтезированных эхосигналов показали, что при увеличении скорости изменения вводимого частотного сдвига, который имитирует маневры животного или цели по скорости, у подковоносов все в большей степени проявляется инерционность системы компенсационной регуляции частоты излучения, приводящая при определенных условиях к значительным ошибкам компенсации.

Определенным ограничением описанных экспериментов явилось то, что их методика представляла довольно приближенную модель процесса эхолокации. В реальных условиях помимо доплеровского сдвига частоты эха животные в движении посредством эхолокации воспринимают и изменение дальности до цели, как

элемент относительного движения. Кроме того, не исключается определенная корректирующая помощь в результате деятельности других сенсорных систем, в частности вестибулярного аппарата. Эти факторы, возможно, могут играть определенную положительную роль при протекании процесса компенсации доплеровских сдвигов в динамичных условиях локации.

Наши исследования динамических свойств доплеровской эхолокационной системы подковоносов осуществлялись по методике искусственного перемещения животного в пространстве, обеспечивающей более приближенный к естественному эхолокационный процесс (Макаров и др., 1977; Макаров, Соколов, 1980). Опыты, как это описано ранее, проводились на активных животных, закрепленных в станке, перемещавшемся по горизонтально натянутому тросу с положительными ускорениями 1.2 и 4.3 м/с². Когда скорость движения животного достигала соответственно 3 и 6 м/с, осуществлялось торможение с величиной отрицательного ускорения 20 м/с². Расстояние от места старта до противоположной стены составляло 5.75 м, а длина пробега — 4.5 м.

Животные, закрепленные в станке, до начала движения излучали сигналы с типичными для данного вида параметрами. Первая реакция после начала движения станка отмечалась спустя 100—150 мс и проявлялась в виде резкого увеличения частоты следования излучаемых сигналов. Момент начала компенсационного снижения частоты излучения наблюдался через 200—350 мс при ускорении 4.3 м/с² и 500—700 мс при ускорении 1.2 м/с². Скорость движения в этот момент достигала 1—1.5 м/с, а соответствующий доплеровский сдвиг частоты эхосигналов составлял 400—500 Гц. В дальнейшем на всем участке ускоренного движения имело место компенсационное снижение частоты зондирующих сигналов, происходившее по закону, совпадающему с законом изменения доплеровского сдвига (рис. 11). Однако этот процесс осуществлялся с определенной недокомпенсацией, составляющей при ускорении 1.2 м/с² 300—400 Гц и при ускорении 4.3 м/с² — 500—800 Гц. Характерно, что в процессе движения по мере приближения к преграде происходило увеличение темпа излучения импульсов и одновременное уменьшение их длительности от 60 до 30 мс.

В момент перехода от ускоренного движения к торможению подковоносы продолжали снижать частоту заполнения сигналов, и лишь спустя 100—150 мс с большой скоростью ее повышать. Время восстановления до частоты покоя не превышало 400 мс. При этом, как и в случае ускоренного движения, наблюдалась тенденция к слежению за характером изменения доплеровских сдвигов. Внутримпульсная девиация ПЧ-части сигналов менялась с падающей на возрастающую и в отдельных импульсах достигала 400 Гц. Такое явление инверсии внутримпульсной девиации особенно ярко наблюдалось при торможении в момент движения с максимальной скоростью 6 м/с. Скорость перестройки частоты излучения составляла в этом случае 9.6 кГц/с.

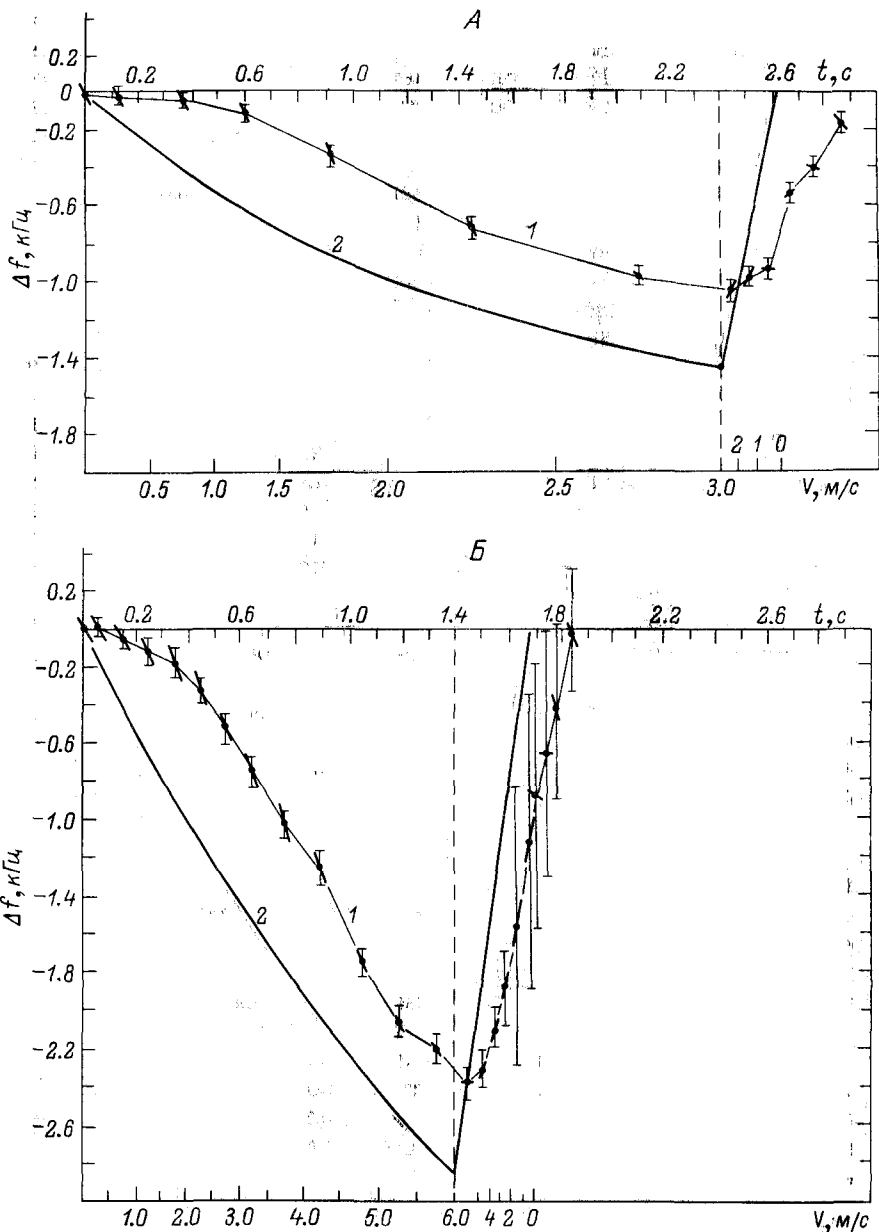


Рис. 11. Зависимость величины компенсации доплеровских сдвигов (Δf) от скорости движения (V) при ускорении 1.2 м/с^2 (А) и 4.3 м/с^2 (Б). (По: Макаров, Соколов, 1980).

Наклонные отрезки — величина и направление девиации ПЧ-части сигналов; *вертикальные штрихи* — доверительный интервал для уровня вероятности 0.95 (1). 2 — расчетная величина доплеровского сдвига частоты эхосигналов. *Вертикальная штриховая линия* разделяет участки ускоренного и замедленного движения.

Сопоставление полученных нами данных с результатами экспериментов, проведенных в опытах с «искусственным эхо» (Simmons, 1974; Schuller et al., 1975) показывает, что, несмотря на существенные различия в методиках, основные характеристики, описывающие динамические свойства компенсационной системы подкованов, в целом достаточно близки. Так, во всех случаях изменения частотного сдвига эхосигналов, имеющего место при ускоренном движении, наблюдается определенная недокомпенсация, возрастающая при увеличении ускорения, что, очевидно, объясняется рядом причин.

Во-первых, влиянием временной задержки эха, зависящей от дальности до цели и изменяющейся в наших опытах, например, от 34 до 7.3 мс. Это приводит к запаздыванию начала обработки эха слуховой системой.

Во-вторых, недокомпенсация связана с периодом следования излучаемых животным сигналов. Если, например, считать, что период равен 120 мс и компенсация наступит только в следующем импульсе, то приращение доплеровского сдвига, обусловленное изменением скорости движения за этот отрезок при ускорении 4.3 м/с^2 , составит 250 Гц. В действительности же, как показали опыты, для достижения оптимального уровня компенсации животному необходимо обработать несколько сигналов, в результате чего при ускоренном движении величина недокомпенсации заметно возрастает.

Расчетная скорость изменения доплеровского сдвига в наших опытах составила при ускорении 1.2 и 4.3 м/с^2 соответственно 560 и 2100 Гц/с, а средняя величина недокомпенсации 350 и 650 Гц. Расчеты по материалам работы Шуллера с соавторами (Schuller et al., 1975) показывают недокомпенсацию 600 и 900 Гц при скорости изменения доплеровского сдвига соответственно 400 Гц/с и 3.2 кГц/с. Большая точность компенсации, полученная нами по сравнению с данными Шуллера при близких ускорениях, объясняется, по-видимому, более адекватными условиями проведения опытов, в которых при движении животного эхосигналы изменяются не только по частотным параметрам, но и по временным и амплитудным.

Более заметные различия в динамических свойствах компенсационной системы в условиях натуральной эхолокации, чем при предъявлении искусственного эха, проявились в случае уменьшения доплеровского сдвига, имеющего место при замедлении движения.

В наших опытах восстановление частоты излучения до уровня, характерного для состояния покоя, происходило с большей скоростью и по времени не превышало 400 мс, в то время как при предъявлении синтезированных сигналов могло достигать десятков секунд. Вероятно, большая лабильность компенсационной системы, проявляемая при движении животного, также объясняется большим приближением к естественным условиям локации.

Итак, при искусственном перемещении подковоносов или при имитации движения «цели» с различными ускорениями, лежащими в пределах, встречающихся в естественных условиях эхолокации, животные компенсируют изменяющиеся по величине доплеровские сдвиги частоты эха, прослеживая закон изменения частоты, что, в свою очередь, оптимизирует функционирование слуховой системы. Полученные данные свидетельствуют о высокой лабильности и быстродействии компенсационной системы эхолокатора подковоносов. Однако эти показатели имеют конечную величину, выше которой начинают сказываться инерционные свойства системы, что с учетом дискретного характера процесса компенсации может приводить к значительным отклонениям частоты эхосигнала от оптимального значения, особенно при резких изменениях скоростных характеристик движения животного или преследуемой добычи.

ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

Для подковоносов, как эхолоцирующих животных, пространственный анализ основан на восприятии эхо своих ориентационных зондирующих импульсов. В параметрах принимаемых эхосигналов кодируется информация о самых различных атрибутах окружающего пространства: дальность и угловое направление на цели, их относительная скорость движения, колебания целей, их размер, форма и другие свойства. Поэтому характеристики приемной части эхолокатора при анализе параметров эха во многом определяют показатели и эффективность эхолокационной системы в целом. Так, чувствительность слуха определяет дальность действия эхолокатора; пространственная, временная и частотная избирательность — помехоустойчивость системы, точность локализации и оценки скорости движения целей; дифференциальная чувствительность по времени, частоте и амплитуде — разрешающую способность по углу, дальности и скорости; диапазон и точность анализа амплитудной и частотной модуляции эха — надежность распознавания целей.

Важным моментом, который необходимо учитывать при исследовании слуха подковоносов, является то, что в отличие от животных, пользующихся «пассивным» пространственным слухом, у летучих мышей слуховой аппарат включен, как приемное звено, в эхолокационную систему. Поэтому он находится под воздействием как акустических раздражителей — собственных издаваемых локационных криков, так и сложноорганизованной системы нервного взаимодействия голоса и слуха, что, очевидно, вносит свою специфику в функционирование слухового анализатора и, таким образом, оказывает влияние на ее характеристики. В связи с этим при описании свойств слуховой системы подковоносов, очевидно, необходимо использовать системный и структурный подходы, позволяющие оценить характеристики слуха животных как на целостном уровне в процессе эхолокации, так и на уровне отдельных звеньев восходящего слухового пути нервной системы.

К настоящему времени накоплен достаточно обширный материал, полученный в основном с помощью электрофизиологической методики и касающийся различных аспектов функционирования отдельных структур слухового анализатора подковоносов (см.

обзоры: Henson, 1980; Васильев, 1983, и др.). Менее изучена слуховая система на целостном уровне с использованием поведенческих методик или электрофизиологических исследований на ненаркотизированных животных в процессе эхолокации. Некоторые характеристики слухового анализатора, касающиеся вопросов помехоустойчивости, локализации, анализа АМ- и ЧМ-сигналов, приведены нами в соответствующих разделах книги. В настоящей главе основное внимание нами уделено специфическим чертам деятельности слухового аппарата подковоносов при приеме и анализе ПЧ—ЧМ-сигналов, которые отражают принципы функционирования их импульсно-доплеровской эхолокационной системы.

4.1. Частотная настройка порога слышимости

Исследования порога слышимости у больших подковоносов в широком диапазоне частот при помощи поведенческой методики показали наличие области повышенной чувствительности слуха на частотах локационного сигнала этих животных (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Дальнейшее исследование, проведенное при использовании оборонительной условнорефлекторной методики с регистрацией сердечного и мышечного компонентов реакции, позволило более точно измерить аудиограмму подковоносов (Long, Schnitzler, 1975) (рис. 12, 25, А). Из кривых видно, что на аудиограмме имеются три низкопороговые области. Считается, что первое обострение чувствительности на частотах 15—30 кГц связано с восприятием коммуникационных сигналов, второе — на частотах 60—70 кГц необходимо для выделения ЧМ компонентов эхосигналов, а третье — на частотах 80—83 кГц настроено на восприятие ПЧ-части эха. Важной особенностью характеристики слуха подковоносов в локационном диапазоне частот является наличие области резкого повышения порогов — на 20—30 дБ между 70 и 80 кГц — и чрезвычайно острой настройки на

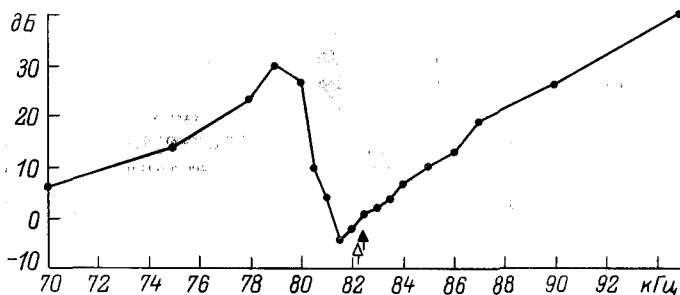


Рис. 12. Аудиограмма большого подковоноса. (По: Long, Schnitzler, 1975).

По оси ординат — величина порога, дБ; по оси абсцисс — частота, кГц. Светлая стрелка — частота покоя, жирная — эталонная частота.

частотах ПЧ-части локационных импульсов с величиной минимального порога —5 дБ.

Впервые существование острой настройки слуха на этих частотах было обнаружено в электрофизиологических исследованиях при регистрации суммарного «оп»-ответа в задних холмах ствола мозга большого подковоноса (Айрапетьянц, Васильев, 1970; Neuweiler, 1970; Neuweiler et al., 1971) и южного подковоноса (Schnitzler et al., 1971). Однако величина минимальных порогов на частоте ПЧ-части сигналов составляла 5—60 дБ и сильно зависела от глубины наркоза и температуры подопытного животного. Было установлено, что в области резкого понижения порогов крутизна склонов частотно-пороговой кривой (ЧПК) достигает величины 80 дБ/кГц. К сожалению, точной привязки частоты этого акустического фильтра к индивидуальной частоте ПЧ-части локационных сигналов подопытного животного в этих работах не проводилось. Как показано ранее, подковоносы в процессе локации компенсируют положительные доплеровские частотные сдвиги в эхо, поддерживая частоту его ПЧ-части на некотором «эталонном» уровне, к которому приурочен ряд морфологических неоднородностей в строении улитки, обостряющий настройку слуха в этом узком диапазоне частот. В то же время известно, что у подковоносов частота покоя поддерживается с исключительно высокой точностью, но у разных особей может различаться на 3—4 кГц. В связи с этим совершенно очевидно, что для понимания принципов функционирования доплеровской локационной системы необходимо иметь представление о точном соотношении частотных настроек слуха с индивидуальной частотой излучения локационных сигналов животного.

Исследования кривых порога слышимости с предварительным измерением частоты покоя животных позволили прояснить этот вопрос. При измерении ЧПК слуха по «оп»-ответам задних холмов больших подковоносов было установлено, что частота покоя приходится на крутой склон кривой в области перехода от высоких к низким порогам (Константинов и др., 1975, 1976; Schnitzler et al., 1976) (рис. 13). По нашим данным, полученным с применением пищевой условнорефлекторной методики (Соколов, 1984а), частота покоя приходится на верхнюю часть склона аудиограммы, а участок с минимальными порогами (—7 дБ) лежит на 500—700 Гц выше частоты покоя. Выше по частоте, на протяжении 5—8 кГц пороги сохраняются на низком уровне и затем наблюдается подъем пороговой кривой. Характерно, что в опытах с применением электрофизиологических методик после минимума порогов сразу происходит подъем ЧПК в сторону высоких частот, хотя крутизна его меньше крутизны низкочастотного склона акустического фильтра.

Описанные исследования частотных настроек слуха подковоносов проводились в условиях, когда слуховая система рассматривалась изолированно, вне связи с деятельностью излучающего аппарата. В реальных условиях локации большая длительность

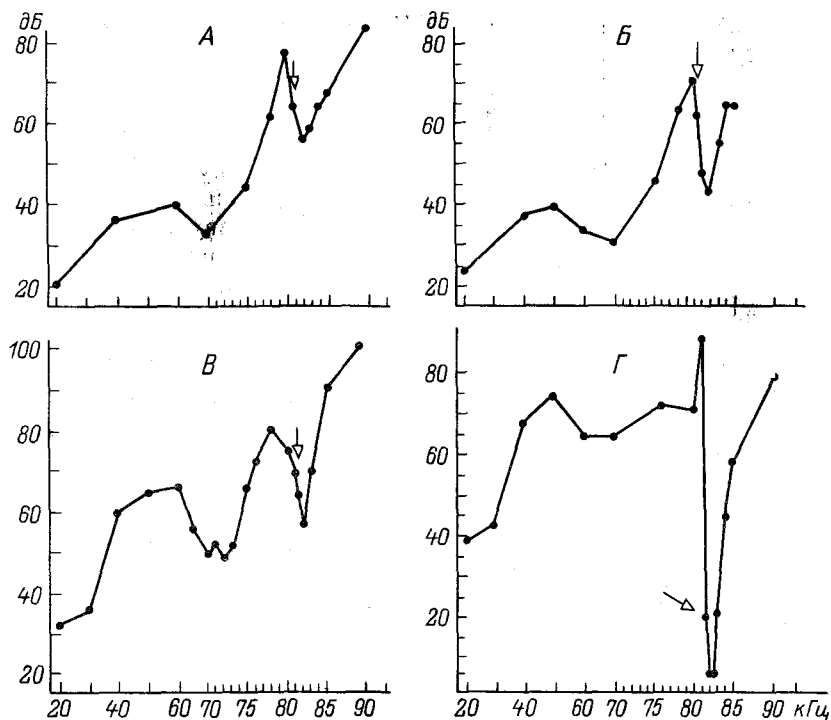


Рис. 13. Индивидуальные частотно-пороговые кривые в диапазоне локационных частот по суммарным «оп»-ответам. (N_4) для 4 больших подковоносов (А—Г). (По: Константинов и др., 1976).

Обозначения те же, что на рис. 12.

излучаемых животными зондирующих импульсов обуславливает перекрытие по времени большей части принимаемых экосигналов, т. е. работа слухового аппарата протекает под мощным воздействием излучаемых импульсов. Для определения частотных характеристик порога слышимости подковоносов в режиме активной локации были проведены исследования с применением метода моделирования экосигналов, когда подопытному животному одновременно с его зондирующим импульсом через излучатели предъявляли ПЧ-сигналы, моделирующие эхо по заданным амплитудным, временным и частотным параметрам (Макаров, Горлинский, 1983).

Эксперименты проводились на трех больших подковоносах в хронических опытах по методике двигательных пищевых условных рефлексов. Находясь на стартовой площадке в звукозаглушенной камере, подковоносы издавали локационные сигналы длительностью в среднем 40 мс с частотой ПЧ-части 81—82,5 кГц и интенсивностью 120 дБ. Зондирующие сигналы подковоносов, принимаемые микрофоном, расположенным на стартовой площадке, своим передним фронтом запускали излучение тональных

посылок, которые имитировали ПЧ-часть натуральных эхоимпульсов. Подопытных животных обучали при подаче ультразвукового стимула подлетать к одному (работающему в данный момент) из двух фронтальных излучателей, расположенных на расстоянии 2.7 м от стартовой площадки под углом 30° друг к другу. Сигналы подавались с левого или правого излучателя в случайном порядке; после слета летучей мыши со стартовой площадки подача их автоматически прекращалась. При посадке на звучащий излучатель (правильная реакция) животное получало пищевое подкрепление.

Для определения частотной настройки слуха больших подковоносов в активном режиме локации измеряли порог обнаружения животными сигналов, частота заполнения которых менялась относительно индивидуальной частоты ПЧ-части локационных импульсов в пределах ± 8 кГц, что соответствовало диапазону доплеровских сдвигов частоты ПЧ-части эхосигнала в полете в реальных условиях локации. При длительности предъявляемых стимулов 30 мс они полностью перекрывались во времени с локационными импульсами, излучаемыми животными. Для измерения чувствительности слуха на данной частоте определялась зависимость уровня правильных реакций подковоносов от интенсивности стимула. Пороговому значению соответствовала интенсивность стимула при 75 %-ном уровне правильных реакций (50 % правильных реакций с учетом вероятности угадывания в методике альтернативного выбора).

Полученная частотно-пороговая характеристика слуха больших подковоносов (рис. 14) показывает, что наибольшей величины (65—70 дБ относительно нулевого уровня $2 \cdot 10^{-5}$ Па) пороги достигают на частоте, равной частоте ПЧ-части соответственного

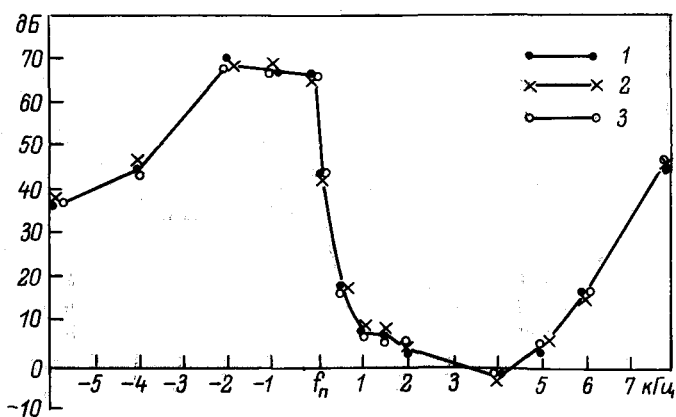


Рис. 14. Аудиограмма больших подковоносов в режиме активной локации. (По Горлинскому и Макарову).

1—3 — данные для трех животных. По оси ординат — величина порога, дБ; по оси абсцисс — частота относительно частоты покоя (f_n), кГц.

локационного сигнала каждого животного и в области отрицательных доплеровских сдвигов частоты до 2 кГц, соответствующих удалению объекта локации. При дальнейшем уменьшении частоты, захватывающем уже частотный диапазон ЧМ участка локационного импульса подковоносов, чувствительность слуха повышается. На частотах выше частоты ПЧ-части сигналов животных, соответствующих области положительных доплеровских сдвигов эха, наблюдается резкое обострение чувствительности слуха подковоносов (скорость изменения порогов достигает здесь 100 дБ/кГц), а затем на характеристике наблюдается плато наиболее низких значений порогов от —5 до —3 дБ в диапазоне выше частоты ПЧ-части сигналов подковоносов на 1—5 кГц. С дальнейшим повышением частоты пороги вновь плавно повышаются.

Сопоставление приведенной ЧПК слуха подковоносов в режиме активной локации с аналогичными данными, полученными в условиях пассивного слуха (Айрапетьянц, Константинов, 1974), показывают, с одной стороны, более крутое повышение чувствительности слуха в области положительных сдвигов частоты эха, что свидетельствует о сильном маскирующем эффекте зондирующего сигнала, с другой — более широкую настройку приемной части эхолокатора на биологически наиболее важный диапазон частот, соответствующий частоте эхосигналов от цели, приближающейся в полете к летучей мыши.

4.2. Электрофизиологические характеристики слуховой системы при анализе эхосигналов

Отмеченная острая настройка слуховой системы подковоносов на частотах ПЧ-части эхосигналов с доплеровским сдвигом частоты, которая наблюдается в поведенческих опытах или при регистрации суммарной активности отдельных слуховых структур мозга, является, очевидно, следствием острой частотной настройки отдельных нейронов. Если рассматривать аудиограмму подковоносов и ЧПК, полученные на разных уровнях, от слухового нерва до слуховой коры, обращает на себя внимание тот факт, что острота настройки в области акустического фильтра во всех случаях близка. Это позволяет предположить, что в целом частотная избирательность слуха определяется уже на периферическом уровне слуховой системы, в улитке, а в центральном отделе частотного обострения как такового не происходит. В связи с этим представляет интерес рассмотреть и сопоставить частотную избирательность отдельных элементов слуховой системы — волокон слухового нерва и нейронов разных уровней восходящего слухового пути.

При регистрации электрической активности одиночных волокон слухового нерва у подковоносов в диапазоне частот ПЧ-части локационных сигналов были обнаружены очень низкие пороги и узкие области ответов (Suga et al., 1976). Острота частотной

настройки нейронов, обычно оцениваемая с помощью коэффициента добротности Q (отношение характеристической частоты к полосе частот, активирующих нейрон при силе стимула в 10 дБ над ее порогом), у подковоносов сильно зависит от характеристической частоты. На частотах 83—84 кГц у многих нейронов значение Q достигает 400, т. е. ширина области ответов на уровне 10 дБ над порогом характеристической частоты (Δf_{10}) равна 200 Гц. В то же время на частотах, расположенных за пределом диапазона 80—90 кГц, величина Q не превышает 20 ($\Delta f_{10} = 4$ кГц).

Подобное обострение чувствительности первичных слуховых нейронов в диапазоне эхолокационных частот обнаружено и у летучих мышей вида *Pteronotus parnellii* (Suga et al., 1975). У них также отмечается наличие на частоте 61 кГц очень узких зон возбуждения нейронов (Q достигает 200, $\Delta f_{10} = 300$ Гц).

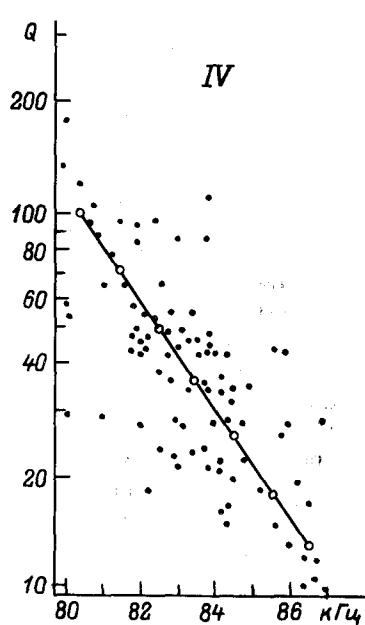
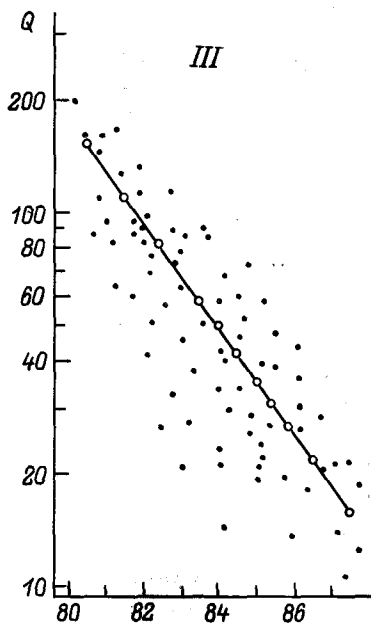
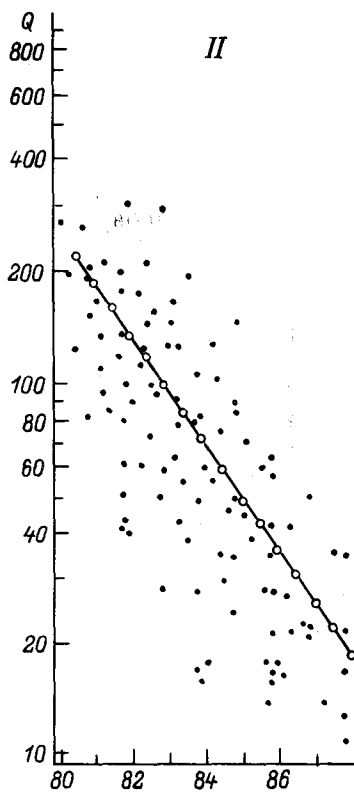
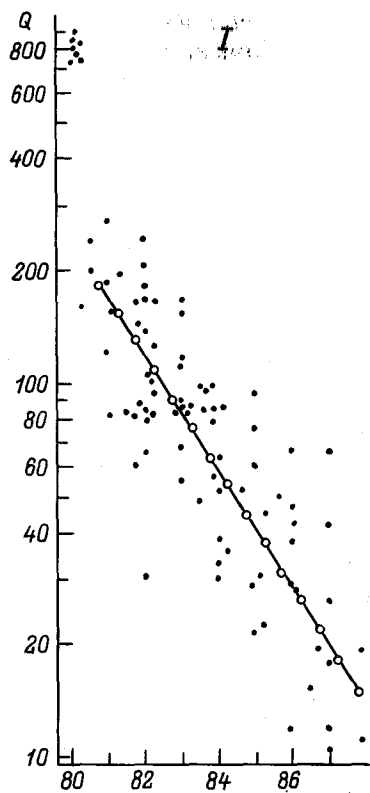
По волокнам слухового нерва вся афферентная импульсация поступает в центральную нервную систему, слуховые центры которой специализированы для обеспечения тонкого анализа доплеровских частотных сдвигов в эхолокационных сигналах. Регистрация потенциалов действия (ПД) отдельных нейронов микроэлектродами выявила, что во всех структурах центрального отдела слухового анализатора подковоносов на частотах 80—85 кГц нейроны отличаются высокой избирательностью к частоте заполнения стимула, причем чем ближе характеристическая частота к значению эталонной, тем уже области ответов нейронов (рис. 15).

Особенно велика острота настройки нейронов на локационные частоты в кохлеарных ядрах (КЯ). Распределение значения Q по частоте показало, что его величина в диапазоне частот 70—90 кГц в два раза больше, чем на соседних частотных полосах, а в области частот, соответствующих ПЧ-части локационных сигналов, значение максимально и достигает 900 ($\Delta f_{10} = 80$ Гц) (Васильев, 1971, 1975). Сравнение этих результатов с остротой настройки нейронов слухового нерва свидетельствует о том, что в кохлеарных ядрах происходит резкое обострение частотной избирательности нейронов.

Области ответов нейронов верхнеоливарного комплекса (ВОК) отличаются выраженной асимметрией, причем большая часть области ответов находится с низкочастотной стороны от характеристической частоты. В ВОК выявлено большое количество остронастроенных нейронов преимущественно в полосе частот 80—85 кГц. Коэффициент Q в этом диапазоне достигает 70 ($\Delta f_{10} = 1.2$ кГц) (Айрапетьянц, Васильев, 1970).

Рис. 15. Зависимость коэффициента добротности (Q) от характеристической частоты для отдельных нейронов на различных уровнях слуховой системы больших подковоносов. (По: Васильев, 1983).

I — кохлеарные ядра, *II* — верхнеоливарный комплекс, *III* — задние холмы, *IV* — внутренние коленчатые тела. По оси абсцисс — характеристическая частота нейронов, кГц; по оси ординат — значение коэффициента Q . Наклонная — линия регрессии.



Важной особенностью ВОК подковоносов является наличие нейронов, реагирующих тоническим разрядом на характеристической частоте и фазным — на других частотах (Васильев, 1971, 1976). Однако в отличие от кохлеарных ядер, в которых также имеются подобные нейроны, в ВОК тоническая реакция нейронов наблюдается в ограниченном диапазоне интенсивностей стимула, т. е. нейроны имеют закрытые области ответов. Очевидно, такие нейроны могут одновременно служить дискриминаторами как частоты, так и силы раздражителей.

В задних холмах четверохолмия при регистрации ПД отдельных нейронов проявляются общие для всех уровней закономерности распределения и формы областей ответов. Обнаружено большое количество узконастроенных нейронов в частотной полосе, соответствующей ПЧ части локационных сигналов подковоносов. Наибольшее значение, равное 113 ($\Delta f_{10} = 700$ Гц), коэффициент Q имеет на частотах 83—85 кГц. Важно отметить, что на частотах 80—81 кГц, близких к частоте ПЧ-части зондирующих сигналов в покое, пороги «оп»-ответов сравнительно высоки и для наиболее чувствительных нейронов составляют 70 дБ (Васильев, 1973).

Нейроны внутренних коленчатых тел наибольшую остроту настройки имеют в районе частот доплеровских сдвигов. Значение коэффициента Q достигает у некоторых нейронов 87 ($\Delta f_{10} = 950$ Гц), а в среднем равно 40, что в 2 раза больше, чем в соседних частотных полосах. Такое обострение обеспечивается в данной структуре наличием у нейронов тормозных зон, расположенных выше, ниже или по обеим сторонам области ответов и, как правило, перекрывающихся с ней (Андреева, Васильев, 1973). Можно предположить, что наличие у подковоносов нейронов с тормозными зонами на высших уровнях слуховой системы имеет особое функциональное значение для тонких регуляторных механизмов компенсации доплеровских сдвигов.

В слуховой коре подковоносов большинство нейронов имеет узкие области ответов. Коэффициент Q достигает величины 170 ($\Delta f_{10} = 500$ Гц) в частотной полосе 80—90 кГц (Котеленко, Васильев, 1971). Резкое обострение чувствительности происходит в диапазоне 82—84 кГц, в то время как на частотах по обе стороны от этого диапазона регистрируются высокие пороги.

Существенным отличием нейронов слуховой коры от нейронов нижележащих структур является их низкая лабильность. Так, восстановление амплитуды первичного ответа корковых нейронов на второй стимул из пары обычно начинается спустя 200 мс, а полное восстановление имеет место лишь через 500—700 мс после первого стимула (Котеленко, Матюшкин, 1969). Низкая лабильность и большой латентный период ВП (более 10 мс) нейронов слуховой коры говорит о малой вероятности их участия в анализе каждого принимаемого эхосигнала. Однако это не свидетельствует о неучастии слуховой коры в осуществлении эхолокации. В частности, корковые нейроны проявляют очень высокую

чувствительность к незначительным изменениям параметров раздражающего стимула (Котеленко, Васильев, 1971). Это позволяет предположить, что слуховая кора обеспечивает восприятие и анализ изменений параметров экосигналов, интегрируя данные, полученные нижележащими структурами.

Большое количество нейрофизиологических данных об особенностях реакций слухового анализатора подковоносых летучих мышей на всех уровнях пока еще не позволяет представить относительно целостную картину восприятия и анализа доплеровских сдвигов частоты эхолокационных сигналов. Несомненно, что первичный акустический фильтр существует уже на периферии слуховой системы и достигает значительной остроты настроенности в ее центральных отделах.

В кохлеарных ядрах наличие нейронов в области частот ПЧ-части сигналов чрезвычайно высокой частотной избирательности позволяет производить тонкий частотный анализ эха с доплеровскими сдвигами. Наличие у всех нейронов этой структуры в полосе частот 80—90 кГц тормозных зон говорит о возможности при наличии многих целей выделять эхо от целей, создающих максимальный положительный эффект Доплера, т. е. движущихся с наибольшими скоростями навстречу животному.

Обнаруженная в ВОК синхронизация ответов нейронов с периодом биений двух перекрывающихся сигналов с разными частотами указывает на то, что в этой структуре осуществляется селекция движущихся целей по скорости. Очевидно, в ВОК может определяться и относительная скорость целей между собой, поскольку синхронизация имеет место только в ограниченном частотном диапазоне и при равных или близких амплитудах стимулов в паре. При малых различиях в скорости движения целей, когда различия между частотами эха не превышают ширину области ответов нейронов, анализируется, вероятно, скорость движения обеих целей. Скорость их движения относительно друг друга может кодироваться частотой нервных импульсов. Если скорости движения целей значительно отличаются друг от друга, летучая мышь, вероятно, анализирует эхо от одной быстро летящей цели, так как оно передается по каналу, активность которого подавляет реакции низкочастотных по отношению к нему каналов.

Функциональная роль вышележащих отделов слуховой системы, по-видимому, заключается в регуляции динамических процессов перестройки параметров локационных импульсов и режима излучения при компенсации доплеровских сдвигов. Можно предположить, что в задних холмах, как в важнейшем координирующем центре слуховой системы летучих мышей, осуществляется коррекция самонастройки системы компенсации доплеровских частотных сдвигов на оптимальный режим работы. В корковом отделе слухового анализатора, обладающем низкой лабильностью, но очень высокой чувствительностью нейронов к смене параметров эха, осуществляется, по-видимому, оценка и анализ сложных и относительно медленно меняющихся характеристик движения,

например ускорения. Тот факт, что подковоносы оценивают ускорение при движении, подтверждается выявленной нами у этих животных способностью экстраполировать закон изменения скорости на несколько импульсов вперед при компенсации в условиях ускоренного движения.

Таким образом, слуховой анализатор подковоносов представляет собой чрезвычайно эффективную высокоспециализированную систему приема и оптимальной обработки сигналов, отраженных от движущихся целей.

4.3. Специфические механизмы обработки экосигналов

Учитывая высокий уровень акустической специализации подковоносовых летучих мышей, очевидно, что на фоне общих механизмов анализа и обработки звуков в центральных слуховых путях должны существовать и определенные специфические черты. На некоторых из них, в частности на тех, которые обеспечивают решение эхолокационных задач, мы кратко остановимся.

Прежде всего рассмотрим функциональные адаптации слуховой системы подковоносов к характерной для данных животных ситуации приема слабого экосигнала с доплеровским частотным сдвигом на фоне мощных зондирующих импульсов. Благодаря большой длительности локационного сигнала подковоносовые летучие мыши во время эхолокационного процесса одновременно воспринимают излученный ими сигнал и его эхо. В экспериментальных условиях такая ситуация приема акустической информации моделируется двухтоновой стимуляцией.

На сегодняшний день хорошо известно, что при двухтоновой стимуляции для нейронов слуховой системы большинства млекопитающих характерно подавление ответа на второй стимул. Однако нейроны слуховой системы подковоносов в данном отношении являются исключением. Это показано в экспериментах, проведенных на больших подковоносах (Möller, 1978). В них исследовалась реакция нейронов заднего двуххолмия (с оптимальными частотами, лежащими в диапазоне 81—88 кГц) на второй стимул при 2-тоновой стимуляции. Первый стимул по своим параметрам соответствовал излучаемым локационным сигналам, а второй — их эхо. В частности, частота первого в паре стимула могла лежать в диапазоне от 82 до 78 кГц, а частота второго — от 82 до 86 кГц. Предъявляемые животным акустические стимулы различались и по интенсивности: уровень звукового давления первого был равен 90 дБ, второго — 60 дБ. Длительность стимулов была постоянной и одинаковой в акустической паре (30 мс), а задержка между ними варьировала в пределах 5—35 мс. При использовании таких пар сигналов у нейронов задних холмов, настроенных на частоту 82—86 кГц, реакция на второй стимул не только не подавлялась, но даже облегчалась. При этом значения порога реакции нейронов на акустические сигналы при двухтоновой сти-

муляции в среднем уменьшились на 20 дБ. Результаты этих экспериментов раскрывают физиологический механизм адаптации специализированной слуховой системы подковоноса к восприятию слабых эхосигналов на фоне зондирующих импульсов.

Помимо описанного механизма повышения надежности восприятия эхосигнала у подковоносов обнаружен еще один, который также является следствием адаптации их слуховой системы к специфическим условиям эхолокации. Он обеспечивается функциональной связью между слуховым анализатором и голосовым аппаратом. Часть нейронов заднего холма способна реагировать на акустические стимулы только во время излучения летучей мышью локационного сигнала (Schuller, 1979). Подтверждением того, что активность этой группы нейронов определяется активностью голосового аппарата, а не акустическим воздействием излучаемых сигналов, явились результаты специально проведенной серии экспериментов, в которой животному предъявлялся акустический стимул на фоне магнитофонной записи его локационных сигналов. Несмотря на широкое варьирование значений длительности и интенсивности стимулов, экспериментаторам не удалось вызвать реакций нейронов, аналогичных тем, которые обнаруживались в опытах с вокализирующим животным.

Остановимся более подробно на конкретных результатах экспериментов, демонстрирующих влияние излучающей системы летучих мышей на активность нейронов заднего двуххолмия. Как показали проведенные Шуллером исследования, доля нейронов заднего двуххолмия, реакция которых зависит от функционирования голосового аппарата летучих мышей, значительна. Так, из 63 исследованных нейронов у 26 реакция наблюдалась только тогда, когда акустический стимул являлся собственным локационным сигналом, а не его магнитофонной записью. Кроме того, оказалось, что одна часть нейронов заднего двуххолмия реагирует на акустические стимулы с частотной модуляцией, а другая часть — на тона только во время вокализации (рис. 16, А). У нескольких нейронов при вокализации увеличивается ответ на тон с доплеровским частотным сдвигом.

В рассматриваемой работе проведено детальное исследование влияния временной задержки между началом излучения локационного сигнала и подачей акустического стимула на реакцию нейронов заднего двуххолмия. Показано, что проявление реакции синхронизации ответов нейронов на ЧМ-стимулы зависит от перекрытия данного акустического стимула с вокализацией животного. В тех случаях, когда акустический стимул и вокализация перекрывались по времени (хотя бы частично), наблюдались отчетливые реакции. Как только такое перекрытие исключалось, синхронизированные разряды на ЧМ-сигнал прекращались (рис. 16, Б). Кроме того, выявлена группа нейронов, которые во время излучения животным локационного сигнала специфически реагируют на эхо с доплеровским сдвигом. Такие избирательные нейроны обнаружены в экспериментах, когда летучей мышью спустя 1 мс

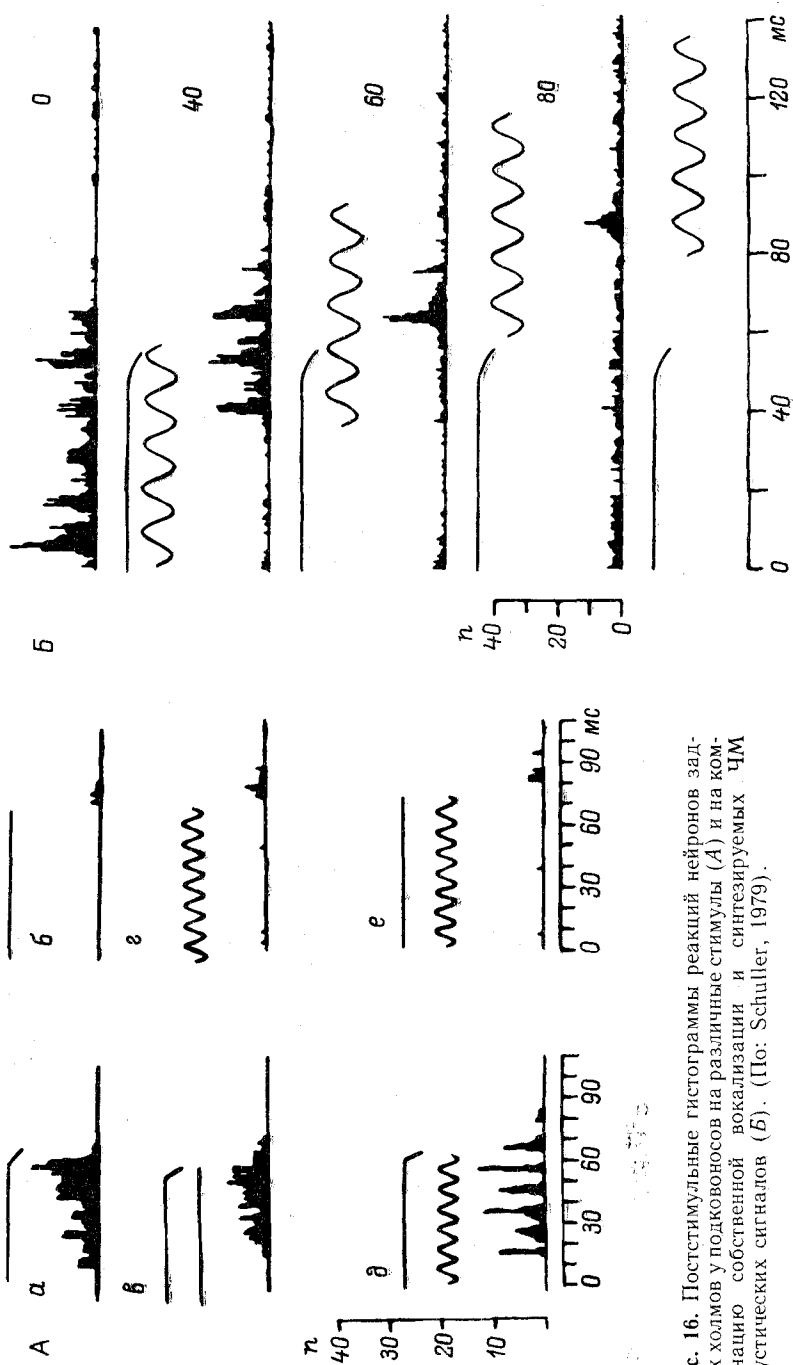


Рис. 16. Постстимульные гистограммы реакций нейронов задних холмов у подковоносов на различные стимулы (А) и на комбинацию собственной вокализации и синтезируемых ЧМ акустических сигналов (Б). (По: Schuller, 1979).

На А: а — собственные вокализации, б — синтезированные эхолокационные ПЧ-сигналы чистого тона, в — комбинация вокализации и чистого тона, г — ЧМ-сигналы с частотой, равной частоте ПЧ-части и модуляцией ± 500 Гц, д — комбинация вокализации и ЧМ-сигнала, е — комбинация чистого тона и ЧМ-эха. На Б: несущая частота на 1 кГц выше ПЧ-части, глубина модуляции ± 500 Гц. 0, 40, 60, 80 — время задержки (мс) по отношению к началу вокализации.

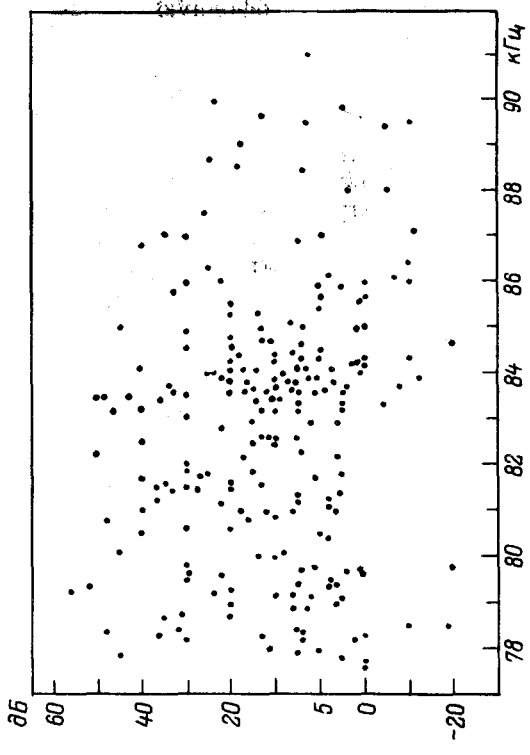
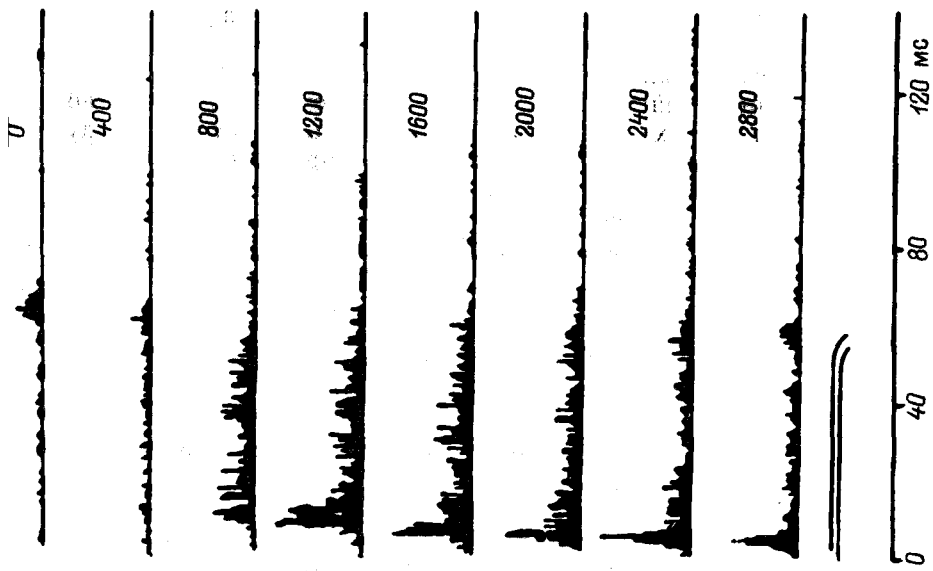


Рис. 18. Зависимость порогового значения интенсивности от частоты стимула для 223 нейронов заднего двухолмия. (По: Schuller, Pollak, 1979).

По оси ординат — величина порога, дБ; по оси абсцисс — частота, кГц.

Рис. 17. Постстимульные гистограммы реакции нейрона задних холмов на предъявление эхосигнала с частотным сдвигом на фоне вокализационного сигнала. (По: Schuller, 1979).
 Задержка между эхосигналом и началом вокализации 1 мс. Слева на каждой гистограмме — значение частотного сдвига, Гц. Число реакций, суммированное на каждой гистограмме, равно 40.

после начала вокализации предъявляли магнитофонную запись ряда собственных локационных сигналов с различными доплеровскими сдвигами (от 0 до +2800 Гц). Как видно на рис. 17, при повышении частоты предъявляемого сигнала больше чем на 400 Гц нейроны заднего двуххолмия изменяли характер разрядов, менялся и латентный период реакции. Отметим, что частотный сдвиг в 400 Гц является близким к значению минимального частотного сдвига в эхо, на который летучая мышь реагирует компенсационным снижением частоты излучаемого зондирующего сигнала. Исходя из этого, автор делает вывод, что информация, кодируемая в ответах этих нейронов, используется при обнаружении и компенсации доплеровских сдвигов.

В заключение кратко остановимся на результатах электрофизиологических исследований, которые могут рассматриваться как свидетельство еще одной специфической черты слухового анализатора подковоноса при кодировании амплитуды звуков, т. е. той информации, которая может быть полезна для решения задач по эхолокационному пространственному анализу. В отличие от незехолокационных млекопитающих слуховая система подковоносов имеет нейроны, характеризующиеся высокой избирательной реакцией на сигналы определенной интенсивности. Наличие большого числа таких узконастроенных на определенное значение интенсивности нейронов позволяет с высокой точностью кодировать амплитудные характеристики эхосигналов. На рис. 18 представлены результаты экспериментов Шуллера и Поллака (Schuller, Pollak, 1979), отражающие зависимость порогового значения интенсивности от частоты стимула для 223 нейронов заднего двуххолмия подковоносов. Зависимость представлена для частотного диапазона 77—91 кГц. Видно, что наибольшее число нейронов имеют пороги в области от 0 до 30 дБ. В более поздней работе этих исследователей (Pollak, Schuller, 1981) отмечалось, что многие нейроны задних холмов кодируют сигналы с частотной модуляцией предпочтительно или исключительно при низком и среднем уровне интенсивности звука (10—60 дБ) и не реагируют на ЧМ-сигналы с высокой интенсивностью. Такие нейроны, несомненно, обеспечивают восприятие слабых эхо на фоне мощного зондирующего сигнала.

Описанные выше данные не исчерпывают всех известных на сегодняшний день сведений о специфических формах реагирования нейронов слуховой системы подковоносов летучих мышей на акустические сигналы. В данном разделе мы ставили перед собой цель лишь на примере некоторых наиболее ярких фактов продемонстрировать влияние эхолокационной специализации летучих мышей в организации их слуховой функции.

4.4. Зависимость чувствительности слуховой системы от длительности сигнала

Исследователям слуха хорошо известно явление зависимости порога обнаружения сигнала от его длительности. Суть его состоит в том, что при уменьшении длительности звуковой посылки порог ее обнаружения, начиная с некоторой величины длительности, возрастает. Для человека эта величина, называемая «критическим временем суммации», составляет от 175 до 225 мс, причем в ее пределах величина порога обнаружения определяется энергией сигнала (см., например: Бару, 1972).

Учитывая, что длительность локационных импульсов подковоносых летучих мышей лежит в пределах 10—60 мс, вопрос о характере зависимости чувствительности слуховой системы этих животных от длительности сигналов, несомненно, актуален.

Ранее в нашей лаборатории проводились эксперименты, в которых определялись пороги обнаружения большими подковоносами тональных импульсов различной длительности с частотой заполнения, равной 83.5 кГц (Соколова, 1973; Айрапетьянц, Константинов, 1974). Стимулы подавались с частотой повторения 1 имп/с и не зависели от темпа излучения зондирующих импульсов. В этих условиях, когда деятельность слуховой системы практически исследовалась вне связи с функционированием излучающего аппарата, оказалось, что величина критического времени суммации составила около 1000 мс, т. е. значительно превышала длительность собственных локационных сигналов подковоносов. Дальнейшее

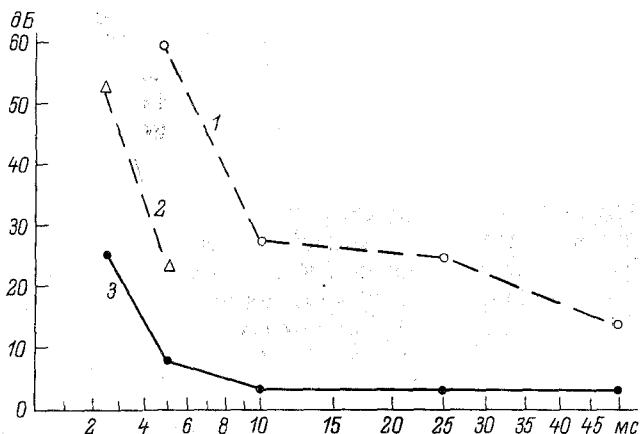


Рис. 19. Усредненная зависимость порога обнаружения большими подковоносами тонального сигнала от его длительности.

При подаче стимулов с частотой заполнения 83.5 кГц и скоростью повторения 1 имп/с (1) и 40 имп/с (2) независимо от излучения локационных сигналов (по: Айрапетьянц, Константинов, 1974) и при подаче стимулов, частота заполнения которых превышала на 2кГц частоту зондирующих импульсов, синхронно с темпом излучения последних (3) (по Горлинскому и Макарову).

укорочение стимула до 10 мс приводило к повышению порога на 30 дБ (рис. 19, 1). При увеличении частоты следования сигналов до 40 имп/с происходило некоторое снижение порога слышимости коротких импульсов (рис. 19, 2).

Такого рода эксперименты были повторены нами, но уже с применением метода моделирования эхосигналов, когда летучей мышью одновременно с ее собственным зондирующим импульсом через излучатель предъявляли ПЧ-сигнал, имитирующий эхо по заданным параметрам. В данной серии опытов частота заполнения подававшихся ПЧ-стимулов превышала на 2 кГц частоту зондирующих импульсов. Частота следования стимулов, определяемая темпом излучения зондирующих импульсов подковоноса, составляла 5—7 имп/с. Такие методические условия обеспечили исследование характеристик слуховой системы подковоносов в условиях ее работы в активном режиме приема эхосигналов. Было установлено, что в этом случае пороги обнаружения ПЧ-стимула сохраняются неизменными при уменьшении его длительности вплоть до 10 мс. Эта величина критического времени суммации совпадает с минимальной длительностью локационных сигналов подковоносов в реальных условиях локации. Оказалось, что при уменьшении длительности сигнала от 10 до 5 мс порог его обнаружения увеличивался на 6 дБ, т. е. вдвое (рис. 19, 3). Отсюда можно предположительно заключить, что в указанном диапазоне длительностей ПЧ-стимула величина порога определяется исключительно энергией сигнала. При дальнейшем укорочении сигнала в 2 раза (от 5 до 2.5 мс) порог увеличивался на непропорционально большую величину, а именно 17 дБ. Вероятно, это связано с тем, что частотный спектр тональных импульсов длительностью менее 5 мс существенно шире критической полосы слуха большого подковоноса на исследуемой частоте.

Сравнение результатов двух описанных выше экспериментов приводит к заключению, что во время активной локации характеристики суммации слуха подковоносов существенно меняются, адаптируясь к длительностям эхосигналов.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗВУКОПРИЕМНОЙ (СЛУХОВОЙ) СИСТЕМЫ ПОДКОВОНОСОВ

5.1. Наружное ухо

Наружное ухо подковоносовых летучих мышей, как и большинства других млекопитающих, состоит из ушной раковины (*auricula*) и наружного слухового прохода (*meatus acusticus externus*). Последний включает в себя две части: латеральную хрящевую, являющуюся продолжением ушной раковины, и медиальную костную, заканчивающуюся барабанной перепонкой. По данным Л. С. Богословской и Г. Н. Солнцевой (1979), хрящевой отдел слухового прохода большого подковоноса имеет длину 1.75—2.5 мм и рупорообразную форму с вершиной, обращенной к слуховой кости. В районе входного отверстия он представляет собой в сечении эллипс с диаметром 2.3×1.0 мм, а в месте перехода в костную часть — круг диаметром 1.0 мм. Костный отдел слухового прохода по своей форме близок к трубке диаметром и длиной около 1 мм.

Ушная раковина подковоносов, как и у многих других лоцирующих рукокрылых, имеет значительные размеры относительно головы животного и длин волн, используемых для локации ультразвуков. У большого подковоноса ее высота составляет в среднем около 18 мм, а площадь поверхности — примерно 140 мм². Отличительные особенности строения, определяющие морфологическое своеобразие ушной раковины подковоносов, сводятся к следующему. Во-первых, наблюдается отсутствие трагуса, слухового мешка и сложной системы выпуклостей и выемок в основании раковины, характерных для летучих мышей, использующих широкополосные локационные сигналы. Во-вторых, наружный край ушной раковины подковоносов в своей нижней трети резко отгибается под прямым углом вовнутрь и, проходя почти горизонтально до основания ее внутреннего края, образует широкую перепонку, которая прикрывает вход в наружный слуховой проход спереди и снизу. Эта перепонка с позиций сравнительной анатомии рассматривается как антитрагус (Möhres, 1953). Благодаря антирагусу гладкостенная раковина подковоносов приобретает четко выраженную воронкообразную форму, устойчивость которой поддерживается расположенными в боковых стенках раковины поперечными хрящевыми ребрами.

Описанные отличительные черты строения ушной раковины определяют особенности ее акустических свойств, влияющих на

формирование направленности приема периферического отдела слуховой системы подковоносовых летучих мышей. Характеристики этой направленности были детально исследованы с помощью прямых акустических измерений на уровне входа в наружный слуховой проход большого подковоноса (Горлинский, 1975; Макаров, 1975; Горлинский, Макаров, 1980). Эти измерения проводились с помощью акустического щупа диаметром 1.5 мм, кончик которого вводился в наружный слуховой проход свежезабитого животного через небольшое отверстие в черепе с противоположной стороны от исследуемого уха после предварительного разрушения барабанной перепонки и устанавливался точно у его входа. Исследовался характер зависимости уровня звукового давления на входе в наружный слуховой проход подковоносов от направления прихода тонального ультразвука в полной сфере.

На рис. 20 изображены типичные пространственные диаграммы приема правого уха большого подковоноса, полученные для двух частот, 75 и 81 кГц. Первая из них соответствует средней частоте ЧМ-участка, вторая — частоте заполнения ПЧ-части локационного сигнала. Представленные диаграммы нормировались к максимальным значениям уровня принимаемого сигнала и строились путем нанесения равносигнальных линий в прямоугольной системе координат, где по оси абсцисс откладывались углы по горизонтали (φ), а по оси ординат — по вертикали (θ). За горизонтальную была принята плоскость, проходившая через входы в слуховые проходы параллельно нижней челюсти животного, а за вертикальную — сагиттальная плоскость его головы. Видно, что на обеих частотах пространственные характеристики направленности имеют сходную форму, что существенно отличается подковоносов от гладконосовых летучих мышей, у которых варьирование частоты ультразвука вызывает заметные изменения направленности приема (Горлинский, Макаров, 1980; Константинов, Макаров, 1981).

Область максимального приема подковоносов отклонена от средней линии головы примерно на 30° ипсилатерально и на 40° вверх. Так как направление акустической оси излучающей системы подковоносов отклонено вверх от средней линии головы также на 40° , то направления максимальной интенсивности излучения и максимальной чувствительности приема в вертикальной плоскости совпадают. В горизонтальной плоскости диаграммы направленности излучения перекрывается диаграммами направленности приема ушей. В результате этого обеспечивается возможность взаимодействия направленных свойств излучающей и приемной систем подковоносов в обеих плоскостях.

При подаче ультразвука со стороны максимума диаграмм приема наблюдается увеличение уровня регистрируемого звукового давления у входа в наружный слуховой проход подковоноса на 15—16 дБ по сравнению с его значением, измеренным в месте будущего расположения головы животного до начала опыта. Эта величина превышает примерно вдвое таковую, полученную на

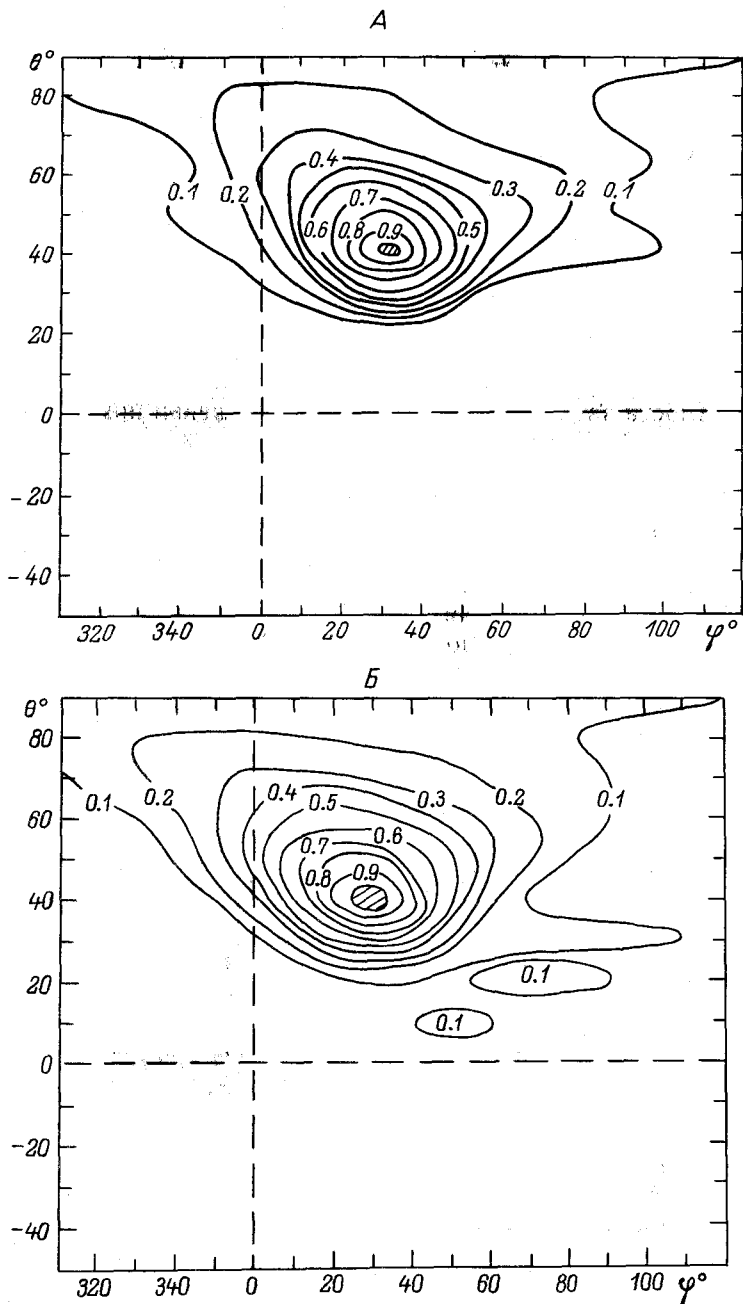


Рис. 20. Пространственные диаграммы направленности приема правой ушной раковины большого подковоноса при ее среднем положении на частотах 81 кГц (А) и 75 кГц (Б). (По: Горлинский, Макарог., 1979)

Пояснения в тексте.

тех же частотах у остроухой ночницы (Горлинский, Макаров, 1979). При последовательном смещении направления подачи сигнала от области максимума пространственных диаграмм уровень звукового давления на входе в наружный слуховой проход постепенно уменьшается, а коэффициент передачи вскоре становится меньше единицы. Наибольший градиент уровня звукового давления наблюдается в области, располагающейся книзу от направления максимальной чувствительности, что приводит к асимметрии пространственных диаграмм, выраженной, однако, значительно в меньшей степени, чем на сходных частотах у гладконосых летучих мышей. Пространственные диаграммы наружного уха подковоносов характеризуются также отсутствием заметных боковых лепестков, что увеличивает протяженность монотонных участков зависимости звукового давления от направления прихода ультразвука.

Выявленные особенности пространственных характеристик направленности свойственны и для плоскостных диаграмм, построенных для горизонтальной и вертикальной плоскостей (рис. 21). За горизонтальную плоскость в данном случае выбрана плоскость, отклоненная вверх на 40° от анатомической горизонтальной плоскости так, что направлению 0° азимута соответствует направление максимальной интенсивности излучения подковоноса. Оказалось, что как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях направленность приема на уровне входа в наружный слуховой проход одинаково высока. Ширина диаграмм направленности на уровне 0.7 составляет в среднем $28 \pm 2^\circ$ в горизонтальной и $24 \pm 2^\circ$ в вертикальной плоскостях. Определенные по диаграммам направленности графическим методом значения коэффициента направленного действия (КНД), представляющего собой отношение максимальной чувствительности приемника к чувствительности изотропного приемника при условии равенства чувствительности обоих приемников в диффузном поле, оказались близки для обеих плоскостей и составили около 53 и 62 по горизонтали и вертикали соответственно. Кроме того, близкие по форме характеристики направленности в горизонтальной и вертикальной плоскостях обладают примерно одинаковой крутизной — около 0.7 дБ/град.

Измерение частотной характеристики звукопередачи наружного уха большого подковоноса как функции местоположения источника ультразвука показало, что в локационном диапазоне частот 60—84 кГц она не имеет выраженных максимумов и минимумов и при изменении угла подачи сигнала смещается параллельно самой себе как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях. Отметим, что в этом отношении существуют серьезные различия в акустических характеристиках наружного уха подковоносов и гладконосых летучих мышей. Для последних характерна чрезвычайно сильная зависимость формы частотной характеристики звукопередачи от направления прихода ультразвука (Горлинский, Макаров, 1979).

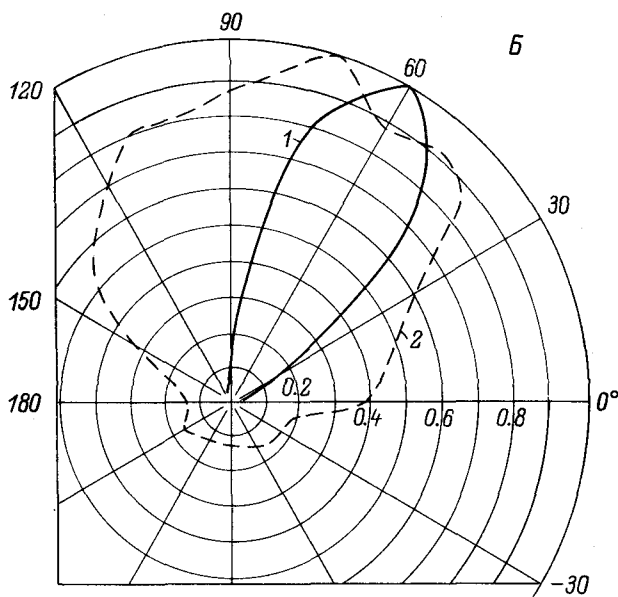
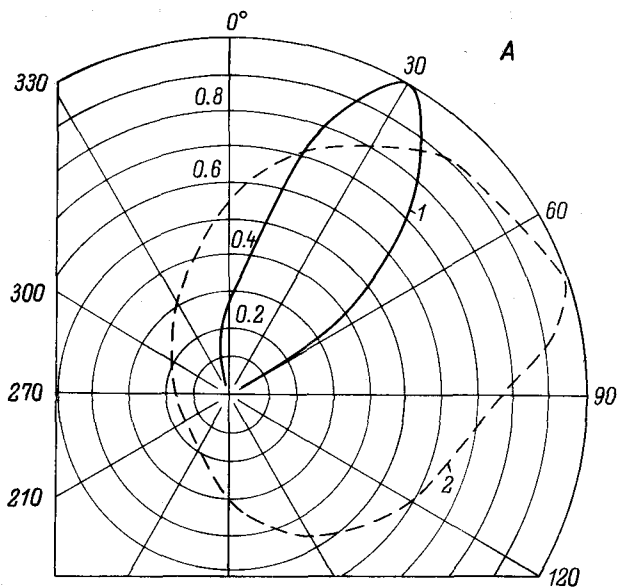


Рис. 21. Диаграммы направленности приема правой ушной раковины большого подковоноса в горизонтальной (А) и вертикальной (Б) плоскостях. (По: Горлинский, Макаров, 1979).

1 — норма для среднего положения ушных раковин, 2 — после ампутации ушной раковины.

Для оценки роли акустических свойств ушной раковины подковоносов в формировании направленности приема на уровне входа в наружный слуховой проход интересно сравнить диаграммы направленности приема, измеренные до и после удаления этого отдела наружного уха. Как видно из данных, представленных на рис. 21, удаление ушной раковины приводит к резкому расширению диаграмм и в горизонтальной, и в вертикальной плоскостях. При этом средние значения их ширины для частоты в 81 кГц на уровне 0.7 оказались близкими друг к другу и равнялись $96 \pm \pm 5^\circ$ и $88 \pm 8^\circ$ соответственно. По сравнению с нормой изменились и направления максимальной чувствительности, а также значительно уменьшилась крутизна диаграмм, которая в окрестностях средней линии головы составила всего около 0.14 дБ/град. в обеих плоскостях. Результаты этих экспериментов показывают, что ушные раковины подковоносовых летучих мышей играют определяющую роль в создании острой направленности приема как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях.

Другая функция ушной раковины подковоносов состоит в значительном усилении эксосигнала, приходящего с направления ее акустической оси. Об этом свидетельствует тот факт, что ампутация ушной раковины приводит к исчезновению превышения максимального уровня звукового давления, регистрируемого в норме у входа в наружный слуховой проход, над его величиной, в свободном поле. Кроме этих данных, полученных при прямых акустических измерениях, подтверждением вывода о звукоусиливающей функции ушной раковины служат также результаты проведенных в нашей лаборатории поведенческих экспериментов, в которых удаление обеих ушных раковин вызывает увеличение в среднем на 20 дБ порога обнаружения большими подковоносами тональных импульсов, с частотой, превышающей на 2 кГц частоту покоя ПЧ-части локационных сигналов.

Имеющиеся сведения об акустических свойствах наружного уха подковоносов позволяют выдвинуть некоторые соображения о принципе его работы. Слабая зависимость формы диаграммы направленности от частоты ультразвука, а частотной характеристики звукопередачи от направления его прихода, отсутствие выраженных боковых лепестков на диаграммах направленности и сходство их характеристик в горизонтальной и вертикальной плоскостях, а также существенное звукоусиление, регистрируемое при приходе ультразвука с направления максимального приема, дают основание рассматривать воронкообразную ушную раковину подковоносов как акустический рупор. Расчеты показывают, что КНД оптимального рупора, имеющего площадь раскрытия, равную средней площади ушной раковины больших подковоносов, на частоте 81 кГц равен 63 и близок к экспериментально полученной величине. Это дает возможность считать ушную раковину подковоносов по своим направленным свойствам сходной с оптимальным рупором (Макаров, 1975). Постепенно суживающийся в медиальном направлении наружный слуховой проход этих жи-

вотных, по-видимому, наилучшим образом согласует рупорообразную ушную раковину с ее акустической нагрузкой — барабанной перепонкой.

Проведенный выше анализ акустических характеристик наружного уха подковоносов был осуществлен для среднего положения ушных раковин при их симметричном расположении относительно сагиттальной плоскости головы. В связи с этим возникает вопрос о том, какое влияние оказывают на акустические свойства наружного уха типичные для подковоносов интенсивные движения ушных раковин, совершаемые в процессе излучения и приема эхолокационных сигналов и обеспечиваемые высоко лабильным, тонко дифференцированным мышечным аппаратом ушной раковины и его богатой иннервацией (Möhres, 1953; Schneider, Möhres, 1960; Pye et al., 1962; Горлинский, Табаринаова, 1985). Подробно эти влияния, а также параметры двигательной активности ушных раковин в различных эхолокационных ситуациях будут рассмотрены в разделе, посвященном механизмам пеленгации цели подковоносами. Здесь ограничимся лишь общим замечанием, что результаты модельных экспериментов показывают, что при движении ушной раковины соответственно смещается в пространстве направление ее акустической оси, однако основные характеристики направленности и форма диаграмм меняются незначительно (Горлинский, 1975; Горлинский, Макаров, 1980). Таким образом, независимо от положения ушной раковины сохраняется рупорный принцип работы наружного уха подковоносов, который обеспечивает оптимальный прием длительных тональных ПЧ-участков локационных сигналов этих летучих мышей.

5.2. Среднее ухо

Как известно, среднее ухо млекопитающих построено по единому плану и представлено барабанной полостью, барабанной перепонкой и цепью слуховых косточек.

Однако, несмотря на наличие общих черт в строении и функции среднего уха млекопитающих, у представителей различных экологических групп обнаруживаются характерные особенности (Henson, 1961, 1974; Симкин, 1967; Fleischer, 1973; Солнцева, 1975, и др.). Прежде всего сильная вариабельность наблюдается в строении барабанных полостей. Экологический подход к анализу функций и классификации привел к заключению (Симкин, 1965, 1967), что однокамерный шаровидный тип барабанной полости встречается, как правило, у видов с наиболее высокочастотным слухом. Именно такой тип строения свойствен летучим мышам, и в частности представителям семейства подковоносов.

Ультразвуковое восприятие требует от системы среднего уха повышенной упругости и предельного устранения потери энергии в сочленениях и суставах. На примере летучих мышей отчетливо видно, как система косточек среднего уха оптимизируется к вос-

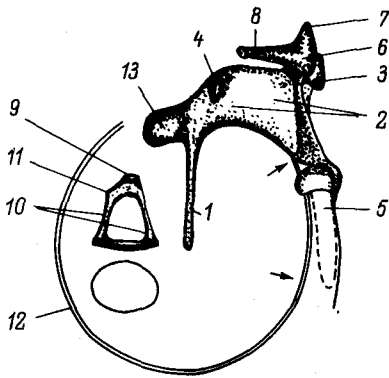


Рис. 22. Строение слуховых косточек у *Rhinolophus simulator*. (По: Fleischer, 1973).

1 — рукоятка, 2 — тело, 3 — суставная часть, 4 — мускульный отросток и 5 — длинный отросток молоточка; 6 — тело, 7 — короткий и 8 — длинный отросток наковальни; 9 — голова, 10 — ножки (дужки) и 11 — мускульный отросток стремечка; 12 — кольцо барабанной перепонки; 13 — круглый отросток молоточка.

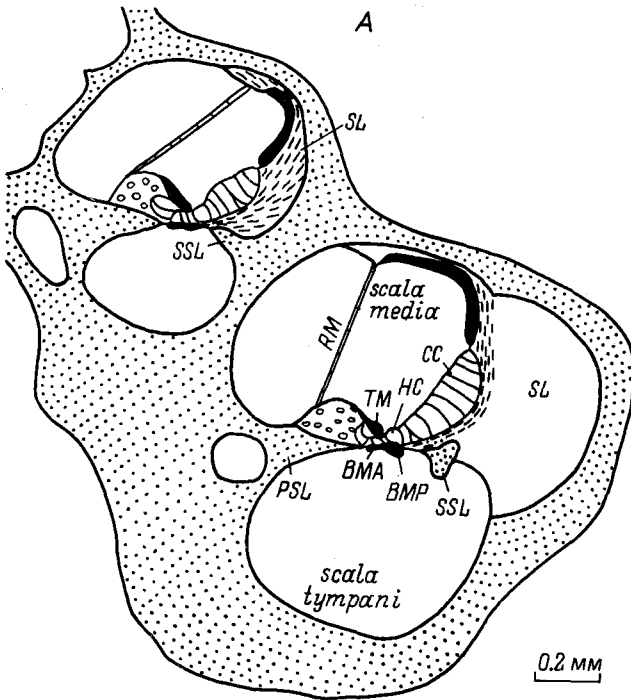
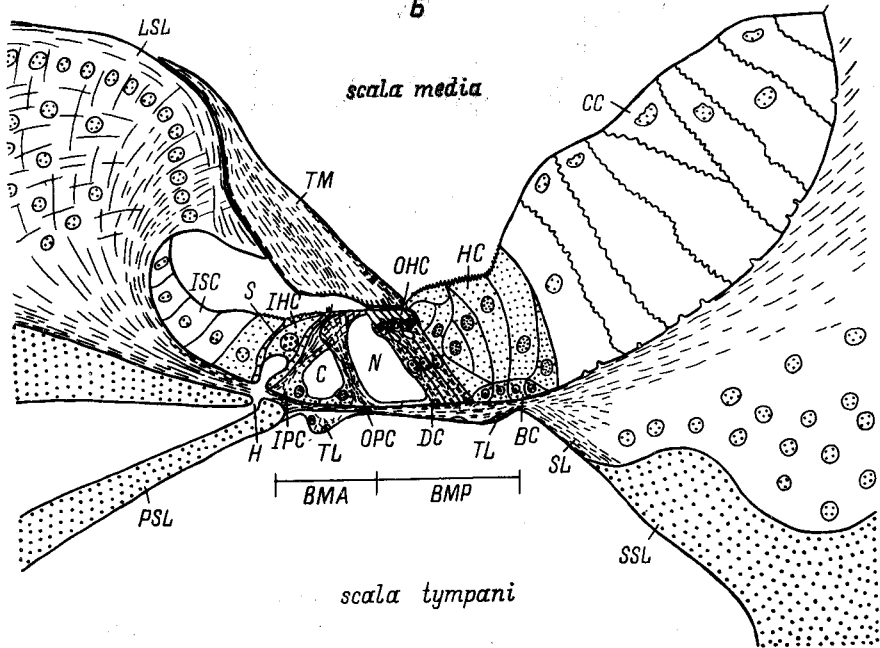


Рис. 23. Схематическое изображение продольного среза через ось улитки большого подковоноса (A) (первый полувиток вниз и третий вверх) и органа Корти на расстоянии 12 мм (B) и 2.5 мм (B) от овального окна. (По: Bruns, 1980).

BMA, BMP — арочная и гребенчатая зоны базилярной мембраны; SSL — вторичная спиральная ламина; SL — спиральная связка; PSL — первичная спиральная ламина; TM — текториальная мембрана; HC — клетки Гензена; CC — клетки Клаудиуса; RM — Рейснера мембрана; C — туннель Корти; DC — клетки Дейтерса; H — habenula; BC — клетки Боттчера; IHC, OHC — внутренние и наружные волосковые клетки; IPC — внутренние клетки-столбы; ISC — клетки внутренней борозды; LSL — Limbus; N — туннель Nael; OPC — наружные клетки-столбы; S — внутренние поддерживающие клетки; TL — тимпанальный слой.

6



B

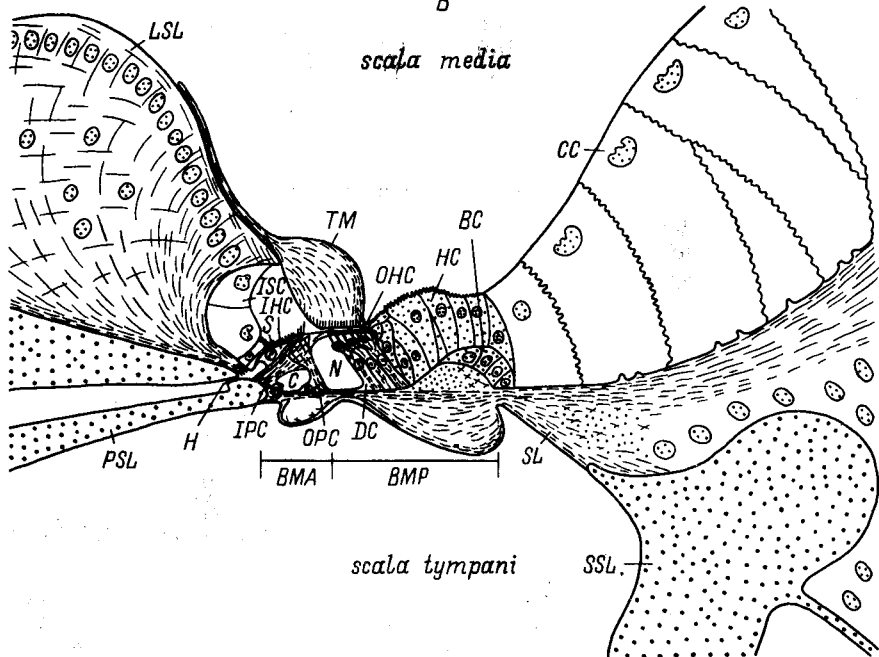


Рис. 23 (продолжение).

приятно высокочастотных звуковых колебаний. Так, у подковоносов это достигается тем, что длинный отросток молоточка хорошо развит и жестко срастается со стенкой барабанной полости (рис. 22). Хорошо развитое тело молоточка имеет выраженный округлый отросток, который благодаря занимаемому положению делает систему косточек еще более жесткой (Fleischer, 1973). Сочленовная поверхность молоточка и наковальни небольшая, ее две части располагаются под прямым углом относительно друг друга. Прочность и жесткость проводящего аппарата обеспечивают также и среднеушные мышцы: *m. tensor tympani*, натягивающая барабанную перепонку, и *m. stapedius*, которая удерживает косточковый аппарат в определенном положении. У подковоносовых летучих мышей эти мышцы очень хорошо развиты. На теле молоточка и на стремечке хорошо выражены мускульные отростки (рис. 22). Наибольшая чувствительность к высоким частотам достигается также за счет уменьшения массы косточек среднего уха. Система косточек этих животных необычайно мала и легка. Массу косточек уменьшает наличие глубоких выемок и борозд (Staněk, 1933; Henson, 1961, 1970, 1974; Симкин, 1967).

Восприятие высокочастотных звуковых колебаний связано с особенностями строения не только косточкового аппарата и барабанной полости, но и барабанной перепонки. У животных, способных к восприятию высоких частот, наблюдается уменьшение площади барабанной перепонки. Наименьших размеров она достигает у летучих мышей. Наряду с уменьшением поверхности обнаруживается и уточнение барабанной перепонки. Ее толщина составляет всего 10—20 мкм (Henson, 1974). Наличие такой барабанной перепонки, обладающей малой массой, позволяет эффективно воспринимать высокочастотные акустические колебания.

Среднее ухо летучих мышей принимает также непосредственное участие в регуляции чувствительности слуховой системы, в первую очередь благодаря функционированию мышцы, натягивающей барабанную перепонку и мышцы стремечка. Эти мышцы у летучих мышей по сравнению с другими млекопитающими получили наибольшее развитие. Необычайно большие размеры мышц среднего уха обусловлены сложными функциональными отношениями с барабанной перепонкой и косточковым аппаратом. Восприятие и проведение слабых ультразвуковых экосигналов требует от этих мышц создания высокого напряжения барабанной перепонки и системы слуховых косточек, а предохранение внутреннего уха от сверхинтенсивных собственных локационных сигналов, наоборот — их расслабления. Эти операции происходят в сотые доли секунды.

Эффективное участие мышц среднего уха летучих мышей в защите улитки от собственных локационных криков было экспериментально показано Хенсоном (Henson, 1965).

Однако эти данные относятся к летучим мышам, излучающим короткие ЧМ-сигналы. При свойственном им режиме работы

эхолокатора функция среднеушных мышц представляется нам довольно ясной. Вопрос о том, является ли описанный выше механизм общим для всех эхолоцирующих рукокрылых или у подковоносов существуют определенные особенности в динамике работы мышц среднего уха, пока остается открытым. Его решение имеет принципиальный интерес в связи с тем, что при излучении подковоносом продолжительных локационных сигналов на входе слуховой системы происходит перекрытие большей их части с отраженными звуками. Если предположить, что у подковоносовых летучих мышцей среднего уха работают так же, как и у гладконосовых, то постоянная часть локационного и эхосигналов будет ослабляться в равной мере. Именно поэтому в литературе высказывалось мнение, что сокращение мышц среднего уха не может способствовать обнаружению слабых эхо на фоне продолжительных зондирующих сигналов. Нам же представляется, что у подковоносовых летучих мышцей среднего уха все же может способствовать улучшению восприятия эхосигналов, однако этот механизм эффективен при обнаружении не всего эха, а его ЧМ-участков, так как лишь они не перекрываются зондирующим сигналом. Отметим, что в силу большой функциональной значимости ЧМ-участков в эхолокационном процессе больших подковоносов (см. гл. 4) надежность их обнаружения является весьма важной задачей. Повышение надежности обнаружения ПЧ-части эха обеспечивается другим механизмом — частотной селекцией излучаемого и отраженного сигналов. Как было показано (см. гл. 4) ПЧ-часть эха в отличие от ПЧ-части локационного сигнала за счет эффекта Доплера попадает в полосу оптимального частотного фильтра, что существенно повышает отношения полезного сигнала к помехе:

5.3. Внутреннее ухо

Сведения о строении внутреннего уха рукокрылых, т. е. улитки с кортиевым органом, содержатся в многочисленных работах (Hyrtil, 1845; Iwate, 1924; Zimmerman, 1926; Stanek, 1933; Turkewitsch, 1933a, 1933b, 1935, 1937; Ikeda, Yokote, 1939; Pye, 1964, 1966a, 1966b, 1967, 1970, 1973; Henson, 1970, и др.). Размеры и форма улитки широко варьируют у разных представителей этого отряда животных. Тем не менее общий план строения характерен для всего класса млекопитающих. В частности, две мембраны (рейснерова и базилярная) делят ее на три части или канала: барабанный (*scala tympani*), вестибулярный (*scala vestibuli*) и средний или улитковый (*scala media*) (рис. 23).

В улитковом канале на базилярной мембране расположен рецепторный аппарат улитки — кортиев орган, образованный опорными и рецепторными элементами (рис. 23). К опорным элементам относятся внутренние поддерживающие клетки, внутренние и наружные клетки — столбы и вспомогательные клетки Дейтерса, Гензена, Клаудиуса. Рецепторными элементами кортиева

органа являются наружные и внутренние волосковые клетки. Чувствительные клетки распределены вдоль улитки между базиллярной и текториальной мембранами.

Детальный морфологический анализ улитки большого подковоноса проведен Брунсом (Bruns, 1976a, 1976b, 1979, 1980; Bruns, Goldbach, 1980). Улитка большого подковоноса имеет 3.5 оборота, причем почти половина (48 %) длины улиткового канала приходится на первый виток. Базиллярная мембрана имеет чрезвычайно большую длину и составляет 16.1 мм. Отметим, что у других, сравнимых по размеру млекопитающих ее длина составляет всего 5—6 мм. Например, у домашней мыши *Mus musculus* — 5.4 мм (Müller, 1958), у обыкновенного ушана *Plecotus auritus*, излучающего короткие ЧМ-сигналы, она также невелика и равна 6.3 мм (Hall, 1969).

Используя метод частотного картирования, в основе которого лежит явление метаболических изменений в возбуждаемых волосковых клетках под действием интенсивных монохроматических стимулов (Neubert, 1952), Брунс составил карту распределения частот на базиллярной мембране большого подковоноса и выявил удивительный факт — частотная полоса от 83 до 86 кГц приходится на 3.2 мм базального отдела базиллярной мембраны. В среднем и апикальном витках улитки на таком же по длине участке базиллярной мембраны представлены целые октавы (рис. 25).

Плотность рецепторных клеток картированного органа у подковоноса неодинакова, она возрастает от основания улитки к ее вершине, аналогично тому, как это описано у других млекопитающих (рис. 24). В базальной области улитки подковоносов, где представлены частоты от 86 до 80 кГц, плотность волосковых клеток относительно низкая, но благодаря расширенному представительству этой частотной области на базиллярной мембране 25 % общего числа рецепторов работают на узкую частотную полосу в 6 кГц. Такое расширение важной для эхолокации узкой частотной полосы аналогично ямке (*fovea*) сетчатки глаза. Поэтому по аналогии со зрительной системой базальную часть базиллярной мембраны, находящуюся на расстоянии от 1.3 до 4.5 мм от овального окна, предложено называть акустической ямкой (Bruns, Schmieszek, 1980).

Особенности строения улитки большого подковоноса тесно связаны с функциональными характеристиками слухового анализатора. Известно, что слуховая система большого подковоноса остро настроена на частоты, близкие к частоте ПЧ-части излучаемых этими животными локационных сигналов (см. гл. 4).

Совпадение формы (Schnitzler, Suga, Simmons, 1976) частотно-пороговой кривой, полученной при регистрации электрической активности слухового нерва с аудиограммой (Long, Schnitzler, 1975), дает основание считать, что высокая частотная избиратель-

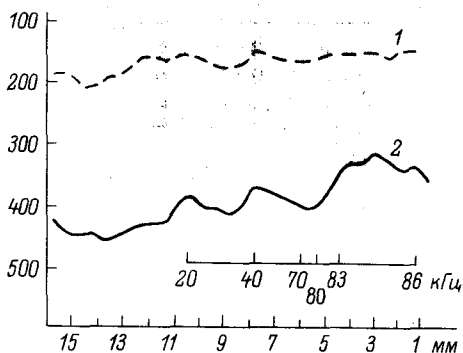


Рис. 24. Распределение плотности волосковых клеток в улитке большого подковоноса в расчете на 1 мм длины базилярной мембраны. (По: Bruns, Schmieszek, 1980).

Внутренние (1) и наружные (2) волосковые клетки. По оси ординат — число волосковых клеток на 1 мм базилярной мембраны; по оси абсцисс — расстояние от базального конца улитки (мм) и частоты на данных участках базилярной мембраны, кГц.

ность слуховой системы большого подковоноса формируется уже в улитке (рис. 25, А).

К настоящему времени экспериментально доказано, что механическая избирательность отдельных точек на базилярной мембране улитки сравнительно мала и не может объяснить высокую частотно разрешающую способность слуховой системы. Поэтому было выдвинуто предположение о существовании так называемого «второго фильтра» на этапе преобразования колебаний базилярной мембраны в рецепторные потенциалы (см. обзор: Шупляков, 1981). Учитывая уникальную по своей подробности способность подковоносов к частотному анализу, вопрос о механизмах частотного обострения в слуховой системе этих животных представляет особый интерес. В настоящее время ведутся поиски морфологического субстрата второго фильтра улитки подковоноса.

В первую очередь детальному исследованию подверглась базилярная мембрана и ее система крепления, т. е. те структурные элементы улитки, которые непосредственно участвуют в колебательных процессах. Оказалось, что базилярная мембрана подковоносов по своей структуре неоднородна. Наибольшую толщину, равную 35 мкм, она имеет в области акустической ямки, а затем резко утончается до 10 мкм (рис. 25, Б). Более того, базилярная мембрана имеет два утолщенных сегмента, соединенных тонкой эластичной пластинкой. Утолщенный сегмент между клетками-столбами получил название арочной зоны, или внутреннего сегмента, а сегмент между основаниями наружных клеток-столбов и спиральной связки — гребенчатой зоны базилярной мембраны, или наружного сегмента (рис. 23). Эти утолщения наиболее выражены в базальном витке улитки, в области акустической ямки. В этой области утолщение гребенчатой зоны состоит из волокон сложной, преимущественно спиральной формы, тогда как в других

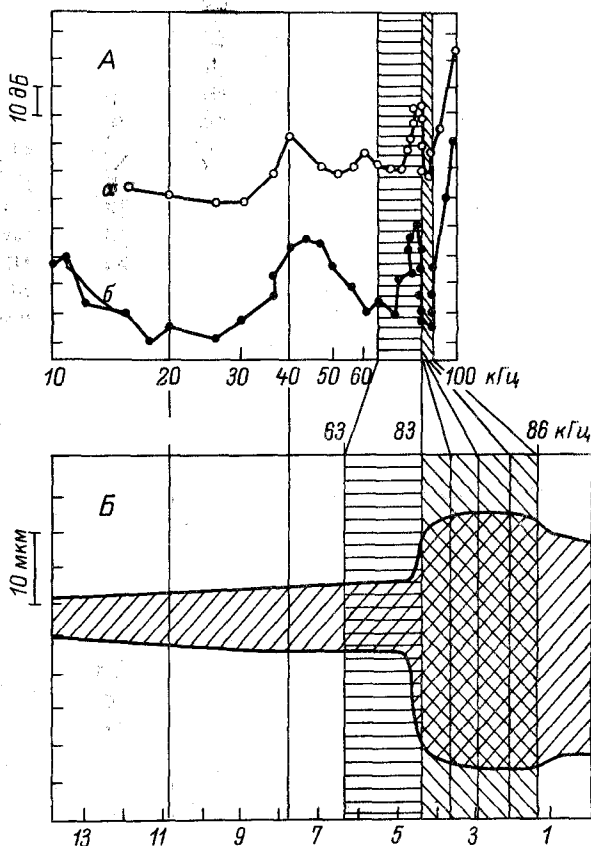


Рис. 25. Частотно-пороговые кривые большого подковоноса (А), снятые в поведенческом эксперименте (б) и по суммарным ВП слухового нерва (а), и схема частотного представления на базилярной мембране (Б). (По: Вгупс, 1979).

По оси ординат: на А — величина порога, дБ, на Б — толщина базилярной мембраны, мкм; по оси абсцисс: на А — частота, кГц, на Б: *вверху* — частота, кГц; *внизу* — расстояние от базального конца улитки, мм.

частях базилярной мембраны волокна ориентированы исключительно в радиальном направлении. Считается, что спиральное расположение волокон в гребенчатой зоне базилярной мембраны подковоноса может существенно увеличивать жесткость данного сегмента.

Кроме того, выяснено, что в отличие от других млекопитающих ширина базилярной мембраны подковоносов возрастает по направлению к апикальному концу неравномерно. В области акустической ямки она сужается, далее снова расширяется, а на расстоянии 7.8 мм от овального окна имеет второе, но менее выраженное сужение (рис. 26).

Отмеченная продольная и радиальная дифференциация базилярной мембраны у подковоносов должна существенно влиять

на ее колебательные свойства. Кроме того, на процесс колебания базилярной мембраны существенное влияние оказывают особенности строения тех элементов, которые крепят ее в полости улитки. Рассмотрим подробнее особенности их строения.

Внутренний сегмент базилярной мембраны прикреплен к первичной костной спиральной пластинке, а наружный — связан со вторичной костной спиральной пластинкой через продольно ориентированный пучок волокон внутреннего края спиральной связки (рис. 23). Вторичная костная спиральная пластинка в базальной области улитки подковоноса сильно гипертрофирована, в поперечном сечении она имеет сердцевидную форму, при этом острый кончик направлен в сторону базилярной мембраны. Верхняя половина этой пластинки связана со спиральной связкой, а нижняя выступает в полость барабанного канала. Утолщенная часть вторичной пластинки связана с наружной костной стенкой улитки лишь тонкой изогнутой костной пластинкой. Это свободное соединение с костной стенкой улитки приводит к тому, что наружная часть базилярной мембраны может совершать независимые колебательные движения.

Измерения с помощью емкостного зонда (Bruns, 1980) позволили детально исследовать характер колебания базилярной мембраны и связанных с ней структур внутреннего уха у подковоносов. Было установлено, что колебания внутреннего и наружного сегментов базилярной мембраны совпадают по фазе вплоть до 80 кГц, затем расходятся и при частоте 83 кГц становятся противофазными. Далее фазовые различия еще более увеличиваются, пока не достигают одного полного цикла, т. е. снова происходит совпадение по фазе, отмечаемое при частоте звуковых колебаний около

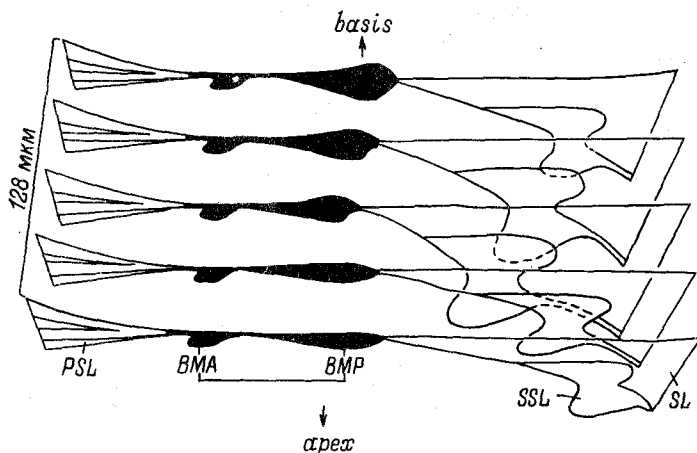


Рис. 26. Неравномерность строения базилярной мембраны на участке 4.5—4.6 мм от базального конца. Расстояние между сечениями 32 мкм. (По: Bruns, 1976a).

Условные обозначения см. на рис. 23.

86 кГц. Такое расхождение фаз наблюдается лишь в базальной области базилярной мембраны на участке, где представлены частоты от 80 до 86 кГц. В других областях внутренний и наружный сегменты базилярной мембраны колеблются в одной фазе при всех частотах. Кроме того, в экспериментах с использованием емкостного зонда было показано, что наружный утолщенный сегмент базилярной мембраны и вторичная спиральная костная пластинка колеблются практически с одинаковой амплитудой, т. е. представляют единую колеблющуюся систему.

На основании данных о тонкой структуре и характере колебаний базилярной мембраны Брунс предложил модель механического обострения частотной избирательности улитки большого подковоноса (Bruns, 1979). Он рассматривает внутренние утолщения базилярной мембраны как жесткий элемент, вращающийся вокруг основания внутренней клетки-столба и совершающий под действием звука маятникообразные колебания, ось которых проходит через основание клетки-столба. Наружный утолщенный сегмент базилярной мембраны в комплексе со вторичной спиральной пластинкой представляет второй жесткий элемент, ось колебания которого проходит через продольно ориентированный пучком волокон внутренний край спиральной связки. Оба жестких элемента соединены эластичной тонкой полоской базилярной мембраны. Наружный жесткий элемент свободно соединен с костной стенкой улитки.

На рис. 27 представлена модель колебания базилярной мембраны подковоноса. Для возникновения рецепторного потенциала необходимо, чтобы продольная бегущая волна трансформировалась в поперечное движение на рецепторном участке кортиева органа. На предложенной модели (рис. 27, А) видно, что угол β , который служит мерой поперечного компонента колебания рецепторного участка, остается постоянным при всех фазовых соотношениях между жесткими элементами. Амплитуда вертикальных колебаний базилярной мембраны (стрелка), необходимая для достижения такого угла, зависит от фазовых соотношений между колебаниями внутреннего и наружного жестких элементов. При совпадении фаз (верхняя схема) для достижения данного угла требуется высокая амплитуда колебания, при расхождении фаз в 90° — средняя, а при противофазных колебаниях — минимальная (нижняя схема).

В экспериментах с использованием емкостного зонда удалось также выявить зависимость относительной амплитуды колебания базилярной мембраны от частоты акустического стимула (рис. 27, Б). При частотах акустического стимула 83—84 кГц наблюдается минимальная величина вертикального отклонения базилярной мембраны. На основании этой модели и результатов измерений относительной амплитуды колебания базилярной мембраны Брунс предполагает, что острая настройка улитки подковоноса на узкую частотную область в районе 83 кГц создается с помощью механического фильтра, в основе работы которого лежит явление наложе-

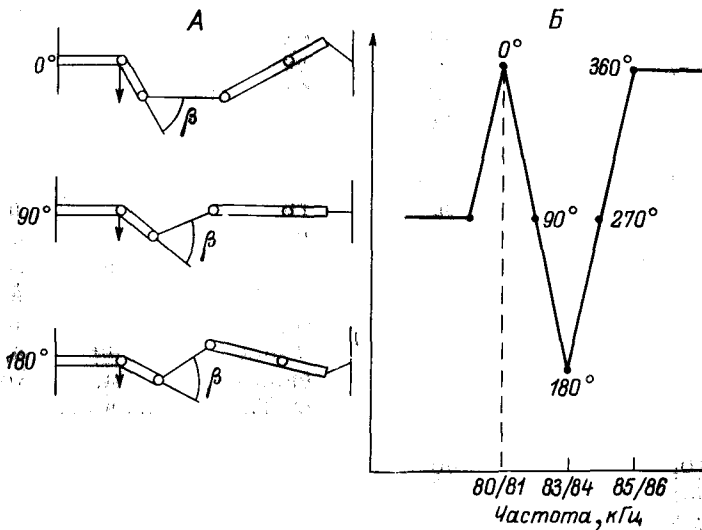


Рис. 27. Модель базилярной мембраны и связанных с ней структур при различных фазовых соотношениях между жесткими элементами колебания (А) и зависимость амплитуды колебания базилярной мембраны от частоты стимула (Б). (По: Vguls, 1979).

Двойная линия — жесткие элементы, одинарная — эластичные, кружки — шарниры. Стрелки — вертикальная амплитуда колебания базилярной мембраны.

ния поперечного компонента колебания на продольно бегущую волну. Морфологические специализации базальной части базилярной мембраны повышают эффективность работы этого фильтра.

Отметим, что у незголоцирующих млекопитающих, т. е. у животных, менее специализированных в отношении восприятия определенных акустических сигналов, по-видимому, также может существовать похожий механический фильтр. Однако его эффективность гораздо меньше, чем у данного вида рукокрылых. В пользу возможности существования такого фильтра говорит тот факт, что у некоторых видов млекопитающих базилярная мембрана также радиально и продольно дифференцирована. Такая неоднородность базилярной мембраны описана у некоторых представителей отряда сумчатых (Pye, 1979), насекомых (Pye, 1979), грызунов (Pye, 1965; Lay, 1972; Webster, Webster, 1977), других рукокрылых (Iwata, 1924; Ikeda, Yokote, 1939; Pye, 1966a, 1966b; Firbas, 1972; Henson, 1978), хищных (Pye, 1979) и китообразных (Reysenbach de Naan, 1957).

Остановимся еще на одной модели частотного обострения в улитке подковоноса — гидромеханической. В ее основе лежит предположение, что противофазные колебания внутреннего и наружного сегментов базальной части базилярной мембраны создают радиальные движения жидкости в кортиевом органе.

Допускается, что в результате взаимодействия радиальных движений жидкости с продольно бегущей волной происходит увеличение крутизны прогиба базиллярной мембраны (Wilson, 1977).

Эффективность работы гидромеханического фильтра улитки в значительной мере зависит от характера размещения рецепторов на базиллярной мембране и их связи с текториальной мембраной. Наиболее остро локализованного изгиба стереоцилий рецепторных клеток можно достичь при условии, если рецепторная клетка не связана с текториальной мембраной и отделена от соседних клеток. Кроме того, эффективность стимуляции волосковой клетки зависит от свойств самой стереоцилии, от ее податливости на изгиб.

Морфологический анализ улитки подковоноса показал, что ее базальный отдел отвечает перечисленным условиям, необходимым для успешной работы такого фильтра. Так, у подковоноса внутренние волосковые клетки этого отдела улитки не имеют связи с текториальной мембраной и расположены друг от друга на значительном расстоянии (5—7 мкм), а стереоцилии внутренних волосковых клеток тонкие и очень длинные (4.3 мкм) (Brguns, Goldbach, 1980).

Таким образом, все имеющиеся данные говорят в пользу того, что острая настройка слуховой системы большого подковоноса реализуется на уровне улитки. По всей вероятности, высокая частотная избирательность базальной части улитки обусловлена особенностями ее механических свойств, а также строением и размещением рецепторных клеток на базиллярной мембране.

5.4. Строение путей и центров слуховой системы

Основы морфологического изучения слуховой системы летучих мышей, и в частности подковоносов, были заложены работами Поляка (Poljak, 1926a, 1926b). В последние годы благодаря применению новых морфологических методов исследования удалось существенно уточнить и дополнить данные о строении отдельных центров слухового анализатора подковоносов и об их связях друг с другом, а также с другими образованиями мозга (Жарская, Толченева, 1979; Каменева, 1980; Schweizer, Radtke, 1980; Schweizer, 1981).

Подковоносам, так же как и другим летучим мышам, свойствен общий план строения слуховой системы, который характерен для всего класса млекопитающих.

Первый уровень в восходящем слуховом пути образуют биполярные клетки спирального ганглия (*ganglion spirale*), располагающиеся в спиральном канале улитки. Общее число нейронов в спиральном ганглии большого подковоноса — 15 953, т. е. почти столько же, сколько у других мелких видов млекопитающих. Например, у серой крысы (*Rattus norvegicus*) в спиральном ганглии — 14 455 нейронов, а у излучающего ЧМ-локационные сигналы ушана (*Plecotus austriacus*) — 15 236 нейронов (Firbas,

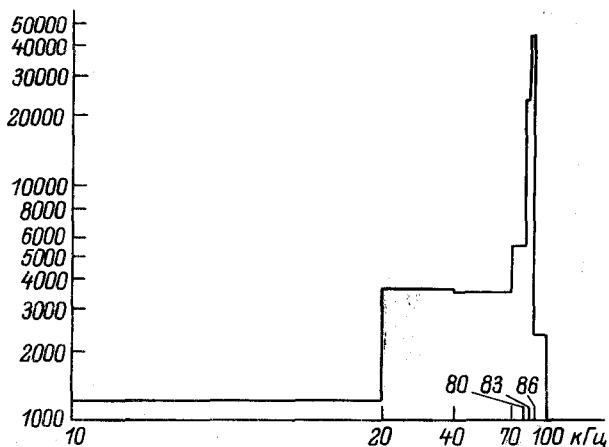


Рис. 28. Частотное распределение нейронов в спиральном ганглии. (По: Bruns, Schmieszek, 1980).

По оси ординат — число нейронов на октаву; по оси абсцисс — частота, кГц.

1972). Нейроны спирального ганглия неравномерно распределены вдоль всей длины улитки. Наибольшая их плотность приходится на участок перехода от первого полувитка улитки ко второму, т. е. на тот участок, где представлены частоты конечной ЧМ-части эхолокационного сигнала (Bruns, Schmieszek, 1980). Базальная область улитки характеризуется низкой плотностью нейронов спирального ганглия (рис. 28). Однако, учитывая частотное представительство на базилярной мембране большого подковоноса, видно, что 3400 нейронов, т. е. 21 % от общего числа нейронов спирального ганглия, представляют узкую полосу частот от 80 до 86 кГц (рис. 28).

Периферические отростки клеток спирального ганглия направляются к волосковым клеткам кортиева органа, причем 80—90 % всех афферентных волокон в улитке подковоноса иннервируют внутренние волосковые клетки, остальные 10—20 % — иннервируют наружные волосковые клетки. Центральные отростки биполярных клеток спирального ганглия входят во внутренний слуховой проход и образуют слуховой нерв (nervus cochlearis), который представляет собой слуховую ветвь VIII пары черепномозговых нервов. Он входит в продолговатый мозг и оканчивается на клетках кохлеарных ядер.

В кохлеарном комплексе подковоносов, так же как и у других животных, можно выделить три отдела: переднее вентральное ядро (nucleus cochlearis ventralis anterior), заднее вентральное ядро (nucleus cochlearis ventralis posterior) и дорсальное ядро (nucleus cochlearis dorsalis), или слуховой бугорок (tuberculum acusticum) (Каменева, 1980; Schweizer, 1981). Граница между этими отделами образована плотным слоем гранулярных клеток. Отмечено, что наибольшее развитие у летучих мышей получают вентральные

кохлеарные ядра, особенно переднее вентральное ядро, а дорсальное ядро сравнительно небольшое, тогда как у крыланов наблюдается обратная картина (Lütgemeier, 1962; Henson, 1970).

С. П. Каменевой (1968, 1974, 1980) было исследовано 30 видов рукокрылых с целью выявления наличия корреляции между строением кохлеарного комплекса у разных видов рукокрылых, их филогенетическим положением, экологическими и эволюционными особенностями. У всех исследованных видов летучих мышей отмечалась однотипность общего плана строения переднего вентрального ядра. Не обнаружено существенных различий в строении этого ядра у летучих мышей по сравнению с другими млекопитающими.

Заднее вентральное кохлеарное ядро летучих мышей в основной части тоже построено по единому плану, свойственному всем млекопитающим, но в зоне, пограничной с дорсальным ядром, у ряда видов найдена особая клеточная группа (Богословская, 1968). Среди гладконосых летучих мышей эта клеточная группа максимально выражена у рыжей вечерницы и длиннокрыла, слабо — у ушана и широкоушки, а у большого трубконоса выявить ее вообще не удалось. Напротив, у подковоноса ее уже можно рассматривать как особое нейронное образование сферической формы со сложной слоистой структурой.

Следующий отдел кохлеарного комплекса — дорсальное кохлеарное ядро — у большого подковоноса в основной своей части имеет типичное слоистое строение подобно дорсальному ядру гладконосых летучих мышей и других млекопитающих. Однако в этом отделе кохлеарного комплекса у большого подковоноса появляется четко обособленная ядерная структура — дополнительное ядро слухового бугорка (Каменова, 1968, 1974), которое располагается над основной частью дорсального ядра и имеет четко выраженную ядерную структуру. Его нейроны средней величины, в основном округлые, рыхло упакованные без определенной ориентации. С появлением в дорсальном ядре у большого подковоноса четко обособленной ядерной структуры — дополнительного ядра слухового бугорка — связывают уникальную подвижность ушных раковин этого вида летучих мышей (Симкин, 1973).

Швейцер (Schweizer, 1981) методом аксонального транспорта пероксидазы хрена исследовал проекции кохлеарных ядер на заднее двуххолмие у больших подковоносов. Показано, что дорсальное кохлеарное ядро дает тонотопическую проекцию на заднее двуххолмие. После инъекции пероксидазы хрена в дорсальные отделы заднего двуххолмия меченые клетки были обнаружены в вентральных отделах дорсального кохлеарного ядра, а после введения в вентральные отделы — меченые клетки найдены в дорсальной и особенно в дорсокаудальной, ядерной области дорсального кохлеарного ядра. Учитывая известную тонотопическую организацию заднего двуххолмия большого подковоноса (Pollak, Schuller, 1981), полученные данные позволяют считать, что высокие частоты представлены в дорсальном и особенно в ядерном дорсокаудаль-

ном отделах дорсального кохлеарного ядра, а низкие — в его вентральном отделе.

Вторым центральным слуховым уровнем является верхнеоливарный комплекс. Это очень сложная многокомпонентная система, осуществляющая бинауральный анализ звуковых сигналов, который лежит в основе локализации источника звука в пространстве. Другая весьма важная его функция состоит в организации обратных влияний на рецепторы кортиева органа посредством прямых и перекрещивающихся оливокохлеарных пучков, и, наконец, здесь происходит взаимодействие с другими бульбарными системами мозга, которое необходимо для ряда ориентировочных рефлексов.

Верхнеоливарный комплекс летучих мышей — это крупное, весьма компактное образование, занимающее всю базальную часть варолиева моста. Детальное нейроанатомическое исследование (Schweizer, 1981) позволило на основе данных по цитоархитектонике и связям значительно уточнить местоположение и номенклатуру различных отделов этого комплекса. Согласно результатам этих исследований верхнеоливарный комплекс большого подковоноса может быть разделен на следующие отделы: латеральное верхнеоливарное ядро, медиальное верхнеоливарное ядро, медиальное ядро трапецевидного тела, окруженное вентральным ядром трапецевидного тела, вентральным периоливарным ядром, латеральным ядром трапецевидного тела, дорсальным периоливарным ядром, антеролатеральным и вентромедиальным периоливарными ядрами (рис. 29). Из всех ядер верхнеоливарного комплекса подковоноса наибольшего развития достигло латеральное верхнеоливарное ядро, получающее волокна от ипси- и контралатеральных вентральных кохлеарных ядер, контралатеральный ввод идет от переднего вентрального кохлеарного ядра через медиальное ядро трапецевидного тела, которое у подковоносов достигает также больших размеров.

Была изучена топографическая схема проекций ядер верхнеоливарного комплекса большого подковоноса на центральное ядро заднего холма. Упорядоченные схемы проекций удалось обнаружить только для латерального и медиального верхнеоливарных ядер. Как у всех млекопитающих, у подковоносов латеральное верхнеоливарное ядро дает билатеральные проекции на центральное ядро заднего холма, а медиальное верхнеоливарное ядро — ипсилатеральные проекции. Причем латеральные отделы латерального верхнеоливарного ядра и дорсальные отделы медиального верхнеоливарного ядра дают проекции на дорсолатеральные отделы центрального ядра заднего холма, т. е. на отделы заднего холма, нейроны которых наиболее чувствительны к низкочастотным звукам. Медиальный отдел латерального верхнеоливарного ядра и вентральный отдел медиального верхнеоливарного ядра посылают свои аксоны в глубинные слои центрального ядра заднего холма, нейроны которых, согласно электрофизиологическим данным, наиболее чувствительны к высокочастотным звукам.

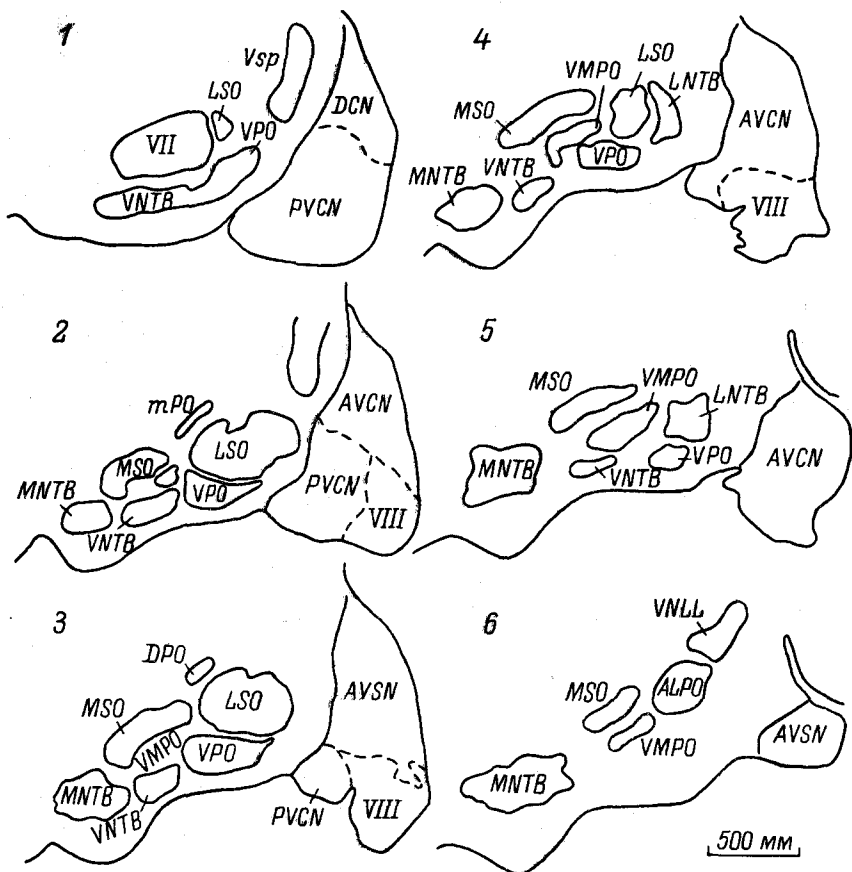


Рис. 29. Схема верхнеоливарного комплекса. Срезы (1—6) через 180 мкм в каудально-ростральном направлении. (По: Schweizer, 1981).

LSO, MSO — латеральное и медиальное верхнеоливарные ядра; MNTB, VNTB, LNTB — медиальное, вентральное и латеральное ядра трапецевидного тела; VPO, DPO, ALPO, VMPO — вентральное, дорсальное, антеролатеральное и вентромедиальное периоливарные ядра; mPO — край периоливар клеточной группы; DCN, AVCN, PVCN — дорсальное, передневентральное и задневентральное ядра кохлеарного комплекса; VNLL — вентральное ядро латеральной петли; V_{sp} — ядро тройничного нерва; VII — моторное ядро лицевого нерва; VIII — корешок слухового нерва.

Аксоны клеток медиального и латерального ядер верхнеоливарного комплекса поднимаются в заднее двуххолмие в составе латеральной петли, которая является сложной волокнистой системой с собственными ядрами. Кроме обширной афферентной части, латеральная петля содержит и эфферентные волокна от вышележащих акустических образований к низшим уровням слухового анализатора.

Детальное исследование В. П. Зворыкина по citoархитектонике и количественным соотношениям ядер латеральной петли, выполненное на разных видах млекопитающих, показало, что

между вентральным и дорсальным ядрами, описанными многими авторами, у ряда видов присутствует еще и промежуточное ядро. Это ядро исключительно развито у животных, воспринимающих ультразвук (Зворыкин, 1969). У большого подковоноса также отчетливо выделяются три ядра латерального лемника, причем промежуточное и вентральное ядра особенно хорошо развиты (Schweizer, 1981).

Вентральное ядро латерального лемника у подковоносов по своим размерам близко к латеральной оливе, что указывает на его важную роль в эхолокации. Аfferентные и эfferентные проекции этого ядра у летучих мышей не исследованы, однако на других млекопитающих показано, что вентральное ядро латеральной петли получает двойную иннервацию — от верхнеоливарного комплекса и от кохлеарных ядер (Fernandes, Karapas, 1967; Warr, 1969; Browner, Webster, 1975).

Промежуточное ядро латеральной петли у летучих мышей связано со слуховой функцией, так как оно дает проекцию на заднее двуххолмие и получает проекции от кохлеарных ядер и верхнеоливарного комплекса. Согласно данным многих авторов, основная часть волокон латеральной петли идет в заднее двуххолмие, меньшая их часть оканчивается во внутреннем коленчатом теле, а также в переднем двуххолмии.

Заднее двуххолмие среднего мозга (*colliculus inferior*) является сложным рефлекторным центром слуховой системы. Основную его часть составляет массивное овальной формы центральное ядро, представленное густым скоплением клеток различной формы и величины. Среди них выделяются длинноаксонные клетки мультиполярной и веретенообразной формы и короткоаксонные звездчатые клетки (Sajal, 1909; Зворыкин, 1963, и др.).

Заднее двуххолмие среднего мозга летучих мышей настолько велико, что видоизменяет общий вид мозга рукокрылых, и особенно форму среднемозгового отдела. По данным М. Ф. Никитенко (1971), относительная величина заднего двуххолмия у летучих мышей почти в 100 раз превышает соответствующие образования у грызунов. Большие размеры сочетаются с увеличением количества в нем клеточных элементов и густотой их расположения. Однако нейронный состав заднего двуххолмия летучих мышей остается тем же, что и у других млекопитающих (Суховская, 1966).

Задний холм большого подковоноса состоит из мощного центрального ядра, окруженного меньшей кортикоидной полоской, в которой выделяют периферическое и наружное ядра (Schweizer, 1981). Между обоими холмами лежит интернуклеарная кора, образующая спайку задних холмов. Кроме того, у больших подковоносов было выделено еще и заднее ядро, которое, по-видимому, не имеет гомологов у других млекопитающих. Располагается оно в каудальной части заднего холма и отдельно от центрального ядра областью с чрезвычайно низкой клеточной плотностью. Данное ядро состоит в основном из плотно упакованных небольших клеток округлой формы.

Детальное изучение афферентных и эфферентных связей заднего двухолмия большого подковоноса показало, что за исключением медиального ядра трапецевидного тела все периферические слуховые ядра дают проекцию на заднее двухолмие, что создает 15 различных вводов от нижележащих слуховых центров в это образование среднего мозга (Neuweiler, 1980) (рис. 30).

Основная часть восходящих волокон латерального лемника дает проекции на центральное ядро заднего холма, причем эти проекции тонотопически упорядочены. В дорсальном отделе центрального ядра представлен частотный диапазон от 10 до 80 кГц, а область частот от 70 кГц и выше соответствует вентральному отделу. В задних холмах, как и во всех слуховых центрах, частотный диапазон от 80 до 86 кГц представлен избыточно, что, очевидно, является результатом соответствующего расширения этой частотной области на базилярной мембране.

У эхолоцирующих летучих мышей слуховая информация, на основе анализа которой строится определенная форма поведения, должна трансформироваться в конечном итоге в двигательные команды. Связь между слуховой и двигательной системой у подковоносов осуществляется благодаря обширным проекциям заднего двухолмия на латеральные ядра моста, которые связаны с исключительно гипертрофированной долей и червем мозжечка. Колликулярные проекции идут также в ретикулярную формацию ствола и в глубинные слои переднего двухолмия. По всей видимости, эти проекции несут мультисенсорную и моторную функции. Кроме того, показана связь заднего двухолмия с центральным серым веществом, электростимуляция которого вызывает эхолокационные сигналы (Suga et al., 1973; Suga, Schlegel, 1973; Schuller, 1979). Связь между слуховой и вокализационной системами чрезвычайно важна для эхолокационной системы летучих мышей, которые изменяют свои эхолокационные сигналы в соответствии с ориентационной ситуацией.

Аксоны клеток заднего холма образуют крупный пучок волокон — ручку заднего холма, — который направляется в медиальное коленчатое тело. Часть аксонов идет через спайку в противоположный холм и в противоположное коленчатое тело.

Медиальное коленчатое тело (*corpus geniculatum mediale*) (МКТ) является таламическим центром слуховой системы. Вся афферентация, поступающая в слуховую кору по специфическому слуховому пути, проходит через МКТ. Большая часть подвергается в нем синаптическому переключению. Следовательно, МКТ — важный интегративный центр слуховой системы, принимающий активное участие в анализе звуковых раздражителей. Оно имеет сложную нейронную организацию, обеспечивающую взаимодействие в нем восходящих афферентных и нисходящих кортикофугальных импульсов. О внутренней структуре МКТ летучих мышей и характере ее изменчивости у разных видов практически ничего не известно, кроме того, что оно хорошо развито у всех представителей этой группы рукокрылых.

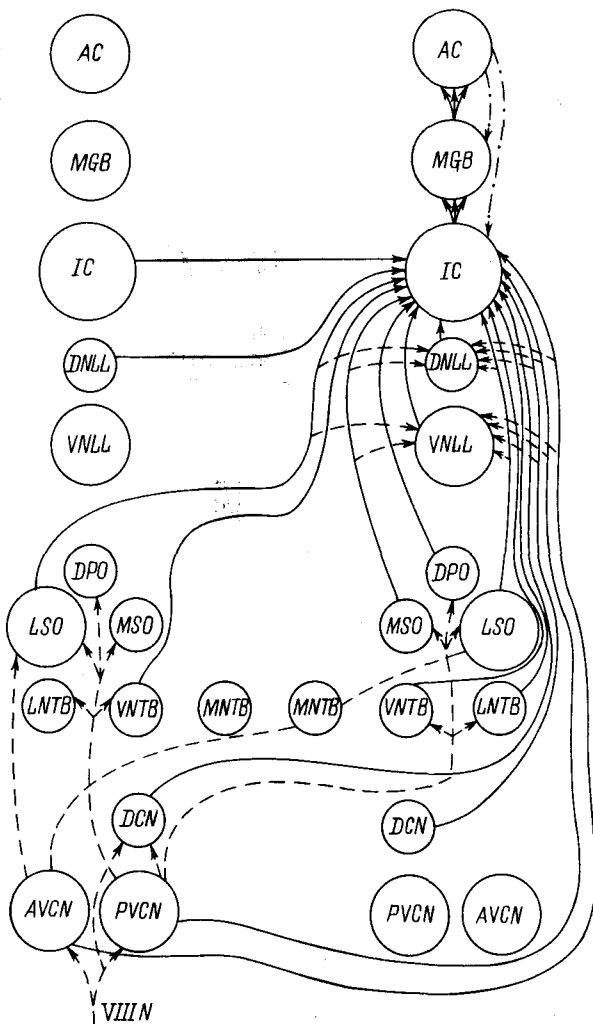


Рис. 30. Схема восходящего слухового пути летучей мыши. (По: Neuweiler, 1980).

DNLL — дорсальное ядро латеральной петли; *VNLL* — вентральное ядро латеральной петли; *IC* — заднее двуххолмие; *MGB* — медиальное коленчатое тело; *AC* — слуховая область коры. Остальные обозначения см. на рис. 29.

Пейпес (Perez, 1936), изучая эволюцию МКТ у млекопитающих, отметил, что оно достигает крупных размеров у летучих мышей и состоит из двух частей: дорсальной и медиальной. При более детальном изучении нейронной организации МКТ летучих мышей в нем были выделены три отдела: дорсальный, медиальный и вентральный (Жарская, Толченова, 1979; Константинов, Бурикова, 1983).

Методом антероградного аксонального транспорта пероксидазы хрена в сочетании с электрофизиологическим было показано, что как у большого подковоноса (Жарская, Толченова, 1979; Schweizer, Radke, 1980), так и у остроухой ночницы (Константинов, Бурикова, 1983) все три ядра МКТ проецируются на слуховую область коры. При этом вентральное ядро проецируется на всю слуховую кору и его связи четко упорядочены. Так, дорсальный отдел вентрального ядра проецируется в ростральные, а вентромедиальный — в каудальные участки слуховой коры.

При исследовании нисходящих проекций слуховой области коры на МКТ большого подковоноса установлено, что все отделы МКТ данного вида летучих мышей получают кортикофугальные волокна, но в большей степени это относится к вентральному отделу МКТ.

В МКТ большого подковоноса выделено два типа нейронов: специфические слуховые и неспецифические полисенсорные. Основная часть слуховых нейронов располагается в вентральном отделе МКТ. Таким образом, вентральный отдел МКТ у летучих мышей, так же как и у других животных, является специфическим отделом таламуса (Жарская, Толченова, 1979).

У рукокрылых из всех формаций неокортекса выделяется височная область, относительные размеры которой у летучих мышей значительно больше, чем у всех других отрядов млекопитающих (Никитенко, 1969). Именно в височной области и находится корковый отдел слухового анализатора.

Слуховая кора подковоносов имеет типичное для слуховой области коры млекопитающих 6-слойное строение. Наиболее широким и крупноклеточным является слой V, а слои II, III и IV развиты слабо и плохо разделяются. Нейронный состав аналогичен областям коры других млекопитающих (Schweizer, Radtke, 1981).

Слуховая кора больших подковоносов получает проекции от МКТ, а также из медиального и латерального задних таламических ядер. Она реципрочно связана с контралатеральной слуховой областью и с МКТ, а также проецируется на заднее двухолмие. Следовательно, слуховая область коры осуществляет контроль за средне мозговым и таламическим уровнями слуховой системы. Хотя не выявлены связи слуховой области коры больших подковоносов с нижележащими отделами слухового анализатора, однако данные, полученные на остроухих ночницах, свидетельствуют о том, что ряд проекционных путей идет от слуховой области коры к латеральной петле, комплексу верхнеоливарных ядер (преимущественно к латеральной оливе), вентральному кохлеарному ядру (Бурикова, 1971).

В электрофизиологических экспериментах, выполненных как на больших подковоносах, так и на остроухих ночницах, показано, что при функциональном выключении коры в задних холмах происходит уменьшение латентного периода и увеличение амплитуды ответов на ультразвуковые стимулы, а в слуховом нерве

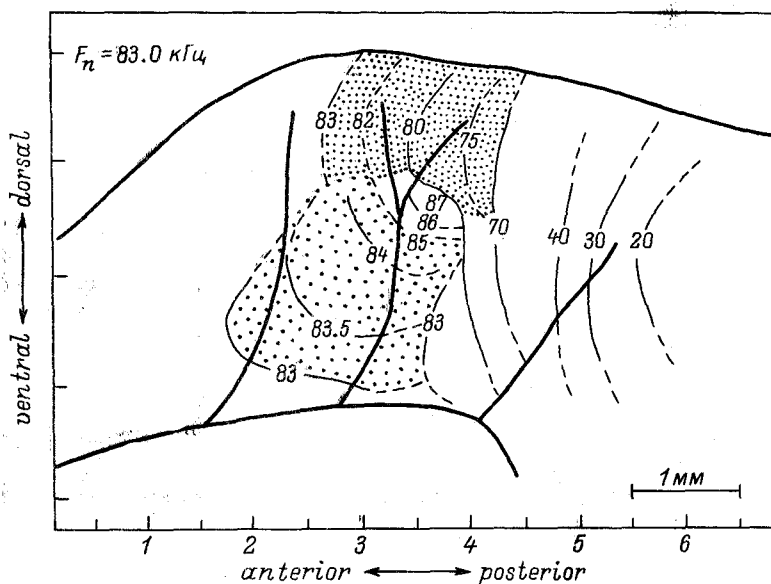


Рис. 31. Тонотопическая организация слуховой области коры большого подковоноса. (По: Ostwald, 1980).

Менее темные участки — области обработки ПЧ-части, более темные — ЧМ-части экосигнала.

понижаются пороги суммарного потенциала действия. Следовательно, все отделы слуховой системы, включая и ее входные звенья, в норме контролируются корковыми аппаратами (Айрапетьянц и др., 1973; Куликов, 1973). Были обнаружены связи слуховой области коры с неспецифическими образованиями мозга, а именно с амигдалой и с фронтальной корой (Schweizer, Radtke, 1980).

У летучих мышей, так же как и у других животных, слуховая кора организована тонотопически, причем частоты, наиболее важные для данного вида, представлены избыточно (Suga, 1965; Ostwald, 1980; Suga, Neill, 1980).

У подковоносов (Ostwald, 1980) непропорциональность в частотном представителе выражена особенно сильно. Наибольшее представительство в коре большого подковоноса имеет зона обработки ПЧ-компонента, в которой представлены частоты от частоты покоя до +2 кГц. В этой зоне контурные линии оптимальных частот огибают друг друга полукругом таким образом, что частота покоя оказывается снаружи (рис. 31). В других областях слуховой коры, в том числе и в зоне обработки ЧМ-компонента сигнала, нейроны, имеющие одинаковые характеристические частоты, организованы в дорсовентральных пластинах с понижением частоты в rostrocaudальном направлении.

Имеющиеся в литературе данные позволяют заключить, что общий план строения слуховых центров летучих мышей, и в част-

ности подковоносов, и неэолоцирующих млекопитающих в основном совпадают, отличительной особенностью первых является гипертрофия всех слуховых образований мозга и в особенности передне- и заднецентрального кохлеарных ядер, медиального трапециевидного тела, латерального верхнеоливарного ядра, вентрального ядра латеральной петли, центрального ядра заднего холма, медиального коленчатого тела и слуховой коры.

Наибольшим видовым изменениям подвергся нейронный состав кохлеарного комплекса. Именно в этом отделе слухового анализатора у подковоносов обнаружено дополнительное ядро слухового бугорка и слоистая структура, расположенная дорсально между задним вентральным ядром и дорсальным ядром кохлеарного комплекса. Кроме того, во всех отделах слухового анализатора большого подковоноса наибольшее развитие получили те структуры, нейроны которых настроены на восприятие частот эхосигнала.

РЕГУЛЯЦИЯ ЭХОЛОКАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ НА УРОВНЕ ВЫСШИХ СЛУХОВЫХ ЦЕНТРОВ

С целью изучения нервных механизмов регуляции доплеровской эхолокационной системы подковоносов нами были проведены серии экспериментов, в которых исследовалось влияние разрушения различных отделов слуховой системы на параметры зондирующих локационных сигналов и на предельную дальность обнаружения неподвижных объектов, а также на работу эхолокационной системы подковоносов в условиях обнаружения и слежения за движущимися объектами (Константинов и др., 1979; Мовчан, 1980, 1981, 1984; Мовчан, Бурикова, 1982; Константинов, Мовчан, 1984, 1986; Бурикова, Мовчан, 1986). Основное внимание в нашей работе было уделено слуховой области коры и заднему двухолмию среднего мозга, т. е. тем отделам слухового анализатора, которые, по имеющимся электрофизиологическим данным, принимают непосредственное участие в работе доплеровской эхолокационной системы (Schuller, 1976; Schuller, Pollak, 1979; Ostwald, 1980; Pollak, Schuller, 1981).

6.1. Влияние разрушения мозговых центров на предельную дальность обнаружения цели

При исследовании функциональной значимости слуховой области коры и задних холмов четверохолмия в регуляции эхолокационной системы особое внимание было обращено на изучение работы локационной системы подковоноса в процессе обнаружения проводочной преграды. Использование такого теста позволило определить предельную дальность обнаружения предметов, являющуюся одной из основных характеристик эхолокационной системы.

Определение дальности обнаружения проволок в норме проводилось на энуклеированных больших подковоносах в звукоизолированной антиреверберационной камере размером $2 \times 3 \times 2$ м. В ходе опытов животные обучались совершать полеты по прямой траектории с места старта на посадочную площадку, расположенную на противоположной стене камеры, где они получали пищевое подкрепление (мучных червей). В каждом опыте интактные летучие мыши совершали от 15 до 30 таких пролетов. После выработки у животных прямолинейной траектории полета (спустя

3—4 опыта) на определенном расстоянии от места старта поперек камеры устанавливалась большая вращающаяся рама (2×2 м), одна половина которой имела ряд вертикально натянутых (с шагом 4.5 см) проволоку диаметром 0.9 мм. В ходе опыта положение проволочной преграды (левое или правое) менялось в случайном порядке. Перед животными ставилась задача обнаружить с места старта проволочную преграду и перелететь на посадочную площадку через свободную от проволок часть камеры. С целью исключения возможности изменять направление движения животного во время полета была натянута вертикальная разграничительная сетка, соединяющая место старта с осью вращения рамы. За разграничительной сеткой (в районе оси вращения рамы) устанавливался конденсаторный микрофон измерительного биоакустического комплекса. Эксперименты, проведенные на интактных животных, показали, что предельная дальность обнаружения проволоки диаметром 0.9 мм у больших подковоносов составляет 130—140 см (при вероятности обнаружения 0.75).

Слуховая область неокортекса разрушалась методом термокоагуляции. Последующий морфологический анализ мозга показал, что слуховая область коры удалена полностью билатерально. В структуре клеток внутреннего коленчатого тела обнаружены резкие изменения. Большая часть нейронов погибла. Нормальных клеток крайне мало, и располагались они в основном в дорсальном, медиальном и каудальном отделах внутреннего коленчатого тела. Операция заметно не повлияла на способность летучих мышей к маневренному полету, однако в поведении оперированных животных обнаруживались существенные отличия. Так, в начале первого опыта (10—15 полетов) подковоносы не садились на тонкую (диаметром 2 мм) проволочную раму посадочной площадки, где получали пищевое подкрепление, а, долетев до нее, круто поворачивали и цеплялись за стену камеры. В дальнейшем, на протяжении 10—11 опытов, зверьки садились на гладкий стержень-держатель финишной площадки, диаметр которого был равен 6 мм, хотя посадка на него требовала большей маневренности. Посадка на держатель у интактных животных ни разу не наблюдалась. К 11—12-му опыту оперированные летучие мыши стали цепляться и за финишную площадку.

Проведенные эксперименты показали, что удаление слуховой области коры у летучих мышей приводит в первые послеоперационные дни к резкому уменьшению предельной дальности обнаружения проволочной преграды (в среднем на 58.6 % по сравнению с нормой). В последующие послеоперационные дни наблюдалось увеличение дальности обнаружения преграды (рис. 32, А). Начиная с 13—15-го послеоперационного дня величина предельной дальности обнаружения практически не увеличивалась и составляла в среднем по всем животным 110 см. При этом уровень правильных реакций подковоносов на преграду, находящуюся в 110 см от животного, варьировал в пределах 73—86 %. Лишь к 37-му послеоперационному дню предельная дальность обнаружения у ле-

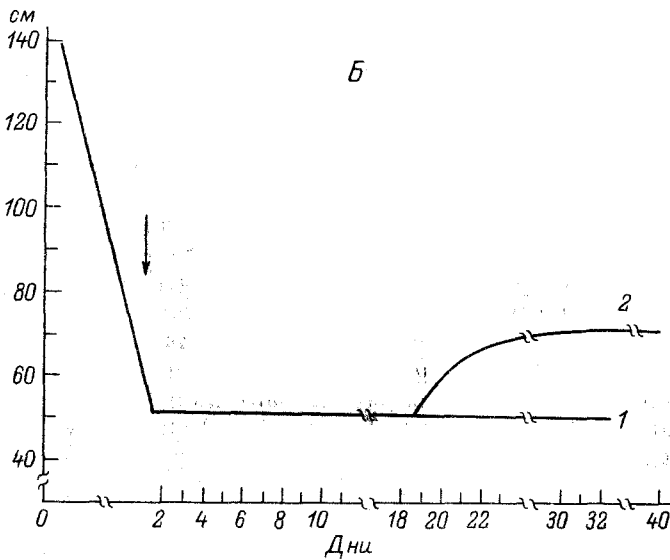
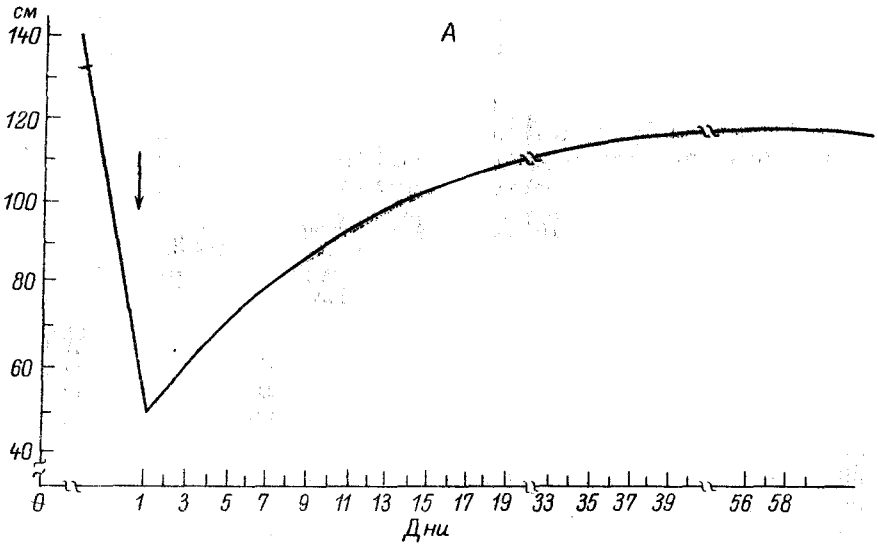


Рис. 32. Изменение предельных дальностей обнаружения преграды большими подковоносами после выключения слуховой области коры (А) и после разрушения заднего двуххолмия (Б). (По Мовчан).

По оси ординат — дальность обнаружения, см; по оси абсцисс — дни после операции. Стрелка — момент операции. На А — усредненные данные по трем животным. На Б: 1 — усредненные данные по животным № 23 и 24, 2 — животное № 40.

тучей мыши № 35 достигла 120 см (при норме 130 см), однако в дальнейшем на протяжении всего периода наблюдений эта величина иногда понижалась до 110 см. В среднем процент правильных реакций при дальности до преграды в 120 см у этого животного составлял 77, у двух других 74 и 69. Полученный эффект можно было бы связать с понижением чувствительности эхолокационных способностей летучих мышей. Однако последующие эксперименты это предположение не подтвердили. Так, при замене проволоки диаметром 0.9 мм на проволоки диаметром 3 мм у оперированных животных резко возрастала дальность обнаружения препятствия.

Таким образом, выключение слуховой области коры в первые послеоперационные дни приводило к резкому (до 41.4 % от нормы) уменьшению предельной дальности эхолокационного обнаружения летучими мышами неподвижных предметов. При этом пороговая интенсивность отраженного сигнала возрастала на 20 дБ, т. е. чувствительность эхолокационной системы ухудшалась на 20 дБ. В последующие дни предельная дальность обнаружения увеличивалась, однако полного восстановления дооперационного уровня не происходило. Уменьшение чувствительности эхолокационной системы по сравнению с нормой составляло 5 дБ.

Эксперименты с большими подковоносами, у которых разрушались оба задних холма, проводились начиная со второго (животное № 40) и третьего (животные № 23 и 24) дня после операции. В первый опытный день зверьки могли совершать маневренный полет в условиях экспериментальной камеры, однако летали крайне неохотно, полет их был замедленным, а перед совершением каждого пролета они подолгу исследовали окружающее их пространство. Двустороннее разрушение заднего двуххолмия заметно повлияло и на траекторию полета подопытных животных: на протяжении первых 9—10 дней после операции подковоносы во время экспериментов не делали попыток сесть на финишную площадку, а, пролетев мимо проволочной преграды, сразу садились на ближайшую стенку камеры. Предельная дальность обнаружения в первый опытный день составляла 40—50 см. У двух животных (№ 23 и 24) она не менялась на протяжении всего периода экспериментов (32 дня) (рис. 32, Б). Однако у зверька № 40 предельная дальность, начиная с 5-го дня, стабильно составляла 50 см, к 20-му дню после операции увеличивалась до 60 см, а к 32-му дню до 70 см. В дальнейшем на протяжении всего периода наблюдений (40 дней) отмечались колебания значений предельной дальности в пределах 60—70 см (рис. 32).

Как и в случае разрушения коры, перед животными ставилась задача обнаружения преграды, состоящей из проволоки большого диаметра (3 мм). Все оперированные животные обнаруживали данную преграду с большого расстояния. Морфологический анализ мозга показал, что у всех летучих мышей заднее двуххолмие разрушено практически полностью, лишь у подковоноса № 40 уцелели небольшие участки латерального отдела заднего двуххолмия.

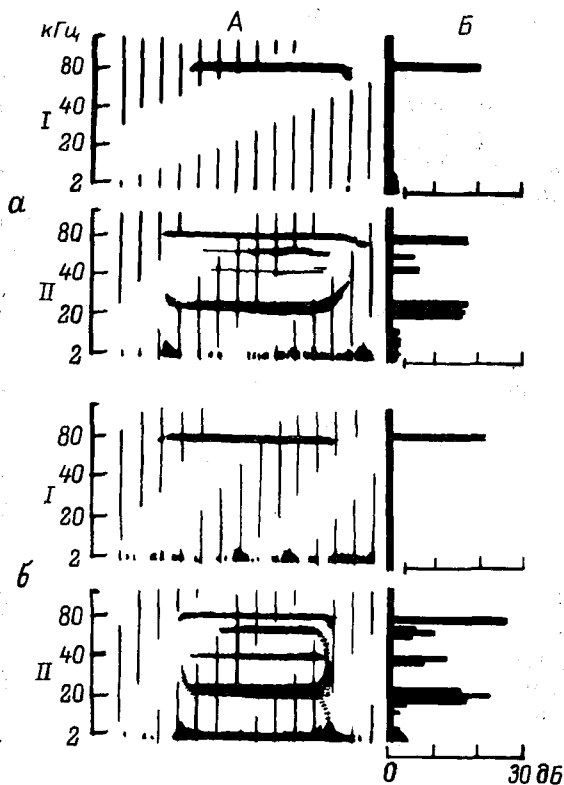


Рис. 33. Динамические спектрограммы (А) и амплитудно-частотные спектры (Б) локационных импульсов двух больших подковоносов (а, б) до (I) и после (II) разрушения заднего двуххолмия. (По: Мовчан, 1984).

На А: по оси ординат — частота, кГц; вертикальные отрезки — метки времени (6 мс); на Б: по оси абсцисс — уровень спектральных составляющих, дБ; по оси ординат — частота, кГц.

Таким образом, полное удаление заднего двуххолмия приводило к необратимому уменьшению предельной дальности обнаружения неподвижных предметов до величины, составляющей 38.5 % от нормы, что соответствует ухудшению чувствительности эхолокационной системы на 20 дБ.

6.2. Влияние выключения слуховых центров на функционирование излучающей системы

К настоящему времени накоплено достаточно много фактов, которые однозначно указывают на существование тесной функциональной связи между слуховым анализатором и голосовым аппаратом летучих мышей (Suga et al., 1973; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Neuweiler, 1980). Однако сведения о конкретной

роли различных отделов слухового анализатора в формировании локационных сигналов отсутствуют.

Проведенные нами исследования (Мовчан, 1980, 1984; Константинов, Мовчан, 1984, 1986) показали, что разрушение слуховой области коры и внутренних коленчатых тел, выключение с помощью аппликации КС1 всего неокортекса, частичное разрушение заднего двухолмия (очаг разрушения локализовался либо в каудальных, либо в дорсальных, либо в дорсолатеральных отделах заднего двухолмия) и полное разрушение одного заднего холма не приводят к заметным изменениям как в частотных, так и во временных характеристиках зондирующих эхолокационных сигналов больших подковоносов. Полное же разрушение заднего двухолмия сопровождается резкими нарушениями в частотных характеристиках сигналов. Так, сидящие неподвижно оперированные животные не могли на протяжении всего срока наблюдения после операции (т. е. в течение 3 мес) удерживать частоту заполнения ПЧ-части локационных сигналов с той же точностью, что и в норме. После операции значения частоты заполнения ПЧ-части колебались в среднем в пределах ± 280 Гц.

При переходе летучих мышей на активный режим работы эхолокатора обнаруживалась еще одна особенность сигналов. В этой ситуации отмечалось повышение (на 500—1200 Гц) частоты ПЧ-части зондирующих сигналов, в то время как у интактных больших подковоносов в аналогичных ситуациях наблюдалось незначительное (на 100—150 Гц) понижение частоты.

Полное выключение заднего двухолмия у подковоносов оказало заметное влияние и на частотные спектры излучаемых локационных сигналов, которые в данном случае содержали большое число низкочастотных и высокочастотных составляющих. При этом большая часть энергии соответствовала низкочастотным спектральным составляющим (рис. 33). Значения частот спектральных составляющих и их количество в сигналах изменялось от опыта к опыту. У всех прооперированных летучих мышей частота энергетически наиболее выраженной низкочастотной составляющей в сигнале варьировала в пределах 8—45 кГц. Такие изменения в физических характеристиках локационных сигналов были необратимы и отмечались на протяжении всего периода наблюдений. При анализе временных параметров сигналов не удалось выявить достоверных различий по сравнению с нормой. Все это несомненно указывает на то, что между задним двухолмием и голосовым аппаратом летучих мышей существует тесная функциональная связь, обеспечивающая точность поддержания частотного заполнения локационных сигналов.

В ранее проведенных физиологических исследованиях было показано, что частотные заполнения в сигналах регулируют верхнегортанные нервы, иннервирующие перстневидно-щитовидную мышцу гортани (Константинов, 1973; Schuller, Suga, 1976). Следовательно, заднее двухолмие имеет функциональные связи с ядром верхнегортанных нервов. Для выявления морфологического суб-

страта, обеспечивающего эти связи, мы использовали метод антероградной дегенерации аксонов (Бурикова, Мовчан, 1986). После электрокоагуляции заднего двуххолмия распавшиеся аксоны и претерминали наблюдались в области двоякого ядра продолговатого мозга, т. е. нам удалось выявить прямую связь заднего холма с нейронами этого ядра. Однако число дегенерирующих аксонов было незначительным. Следовательно, заднее двуххолмие оказывает координирующее влияние на перстневидно-щитовидную мышцу гортани в основном опосредованно, через дополнительные структуры. Такими структурами могут быть центральное серое вещество и ретикулярная формация, так как они имеют обширные связи с задним холмом и их электростимуляция вызывает видоспецифические локационные сигналы (Suga et al., 1973).

6.3. Участие слуховых центров в регуляции эхолокационной системы в условиях, моделирующих курсирующий полет

Одним из этапов или поведенческой ситуацией в активной деятельности летучих мышей, неразрывно связанной с использованием эхолокации, является курсирующий полет, чаще всего обусловленный поиском добычи. При этом животные сталкиваются с решением ряда жизненно важных задач, включающих в себя обнаружение и определение местоположения как окружающих предметов, так и объектов охоты, оценку их относительной скорости движения и скорости движения самого животного. Причем последняя задача является первостепенной, поскольку одной из важнейших характеристик реального мира является движение. Именно поэтому способность животных активно соотноситься с окружающей средой, чутко и точно реагировать на любое ее изменение определяет их адекватное, целесообразное поведение в пространстве. При этих условиях в процессе пространственной ориентации одной из основных функций эхолокационной системы животных становится определение скорости и динамики изменения пространственных координат окружающих объектов.

Однако при исследовании эхолокации у летающих подковоносов появляется ряд неразрешимых технических трудностей, в первую очередь связанных с тем, что невозможно регистрировать неискаженные (за счет эффекта Доплера) зондирующие сигналы, излучаемые животными в полете. Поэтому нами была разработана и используется методика искусственного перемещения животных в пространстве, обеспечивающая приближенный к естественному эхолокационный процесс (Константинов и др., 1978). Эксперименты проводились главным образом с применением этой методики, которая подробно описана в гл. 3. Во время экспериментов по выявлению влияния разрушения различных отделов слуховой системы на работу эхолокатора летучих мышей животные в течение одного опытного дня подверглись 15—20 испытаниям, заклю-

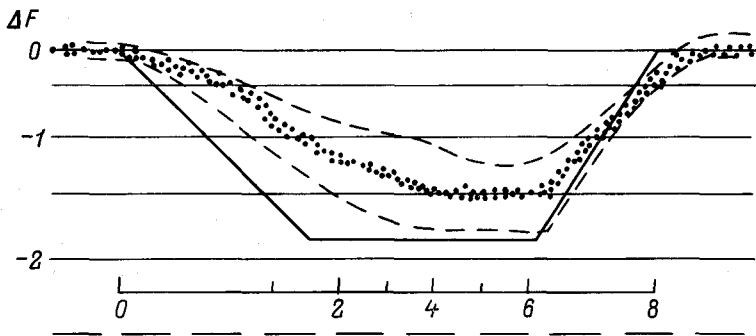


Рис. 34. Компенсация доплеровских частотных сдвигов подковоносами в условиях моделирования полета при скорости движения животного 3.9 м/с.

Точки — значение частоты ПЧ-части отдельных локационных сигналов в различные моменты движения животного (данные по 10 проездам); *прерывистые линии* на графике ограничивают область варьирования, полученную на 51 животном; *сплошная линия* — расчетное изменение величины доплеровских частотных сдвигов эхосигнала, ΔF — изменение частоты заполнения ПЧ-части сигнала, кГц. *Внизу: сплошная линия* — отметка движения в метрах с учетом временного масштаба, *прерывистая* — отметка времени (период 0.3 с).

чающимся в перемещении зверьков на тележке или перемещении уголкового отражателя. При изучении влияния выключения неокортекса на работу эхолокационной системы в каждый опытный день делали по 15 таких испытаний до аппликации КС1 и спустя 10 мин после аппликации.

Функционирование доплеровской эхолокационной системы в норме (до операции) изучалось на 51 большом подковоносе. Закрепленные в станке животные до начала движения излучали сигналы с типичными для вида характеристиками. Первая достоверная реакция после начала движения наблюдалась спустя 150—200 мс. Далее на всем участке равноускоренного движения изменение частоты излучаемых сигналов в процессе компенсации доплеровских сдвигов носило линейный характер, т. е. происходило по тому же закону и с той же скоростью, что и теоретически ожидаемое снижение, необходимое для компенсации доплеровских сдвигов (рис. 34). К моменту перехода на участок равномерного движения в зависимости от животного значения частоты ПЧ-части сигналов колебались в пределах 0.7—1.3 кГц. На участке равномерного движения со скоростью 3.9 м/с величина компенсации достигла своего максимального значения (1.2—1.8 кГц), а спустя 100 мс после начала торможения происходило повышение частоты заполнения ПЧ-части сигнала. Исходных значений (соответствующих периоду покоя животного) частота заполнения сигналов достигала спустя 300—500 мс после прекращения движения (рис. 34).

Необходимо подчеркнуть, что в процессе движения животного происходит характерное для больших подковоносов в естественных

условиях при подлете к цели резкое возрастание частоты следования зондирующих ультразвуковых сигналов от 3—6 до 8—13 имп/с и одновременное уменьшение их длительности от 60 до 30 мс. В большинстве случаев во время движения эхолокационные сигналы группируются в пачки по 2—3, а иногда и 4 импульса в каждой.

6.3.1. Влияние выключения слуховой области коры

Как указывалось выше, для обеспечения оптимальной работы эхолокатора, работающего на принципе доплеровской системы, одним из главных условий является высокая точность частотного анализа принятых сигналов. Многочисленные экспериментальные исследования, выполненные в основном на человеке, обезьяне и хищных млекопитающих (кошки, собаки), позволяют считать, что слуховая кора не имеет решающего значения в анализе частоты и интенсивности стационарных сигналов (Thompson, 1960, 1964; Беленков, 1965; Меринг, 1967; Бару, 1977, и др.). Однако слуховая кора играет важную роль в оценке таких признаков звуковых сигналов, как длительность, форма огибающей, временная последовательность и ритмический узор, а также частично в осуществлении реакций, основанных на бинауральном взаимодействии (Diamond, Neff, 1957; Гершуни, 1963; Kelly, Whitfield, 1971; Альтман, 1972; Бару, Шмигидина, 1976; Бару, 1978, и др.). Особенно следует подчеркнуть, что разрушение слуховой коры приводит к избирательному повышению порогов обнаружения и различных коротких звуков (Гершуни, 1963, 1967; Бару, 1966, 1967). В связи с этим по отношению к летучим мышам вопрос о роли слуховой области коры особенно актуален, учитывая короткую длительность локационных сигналов (а следовательно, и приходящего эха), а также быструю последовательность их изменений.

В данных экспериментах при исследовании роли коры изучалось влияние на функционирование доплеровской эхолокационной системы летучих мышей выключения как слуховой зоны коры, так и всего неокортекса (Мовчан, Бурикова, 1982). На основании полученных физиологических данных всех билатерально оперированных животных можно разделить на три группы. К первой группе относятся животные, у которых операция не повлияла на работу доплеровской эхолокационной системы, ко второй — летучие мыши с незначительными нарушениями процесса компенсации доплеровских частотных сдвигов, к третьей — с глубокими нарушениями этого процесса.

Первая группа объединяет подковоносов, которые при перемещении в первый же послеоперационный день компенсировали доплеровские сдвиги в эхосигнале с той же точностью, что и до операции. Сохранилась и общая картина процесса компенсации. Морфологический анализ показал, что у животных этой группы были разрушены лишь ростральные отделы слуховой коры.

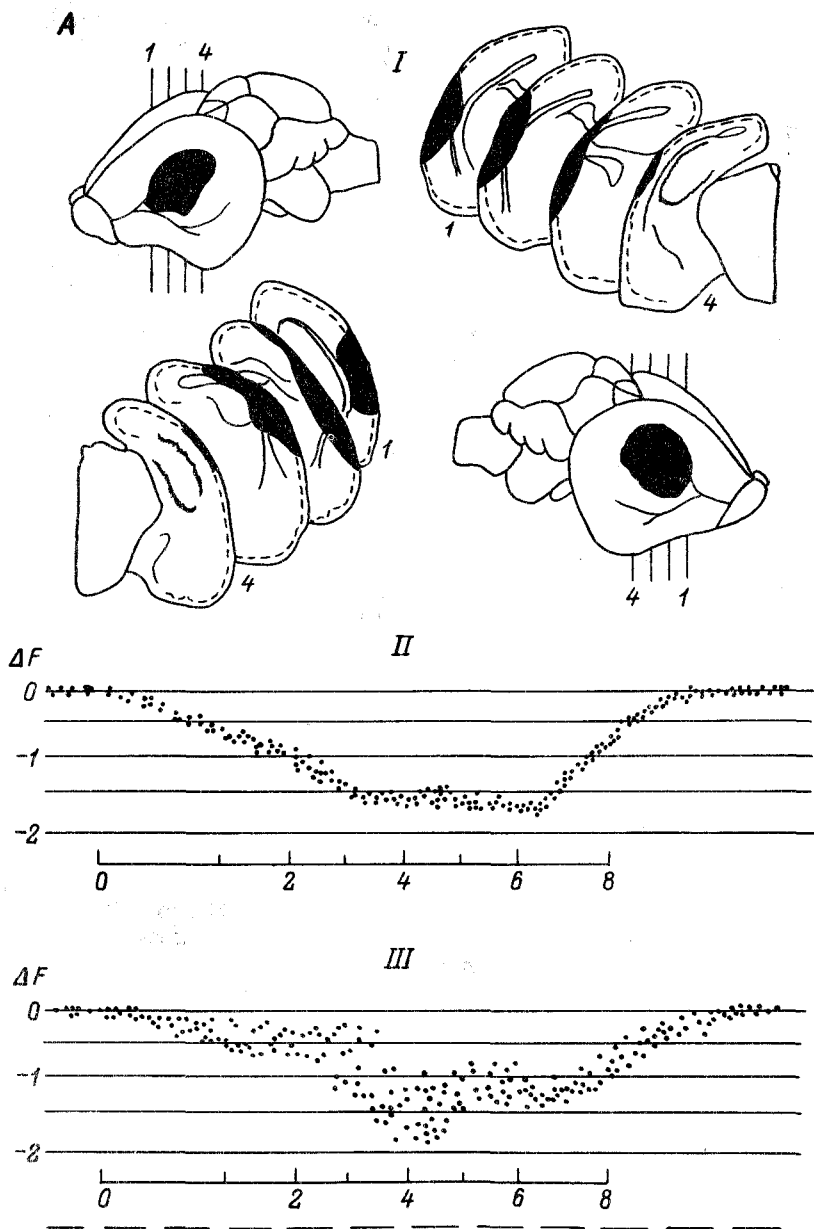


Рис. 35. Изменение частоты заполнения зондирующих сигналов при движении большого подковоноса до (*II*) и после (*III*) частичного (*A*) и полного (*B*) билатерального и одностороннего (*B*) разрушения слуховой области коры (данные по 7 проездам). (По: Мовчан, Бурикова, 1982).

I — степень разрушения, 1—4 — номера срезов. Остальные обозначения те же, что на рис. 34.

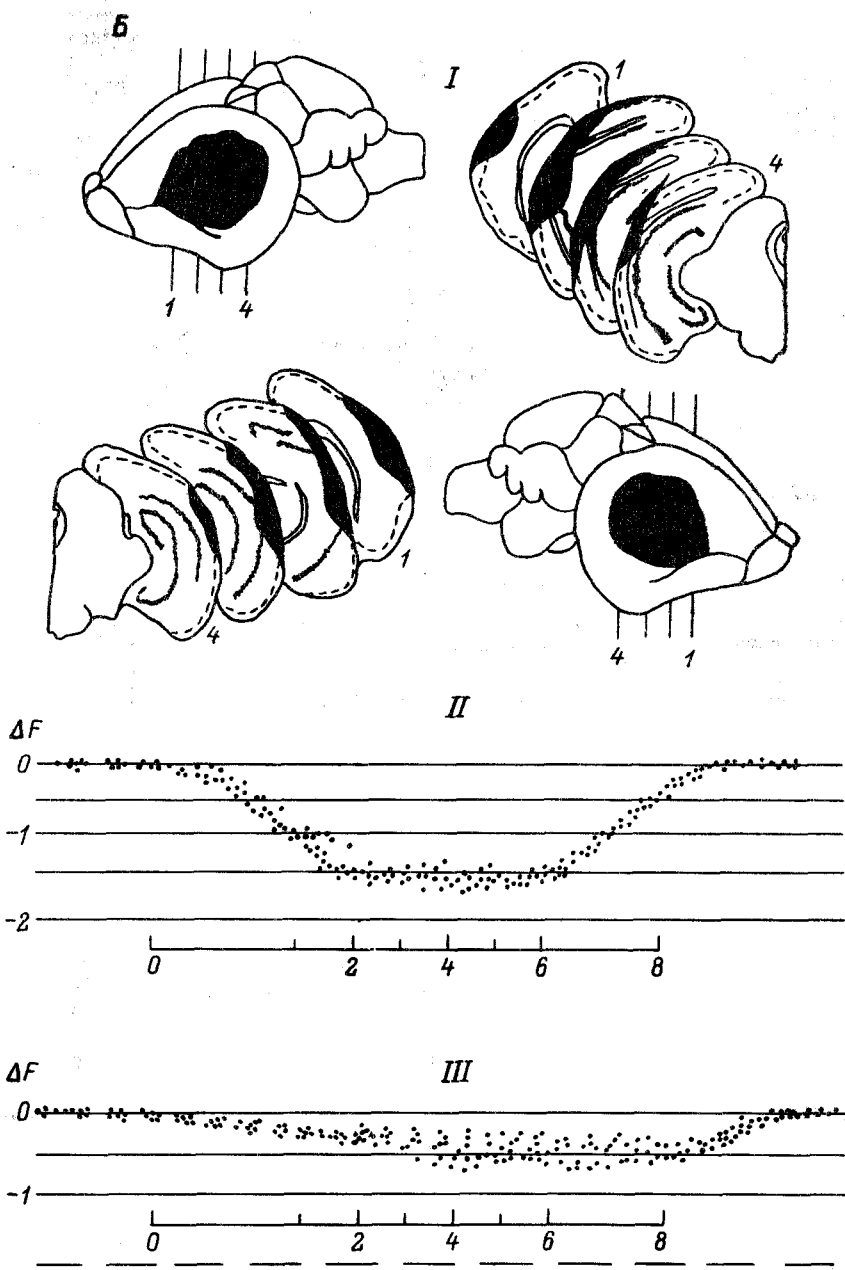


Рис. 35 (продолжение).

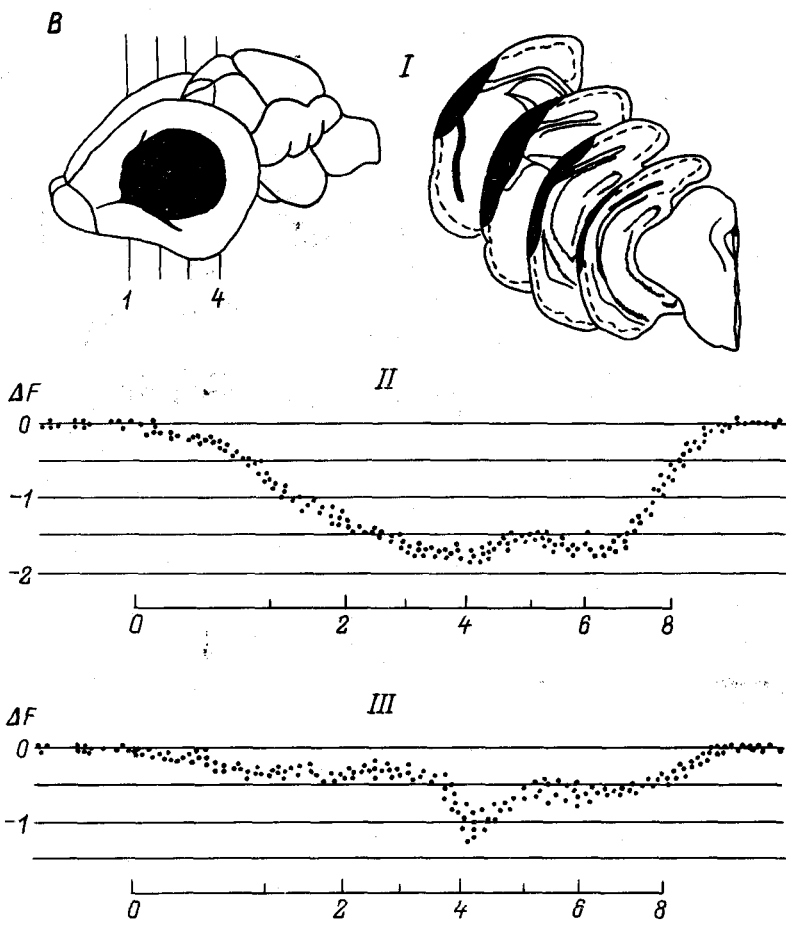


Рис. 35 (продолжение).

Ко второй группе животных относятся летучие мыши, у которых в первый послеоперационный день процессу движения сопутствовало лишь незначительное (на 100—150 Гц) понижение частоты ПЧ-части сигналов, являющееся, на наш взгляд, проявлением ориентировочной реакции. Только на третий послеоперационный день наблюдалось несколько большее, чем при ориентировочной реакции, понижение частоты ПЧ-части сигнала, в среднем на 300 Гц. В последующие дни максимальное значение величины компенсации при движении животного постепенно увеличивалось и к 21—25-му дню достигало уровня, достоверно не отличающегося от нормы. Однако, несмотря на совпадение у этих животных максимальных значений компенсаций до операции и спустя более 3 нед после нее, характер этого процесса у оперированных летучих мышей заметно отличался от нормы (рис. 35) и не восстанавливался

Основные характеристики процесса компенсации доплеровских частотных сдвигов у движущихся больших подковоносов до и после выключения слуховой области коры

№ животного	Вид операции	Величина компенсации на различных участках пути, кГц			Время восстановления ПЧ-части сигнала, мс ($X \pm \sigma$)
		2 м $X \pm \sigma$	4.5 м $X \pm \sigma$	6 м $X \pm \sigma$	
37	Норма (5 дней)	1.41 \pm 0.09	1.72 \pm 0.07	1.80 \pm 0.05	307 \pm 63
	Частичное разрушение слуховой области коры (86—90-й день)	0.43 \pm 0.15	1.68 \pm 0.30	1.20 \pm 0.11	579 \pm 70
47	То же	1.25 \pm 0.09 0.47 \pm 0.16	1.60 \pm 0.08 1.56 \pm 0.32	1.68 \pm 0.05 1.31 \pm 0.12	321 \pm 49 657 \pm 45
	35	Норма (5 дней)	1.28 \pm 0.08 0.35 \pm 0.11	1.73 \pm 0.08 0.65 \pm 0.27	1.71 \pm 0.06 0.63 \pm 0.26
42	То же	1.52 \pm 0.10 0.31 \pm 0.09	1.59 \pm 0.08 0.49 \pm 0.23	1.58 \pm 0.05 0.50 \pm 0.19	343 \pm 45 695 \pm 92
	32	Норма	1.48 \pm 0.09	1.62 \pm 0.07	1.63 \pm 0.04
Аппликации КС1		0.49 \pm 0.08	0.58 \pm 0.20	0.61 \pm 0.18	700 \pm 100
37	То же	1.32 \pm 0.07 0.53 \pm 0.10	1.58 \pm 0.09 0.61 \pm 0.23	1.58 \pm 0.07 0.60 \pm 0.23	336 \pm 48 686 \pm 90

на протяжении всего периода наблюдений (3 мес). Отсутствие достоверных различий в средних значениях величин компенсации до и после операции наблюдалось на расстоянии в среднем 4.5 м от места старта, т. е. при непосредственной близости с угловым отражателем, находящимся на расстоянии 5 м. На всех остальных участках движения у оперированных животных наблюдается значительная и достоверная недокомпенсация по сравнению с нормой. Кроме того, у оперированных животных после прекращения движения имеет место достоверное увеличение времени восстановления частоты заполнения ПЧ-части сигнала до значений частоты в покое. В таблице представлены данные по двум типичным представителям этой группы животных (№ 37 и 47).

Морфологический анализ мозга этих животных показал, что слуховая область коры удалена билатерально не полностью. С обеих сторон остались неповрежденными дорсальные, вентральные и каудальные участки височного выступа.

У этой группы животных были выявлены изменения и в структуре клеток внутреннего коленчатого тела. В его вентролатераль-

ном отделе часть клеток дегенерировала, а сохранившиеся клетки имели нечеткие контуры, их ядро было расположено эксцентрично, вещество Ниссля окрашивалось диффузно. В ряде клеток цитоплазма располагалась в виде капюшона или образовывала узкий ободок вокруг ядра. Встречались клетки с ячеистой цитоплазмой. В медиальном и дорсальном отделах внутреннего коленчатого тела клетки были менее изменены: они ярче окрашены, в них лучше сохранились глыбки хроматина.

У третьей группы летучих мышей в первый послеоперационный день, так же как и у мышей предыдущей группы, во время движения наблюдалось незначительное понижение частоты заполнения ПЧ-части сигналов, что соответствует ориентировочной реакции животных. Лишь на 4—8-й день величина компенсации в среднем достигла у разных животных (200 ± 70) — (304 ± 80) Гц. С 14—15-го дня после операции характер процесса компенсации не менялся на протяжении всего периода наблюдений (3 мес) и резко отличался от нормы (рис. 35). Главными отличиями процесса компенсации после операции по сравнению с нормой являются достоверное его ухудшение, выражающееся в уменьшении величины компенсации доплеровских частотных сдвигов как минимум на 1.1 кГц, и увеличение на 350—400 мс периода восстановления частоты ПЧ-части после прекращения движения. Данные по двум типичным представителям этой группы животных (№ 42 и 32) представлены в таблице.

К аналогичным результатам привело и двустороннее выключение коры другим методом — аппликацией КСІ. В этом случае у летучих мышей максимальное понижение частоты заполнения ПЧ-части сигнала при движении животного составило всего около 600 Гц (при норме 1.6 кГц) и обнаруживалось лишь на расстоянии 3—2.5 м от уголкового отражателя (в норме такового значения величина компенсации достигала на расстоянии 4.4—4.2 м от мишени). Далее эта величина поддерживалась постоянной вплоть до полной остановки тележки с животными. Возвращение частоты заполнения ПЧ-части сигнала к частоте в покое происходило через 700 мс после прекращения движения подковоносов (см. таблицу).

Анализ мозга летучих мышей третьей группы выявил билатеральное удаление всей слуховой области неокортекса с незначительным захватом подлежащего белого вещества (рис. 35). У оперированных животных были резкие изменения в структуре клеток внутреннего коленчатого тела. Большая часть нейронов внутренних коленчатых тел погибла, а сохранившиеся нейроны находились на различных стадиях расплавления цитоплазмы вплоть до полного ее исчезновения.

Основная масса сохранившихся клеток представлена светлым набухшим ядром, эксцентрично расположенным ядрышком и узким светлым ободком цитоплазмы. Создается впечатление, что структура внутренних коленчатых тел представлена только ядрами клеток. Нормальных клеток было крайне мало, и они располага-

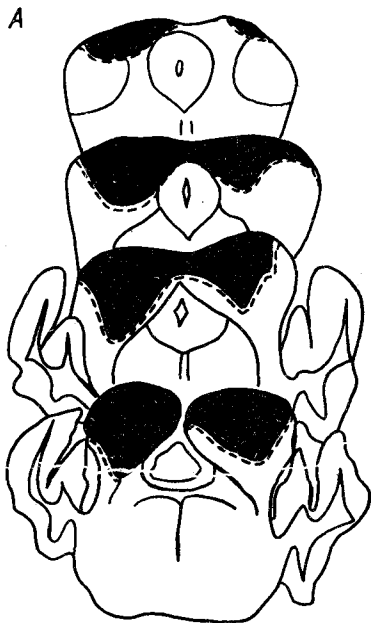
лись в основном в дорсальном, медиальном и каудальном отделах внутреннего коленчатого тела. Во всем образовании отмечался лишь умеренный глиоз.

В соответствии с поставленной задачей определенный интерес представляет изучение влияния и одностороннего разрушения коры мозга на работу доплеровской эхолокационной системы летучих мышей. Это прежде всего связано с современными представлениями о существовании у животных межполушарной асимметрии и о возможности рассматривать ее в качестве гомолога асимметрии у человека (см., например: Бианки, 1985). Эксперименты проводили на 3 группах животных. У животных 1-й группы методом термокоагуляции разрушалась слуховая область коры левого полушария, у животных 2-й группы кора левого полушария выключалась при помощи аппликации КС1, а у животных 3-й группы аналогичным способом выключалась кора правого полушария.

Во всех случаях были получены идентичные результаты, выражающиеся в уменьшении величины компенсации на 350—400 Гц по сравнению с нормой. Кроме того, величина компенсации достигала своего максимального значения лишь на расстоянии 1 м от уголкового отражателя (в норме 3—2.5 м). Восстановление ПЧ-части сигнала происходило, так же как и у интактных животных, спустя 300—350 мс после прекращения движения (рис. 35). У летучих мышей с разрушенной корой величина и характер компенсации постепенно восстанавливались и к 6-му дню практически не отличались от нормы.

Морфологический анализ мозга летучих мышей показал, что слуховая область коры левого полушария полностью разрушена (рис. 35). Изменения структуры нервных клеток внутреннего коленчатого тела на стороне операции были сходны с теми, что описаны для предыдущей группы животных.

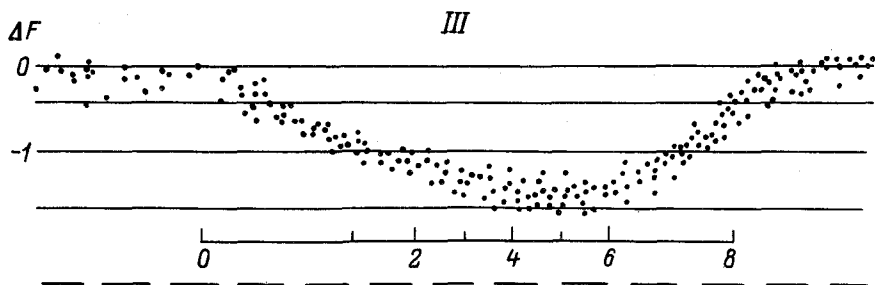
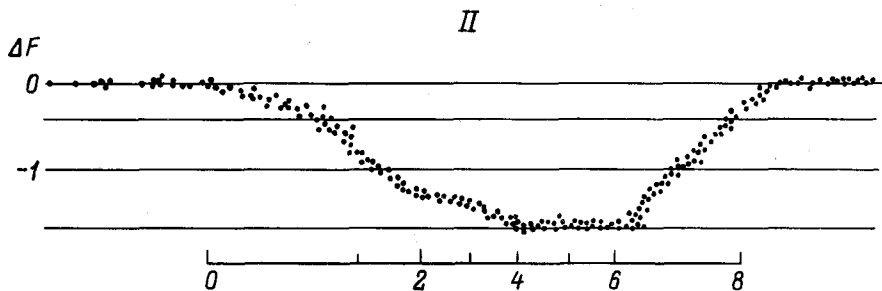
Таким образом, слуховая область коры летучих мышей принимает непосредственное участие в эхолокационном процессе, что в первую очередь выражается в неспособности оперированных подковоносых летучих мышей компенсировать возникающие во время движения доплеровские частотные сдвиги с такой же точностью, как и в норме. Максимального значения величина компенсации достигает у оперированных животных лишь при непосредственной близости с уголковым отражателем. Кроме того, для животных с поврежденной слуховой корой характерно запаздывание момента возвращения частоты ПЧ-сигнала к частоте покоя после прекращения движения.



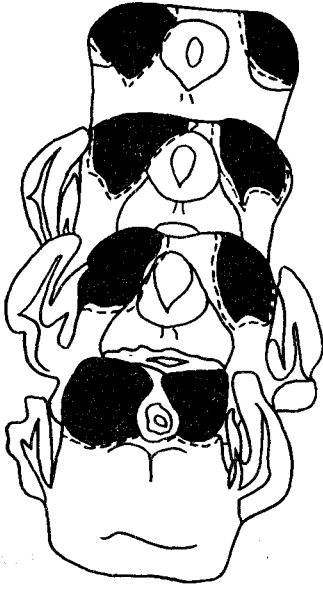
I.

Рис. 36. Изменение частоты заполнения зондирующих сигналов при движении большого подковноноса до (II) и после (III) частичного (A) и полного (Б) разрушения заднего двухолмия (данные по 7 проездам). (По: Мовчан, 1980).

Обозначения те же, что на рис. 34—35.

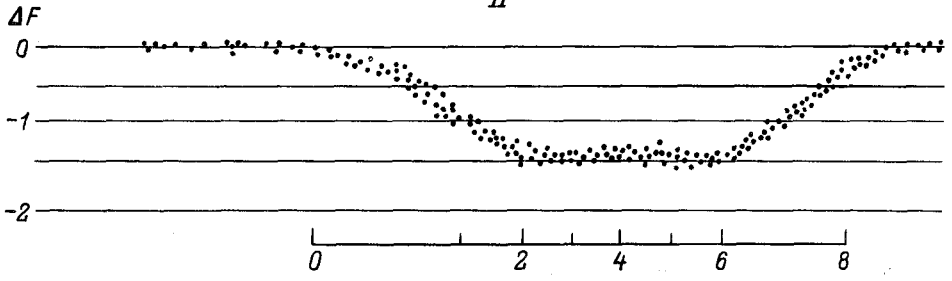


Б



I

II



III

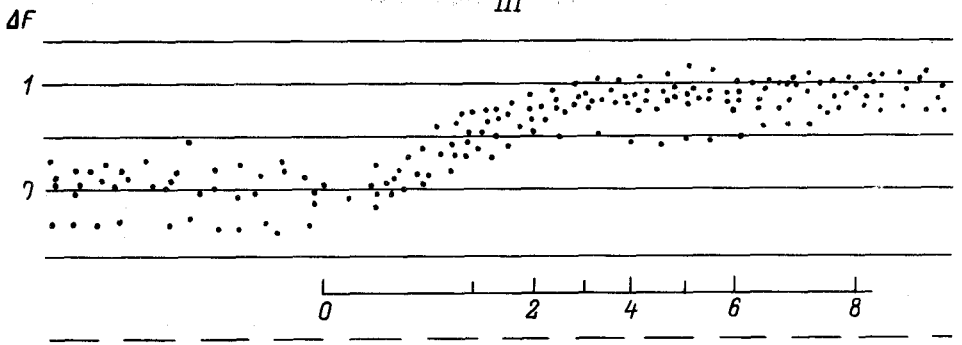


Рис. 36 (продолжение).

6.3.2. Влияние выключения заднего двухолмия

Как уже отмечалось ранее, нормальное функционирование доплеровской эхолокационной системы возможно при условии высокой разрешающей способности по частоте. На основании ряда работ, проведенных на неэхолоцирующих животных, можно с уверенностью говорить об участии заднего двухолмия в основных этапах обработки акустической информации: анализе частоты звука и локализации его источника (Горева, Калинина, 1966; Меринг, 1967; Masterton et al., 1968; Калинина, 1971).

Работа доплеровской эхолокационной системы подковоносов после выключения заднего двухолмия исследовалась также в условиях моделирования полета (Мовчан, 1980; Константинов, Мовчан, 1984, 1986). В соответствии со степенью нарушения процесса компенсации доплеровских частотных сдвигов всех подопытных животных можно подразделить на три основные группы. Первая объединяет больших подковоносов, у которых операция не повлияла на работу доплеровской эхолокационной системы, вторая — животных с незначительными нарушениями в функционировании эхолокатора, третья — летучих мышей с полностью нарушенным режимом функционирования доплеровской эхолокационной системы.

Морфологический контроль проведенных операций показал, что к первой группе относятся животные с односторонним разрушением заднего двухолмия, с полностью разрушенным одним задним холмом и дорсальным отделом другого, с билатеральным удалением дорсальных отделов заднего двухолмия, а также с билатеральным удалением каудальных его отделов. Большие подковоносы с описанными выше разрушениями заднего двухолмия с той же точностью, что и до операции компенсировали доплеровские частотные сдвиги. Кроме того, мозговые повреждения не изменяли величину латентного периода реакции изменения частоты в ответ на начало движения животного и время восстановления частоты покоя после окончания движения.

Вторую группу составили подковоносы с билатерально удаленными дорсолатеральными отделами заднего холма, с обширными билатеральными разрушениями каудальных, а также дорсальных отделов. При всех этих нарушениях была разрушена часть центрального ядра. Подковоносы, имеющие такие разрушения, были способны ориентироваться в пространстве с помощью эхолокации, что выражалось в свободном маневренном полете и успешном избегании различных препятствий. Однако в первые дни после операции у животных наблюдались значительные нарушения в работе доплеровской эхолокационной системы. Так, на участке равномерного движения зверька, точность компенсации доплеровских сдвигов ухудшалась в среднем на 20 %. От проезда к проезду у оперированных животных отмечались колебания величины компенсации доплеровских сдвигов в довольно широких пределах, хотя у интактных они были незначительны. Со временем величина

компенсации доплеровских сдвигов у оперированных летучих мышей постепенно увеличивалась и к 15-му послеоперационному дню достоверно не отличалась от величины в норме. Однако разброс значений компенсации от проезда к проезду все же оставался значительным (рис. 36).

К третьей группе относятся подковоносы с полностью разрушенным задним двуххолмием. Летучие мыши, имеющие такие повреждения мозга, не способны поддерживать частоту заполнения ПЧ-части зондирующих сигналов. В этом случае значения частоты заполнения сигналов колебались в значительных пределах: в среднем ± 210 Гц (в норме ± 50 Гц). В момент движения оперированные животные, так же как и до операции, увеличивали частоту следования зондирующих сигналов и укорачивали их длительность с 60 до 30 мс. Однако в момент приближения к цели обнаруживались существенные отличия от нормы, выражающиеся в том, что у подковоносов не наблюдалось свойственное интактным животным понижение частоты ПЧ-части сигналов, направленное на компенсацию возникающих положительных доплеровских сдвигов. Полное разрушение заднего двуххолмия приводило не к понижению, а к повышению частоты сигналов в среднем на 1 кГц. При удалении животного от объекта локации, т. е. в ситуации, когда возникают отрицательные доплеровские сдвиги, оперированные летучие мыши также повышали частоту заполнения ПЧ-части в среднем на 1 кГц. После прекращения движения частота заполнения ПЧ-части сигналов постепенно понижалась до значения, соответствующего частоте покоя (рис. 36). Такие нарушения в работе доплеровской эхолокационной системы были необратимыми и прослеживались на протяжении всего периода наблюдений (3 мес).

Помимо исследования влияния разрушения заднего двуххолмия на функционирование эхолокационной системы, на 4 больших подковоносах нами была проведена серия экспериментов по разобщению задних и передних холмов. Такие операции осуществлялись с целью устранения одного из возможных путей передачи информации от задних холмов к ядрам черепномозговых нервов, поскольку прямые связи между этими структурами не выявлены (Бурикова, 1974). Проведенные операции не привели к каким-либо заметным нарушениям в работе доплеровской эхолокационной системы летучих мышей, что убедительно указывает на возможность передачи информации из задних холмов к ядрам черепномозговых нервов, минуя переднее двуххолмие.

Наблюдения за большими подковоносами во время их полета показали, что животные с полностью разрушенным задним двуххолмием уже на 3—4-й послеоперационный день летали по экспериментальной камере, но скорость их полета была значительно меньше, чем до операции. Перед совершением полета зверьки подолгу исследовали окружающее пространство. При таких разрушениях животные могли избегать проволоки диаметром 3 мм и металлический стержень диаметром 24 мм. В незнакомой обстановке вынудить прооперированных подковоносов к полету было

крайне трудно на протяжении всего периода таких наблюдений (8 нед), однако если это удавалось, то их полет не отличался от полета в экспериментальной камере. На посадочную площадку, где животные получали пищевое подкрепление, они садились лишь на 10—11-й послеоперационный день.

Таким образом, можно сделать вывод, что центральное ядро заднего холма является структурой мозга, обеспечивающей успешную работу доплеровской эхолокационной системы летучих мышей. Билатеральное разрушение основной массы этого ядра исключает одно из важнейших условий нормального функционирования доплеровской системы — стабилизацию частоты излучаемых сигналов. Кроме того, основная информация с задних холмов среднего мозга на ядра черепномозговых нервов у летучих мышей поступает не через переднее двуххолмие, а через какие-то другие структуры. Возможно, такая функциональная связь осуществляется через ретикулярную формацию среднего мозга или центральное серое вещество.

6.4. Участие слуховых центров в эхолокационном обнаружении и слежении за перемещающимися объектами

Эхолокационное обнаружение и слежение за перемещающимися объектами является крайне важной и, пожалуй, наиболее трудной задачей для летучих мышей, от решения ее зависит результат охоты животного. В настоящем разделе представлены данные по влиянию выключения слуховой области коры и заднего двуххолмия на способность подковоносов обнаруживать и следить за различными движущимися объектами (мишень и летающие насекомые) (Мовчан, 1981, 1984; Константинов, Мовчан, 1984).

Опыты по обнаружению и ловле насекомых большими подковоносами проводились в полевых условиях под открытым небом. Летучие мыши находились в сетчатом манеже (3×5×2 м), в который запускались (или в средней его части подвешивались на тонкой проволоке) ночные бабочки. В процессе опытов регистрировались локационные сигналы летучих мышей, характер их полета и число попыток поймать появляющихся в манеже бабочек.

При изучении реакции больших подковоносов на движущуюся цель использовалась искусственная мишень — уголкового отражателя, который в этом случае крепился к тележке, перемещающейся по тросу, а станок с подопытными животными и микрофоном фиксировался на расстоянии 9 м от места старта уголка. Для регистрации и анализа локационных сигналов использовался комплекс аппаратуры, описанный в гл. 3.

При предъявлении животным движущегося (приближающегося с расстояния 9 м) уголкового отражателя отмечалась четкая реакция, выражающаяся в изменении всех параметров локационных сигналов. При этом резко возросла частота следования зон-

дирующих импульсов от 3—6 до 8—13 имп/с. Импульсы группировались в пачки по 2—3, а иногда и по 4 сигнала в каждой, одновременно происходило укорочение длительности импульсов от 60 (перед началом движения объекта локации) до 30 мс. Однако основным показателем начала движения и последующего слежения за приближающейся целью являлись снижение частоты заполнения ПЧ-части сигналов и осуществление компенсации доплеровских частотных сдвигов в эхосигнале.

Компенсационное изменение частоты заполнения ПЧ-части сигналов носило фазный характер (рис. 37). Первая фаза наблюдалась на участке ускоренного движения и заключалась в снижении частоты заполнения на величину 150—400 Гц. Второй фазе соответствовало повышение частоты заполнения зондирующего сигнала, близкое по своим значениям частоте покоя. При приближении цели на расстояние 3.5—2 м до животного наблюдалась третья фаза, заключающаяся в резком понижении частоты заполнения ПЧ-части на величину 1.0—1.7 кГц для разных животных. На участке равнозамедленного движения частота заполнения постоянной части сигнала повышалась и к моменту остановки была меньше частоты заполнения импульсов, излучаемых животными в покое на 100—150 Гц.

6.4.1. Влияние удаления слуховой области коры

На основании результатов проведенных экспериментов всех оперированных животных можно разделить на три группы. К первой относятся животные, у которых операция не повлияла на процесс обнаружения и слежения за перемещающейся целью, ко второй группе — летучие мыши с незначительными, а к третьей — с глубокими нарушениями процесса слежения за приближающейся целью.

Летучие мыши первой группы сразу после выхода из наркоза и с тем же латентным периодом, что и до операции, реагировали на начало движения приближающегося отражателя. Процесс слежения за его движением у этой группы животных полностью совпал с нормой. У них так же четко, как и в норме, проявлялась реакция на жужжащее насекомое и весь процесс поимки насекомого был столь же стремительным и безошибочным, что и у интактных мышей.

Морфологический анализ мозга летучих мышей этой группы показал, что у них были разрушены лишь ростральные отделы слуховой области коры. Заметных дегенеративных изменений в клетках внутренних коленчатых тел выявлено не было.

У второй группы летучих мышей в первые дни после операции с момента движения отражателя наблюдалось лишь незначительное (максимум на 200 Гц) понижение частоты ПЧ-части сигналов, являющееся, по всей видимости, проявлением ориентировочной реакции животного. Лишь на 10—15-й день после операции в про-

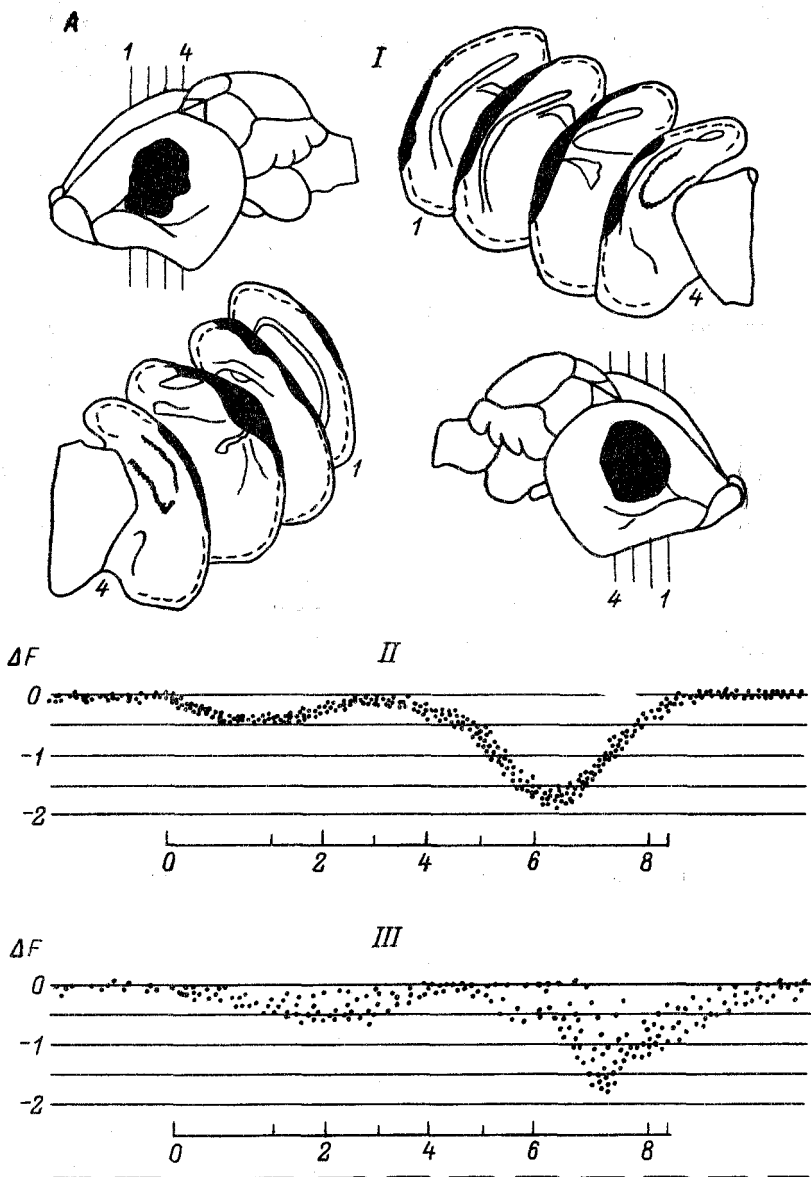


Рис. 37. Изменение частоты заполнения зондирующих сигналов при приближении цели у большого подковоноса до (II) и после (III) частичного (А) и полного (Б) билатерального выключения слуховой области коры (данные по 7 предъявлениям). (По: Мовчан, 1984).

Обозначения те же, что на рис. 34—35.

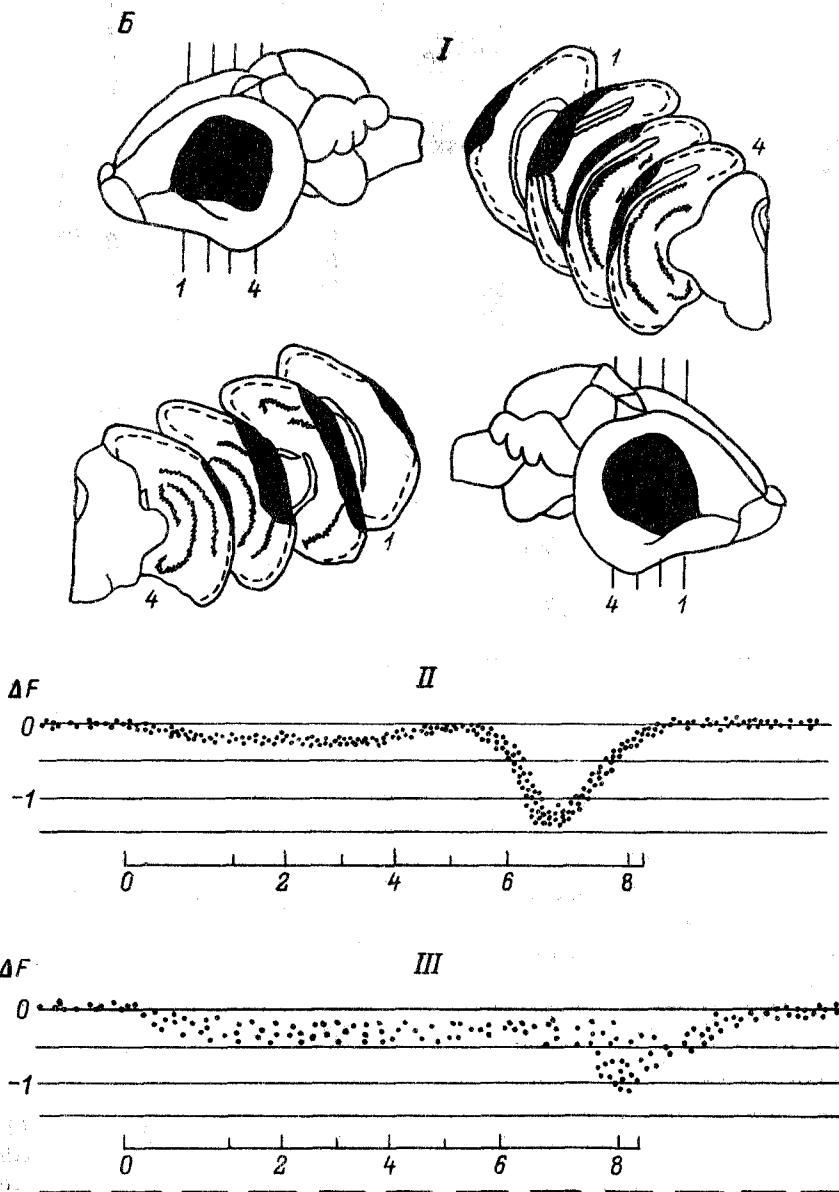


Рис. 37. (продолжение).

цессе компенсации удалось выделить его фазный характер. В период первой фазы величина компенсационного снижения частоты зондирующих сигналов составляла в среднем 100 Гц. При приближении уголкового отражателя на расстояние 2.5—1.5 м наблюдалось наибольшее (на 200—700 Гц) снижение частоты заполнения ПЧ-части сигналов. Спустя 20—25 дней после операции характер частотной компенсации устанавливался и уже не менялся на протяжении всего периода наблюдения (3 мес) (рис. 37). Однако у оперированных животных максимум величины компенсации наступал позднее (при приближении отражателя на 80—90 см ближе к животному), чем у интактных. Кроме того, на 400—600 мс увеличивалось и время, необходимое для восстановления частоты покоя. У животных этой группы наблюдалась также быстрая адаптация к движущейся цели. Если у интактных летучих мышей в ходе 20 предъявлений одной и той же движущейся цели наблюдались практически одинаковые величины компенсации во всех фазах, то у оперированных животных величина компенсации в каждой фазе процесса слежения постепенно уменьшалась. При этом первые 2—3 проезда по значению величины компенсации практически не отличались от нормы, последующие же давали все меньшую величину компенсации и к 20-му предъявлению наблюдалось лишь незначительное понижение частоты заполнения ПЧ-части сигнала. Наряду с этим летучие мыши, объединенные в эту группу, так же как и интактные, четко реагировали на жуужащее насекомое и успешно ловили его.

Морфологический контроль мозга животных данной группы показал, что билатерально остались неповрежденными дорсальные, вентральные и каудальные участки височного выступа, т. е. разрушению подверглась лишь часть слуховой области. Клетки внутренних коленчатых тел этих животных были частично дегенерированы, сохранившиеся клетки имели нечеткие контуры, ядра их были смещены, вещество Ниссля окрашено диффузно. У ряда клеток цитоплазма располагалась в виде капюшона или образовывала узкий ободок вокруг ядра. Отмечены клетки с ячеистой цитоплазмой. В медиальном и дорсальном отделах внутреннего коленчатого тела клетки были менее подвергнуты дегенеративным изменениям.

У животных третьей группы истинная компенсация доплеровских частотных сдвигов обнаружена лишь на 6—8-й день после операции. Она достигала своего максимального значения, равного 300—200 Гц, когда уголкового отражателя находился на расстоянии 2—1.2 м от животного. С 14—18-го дня после операции характер процесса компенсации на протяжении всего периода наблюдения (3 мес) не менялся, сильно отличаясь от нормы (рис. 37). Хотя процесс компенсационного снижения частоты у оперированных летучих мышей спустя 2—3 нед можно разделить на фазы, соответствующие фазам дооперационного периода наблюдений, однако в каждой фазе наблюдаются отличия. Так, в первой фазе величина компенсации превышала норму в среднем на 167 Гц. Во второй фазе значение частоты заполнения ПЧ-части хотя и при-

ближалось к значению частоты в покое, но все же было меньше в среднем на 150 Гц. Максимального значения компенсационное снижение частоты сигналов, отличающееся от нормы на 150—300 Гц, достигало при приближении углового отражателя к животному на 1.5—0.9 м (при норме для данных животных 2.5—2.0 м). Кроме того, отмечалось еще большее, чем у предыдущей группы, увеличение времени восстановления частоты ПЧ-части сигналов после прекращения движения (до 0.7—0.8 с). Летучие мыши этой группы успешно обнаруживали и ловили жужжащих насекомых.

Морфологический анализ мозга данных животных показал, что слуховая область неокортекса разрушена билатерально полностью. Подлежащее белое вещество разрушено незначительно. Клетки внутренних коленчатых тел подверглись резким дегенеративным изменениям.

Таким образом, обширное частичное и полное выключение слуховой области коры у летучих мышей приводит к заметным изменениям в работе доплеровской эхолокационной системы при слежении за приближающейся целью. Однако такие разрушения мозга не оказывают заметного влияния на обнаружение и ловлю насекомых.

6.4.2. Влияние разрушения заднего двуххолмия

По степени нарушения исследуемого процесса оперированных животных можно было подразделить на две группы. К первой относились летучие мыши, у которых операция не повлияла на процесс слежения за приближающейся целью. Морфологический анализ мозга показал, что к этой группе относятся животные с удаленными дорсальными отделами заднего двуххолмия, со значительным (больше половины) разрушением одного заднего холма и дорсального отдела другого, или дорсолатеральных отделов заднего двуххолмия, а также с разрушенными каудальными областями задних холмов.

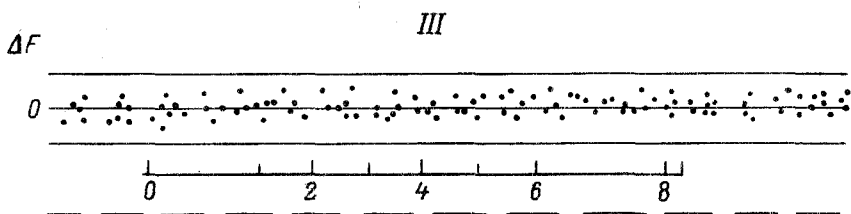
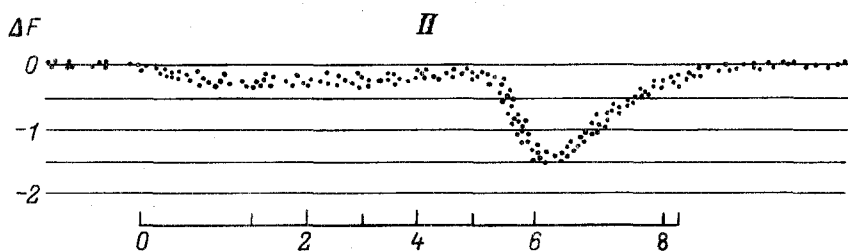
У животных второй группы при практически полном разрушении заднего двуххолмия операция не повлияла на временные параметры зондирующих сигналов, излучаемых подковоносами в покое. Оперированные животные не могли с той же точностью, что и интактные, поддерживать частоту заполнения ПЧ-части сигналов. После операции разброс значений частоты заполнения ПЧ-части составлял в среднем ± 280 Гц, тогда как у интактных животных — всего лишь ± 60 Гц. В момент начала движения приближающейся мишени у оперированных подковоносов не наблюдались характерные для интактных укорочение длительности импульсов и увеличение частоты следования сигналов. Животные, несмотря на приближающуюся к ним цель, продолжали излучать локационные импульсы той же длительности и с той же частотой следования, что и до начала движения уголка. Также отсутствовало и понижение частоты заполнения зондирующих сигналов, являющееся



I

Рис. 38. Изменение частоты заполнения зондирующих сигналов при приближении цели у большого подковоноса до (II) и после (III) полного выключения заднего двуххолмия (данные по 7 предъявлениям). (По: Мовчан, 1984).

Обозначения те же, что на рис. 34—35.



проявлением компенсации доплеровских частотных сдвигов и ориентировочной реакции животных (рис. 38). При полном удалении заднего двуххолмия животные не реагируют и на жужжащих насекомых. Так, при внесении в экспериментальный манеж летающей на тонкой проволоке бабочки оперированные летучие мыши продолжали спокойно висеть на прежнем месте, излучая при этом локационные сигналы в том же темпе и той же длительности, что и до появления насекомого. Летали они крайне неохотно и доста-

точно медленно, стараясь сесть на первый попавшийся на пути пригодный для посадки предмет. Перед совершением полета оперированные летучие мыши подолгу лоцировали, исследуя окружающее пространство.

Таким образом, лишь полное удаление заднего двуххолмия приводит к утрате способности подковоносых летучих мышей обнаруживать с помощью эхолокации движущиеся объекты и следить за их приближением. В этом случае отсутствует и способность подковоносов обнаруживать и охотиться за насекомыми.

* * *

В целом имеющиеся данные позволяют с достаточной определенностью говорить о степени участия различных отделов слуховой системы в регуляции эхолокационной функции подковоносых летучих мышей.

Так, заднее двуххолмие принимает непосредственное участие в обнаружении движущихся целей, в функционировании доплеровской эхолокационной системы, а также в согласовании приемно-излучающей системы. В последнем случае заднее двуххолмие, по-видимому, оказывает координирующее влияние на перстневидно-щитовидную мышцу гортани, активность которой обеспечивает поддержание определенных частотных свойств локационных сигналов. Тем не менее следует подчеркнуть, что мы далеки от мысли абсолютизировать значение заднего двуххолмия в осуществлении эхолокационного процесса. Некоторые элементы этого процесса, несомненно, осуществляются в нижележащих подкорковых центрах (кохлеарных ядрах, верхнеоливарном комплексе, ядрах латеральной петли), имеющих для этой цели специализированные нейроны (Neuweiler, Vater, 1977; Schuller, 1979; Neuweiler, 1980; Васильев, 1983) и прямые пути к ретикулярной формации, которая может служить связующим звеном между чувствительными и моторными образованиями ствола мозга.

Что касается слуховой области коры подковоносых летучих мышей, то ее участие в эхолокационном процессе выражается в оптимизации работы доплеровской системы и в нормализации функционирования эхолокатора в период завершающей фазы эхолокационного процесса. Слуховая область коры принимает непосредственное участие и в обнаружении целей на предельных дальностях работы эхолокатора летучих мышей.

ПЕЛЕНГАЦИЯ ЦЕЛЕЙ ПОДКОВОНОСАМИ

Одной из биологически важных функций эхолокационных систем животных является получение информации о направлении на объект локации, т. е. пеленгация целей. Активный полет, свойственный летучим мышам, предопределяет необходимость одинаково точной пеленгации цели как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях. В этом заключается одно из различий в задачах, стоящих перед эхолокационной системой рукокрылых и пассивным слухом большинства наземных нелетающих млекопитающих, для которых большую значимость имеет способность к локализации источника звука по горизонтали, чем по вертикали. Другое существенное отличие состоит в том, что если при пассивной локализации источника звука характеристики последнего заранее неизвестны, то эхолокационная пеленгация цели осуществляется за счет восприятия слуховой системой собственных локационных сигналов, отраженных от объекта локации. В связи с этим можно ожидать, что функциональные особенности механизма пеленгации у различных видов эхолоцирующих рукокрылых должны коррелировать с типом используемых ими зондирующих импульсов. Адаптации пространственного слуха к параметрам локационных сигналов у подковоносых летучих мышей представляют особый интерес, так как с позиции теории, подтвержденной богатым материалом психофизических исследований на человеке, однозначная пеленгация в трехмерном пространстве источника сигналов с постоянной частотой заполнения (а именно таковы на большей своей протяженности зондирующие импульсы подковоносов) крайне затруднена (см., например: Альтман, 1972, 1983; Блауэрт, 1979).

7.1. Характеристики предельных возможностей пеленгации источника адекватных ультразвуковых сигналов

Для выяснения способности подковоносых летучих мышей к определению направления прихода ультразвуковых сигналов с различными частотно-временными параметрами был проведен ряд экспериментов по методике двигательных пищевых условных рефлексов (Константинов и др., 1973; Горлинский, 1974, 1975,

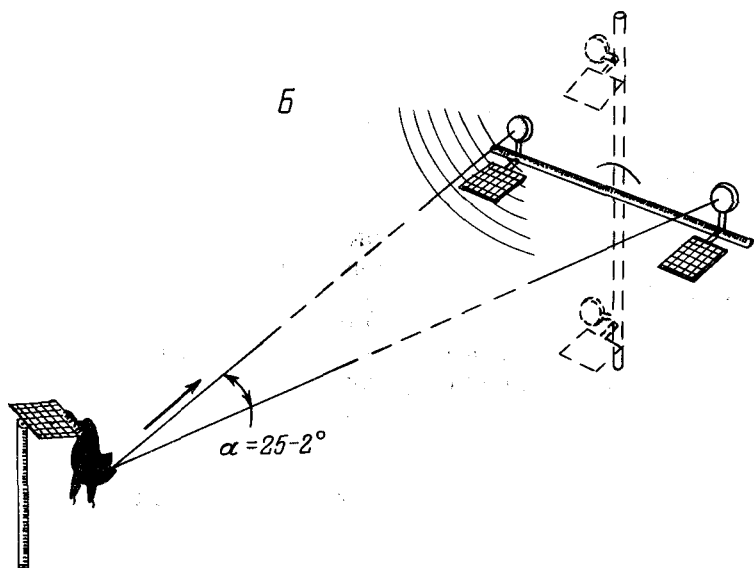
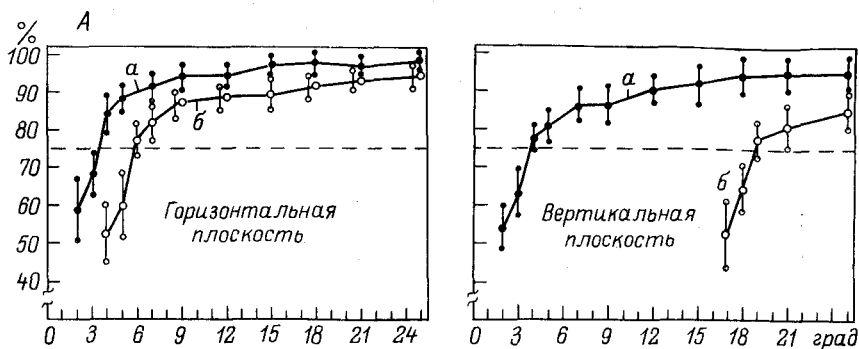


Рис. 39. Зависимость среднего уровня правильных реакций больших подковоносов от величины угла между излучателями (А) при предъявлении длительных тональных (а) и коротких ЧМ-сигналов (б). (По: Горлинский, Константинов, 1978).

Б — схема экспериментальной установки. По оси ординат — процент правильных реакций; по оси абсцисс — угол между излучателями, град. Прерывистая линия — пороговый уровень.

1976, 1978; Горлинский, Константинов, 1978). В этих опытах, проводившихся в звукозаглушенной камере с антиреверберационным внутренним покрытием, большие подковоносы в отсутствие сигнала находились на стартовой площадке. В горизонтальной или вертикальной плоскостях относительно стартового положения головы животного, на расстоянии 2.7 м от места старта, симметрично располагались два одинаковых конденсаторных излучателя (рис. 39, Б). Подковоносов обучали при подаче условного ультразвукового сигнала слетать по направлению к его источнику. Сигналы подавались то с одного, то с другого излучателя в слу-

чайном порядке. При посадке на звучащий излучатель (правильная реакция) животное получало пищевое подкрепление. После слета летучей мыши со стартовой площадки подача сигналов автоматически прекращалась. Таким образом, для осуществления правильной реакции подковоносы должны были с места старта оценить направление прихода сигналов. Величина угла между излучателями относительно стартовой площадки в процессе экспериментов могла варьировать от 30 до 2°.

В одной из серий опытов сравнивались способности больших подковоносов к локализации в горизонтальной и вертикальной плоскостях источника двух типов ультразвуковых сигналов, близких по параметрам соответственно к ПЧ- и ЧМ-частям локационных импульсов этого вида летучих мышей. Первый из них представлял собой тональные посылки длительностью 25—50 мс с частотой заполнения 81—83 кГц, временем нарастания фронтов 0.4 мс, а второй — ЧМ-импульсы, длительностью 2.5 мс и частотой заполнения, изменявшейся от 81 кГц в начале до 62 кГц в конце импульса. Частота повторения тех и других сигналов составляла 5 имп/с, что соответствует обзорному режиму излучения локационных импульсов при курсирующем полете. Эксперименты с постепенным сближением излучателей показали, что способность подковоносов к определению направления прихода ПЧ- и ЧМ-сигналов неодинакова (рис. 39, А). В случае предъявления животным длительных тональных посылок значение порогового угла между излучателями относительно стартовой площадки, соответствующего 75 %-ному уровню правильных реакций, составило 4° как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях.

Предельная способность подковоносов к локализации источника коротких ЧМ-сигналов в горизонтальной плоскости характеризуется величиной порогового угла примерно 6°, а в вертикальной плоскости — только около 19°. Эти показатели эффективности определения направления ЧМ-сигналов существенно уступают (особенно для вертикальной плоскости) таковым (около 3° в обеих плоскостях) у гладконосых летучих мышей, полученным в сходной методике для ЧМ-сигналов с такими же параметрами (Горлинский, 1975, 1978). Наряду с этим способность одинаково успешно локализовать источник тональных импульсов как по горизонтали, так и по вертикали выделяет подковоносых летучих мышей среди всех представителей исследованных млекопитающих (включая и гладконосых летучих мышей), которые не могут однозначно определять направление прихода тональных сигналов в вертикальной плоскости и за пределами переднего сектора горизонтальной плоскости (Альтман, 1972; 1983; Горлинский, 1975; Блауэрт, 1979; Бару, Калмыкова, 1982).

Полученные данные позволили предположить, что подковоносы летучие мыши с наибольшей эффективностью могут осуществлять пеленгацию целей при использовании ПЧ-частей эхоимпульсов. Однако изменявшаяся в обсуждаемых опытах процедура предъявления животным серии ультразвуковых сигналов,

никак не привязанных по времени к локационным сигналам, оставляет открытым вопрос о правомочности высказанного предположения для реальных условий эхолокации, когда в зависимости от дальности до цели имеет место полное или частичное перекрытие излучаемых и зондирующих сигналов. Поэтому возникла необходимость в проведении экспериментов, в которых при использовании прежней методики подковоносам, в качестве условных стимулов предъявлялись либо переизлученные собственные локационные сигналы, либо синхронизированные с ними тональные импульсы различной частоты, моделировавшие ПЧ-части эхосигналов.

В первом варианте этих опытов зондирующие импульсы подковоносов принимались микрофоном на месте старта животного (длительность, в среднем 35 мс, частота ПЧ-части 81—82,5 кГц, девиация ЧМ-компонента 10—16 кГц) и переизлучались излучателями, удаленными от стартовой площадки на 2,7 м. Таким образом, практически моделировалась ситуация обнаружения и пеленгации неподвижной цели при перекрытии во времени зондирующих и предъявляемых эхосигналов на уровне половины их длительности (Макаров, Горлинский, 1983). Полученные на двух больших подковоносах зависимости уровня правильных реакций от величины угла между излучателями в горизонтальной плоскости представлены на рис. 40. Оказалось, что уровень правильных реакций достигал порогового значения (75 %) при уменьшении угла между излучателями примерно до 6.5° . Исключение ЧМ-компонента из переизлученных сигналов приводило к падению процента положительных реакций подковоносов до 50 % (вероятность угадывания при альтернативном выборе) даже при максимальном (30°) разнесении излучателей.

Таким образом, можно считать, что обнаружение и пеленгация неподвижной цели при дальностях, соответствующих значительному перекрытию мощных зондирующих и слабых отраженных сигналов, осуществляется подковоносами летучими мышами за счет использования ЧМ-части эхолокационного сигнала. Подтверждением этому служит достаточно хорошее совпадение пороговых значений величины угла между излучателями в горизонтальной плоскости, полученных в данных опытах и предыдущей серии экспериментов с применением ЧМ-сигналов. Однако в других эхолокационных ситуациях, как это показано в соответствующих разделах нашей книги, значение для эхолокации подковоносов ПЧ-участка локационных сигналов резко возрастает вследствие возможности осуществления временной (большая дальность до цели) или частотной (локация движущихся объектов) селекции излученных и отраженных импульсов. Возможность использования для пеленгации цели ПЧ-компонента локационных сигналов исследовалась в варианте экспериментов, когда тональные послыски различной частоты длительностью 25 мс подавались подковоносам синхронно с излучаемыми ими зондирующими импульсами. Синхронизация могла осуществляться либо от переднего, либо

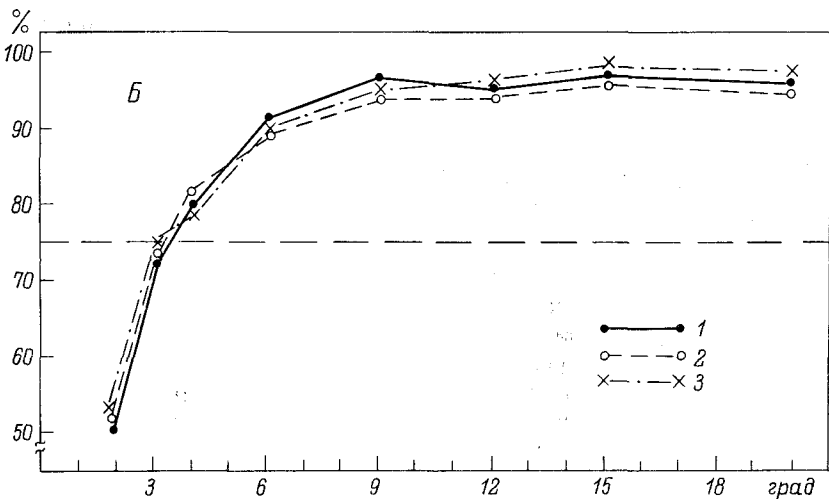
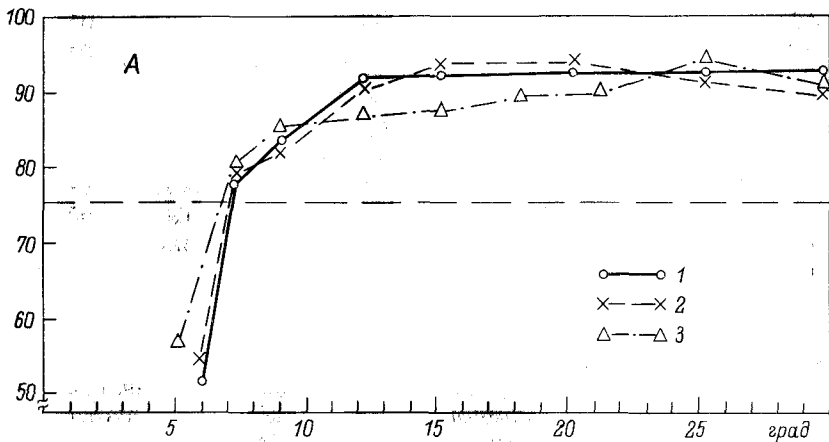


Рис. 40. Зависимость уровня правильных реакций больших подковоносов от величины угла между излучателями в горизонтальной плоскости в экспериментах, моделирующих некоторые эхолокационные ситуации. (По: Макаров, Горлинский, 1983).

На А: 1, 2 — данные для 2 животных при предъявлении полного переизлученного сигнала, 3 — усредненные данные для ЧМ-стимула из рис. 39, А, б. На Б: 1 — усредненные данные по 3 животным для неперекрывающихся во времени и имеющих одинаковую частоту заполнения стимула и локационного импульса, 2 — в условиях полного их перекрытия при превышении частоты заполнения стимула над частотой локационного сигнала на 2 кГц, 3 — в условиях неперекрывающихся во времени стимула и локационного сигнала при частоте заполнения стимула на 2 кГц выше частоты локационного импульса. Остальные обозначения те же, что на рис. 39.

от заднего фронтов излучаемых сигналов. В первом случае обеспечивалось полное перекрытие предъявляемых сигналов с зондирующими импульсами, а во втором — попадание их в паузу между излучаемыми сигналами (время между концом зондирующего и моментом прихода предъявляемого сигналов состав-

ляло около 7.5 мс). Частота заполнения поддерживалась равной частоте ПЧ-компонента зондирующего импульса животного или превышала последнюю на 2 кГц (что соответствовало доплеровскому приращению частоты эха для скорости сближения с целью около 4 м/с).

Как и следовало ожидать, подковоносы не воспринимали тональные стимулы, перекрытые по времени с зондирующими импульсами при условии равенства их частот заполнения (ситуация локации ближней неподвижной цели). Однако при предъявлении сигналов в паузе между зондирующими импульсами (неподвижная удаленная цель) или при увеличении частоты стимула на 2 кГц (моделирование ближней или дальней летящей навстречу цели) подковоносы легко обнаруживали и пеленговали источник ПЧ-сигналов. Оказалось, что в обоих случаях величина порогового угла близка к 3° (рис. 40), что хорошо согласуется с приведенными ранее данными (рис. 39) для тональных посылок, несинхронизированных с локационными импульсами. Варьирование интенсивности стимула во всей надпороговой области не влияло на полученные результаты. Это позволяет считать, что пеленгация целей подковоносами с использованием ПЧ-части сигнала осуществляется в одинаковой мере эффективно во всех случаях, когда возможно выделение этого компонента приходящего эха, т. е. при локации движущихся или значительно удаленных целей.

Специальный интерес представляет вопрос о зависимости локационных способностей больших подковоносов от временных параметров ПЧ-сигналов, так как длительность и частота следования локационных импульсов этих летучих мышей значительно варьирует на различных этапах эхолокационного процесса. В экспериментах, проведенных по уже описанной поведенческой методике с предъявлением животным несинхронизированных с зондирующими импульсами тональных посылок, изучалась зависимость уровня правильных реакций больших подковоносов от длительности и частоты повторения стимулов при постоянном разнесении излучателей на 25° в горизонтальной и вертикальной плоскостях (Горлинский, 1975, 1976; Горлинский, Константинов, 1978). Усредненные результаты этих опытов представлены на рис. 41. Было установлено, что при размещении излучателей по вертикали уровень правильных реакций подковоносов оказывался тем выше, чем больше длительность и частота повторения тональных посылок. Так, при частоте следования 5 имп/с различные направления прихода по вертикали тональных сигналов длительностью 2.5 мс практически отсутствовало (62 % положительных реакций), а увеличение частоты повторения таких стимулов до 10 и 20 имп/с повысило средний уровень правильных реакций летучих мышей до 77 и 87 % соответственно.

При расположении излучателей в горизонтальной плоскости такой отчетливой закономерности не наблюдалось. Даже при предъявлении самых коротких (2.5 мс) сигналов, следовавших

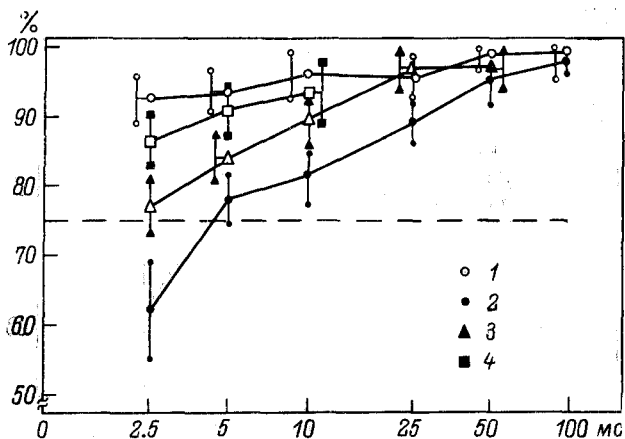


Рис. 41. Влияние длительности тональных посылок на средний уровень различения подковоносами направления их прихода при постоянном угле между излучателями (25°) в горизонтальной (1) и вертикальной (2—4) плоскостях. (По: Горлинский, Константинов, 1978).

Частота повторения сигналов — 5 (1—2), 10 (3) и 20 имп/с (4). По оси ординат — % правильных реакций; по оси абсцисс — длительность сигнала, мс.

со скоростью повторения 5 имп/с, средний процент правильных реакций подковоносов превышал 90 %. Однако применение теста с постепенным сближением излучателей показало, что величина порогового угла для таких стимулов достоверно возросла по сравнению с 50-миллисекундными сигналами от 4 до 6° . Полученные результаты свидетельствуют о том, что наибольшая точность пеленгации подковоносами источника ПЧ-импульсов по горизонтали может быть обеспечена либо при значительной длительности, либо при высокой частоте повторения этих сигналов. Эти же условия являются обязательными как для самой возможности, так и высокой точности определения направления прихода ПЧ-сигналов в вертикальной плоскости. В связи с этим отметим, что такие требования к временным параметрам отраженных импульсов всегда выполняются при любых режимах работы эхолокатора больших подковоносов.

7.2. Значение бинаурального взаимодействия в определении направления прихода эхосигналов

При объяснении способности млекопитающих определять местоположение источника звука первостепенное значение придается механизму бинаурального взаимодействия в слуховой системе. Однако, опираясь на большое число психофизических исследований пространственного слуха (см. обзоры: Альтман, 1972, 1983; Блауэрт, 1979), можно ожидать, что роль бинаурального приема у разных видов животных может оказаться различной

в зависимости от характеристик адекватных звуковых сигналов, плоскости, в которой происходит пеленгация его источника, степени предварительного знакомства с приходящими звуками и характера двигательной активности в процессе их восприятия. Например, локализация гладконосыми летучими мышами источника ЧМ-сигналов, соответствующих по параметрам локационным импульсам этих животных, в горизонтальной плоскости, несомненно, нуждается в бинауральном приеме, а в вертикальной — может с относительно высокой точностью осуществляться и моноаурально за счет широкополосности ЧМ-сигнала и пространственно-частотного кодирования в ушной раковине (Горлинский, 1975, 1985).

Что касается подковоносовых летучих мышей, то в первых работах, посвященных исследованию эхолокации (Möhres, 1953; Schneider, Möhres, 1960) высказывалось мнение, что у подковоносов каждое ухо может самостоятельно обеспечивать пеленгацию цели путем поиска направления максимального приема эхоимпульсов при сканировании диаграммы направленности приема за счет движений ушной раковины. Вместе с тем в более поздних исследованиях было обнаружено, что уже односторонняя перфорация барабанной перепонки приводит к систематическим промахам подковоносов при бросках на насекомое (Константинов, 1973), а закупорка одного из слуховых проходов гистокрилом — к большому числу ошибок при пролетах через проволочные барьеры (Flieger, Schnitzler, 1973).

В наших исследованиях оценивалось влияние поэтапного ухудшения чувствительности одного уха на способности больших подковоносов определять направление прихода 50-миллисекундных тональных посылок, с частотой заполнения 81 кГц, в горизонтальной и вертикальной плоскостях (Горлинский, 1975, 1985; Горлинский, Константинов, 1978). Эксперименты проводились по ранее описанной поведенческой методике (см. раздел 7.1) при постоянном разносе излучателей на 25° относительно стартового положения головы животного и интенсивности сигнала, равной 65 дБ. После получения контрольных результатов у летучих мышей осуществлялся прокол одной барабанной перепонки, а спустя несколько опытных дней полное ее удаление с разрушением слуховых косточек среднего уха. Известно, что подобные операции вызывают у млекопитающих (в том числе и у летучих мышей) повышение порогов микрофонных потенциалов улитки в широком диапазоне частот на 10—20 и 30—40 дБ соответственно (Wever, 1950; Wever, Vernon, 1961). В заключительной стадии опытов наружный слуховой проход оперированного уха заливался воском или стирокрилом, что, как известно, приводит к уменьшению чувствительности данного уха на 60—70 дБ (Flieger, Schnitzler, 1973). Расчеты показывают, что, если после первых двух операций восприятие предъявляющихся сигналов одним ухом было лишь в разной степени ослаблено, то в последнем случае оно было практически исключено. Об этом же свидетельствуют и результаты

контрольных экспериментов, в которых было установлено, что после заливки воском двух слуховых проходов подковоносы переставали реагировать на ультразвук, а также полностью теряли способность к эхолокационному анализу окружающего пространства.

Проведенные опыты дали сходные результаты при тестировании локационных способностей больших подковоносов как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях (рис. 42). Оказалось, что прокол одной барабанной перепонки вызывал в день операции достоверное ($P < 0.01$) падение уровня правильных реакций летучих мышей на 15—20 % по сравнению с контрольными (95—100 %). Однако спустя 2—3 опытных дня наблюдалось полное восстановление процента правильных ответов. Осуществленная затем полная перфорация той же барабанной перепонки с одновременным разрушением косточек среднего уха привела к более значительному снижению уровня правильных реакций (до 63—70 %). Его возвращение к норме было достигнуто спустя 6 опытов. Заливка этого же уха воском или стирокрилом полностью и необратимо исключала локализацию подковоносами источника подававшихся им сигналов в обеих плоскостях (50—60 % правильных ответов). Удаление заглушки из слухового прохода вновь поднимало процент правильных реакций до контрольного уровня.

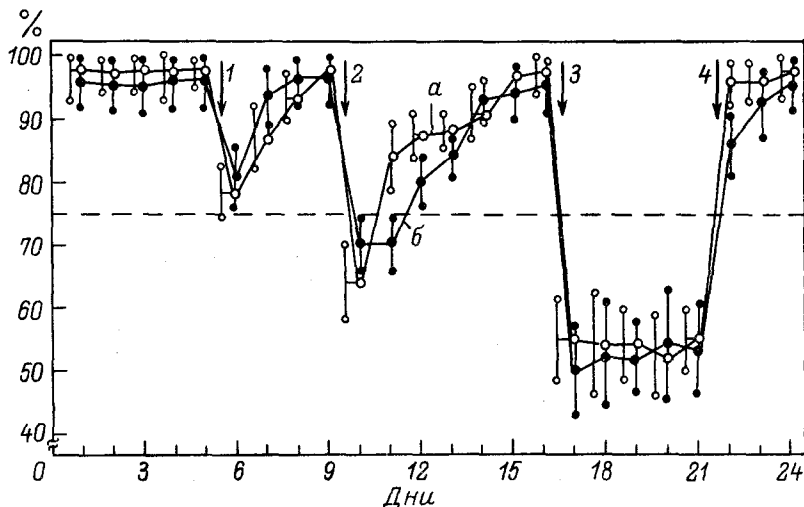


Рис. 42. Влияние степени одностороннего нарушения слухового восприятия на средний уровень правильных реакций подковоносов при постоянном угле между излучателями (25°) в горизонтальной (а) и вертикальной (б) плоскостях. (По: Горлинский, 1985).

Стрелки: 1 — момент прокола барабанной перепонки, 2 — почти полное ее удаление с одновременным разрушением слуховых косточек, 3 — заливка воском наружного слухового прохода и 4 — его освобождение от слуховой пробки. По оси абсцисс — дни опыта.

Результаты этих экспериментов позволяют сделать следующие выводы. Во-первых, пеленгация цели как по горизонтали, так и по вертикали, осуществляемая подковоносными летучими мышами за счет анализа ПЧ-части эхосигнала, происходит на основе его бинаурального восприятия. Во-вторых, частичное ухудшение чувствительности одного из ушей может быстро компенсироваться слуховой системой подковоносов предположительно за счет коррективки интерауральных различий стимуляции.

7.3. Физические предпосылки бинауральной пеленгации у подковоносов

Учитывая что бинауральный слух оперирует с определенными интерауральными различиями приходящих звуков, попытаемся оценить возможное значение тех из них, которые могут быть использованы подковоносными летучими мышами.

Одним из теоретически предполагаемых факторов, способствующих локализации источника импульсных сигналов, является разница во времени их прихода к ушам животного. Значения этих интерауральных задержек (Δt) можно с достаточной степенью точности определить из простого соотношения $\Delta t = d/c \cdot \sin \theta$, где d — расстояние между входами в наружные слуховые проходы, θ — угол прихода относительно средней линии головы животного, c — скорость звука в воздухе.

Принимая во внимание, что расстояние между входами в наружные слуховые проходы большого подковоноса составляет примерно 13 мм, а минимально улавливаемая Δt предположительно равна около 5 мкс (Simmons et al., 1976), нетрудно подсчитать, что точность локализации источника импульсного сигнала на основе анализа интерауральных временных различий составила бы у подковоносов не меньше 7° , что почти в два раза хуже экспериментально найденного значения для сигналов, моделирующих ПЧ-часть локационных импульсов этих животных. Необходимо также отметить, что одной и той же величине интерауральной задержки соответствует множество точек в пространстве, а при расположении источника в сагиттальной плоскости головы она вообще равна нулю. Поэтому при допущении ведущей роли в пространственном слухе подковоносов анализа интерауральных временных различий остаются неясными предпосылки однозначной пеленгации цели в трехмерном пространстве, и в том числе по вертикали, которая у этих животных не уступает по точности локализации источников эхосигналов в горизонтальной плоскости. Вместе с тем можно предположить, что грубая оценка азимута цели, основанная, в частности, на анализе короткого ЧМ-компонента эхоимпульса, действительно может осуществляться на базе восприятия слуховой системой подковоносов разницы во времени его прихода к левому и правому уху.

Другими физическими предпосылками определения направления прихода звука, которые теоретически существуют для тональ-

ных сигналов, т. е. для ПЧ-части локационных импульсов подковоносных летучих мышей, являются интерауральные различия в фазе поступающих акустических колебаний. Однако легко показать, что для осуществления однозначной пеленгации требуется, чтобы отношение расстояния между двумя приемниками к длине волны тона было бы не более 0.5 (Альтман, Дубровский, 1972; Konishi, 1976), а это для подковоносов не выполняется.

Наиболее обоснованной, на наш взгляд, гипотезой, объясняющей принципы работы пространственного слуха подковоносов, является предположение о ведущей роли в процессе пеленгации цели анализа слуховой системой этих животных интерауральных различий в интенсивности входящих отраженных сигналов (Айрапетьянц, Константинов, 1974; Горлинский, 1975, 1976, 1978; Schlegel, 1977a; Горлинский, Константинов, 1978). Действительно, значительные размеры головы и ушных раковин подковоносных летучих мышей, превышающие в несколько раз длину волн, используемых для эхолокации ультразвуков, обуславливают острую направленность приема каждого уха этих рукокрылых. Об этом свидетельствуют результаты прямых акустических измерений характеристик направленности на уровне входа в наружный слуховой проход, подробно описанные в разделе 5.1. Высокая направленность приема обеспечивает создание значительных интерауральных различий в интенсивности отраженного сигнала (ΔI). Согласно расчетам, проведенным на основе полученных диаграмм направленности, величина этих различий для частоты заполнения ПЧ-части локационного сигнала большого подковоноса при постепенном смещении направления его прихода от средней линии головы животного нарастает со скоростью 0.8—1.0 дБ/град (рис. 48). Если предположить, что порог восприятия интерауральных различий в интенсивности у подковоносных летучих мышей составляет, как и у других млекопитающих, около 1—2 дБ, то тогда точность определения ими направления прихода ПЧ-части отраженного сигнала должна составить примерно 1—2.5°, т. е. величину, близкую к полученным экспериментально значениям пороговых углов. Важно отметить, что в отличие от гладконосых летучих мышей диаграммы направленности приема наружного уха подковоносов вследствие ярко выраженной рупообразности их ушной раковины характеризуются меньшей асимметрией и отсутствием заметных боковых лепестков. В результате достигается расширение зоны однозначного кодирования перемещения источника тонального сигнала влево и вправо от средней линии головы животного по величине интерауральных отличий в интенсивности ультразвука.

В качестве важного свидетельства в пользу предположения о преимущественном использовании подковоносами при пеленгации цели бинаурального сравнения интенсивности поступающего эхосигнала можно рассматривать результаты экспериментов, в которых оценивалось влияние удаления ушных раковин на способность больших подковоносов локализовать источник тональных

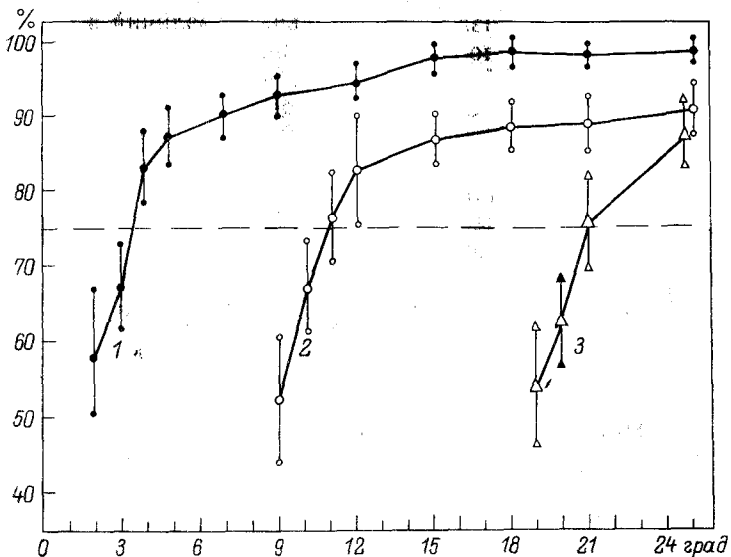


Рис. 43. Зависимость среднего уровня правильных реакций подковоносов от величины угла между излучателями в горизонтальной плоскости для интактных животных (1), после удаления одной (2) и двух (3) ушных раковин. (По: Горлинский, Константинов, 1978).

Обозначения те же, что на рис. 39.

посылок (Горлинский, 1975, 1976; Горлинский, Константинов, 1978). В этих опытах, проводившихся по уже описанной условно-рефлекторной методике, было показано, что после удаления одной ушной раковины способность подковоносов различать направление прихода ПЧ-сигналов в горизонтальной плоскости ограничивалась величиной порогового угла около 11° (рис. 43). Напомним, что в норме точность локализации подковоносами ПЧ-стимулов равнялась примерно $3\text{--}4^\circ$. Следовательно, уже ампутация одной ушной раковины серьезно ухудшает способность подковоносов определять направление адекватных сигналов. У двусторонне оперированных животных пороговый угол еще более увеличился и составил около 21° . Удовлетворительное объяснение полученным результатам можно дать только в том случае, если иметь в виду, что удаление ушной раковины приводит к резкому расширению диаграмм направленности приема подковоносовых летучих мышей. Соответствующие результаты прямых акустических измерений (Горлинский, 1975; Горлинский, Макаров, 1980), представленные в разделе 5.1, позволяют подсчитать, что в случае одно- и двусторонней ампутации ушной раковины крутизна зависимости величины интерауральной разности в интенсивности ПЧ-сигнала от азимута его источника падает до $0.5\text{--}0.6$ и $0.2\text{--}0.3$ дБ/град соответственно. Отсюда следует, что потенциальная точность определения направления прихода ПЧ-сигнала в горизонтальной

плоскости за счет анализа интерауральных различий в его интенсивности уменьшается по сравнению с нормой примерно в 2 раза при удалении одной и 3—4 раза — обеих ушных раковин, что находится в хорошем соответствии с данными поведенческих опытов.

Таким образом, все изложенное позволяет считать, что у подковоносовых летучих мышей основой точной пеленгации цели является анализ слуховой системой интерауральных различий в интенсивности ПЧ-части отраженного локационного сигнала.

7.4. Роль движений ушных раковин в локализации источника отраженных сигналов

Как уже отмечалось, создание достаточных по величине интерауральных различий в интенсивности эхосигнала обеспечивается оптимальными с этой точки зрения рупорообразными ушными раковинами подковоносов. Однако если бы в процессе локации ушные раковины оставались неподвижными относительно головы подковоноса (как это имеет место у рукокрылых, использующих короткие локационные ЧМ-сигналы), то интерауральные отличия в приходящих ПЧ-сигналах могли бы использоваться только для локализации их источника в горизонтальной плоскости, так как при перемещении источника тона по вертикали эти различия либо будут равны нулю (при смещении в плоскости симметрии головы), либо меняются хаотически, что исключает однозначное определение направления прихода сигнала по вертикали. Эту мысль подтверждают результаты поведенческих экспериментов, в которых исследовалось влияние обездвиживания ушных раковин на локационную способность больших подковоносов. В одном из экспериментов двусторонняя денервация мускулатуры ушной раковины привела к характерным систематическим ошибкам в эхолокационной ориентации больших подковоносов. При посадке на горизонтально натянутую проволоку они подлетали к ней и пытались повиснуть слишком высоко, т. е. ошибались именно в локализации цели по вертикали (Schneider, Möhres, 1960). В другой серии опытов, проведенных по методике альтернативного выбора направления подлета к источнику тональных 50-миллисекундных посылок, соответствующих по параметрам ПЧ-частям локационных импульсов больших подковоносов, частичное обездвиживание ушных раковин путем соединения их вершин отрезком клейкой ленты по-разному отражалось на способности подковоносов определять направление прихода ПЧ-сигналов в горизонтальной и вертикальной плоскостях (Горлинский, 1975, 1976; Горлинский, Константинов, 1978). При расставлении излучателей на 25° относительно стартового положения головы животного уровень правильных реакций при горизонтальном расположении источников сигнала снижался после такой процедуры хотя и достоверно, но незначительно по сравнению с конт-

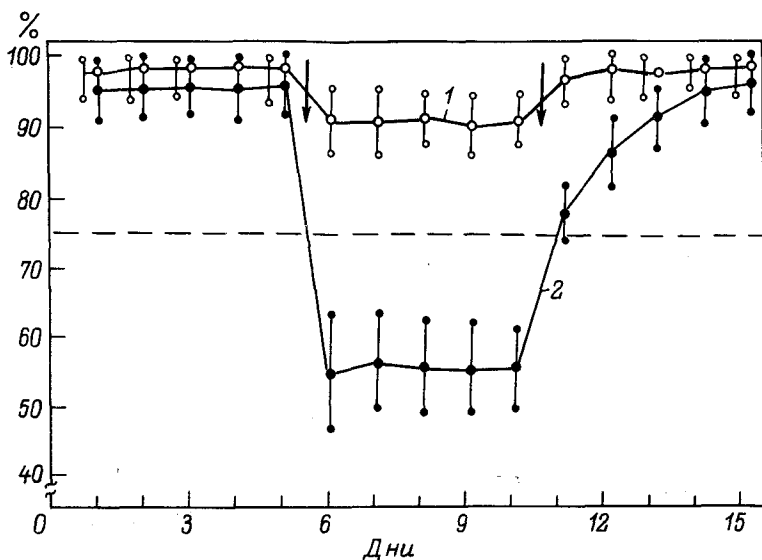


Рис. 44. Средний уровень правильных реакций подковоносов до и после частичного обездвиживания ушей (левая стрелка) при постоянном угле (25°) между излучателями в горизонтальной (1) и вертикальной (2) плоскостях. (По: Горлинский, Константинов, 1978).

Правая стрелка — момент освобождения ушных раковин от склейки. Остальные обозначения те же, что на рис. 42.

рольным (рис. 44). Если же излучатели располагались в вертикальной плоскости, то частичное обездвиживание ушных раковин полностью исключало способность подковоносов к различению направления прихода ПЧ-стимула. Средний процент правильных реакций составил при этом 56—60 %, что близко к вероятности угадывания при альтернативном выборе. Освобождение ушных раковин от склейки приводило к восстановлению прежнего высокого уровня правильных реакций (около 95 %). Любопытно, что обездвиживание ушных раковин оказалось в функциональном отношении равнозначным удалению этих структур, которое также приводит к неспособности подковоносов локализовать по вертикали источник адекватных для них ПЧ-сигналов (Горлинский, 1976; Горлинский, Константинов, 1978). Рассмотренные данные убедительно показывают, что движение ушных раковин у подковоносовых летучих мышей действительно необходимый компонент процесса пеленгации цели в вертикальной плоскости. Кроме того, можно думать, что эти движения увеличивают в некоторой степени эффективность локализации источника ПЧ-сигналов и по горизонтали. Об этом свидетельствует тот факт, что величина порогового угла различения большими подковоносами прихода ПЧ-сигнала в горизонтальной плоскости при склейке ушных раковин увеличивалась по сравнению с нормой с $3-4^\circ$ примерно до 7° (Горлинский, Константинов, 1978).

Таким образом, становится очевидным, что чрезвычайно характерные для подковоносов движения ушных раковин являются важным механизмом, способствующим однозначной и точной пеленгации в трехмерном пространстве на основе анализа ПЧ-части эхосигнала. В связи с этим целесообразно детально рассмотреть характеристики этих движений, их связь с эхолокационным процессом и возможные принципы использования движений ушей для определения направления прихода эхосигналов.

Исследователи эхолокации у подковоносых летучих мышей отмечают наличие у этих животных нескольких типов движений ушей. В одной из своих работ Мёрес (Möhres, 1953) на основе анализа киносъемки выделил и описал три типа таких движений: повороты ушных раковин вправо—влево, медленные движения вперед—назад одновременно обоими ушами и быстрые, так называемые альтернированные движения. Именно последний тип движений Шнайдер и Мёрес (Schneider, Möhres, 1960) выделили как главный, так как по их наблюдениям альтернированные движения появлялись всякий раз в ситуациях заинтересованности подковоносов каким-либо объектом во время интенсивного излучения локационных импульсов. Каждый из следующих друг за другом циклов таких движений состоит из одновременных перемещений одного уха вперед, а другого назад, затем, наоборот, с возвращением к исходному среднему симметричному расположению ушных раковин. Длительность полного цикла таких движений может варьировать от 20 до 80 мс, а их скорость, следовательно, может достигать 50 циклов/с (Griffin et al., 1962). Такая высокая скорость и координированность движений ушных раковин обеспечивается тонкодифференцированной ушной мускулатурой, насчитывающей несколько десятков мышц, иннервируемых в основном VII парой, а также ветвями II и III пар черепномозговых нервов (Schneider, Möhres, 1960). Как показывают эксперименты с прямым электрическим раздражением мышц наружного уха подковоносов, они отличаются значительной лабильностью и способны воспроизводить ритм раздражения вплоть до 70/с (Pye et al., 1962).

Шнайдер и Мёрес предположили, что частота следования локационных сигналов и ход альтернированных движений ушных раковин координируются. Причем движения ушей, вероятно, запускаются вслед за восприятием слуховой системой либо излученного, либо отраженного импульсов, так как закупорка ноздрей подковоносов приводит не только к невозможности излучения локационных сигналов, но и к отсутствию каких-либо перемещений ушных раковин. В работе Гриффина с соавторами (Griffin et al., 1962) производилась скоростная киносъемка больших подковоносов, находящихся на стартовой площадке, с одновременной регистрацией локационных импульсов. Было обнаружено, что в случае пеленгации подковоносами предметов, привлекающих их внимание, иногда встречается полная корреляция ушных движений с принимаемыми сигналами. Она выра-

жается в том, что каждому периоду следования эхосигнала строго соответствовал один полупериод движений ушных раковин. При этом ушные раковины проходили свое центральное положение во время восприятия середины эхоимпульса. В других более часто встречающихся случаях степень синхронизации темпа излучения сигналов и движений ушей уменьшалась вплоть до ее полного исчезновения. Пай с соавторами (Pye et al., 1962) при использовании в качестве индикатора движений ушных раковин доплеровский высокочастотный локатор также показали, что степень корреляции между движениями ушей и локационными импульсами ситуационно варьировала в широких пределах и была наибольшей при излучении подковоносами пачек, включающих до 8 импульсов. Интересно отметить, что существование быстрых альтернированных перемещений ушных раковин, связанных с темпом излучения локационных сигналов, было отмечено и у летучих мышей вида *Pteronotus parnellii*, которые, так же как и подковоносы, используют для эхолокации ПЧ—ЧМ-сигналы (Pye, Roberts, 1970).

Нами была предпринята попытка детально исследовать характеристики движений ушных раковин и их связи с временными параметрами локационных сигналов у подковоносовых летучих мышей, имеющих место при двух основных режимах работы эхолокатора: обзорной локации и пеленгации биологически адекватной цели (Горлинский, Табаринава, 1985). В этой работе производилась скоростная киносъемка большого подковоноса с одновременной регистрацией излучаемых им локационных сигналов в отсутствие каких-либо непривычных для животного раздражителей (ситуация обзорной локации) и при предъявлении эхолокационной модели бабочки — небольшой пластинки, вращающейся на валу микроэлектромотора со скоростью от 25 до 60 об/с. Известно, что предъявление подобных моделей вызывает адекватное пищевое поведение у летучих мышей (Goldman, Henson, 1977).

Было показано, что при обзорной локации с места излучение одиночных ориентационных сигналов длительностью около 50 мс с частотой повторения 4—5 имп/с сопровождается несколькими типами движений ушей: 1) одновременные медленные (длительностью 100—300 мс) движения обеих ушных раковин в противоположных направлениях (рис. 45, А, I); 2) медленные перемещения только одного уха (рис. 45, А, II); 3) быстрые разнонаправленные одновременные перемещения обеих ушных раковин, совершаемые за 10—30 мс (рис. 45, А, III); 4) движения вперед—назад одновременно двумя ушами в течение 50—100 мс (рис. 45, А, IV). Эти движения часто встречаются на фоне значительных по амплитуде и сложных по форме движений головы подковоносов. Важно отметить, что, несмотря на разнообразие типов движений ушных раковин, они совершаются нерегулярно и не обнаруживают по своим параметрам какой-либо связи с темпом излучения локационных сигналов. Циклические альтернированные движения

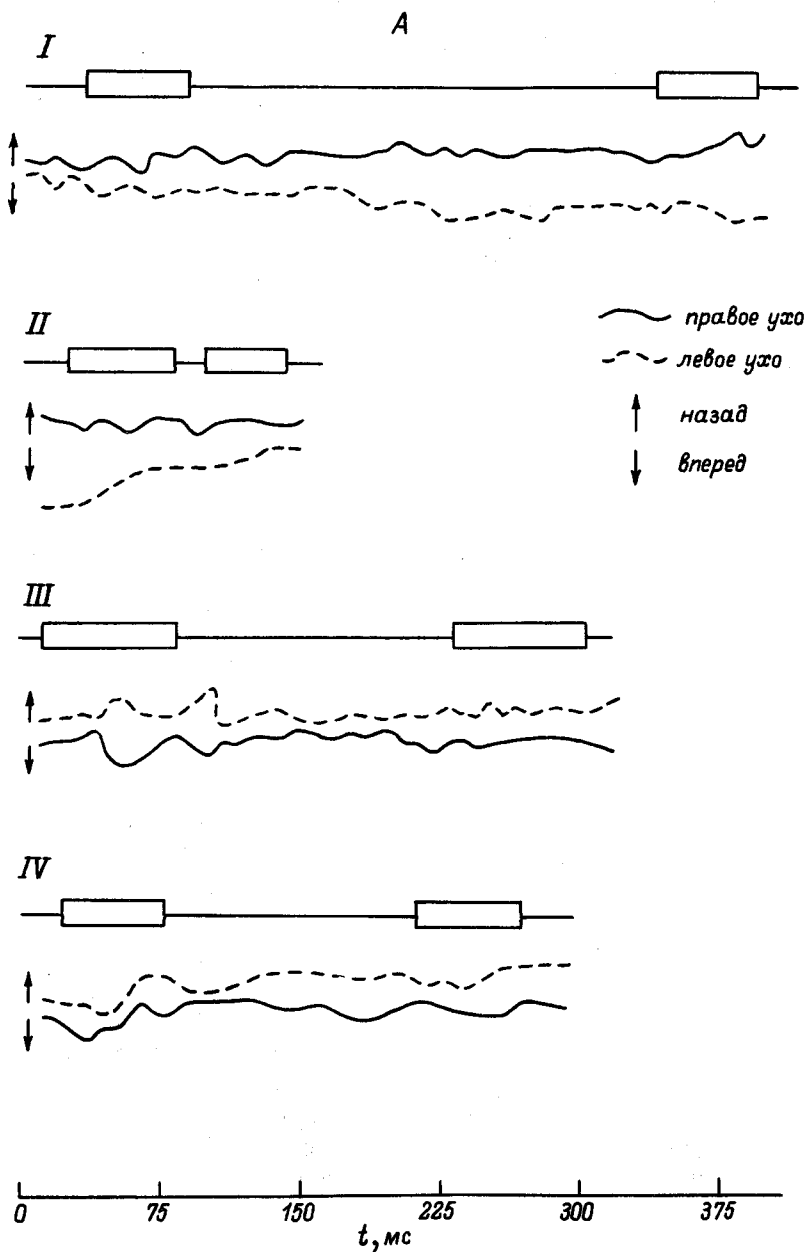


Рис. 45. Примеры соотношений между локационными сигналами и движениями ушных раковин у подковоносов в ситуациях «обзорной локации» (А) и пеленгации эхолокационной модели «бабочки» (Б). (По: Горлинский, Табарина, 1985). В каждом случае *вверху* — последовательность локационных сигналов изображена *прямоугольниками*, *внизу* — положения ушных раковин.

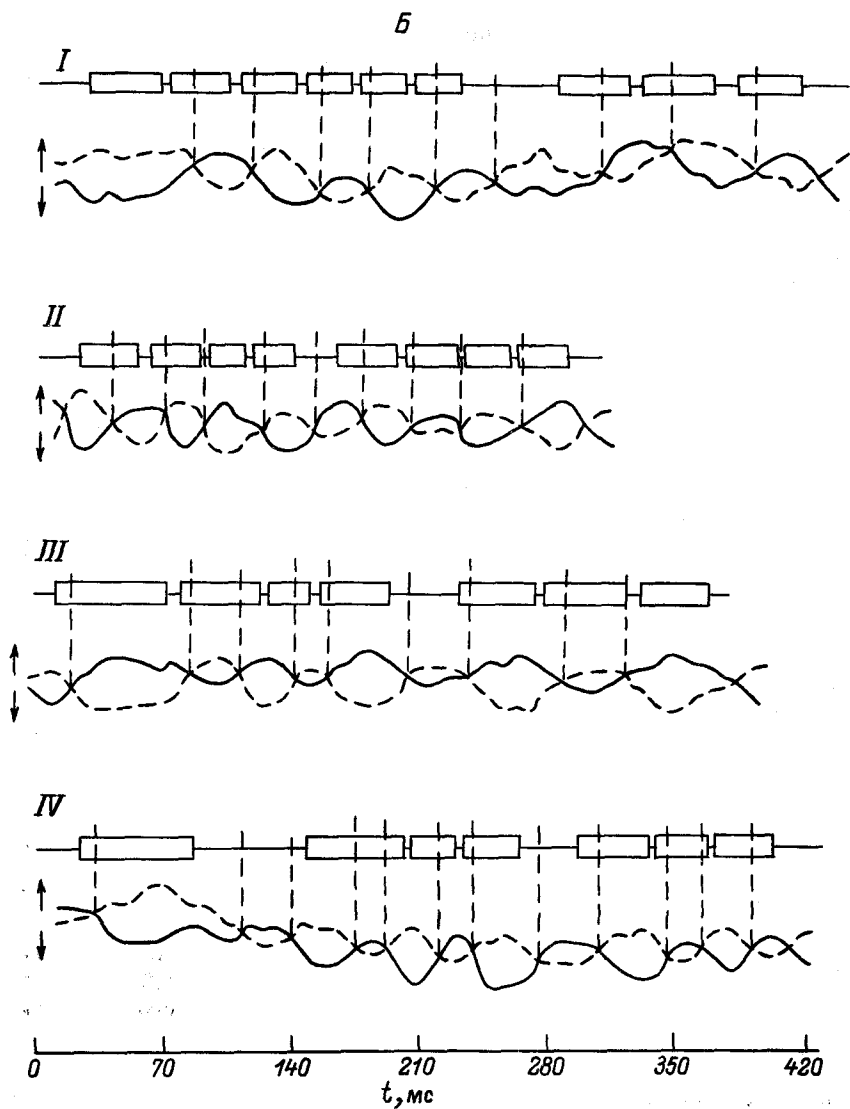


Рис. 45 (продолжение).

отсутствуют, и часто ушные раковины остаются практически неподвижными на протяжении сотен миллисекунд. Таким образом, трудно предположить, что движения ушей, имеющие место в режиме обзорной локации, существенно влияют на процесс обнаружения и определения направления прихода каждого эхоимпульса. Вместе с тем они позволяют время от времени изменять сектор как активной, так и пассивной локации.

При появлении в зоне действия локатора подковоноса адекватной цели — модели бабочки наблюдались изменения как в структуре последовательности локационных сигналов, так и двигательной активности ушных раковин животного. Летучие мыши переходят на режим излучения пачек локационных импульсов, следующих друг за другом с интервалом от 85 до 20 мс и содержащих 2—7 сигналов. Их средняя длительность варьировала от (21 ± 2) до (34 ± 10) мс, а средний период следования от (26 ± 4) до (41 ± 4) мс. Практически одновременно с переходом на пачечный режим излучения ориентационных импульсов существенно активизируется двигательная активность ушных раковин подковоносов. При этом доминирующими становятся альтернированные движения. Они возникают сразу же после момента обнаружения модели бабочки и осуществляются непрерывно на фоне относительной стабилизации положения головы в течение всего времени наблюдения (5—10 с). Длительность полного цикла альтернированных движений ушных раковин варьирует от 21 до 78 мс, т. е. составляет величину одного порядка с величинами длительности и периода следования локационных сигналов в составе пачки импульсов.

При попытке выявить степень корреляции между процессами излучения локационных сигналов и перемещений ушных раковин выяснилось, что по критерию соотношения количества ориентационных импульсов в пачке и полуциклов движений, совершаемых за время звучания пачки, такая корреляция может быть как полной, так и частичной. В первом случае указанное соотношение составляет точно 1:1 при равенстве величин периода следования сигналов в пачках и длительности полуциклов движений ушей (рис. 45, Б, I, II). Для второго характерно некоторое превышение (на 1—3) числа полуциклов движений ушных раковин над количеством импульсов в пачке (рис. 45, Б, III, IV). Что касается фазовых отношений между временной структурой последовательности ориентационных импульсов и непрерывно совершаемыми движениями ушных раковин, то полученные данные показывают, что наибольшая степень синхронизации между ними может наблюдаться в случаях, когда соотношение числа сигналов в пачках и полуциклов движений ушей близко к 1:1 (рис. 45, Б, I). При этом ушные раковины периодически проходят свои средние положения во время, соответствующее начальному или среднему участкам каждого локационного импульса. Однако в других случаях совпадения числа сигналов в пачках и числа полуциклов движений ушей отмеченной выше синхронизации может и не быть (рис. 45, Б, II), так же как ее нет и во всех вариантах, когда отношение числа импульсов к числу полуциклов движений ушных раковин отлично от 1:1 (рис. 45, Б, III, IV). Следовательно, результаты этой работы, как и данные уже рассмотренных исследований, показывают, что строгая синхронизация по фазе между излучением локационных сигналов и сопровождающими их альтернированными движениями ушных раковин подковоносных летучих

мышей встречается редко. Вместе с тем при статистическом анализе всего полученного материала выясняется, что в 90 % случаев излучение зондирующих сигналов сопровождается переходом ушных раковин через свое среднее положение. Более того, в 30 % случаев за время звучания одного сигнала такой переход осуществляется дважды (рис. 45, Б, III, IV).

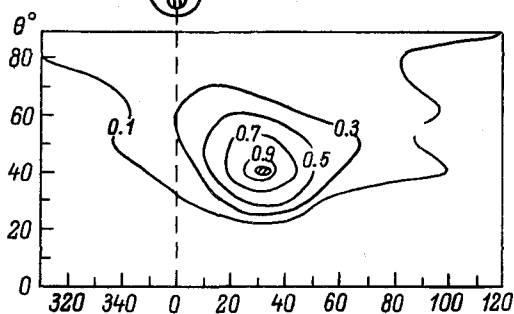
Таким образом, можно сделать вывод, что на этапе пеленгации цели и слежения за ее перемещением в пространстве у подковоносых летучих мышей наблюдаются непрерывные альтернированные движения ушных раковин. Несмотря на различную степень синхронизации между темпом излучения сигналов и движениями ушных раковин, последние совершаются так, что в подавляющем большинстве случаев за время звучания одного импульса одно из ушей, хотя бы один раз, переходит из своего крайне переднего в крайне заднее положение, а другое — наоборот.

Рассмотрим теперь вопрос о том, как описанные движения ушных раковин подковоносых летучих мышей могут участвовать в процессе пеленгации источника отраженных локационных сигналов. Для этого обратимся к результатам экспериментов, в которых исследовалось влияние изменения положения ушной раковины на характеристики направленности приема наружного уха большого подковоноса (Горлинский, 1975; Горлинский, Макаров, 1980). Перемещения ушной раковины, наблюдаемые при альтернированных движениях ушей, приводили к существенному сканированию диаграмм направленности приема (рис. 46). При перемещении ушной раковины вперед область максимума диаграммы смещалась вниз и влево, а при движении назад, наоборот, вверх и вправо от ее местонахождения при среднем симметричном расположении ушей. В результате за один полуцикл быстрых альтернированных ушных движений направление максимальной чувствительности каждого уха большого подковоноса смещалось как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях на 20—25°. При этом форма пространственной диаграммы направленности приема менялась незначительно и для любых положений ушных раковин оставались предпосылки для создания значительных величин интерауральных различий в интенсивности эхосигнала. Важно отметить, что указанные различия создаются не только для различных углов прихода ультразвука в горизонтальной, но и при перемещении его источника в вертикальной плоскости.

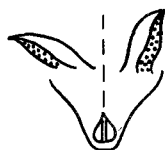
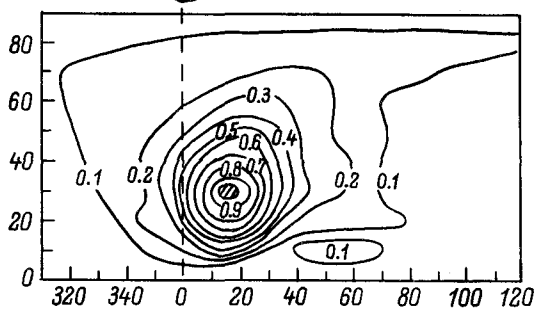
На рис. 47 представлены зависимости величины интерауральной разницы в интенсивности ультразвука частотой 81 кГц от направления его прихода в горизонтальной и вертикальной плоскостях (пеленгационные кривые) для различных положений ушных раковин подковоноса, наблюдаемых в течение одного полуцикла альтернированных движений ушей. Эти зависимости построены исходя из предположения о симметричности характеристик направленности и траекторий перемещений правой и левой ушных раковин. Видно, что при совершении этих движений



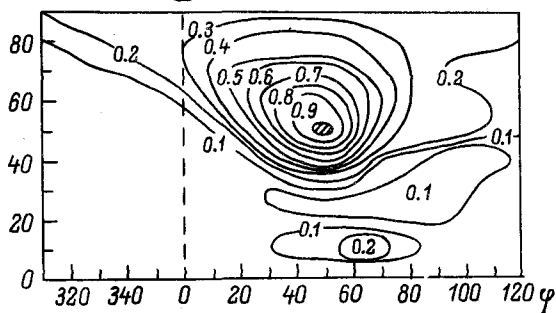
a



b



c



пеленгационные кривые в горизонтальной плоскости смещаются почти параллельно друг другу, а в вертикальной — располагаются симметрично для симметричных фаз альтернированных движений ушей. Крутизна всех кривых в наиболее важном для эхолокации районе, прилегающем к средней линии головы подковоноса, составляет около 1 дБ/град.

Анализ характера приведенных выше зависимостей показывает, что при асимметричных положениях ушных раковин подковоносов, действительно, возникает принципиальная возможность кодирования направления прихода ПЧ-сигнала в величине интерауральной разницы по интенсивности не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскостях. Однако сама по себе информация о величине интерауральной разницы в интенсивности эхосигнала, соответствующая какому-то конкретному положению ушных раковин, еще не может обеспечить однозначную пеленгацию цели в трехмерном пространстве. Действительно, обращаясь к рис. 47, легко убедиться в том, что при любом одном и том же положении ушных раковин невозможно однозначно определить: со смещением в какой плоскости (или одновременно в двух плоскостях) источника эхосигнала связано возникновение данной интерауральной разницы в его интенсивности. Вместе с тем ясно, что одной и той же величине интерауральной разницы в интенсивности соответствуют разные углы прихода ПЧ-сигнала в горизонтальной и вертикальной плоскостях при различных положениях ушей.

Поэтому представляется наиболее правдоподобным предположить, что у подковоносовых летучих мышей однозначное кодирование направления прихода ПЧ-эхосигнала в трехмерном пространстве осуществляется за счет анализа не отдельных величин интерауральных различий в интенсивности ультразвука при различных положениях ушей, а характера динамики их изменения во времени, достаточном для совершения значимых альтернированных перемещений ушных раковин. Этому, в частности, способствует большая длительность моночастотной части локационного сигнала, а также пачечный режим их излучения и большая скорость альтернированных ушных движений во время интенсивной пеленгации цели подковоносом. Как уже отмечалось ранее, в подавляющем большинстве случаев за время звучания одного локационного сигнала ушные раковины совершают перемещения из одного своего крайнего положения в другое, что приводит к существенным изменениям величины интерауральной разницы в интенсивности принимаемого эха. В качестве примера на рис. 48 приводятся интерауральные различия по интенсивности для некоторых

Рис. 46. Пространственные диаграммы направленности приема правой ушной раковины большого подковоноса при ее среднем положении (а), отклонении вперед (б) и отклонении назад (в). (По: Горлинский, Макаров, 1980).

По оси ординат — угол по вертикали, θ° ; по оси абсцисс — угол по горизонтали, φ° .

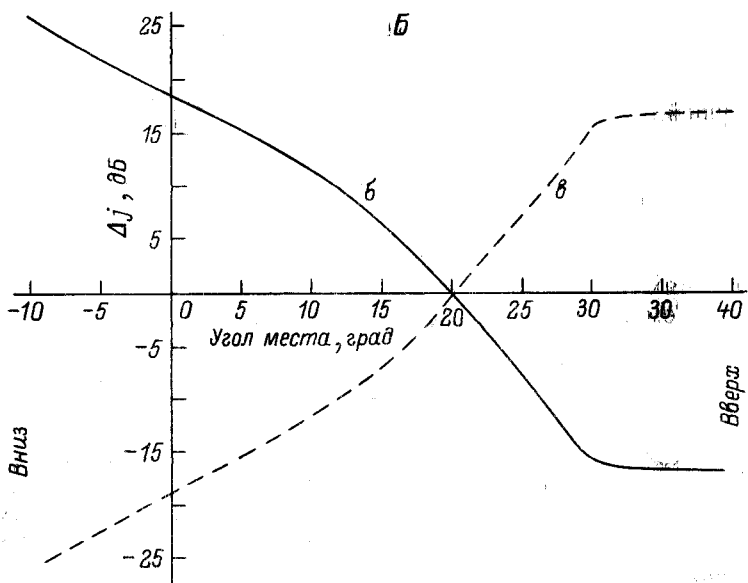
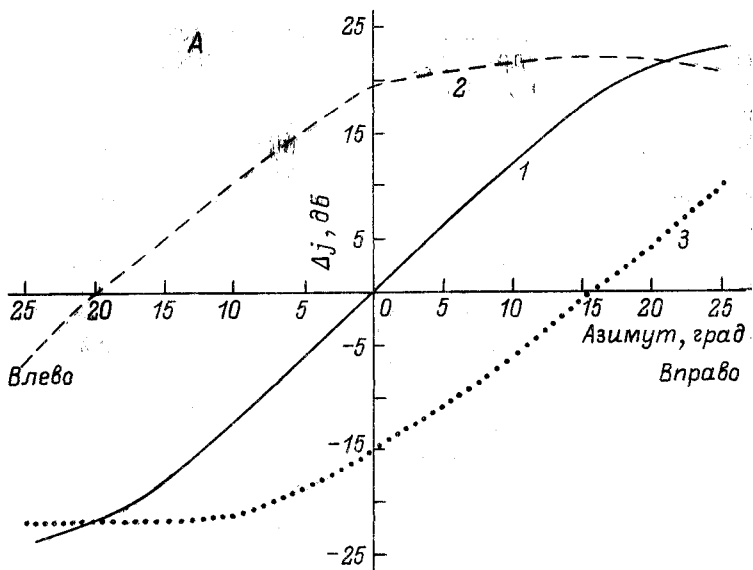


Рис. 47. Зависимость разницы в интенсивности ультразвука (ΔJ) частотой 81 кГц, приходящего к наружным слуховым проходам большого подковоноса от азимута (А) и угла места (Б) источника сигнала. (По: Горлинский, Константинов, 1978).

1 — при среднем положении ушных раковин, 2 и 3 — при отклонении одной из них вперед, а другой — назад и наоборот.

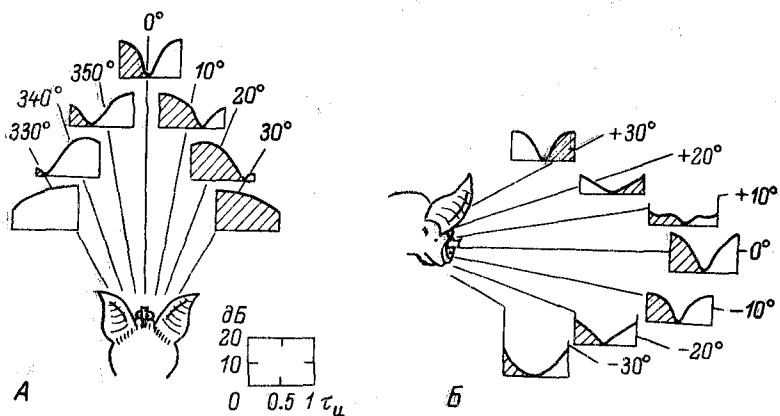


Рис. 48. Последовательности интерауральных различий по интенсивности, создаваемые в течение длительности приходящего экосигнала альтернированными движениями ушных раковин большого подковоноса для различных направлений на объект локации. (По: Горлинский, Макаров, 1980).

А — горизонтальная, *Б* — вертикальная плоскости. *Заштрихованная область* — сигнал больше на правом ухе, *незаштрихованная* — на левом. *На масштабе: по оси абсцисс* — длительность импульса (τ_u) в относительных единицах; *по оси ординат* — интерауральная разница в интенсивности, дБ.

При расчете принималось, что длительность полувращения ушных движений равна длительности эхоимпульса, началу и концу которого соответствуют крайние, половине — среднее положение ушных раковин.

направлений прихода ПЧ-сигнала, возникающие за время совершения полувращения альтернированных движений ушных раковин подковоносов. Они были рассчитаны на основании данных, представленных на рис. 46 и 47. Видно, что для каждого направления как по горизонтали, так и по вертикали имеет место строго определенный закон изменения интерауральных различий в интенсивности экосигнала. Учитывая отсутствие четкой привязки по фазе альтернированных ушных движений к временным характеристикам локационных сигналов, однозначное определение направления прихода ПЧ-сигналов на основе анализа таких последовательностей интерауральных различий в интенсивности ультразвука требует дополнительной информации от проприоцепторов мышц наружного уха об изменениях во взаиморасположении ушных раковин подковоноса. Высказанная гипотеза хорошо согласуется с приведенными выше результатами поведенческих экспериментов с частичным обездвиживанием ушных раковин подковоносовых летучих мышей.

7.5. Электрофизиологические корреляты пространственного слуха подковоносов

Значительная часть исследований пространственного слуха подковоносных летучих мышей, выполненных с помощью электрофизиологического метода, посвящена изучению влияния варьирования местоположения источника ультразвука в свободном поле на характеристики электрических реакций некоторых звеньев восходящего слухового пути. Особенностью такой методики (которую часто называют методикой диотического раздражения) является максимальное приближение условий стимуляции обеих ушей животного к естественным, когда одновременно могут реализовываться различные физические предпосылки локализации источника ультразвука.

В ряде работ оценивалась зависимость характеристик суммарных ВП слухового нерва (N_1 , отводимого от кохлеарного ядра) большого подковоноса от положения источника ультразвука в горизонтальной плоскости (Стосман, Этманова, 1971; Константинов и др., 1973; Стосман, 1973; Schlegel, 1977a). Было обнаружено, что минимальные пороги или наибольшие амплитуды N_1 регистрируются при углах $30-40^\circ$ ипсилатеральной стороны, а область наиболее низкой чувствительности приходится на $90-140^\circ$ контралатеральной стороны независимо от частоты подаваемого ультразвука (рис. 49). Вместе с тем различия в пороговых величинах стимула, подававшегося с направлений максимальной и минимальной чувствительности возрастают с повышением частоты его заполнения, достигая около 20 дБ на 30 кГц и 40—45 дБ на 83.5 кГц. Таким образом, с повышением частоты ультразвука направленность приема, оцениваемая по результатам измерений порогов возникновения N_1 , повышается.

Ампутация ушной раковины на ипсилатеральной стороне приводила к существенному увеличению порогов ВП при подаче сигнала с ипсилатеральной стороны и к некоторому их уменьшению при контралатеральном расположении излучателя. В результате наблюдалось общее выравнивание кривой зависимости величины порога от направления прихода стимула (рис. 49, 3). Тампонада контралатерального входа в отличие от гладконосых летучих мышей не вызывала каких-либо существенных изменений в характеристиках ВП при любом угле подачи ультразвука. Поэтому можно предположить, что характер реагирования слуховой системы подковоносов на уровне слухового нерва в зависимости от направления прихода ультразвука определяется в основном акустическими свойствами наружного уха и головы летучей мыши.

Тщательному экспериментальному исследованию подвергся вопрос о влиянии направления прихода ультразвука на характеристики ВП заднего двуххолмия подковоносов — важнейшего для эхолокации центра, получающего афферентацию от обоих входов в слуховую систему. По данным А. Г. Васильева (1969), при пере-

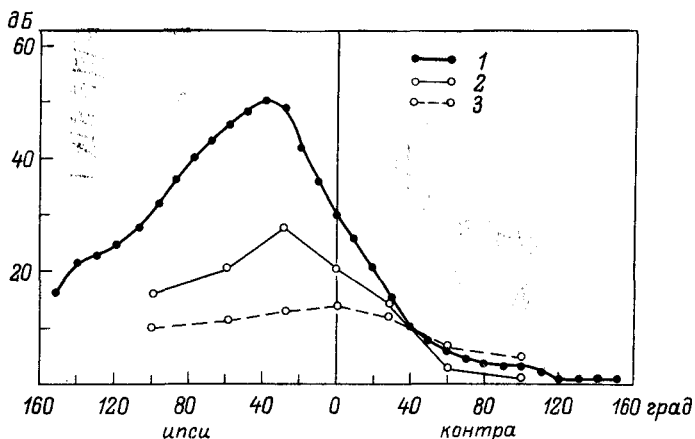


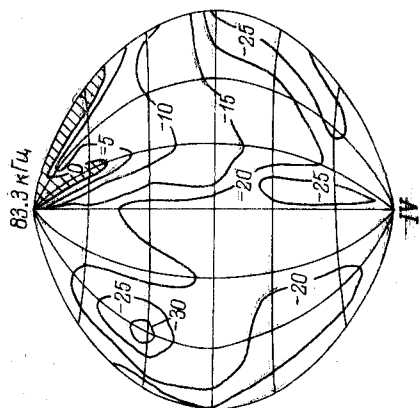
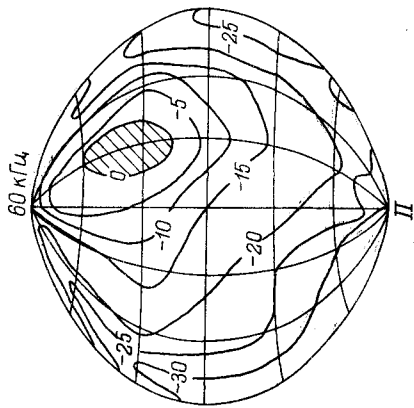
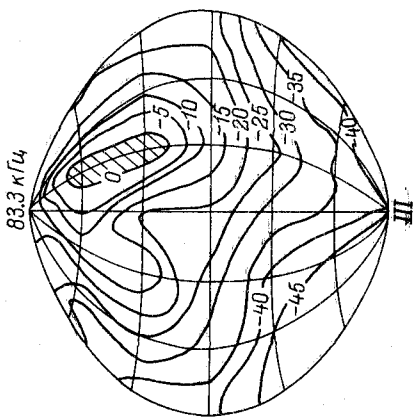
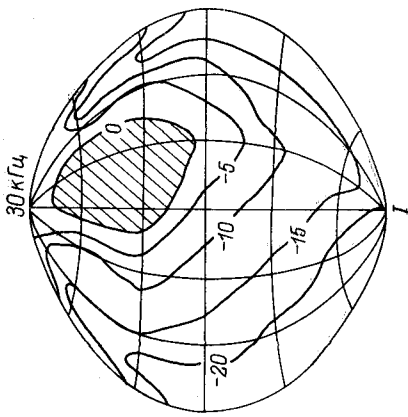
Рис. 49. Зависимости чувствительности, измеренной по порогам ВП слухового нерва (N_1) большого подковоноса от угла предъявления стимула в горизонтальной плоскости.

По оси абсцисс — значение угла (в град.) относительно нулевого направления — средней линии головы животного; по оси ординат — относительная чувствительность, дБ. 1 — частота заполнения стимула 83.5 кГц (по: Schlegel, 1977a); 2 и 3 — частота заполнения стимула 30 кГц соответственно для интактного животного и после удаления ипсилатеральной ушной раковины (по: Стосман, Этманова, 1971).

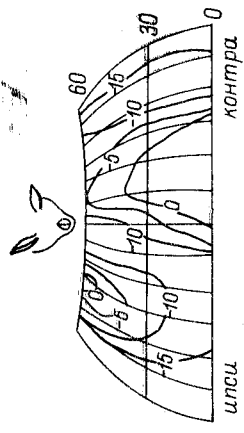
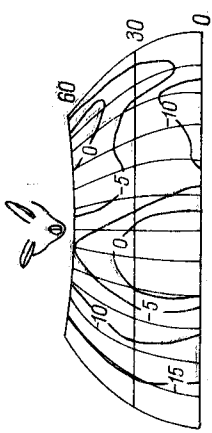
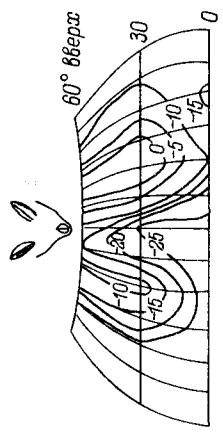
мещения источника сигнала в горизонтальной плоскости минимальные пороги, измеренные по N_4 , регистрируются независимо от частоты заполнения стимула так же, как и на уровне слухового нерва при отклонении направления прихода ультразвука на 30—40° от средней линии головы, но не в ипси-, а в контралатеральную сторону. Этот факт рассматривается как показатель преимущественной связи заднего холма с контралатеральной улиткой подковоноса. Было также отмечено, что крутизна зависимости величины порога ВП от направления на источник сигнала и разница между минимальным и максимальным порогами возрастают с повышением частоты ультразвука в диапазоне 30—80 кГц.

Детальный анализ взаимосвязи величины порога ВП (N_4) заднего двуххолмия большого подковоноса и местоположения источника тональных ультразвуковых сигналов в передней полусфере проведен Нойвайлером (Neuweiler, 1970). Им были получены картины распределения чувствительности к ультразвукам, приходящим с различных направлений (при шаге перемещения излучателя по горизонтали и вертикали, равном 30°) для частот 30, 60 и 83.3 кГц в виде совокупности «изопороговых» линий, нанесенных в системе координат, подобно той, которая использовалась при измерениях акустических характеристик наружного уха. Эти данные (усредненные по 7 животным) для среднего положения ушных раковин представлены на рис. 50, А, I—III. Видно, что наибольшая чувствительность отмечается для направления примерно 30° контралатерально и 30—60° вверх от гори-

A



Б



зонтальной плоскости, а наименьшая для 30° ипсилатерально и 90° вниз от анатомической горизонтали. Так же как и во всех вышеперечисленных работах, положение области максимальной чувствительности не зависело от частоты заполнения стимула, а степень направленности приема постепенно возрастала с уменьшением длины волны ультразвука. Так, средние различия между величинами минимальных и максимальных порогов постепенно увеличиваются от 32 дБ на 30 кГц, до 54 дБ на 83.3 кГц. Для сигналов частотой выше 70 кГц регистрируется вторая область относительно высокой чувствительности, прилегающая к направлению 30° ипсилатерально, 30—60° вверх от горизонтали.

С целью выяснения факторов, влияющих на формирование рассмотренной выше направленной чувствительности, регистрируемой на уровне заднего двухолмия подковоносов, Нойвайлер повторил свои измерения при полностью отогнутых назад ушных раковинах животного. Оказалось, что в этом случае при частоте стимула 83.3 кГц наблюдается потеря направленности на 4/5 от нормы (рис. 50, А, IV), сопровождаемая перемещением области максимума чувствительности в район 30° контралатерально и 90° вверх от горизонтальной плоскости. Следовательно, акустические характеристики наружного уха подковоносов существенно влияют на дирекционную чувствительность, определяемую по порогам N_4 в заднем двухолмии этих животных. Веским подтверждением этому являются результаты другой серии экспериментов, в которой картины распределения чувствительности к ультразвукам, поступающим с разных направлений, оценивались для различных положений ушных раковин, соответствующих трем фазам альтернированных ушных движений подковоносов. Полученные для частоты ультразвука 83.3 кГц данные, усредненные по 4 животным, представлены на рис. 50, Б. Они хорошо демонстрируют большое влияние альтернированных перемещений ушных раковин на дирекционную чувствительность, оцениваемую по порогам ВП заднего двухолмия большого подковоноса. Обнаруживаемые при этом закономерности в изменениях направлений максимальной чувствительности хорошо согласуются, разумеется с учетом наличия билатеральной конвергенции афферентации на уровне заднего двухолмия, с изложенными в предыдущем параграфе результатами акустических измерений зависимости формы пространственных диаграмм направленности приема на уровне входа

Рис. 50. Распределение чувствительности к различным направлениям прихода ультразвука в передней полусфере, измеренное по порогам ВП заднего двухолмия (N_4) большого подковоноса. (По: Neuweiler, 1970).

А — на частоте 30, 60 и 83.3 кГц для среднего положения интактных ушных раковин (I—III) и при отогнутых назад ушных раковинах (IV); Б — на частоте 83.3 кГц для трех вариантов взаимного положения ушных раковин. Горизонтальные и вертикальные линии проведены через 30°. Центральные горизонтальная и вертикальная линии соответствуют горизонтальной и сагиттальной плоскостям головы животного. Заштрихованная область — зона максимальной чувствительности. Изопороговые линии вокруг нее проведены через 5 дБ.

в наружный слуховой проход подковоносов от тех же самых движений ушных раковин.

Однако, кроме акустических свойств наружного уха, на формирование дирекционной чувствительности на уровне задних холмов четверохолмия у этих животных, как и у других млекопитающих, очевидно, влияет бинауральное взаимодействие между симметричными слуховыми подкорковыми центрами. Об этом, в частности, свидетельствует тот факт, что тампонада одного из слуховых проходов существенно изменила картину распределения порогов ВП №₄ для ультразвуков, предъявляемых с различных направлений (Васильев, 1969б; Neuweiler, 1970). Прямые доказательства существования бинаурального взаимодействия в структурах, имеющих перекрест афферентных путей (верхние оливы, задние бугры четверохолмия), были недавно получены для подковоносов с применением методики дихотического раздражения, т. е. отдельной стимуляции каждого уха животного с помощью миниатюрных наушников или акустических зондов (Schlegel, 1977b; Стосман, Макаров, 1983). В одном из этих исследований было обнаружено что амплитуда суммарных ВП в верхней оливе и задних холмах подковоносов, как правило, больше при контралатеральной стимуляции, чем при ипсилатеральной, а при бинауральной — всегда больше, чем при любой моноауральной (Стосман, Макаров, 1983).

Результаты рассмотренной выше работы в силу известных ограничений метода регистрации суммарного ВП отражают лишь самые общие закономерности бинаурального взаимодействия в слуховой системе подковоносовых летучих мышей. Более глубокие и детальные исследования этого вопроса требуют регистрации активности отдельных нейронов различных слуховых центров мозга. В этом направлении выполнена работа Шлегеля (Schlegel, 1977a), в которой сравнивался характер импульсной активности нейронов слуховых ядер ствола мозга больших подковоносов при моноауральных и бинауральных раздражениях тональными сигналами различной интенсивности, а также оценивались реакции этих нейронов на варьирование интерауральных различий в интенсивности ультразвука. Частота заполнения стимула равнялась оптимальной частоте исследуемых нейронов, частотно-пороговые характеристики которых совпадали при обоих видах моноауральных и бинауральных раздражений. Примененная автором полустереотаксическая методика контроля положения кончика микроэлектрода, а также анализ распределения латентных периодов реакций на ультразвук, зарегистрированных при различной глубине погружения электрода, позволяют считать, что большинство из исследованных нейронов входило в состав ядер заднего двуххолмия, латерального лемниска и верхнеоливарного комплекса. Так как между клетками этих трех слуховых центров не удалось обнаружить каких-либо существенных различий как в типах общего паттерна вызванной активности, так и в характере реагирования на моноауральные и бинауральные раздражители, то автор рассматривает их как функционально

единый пул нейронов, Шлегелем было установлено, что активность большинства нейронов зависит от соотношения параметров стимулов, предъявляемых на оба входа в слуховую систему, причем по характеру ответов на монауральные и бинауральные раздражения можно выделить следующие функциональные группы клеток.

I. Бинаурально возбудимые нейроны (22%), отвечающие возбуждением как при контра-, так и при ипсилатеральной стимуляции (тип В/В). У части этих клеток реакция на одновременную стимуляцию обеих ушей подковоноса сигналами равной интенсивности совпадает по величине с ответом на наиболее эффективный монауральный (обычно контралатеральный) раздражитель (рис. 51, Б). По мнению автора, такие нейроны могут осуществлять кодирование общей (абсолютной) интенсивности эхосигнала, инвариантное по отношению к направлению его прихода. Для другой группы нейронов этого типа характерно явление окклюзии, выражающееся в том, что величина реакции на би-

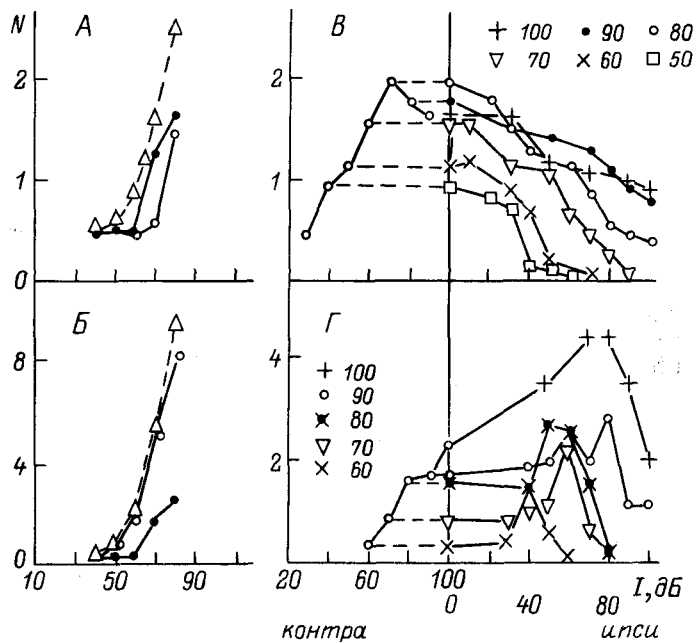


Рис. 51. Зависимость числа импульсов (N) в ответе одиночных нейронов ствола мозга большого подковоноса от интенсивности (I) монауральных и бинаурального тональных раздражителей с частотой заполнения, равной характеристической частоте нейрона. (По: Schlegel, 1977a).

А, Б — реакции двух В/В-нейронов на ипсилатеральный (темные кружки), контралатеральный (светлые кружки) и бинауральный (треугольники) стимулы; В, Г — соответственно реакции одного из В/Т и В/Т, В-нейронов при варьировании интенсивности изолированного контралатерального раздражителя (светлые кружки слева графика) и при присоединении к нему ипсилатерального стимула нарастающей интенсивности (справа графика) для различных значений интенсивности контралатерального раздражителя (цифры).

науральное раздражение выше, чем на любое из монауральных, но меньше, чем их простая алгебраическая сумма (рис. 51, А).

II. Нейроны возбуждающе-тормозного типа (тип В/Т), для большинства которых контралатеральный вход является возбуждающим, а ипсилатеральный — тормозным. Такие нейроны, составляющие около 56 % от общего числа исследованных единиц, не отвечают на изолированное ипсилатеральное раздражение (или в случае наличия спонтанной активности отвечают ее подавлением). Однако в условиях бинауральной стимуляции активность этих нейронов оказывается ниже, чем при раздражении только контралатерального уха. На рис. 51, В представлена зависимость числа импульсов в ответе одного из В/Т-нейронов от интенсивности изолированного контралатерального раздражителя и влияние на величину реакции введения ипсилатеральной стимуляции возрастающей интенсивности. Видно, что активность нейрона в широком диапазоне интенсивностей постепенно возрастает с увеличением величины контралатерального раздражителя, но при каждом из его фиксированных значений последовательно падает при усилении ипсилатеральной стимуляции. Выраженная асимметрия реакции В/Т-нейронов на изменение интенсивности контра- и ипсилатерального раздражителей обуславливает их высокую чувствительность к интерауральным различиям в интенсивности поступающего тонального сигнала. При этом в силу монотонности изменений величины реакций этих нейронов при варьировании интенсивности как контра-, так и ипсилатерального раздражений зависимость количества импульсов в ответе нейрона от значения интерауральной разницы в интенсивности ультразвука оказывается близкой к монотонной в широком диапазоне варьирования ΔI (рис. 52, а).

III. Нейроны со сложной структурой билатерально конвергирующих связей (В/В, Т- и В/Т, В-нейроны). У этой группы нейронов, составляющих около 13 % от общего числа исследованных единиц, контралатеральный вход является всегда возбуждающим. Что касается действия изолированного ипсилатерального раздражителя, то он либо вызывает слабую активность нейрона (В/В, Т-тип), либо остается без ответа (В/Т, В-тип). В отличие от чисто В/В- и В/Т-нейронов характер реакции рассматриваемой группы клеток при введении на фоне действия фиксированного контралатерального раздражения ипсилатеральной стимуляции возрастающей интенсивности носит сложный характер. Это выражается в том, что если в одном диапазоне интенсивностей ипсилатерального раздражителя он может вызывать торможение активности нейрона, то в другом — приводить к ее усилению (явление фасилитации) (рис. 51, Г). В результате зависимость величины реакции таких нейронов от значения интерауральной разницы в интенсивности тонального ультразвука носит ярко выраженный немонотонный характер, причем наибольшее количество импульсов в ответе приходится на узкий диапазон значений ΔI (рис. 52, б). Автором рассматриваемой работы выдвигается

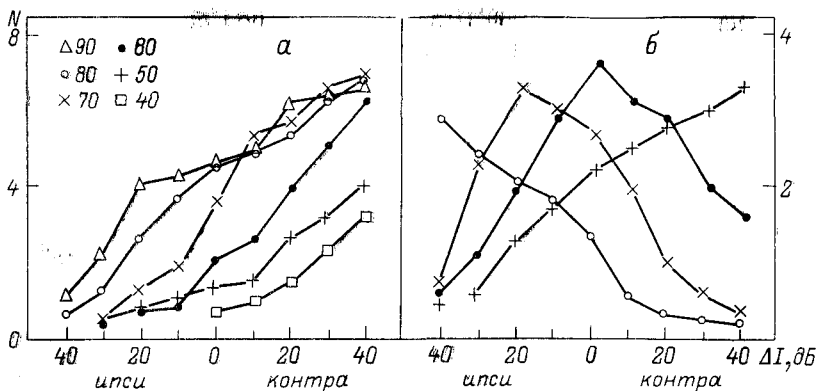


Рис. 52. Зависимость числа импульсов (N) в ответе одиночных нейронов ствола мозга большого подковоноса от величины интерауральной разницы в интенсивности (ΔI) тонального сигнала с частотой заполнения, равной характеристической частоте нейрона, для различных значений общей интенсивности (интенсивности бинаурального стимула при $\Delta I=0$). (По: Schlegel, 1977a).

а — для одного из В/Т-нейронов, б — для В/Т, В-нейрона. Цифры — интенсивность стимулов, дБ.

предположение, что эти нейроны являются своеобразными «детекторами» определенных узких диапазонов значений интерауральной разницы в интенсивности эхосигнала.

Вероятно, вслед за Шлегелем логично предположить, что клетки В/Т-, В/В-, Т- и В/Т, В-типов могут составить основу нейронального механизма определения направления прихода ПЧ-локационного сигнала подковоносовых летучих мышей, работающего на основе анализа интерауральных различий в его интенсивности. Однако, как это следует из результатов данной работы (рис. 52, а, б), количество импульсов в разряде этих нейронов зависит не только от величины ΔI , но и от уровня общей (абсолютной) интенсивности ультразвука. По мнению Шлегеля, имеющаяся таким образом неоднозначность в кодировании величины ΔI в активности нейронов слуховых ядер ствола мозга подковоносов может сниматься неким компенсирующим механизмом высших интегративных центров, сопоставляющих информацию, поступающую от В/Т-, В/В-, Т- и В/Т, В-нейронов и клеток В/В-типа, способных, по-видимому, как это уже отмечалось выше, кодировать общий уровень интенсивности сигнала.

Рассмотренные данные в какой-то мере проливают свет на функциональную организацию бинаурального механизма пеленгации источника эхосигналов у подковоносовых летучих мышей. Вместе с тем они получены только для стационарных моноауральных и бинауральных стимулов, в то время как в большинстве реальных эхолокационных ситуаций интерауральные различия в эхосигналах будут меняться во времени вследствие взаимных перемещений летучей мыши и объекта локации, а также движений ушных раковин. Поэтому большой интерес представляет

другая серия экспериментов Шлегеля, в которой рассматривается характер реакций нейронов слуховых ядер ствола мозга большого подковоноса на дихотически предъявляемые тональные сигналы, амплитуда которых периодически изменялась в противофазе в левом и правом наушниках. При этом величина интерауральной разницы в интенсивности сигнала плавно уменьшалась от 40 до 0 дБ и далее вновь увеличивалась до 40 дБ, но уже с противоположным знаком со скоростью от 4 до 1000 дБ/с.

Большинство исследованных нейронов (так называемые нейроны-пропорционалисты в классификации Шлегеля) четко отражали в своей активности величину ΔI в широком диапазоне ее значений независимо от направления и скорости изменения ΔI . Некоторые единицы отвечали только в узком диапазоне значений ΔI , причем частота их импульсации увеличивалась с возрастанием скорости изменения ΔI . Такие нейроны автор называет «детекторами скорости». У части нейронов, чувствительных к скорости изменения ΔI , характер активности не зависел от направления варьирования ΔI . Другая группа таких нейронов реагировала также и на направление изменения ΔI , отвечая усилением активности на одновременное увеличение контралатерального и уменьшение ипсилатерального раздражителей и резко снижая частоту импульсации при обратном направлении изменений ΔI (рис. 53). Такие нейроны Шлегель относит к «детекторам направления движения». Тем самым он подчеркивает возможность кодирования этими нейронами направления движения источника экосигнала. Однако, на наш взгляд, нейроны, чувствительные к скорости и направлению изменения ΔI , могут иметь отношение не только к анализу параметров движения цели локации, но и участвовать в функционировании гипотетического механизма однозначной пеленгации источника отраженных ПЧ-сигналов в трехмерном пространстве, основанного на анализе закономерностей в изменениях величины ΔI , вызываемых альтернированными движениями ушных раковин подковоносов.

В рассмотренных работах Шлегеля исследовалась чувствительность нейронов ствола мозга подковоносов к величине, скорости и направлению изменения только одного из видов интерауральных различий приходящих ПЧ-сигналов — различий по интенсивности. Однако, признавая первостепенное значение анализа этих различий для точной пеленгации источника эхоимпульсов, нельзя полностью отбрасывать возможность использования для целей локации и отличий во времени прихода отраженного сигнала к двум ушам подковоноса. В этой связи представляет интерес работа Гарнишфегера (Harnishfeger, 1980) на летучих мышах вида *Molossus ater*, в которой исследовалась зависимость активности нейронов заднего двухолмия и верхнеоливарного комплекса данного вида рукокрылых от величины интерауральных различий во времени дихотически предъявляемых тональных посылок, начинавшихся с нулевой фазы и имеющих огибающую сходную с огибающей локационных сигналов. Оказалось, что у 9 % иссле-

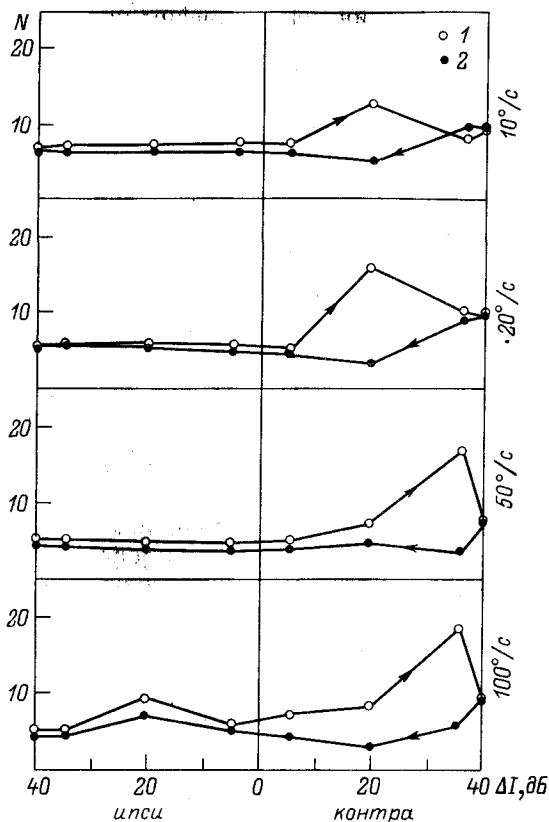


Рис. 53. Варьирование частоты импульсации (N) одного из нейронов заднего двухолмия большого подковоноса при плавном изменении с различными скоростями величины интерауральной разницы в интенсивности (ΔI) тонального сигнала, с частотой заполнения, равной характеристической частоте нейрона. (По: Neuweiler, 1979).

1 — направление изменения ΔI от превышения сигнала на ипсилатеральном ухе к превышению на контралатеральном, 2 — наоборот.

дованных нейронов отмечалась четкая зависимость количества импульсов в реакции от величины Δt в биологически реальном диапазоне ее изменений, составляющем ± 50 мкс. Все нейроны, чувствительные к Δt , имели фазный тип ответа и классифицировались как В/Т-единицы, реагирующие также и на введение интерауральных различий по интенсивности. По оценкам автора, при оптимальных условиях стимуляции (варьирование Δt в диапазоне ± 30 мкс на фоне ипсилатерального превышения уровня сигнала над контралатеральным примерно на 7 дБ) минимальные интерауральные отличия во времени прихода ПЧ-сигнала, отображаемые в активности таких нейронов, составляют примерно 4 мкс, что соответствует точности определения азимута источника

ультразвука около 7° . Приведенные цифры подтверждают реалистичность уже высказанного нами ранее предположения о том, что анализ Δt может быть использован летучими мышами (в том числе и подковоносами) для грубой оценки азимута источника эхосигнала, особенно за пределами сектора, прилегающего к средней линии головы животного, где обеспечивается однозначное кодирование направления прихода ПЧ-сигнала в горизонтальной плоскости в величинах Δt (рис. 51).

Однако окончательное решение вопроса о возможностях эхолокационной системы подковоносных летучих мышей в реализации тех или иных физических предпосылок пеленгации источника эхоимпульса требует дальнейших детальных исследований как на уровне отдельных слуховых центров мозга, так и слуховой системы в целом.

ПОМЕХОУСТОЙЧИВОСТЬ ЭХОЛОКАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ ПОДКОВОНОСОВ

Подковоносые летучие мыши, как и другие животные, использующие для пространственной ориентации акустический информационный канал, воспринимают полезные сигналы на фоне разнообразных посторонних звуков. В применении к задаче восприятия эхолокационных сигналов эти звуки являются помехой. Помеха может исказить значение любого параметра, по которому происходит обработка эхолокационных сигналов, в результате чего будет принята ложная информация. Таким образом, помехой является любое стороннее возмущение, действующее в канале связи, которое снижает надежность приема информации, а помехоустойчивость системы состоит в способности противостоять вредному влиянию помех.

8.1. Виды акустических помех, воздействующих на эхолокацию подковоносов

По отношению к каналу передачи акустических сигналов от излучающей системы локатора до цели и от цели к приемной системе к помехам можно отнести как возмущения, поступающие в приемник, так и возмущения в самом приемнике. Примером последних является «тепловой шум» наружного и внутреннего уха слухового анализатора или шум нервной системы (Исакович, 1963; Haggis, 1968). По характеру воздействия на приемные устройства помехи разделяют на мультипликативные и аддитивные (Харкевич, 1963). К первым относятся помехи, порожденные различного рода флуктуациями физических характеристик среды (влажность, температура, давление и т. д.). Эти флуктуации приводят к случайным изменениям таких параметров, принимаемых сигналов, как амплитуда, время задержки, частота, поэтому мультипликативные помехи называют также модулирующими (Гуткин, 1972). Мультипликативной помехой, оказывающей влияние на канал связи, является дисперсия поглощения при распространении ультразвука в воздухе [Griffin, 1971]. Эффект поглощения усиливается с повышением частоты и прямо зависит от содержания паров в воздухе. Так, на частоте 100 кГц при изменении концентрации водяных паров от 0.5 до 3 %, что

характерно для условий обитания летучих мышей, атмосферное поглощение сигналов изменяется от 3 до 10 дБ/м. Другим фактором, воздействующим на распространение ультразвука, является присутствие тумана в виде микроскопических водяных капелек (Руе, 1971). Еще в 1896 г. Релей рассчитал, что жидкие сферические капли в воздухе проявляют себя как резонаторы с высокой добротностью на частотах, соответствующих их диаметру. В устойчивом тумане содержатся капли размером от 100 мкм, резонирующие на частоте 11 кГц, до 18 мкм с резонансом на 150 кГц. Таким образом, туман может вызвать высокое затухание ультразвуковых локационных сигналов летучих мышей и, кроме того, создает заметную реверберационную помеху.

Однако основным видом помех, воздействующих на локационную систему летучих мышей, являются аддитивные помехи. Такого рода помехи прежде всего представляют акустический фон среды обитания, который складывается из шума листьев, плеска воды, ветровых шумов, акустической активности насекомых и других естественных и искусственных источников звукового поля. Шумы среды обитания имеют большую изменчивость по интенсивности и частотному составу, временным параметрам и во многом зависят от времени суток, климатических и погодных условий. Аддитивными помехами считаются и собственные излучаемые зондирующие импульсы летучих мышей, эхосигналы, отраженные от многочисленных окружающих предметов (например, листьев, деревьев, строений и т. д.), которые в данный момент не служат для животного объектом локации, эхолокационные сигналы других животных, одновременно лоцирующих в непосредственной близости.

Отрицательное воздействие на надежность приема эхосигналов у летучих мышей могут оказывать и аэродинамические шумы, которые связаны с быстрым полетом животного и возникают при обтекании потоком воздуха ушных раковин и крыльев. Физический механизм подобного «свиста в ушах» связан с возникновением звука при срыве вихрей воздуха с обтекаемого тела (Блохинцев, 1946; Красильников, 1960). Как показывают эксперименты, вихревой звук имеет широкий частотный диапазон, который зависит от скорости и направления потока, формы и размеров обтекаемого тела. Интенсивность его возрастает при увеличении скорости движения пропорционально шестой степени.

Во многих случаях полезные сигналы и помехи имеют заметные различия по одному или нескольким параметрам. Эти различия могут быть использованы для селекции сигнала в присутствии помех. Методы селекции широко применяются в технических системах связи, и в зависимости от параметра, по которому происходит выделение сигнала, разделяются на пространственную, временную, частотную и амплитудную селекцию (Васин, Степанов, 1967). Применительно к эхолокации действенность такого выделения полезного сигнала из помех во многом будет определяться характеристиками локационной системы. Результаты биоакусти-

ческих исследований показали, что эхолотатор подковоносов обладает высокой разрешающей способностью по дальности (Айрапетьянц, Константинов, 1973, 1974; Константинов, 1973а, 1973б), углу (Айрапетьянц, Константинов, 1973; Константинов и др., 1973; Горлинский, 1974, 1975), по амплитуде (Константинов, 1973в; Айрапетьянц, Константинов, 1974). Таким образом, подковоносы могут эффективно использовать принципы селекции сигналов.

Наибольшие трудности для локации создают помехи, которые по своим параметрам существенно не отличаются от полезного сигнала и, следовательно, не позволяют осуществить селекцию последнего. Именно такими помехами являются изотропные случайные помехи, которые перекрывают принимаемые сигналы по частотным, временным, силовым и пространственным характеристикам. В локации любому наблюдению за целью предшествует ее обнаружение, т. е. фиксация наличия отраженного сигнала, и приближенная оценка его параметров. Именно этот первичный процесс — обнаружение — осуществляется в наиболее неблагоприятных условиях и имеет важное значение для дальнейшего локационного анализа. Помехоустойчивость при обнаружении цели обычно характеризуют отношением мощности сигнала к помехе на входе приемной системы, соответствующим определенной вероятности обнаружения. Для оценки факторов, влияющих на мощность полезного сигнала и таким образом на помехоустойчивость локационной системы летучих мышей, целесообразно воспользоваться «уравнением радиолокации», которое будет справедливо и для ультразвуковой локации в воздухе. Согласно этому уравнению, в свободном пространстве мощность отраженного сигнала на входе приемника ($P_{пр}$) определяется выражением (Финкельштейн, 1973)

$$P_{пр} = \frac{P_{пер} \cdot G_{изл} \cdot G_{пр} \cdot \sigma_c \cdot \lambda^2}{64 \cdot \pi^3 \cdot D^4},$$

где: $P_{пер}$ — мощность передатчика; $G_{изл}$ и $G_{пр}$ — коэффициенты направленного действия излучающей и приемной антенн; σ_c — эффективная отражающая поверхность цели; λ — длина волны; D — дальность до цели. Анализ этого выражения показывает, что помехоустойчивость прежде всего зависит от мощности излучения и направленных свойств передающей и приемной систем. Однако увеличение ее за счет повышения мощности излучения ограничено энергетическими возможностями животных. Поэтому для увеличения интенсивности эхосигнала большую роль приобретает способность летучих мышей концентрировать излученную ультразвуковую энергию в направлении на цель. Немаловажное значение имеет и выбор частоты излучаемых ультразвуковых колебаний. При увеличении частоты сигналов увеличивается эффективная отражающая поверхность малоразмерной цели и направленность действия передающей и приемной антенн. Однако

при этом заметно возрастает поглощение ультразвука в воздухе. Частота эхолокационных сигналов подковоносов лежит довольно в узком диапазоне от 40 до 115 кГц. Видимо, в процессе эволюции эхолокационного аппарата природа нашла определенный компромисс. В остальном помехоустойчивость эхолокатора, как способность выделять полезные сигналы из сложного потока помех, определяется характеристиками и особенностями функционирования слухового анализатора, задача которого состоит в максимализации отношения сигнал/помеха и в принятии оптимального решения о наличии или отсутствии цели.

8.2. Оценка помехоустойчивости эхолокатора

Эхолокационная пространственная ориентация летучих мышей в условиях постоянного действия различного рода акустических помех, очевидно, вызвала в процессе филогенетического развития и экологической специализации рукокрылых определенные адаптивные структурные и функциональные приспособления, позволяющие успешно противостоять вредному воздействию помех. В связи с этим представляет интерес экспериментальная оценка помехоустойчивости эхолокатора подковоносов и сопоставление ее с потенциальной, т. е. предельно достижимой, помехоустойчивостью, рассчитанной на основе статистической теории радиосвязи.

Для количественной оценки помехоустойчивости эхолокатора наиболее предпочтительно использовать условия обнаружения целей в широкополосном диффузном шумовом поле, которое перекрывает эхолокационные сигналы летучих мышей по частотным, временным, силовым и пространственным характеристикам. Однако проведение таких исследований связано с определенными методическими и техническими трудностями. Это, по-видимому, и обусловило тот факт, что, несмотря на большой интерес к исследованию помехоустойчивости эхолокации, работы, посвященные этой проблеме, единичны [Griffin, 1958; Griffin, Grinnell, 1958; Griffin et al., 1960] и касаются только гладконосых летучих мышей.

Целью проведенных нами исследований было выяснение влияния широкополосного шума на эффективность эхолокационного обнаружения неподвижного объекта большими подковоносами и, на основании полученных данных, оценка помехоустойчивости их эхолокационной системы (Макаров, 1974, 1975, 1980; Константинов и др., 1975). Кроме того, мы попытались выяснить удельное значение моночастотной и частотно-модулированной частей локационного сигнала для решения этой конкретной задачи. Последнее было вызвано тем, что, по мнению ряда исследователей, ПЧ-часть эхолокационного сигнала, перекрываемая по времени мощным зондирующим импульсом, при обнаружении неподвижных целей животными не используется, а служит лишь при локации движущихся объектов.

Анализ литературных данных позволил определить основные условия проведения экспериментов по изучению помехоустойчивости эхолокатора летучих мышей. Прежде всего комплекс аппаратуры должен создавать акустические помехи, перекрывающие локационные сигналы подковоносых летучих мышей по частотным, временным и силовым характеристикам. Для устранения возможности отстраиваться от помех по направлению их прихода и тем самым изменять на неконтролируемую величину отношение сигнал/шум в лучшую сторону, интенсивность создаваемых помех не должна меняться от ракурса в точке приема. Для оценки отношения сигнал/шум необходимо точно контролировать интенсивность как помехи, так и отраженного сигнала в момент обнаружения цели. Наконец, должен быть достоверный критерий для определения как правильности обнаружения, так и самого момента обнаружения животными полезного эхосигнала на фоне предъявляемых помех.

Исходя из этих условий, нами была применена следующая схема опыта. Подопытное животное, находясь на стартовой площадке, должно было обнаружить мишень — стальной шар диаметром 21 мм, подвешенный на тонкой нити на расстоянии 106 см, и по прямой траектории подлетать к нему. После посадки на шар зверек получал пищевое подкрепление (мучного червя) и возвращался на стартовую позицию. Для предъявления мишени были выбраны фиксированные точки справа и слева от старта под углом 45° . Появление мишени в каждой из них в ходе опытов менялось в случайном порядке. Критерий обнаружения был выбран статистический. Вероятность обнаружения считалась пороговой при уровне положительных реакций 75 %. Это соответствовало вероятности истинного обнаружения 0.5 с учетом вероятности случайного угадывания животным положения мишени. Использование сферической мишени явилось единственной возможностью обеспечить стабильное эхо независимо от ракурса облучения, что совместно с фиксированной дальностью обнаружения цели и регистрацией зондирующих импульсов животного позволило произвести точный расчет интенсивности принимаемого эхосигнала.

После выработки и закрепления у животного рефлекса на мишень включался шум, амплитудные и частотные параметры которого последовательно менялись. При этом в ходе опытов использовались следующие виды акустических помех: 1) «белый шум», ограниченный полосами частот 2—250, 2—50, 40—70, 35—85, 90—180 кгц; 2) непрерывная частотно-модулированная помеха с различной шириной спектра.

Комплекс аппаратуры для создания акустических помех состоял из генераторов шума, полосовых фильтров, attenuаторов, усилителей мощности и излучающей системы, состоящей из 24 конденсаторных излучателей (рис. 54), которые позволяли создать близкое к диффузному равномерное шумовое акустическое поле в месте нахождения стартовой площадки.

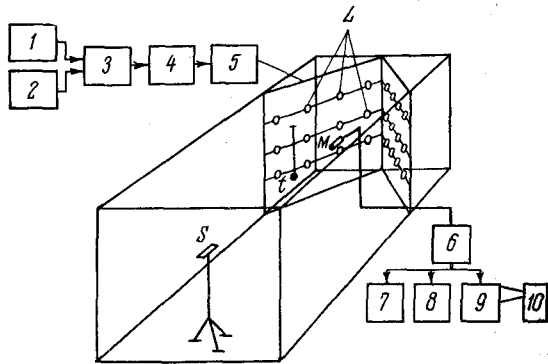


Рис. 54. Схема опыта и блок-схема аппаратуры для исследования помехоустойчивости эхолокации. (По: Константинов и др. 1975).

Шумовой комплекс: 1, 2 — генераторы шума, 3 — двухканальный усилитель мощности, 4 — набор фильтров, 5 — аттенюатор, L — излучатели. Комплекс регистрации: M — микрофон, 6 — микрофонный усилитель, 7 — ультразвуковой магнитофон, 8 — измеритель частоты, 9 — двухлучевой осциллограф, 10 — фоторегистратор. S — старт; t — мишень.

В случае применения помех первого вида использовались два генератора шума Г2-1, а при создании помех второго вида использовали ЧМ-генератор, модуляция частоты которого осуществлялась синусоидально с периодом 1 мс при заданной несущей частоте и величине девиации. Ширина ЧМ-помехи контролировалась с помощью анализатора гармоник С5-2. Использование ЧМ-помех позволило провести исследование помехоустойчивости больших подковоносов в узких полосах частот, перекрывающих отдельные части локационного сигнала.

В ходе опытов постоянно проводилась регистрация излучаемых животными локационных сигналов на ультразвуковой магнитофон и киносъемка их с экрана осциллографа во всех фазах локации. Чтобы не создавать дополнительных помех, приемный микрофон был установлен перед животным на расстоянии 190 см от стартовой площадки. Для четкой регистрации момента окончания фазы обнаружения мишени при слете летучей мыши со стартовой площадки на кино- и магнитной пленках фиксировалась специальная отметка. Опыты были проведены на 4 взрослых предварительно энуклеированных животных.

После выработки прямолинейного подлета к шару, означавшего, что подопытное животное с места старта обнаруживает местоположение мишени, и достижения надежного уровня обнаружения (95 % правильных реакций) постепенно увеличивали интенсивность шума в полосе частот 2—250 кГц. Первые изменения в поведении подковоносов, которые выражались в увеличении времени, необходимого для обнаружения цели, а также уменьшении надежности обнаружения, были отмечены при увеличении уровня интенсивности шума в точке приема до 42 дБ (рис. 55). При уровне шума 51 дБ вероятность обнаружения мишени

достигла порогового значения (75 %). Уровень спектральной плотности шума составил при этом — 1 дБ относительно 10^{-16} Вт/см² Гц. При дальнейшем увеличении интенсивности шума зверьки вообще отказывались летать в сторону шара, стараясь вылетать из зоны действия шумового поля.

Как показал анализ записей локационных сигналов, поиск и обнаружение большими подковоносами тест-объекта осуществлялся одиночными сигналами длительностью около 50 мс с частотой ПЧ-части 81—82 кГц и частотной модуляцией в начале и конце импульса на 10 и 17 кГц соответственно. В конечной ЧМ-части сигналов, как правило, имелся амплитудный всплеск. Интенсивность ПЧ-части излучаемых сигналов при увеличении шума увеличивалась от 121 до 127 дБ. Более заметные изменения интенсивности имела конечная ЧМ-часть сигналов, которая увеличивалась от 107 (в тишине) до 122 дБ (в шуме). Максимум амплитуды при этом приходился на частоту порядка 74 кГц.

После определения предельного уровня спектральной плотности широкополосного шума (2—250 кГц), при котором подопытные животные переставали надежно обнаруживать цель, мы пытались более точно установить частотные границы шума, который воздействует на эффективность обнаружения. Для этого были применены полосовые шумы в более узких частотных диапазонах. Оказалось, что у больших подковоносов при излучении шума в полосе частот 35—85 кГц, т. е. перекрывающего частоты ПЧ- и ЧМ-частей локационных сигналов, пороговое значение спектральной плотности шума имело то же значение, что и для широкополосного шума. В то же время шум в полосе частот 10—50 и

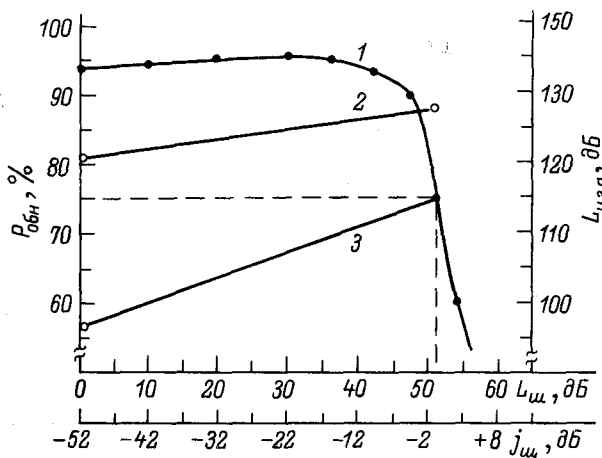


Рис. 55. Влияние широкополосного шума на вероятность обнаружения цели и интенсивность локационных сигналов. (По: Константинов и др. 1975).

По оси абсцисс: $L_{ш}$ — уровень интенсивности шума, $j_{ш}$ — уровень спектральной плотности шума; по оси ординат: $P_{обн}$ — уровень обнаружения, %, $L_{изл}$ — уровень интенсивности излучаемых локационных сигналов (на расстоянии 10 см от головы животного). 1 — уровень обнаружения цели; 2, 3 — интенсивность ПЧ- и ЧМ-части локационных сигналов.

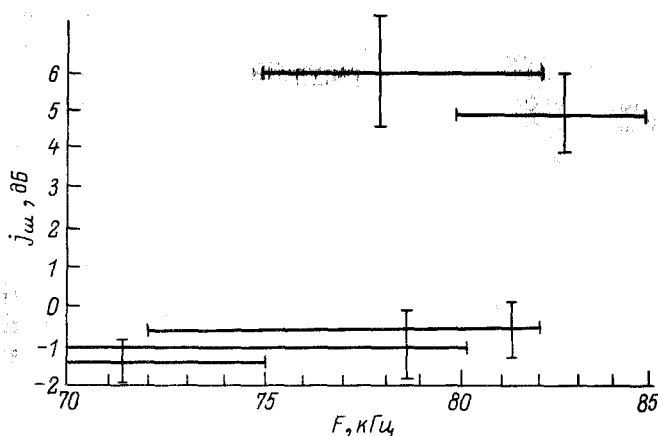


Рис. 56. Влияние узкополосных помех на обнаружение цели. (По: Константинов и др., 1975).

F — частотный диапазон помех; $j_{ш}$ — пороговый уровень спектральной плотности. Вертикальные отрезки — доверительный интервал при вероятности 0.95.

40—70 кГц, практически не перекрывающий локационных частот сигналов подковоносов, не оказал заметного влияния как на результативность обнаружения шара, так и на поведение животных. Не имея технической возможности излучать более узкополосный шум с целью дальнейшего уточнения частотных границ шума, влияющего на обнаружение цели, были применены частотно-модулированные ЧМ-помехи. Предварительно было установлено, что ЧМ-помеха с полосой частот 35—85 кГц и частотой модуляции 1 кГц имеет то же пороговое значение спектральной плотности, что и белый шум в полосе частот 35—85 кГц, т. е. по своему воздействию она оказывала влияние на обнаружение мишени, идентичное белому полосовому шуму.

Для проверки значимости ПЧ-части сигналов подковоносов использовали ЧМ-помеху в полосе частот 80—85 кГц, перекрывающей частоты только ПЧ-части зондирующих импульсов. Пороговое значение уровня спектральной плотности помехи возросло при этом до +5 дБ (рис. 56), т. е. воздействие таких помех оказало меньшее влияние на надежность обнаружения. В то же время при излучении помех в полосе 70—80 кГц, захватывающей частоты лишь ЧМ-части локационного сигнала подковоносов, пороговый уровень спектральной плотности имел ту же величину, что и для широкополосного шума (-1 дБ). Эти результаты позволили предположить, что при обнаружении подковоносами неподвижной цели при воздействии шума ведущую роль играет ЧМ-часть их локационного сигнала. Принимая во внимание, что амплитуда ЧМ-части зондирующих импульсов при действии шума всегда имеет пик на частоте порядка 74—75 кГц, возникает вопрос, вся ли ЧМ-часть сигнала определяет помехоустойчивость обнару-

жения, или наиболее важной является ее средний, энергетически наиболее выраженный участок?

Сопоставления результатов экспериментов по определению порогового уровня спектральной плотности ЧМ-помех в полосе частот 70—75, 75—82 и 72—82 кГц (рис. 56) позволили сделать вывод, что наибольшее влияние на обнаружение неподвижной цели оказывают помехи в полосе частот 72—75 кГц, на которых имеет место отмеченный пик амплитуды сигналов животных. Иными словами, наиболее информативной областью локационного сигнала больших подковоносов при обнаружении неподвижных целей в присутствии помех является ЧМ-часть, соответствующая частотам 72—75 кГц. О значимости этой части сигнала говорит и более быстрое, чем для ПЧ-части, увеличение интенсивности его амплитудного пика при возрастании уровня шума.

В то же время ПЧ-часть локационных импульсов, несмотря на то что в ней содержится 90 % излучаемой энергии, при обнаружении неподвижной цели не играет роли. Объясняется это тем, что большая доля ПЧ-части принимаемых эхосигналов перекрыта по времени мощным зондирующим импульсом, в результате чего из-за действия прямой и остаточной маскировки пороги слуха подковоносов на частоте ПЧ-части резко повышаются и слабый отраженный от цели сигнал не может быть обнаружен. В других ситуациях, когда происходит локация подвижной цели, для животных более информативной может оказаться моночастотная часть локационного сигнала. Наличие доплеровского частотного сдвига в эхосигналах от летящей цели, а также эффект описанного выше компенсационного снижения частоты зондирующих импульсов существенно увеличивают чувствительность слуховой системы подковоносов к приему энергонесущей ПЧ-части таких эхосигналов.

Полученные в результате наших экспериментов пороговые значения уровня спектральной плотности шума, маскирующего эхосигналы от мишени-шара, и значение информативной части локационного импульса подковоносов дает возможность количественно оценить помехоустойчивость их локационного аппарата как отношение интенсивности отраженного сигнала к интенсивности шума в полосе частот 72—75 кГц (или как разность уровней тех же величин, выраженная в децибелах).

Определение величины отраженного сигнала ($P_{отр}$) в месте старта животного производилось в соответствии с выражением для расчета звукового давления сигнала, отраженного от сферы (Hickling, 1962),

$$P_{отр} = \frac{P_0 \cdot a}{a \cdot r_0} f_{\infty} \cdot e^{-\alpha r_0},$$

где: P_0 — амплитуда звукового давления на шаре; a — радиус сферы; r_0 — расстояние от источника звука до центра сферы; f_{∞} — комплексная функция безразмерной величины $k \cdot a$, α — коэффициент поглощения ультразвука в воздухе. Уровень интен-

сивности отраженного от мишени сигнала, полученный в результате расчетов, составил 48 дБ. Этот результат был подтвержден и экспериментально на установке ультразвукового моделирования (Макаров, 1973). Уровень интенсивности эхосигнала от шара диаметром 21 мм на расстоянии 106 см составил 49 дБ.

Уровень интенсивности шума в полосе частот 72—75 кГц определялся из соотношения

$$L_{\text{ш}} = J_{\text{ш}} + 10 \lg (\Delta f),$$

где $J_{\text{ш}}$ — спектральная плотность шума, Δf — ширина полосы шума, и составил 34 дБ. Таким образом, при обнаружении неподвижной цели в диффузном белом шуме помехоустойчивость эхолокационной системы подковоносов ($L_{\text{с}} - L_{\text{ш}}$) определяется величиной $48 - 34 = 14$ дБ.

Для оценки эффективности функционирования приемной системы подковоносов при обнаружении эхосигналов в шуме представляет интерес определить потенциальную помехоустойчивость эхолокатора, т. е. теоретически предельно достижимую помехоустойчивость при условии оптимальной обработки поступающих сигналов (Котельников, 1956). Для удобства дальнейшего рассмотрения процесс оптимальной обработки входного сигнала целесообразно разделить на два функциональных этапа: первичную обработку — оптимальную фильтрацию и вторичную обработку — процесс оптимального принятия решения о наличии или отсутствии цели.

Оптимальная фильтрация представляет собой обработку сигналов методами, максимизирующими отношение сигнал/шум, основанными на различии спектральных составов сигнала и шума. Возможность существования в приемной системе эхолокатора рукокрылых методов оптимальной фильтрации выдвигалась рядом авторов, причем большинство из них рассматривали слуховую систему этих животных в качестве корреляционного оптимального фильтра (Cachlander, 1967; Altes, Titlebaum, 1970; Simmons, 1971; Константинов, 1973; Лившиц, 1973). Опуская несущественное в данном случае математическое решение условия оптимальной фильтрации, следует отметить, что максимальное отношение мощности сигнала к мощности шума на входе оптимального фильтра определяется только энергией сигнала и не зависит от его структуры. Расчеты, проведенные на основании полученных экспериментальных данных, показывают, что при оптимальной обработке потенциальный выигрыш в помехоустойчивости для подковоносов может составить 5 дБ, т. е. при пороговом отношении сигнал/помеха на входе оптимального фильтра 14 дБ на выходе его это отношение составит 19 дБ.

После оптимальной фильтрации результат дальнейшего обнаружения полезного сигнала на фоне мешающих шумов сводится к принятию решения о наличии или отсутствии сигнала на основе статистического критерия, который определяется исходя из условий решаемой задачи и статистических свойств сигнала и помехи.

В гидро- и радиолокации при обнаружении сигнала обычно пользуются критерием Неймана—Пирсона, т. е. определяют вероятность обнаружения цели при заданной вероятности ложной тревоги (вероятности сделать заключение о наличии цели, когда ее в действительности нет). В этом случае вероятность обнаружения зависит от отношения сигнал/шум и значение ее можно рассчитать. Так, если вероятность ложной тревоги при обнаружении цели у рукокрылых не больше 10^{-4} (Griffin et al., 1963; Козлова и др., 1970), то, исходя из теории для вероятности обнаружения 0.5, принятой за пороговую в наших опытах, требуется, чтобы отношение сигнал/помеха было равно 10 дБ (Гуткин, 1972; Камп, 1972). Выше было показано, что для подковоносов выигрыш в отношении сигнал/шум при оптимальной фильтрации составляет 5 дБ. С учетом этого потенциальная помехоустойчивость эхолокатора подковоносов, оцениваемая как отношение сигнал/помеха на входе приемной системы, должна составлять 5 дБ. Полученное экспериментально значение этой величины (14 дБ) оказывается больше. Это позволяет сделать вывод, что приемная система подковоносов, по крайней мере в условиях наших опытов по обнаружению неподвижной цели в шумах, работает не оптимальным образом, проигрывая по сравнению с идеальным приемником в отношении сигнал/помеха на 9 дБ. Однако это не вызывает особого удивления, поскольку ситуация локации неподвижных целей не является доминирующей. Совершенствование эхолокационного аппарата в этом отношении в процессе эволюции ограничилось на уровне, достаточном лишь для успешной жизнедеятельности. При локации в движении в действие вступает длительная энергонесущая ПЧ-часть локационного импульса подковоносов, которая и позволяет увеличить эффективность обнаружения целей.

Непосредственная оценка помехоустойчивости эхолокатора подковоносов при приеме ПЧ-части эхосигнала не проводилась. Связано это, вероятно, с тем, что измерения необходимо проводить при предъявлении движущихся целей или при движении самого животного, когда эхосигналы имеют доплеровский частотный сдвиг, позволяющий селективировать эхо на фоне зондирующего импульса. Однако в этом случае возникают труднопреодолимые сложности оценки помехоустойчивости. Кроме того, при расчетах ее величины необходимо знать реальное значение ширины полосы пропускания слуховой системы как приемника, настроенного на выделение ПЧ-сигнала из шума.

Для оценки полосы пропускания приемного фильтра обычно используют понятие «критическая полоса» (КП) (Fletcher, 1940), основанное на предположении, что маскировка чистого тона широкополосным шумом зависит только от той части шума, которая находится в пределах КП симметрично относительно частоты тона. Величина, равная разнице уровней интенсивности тона, обнаруживаемого на пороге маскировки и спектральной плотности шума ($L_c - J_{ш}$), получила название критического отно-

шения (КО.) Флетчер предложил метод расчета величины КП на данной частоте, исходя из гипотезы о равенстве акустической мощности тона на пороге маскировки и акустической мощности шума в пределах критической полосы. Таким образом, проблема оценки помехоустойчивости слуха и определения КП оказываются достаточно близкими.

Измерение КП слуха подковоносов методом Флетчера было проведено Лонгом (Long, 1977). При обнаружении чистых тонов, маскированных шумом, использовалась регистрация классических условных реакций: частота сердцебиений и мышечная активность. В качестве условных стимулов использовались импульсы длительностью 30 мс, т. е. с временными параметрами, близкими к натуральным локационным сигналам подковоносов. На основании измерения КО и исходя из допущения Флетчера Лонг рассчитал ширину КП слуха подковоносов и установил, что наиболее узкая КП (100—150 Гц) приходится на область эталонной частоты, которая на 150—200 Гц выше частоты излучения у подковоносов в покое. Однако к полученной Лонгом величине КП необходимо относиться с осторожностью, поскольку она явилась результатом не непосредственных измерений, а расчетов, проведенных на основании допущения Флетчера о равенстве энергий обнаруживаемого тона и шума в КП частот. В дальнейшем Лонг провел прямые измерения КП слуха подковоносов методами маскировки тона шумом с расширяющейся полосой и двухтоновой маскировки узкополосного шума (Long, 1980). Минимальная ширина КП (1 кГц), полученная в этих опытах, оказалась также на эталонной частоте, однако величина ее в 6—10 раз превысила расчетное значение на основании измерения КО.

На основании данных Лонга по измерению КО и КП слуха подковоносов попытаемся оценить помехоустойчивость эхолокатора при приеме ПЧ-сигналов. На эталонной частоте, т. е. частоте принимаемых эхосигналов в случае компенсации животным доплеровских частотных сдвигов, помехоустойчивость будет определяться минимальной величиной КО (Long, 1977) и шириной КП (Long, 1980), которые соответственно равны 25 дБ и 1 кГц. Исходя из соотношений $L_{\text{ш}} = J_{\text{ш}} + 10 \lg \Delta f$ и $\text{КО} = L_{\text{с}} - J_{\text{ш}}$ следует, что помехоустойчивость эхолокатора, оцениваемая величиной $L_{\text{с}} - L_{\text{ш}} = \text{КО} - 10 \lg \Delta f$, т. е. на эталонной частоте должна составлять —5 дБ. Расчеты потенциальной помехоустойчивости эхолокатора подковоносов при приеме ПЧ-части импульсов показывают, что при наличии оптимальной обработки ПЧ-импульсов длительностью 30 мс (используемых в опытах, проведенных Лонгом) потенциальный выигрыш в помехоустойчивости может составить 15 дБ, т. е. на выходе оптимального фильтра отношение сигнал/шум возрастает от —5 до 10 дБ. Как показано выше, именно эта величина необходима для оптимального принятия решения о наличии или отсутствии сигнала. Проведенные расчеты позволяют считать, что при выделении полезного ПЧ-сигнала на фоне шума слуховая система подковоносов может работать как идеальный при-

емник. Это еще раз свидетельствует о ведущей роли ПЧ-части ло-
катора подковоносов при обнаружении движущихся целей.

8.3. Механизмы помехоустойчивости эхолокационной системы подковоносов

Приведенные выше данные по обнаружению подковоносами тестовых мишеней или синтезированных сигналов в присутствии широкополосного диффузного шума позволили оценить предельную помехоустойчивость приемной системы эхолокатора. Очевидно, что эхолокатор подковоносов в эволюционном развитии приспособился к функционированию в условиях постоянного действия самых различных акустических помех, встречающихся в естественных условиях обитания этих животных. Чем же определяется способность летучих мышей противостоять вредному действию таких помех? Из чего складывается высокая надежность работы эхолокатора в этих условиях? Проведенные комплексные исследования функциональных характеристик и адаптация излучающей и приемной частей эхолокационной системы подковоносов позволяют высказать ряд соображений и сформулировать основные принципы обеспечения помехоустойчивости эхолокации.

Помехоустойчивость эхолокатора во многом определяется параметрами зондирующих сигналов и их адаптивными свойствами. Использование подковоносами в целях локации длительных сигналов с постоянной частотой заполнения дает двойное преимущество. С одной стороны, излучение длительных сигналов позволяет значительно увеличить энергию зондирующих сигналов. Предельная длительность, при которой будет происходить повышение помехоустойчивости эхолокации, ограничивается критическим временем суммации энергии слуховой системы и, как было нами показано, составляет для подковоносов 10 мс. С другой стороны, при обработке таких сигналов в приемной системе довольно просто реализовывать оптимальную фильтрацию. Достаточно применить согласованный по параметрам узкополосный фильтр, что и имеет место в слуховой системе подковоносов. К повышению помехоустойчивости приводит и адаптивное изменение параметров сигналов — увеличение интенсивности излучаемых сигналов. Так, у подковоносов в присутствии шума интенсивность ПЧ- части сигналов увеличивается на 6 дБ, а ЧМ-части — на 15 дБ.

Другое важное свойство, определяющее помехоустойчивость сонара, — направленность действия, которая проявляется в концентрации энергии излучаемых волн в узкий луч и в избирательной дирекционной чувствительности приемной системы. Для больших подковоносов коэффициент направленного действия (КНД) излучения, характеризующий выигрыш в величине создаваемого звукового давления по сравнению со звуковым давлением изотропного излучателя той же мощности, равен 23. Свойство направленности приемной системы обеспечивает выигрыш в помехоустойчивости сонара при воздействии диффузных шумов, т. е. не имеющих определенного, расположенного в пространстве источника.

КНД приема ушной раковины, который показывает величину ослабления диффузных шумов, составляет для больших подковоносов в среднем 57. Следовательно, во столько же раз может увеличиться отношение сигнал/шум на входе анализатора. В целом выигрыш в помехоустойчивости, который локатор подковоносов может иметь по сравнению с изотропной локационной системой, состоящей из передатчика равной мощности и приемника равной чувствительности, составляет в среднем 1300 раз (или 62 дБ)!

Высокая направленность действия увеличивает помехоустойчивость эхолокатора и за счет возможности использования животными угловой отстройки от источников помех — окружающих предметов, не являющихся целью локации. За счет направленности излучения и приема ослабление таких мешающих эхосигналов может достигать значительной величины. Например, в случае совпадения направления акустической оси излучения и максимальной чувствительности приема ослабление интенсивности помехи при угле ее прихода 20° составляет 26 дБ. Направленность приема ушной раковины помимо обеспечения угловой отстройки от помех выполняет и функцию звукоусиления, концентрируя энергию принимаемых с определенного направления сигналов на входе в слуховой проход. Для подковоносов коэффициент звукоусиления ушной раковины составляет около 20 дБ, т. е. на такую же величину возможно дополнительное увеличение отношения сигнал/помеха. Важное значение для повышения помехоустойчивости имеет бинауральность приема акустических сигналов. Из психоакустических исследований известно, что слуховая система обладает свойством «бинаурального освобождения от маскировки». Этот феномен характеризуется понижением степени маскировки полезного сигнала маскирующих, если они отличаются по своим параметрам (Hirch, 1948). Электрофизиологические исследования маскировки сигнала шумом, проведенные на летучих мышах, показали, что благодаря бинауральному взаимодействию происходит дополнительное подавление на 10—20 дБ шума, приходящего под углом 45° по отношению к сигналу (Grinnell, 1963, 1967; Матюшкин, Васильев, 1968).

Помехоустойчивость эхолокатора может увеличиваться и за счет адаптивной настройки сигнала с заданными параметрами. Подобная сенсбилизация слуха носит частотный и временной характер и может достигать 20 дБ (Grinnell, 1963, 1967). Этот феномен, видимо, аналогичен известному из психоакустики «коктейль парти» эффекту (Gheggy, 1953), состоящему в способности человека к выделению голоса одного из собеседников в присутствии нескольких говорящих лиц.

Можно сделать заключение, что высокая помехоустойчивость эхолокатора подковоносов основана на согласовании характеристик и оптимизации деятельности всех его звеньев и определяется целым комплексом защитных механизмов, которые обеспечивают пространственную и параметрическую избирательность, а также оптимальную обработку эхосигналов в приемной системе.

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭХОЛОКАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ ПОДКОВОНОСОВ ПРИ ЛОВЛЕ НАСЕКОМЫХ

В настоящее время накапливается все больше сведений о том, что развитию доплеровских компенсационных систем эхолокации подковоносов способствовали условия, связанные с их пищевой специализацией. Наблюдения в естественных условиях показывают, что у летучих мышей, охотящихся за насекомыми высоко над землей, в открытых пространствах или в кронах деревьев, или собирающих корм с земли, обнаруживаются четкие различия в параметрах локационных сигналов (Neuweiler, 1984). Так, при поисках добычи на открытых пространствах оказалось выгодно использовать длительные узкополосные сигналы относительно низкочастотного заполнения, дающие четкие отражения за 20 и более метров, и короткие ЧМ-сигналы при приближении к цели. При обнаружении добычи на земле целесообразно использовать ультракороткие сигналы слабой интенсивности, но зато сложного спектрального состава, включающего до 5 гармонических составляющих. В то же время при охоте в сложных акустических условиях в кронах деревьев, среди веток и листвы, легче обнаружить насекомых, используя высокочастотные длительные ПЧ-сигналы, эхо которых от летящих машущих крыльями насекомых имеет доплеровский сдвиг частоты и ритмические амплитудные и частотные модуляции. Чтобы выделять такие сигналы на фоне помех, необходимо иметь в слуховой системе узкополосные фильтры. Именно к этой последней группе и относятся локационные сигналы подковоносов и их ближайших родственников ложных подковоносов, у которых в процессе эволюции развились доплеровские системы эхолокации. В отличие от большинства других видов летучих мышей они более консервативны в пищевом отношении и ловят исключительно порхающую добычу, предпочитая определенные виды или семейства насекомых. Высокочастотный монохроматический сигнал большой длительности, наличие узкополосных частотных фильтров в слуховой системе, компенсация доплеровских частотных сдвигов эхо и координированные движения ушных раковин — все это в совокупности создало предпосылки для более успешной эхолокации подковоносами летающей добычи в среде с повышенным уровнем акустических помех.

9.1. Особенности пищевого поведения

Как уже отмечалось, подковоносы из-за особого строения задних конечностей не могут перемещаться по земле и основной формой передвижения, даже на небольшие расстояния, у них является полет. Поэтому охота за ползающими или прыгающими насекомыми для них практически невозможна, и свою добычу они ловят исключительно в полете. Все подковоносы сбивают настигнутых насекомых концом крыла и те падают в предварительно подставленную крыловую перепонку, откуда уже захватываются зубами и поедаются. Разобщение ротовой полости и трахеоназальных путей, через которые происходит излучение локационных сигналов, позволяет им пережевывать добычу в полете, не прекращая излучения и не теряя ориентировки. Однако, поймав крупную добычу, подковоносы где-нибудь садятся и съедают в основном брюшко, а жесткие крылья, надкрылья и голову оставляют нетронутыми.

Сведения о пищевом рационе подковоносов весьма скудны. По мнению П. П. Стрелкова (1971), в питании подковоносов должны преобладать мягкие корма, возможно бабочки, так как зубы даже старых особей очень слабо стертые. И действительно, наблюдения в природе показывают, что подковоносы предпочитают ловить ночных бабочек (бражников, совок, пядениц, хохлаток), а также молей и златоглазок (Богданов, 1953; Абеленцев и др., 1956; Schuller, 1984). В момент массового вылета других насекомых крупные виды подковоносов, такие как большой подковонос, не гнушаются и жуками. Так, на Керченском полуострове в Крыму в месте размещения колонии больших подковоносов нами были собраны остатки следующие насекомых: бабочки (*Vanessa* sp., *Proserpinus proserpina*, *Celerio euphorbia*), перепончатокрылые (*Xylosopa* sp.), сетчатокрылые (*Chrysopa* sp.), жуки (*Carabus* sp., *Nebria brevicollis*, *Harpalus caspius*, *Geotrupes stercorarius*, *Corpis hispanus*, *C. lunaris*, *Amphimallon solstitialis*) (Константинов и др., 1976). Мы специально в экспедиционных условиях в больших вольерах проводили наблюдения за охотничьим поведением 4 видов подковоносов: большого, южного, Мегели и малого. Выяснилось, что каждый вид предпочитает добычу определенного размера. Большие подковоносы в первую очередь нападали на крупных бражников (например, глазчатого — *Smerinthus ocellatus* или сиреневого — *Sphinx ligustri*), а уже затем на насекомых более мелкого размера. Южные и очковые подковоносы предпочитали средних бражников (например, молочайного — *Celerio euphorbiae* или винного среднего — *Deilephila elpenor*), различных среднего размера совок, пядениц, хохлаток и стрекоз, тогда как для малых подковоносов излюбленными пищевыми объектами были златоглазки, мелкие совки и хохлатки, а более крупной добычи они сторонились (Константинов, Соколов, 1967; Соколов, 1972а, 1972б).

Сигналом, вызывающим у подковоносов охотничье поведение, служит биение крыльев жертвы. При неоднократном предъявлении одновременно мертвых и живых насекомых, привязанных на тонких проволочках, подковоносы в 100 % случаев атаковали бабочек, машущих крыльями. Они никогда не делали попыток схватить неподвижное насекомое, даже если последнее предъявлялось в одном и том же месте по нескольку раз. Более того, стоило бабочке сложить крылья и замереть, как подковонос, которому оставалось лишь схватить добычу, прекращал преследование и отлетал в сторону. Трепещущее крыльями насекомое или их грубые механические модели всегда привлекали внимание подковоносов (Константинов, Соколов, 1967; Айрапетьянц, Константинов, 1970, 1974; Соколов, 1972б, 1974; Schnitzler, Henson, 1980; Schnitzler, Flieger, 1983; Schuller, 1984; Горлинский, Табарина, 1985).

Подковоносы в состоянии не только отличать насекомых от мелких неподвижных объектов, но и различать отдельные виды. Так, в 1966 г., наблюдая за охотой очковых подковоносов в обширном летном вольере, расположенном под открытым небом, мы обратили внимание на то, что зверьки схватывали, но не поедали один из видов коконопрядов (*Lasiocampa* sp.). Когда мы специально предъявляли этих бабочек подковоносам, они после 2—3 нападений прекращали реагировать на них как на добычу, но продолжали охотиться за другими видами ночных бабочек. Аналогичные наблюдения были сделаны Траппе (Тгарре, 1982). Предъявляя одновременно совок и пядениц приблизительно одного размера, он отметил, что подковоносы, как правило, нападали на совок, у которых частота взмахов крыльев заметно выше. Способность к селекции добычи описана и у других видов летучих мошек, излучающих ПЧ—ЧМ-сигналы, в частности у *Pteronotus parnellii* (Goldman, Henson, 1977).

Расстояние, на котором большие подковоносы обнаруживают насекомых, достаточно велико. Даже такая небольшая бабочка, как восковая моль (*Galleria melonella* L., размах крыльев 22—23 мм) надежно обнаруживается на расстоянии до 4.5 м, а наиболее крупные экземпляры насекомых — до 6.5 м (Соколов, 1972б).

В комплексе дистантных анализаторов подковоносов важное место занимает эхолокация и пассивный слух. Обоняние и зрение развито слабо. Выключение этих систем хирургическим или функциональным путем не влияет на ориентацию и результативность охоты (Константинов, Соколов, 1967; Соколов, 1972а, 1972б, 1974). Если говорить о соотношении эхолокации и пассивного слуха, то, по нашему мнению, в случае ловли крупных насекомых, издающих во время полета отчетливое жужжание, слуховое обнаружение добычи может предшествовать эхолокационному. Нам доводилось наблюдать, что наглухо закрытая картонная коробка, в которой находились бабочки, вызывала ориентировочную реакцию подковоносов Мегели, как только насекомые начинали биться. Большие подковоносы обнаруживали движущихся

крыльями бабочек даже в том случае, когда они были разделены войлочным экраном, через который не проходили эхолокационные сигналы. Как только бабочка начинала бить крыльями, зверьки либо облетали экран, либо перелетали на другое место, откуда по прямой бросались на добычу (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Ведущая роль пассивного слуха в обнаружении добычи по звукам, издаваемым жертвой, описана в последние годы для некоторых насекомоядных летучих мышей *Antrozous pallidus* и *Macrotus californicus* (Bell, 1982) и плотоядных — *Megaderma lyra* (Fiedler, 1979) и *Trachops cirrhosus* (Barclay et al., 1981; Turtle, Ryan, 1981).

Подковоносы добывают пищу в полете, охотясь только за летающими насекомыми. У них ведущим анализатором пространства в этом пищедобывательном процессе, несомненно, является эхолокационный, хотя пассивный слух в определенных условиях на некоторых стадиях охоты тоже может повышать ее эффективность, способствуя на стадии поиска обнаружению добычи по звуку, создаваемому ею в полете. Однако осуществить поимку летающего насекомого возможно лишь с введением в действие эхолокационного аппарата. Эхолокация в данном случае дает возможность не только определять свое местоположение относительно окружающих предметов, но и обеспечивает обнаружение добычи, ее опознание, оценку характеристик относительного движения, точную локализацию в динамичном процессе преследования — элементы, совершенно необходимые для эффективной охоты.

9.2. Эхолокационный процесс при охоте за насекомыми

У летучих мышей разных видов, несмотря на различие в типах их эхолокационных сигналов, отмечается ряд закономерностей локационного поведения в процессе охоты за насекомыми. Обычно выделяют стадию поиска, при которой локационные сигналы имеют максимальную амплитуду и излучаются редко; момент обнаружения, совпадающий, вероятно, и с первоначальной локализацией и опознанием цели, который сопровождается перестройкой параметров сигналов; стадию преследования, на которой происходит точная локализация и распознавание при увеличении частоты следования сигналов по мере приближения к насекомому; и конечную стадию — захвата, во время которой длительность и период следования зондирующих импульсов достигают своих минимальных значений.

С целью детального изучения эхолокационного процесса при охоте подковоносов за насекомыми нами исследовалась динамика изменений параметров сигналов в процессе приближения к бабочке, закрепленной на тонкой проволоке (Соколов, 1972а, 1972б). В качестве объекта охоты предъявлялись восковая моль (*Galleria melonella*), размах крыльев 22—23 мм, и озимая совка (*Agrotis segetum*), размах крыльев 35—40 мм.

Эксперименты проводились в большом сетчатом вольере (3×3×15 м), в конце его помещали насекомое. Тонкая проволока, на которой закреплялась бабочка, позволяла ей летать в ограниченном пространстве. Летучая мышь вылетала с противоположного конца вольера и, обнаружив добычу, преследовала ее и сбивала ударом крыла. Локационные сигналы, издаваемые подковоносом во время полета, принимались ультразвуковым микрофоном, расположенным на расстоянии 1 м от бабочки, и записывались на осциллограмму одновременно с кинорегистрацией положения животного и насекомого. Опыты проводились на больших, южных и подковоносах Мегели (по 3 экземпляра каждого вида).

В контрольных пролетах, когда бабочка не предъявлялась, большие подковоносы излучали одиночные сигналы длительностью от 55 до 90 мс. Период следования колебался в пределах 70—120 мс, т. е. за 1 с излучалось 8—14 импульсов (рис. 57, А). Уровень звукового давления зондирующих импульсов равнялся в среднем 120 дБ в 10 см от головы животного. Такие сигналы, как известно, характерны для обзорной локации в знакомой обстановке пролетов по вольеру.

В выпусках с предъявлением порхающей бабочки на первых метрах полета, при большом удалении от насекомого, излучаемые сигналы по своим параметрам не отличались от контрольных. В дальнейшем, при приближении к насекомому, на расстоянии 1.2—2.3 м от него подковонос начинал изучать пачки из 2—3 сигналов, затем следовала длинная серия из 8—18 импульсов, последний из которых обычно совпадал с моментом захвата добычи (рис. 57, А). Аналогичный характер изменения параметров сигналов у подковоносов наблюдался и другими исследователями (Griffin, Simmons, 1974; Simmons et al., 1979; Neuweiler et al., 1980; Schnitzler, Ostwald, 1981; Vogler, Neuweiler, 1983). Переход к излучению пачек импульсов сопровождался изменением временных параметров сигналов: уменьшению длительности и увеличению частоты следования. Такое изменение параметров сигналов, вероятно, обусловлено эхолокационным обнаружением добычи и переходом к последующей стадии преследования насекомого и его захвата. Излучение последнего сигнала, не отличающегося от нормы на стадии поиска, мы приняли за момент обнаружения, а расстояние до бабочки, на котором был излучен этот импульс, за расстояние обнаружения. В этот момент подковонос обычно менял траекторию движения, направляя свой полет на порхающее насекомое.

На стадии преследования насекомого по мере приближения к нему длительность излучаемых сигналов практически линейно уменьшалась от 55—90 до 20—30 мс, а темп излучения возрастал с 8—14 до 30—40 имп/с. Стадии захвата, по нашим представлениям, соответствовало излучение серии из 8—18 коротких (8—12 мс) импульсов с большой частотой повторения (70—100 имп/с). Эта стадия начиналась на расстоянии 30—40 см от насекомого и заканчивалась в момент его захвата. Во время фаз преследова-

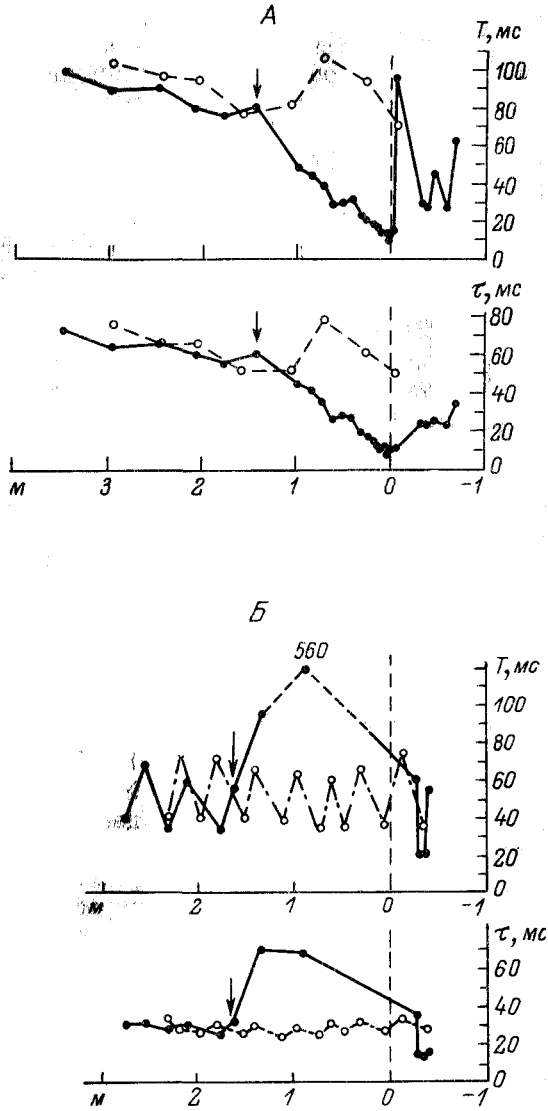


Рис. 57. Динамика изменения периода следования (T) и длительности (τ) сигналов большого подковоноса (А) и подковоноса Мегели (Б) в контроле и при подлете к насекомому (сплошная линия). (По: Айрапетьянц, Константинов, 1974).

Стрелка — момент обнаружения насекомого.

ния и захвата, помимо изменения временных параметров, прогрессивно уменьшалась интенсивность зондирующих сигналов в среднем от 120 до 90 дБ. После захвата добычи интенсивность, длительность и период следования импульсов увеличивались, постепенно приближаясь к величине соответствующих параметров на стадии поиска.

Описанное изменение параметров излучаемых сигналов на разных стадиях охоты подковоносов характерно и в других ситуациях эхолокационной пространственной ориентации: обнаружение и преодоление преград, приближение к цели и посадка на нее (Griffin, 1962; Schnitzler, 1967; 1968; Константинов, Соколов, 1969; Соколов, 1972а; Константинов и др., 1973; Симкин и др., 1973). Динамика изменения эхолокационного процесса во время охоты за насекомыми у южного подковоноса принципиально ничем не отличалась. В то же время режим работы излучающей системы подковоноса Мегели в аналогичной ситуации был иным (рис. 57, Б). На стадии поиска, как и в контрольных пролетах, эти животные излучали пачки из 2 сигналов длительностью по 25—30 мс, разделенных интервалом 5—7 мс. Частота следования пачек в среднем составляла 10 пач/с. Из-за разной величины пауз между пачками и интервалов между импульсами в паре график изменения периода повторения сигналов имеет пилообразный вид. Уровень интенсивности излучаемых сигналов составлял 110 дБ. В пролетах, когда предъявляли насекомое, на расстоянии 1.3—2.3 м от него подковоносы Мегели переходили к излучению одного или нескольких длительных (35—75 мс) одиночных сигналов с постепенно уменьшающейся амплитудой, так что на последних 90—100 см полета до захвата насекомого зарегистрировать сигналы нам не удалось. После поимки жертвы импульсы вновь появлялись, и спустя некоторое время параметры их соответствовали стадии поиска.

Таким образом, общей закономерностью эхолокационного процесса при ловле насекомых у всех исследованных видов подковоносов явилось резкое изменение временных параметров излучаемых сигналов в момент обнаружения цели и постепенное уменьшение их интенсивности по мере приближения к жертве. В то же время сам характер изменения временных параметров импульсов у большого и южного подковоносов (переход на пачки коротких импульсов) был противоположен таковому у подковоносов Мегели (переход от пачек к одиночным сигналам большой длительности).

Отсутствие локационных сигналов на стадии преследования и захвата насекомого, наблюдаемое в наших опытах у подковоносов Мегели, может иметь двоякое объяснение. С одной стороны, можно предположить, что на этой стадии преследования летающего насекомого животные вообще не излучают локационных сигналов, полагаясь на сохранившиеся в памяти координаты цели, или используют в дальнейшем пассивную локацию по звукам, создаваемым насекомым в полете. Однако успешная охота в этом

случае становится маловероятной. Это объясняется тем, что в динамике преследования летящего насекомого происходят резкие изменения взаимного пространственного положения охотника и жертвы, в результате чего перехват цели по памяти становится ненадежным. Пассивный же слух в этом случае не может выручить, поскольку необходимая для захвата точная локация цели по низкочастотным звукам насекомого у летучих мышей вообще исключена. Видимо, более правильным было бы предположить, что подковоносы Мегели продолжают использовать эхолокацию и на этой стадии ловли насекомого, снижая интенсивность своих сигналов до такого уровня, что их становится невозможно зарегистрировать аппаратурно.

Если считать, что снижение интенсивности сигналов у подковоносов при приближении к цели позволяет им поддерживать интенсивность принимаемых эхо на определенном, оптимальном для слухового анализатора уровне, то величина такого компенсационного снижения может быть еще большей, чем это показано в наших опытах. Так, при приближении с расстояния от 1 м до 10 см интенсивность эхосигнала от насекомого возрастала на 80—90 дБ, следовательно, для поддержания неизменной громкости эха подковоносы должны на такую же величину уменьшить интенсивность зондирующих импульсов. У больших и южных подковоносов снижение уровня интенсивности излучения составило 30 дБ, что, как видно, значительно меньше величины, требуемой для полной компенсации. Вероятно, у подковоносов Мегели уменьшение интенсивности сигналов превышает по крайней мере 35 дБ — предел, который позволяла измерить применяемая нами аппаратура. Можно предположить, что подковоносы Мегели на стадии перехвата насекомого излучают сигналы интенсивностью менее 75 дБ, компенсируя возрастание громкости эха. Подобный эффект компенсации интенсивности эха наблюдается также и при приближении к цели или преодолении преграды (Соколов, 1972, 1972б; Константинов и др., 1973; Kobler et al., 1985) и, вероятно, является общим механизмом эхолокации подковоносов, оптимизирующим деятельность приемной системы.

Соответствие временных параметров сигналов разным фазам охоты подковоносов за насекомыми также имеет определенную целесообразность. Применение на стадии поиска длительных сигналов или пар импульсов с максимальной интенсивностью и малой частотой повторения позволяет животным предельно увеличить энергию излучаемых в пространстве зондирующих посылок, не форсируя работу голосового аппарата. При увеличении длительности с увеличением дальности увеличивается вероятность обнаружения летящего насекомого. Это объясняется тем, что эхосигналы от насекомого имеют в такт взмаха его крыльев короткие (2—3 мс) всплески амплитуды величиной до 30 дБ (Roeder, 1963; Соколов, 1972, 1972б; Schnitzler, 1978; Schnitzler, Ostwald, 1981). Период появления этих всплесков определяется частотой взмаха крыльев насекомого и для большинства объектов

охоты подковоносов не превышает 50 мс. Следовательно, излучение на стадии поиска длительных импульсов дает подковоносам возможность надежно засечь появление насекомого на большом расстоянии по одному или нескольким всплескам амплитуды принимаемого эха. Помимо обнаружения, длительный эхосигнал от насекомого с пульсацией амплитуды позволяет животному на этой стадии охоты опознать живую цель на фоне окружающих предметов и произвести первоначальную локализацию ее в пространстве. У подковоносов Мегели пара зондирующих импульсов, разделенных короткой паузой, в этом отношении не отличается от одиночной посылки и может быть принята за квазинепрерывный сигнал удвоенной длительности.

После обнаружения насекомого в начальной стадии преследования подковоносу для дальнейшего успешного маневра необходимо прежде всего точное определение направления на цель. Наблюдения показывают, что изменения в режиме работы излучающей системы в этот момент сопровождаются резким усилением двигательной активности ушных раковин животного. Как показали наши эксперименты (см. гл. 7), это проявляется в возникновении непрерывных альтернированных движений ушей, которые коррелируют по временным параметрам с излучаемыми локационными сигналами. По нашим данным, у больших подковоносов альтернированные движения ушных раковин в большинстве случаев возникают в период времени, охватывающий излучение последнего одиночного сигнала в стадии поиска и первой пачки локационных импульсов в фазе преследования, т. е. в момент обнаружения летящего насекомого. На основании данных о роли этих движений ушных раковин у подковоносов в механизме определения направления прихода ПЧ-части эхосигналов можно утверждать, что включение их сразу после обнаружения добычи является необходимым условием для реализации эхолокационных задач пеленгации и слежения за преследуемым объектом охоты.

На этой же начальной стадии преследования насекомого, по-видимому, происходит окончательное распознавание добычи. В следующих разделах этой главы мы подробно опишем механизм формирования отраженного от летящего насекомого эхосигнала и возможности слуховой системы при его обработке. Здесь же отметим, что распознавание насекомых подковоносами может осуществляться за счет анализа тонкой структуры видоспецифичных амплитудных и частотных модуляций длительной ПЧ-части принимаемых эхоимпульсов. Как показывают наблюдения, именно на этом этапе преследования жертвы подковоносы принимают решение о виде добычи и либо продолжают преследование дальше, либо поворачивают в сторону (Schnitzler, 1970; Соколов, 1974; Trappe, 1982).

На стадии преследования и захвата летящего насекомого перед животным возникает необходимость с большой точностью определить свои текущие координаты в пространстве по отношению к жертве, траекторию, направление и скорость ее движения.

Поскольку процесс перехвата добычи происходит с большой скоростью в малый промежуток времени, а сама жертва при этом часто совершает противолокационный маневр, на сонарную систему подковоносов накладываются жесткие требования по обеспечению точной и динамичной локации. Переход подковоносов на излучение пачек коротких импульсов и увеличение числа импульсов в пачке по мере приближения к насекомому способствует выполнению этих требований. Поскольку при переходе на пачки темп следования зондирующих импульсов увеличивается до 40—100 имп/с, измерение текущих координат цели осуществляется с большой подробностью, столь необходимой для точного маневрирования животного на этом этапе охоты. Точность измерения угловых координат цели, возможно, возрастает за счет пропорционального увеличения темпа и скорости альтернированных движений ушных раковин, а оценка дальности — за счет увеличения в единицу времени числа ЧМ-терминалей локационных сигналов подковоносов. В настоящее время существует принятая большинством исследователей точка зрения, что измерение дальности у подковоносов основано на измерении временной задержки между ЧМ-частями излученного и отраженного сигналов. Косвенным экспериментальным свидетельством в пользу этой гипотезы явились результаты исследования разрешающей способности по дальности, проведенные Симмонсом (Simmons, 1971, 1973) и Э. Ш. Айрапетьянцем и А. И. Константиновым (1973), которые показали, что полученные в опытах данные могут быть объяснены только при условии, что подковоносы используют для измерения дальности оптимальную обработку ЧМ-части своих локационных сигналов. У подковоносов при локации цели короткие ЧМ-части излученного и отраженного сигналов практически никогда не перекрываются во времени, т. е. обеспечивается истинный эхопринцип измерения расстояния. Дополнительным подтверждением этой гипотезы может служить тот факт, что ЧМ-часть сигнала хорошо выделяется слуховой системой подковоносов (Schuller et al., 1971; Schuller, 1972, 1979) и играет важную роль при локации окружающих предметов неподвижным животным (Константинов и др., 1975; Макаров, Горлинский, 1983).

Длительная ПЧ-часть локационного сигнала подковоносов наряду с обеспечением функции обнаружения, пеленгации и идентификации цели играет важную роль и для измерения скорости ее относительного движения на основании оценки животным величины доплеровского сдвига частоты принимаемых эхосигналов. Компенсация доплеровских частотных сдвигов при преследовании насекомого (Schnitzler, Ostwald, 1981; Trappe, Schnitzler, 1982) позволяет поддерживать частоту принимаемых эхо в диапазоне, где слуховая система подковоносов имеет максимальную чувствительность и осуществляет наиболее подробный анализ амплитудных и частотных параметров сигналов.

Таким образом, адаптивная перестройка амплитудных, частотных и временных параметров сигналов подковоносов при охоте

за насекомыми обеспечивает оптимизацию эхолокационного процесса на всех стадиях охоты — от поиска до захвата добычи, и при выполнении всех эхолокационных функций — от обнаружения цели до ее локализации и распознавания. Это позволяет считать, что эхолокационная система подковоносых летучих мышей в процессе своего эволюционного развития, в ходе освоения животными благоприятной экологической ниши, оказалась под мощным давлением пищевой специализации — добычи летающих насекомых. В итоге в современном виде эхолокатор подковоносов представляет собой высокоразвитую специализированную систему, обеспечивающую животным эффективность реализации одной из жизненно важных функций — пищедобывательную деятельность.

9.3. Эхосигналы от летящего насекомого

Приведенные данные позволяют считать, что подковоносы, использующие эхолокацию для обнаружения, идентификации и преследования добычи (летающих насекомых), получают информацию об объекте охоты, анализируя отраженные сигналы. В связи с этим представляется интересным оценить эхосигналы с физической точки зрения для того, чтобы выяснить, какие параметры эха несут информацию об объекте локации.

Теоретически локационные сигналы подковоносов с длительным ПЧ-компонентом являются наиболее подходящими для оценки относительного движения между летучей мышью и целью, информация о чем содержится в доплеровском сдвиге частоты эхосигнала. Кроме того, длительные монохроматические эхоимпульсы приобретают некоторые структурные изменения, которые содержат информацию о природе осциллирующей цели, такой как порхающее насекомое. Эта информация заключена в амплитудной и частотной модуляциях ПЧ-части эха, которые вызываются ритмическим биением крыльев.

Механизм формирования эхосигнала, отраженного от насекомого, представляет собой сложный физический процесс и не поддается точному аналитическому расчету. Он включает в себя явления интерференции, дифракции, комбинации диффузного и зеркального отражения. Существует несколько упрощенных моделей формирования отраженных сигналов. Согласно наиболее общепринятой, любой объект локации можно представить в виде системы «блестящих» точек, при отражении от каждой из которых отраженная ультразвуковая волна идентична падающей (Фридман, 1963). Эхосигнал от цели формируется в результате взаимодействия (сложения) элементарных импульсов, отраженных от блестящих точек с учетом их фазы, амплитуды и временных задержек.

Таковыми точками у насекомых являются плотные хитинизированные участки тела и, безусловно, крылья, сравнительно большие по площади относительно размеров насекомого и обычно плоские. Отражаясь от движущихся крыльев насекомого, эхосиг-

нал приобретает амплитудную (АМ) и частотную (ЧМ) модуляцию. Амплитудная модуляция возникает в результате периодического изменения эффективной отражающей поверхности при движении крыльев, а частотная модуляция является следствием эффекта Доплера при отражении сигнала от движущихся блестящих точек крыла.

Так как эти модуляции эха вызваны движением крыльев насекомого, которые совершают периодические биения приблизительно с постоянной частотой (Свидерский, 1980), то период модуляций будет соответствовать частоте взмахов крыльев. Частота взмахов крыльев насекомых, за которыми охотятся подковоносы, имеет широкий диапазон от 20 Гц до 1 кГц (период взмахов крыльями от 50 до 1 мс) (Кокшайский, 1974). Таким образом, за время звучания эхосигнала, отраженного от насекомого, он будет иметь от одного до нескольких периодов модуляций.

Рассмотрим более подробно характеристики и особенности каждого вида модуляций, возникающих в эхосигнале. Амплитудная модуляция характеризуется частотой модуляции ($F_{\text{мод}}$), глубиной модуляции, выраженной в процентах или в относительном изменении амплитуды в дБ и формой модулирующего колебания. В простейшем случае синусоидальной модуляции по амплитуде колебание имеет дискретный спектр, состоящий из трех спектральных линий: несущей f_0 и двух боковых частот $f_0 + F_{\text{мод}}$ и $f_0 - F_{\text{мод}}$. Однако в реальных условиях огибающая АМ-сигнала, отраженного от насекомого, практически никогда не является гармонической, а представляет достаточно сложное по форме периодическое колебание, поскольку интенсивность составляющих эхоотражений от различных частей насекомого меняется в зависимости от положения крыльев, ракурса облучения и размера самой цели. Спектр такого колебания состоит из основной частоты, совпадающей с частотой биений крыльев насекомого и ряда высших гармонических составляющих. В связи с этим спектр АМ-эхосигнала от насекомого содержит несущую частоту и две боковые полосы, определяемые спектром огибающей. Таким образом, амплитудная модуляция эхосигнала, отраженного от насекомого или другой движущейся цели, может нести информацию не только о частоте осцилляций отражающей поверхности, но и о характере самой цели и ее положении относительно животного.

Более сложную картину представляет частотная модуляция эхосигнала, отраженного от летящего насекомого, создаваемая за счет доплеровского эффекта при движении его крыльев. Величина частотной модуляции в этом случае определяется прежде всего скоростью движения крыла, которая зависит от расстояния между отражающей частью поверхности крыла и осью вращения и частоты взмахов. Поскольку угловая скорость движения крыла насекомого непостоянна во времени, а само крыло не абсолютно жесткая поверхность и при движении определенным образом изгибается, периодическая частотная модуляция эхосигнала имеет сложный характер.

Сигнал с частотной модуляцией характеризуют частотой модуляции ($F_{\text{мод}}$), девиацией частоты (Δf), глубиной модуляции ($\Delta f/f_0$) или индексом модуляции ($\Delta f/F_{\text{мод}}$). Спектр частотно-модулированного сигнала может быть рассчитан лишь для простейшего случая синусоидальной ЧМ с индексом модуляции $\Delta f/F_{\text{мод}}$ значительно меньшим единицы (Цвикер, Фельдкеллер, 1971). В спектре такого колебания по обе стороны от несущей имеется только по одной боковой частотной составляющей. При увеличении индекса модуляции количество боковых составляющих также увеличивается и спектр становится бесконечным. Более или менее точно подсчитать число боковых составляющих с каждой стороны от несущей можно по формуле

$$n = 1 + \frac{\Delta f}{F_{\text{мод}}}$$

Интервал между двумя соседними составляющими в спектре равен модулирующей частоте $F_{\text{мод}}$, таким образом, общая ширина спектра, называемая действительной шириной, составляет $2(\Delta f + F_{\text{мод}})$ (Харкевич, 1962). Следовательно, ширина спектра при ЧМ всегда больше ширины спектра при АМ. Для того, чтобы представить структуру спектра таких ЧМ-сигналов, воспользуемся расчетами спектров при $F_{\text{мод}}$ от 10 до 160 Гц и глубиной модуляции от 20 до 100 Гц (Schnitzler, Flieger, 1983) (рис. 58) и сравним их со спектрами немодулированной несущей частоты.

В реальном же случае частотно-модулированного эхосигнала ширина его спектра имеет еще большую величину, поскольку модуляция не является гармонической, а представляет собой сложную периодическую функцию, занимающую определенный частотный диапазон.

Таким образом, эхоимпульсы подковоносцев, принимаемые во время локации летящего насекомого, имеют чрезвычайно сложную структуру в результате комбинаций амплитудной и частотной модуляций и значительно отличаются от излученных сигналов и эха от неподвижных предметов. Информация о характере объекта, его размере, ориентации по отношению к лоцирующему зверьку и ряде других признаков содержится в усложненной структуре отраженного сигнала и потенциально может быть использована подковоносами для обнаружения и распознавания добычи.

Соображения по этому поводу высказывались рядом исследователей (Pay, 1967; Schnitzler, 1970; 1978; Schuller, 1972; Griffin, Simmons, 1974; Johnson, Henson, 1974; Goldman, Henson, 1977). Однако окончательно на этот вопрос можно ответить только после анализа натуральных эхосигналов от насекомых и определения в них устойчивых информативных признаков, несущих информацию о характеристиках цели, и экспериментального подтверждения того, что подковоносы способны извлечь в результате анализа сигналов эту полезную информацию и использовать ее в процессе

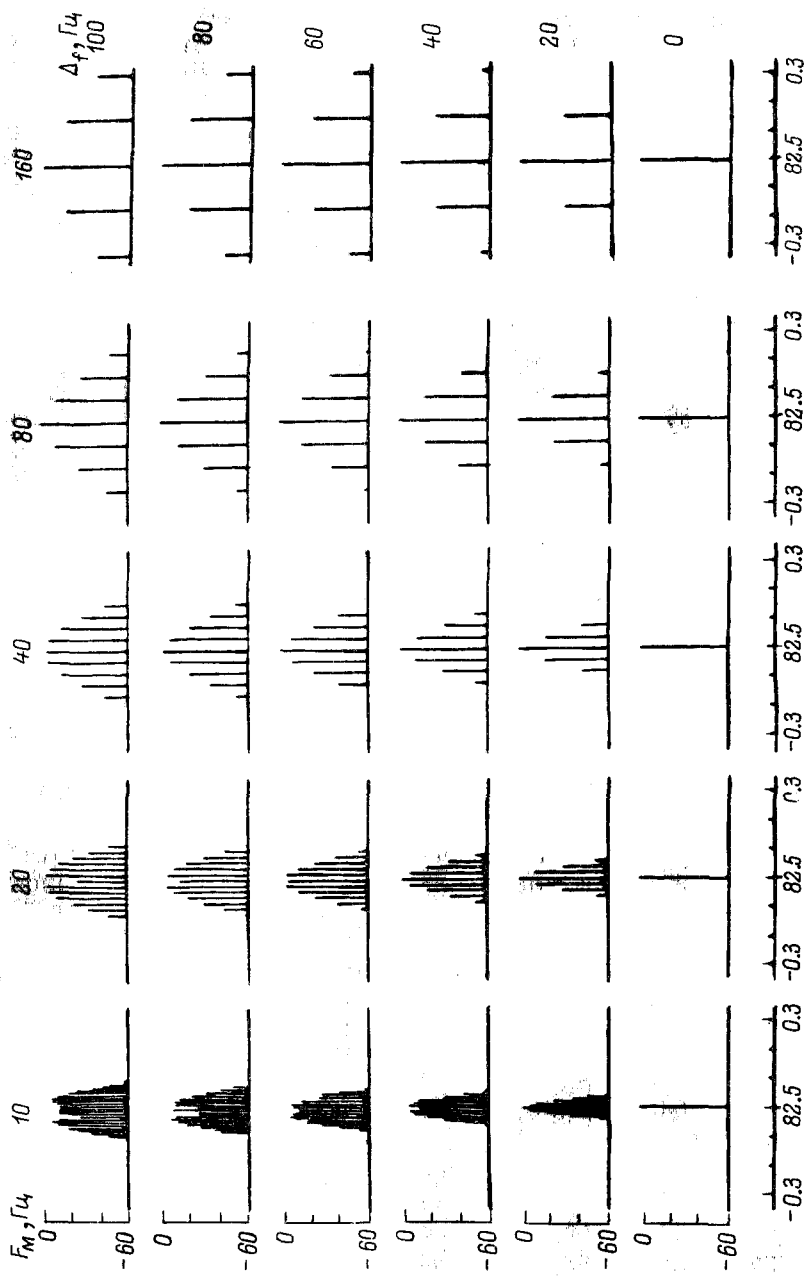


Рис. 58. Спектры частотно-модулированного сигнала при различной величине девиации частоты (Δf) и различных частот модуляции (F_m). (По: Schmitzler, Flieger, 1983).
 По оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — относительный уровень звукового давления, дБ.

охоты. По крайней мере косвенные свидетельства в пользу этого есть. Как уже отмечалось, ранее было установлено, что подковоносы обнаруживают и преследуют только насекомых, взмахивающих крыльями (Айрапетьянц, Константинов, 1970; Соколов, 1972; Vogler, Neuweiler, 1983). Трепещущих насекомых подковоносы ловят не только в открытом пространстве, но и вблизи препятствий, или когда они сидят на стене (Schnitzler, Henson, 1980; Schnitzler, Ostwald, 1981; Trappe, 1982). Напротив, насекомых, которые не махали крыльями, подковоносы всегда не замечали. Имеются даже свидетельства, что подковоносы различают добычу (Schnitzler, Ostwald, 1981; Trappe, 1982).

Попытки провести анализ структуры ПЧ-эхоимпульсов, отраженных от порхающего насекомого, проводились неоднократно. В одной из первых работ Редер показал, что эхосигнал от трепещущего мотылька имеет амплитудную модуляцию с частотой взмахов крыльев насекомого глубиной, превышающей 30 дБ, причем глубина модуляции зависит от положения тела бабочки, относительно направления падающей волны (Reder, 1963). Тело мотылька играет незначительную роль в получении эха, а большая часть энергии отраженного сигнала идет от поверхности крыльев, находящихся под углом 90° к падающей волне. Аналогичные результаты были получены Б. В. Соколовым (1972).

Более подробные исследования структуры эхосигналов от летящего насекомого при разных ракурсах облучения проведены Шнитцлером и Флигером (Schnitzler, 1978; Schnitzler, Flieger, 1983). Ими установлено, что максимальная амплитуда эхосигнала имела место, когда насекомое располагали головой непосредственно в сторону излучателя (0°), однако биение крыльев в этом положении создавало весьма незначительную амплитудную модуляцию (рис. 59). При расположении насекомого боком к излучателю (90°) глубина АМ достигала 30 дБ, хотя общая интенсивность эха уменьшалась на 25 дБ.

Усредненные частотные спектры для нескольких биений позволяют определить степень частотных изменений в эхосигнале, создаваемых за счет биений крыльев насекомого (рис. 59). Спектр эха от неподвижного насекомого имеет единственный пик на частоте несущей. У летающих насекомых частотные и амплитудные модуляции в эхосигнале отражаются в появлении боковых полос в спектрах. Характерно, что эти боковые полосы оказались асимметричны, причем основная энергия обычно концентрируется ниже несущей частоты. Ширина боковых полос и их тонкая структура меняются в зависимости от угла ориентации насекомого. При 30° низкочастотная боковая полоса составляет около 1.5 кГц, тогда как при 90° она достигает ширины в 2 кГц и более.

Сравнительное изучение эха от разных видов высших ночных бабочек, проведенное Шнитцлером и Флигером, выявило наличие видовой специфичности характеристик амплитудной модуляции их спектра. Мотыльки с длинными крыльями создавали большую глубину АМ и более широкие боковые полосы в спектре эхо-

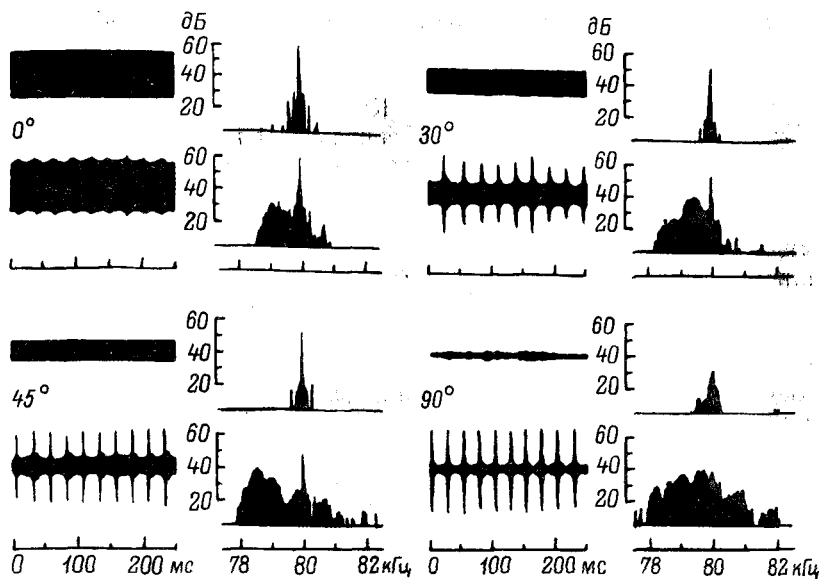


Рис. 59. Осциллограммы (слева) и усредненные спектры (справа) отраженных сигналов от неподвижного (вверху) и летающего (внизу) насекомого в зависимости от ракурса облучения на частоте 80 кГц. (По: Schnitzler, 1978).

На осциллограммах по оси абсцисс — время, мс. Остальные обозначения те же, что на рис. 58.

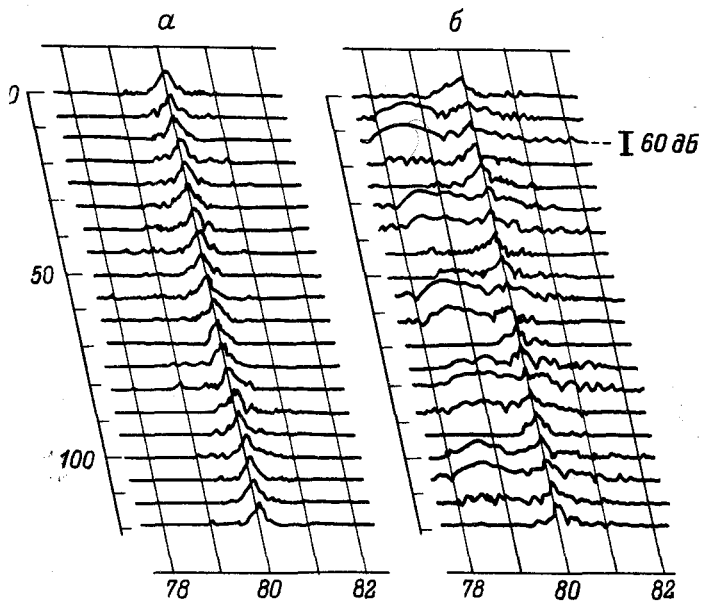


Рис. 60. Спектры в реальном времени экосигналов, отраженных от неподвижного (а) и летающего (б) насекомого. (По: Schnitzler, 1978).

По оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — время, мс.

сигналов. Кроме того, имелись различия и в частоте взмахов крыльями.

Поскольку усредненные спектры не выявляют временных связей между изменением спектра и ритмом взмаха крыльями, были построены спектрограммы в реальном времени с временным интервалом 6.25 мс (рис. 60). Такая динамическая спектрограмма обнаруживает периодическое асимметричное расширение и сужение спектра в ритме со взмахом крыльями.

Детальное исследование характеристик эхосигналов от насекомых показало, что амплитудная и частотная модуляции, присутствующие в каждом цикле биения крыльев, имеют сложную структуру и изменяются в зависимости от ориентации насекомого (Schnitzler et al., 1983; Schuller, 1984). В отличие от АМ частотная модуляция сигналов имеет место практически при любом ракурсе облучения насекомого. Максимальная величина девиации частоты может составлять 3 кГц.

Движущиеся листья и ветви деревьев и кустарников, среди которых часто охотятся подковоносы (Кузьякин, 1950; Brosset, 1966; Wallin, 1969; Griffin, Simmons, 1974) из-за изменения эффективной отражающей поверхности также создают в эхосигналах ярко выраженные амплитудные и незначительные частотные осцилляции. Однако длительность таких осцилляций является случайной и скоростью их обычно низка. Поэтому периодические частотные и амплитудные модуляции эхо от летающих насекомых резко отличаются от осцилляций, создаваемых беспорядочным движением фона и, как показывают наблюдения, легко селективируются подковоносами (Griffin, Simmons, 1974).

Математическая обработка спектров эхосигналов от летающих насекомых разных видов показала, что для каждого насекомого при разных углах ориентации имеется видоспецифичный эталон отраженного сигнала (Menpe, 1984). Объясняется это тем, что разные виды насекомых, даже если они имеют одинаковую частоту взмахов крыльев, различаются по размерам и форме крыльев (Sotovalta, 1974). В результате для каждого вида насекомых, вероятно, существует определенное устойчивое сочетание информативных признаков, отраженных от них модулированных эхосигналов, которое позволяет идентифицировать их.

Таковыми информативными признаками могут быть: частота осцилляций амплитуды, отражающая частоту взмахов крыльями; ширина боковых полос и динамическая структура спектра при заданной частоте модуляции, передающие информацию о размерах и форме крыльев; глубина амплитудной модуляции, соответствующая определенной ориентации насекомого; интенсивность эхосигнала при известной дальности, позволяющая оценить размер цели.

Вопрос о том, могут ли подковоносы оценивать эту информацию для различения объектов охоты, в настоящее время остается открытым. Возможно, что в результате анализа структуры эхосигналов у животных в процессе обучения могут быть сформированы слуховые образы, соответствующие определенным объектам охоты,

что позволяет осуществлять их распознавание. Поведенческие данные по предпочтению определенной добычи свидетельствуют в пользу этой гипотезы. Для утвердительного ответа на этот вопрос прежде всего нам необходимо доказательство способности слуховой системы подковоносов к тонкому анализу столь сложных акустических сигналов.

9.4. Характеристики слуховой системы при анализе амплитудной и частотной модуляции сигналов

Основные характеристики слуховой системы подковоносов, как правило, исследовались с использованием монохроматических стимулов с постоянной амплитудой. Однако принимая во внимание параметры локационных сигналов подковоносов, и в частности их большую длительность, можно полагать, что их слуховая система приспособлена для восприятия и анализа достаточно сложного рисунка амплитудной и частотной модуляции в принимаемых эхосигналах, отраженных от реальных целей, таких, например, как летающее насекомое. Анализ именно этих эхоимпульсов, содержащих информацию об объекте локации, позволяет животному в конечном итоге произвести распознавание целей — отличить живой объект от неживого, съедобный от несъедобного, выделить наиболее лакомую добычу.

Электрофизиологическая методика дала возможность изучить реакцию на сложные звуковые стимулы на различных уровнях слухового пути. Подобные исследования позволили установить общую и важную закономерность характера ответов при предъявлении модулированных стимулов — синхронизацию ВП с периодом модуляции. Именно наличие синхронизации суммарных ВП или реакций отдельных нейронов позволило достаточно подробно изучить характеристики различных слуховых центров при анализе амплитудной и частотной модуляции сигналов.

9.4.1. Амплитудная модуляция

Данные литературы, касающиеся анализа АМ слуховой системой подковоносов, свидетельствуют, что нейроны с фазным характером ответов кодируют синусоидальную модуляцию, отвечая на каждый всплеск амплитуды (Андреева, 1977; Андреева, Лан, 1977). Реакция на АМ-стимулы в основном изучена на уровне верхних олив и задних холмов. Исследование реакций нейронов верхнеоливарного комплекса показало, что предъявление стимулов с АМ вызывает специфическую синхронизацию суммарных ответов или потенциалов действия отдельных нейронов с частотой модуляции от 100 до 2000 Гц (Андреева, 1977; Андреева, Васильев, 1977).

В задних холмах кодирование синусоидальной АМ, т. е. синхронизация ответов с частотой модуляции, осуществляется в более узком диапазоне 20—100 Гц, хотя отдельные нейроны реагируют на модуляцию до 300 Гц (Schuller, 1979). Синхронизация суммарных потенциалов в слуховой коре выявлялась при частотах модуляции ниже 20 Гц (Васильев, 1983).

В целом выраженность синхронизации ответов различных структур мозга при предъявлении АМ-стимулов определялась амплитудой, частотой заполнения, периодом и глубиной модуляции стимулов. Так, наиболее низкие пороги суммарных синхронизированных ответов верхних олив больших подковоносов выявляются, как правило, в низкочастотном диапазоне и в областях частот 40—80 и 80—86 кГц, причем в последней области, соответствующей частотам ПЧ-части принимаемых эхосигналов, реакция синхронизации, как правило, наблюдается лишь при среднем значении интенсивности стимула (Андреева, Васильев, 1977).

Глубина амплитудной модуляции также влияет на амплитуду синхронизированных ответов. Уменьшение глубины модуляции приводит к уменьшению амплитуды суммарного ответа (Андреева, Васильев, 1977). Что касается порогов глубины АМ, то они различны для различных клеток. Так, в задних холмах практически каждый нейрон отвечает на 100 %-ную АМ. Это вполне понятно, поскольку предъявляемый сигнал в этом случае представляет собой последовательность тональных импульсов, каждый из которых сопровождается отдельным ответом (Schuller, 1979). С уменьшением глубины АМ количество реагирующих на нее нейронов уменьшается и порог, выраженный глубиной модуляции ниже 80 %, наблюдается только у отдельных нейронов. Самый низкий порог, обнаруженный для одного нейрона, составлял 3 % (рис. 61). Однако основная масса клеток на такую величину АМ-стимула не реагирует (Schuller, 1979).

Таким образом, в литературе достаточно освещены лишь общие вопросы об электрических реакциях отдельных мозговых центров слуховой системы подковоносов на стимулы с амплитудной модуляцией. В связи с этим большой интерес представляет исследование интегральных характеристик восприятия АМ-сигналов слуховым анализатором на целостном уровне. Особое внимание при этом необходимо уделить изучению характеристик восприятия АМ-сигналов в области частот 80—86 кГц, соответствующей частотам натуральных эхосигналов, к анализу которых, очевидно, приспособлена слуховая система подковоносов.

Необходимо отметить, что в естественных условиях локации подковоносов акустические параметры принимаемых амплитудно-модулированных эхосигналов, такие как частота заполнения, интенсивность, длительность, частота модуляции, могут изменяться в довольно широких пределах. Вместе с тем чувствительность слуховой системы при анализе таких АМ-сигналов, видимо, неодинакова. Поэтому представляется важным детальное исследование зависимости чувствительности слуховой системы при приеме

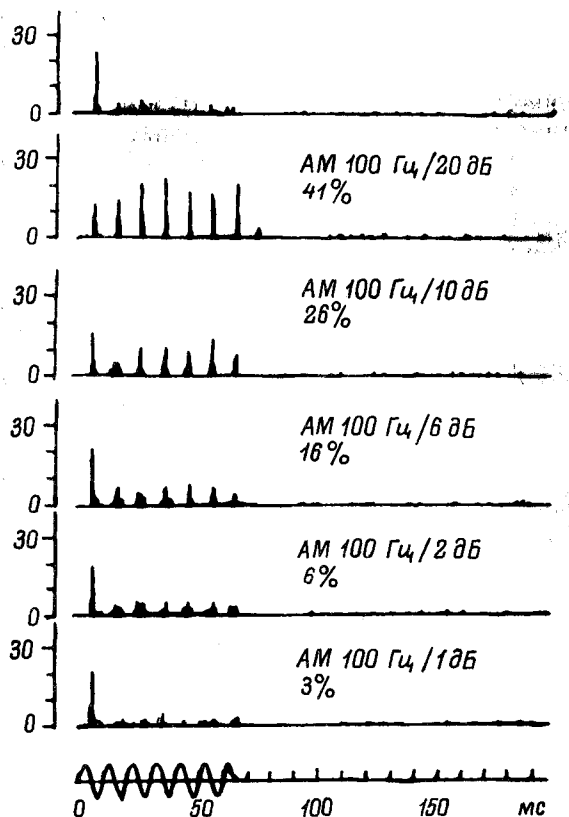


Рис. 61. Ответы нейронов задних холмов на САМ-стимулы при различных уровнях глубины АМ. (По: Schuller, 1979).

Вверху — постстимульные гистограммы ответов на 40 предъявлений, внизу — кривая амплитудной модуляции. Глубина амплитудной модуляции обозначена как разница в минимальной и максимальной интенсивности в дБ; индекс модуляции — в процентах. По оси абсцисс — время, мс; по оси ординат — число ответов.

АМ-сигналов от этих параметров. Решение именно этих вопросов и явилось целью проведенных нами исследований.

Эксперименты проводились на больших подковоносах по условнорефлекторной методике с пищевым подкреплением. В опытах в качестве исходного положительного стимула предъявлялся амплитудно-модулированный сигнал длительностью 50 мс с длительностью фронта 2 мс, это соответствовало параметрам натуральных экосигналов, т. е. соблюдался принцип адекватности раздражителей. Закон изменения амплитуды сигналов был синусоидальным. Методикой была предусмотрена возможность изменения основных параметров положительного сигнала, таких как несущая частота, длительность, интенсивность, частота и глубина модуляции. В качестве дифференцировочного сигнала исполь-

зовался импульс равной частоты, интенсивности и длительности, но без амплитудной модуляции.

Эксперименты проводились в звукоизолированной камере, описание которой приводилось ранее. В камере находилась стартовая площадка и расположенные фронтально под углом 30° два конденсаторных ультразвуковых излучателя. Акустические стимулы формировались с помощью комплекса аппаратуры, который обеспечивал полную идентичность положительного и дифференцировочного сигналов по всем заданным параметрам, кроме амплитудной модуляции. Посредством переключения подопытному животному предъявляли либо немодулированные по амплитуде импульсы одновременно с обоих излучателей, либо на одном из излучателей немодулированный сигнал заменялся на АМ-стимул.

Несущая частота предъявляемых сигналов являлась индивидуальной для каждого подопытного животного и устанавливалась на определенную величину выше частоты покоя ПЧ-части зондирующих импульсов с точностью ± 50 Гц. Индивидуальная частота сигналов, излучаемых животными в покое (f_n), определялась с такой же точностью с помощью комплекса аппаратуры, описанного ранее.

Предварительно у подковоносов вырабатывали устойчивую двигательную реакцию на предъявление с одного из излучателей положительного стимула — АМ-сигнала с частотой $+2$ кГц и уровнем интенсивности 19 дБ, что на 20 дБ превышало порог чувствительности. Подковонос, находясь на стартовой площадке, должен был при обнаружении предъявленного АМ-сигнала определить направление подачи и совершить подлет и посадку на площадку у соответствующего излучателя. В случае правильной реакции зверек получал пищевое подкрепление.

После выработки устойчивого положительного условного рефлекса на АМ-стимул вводили подачу одновременно с обоих излучателей дифференцировочных сигналов — немодулированных импульсов, интенсивность которых постепенно доводили до уровня положительного стимула. Дифференцировочные сигналы подавались постоянно и в определенный момент на одном из излучателей заменялись на АМ-стимулы. Направление подачи положительного сигнала в ходе опыта менялось в случайном порядке. Дифференцировка считалась успешной, если животное, находясь на стартовой площадке, правильно определяло направление подачи положительного стимула и совершало посадку на площадку у «положительного» излучателя.

И наконец, после выработки устойчивой дифференцировки (не менее 95 % правильных реакций) проводилось исследование непосредственно характеристик чувствительности слуховой системы при приеме АМ-сигналов. Для этого в ходе опытов для каждого соотношения параметров сигналов определялась зависимость процента правильных реакций от глубины АМ. Пороговая величина глубины модуляции оценивалась нами при уровне вероятности правильных реакций, равном 0.75.

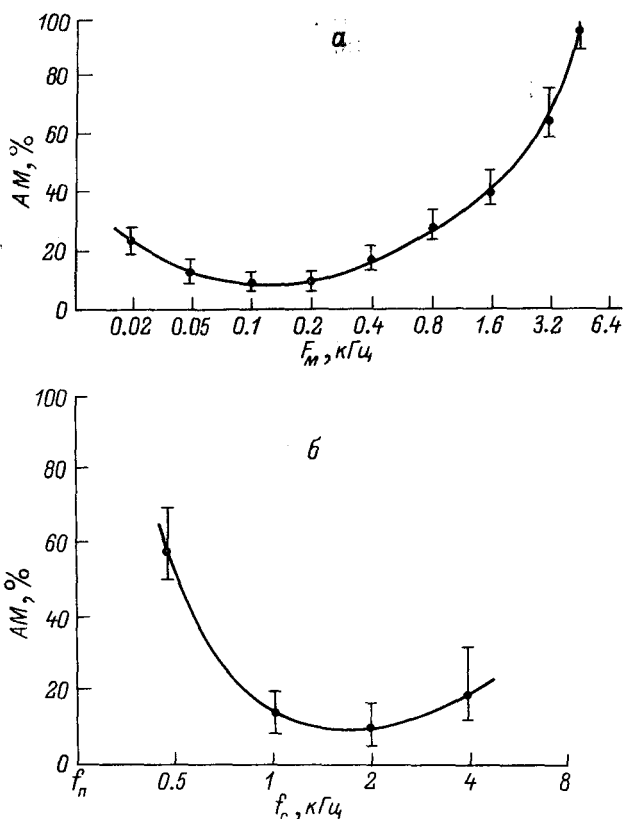


Рис. 62. Зависимость порога обнаружения АМ от частоты модуляции ($F_{\text{мод}}$, а) и частоты заполнения сигнала (f_c , б) по отношению к частоте покоя (f_n). (По Макарову).

АМ — глубина амплитудной модуляции, %.

В задачу исследования входило определение зависимости величины порога обнаружения АМ-сигнала от частоты модуляции ($F_{\text{мод}}$), частоты заполнения ($f_{\text{зан}}$), длительности (τ_n) и интенсивности (P) стимула.

При исследовании зависимости величины порога обнаружения АМ-сигнала от частоты модуляции последняя изменялась в пределах от 20 Гц до 3.8 кГц (рис. 62, а) для сигналов длительностью 80 мс с частотой заполнения на 2 кГц выше частоты покоя подопытного животного. Как правило, минимальные пороги восприятия АМ-стимула расположены в области значений частоты модуляции 100—200 Гц и равны 10 %. На краях исследованного диапазона $F_{\text{мод}}$ пороги заметно повышаются. При частоте модуляции 20 Гц подковоносы обнаруживают АМ сигнала глубиной более 27 % при 3.2 кГц более 65 % и при $F_{\text{мод}}=3.7$ кГц модуляция обнаруживается только при глубине 100 %.

Сопоставляя полученные результаты с данными электрофизиологических исследований, следует отметить, что при совпадении области оптимальных частот АМ, при которых слуховая система подковоносов обладает наивысшей чувствительностью к АМ, диапазон частот модуляции в наших опытах оказался значительно шире, а чувствительность в целом выше. Эти данные позволяют предположить, что слуховой анализатор в целом приспособлен к восприятию АМ-стимулов, параметры которых могут изменяться в более широких пределах по сравнению с пределами кодирования АМ отдельным мозговым центром слуховой системы.

Исследование зависимости порогов восприятия АМ-стимулов при укорочении сигнала от 80 до 50 мс четко показало, что область оптимальных значений $F_{\text{мод}}$ как и величина порогов при высоких частотах модуляции, не изменялась, однако при низких значениях $F_{\text{мод}}$ пороговое значение АМ оказалось более высоким, составляя для частоты 20 Гц около 50 %. Более подробно зависимость порогов обнаружения АМ от длительности стимулов была исследована при частоте модуляции 20 и 100 Гц (рис. 63). Установлено, что если при $F_{\text{мод}}=100$ Гц чувствительность к АМ сигналов у подковоносов от длительности практически не зависит, то при частоте модуляции, равной 20 Гц, укорочение сигналов приводит к заметному повышению пороговой величины глубины АМ. Это объясняется, вероятно, тем, что в случае низкой частоты модуляции (20 Гц) в укороченном сигнале укладывается меньше одного периода изменения амплитуды (равного соответственно 50 мс), что оказывается недостаточным для эффективного обнаружения АМ. Данные электрофизиологических экспериментов под-

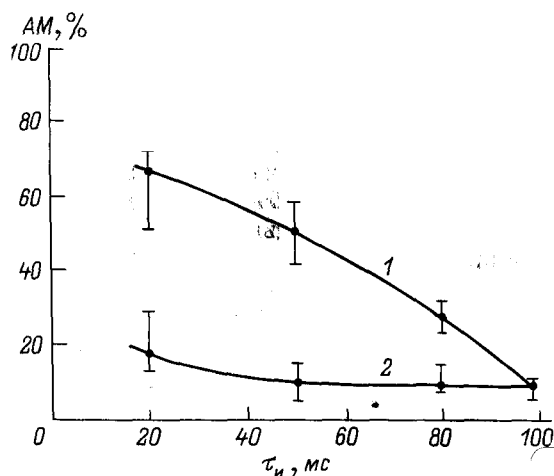


Рис. 63. Зависимость порога обнаружения АМ от длительности сигнала (τ_n). (По Макарову).

1 — частота модуляции 20 Гц, 2 — частота модуляции 100 Гц. Остальные обозначения те же, что на рис. 62.

тверждают этот факт. Показано, что синхронизированные ответы нейронов задних холмов регистрируются при наличии нескольких пиков модуляции (Schuller, 1979).

Исследование зависимости чувствительности восприятия АМ-сигналов от частоты заполнения стимулов проводилось на частотах выше индивидуальной частоты ПЧ-части локационных сигналов подковоноса на 0,5, 1,2 и 4 кГц (рис. 62, б). Наиболее низкие пороговые значения глубины АМ (около 10 %) наблюдались при частоте заполнения стимула на 1,2 кГц выше частоты покоя подковоносов. Повышение порогов глубины АМ было более выраженным при приближении частоты заполнения стимулов к частоте покоя. Так, при $f_{\text{зап}} = f_{\text{п}} + 500$ Гц большие подковоносы давали 75 % правильных реакций при глубине амплитудной модуляции 57 %.

Для определения влияния интенсивности сигналов на восприятие амплитудной модуляции проведено измерение пороговой величины глубины АМ при уровне интенсивности предъявляемых стимулов 13 и 33 дБ при оптимальных значениях остальных параметров ($f_{\text{зап}} = f_{\text{п}} + 2$ кГц; $F_{\text{мод}} = 100$ Гц; $\tau_{\text{п}} = 80$ мс). Такой диапазон изменения интенсивности стимулов был выбран из соображения, что в реальных условиях локации подковоносы при полете к объекту охоты пропорционально уменьшают интенсивность зондирующих импульсов, в результате чего сила эха меняется незначительно (не более 30 дБ) [Соколов, 1973]. При изменении интенсивности стимулов в этих пределах чувствительность слуховой системы подковоносов к восприятию АМ сигналов не меняется.

Эти результаты совпадают с данными электрофизиологических исследований, установивших, что реакция синхронизации ответов нейронов в задних холмах больших подковоносов проявляется в наибольшей степени при уровне интенсивности АМ-стимулов на 30—40 дБ выше пороговой и практически не меняется при изменении силы стимула в этих пределах (Pollak, 1980).

Таким образом, слуховая система подковоносов приспособлена к восприятию и анализу АМ эхосигналов, возникающей прежде всего при локации подвижных объектов (летающих насекомых), и обладает высокой чувствительностью в широком диапазоне частот модуляций.

9.4.2. Частотная модуляция

Изучение особенностей восприятия слуховой системой подковоносов частотной модуляции сигналов проводилось в основном в электрофизиологических опытах. Характер ответов нейронов подковоносов хорошо подходит для обработки сложных эхосигналов с частотной модуляцией. Нейроны с оптимальными частотами настройки в области ПЧ-части эхоимпульса, как правило, имеют очень узконастроенные кривые и проявляют поразительное изменение формы их ответа от частоты и амплитуды стимула (Ва-

сильев, 1983). Это в принципе должно позволить нейронам кодировать быстрые изменения в сигналах по частоте.

Узконастроенные нейроны слухового нерва весьма чувствительны к синусоидальной частотной модуляции (Suga et al., 1975; Suga, Jen, 1977). В задних холмах ВП возникают при столь незначительных сдвигах частоты, как 10 Гц, со скоростью девиации 6 Гц/мс (Schuller, 1972).

Более детальное изучение основных характеристик ответов отдельных нейронов в задних холмах больших подковоносов в ответ на синусоидально частотно-модулированные (СЧМ) сигналы в диапазоне ПЧ-части локационных импульсов было проведено Шуллером и Поллаком (Schuller, 1979; Pollak, 1980; Pollak, Schuller, 1981). Установлено, что нейроны задних холмов проявляют две категории ответов: тонический и фазный. Клетки с тоническим ответом имели оптимальные частоты (частоты с минимальной интенсивностью стимула, вызывающего возбуждение), равномерно распределенные в диапазоне от 10 до 90 кГц, и отвечали модулированным разрядом, совпадающим с модулирующей частотой (рис. 64, а) при частотах модуляции менее 30 Гц.

Фазные нейроны, демонстрирующие «On» и «Off»-ответы на чистые тона, отвечали на СЧМ-стимулы высокосинхронизированным рисунком возбуждения (рис. 64, б, в). По мнению Шуллера (Schuller, 1979), фазные клетки являются специфичными для обработки ПЧ-части и конечного ЧМ-участка эхосигналов, поскольку их оптимальные частоты наблюдаются только в диапазоне 65—88 кГц, т. е. на частотах эхолокационных импульсов подковоносов. Диапазон значений модулирующей частоты, в котором еще наблюдается синхронизация ответов фазных нейронов, составляет 20—350 Гц, а наиболее сильно выраженная синхронизация происходит при модулирующей частоте от 20 до 100 Гц.

Степень синхронизации ответов отдельных клеток зависит от нескольких параметров стимула: расположения несущей частоты по отношению к оптимальной, интенсивности, частоты и коэффициента модуляции. Ряд нейронов задних холмов имеет наиболее выраженную синхронизацию с частотой модуляции в случае, когда несущая частота стимула была выше оптимальной частоты (Schuller, 1979), хотя другие нейроны проявляли «симметричность» реакции (Pollak, 1980).

При изменении параметров модуляции наблюдалась общая закономерность: реакция синхронизации снижалась при повышении модулирующей частоты и уменьшении глубины частотной модуляции. Минимальная девиация частоты, вызывающая синхронизированные разряды нейронов (порог модуляции), составляла ± 10 — ± 20 Гц (Schuller, 1979) (рис. 65). Важно отметить, что нейроны, обладающие очень низким порогом частотной модуляции, всегда имели оптимальные частоты в полосе 79—88 кГц (частотный диапазон ПЧ-части эхосигналов) и кривые их настройки были чрезвычайно узкими с величиной $Q_{10\text{ дБ}}$ между 42 и 240.

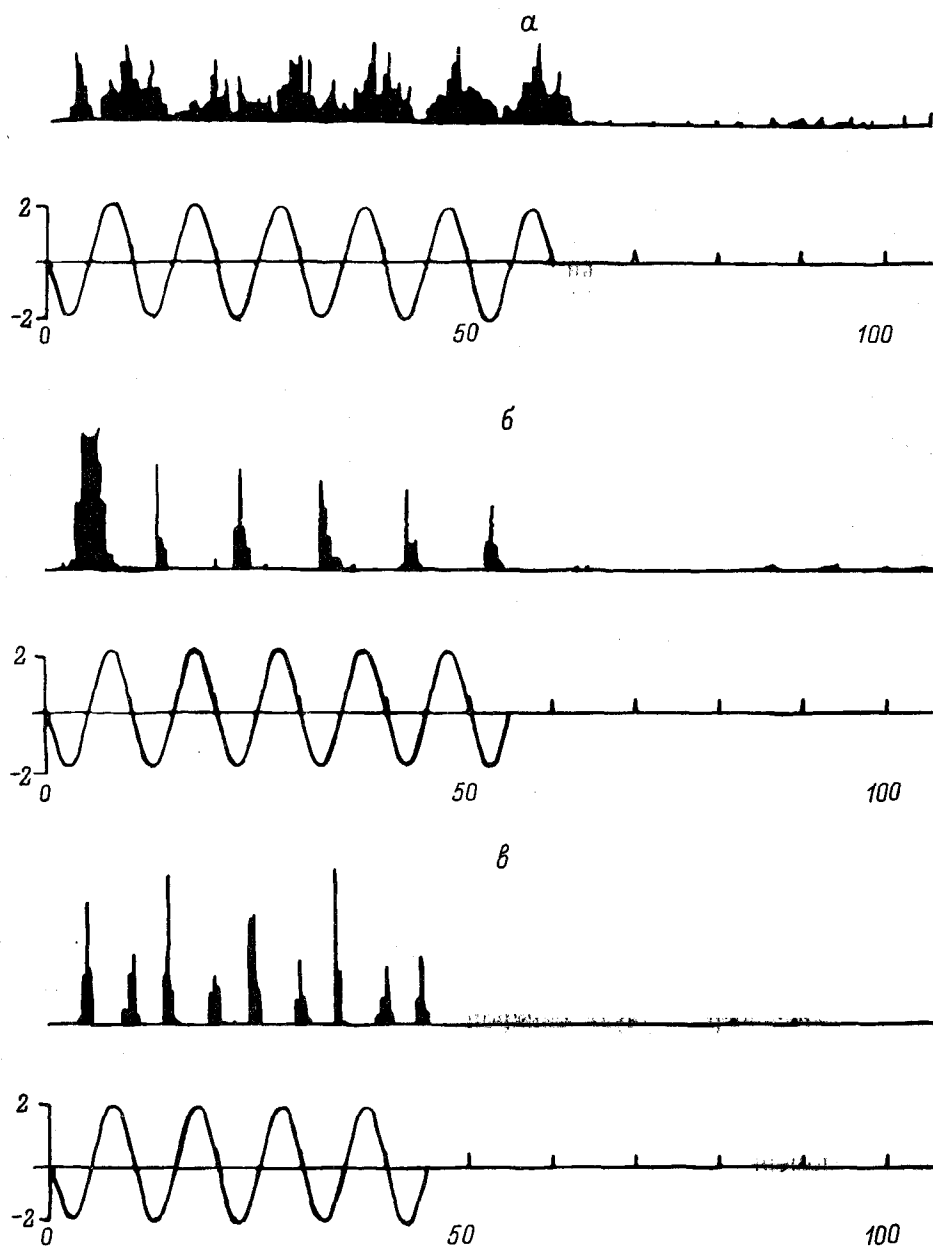


Рис. 64. Ответы нейронов задних холмов на СЧМ-стимулы. (По: Schuller, 1979).

В каждом фрагменте: *вверху* — постстимульная гистограмма ответов на 40 предъявлений; *внизу* — кривая частотной модуляции ± 2 кГц; *а* — нейрон с тоническим ответом; *б, в* — с фазным. По оси абсцисс — время, мс; по оси ординат — число ответов.

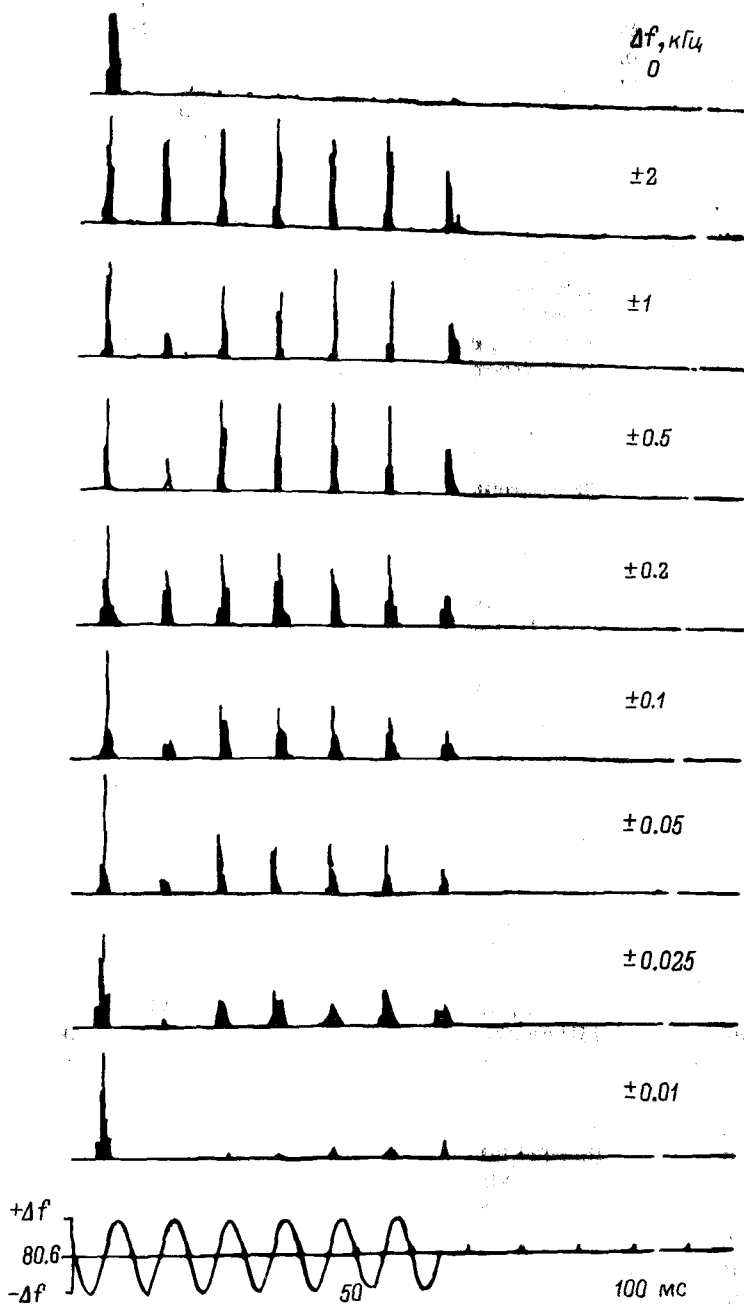


Рис. 65. Зависимость ответов нейронов задних холмов на СЧМ-стимулы от девиации частоты (Δf). (По: Schuller, 1979).

Обозначения те же, что на рис. 64.

Изменение амплитуды стимулов влияло на синхронизацию ответов нейронов в меньшей степени. У большинства нейронов задних холмов число разрядов за цикл частотной модуляции возрастало с увеличением интенсивности от 10 до 50 дБ над порогом, однако пороги модуляции были неизменны, и синхронизация разрядов нейронов при глубине модуляции выше порога во всем диапазоне интенсивностей сохранялась неизменной (Schuller, 1979). В то же время у некоторых нейронов четкая синхронизация ответов вызывалась при малой интенсивности. Характерно, что пороговое значение интенсивности в этом случае при предъявлении стимула с частотной модуляцией могло быть на 20—30 дБ ниже по сравнению с реакцией на чистый тон (Pollak, 1980).

Специфические ответы нейронов, кодирующие частотную модуляцию сигнала, наблюдаются и в других слуховых отделах мозга подковоносов. Исследование нейронов кохлеарных ядер показало, что они отвечают реакцией синхронизации на СЧМ-стимул при минимальной девиации частоты (± 20 — ± 50) Гц (Vater, 1970). Фазные нейроны дорсальной части кохлеарных ядер проявляют синхронизацию с модулирующей частотой ниже 300—400 Гц (оптимальная частота около 100 Гц), а нейроны антеровентрального отдела — в диапазоне от 20 до 900 Гц с оптимальной зоной 200 Гц. В слуховой коре больших подковоносов обнаружены нейроны, реагирующие синхронизированным ответом на СЧМ-стимул при частотной модуляции до ± 40 Гц (0.05 %) (Ostwald, 1980). Оптимальные частоты таких нейронов располагались в полосе ± 2 кГц относительно частоты покоя, а настроечные кривые были чрезвычайно острыми. Характерно, что, как и в задних холмах, нейроны слуховой коры проявляют наиболее выраженную синхронизацию ответов в случае, когда частота заполнения стимула несколько выше оптимальной частоты нейрона. Максимальная частота синхронизации при этом достигает 100 Гц (Schuller, Ostwald, 1981).

Таким образом, на всех уровнях слухового пути у подковоносов проявляется высокая чувствительность к частотной и амплитудной модуляциям принимаемых сигналов, приуроченная к диапазону частот ПЧ-части локационных импульсов. Минимальная девиация частоты, разрешаемая слуховой системой, составляет (± 10 — ± 20) Гц (около 0.02 %), что по сравнению со слухом других млекопитающих является феноменальной. Диапазон частот модуляций, воспринимаемый слуховой системой, перекрывает диапазон частот взмахов крыльев летающих насекомых, за которыми охотятся подковоносы (Schnitzler, 1978; Schnitzler, Flieger, 1983). Это, очевидно, позволяет подковоносам эффективно использовать ПЧ-часть своего локационного сигнала, осуществляя посредством тонкого анализа ритмической амплитудной и частотной модуляций обнаружение среди окружающих предметов объекты охоты и распознавание вида жертвы. Исследования по эхолокационному различению моделей движущихся целей подтверждает возможность такого распознавания.

9.5. Восприятие амплитудной и частотной модуляции эхосигналов от насекомых

Для ответа на вопрос, способны ли подковоносы использовать частотную модуляцию эхосигналов, вызванную движением крыльев насекомого, были проведены поведенческие эксперименты, в которых подковоносов обучали различать неподвижную и движущуюся мишень, создающую только частотную модуляцию эхосигнала (Schnitzler, 1978; Schnitzler, Flieger, 1983]. В опытах определяли порог глубины модуляции, необходимой для различения колеблющейся и неподвижной мишени (рис. 66). При частоте колебаний мишени, создающей частотную модуляцию эхосигнала ниже 30 Гц, глубина различимой модуляции составляет около 60 Гц. При частоте колебаний выше 30 Гц пороговая величина глубины модуляции снижается, достигая 12 Гц при частоте колебаний мишени 200 Гц. По мнению авторов, это различие объясняется тем, что при частотах модуляции выше 50 Гц, т. е. когда индекс модуляции $\Delta f/F_{\text{мод}}$ становится меньше 1, спектр ЧМ-сигнала имеет узкие боковые полосы и приближается по форме к спектру АМ-сигнала. Расстояние между боковыми полосами определяется частотой модуляции. Поэтому высокая чувствительность к частотной модуляции при высоких частотах модуляции может быть объяснена на основе обнаружения боковых полос, а не процедурой слежения за изменяющейся частотой (Schnitzler, 1978).

Таким образом, эксперименты по различению колеблющейся и неподвижной цели показали, что подковоносы могут использовать частотную модуляцию в эхосигналах для получения информации о колебательных движениях цели, причем проявляют при этом исключительную чувствительность. Например, чтобы отличить колеблющуюся мишень с частотой 40 Гц от неподвижной, требуется амплитуда колебаний всего 0.3 мм. Поскольку величина частотной модуляции, создаваемой в эхосигнале за счет биения крыльев насекомого, намного превышает пороги различения, можно считать, что подковоносы при локации способны обнаруживать частотную модуляцию в эхо.

В экспериментах по различению неподвижной и колеблющейся мишени была установлена важная закономерность: подковоносы во время поиска колеблющейся мишени увеличивали длительность своих звуков от 70 до 90—100 мс и даже в отдельных случаях до 192 мс, что более чем в 3 раза превышает длительность сигналов в покое (Schnitzler, Flieger, 1983]. Поскольку при удлинении сигналов происходит увеличение числа осцилляций эха, подковоносы могут более эффективно использовать ПЧ-часть эхосигналов как несущую модуляций, свидетельствующих о том, что цель колеблется.

Эта особенность эхолокационного поведения подковоносов была использована при исследовании их реакции на колеблющуюся мембрану громкоговорителя, моделирующую биение

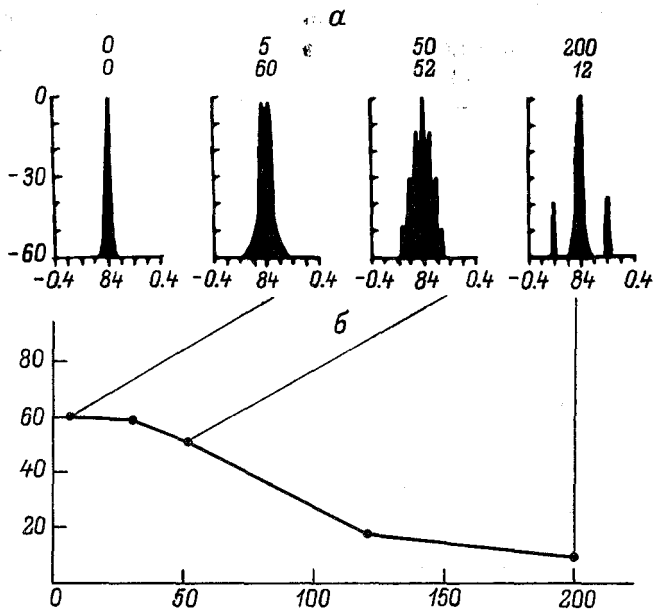


Рис. 66. Спектры сигналов, имитирующие отраженные ЧМ-импульсы при различной величине девиации частоты (а) и пороговая кривая величины девиации частоты при различении подковоносами мишеней, колеблющихся с различной частотой (б). (По: Schnitzler, 1978).

На б: по оси абсцисс — частота модуляции, Гц; по оси ординат — девиация частоты, Гц.

крыльев насекомого [Schnitzler, Ostwald, 1981]. Авторы обнаружили, что в диапазоне колебаний 30—100 Гц подковоносы увеличивают мощность за один цикл излучения. Наиболее заметное увеличение мощности наблюдалось при колебаниях мишени от 40 до 60 Гц, что, по мнению авторов, позволяет считать, что подковоносы используют анализ частоты модуляций эхосигнала не только для различения колеблющейся и неподвижной цели, но и различают частоты колебаний, т. е. могут селективировать насекомых по частоте биений их крыльев.

В пользу этого свидетельствуют изложенные выше нейрофизиологические данные о реакциях синхронизации электрических ответов в различных слуховых отделах мозга при предъявлении синусоидально-модулированных по частоте или амплитуде стимулов. Предъявление в качестве стимулов натуральных эхосигналов, отраженных от летающего насекомого, также демонстрирует наличие в слуховой коре устойчивой синхронизации вызванных ответов с частотой осцилляции амплитуды и частоты стимула (Ostwald, 1980).

Оригинальное исследование реакций отдельных нейронов в задних холмах у подковоносов при предъявлении в качестве раздражителей сигналов, отраженных от летающих насекомых и их моди-

фикаций отдельно с частотной и амплитудной модуляциями, было проведено Шуллером (Schuller, 1984). Несмотря на большое разнообразие характера ответа отдельных нейронов на предъявление модулированного стимула, полученное в этих опытах, автору удалось выявить некоторые общие закономерности. Прежде всего большинство исследованных нейронов задних холмов имели оптимальные частоты в диапазоне от 82 до 84 кГц и отличались узкой кривой настройки ($Q_{10\text{ дБ}}$ имел диапазон от 54 до 276). Нейроны достоверно кодировали частоту взмахов крыльями независимо от ориентации облучаемого насекомого.

Предъявление в качестве раздражителей модифицированных эхосигналов, имеющих только амплитудную или частотную модуляцию, показало, что одна группа нейронов в реакциях синхронизации проявляла предпочтение к амплитудному или частотному компоненту модулирующей эхосигнала, в то время как вторая группа нейронов равнозначно реагировала на модифицированные сигналы. Часто ответы на отдельный компонент были довольно сложны, в то время как ответ на натуральный эхосигнал с комплексной модуляцией имел более отчетливую ритмическую структуру.

В целом на уровне заднего двуххолмия сложная акустическая структура эхосигналов от насекомых в значительной степени сохраняется в структуре нейронной активности. При этом специфические характеристики модулирующей в реакциях некоторых нейронов даже усиливаются. Информация о характеристиках цели, закодированная в структуре модулирующей эхосигнала, одновременно анализируется массивом нейронов задних холмов со смежными оптимальными частотами, имеющими разную чувствительность к разным составляющим модуляции, и предстает в виде специфической временной структуры импульсного кода. Следовательно, нейрофизиологические механизмы анализа структуры эхосигналов слуховой системой позволяют подковоносам осуществить обнаружение и распознавание своей добычи.

Главное достоинство длительных локационных сигналов с постоянной частотой заполнения состоит в чувствительности к эффекту Доплера и возможности передачи посредством ритмической АМ- и ЧМ-модулирующей колебаний подвижных объектов. О том, что подковоносы во время локации реализуют эти потенциальные возможности ПЧ-сигналов для обнаружения и селекции летающих насекомых, свидетельствуют рассмотренные выше факты. Подковоносы обнаруживают и ловят только порхающих насекомых, делая это успешно на фоне окружающих препятствий; они способны различать отдельные виды добычи; их слуховая система приспособлена к анализу модулирующей эхосигналов; наконец, сами эхосигналы, отраженные от насекомых, имеют видоспецифичные устойчивые информативные признаки. Все это позволяет считать, что ПЧ-эхолокационная система подковоносов представляет собой форму высокоспециализированной адаптации, в которой главным фактором эволюции явилась охота за летающими насекомыми.

Освоение далекими предками современных летучих мышей новых условий обитания, дающих определенные преимущества в борьбе за существование, было сопряжено с тем, что основная нагрузка по сенсорному обеспечению пространственного анализа легла на акустический информационный канал связи с внешней средой. Активное использование этого канала в форме эхолокации поставило перед живой природой ряд функциональных задач пространственной ориентации, решение которых являлось определяющим для успешной реализации, прежде всего, пищедобывательной деятельности животных, т. е. в конечном итоге, для возможности выживания в новых условиях.

Формирующаяся эхолокационная система летучих мышей должна была обеспечить выполнение таких функций, как надежное обнаружение целей, точное определение их пространственных координат, характеристик относительного движения, экстраполяции траектории, разрешения, селекции, распознавание целей по размеру, форме, свойствам, колебаниям, причем все это в условиях действия различного рода помех. Идеальное решение каждой из этих задач может быть осуществлено при реализации вполне определенных требований к параметрам используемых локационных сигналов и характеристикам излучающего и приемного звена эхолокатора. Причем, требования эти для решения отдельных задач не совпадают, а зачастую являются взаимоисключающими. В связи с принципиальной невозможностью одновременного успешного решения различных эхолокационных функций природа в процессе эволюции эхолокации находила, очевидно, определенные компромиссы. По-видимому, одним из решающих условий для реализации того или иного компромиссного варианта явились наиболее жизненно важные особенности экологии и пищевой специализации конкретного вида (группы животных), которые обуславливали определенные информативные потребности. Ярким примером реализации такого оптимального варианта является высокоразвитая специализированная импульсно-доплеровская эхолокационная система подковоносых летучих мышей.

Использование при локации длительного ПЧ-сигнала с ЧМ терминальными участками оказалось наиболее выгодным для выполнения специфической формы пищедобывания у подковоносов —

охоты за летающими насекомыми. Наличие в сложном локационном сигнале ЧМ-частей позволяет этим животным, как и большинству других видов летучих мышей, использовать их достоинства в первую очередь для осуществления измерения дальности до объектов, а в условиях неподвижного окружения — и для обнаружения и пеленгации целей.

ПЧ-компонент локационного сигнала подковоносов включает в себе основную энергию излучаемых зондирующих импульсов и несет основную нагрузку в реализации функций эхолокации. Пойдя по пути увеличения длительности и стабилизации частоты излучения ПЧ-импульсов природа максимизировала преимущества, которые дает для эхолокации использование такого типа сигналов. О ведущей роли ПЧ-части сигнала в эхолокации подковоносов свидетельствует ряд адаптаций, которые имеют место у этих животных как на уровне звукоизлучающего аппарата, так и в периферических и центральных отделах слухового анализатора и в формах их взаимодействия в процессе локации.

Какими же достоинствами обладает доплеровская сонарная система подковоносов по сравнению с «классическим» импульсным локатором летучих мышей?

Во-первых, возможностью лучшего обнаружения появившихся в зоне действия локационной системы движущихся целей, выделяя отраженные сигналы от них на фоне собственных зондирующих импульсов, эхо от относительно неподвижных объектов и различного рода помех реверберационного происхождения. Осуществление компенсации доплеровских сдвигов за счет соответствующего изменения частоты излучения позволяет поддерживать частоту принимаемых эхо в области, где слуховая система имеет наибольшую чувствительность и наилучшим образом приспособлена для тонкого частотного анализа.

Во-вторых, такая локационная система обладает возможностью непосредственного измерения относительной скорости движения животного и цели по величине доплеровского сдвига частоты эхосигналов. Это, очевидно, играет очень важную роль при локации, особенно в процессе охоты за добычей. Как показывают опыты, подковоносы могут обнаруживать изменения скорости цели всего лишь на 10—15 см/с.

В-третьих, доплеровская локационная система позволяет эффективно проводить селекцию целей по их скорости и направлению движения, разделяя подвижные и неподвижные, приближающиеся и удаляющиеся, движущиеся быстро и медленно. Такая селекция целей в процессе эхолокации имеет вполне очевидную биологическую целесообразность.

В-четвертых, локационная система подковоносов может обострять направленность действия при обнаружении и пеленгации целей, поскольку величина доплеровского приращения частоты зависит от угла между направлением движения животного и направлением прихода эхосигналов. Отклонение цели от направления движения животного вызовет смещение частоты принимаемого эха

в область более низкой чувствительности слуха, что может послужить сигналом для проведения корректировки траектории полета.

В-пятых, длительная ПЧ-часть локационного сигнала подковоносов при отражении от летящего насекомого получает за счет его движения крыльями амплитудную и частотную модуляцию. Такая «окраска» отраженного сигнала может послужить признаком для обнаружения и распознавания объектов охоты.

Столь существенные достоинства сонарной системы подковоносов вызывают естественный вопрос: могут ли какие-либо механизмы их совершенного эхолокационного аппарата представлять интерес в бионическом плане для совершенствования или разработки новых технических локационных систем? Следует отметить, что открытия эхолокации у подковоносов, как и у других эхолоцирующих животных, не явилось принципиально новым с точки зрения технического прогресса. Объясняется это прежде всего хронологическим несовпадением периода развития технических систем локации и исследований эхолокации у животных, ибо к моменту открытия эхолокации в природе человек уже имел радио- и гидролокационные приборы. Изобретение принципов эхолокации произошло ранее и независимо от открытия их биологических прототипов. В настоящее время технические локационные системы имеют столь высокие показатели, что невольно возникают сомнения в возможности использования биологических механизмов локации для их дальнейшего совершенствования. Тем не менее интерес со стороны инженеров к «живым локаторам» увеличивается с каждым годом. Главные преимущества биологического эхолокатора, которые привлекают их внимание, — это надежность и сверхминиатюрность гибко управляемого мозгом сонарного аппарата животных, который обладает высокой разрешающей способностью, помехоустойчивостью, возможностью распознавания целей. Именно такими качествами обладает эхолокационная система подковоносов, в которой соединение принципов импульсной и доплеровской локации позволило получить совершенную сенсорную систему дистантного действия, организующую и обрабатывающую основной поток информации об окружающей среде необходимый для успешной ориентации в пространстве. И если отдельные принципы звукоизлучающей и приемной систем эхолокатора подковоносов известны и уже давно применяются в радио- и гидролокаторах, то в целом их сонар остается технически непревзойденным аппаратом.

На наш взгляд, наибольшие перспективы бионического применения принципов работы эхолокатора подковоносов существуют в области создания различных ультразвуковых локационных приборов пространственного восприятия для слепых людей. Определенные успехи в этом направлении уже достигнуты. Достаточно упомянуть разработки новозеландского исследователя Кея [Кей, 1980], которому на современной радиоэлектронной базе удалось построить миниатюрный эхолокатор для слепых людей, который наиболее близко имитирует сонар летучих мышей. Этот прибор,

выполненный в виде очков или головной повязки, не позволяет полностью возместить потерю зрения, однако дает возможность слепому человеку при определенных навыках достаточно свободно ориентироваться в окружающем пространстве. Прибор еще далек от совершенства, однако можно полагать, что совместные усилия биологов и инженеров в проведении дальнейших глубоких исследований тонких физиологических механизмов эхолокации летучих мышей будут способствовать прогрессу в исключительно гуманном деле создания приборов «звукового видения» для людей, лишенных зрения.

В сущности представленные нами сегодняшние знания о работе эхолокационной системы подковоносов — это лишь первые открытые страницы в книге, созданной природой. Перспективы дальнейших исследований эхолокации летучих мышей необозримы. Они определяются задачами, выдвигаемыми не только бионикой, но и физиологией сенсорных систем, сравнительной и эволюционной физиологией, экологией, этологией, биофизикой, медициной и другими смежными дисциплинами.

- Абеленцев В. У., Підопличко У. Г., Попов В. М. Фауна. Київ, 1956. Т. 1.
- Айрапетьянц Э. Ш., Бурикова Н. В., Константинов А. И. и др. Организация слуховой коры рукокрылых в ряду млекопитающих // ЖВНД. 1973. Т. 23, вып. 2. С. 392—402.
- Айрапетьянц Э. Ш., Васильев А. Г. Характеристика вызванных потенциалов слухового анализатора летучих мышей на стимулы с разной частотой заполнения // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1970. Т. 56, № 12. С. 1721—1730.
- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л., 1970.
- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Физиологические исследования ультразвуковой эхолокации животных // Вопросы сравнительной физиологии анализаторов. Л., 1973. Вып. 3. С. 20—28.
- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. 2-е изд. Л., 1974.
- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И., Матюшкин Д. П. Мозговые механизмы эхолокации и бионика // Вестн. ЛГУ. 1968. Вып. 2. С. 57.
- (Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И., Матюшкин Д. П.) Airapetjanz E. Sh., Konstantinov A. I., Matjushkin D. P. Brain echolocation mechanisms and bionics // Acta physiol. acad. hung. 1969. Vol. 35 (1). P. 1—17.
- Альтман Я. А. Локализация звука. Л., 1972.
- Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л., 1983.
- Альтман Я. А., Дубровский Н. А. Пространственный слух // Физиология сенсорных систем. Л., 1972. Ч. 2. С. 398—426.
- Андреева Н. Г. Характеристика электрических реакций слуховых центров больших подковоносов на сложные сигналы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977.
- Андреева Н. Г., Васильев А. Г. Характеристика ответов нейронов внутреннего коленчатого тела летучей мыши на парные ультразвуковые стимулы с разной частотой заполнения // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1973. № 15. С. 141—143.
- Андреева Н. Г., Васильев А. Г. Реакции нейронов верхнеоливарного комплекса на амплитудно-модулированные сигналы // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1977а. Т. 63, № 4. С. 496—503.
- Андреева Н. Г., Та Тут Лан. Суммарные электрические реакции комплекса верхней оливы на амплитудно-модулированные сигналы // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1977б. Т. 63, № 5. С. 626—631.
- Бару А. В. О роли височных отделов коры больших полушарий в обнаружении звуковых сигналов различной длительности // ЖВНД. 1966. Т. 16. С. 655—665.
- Бару А. В. Дифференциальные пороги по частоте в зависимости от длительности тональных посылок у животных после удаления слуховой коры // Механизмы слуха. Л., 1967. С. 121—135.
- Бару А. В. Характеристика слуха у собак // Тез. сообщ. 25-го совещ. по пробл. ВНД, посвящ. памяти И. П. Павлова. Л., 1977. С. 12—13.
- Бару А. В. Слуховые центры и опознавание звуковых сигналов: Поведенческое исследование. Л. 1978.
- Бару А. В., Колмыкова И. В. Роль различных отделов слуховой системы млекопитающих в локализации источника звука // Сенсорные системы. Л., 1982. С. 170—189.
- Бару А. В., Шмигидина Г. Н. Роль слуховой коры в опознании живот-

- ными синтезированных гласных // ЖВНД. 1976. Т. 26. С. 1165—1173.
- Беленков Н. Ю.** Условный рефлекс и подкорковые образования мозга. М., 1965.
- Бянки В. Л.** Асимметрия мозга животных. Л., 1985.
- Блауэрт И.** Пространственный слух. М., 1979.
- Блохинцев Д. И.** Акустика неоднородной и движущейся среды. М., 1946.
- Богданов О. П.** Рукокрылые // Фауна УзССР. Ташкент, 1953. Вып. 2. С. 42.
- Богословская Л. С.** Нейроны и межнейронные связи кохлеарных ядер мозга млекопитающих : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968.
- Богословская Л. С., Солнцева Г. Н.** Слуховая система млекопитающих (сравнительно-морфологический очерк). М., 1979.
- Бурикова Н. В.** Эфферентные связи слуховой коры головного мозга летучей мыши // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1971. Т. 7, № 5. С. 529—533.
- Бурикова Н. В.** Цитоархитектоника и эфферентные связи некоторых звеньев слухового анализатора летучих мышей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974.
- Бурикова Н. В., Мовчан Е. В.** Роль заднего двуххолмия в функции головного аппарата у летучих мышей // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1986. Т. 22, № 3. С. 309—316.
- Васильев А. Г.** Сравнительная характеристика слуховой системы гладконосовых и подковоносовых летучих мышей (электрофизиологические данные) // ДАН СССР. 1967а. Т. 175, № 6. С. 1414.
- Васильев А. Г.** Электрическая активность заднего двуххолмия летучей мыши, раздражаемой ультразвуком // ДАН СССР. 1967б. Т. 175, № 3. С. 741.
- Васильев А. Г.** Электрическая активность заднего двуххолмия гладконосовых и подковоносовых летучих мышей при раздражении ультразвуком : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968а.
- Васильев А. Г.** Вызванные потенциалы и реакции отдельных нейронов заднего двуххолмия летучих мышей на ультразвуковые стимулы с разной длительностью их фронтов // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1968б. Вып. 1. С. 167.
- Васильев А. Г.** Характеристика электрических ответов задних холмов четверохолмия гладконосовых и подковоносовых летучих мышей при изменении силы ультразвука // Механизмы нервной деятельности. Л., 1969а. С. 180—187.
- Васильев А. Г.** Характеристика вызванных потенциалов заднего двуххолмия летучих мышей при изменении направления действия раздражителя // Биол. науки. 1969б. № 11. С. 57—62.
- Васильев А. Г.** Характеристика электрических реакций кохлеарных ядер гладконосовых и подковоносовых летучих мышей на ультразвуковые стимулы с разной частотой заполнения // Нейрофизиология. 1971. Т. 3, № 4. С. 379—385.
- Васильев А. Г.** Некоторые особенности характеристик слуховой системы гладконосовых и подковоносовых летучих мышей (электрофизиологические данные) // Вопросы сравнительной физиологии анализаторов. Л., 1973. Вып. 3. С. 94—110.
- Васильев А. Г.** Характеристика реакций нейронов кохлеарных ядер подковоносовых летучих мышей на одиночные и парные ультразвуковые стимулы // Нейрофизиология. 1976. Т. 8, № 1. С. 30—38.
- Васильев А. Г.** Слуховая эхолокационная система летучих мышей. Л., 1983.
- Васильев А. Г., Матюшкин Д. П.** Вызванные потенциалы и разряды одиночных нейронов задних холмов летучей мыши при ультразвуковой стимуляции // Электрофизиология центр. нервн. системы. : Материалы V Всесоюз. конф. Ростов н/Д, 1966. С. 25.
- Васильев А. Г., Матюшкин Д. П.** К физиологической характеристике слуховой системы летучих мышей по реакциям на ультразвуковые стимулы // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1967. Т. 53, № 12. С. 1407.
- Васин В. В., Степанов Б. М.** Выходные сигналы радиотехнических устройств при оптимальной фильтрации. М.; Л., 1967.
- Гершуни Г. В.** Вызванные потенциалы и механизмы различения внешнего сигнала // ЖВНД. 1963. Т. 13. С. 282—290.

- Гершуни Г. В.** О механизмах слуха (в связи с исследованием временных и временно-частотных характеристик слуховой системы) // Механизмы слуха. Л., 1967. С. 3—32.
- Горева О. А., Калинин Т. Е.** О роли заднего двухолмия в анализе звуковых раздражений // ЖВНД. 1966. Т. 16. С. 1022—1028.
- Горлинский И. А.** О локализации ультразвуковых сигналов летучими мышами // VI науч. совещ. по эволюц. физиологии: Тез. докл. Л., 1972. С. 53.
- Горлинский И. А.** Исследование предельных возможностей слуха рукокрылых при локализации ультразвука в горизонтальной и вертикальной плоскостях // Материалы I Всесоюз. совещ. по рукокрылым. Л., 1974. С. 119—121.
- Горлинский И. А.** Особенности локализации ультразвука и роль птерилических отделов слухового анализатора у эхолоцирующих летучих мышей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975.
- Горлинский И. А.** Особенности локализации ультразвука большими подковоносцами в вертикальной плоскости // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1976. С. 79—87.
- Горлинский И. А.** Сравнительное исследование локализации адекватных ультразвуковых сигналов у гладконосых и подковоносных летучих мышей // VII науч. совещ. по эволюц. физиологии, посвящ. памяти акад. Л. А. Орбели: Тез. докл. Л., 1978. С. 71.
- Горлинский И. А.** Влияние одностороннего нарушения слухового восприятия на способность летучих мышей определять направление адекватных ультразвуковых сигналов // ЖВНД. 1985. Т. 35, вып. 1. С. 173—175.
- (Горлинский И. А. Константинов А. И.)** Gorlinsky I. A., Konstantinov A. I. Auditory localization of ultrasonic source by *Rhinolophus ferrumequinum* // Proc. the forth intern. bat. rec. conf. Kenya, 1978. P. 145—153.
- Горлинский И. А., Макаров А. К.** Характеристики направленности локационных систем летучих мышей // Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л., 1980. С. 73—91.
- Горлинский И. А., Табарина Г. Н.** Движение головы и ушных раковин в процессе эхолокации у подковоносных летучих мышей // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1985. № 3. С. 57—64.
- Гуткин Л. С.** Теория оптимальных методов радиоприемника при флуктуационных помехах. М., 1972.
- Жарская В. Д., Толченова Г. А.** Таламокортикальные слуховые проекции летучей мыши, выявленные пероксидазным методом // Цитология. 1979. Т. 21, № 7. С. 860—864.
- Зворыкин В. П.** Некоторые цитоархитектонические и количественные закономерности системы подкорковых образований слухового анализатора в сравнительном ряду млекопитающих : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1963.
- Зворыкин В. П.** Сравнительно-цитоархитектонические видоизменения промежуточного ядра латеральной петли у млекопитающих как крайнее проявление функциональной и морфологической перестройки слухового анализатора // Зрительный и слуховой анализаторы. М., 1969. С. 47—55.
- Исакович М. А.** Общая акустика. М., 1973.
- Калинина Т. Е.** О структурно-функциональной организации слуховой системы : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1971.
- Каменева С. П.** Сравнительная морфология слухового бугорка гладконосых летучих мышей // Науч. конф. молодых ученых, посвящ. 50-летию ВЛКСМ. М., 1968. С. 117—119.
- Каменева С. П.** О строении ядер кохлеарного комплекса рукокрылых // Материалы I Всесоюз. совещ. по рукокрылым. Л., 1974. С. 131—136.
- Каменева С. П.** Особенности строения первичных слуховых ядер рукокрылых // Рукокрылые. М., 1980. С. 40—54.
- Камп Л.** Подводная акустика. М., 1972.
- Козлова Н. А., Малашин В. И., Малашкин В. И. и др.** Исследование характеристик пространственной ориентации летучих мышей // Пространственная ориентация. М., 1970. С. 78—99.
- Кокшайский Н. В.** Очерк биологической аэро- и гидродинамики (полет и плавание животных). М., 1974.
- Константинов А. И.** Эхолокационные системы летучих мышей подотряда *Microchiroptera* : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1973а.

- Константинов А. И.** Основные показатели эхолокационных систем летучих мышей // IV Всесоюз. конф. по бионике: Тез. докл. М., 1973б. Т. 4. С. 45—50.
- Константинов А. И.** Этапы эволюции акустической локации у наземных позвоночных // Механизмы нервной деятельности. Л., 1977. С. 168—184.
- Константинов А. И.** Причины возникновения эхолокации у рукокрылых // Вопросы териологии: Рукокрылые. М., 1980. С. 271—276.
- Константинов А. И.** Эхолокация животных // Новое в жизни, науке и технике. Сер. Биология. М., 1982. № 1.
- Константинов А. И.** Эволюция сонарных систем у животных // Биологические анализаторы и поведение. Л., 1984. С. 54—61.
- (Константинов А. И., Бурикова Н. В.)** Konstantinov A. I., Burikova N. V. Organization of the auditory pathways in the bat *Myotis blythi* // *Myotis*. 1983—1984. N 21—22. P. 47—51.
- Константинов А. И., Вшивков Ф. Н., Дулицкий А. И.** Современное состояние фауны рукокрылых Крыма // Зоол. журн. 1976. Т. 4, вып. 6. С. 885—892.
- Константинов А. И., Жарская В. Д., Мовчан Е. В.** Структура связей слуховой коры и задних холмов и влияние выключения этих центров на эхолокационный анализ у летучих мышей // XIII съезд Всесоюз. физиол. о-ва: Тез. науч. сообщ. Л., 1979. С. 8.
- Константинов А. И., Макаров А. К.** Биоакустические характеристики эхолокационной системы европейской широкоушки (*Barbastella barbastella*) // Биофизика. 1981. Т. 26, вып. 6. С. 1090—1095.
- Константинов А. И., Макаров А. К., Мовчан В. Н.** Влияние полосовых шумов на эффективность эхолокационного обнаружения мишени летучими мышами // Акуст. журн. 1975. Т. 21, вып. 1. С. 54—60.
- (Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В.)** Konstantinov A. I., Makarow A. K., Sokolov B. V. Doppler-pulses sonar systems in Horseshoe bat // IV Intern. bat. res. conf. Nairobi, 1977. P. 155—163.
- Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В.** Принципы и основные характеристики доплеровской эхолокационной системы подковоно-
- сов // Вопросы териологии: Рукокрылые. М., 1980. С. 208—218.
- Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В., Липманов Е. Э.** Доплеровские эхолокационные системы животных // Проблемы нейрофизиологии: Нервная система. Л., 1978. Вып. 20. С. 46—58.
- Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В., Саноцкая Н. Н.** Физиологические механизмы использования эффекта Доплера в эхолокации подковоносовых летучих мышей // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1976. Т. 12, № 5. С. 466—472.
- Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В., Соколова Н. Н.** Биоакустические особенности и принципы функционирования эхолокационной системы подковоносовых летучих мышей // Реф. докл. VIII Всесоюз. акуст. конф. М., 1973. Т. 1. С. 136—138.
- Константинов А. И., Мовчан В. Н.** Эхолокационное распознавание летучими мышами различных по материалу и диаметру сфер // IX Всесоюз. акуст. конф. М., 1977. С. 53—55.
- Константинов А. И., Мовчан В. Н.** Звуки в жизни зверей. Л., 1985.
- Константинов А. И., Мовчан Е. В.** Роль слуховой области коры и заднего двуххолмия в регуляции эхолокационного процесса у летучей мыши *Rhinolophus ferrugineus* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1984. Т. 20, № 1. С. 70—78.
- (Константинов А. И., Мовчан Е. В.)** Konstantinov A. I., Movchan E. V. Changes in the process of echolocation as a result of inferior colliculus destruction in CF—FM BAT, *Rhinolophus ferrugineus* // *Myotis*. 1985—1986. N. 23—24. P. 181—187.
- Константинов А. И., Саноцкая Н. Н., Соколова Н. Н.** Частотно-пороговые характеристики слуховой системы у летучих мышей, измеренные методом условных рефлексов // ЖВНД. 1971. Т. 21. С. 535—541.
- Константинов А. И., Соколов Б. В.** Активная и пассивная локация при ловле насекомых летучими мышами // III конф. по экологии, физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск, 1967. С. 68.
- Константинов А. И., Соколов Б. В.** Характеристика ультразвуковых сигналов подковоносовых летучих мышей (*Rhinolophidae*) // Журн. эволюц.

- физиологии и биохимии. 1969. Т. 5, № 1. С. 90—97.
- Константинов А. И., Стосман И. М., Горлинский И. А.** Характеристики направленности приема и точность локализации ультразвука у эхолоцирующих летучих мышей // IV Всесоюз. конф. по бионике: Тез. докл. М., 1973. Т. 4. С. 51—56.
- Котеленко Л. М., Васильев А. Г.** Электрические реакции слуховой коры летучих мышей на ультразвуковые стимулы с разной частотой заполнения // Нейрофизиология. 1971. Т. 3, № 5. С. 526—532.
- Котельников В. А.** Теория потенциальной помехоустойчивости. М., 1956.
- Кочержевский Г. Н.** Антенно-фидерные устройства. М., 1968.
- Красильников В. А.** Звуковые и ультразвуковые волны. М., 1960.
- Кузякин А. П.** Летучие мыши. М., 1950.
- Куликов Г. А.** О возможности кортикальной регуляции сенсорного потока в слуховом анализаторе летучих мышей // Вопросы сравнительной физиологии анализаторов. Л., 1973. Вып. 3. С. 129—136.
- Лившиц М. С.** Корреляционная теория эхолокации летучих мышей // IV Всесоюз. конф. по бионике: Тез. докл. М., 1973. Т. 4. С. 57—59.
- Макаров А. К.** Акустические методы и аппаратура для исследования ультразвуковой эхолокации у животных // Вопросы сравнительной физиологии анализаторов. Л., 1973а. Вып. 3. С. 77—86.
- Макаров А. К.** Эффективность эхолокационного обнаружения мишени в присутствии шумов у летучих мышей // IV Всесоюз. конф. по бионике: Тез. докл. М., 1973б. Т. 4. С. 70—75.
- Макаров А. К.** Адаптационные характеристики локационных сигналов рукокрылых при работе в шумах // Материалы I Всесоюз. совещ. по рукокрылым. Л., 1974. С. 122—123.
- Макаров А. К.** Исследование помехоустойчивости эхолокационной системы летучих мышей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975.
- Макаров А. К.** Механизмы помехоустойчивости эхолокационной системы рукокрылых // Вопросы териологии: Рукокрылые. М., 1980. С. 201—208.
- Макаров А. К., Горлинский И. А.** Эхолокационное обнаружение и селекция целей у летучей мыши // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1983. Т. 19, № 2. С. 204—207.
- Макаров А. К., Соколов Б. В.** О роли интерференции в формировании направленности эхолокационного излучения летучих мышей семейства подковоносов // Тез. докл. 23-й науч.-техн. конф. ЛИАП. Л., 1970. С. 52—53.
- Макаров А. К., Соколов Б. В.** Компенсация доплеровских сдвигов эхолокационной системы подковоносовых летучих мышей при движении с ускорением // Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л., 1980. С. 65—72.
- Макаров А. К., Соколов Б. В., Липманова Е. Э.** Динамические свойства доплеровской эхолокационной системы подковоносовых летучих мышей // IX Всесоюз. акуст. конф.: Тез. докл. М., 1977. С. 49—52.
- Матюшкин Д. П., Васильев А. Г.** Биологические реакции на ультразвук и их маскировка белым шумом в слуховой системе летучей мыши *Myotis omygnathus* // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1968. Вып. 3, № 15. С. 94—101.
- Матюшкин Д. П., Стосман И. М.** К характеристике нейронных сетей слухового анализатора, участвующих в определении направления приходящего сигнала // Проблемы нейрокибернетики. Ростов н/Д, 1967. С. 92.
- Матюшкин Д. П., Стосман И. М.** Чувствительность заднехолмовых нейронов летучей мыши к ультразвуковым сигналам, приходящим с разных направлений (в пространственном угле 180°) // ДАН СССР. 1968. Т. 178, № 4. С. 973.
- Матюшкин Д. П., Стосман И. М.** К анализу нервного механизма, определяющего направление акустического сигнала у летучей мыши // Механизмы нервной деятельности. Л., 1969. С. 200—208.
- Меринг Т. А.** Особенности замыкания условнорефлекторной связи // Слуховой анализатор. М., 1967.
- Мовчан Е. В.** Влияние разрушения задних холмов четверохолмия на функционирование эхолокационной системы подковоносовых летучих мышей // Нейрофизиология. 1980. Т. 12, № 4. С. 383—389.
- Мовчан Е. В.** Роль слуховой области коры и высших стволовых центров

- в эхолокационном процессе летучих мышей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981.
- Мовчан Е. В.** Участие слуховых центров подковоносных летучих мышей в эхолокационном слезении за движущейся целью // *Нейрофизиология*. 1984. Т. 16, № 6. С. 737—745.
- Мовчан Е. В., Бурикова Н. В.** Влияние удаления слуховой коры на функционирование доплеровской эхолокационной системы подковоносных летучих мышей // *Нейрофизиология*. 1982. Т. 14, № 1. С. 43—50.
- Никитенко М. Ф.** Эволюция и мозг. Минск, 1969.
- Никитенко М. Ф.** Сравнительная морфология головного мозга млекопитающих в связи с их эволюцией и образом жизни : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1971.
- Панютин К. К.** Скорость полета как показатель относительного совершенства разных видов рукокрылых // *Материалы I Всесоюз. совещ. по рукокрылым*. Л., 1974. С. 32—35.
- Патлякевич Н. Д.** Локационные сигналы // *Вопросы териологии: Рукокрылые*. М. 1980. С. 213—270.
- Релей Д.** Теория звука. М., 1955. Т. 1, 2.
- Свидерский В. Л.** Полет насекомого. М., 1980.
- Симкин Г. Н.** Типы слуховых полостей млекопитающих в связи с особенностями их образа жизни // *Зоол. журн.* 1965. Т. 43, вып. 10. С. 1526—1542.
- Симкин Г. Н.** О некоторых принципах организации слуховой системы млекопитающих (звукоорганизующие и звукотрансформирующие системы) // *Вопросы бионики*. М., 1967. С. 391—397.
- Симкин Г. Н., Патлякевич Н. Д., Добрачев Ю. П.** К характеристике локационных систем летучих мышей семейства подковоносов // *Проблемы бионики*. М., 1973. С. 146—154.
- Соколов Б. В.** Эхолокационный пространственный анализ у подковоносных летучих мышей (Rhinolophidae) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972а.
- Соколов Б. В.** О взаимодействии слухового восприятия и эхолокации у летучих мышей семейства Rhinolophidae в процессе охоты за насекомыми // *Вестн. ЛГУ*. 1972б. Вып. 1. С. 96—104.
- Соколов Б. В.** Эхолокационные сигналы подковоносных летучих мышей и некоторые особенности их излучения // *Вопросы сравнительной физиологии анализаторов*. Л., 1973. Вып. 3. С. 44—57.
- Соколов Б. В.** Некоторые особенности эхолокации подковоносов (Rhinolophidae) в связи с характером их питания // *Материалы I Всесоюз. совещ. по рукокрылым*. Л., 1974. С. 115—119.
- Соколов Б. В.** Изменение частоты эхолокационного излучения и настроек слуха большого подковоноса // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*. 1984а. Т. 20, № 1. С. 61—69.
- Соколов Б. В.** О верхнетрахеальных капсулах больших подковоносов в связи с генерацией ультразвука // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*. 1984б. Т. 20, № 5. С. 552—554.
- Соколов Б. В., Липманова Е. Э.** Эхолокационный способ оценки скорости подковоносными летучими мышами // *Вестн. ЛГУ*. Сер. биол. 1977. № 15. С. 95—103.
- Соколов Б. В., Макаров А. К.** Направленность ультразвукового ориентационного излучения большого подковоноса и роль носовых выростов в ее формировании // *Науч. докл. высш. школы. Биол. науки*. 1971. № 7. С. 37—44.
- Соколов Б. В., Соколова Н. Н.** Особенности слухового восприятия подковоносных летучих мышей (Rhinolophus ferrumequinum) // *Тез. и реф. докл. VI науч. совещ. по эволюц. физиологии*. Л., 1972. С. 200.
- Соколов В. Е.** Систематика млекопитающих. М. 1973.
- Солнцева Г. Н.** Морфофункциональные особенности органа слуха наземных, полуводных и водных млекопитающих // *Зоол. журн.* 1975. Т. 44, вып. 10. С. 1529—1539.
- Стосман И. М.** Характеристика диаграмм направленности приема на различных уровнях слухового анализатора летучих мышей (слуховой нерв, кохлеарные ядра, задние холмы) // *Вопросы сравнительной физиологии анализаторов*. Л. 1973. Вып. 3. С. 118—129.
- Стосман И. М., Макаров А. К.** Особенности бинаурального взаимодействия слуховых образований ствола мозга летучих мышей при дихотической стимуляции // *Журн. эволюц.*

- биохимии и физиологии. 1983. Т. 19, № 2. С. 180—185.
- Стосман И. М., Этманова Н. А.** Электрические реакции слухового нерва и кохлеарных ядер летучих мышей при изменении угла предъявления раздражителя // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1971. Т. 57, № 4. С. 525—531.
- Стрелков П. П.** Большие (*Rh. ferrugineum*) и бухарские (*Rh. bocharicus*) подковоносы (*Chiroptera*) из пустыни Каракумы // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 6. С. 893—906.
- Суховская Л. И.** Нейронный состав и межнейрональные связи заднего двухолмия мозга летучей мыши // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1966. Т. 51, № 12. С. 33—38.
- Фаттаев М. Д.** Сравнительная карниология некоторых рукокрылых Азербайджана (цитотаксономический и эволюционный аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1978.
- Финкельштейн М. И.** Основы радиолокации. М., 1973.
- Фридман А.** Изображение формы тела с помощью звуколокационной или радиолокационной системы // Зарубежная радиоэлектроника. М., 1963. С. 8.
- Харкевич А. А.** Спектры и анализ. М., 1962.
- Харкевич А. А.** Борьба с помехами. М., 1963.
- Цвикер Э., Фельдкеллер Р.** Ухо как приемник информации. М., 1971.
- Шуляков В. С.** Колебательные свойства структур улитки внутреннего уха // Анализ сигналов на периферии слуховой системы. Л., 1981. С. 5—35.
- Allen G. M.** *Bats Mass. H.* Cambridge, 1939.
- Altes R. A., Titlebaum E. L.** Bat signals as optimally Doppler tolerant waveforms // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 48, N 4. P. 1014—1020.
- Anderson S., Jones K.** Recent mammals of the world. New York, 1967.
- Barclay R. M. R., Feuton M. B., Tuttle M. D., Ryan M.** Echolocation calls produced by *Trachops cizichosus* (*Chiroptera: Phyllostomatidae*) while hunting frogs // *Can. J. Zool.* 1981. Vol. 59. P. 750—753.
- Bell G. P.** Behavioral and ecological aspects of gliaming by desert insectivorous bat *Antrozous pallidus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1982. Vol. 10. P. 217—233.
- Brosset A.** *La Biologie des Chiropteres* Masson et Cic. Paris, 1966.
- Browner R. H., Webster D. B.** Projections of the trapezoid body and the superior olivary complex of the kangaroo rat (*dipodomys merriami*) // *Brain Behav. Evol.* 1975. Vol. 11. P. 322—354.
- Bruns V.** Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by CF-FM bat, *Rhinolophus ferrum-equinum* // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 106, N 1. P. 77—97.
- Bruns V.** Functional anatomy as an approach to frequency analysis in the mammalian cochlea // *J. Verh. Dt. Zool. Ges. Stuttgart*, 1979. Bd 72. S. 141—154.
- Bruns V.** Basilar membrane and its anchoring system in the cochlea of the greater horseshoe bat // *J. Anat. Embryol.* 1980. Vol. 161. P. 29—50.
- Bruns V., Goldbach M.** Hair cells and tectorial membrane in the cochlea of the greater horseshoe bat // *Anat. Embryol.* 1980. Vol. 161. P. 51—63.
- Bruns V., Schmieszek E.** Cochlear innervation in the greater hoorseshoe bat: Demonstration of an acoustic fovea // *Hearing Res.* 1980. Vol. 3. P. 27—43.
- Cajal S. R.** *Histologie de système nerveux de l'homme et des vertebres.* 1909. Vol. 1.
- Cherry E. C.** Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1953. Vol. 25. P. 975—979.
- Diamond I. T., Neff W. D.** Ablation of temporal cortex and discrimination of auditory patterns // *J. Neurophysiol.* 1975. Vol. 20. P. 300—315.
- Dijkgraaf S.** *Die Simieswelf der Fledermause* // *Experientia.* 1946. Bd 2. S. 438—448.
- Elias H.** *Zur Anatomie des Kehlnopfes der Microchiropteren* // *Morphol. Jahrb.* 1907. H. 37. S. 70—119.
- Fattu J., Suthers R. A.** Subglottic pressure and the control of phonation by the echolocating bat, *Eptesicus* // *J. Comp. Physiol.* 1981. Vol. 143, N 4. P. 465—475.
- Fernandez G., Karapas F.** The course and termination of striae of Monakov and Held in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1967. Vol. 131. P. 371—386.
- Fiedler J.** Prey catching without and with echolocation in Indian false

- vampire (*Megaderma lyra*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1979. Vol. 6. P. 155—160.
- Firbas W.** Über anatomische Anpassungen des Hörorgans an die Aufnahme hoher Frequenzen // Monatsschr. Ohrenheilk. Laryngol. Rhinol. 1972. Bd 106. S. 105—156.
- Fischer H., Vömel H. G.** Der Ultraschallapparat des Larynx von *Myotis myotis* // Gegenbaurs Jahrb. Morphol. Mikr. Anat. 1961. Abt. 1. Bd 102. S. 200—226.
- Fletcher H.** Auditory patterns // Res. Mod. Physiol. 1940. Vol. 12. P. 57—65.
- Fleischer G.** Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen // Säugetierk. Mitt. 1973. Bd 21, H. 2—3. S. 131—239.
- Flieger E., Schnitzler H.-U.** Ortungsleistungen der Fledermaus *Rhinolophus ferrum-equinum* bei ein und beidseitiger Ohrverstopfung // J. Comp. Physiol. 1973. Vol. 82, N 1. P. 93—102.
- Goldman L. J., Henson O. W.** Prey recognition and selection by the constant frequency bat, *Pteronotus p. parnellii* // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1977. Vol. 2, N 1. P. 411—419.
- Gould E.** Further studies on the feeding efficiency of bats // J. Mammalogy. 1959. Vol. 40, N 1. P. 149—150.
- Griffin D. R.** Listening in the dark. New Haven, 1958.
- Griffin D. R.** Comparative studies of the orientation sounds of bats // Symp. Zool. Soc. London, 1962. Vol. 7. P. 61—72.
- Griffin D. R.** The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera) // Anim. Behav. 1971. Vol. 19, N 1. P. 55—61.
- Griffin D. R., Grinnell A. D.** Ability of bats to discriminate echoes from louder noise // Science. 1958. Vol. 128, N 3316. P. 145—148.
- Criffin D. R., Simmons I. A.** Echolocation of insects by horseshoe bats // Nature. 1974. Vol. 250, N 5469. P. 731—732.
- Griffin D. R., McCue J. J. G., Grinnell A. D.** The resistance of bats to jamming // J. Exp. Zool. 1963. Vol. 152, N 3. P. 229—250.
- Griffin D. R., Dunning D. C., Cahlaner D. A., Webster F. A.** Correlated orientation sounds and ear movements of horseshoe bats // Nature. 1962. Vol. 196, N 1460. P. 1185—1186.
- Grinnell A. D.** The neurophysiology of audition in bats intensity and frequency parameters // J. Physiol. 1963. Vol. 167. P. 38—66.
- Grinnell A. D.** Mechanisms of overcoming interference in echolocating Animals // Anim. sonar syst. 1967. Vol. 1. P. 451—481.
- Grinnell A. D., Schnitzler H.-U.** Directional sensitivity of echolocation in the horseshoe bat, *Rhinolophus ferrum-equinum*. II. Behavioral directionality of hearing // J. Comp. Physiol. 1977. Vol. 116. P. 63—76.
- Hall J. G.** The cochlear and the cochlear nuclei in the bat // Acta oto-laringol. 1969. Vol. 67. P. 90—500.
- Harnishfleger G.** Brainstem units of echolocating bats' code binaural time differences in the microsecond range // Naturwissenschaften. 1980. Bd 67, H. 6. S. 314—316.
- Harris G. G.** Brownian motion in the cochlear patrition // JASA. 1968. N 1. P. 176—184.
- Hartridge H.** Acoustic control in the flight of bats // Nature. 1945. Vol. 156. P. 490—494.
- Henson O. W.** Some morphological and functional aspects of certain structures of the middle ear in bats and of insectivores // Sci. Bull. Univ. Kansas. 1961. Vol. 62, N 3. P. 151—255.
- Henson O. W.** The activity and function of the middle ear muscles in echolocating bats // J. Physiol. 1965. Vol. 180. P. 871—887.
- Henson O. W.** The ear and audition // Biology of Bats. New York; London, 1970. Vol. 2. P. 181—263.
- Henson O. W.** Comparative anatomy of the middle ear // Handbook of sensory physiology. 1974. Vol. 1, Chap. 3.
- Henson M. M.** The basilar membrane of the bat, *Pteronotus p. parnellii* // Amer. J. Anat., 1978. Vol. 153. P. 143—158.
- Hickling R.** Analysis of echoes from a solid elastic spheres in water // J. Acoust. Soc. Amer. 1962. Vol. 34. P. 1582—1588.
- Hirch I. J.** Influence of interaural phase on interaural summation and inhibition // J. Acoust. Soc. Amer. 1948. Vol. 20. P. 536—544.
- Hyrtle J.** Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere / Ed. F. Ehrlich. Prague, 1845.
- Ikeda Y., Yokote T.** Über einige, teils

- bischer noch unbekannte Eigentümlichkeiten in der Schnecke einer Art von Fledermaus (*Rhinolophus nippon* Temminck) // *Acta med. nagasak.* 1939. Vol. 1. P. 1—20.
- Iwata N.** Über das Labyrinth der Fledermaus mit besonderer Berücksichtigung des statistischen Apparatus // *Arch. J. Exp. Med.* Nagoya, 1924. Vol. 114. P. 41—173.
- Jepsen G. L.** Bat origins and evolution // *Biology of Bats.* New York; London, 1970. Vol. 1.
- Johnson Q. A., Henson O. W., Goldman L. R.** Detection of insect wing beats by the bat, *Pteronotus parnellii* // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 55. P. 853.
- Kay L.** Perception of distance in animal echolocation // *Nature.* 1961. Vol. 190, N 4773. P. 361—362.
- Kay L.** Air sonars with acoustical display of spatial information // *Anim. sonar syst.* New York; London, 1980. P. 679—816.
- Kelly J. B., Whitfield I. C.** Effect of auditory cortical lesions on discriminations of rising and falling frequency-modulated tones // *J. Neurophysiol.* 1971. Vol. 34. P. 802—816.
- Kleesattel C.** Die Ultraschallorientierung der Fledermäuse // *Naturwissenschaften.* 1952. Bd 39. S. 547.
- Kobler J. B., Wilson B. S., Henson O. W., Bichop A. L.** Echo intensity compensation by echolocating bats // *Hearing Res.* 1985. Vol. 20. P. 99—108.
- Konishi M.** Spatial localization of sound // *Recognition of complex acoustic signals.* Dahlem Konf. Berlin, 1976. P. 127—143.
- Koopman K. F.** A synopsis of the families of bats. // *Bat research news.* 1984. Vol. 25, N 3/4. P. 25—27.
- Lay D. M.** The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents // *J. Morphol.* 1972. Vol. 138. P. 41—120.
- Long G. R.** Masked auditory thresholds from the bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1977. Vol. 116. P. 247—255.
- Long G. R.** Further studies of masking in the Greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // *Anim. sonar syst.* New York; London, 1980. P. 929—932.
- Long G. R., Schnitzler H.-U.** Behavioral audiograms from the bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1975. Vol. 100. P. 211—219.
- Lütgemeier F.** Histologische Besonderheiten der Gehirne von Chiropteren Körpergrösse und verschiedener Orientierungsweise // *Ztschr. Morphol. und Okol. Tiere.* 1962. Bd 50. S. 687—725.
- Masteron R. B., Jane J. A., Diamond J. T.** Role of brainstem auditory structures in sound localization. II. Inferior colliculus and its brachium // *J. Neurophysiol.* 1968. Vol. 31, N 1. P. 96—108.
- Menne D.** Shorttime spectral analysis of the ultrasounds of flying insects // *Localization and Orientation in Biology and Engineering.* Berlin, 1984. P. 225—230.
- Möhres F. P.** Zur Funktion der Nasenaufsätze bei Fledermäusen // *Naturwissenschaften.* 1950. Bd 37, N 22. S. 526.
- Möhres F. P.** Über eine neue Art von Ultraschall-Orientierung bei Fledermäusen // *Verh. Dt. Zool. Ges.* 1951. S. 179—186.
- Möhres F. P.** Die Ultraschall-Orientierung des Fledermäuse // *Naturwissenschaften.* 1952. Bd 39, H 12. S. 273—279.
- Möhres F. P.** Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen (*Chiroptera-Rhinolophidae*) // *Ztschr. Vergl. Physiol.* 1953. Bd 34, N 6. S. 547—588.
- Möller J.** Response characteristics of inferior colliculus neurons of the awake CF-FM bat *Rhinolophus ferrumequinum*. II. Two tone stimulation // *J. Comp. Physiol. A.* 1978. Vol. 125. P. 227—236.
- Müller R.** Vergleichende Untersuchungen über die Groppenverhaltnisse des Ohrlabyrinthes einheimischer Säugetiere // *Morphol. Jahrb.* Leipzig, 1958. Bd 98. S. 498—523.
- Neubert K.** Zur Morphologischen Erfassung der Ausbrechgebiete im Innenohr. // *Verh. Anat. Ges.* 1952. S. 204—209.
- Neuweiler G.** Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der großen Hufeisennase *Rhinolophus ferrumequinum*, 1774 // *Ztschr. Vergl. Physiol.* 1970. Bd 67. S. 273—306.
- Neuweiler G.** Auditory processing of echoes: Peripheral processing // *Anim. sonar. syst.* New York; London, 1980. P. 519—548.

- Neuweiler G.** Foraging, echolocation and audition in bats // *Naturwissenschaften*. 1984. Bd 71. S. 446—455.
- Neuweiler G., Bruns V., Schuller G.** Ears adapted for the detection of motion or how echolocating bats have exploited the capacities of the mammalian auditory system // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 68. P. 741—753.
- Neuweiler G., Vater M.** Response patterns to pure tones of cochlear nucleus units in the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum* / *J. Comp. Physiol. A*. 1977. Vol. 115. P. 119—133.
- Neuweiler G., Schuller G., Schnitzler H.-U.** On- and off-responses in the inferior colliculus of the greater horseshoe bat to pure tones // *Ztschr. Vergl. Physiol.* 1971. Bd 74. S. 57—63.
- Novick A.** Orientation in paleotropical bats. I. Microchiroptera // *J. Exp. Zool.* 1958. Vol. 138. P. 81—154.
- Novick A., Griffin D.** Laryngeal mechanisms in the bat for the production of the orientation sounds // *J. Exp. Zool.* 1961. Vol. 148, N 2. P. 125—145.
- Ostwald J.** The functional organization of the auditory cortex in the CF-FM bat *Phinolophus ferrumequinum* // *Anim. sonar syst.* New York; London, 1980. P. 953—955.
- Ostwald J.** Tonotopical organization and pure tone response characteristics of single units in the auditory cortex of the Greater Horseshoe bat // *J. Comp. Physiol.* 1984. Vol. 155, N 6. P. 821—834.
- Papez J. W.** Evolution of medical geniculate body // *J. Comp. Neurol.* 1936. Vol. 34. P. 41—61.
- Poljak S.** The connections of the acoustic nerve // *J. Anat.* 1926a. Vol. 60. P. 465—469.
- Poljak S.** Untersuchungen am Oktavsystem der Säugetiere und an dem diesen koordinierte motorischen Apparaten des Hirnstammes // *Ztschr. Psychol. U. Neurol.* 1926b. Bd 32, N 4. S. 170—231.
- Pollak G. D.** Organizational and features of single neurons in the inferior colliculus of bats // *Anim. sonar syst.* New York; London, 1980. P. 549—587.
- Pollak G. D., Schuller G.** Tonotopic organization and encoding features of single units in inferior colliculus of horseshoe bat : Functional implications for prey identification // *J. Neurophysiol.* 1981. Vol. 45, N 2. P. 202—226.
- Pye A.** The auditory apparatus of the Heteromyidae (Rodentia, Sciuromorpha) // *J. Anat.* 1965. Vol. 99. P. 161—174.
- Pye A.** The structure of the cochlea in Chiroptera. I. Microchiroptera : Emballonuroidea and Rhinolophides // *J. Morphol.* 1966a. Vol. 118. P. 495—511.
- Pye A.** The structure of the cochlea in Chiroptera. II. The Megachiroptera and Vespertilionidea of the Microchiroptera // *J. Morphol.* 1966b. Vol. 119. P. 101—109.
- Pye A.** The structure of the cochlea in Chiroptera. III. Microchiroptera Phyllostomatoidea // *J. Morphol.* 1967. Vol. 121. P. 214—254.
- Pye A.** The structure of the cochlea in Chiroptera. A selection of Microchiroptera from Africa // *J. Zool.* 1970. Vol. 162. P. 335—343.
- Pye A.** The structure of the cochlea in Chiroptera from Africa // *Period. Biol.* 1973. Vol. 75. P. 83—87.
- Pye A.** The structure of the cochlea in some mammals // *J. Zool.* 1979. Vol. 187. P. 39—53.
- Pye J. D.** Perception of distance in animal echolocation // *Nature.* 1961a. Vol. 190, N 4773. P. 362—363.
- Pye J. D.** Echolocation by bats // *Engineering.* 1961b. Vol. 20, N 78. P. 101—111.
- Pye J. D.** Theories of sonar systems and their application to biological organisms (Discussion) // *Anim. sonar syst.* 1967. P. 1121—1136.
- Pye J. D.** Bats and fog // *Nature.* 1971. Vol. 229. P. 572—574.
- Pye J. D.** Bimodal distribution of constant frequencies in some Hipposiderid bat (Mammalia: Hipposideridae) // *J. Zool.* 1972. Vol. 166. P. 323—335.
- Pye J. D., Roberts L. H.** Ear movements in a Hipposiderid bat // *Nature.* 1970. Vol. 225. P. 285—286.
- Pye J. D., Flinn M., Pye A.** Correlated orientation sounds and ear movements of Horseshoe bats // *Nature.* 1962. Vol. 196, N 4850. P. 1186—1188.
- Robin H.** Recherches anatomiques sur les mamifères de l'ordre des chirop- tères // *Ann. Sci. Nat.* 1881. Vol. 12. S. 110.
- Roeder K. D.** Echoes of ultrasonic pulses from flying moths // *Biol.*

- Bull. 1963. Vol. 124. P. 200—210.
- Rübsamen R., Schuller G.** Laryngeal nerve activity during pulse emission in the CF-FM-bat *Rhinolophus ferrumequinum* (II the recurrent laryngeal nerve) // J. Comp. Physiol. 1981. Vol. 143, N 3. P. 323—327.
- Schlegel P.** Directional coding by binaural brainstem units of the CF-FM bat *Rhinolophus ferrumequinum* // J. Comp. Physiol. 1977a. Vol. 118, N 3. P. 327—352.
- Schlegel P.** Calibrated earphones for the echolocation bat *Rhinolophus ferrumequinum* // J. Comp. Physiol. 1977b. Vol. 118, N 3. P. 353—356.
- Schneider H., Möhres F. P.** Die Ohrbewegungen der Hufeisen Fledermäuse (Chiroptera, Rhinolophidae) und der Mechanismus des Bildhörens // Ztschr. Vergl. Physiol. 1960. Bd 44. S. 1—40.
- Schnitzler H.-U.** Discrimination of thin wires by flying horseshoe bat (*Rhinolophidae*) // Anim. sonar syst. 1967. Vol. 1. P. 69—87.
- Schnitzler H.-U.** Kompensation von Dopplereffekten bei Hufeisen Fledermäusen // Naturwissenschaften. 1967b. Bd 54. S. 523.
- Schnitzler H.-U.** Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (Chiroptera-Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen // Ztschr. Vergl. Physiol. 1968. Bd 57. S. 375—408.
- Schnitzler H.-U.** Comparison of echolocation behavior in *Rhinolophus ferrumequinum* and *Chilonycteris rubiginosa* // Bijdz. Dierk. 1970. Bd 40. S. 77—80.
- Schnitzler H.-U.** Die Echoortung der Fledermäuse und ihre morphologischen Grundlagen // Fortsch. Zool. 1973a. Bd 21, H. 2/3. S. 136—189.
- Schnitzler H.-U.** Control of Doppler shift compensation in the Greater Horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // J. Comp. Physiol. 1973b. Vol. 82. S. 79—92.
- Schnitzler H.-U.** Die Detection von Bewegungen durch echoortung bei Fledermäusen // Verh. Dt. Zool. 1978. S. 16—33.
- Schnitzler H.-U., Flieger E.** Detection of oscillating target movements by echolocation in the Greater Horseshoe bat // J. Comp. Physiol. 1983. Vol. 153. P. 385—391.
- Schnitzler H.-U., Grinnell A. D.** Directional sensitivity of echolocation in the Horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. I. Directionality of sound emission // J. Comp. Physiol. A. 1977. Vol. 116. P. 51—61.
- Schnitzler H.-U., Henson O. W.** Performance of airborne animal sonar systems. I. Microchiroptera // Anim. sonar syst. New York; London. 1980. P. 109—181.
- Schnitzler H.-U., Ostwald J.** Adaptation for the detection of fluttering insects by echolocating in Horseshoe bat // Adv. in vertebrate neuroethology. New York, 1982. P. 801—827.
- Schnitzler H.-U., Menne D., Kober R., Hedlich K.** The acoustical image of fluttering insects in echolocating bats // Neuroethol. and Behav. 1983. P. 235—250.
- Schnitzler H.-U., Schuller G., Neuweiler.** Antworten des Colliculus inferior der Fledermaus *Rhinolophus euryale* auf tonale Reizung // Naturwissenschaften. 1971. Bd 58, N 12. S. 627.
- Schnitzler H.-U., Suga N., Simmons G. A.** Peripheral auditory tuning for fine frequency by the CF-FM-bat *Rhinolophus ferrumequinum*. III. Cochlear microphonic and auditory nerve responses // J. Comp. Physiol. 1976. Vol. 106. P. 99—110.
- Schuller G.** Echoortung bei *Rhinolophus ferrumequinum* mit frequenzmodulierten Lauten // J. Comp. Physiol. 1972. Vol. 77. P. 306—331.
- Schuller G.** The role of overlap of echo with outgoing echolocation sound in the bat // Naturwissenschaften. 1974. Bd 61, N 4. S. 171—172.
- Schuller G.** Coding of small sinusoidal frequency and amplitude modulations in the inferior colliculus of CF-FM-bat *Rhinolophus ferrumequinum* // Exp. Brain Res. 1979a. Vol. 34, N 1. P. 117—132.
- Schuller G.** Vocalization influences auditory processing in collicular neurons of the CF-FM-bat *Rhinolophus ferrumequinum* // J. Comp. Physiol. A. 1979b. Vol. 132. P. 39—46.
- Schuller G.** Natural ultrasonic echoes from wing beating insects are encoded by collicular neurons in the CF-FM-bat *Rhinolophus ferrumequinum* // J. Comp. Physiol. A. 1984. Vol. 155. P. 121—128.
- Schuller G., Neuweiler J., Schnitzler H.-U.** Collicular responses to the frequency-modulated final part of

- echolocation sounds in *Rhinolophus ferrumequinum* // *Ztschr. Vergl. Physiol.* 1971. Bd 74, N 2. S. 153—155.
- Schuller G., Pollak G.** Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of Doppler-compensating greater horseshoe bats: evidence for an acoustic fovea // *J. Comp. Physiol.* 1979. Vol. 132, N 1. P. 47—54.
- Schuller G., Rüksamen R.** Laryngeal nerve activity during pulse emission in the CF-FM-bat *Rhinolophus ferrumequinum*. I. Superior laryngeal nerve (External motor branch) // *J. Comp. Physiol.* 1981. Vol. 143, N 3. P. 317—321.
- Schuller G., Suga N.** Laryngeal mechanisms for the emission of CF-FM sounds in the Doppler-Schiff Compensating bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 107. P. 253—262.
- Schuller G., Beuter K., Rüksamen R.** Dynamic properties for compensation of Doppler-shifts in the bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1975. Vol. 97. P. 113—125.
- Schuller G., Beuter K., Schnitzler H.** Response to frequency shifted artificial echoes in the bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1974. Vol. 89, N 3. P. 275—286.
- Schweizer H.** The connections of the inferior colliculus and the organization of the brainstem auditory system in the Greater Horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) // *J. Comp. Neurol.* 1981. Vol. 201, N 1. P. 25—49.
- Schweizer H., Radtke S.** The auditory pathway of the greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *Anim. sonar syst.* New York; London, 1980. P. 987—989.
- Simmons J. A.** Narrow band cw-fm echolocation in bats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 50. P. 148.
- Simmons J. A.** The resolution of target range by echolocating bats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54, N 1. P. 157—173.
- Simmons J. A.** Response of the Doppler echolocation system in the bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 56, N 2. P. 672—682.
- Simmons J. A.** Localization and identification of acoustic signals with reference to echolocation // *Recognition of Complex Acoustic Signals.* Berlin, 1976. P. 239—277.
- Simmons J. A., Fenton H. B., O'Farrell M. J.** Echolocation and the pursuit of prey by bats // *Science.* 1979. Vol. 203. P. 16—21.
- Simpson G. G.** The principles of classification and classification of mammals // *Bull. Amer. Mus. Nat.* 1945. Vol. 85. P. 1—350.
- Sotovalta O.** The flight tone (wing stroke frequency) of insects // *Acta entomol. fenn.* 1974. P. 5—117.
- Staněk V. G.** K Topografické a srovnávací Anatomii sluchového Orgánu Nasich Chiroptar // *Nákladem České Akad. Ved. a umění.* Prague, 1933.
- Suga N.** Functional properties of auditory neurons in the cortex of echolocating bats // *J. Physiol.* 1965. Vol. 181, N 4. P. 671—700.
- Suga N., Jen P. H. S.** Further studies of the peripheral auditory system of the CF-FM-bat specialized for time frequency analysis of Doppler shifted echoes // *J. Exp. Biol.* 1977. Vol. 89. P. 207—232.
- Suga N., O'Neill W.** Auditory processing of echoes: Representation of acoustic information from the environment in the bat cerebral cortex // *Anim. sonar syst.* New York; London, 1980. P. 589—611.
- Suga N., Neuweiler G., Möller J.** Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM-bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. IV. Properties of peripheral auditory neurons // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 106. P. 111—125.
- Suga N., Schlegel P.** Coding and processing in the auditory system of Full-signal-producing bats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54. P. 793—797.
- Suga N., Schlegel P., Shimozawa T., Simmons J. A.** Orientation sounds evoked from echolocating bats by electrical stimulation of the brain // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54. P. 793—797.
- Suga N., Simmons J. A., Jen R. H. S.** Peripheral specialization for time-analysis of Doppler-shifted echoes in the auditory system of the CF-FM bat *Pteronotus parnellii*. Properties of peripheral auditory neurons // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1975. Vol. 57. Suppl. N 2. P. 42.
- Suthers R. A.** Acoustic orientation by

- fish catching bats // *J. Exp. Zool.* 1965. Vol. 158, N 3. P. 319—348.
- Suthers R. A., Fattu J. M.** Mechanism of sound production by echolocating bats // *Acta zool.* 1973. Vol. 13. P. 1215—1226.
- Suthers R. A., Thomas S. P., Suthers B. J.** Respiration, wingbeat and ultrasonic pulse emission in echolocating bat // *J. Exp. Biol.* 1972. Vol. 56. P. 37—48.
- Thompson R. F.** Role of cortical association fields in auditory frequency discrimination // *J. Comp. Physiol.* 1954. Vol. 57. P. 335—339.
- Traité de zoologie, anatomie, systématique biologie /** Ed. P. P. Grasse. T. 17. Mammifères, second. fasc. Paris, 1955.
- Trappe M.** Verhalten und Echoortung der Grossen Hufeisennase beim Insektentag: Dissertation. Univ. Tübingen. FRD. 1982.
- Trappe M., Schitzler H.-U.** Doppler shift compensation in insectcatching horseshoe bats // *Naturwissenschaften.* 1982. Vol. 69. P. 193—194.
- Turkewitsch B. G.** Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Knöcherne Labyrinth der Säugetiere (Ampullae) // *Anat. Anz.* 1933a. Bd 76. S. 206—214.
- Turkewitsch B. G.** Zur Anatomie des Gehörorgans der Säugetiere (Canales Semicirculares) // *Anat. Anz.* 1933b. Bd 76. S. 369—408.
- Turkewitsch B. G.** Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cochlea der Säugetiere (Aquaeductus cochleae et Fenestra cochleae) // *Anat. Anz.* 1935. Bd 78. S. 155—166.
- Turkewitsch B. G.** Charakteristische Eigentümlichkeiten der anatomischen Struktur des Knochernen inneren Ohres bei den Vertretern der Familie Rhinolophidae // *Zool. Jahrb.* 1937. Bd 63. S. 471—482.
- Vater M.** Coding of sinusoidally frequency-modulated signals by single cochlear nuclear neurons of *Rhinolophus ferrumequinum* // *Anim. sonar syst.* New York; London, 1980. P. 999.
- Vogler B., Neuweiler G.** Echolocation in the noctule (*Nyctalus noctula*) and horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol. A.* 1983. Vol. 152, N 3. P. 421—432.
- Wallin L.** The Japanese bat fauna // *Zool. Bidr. Uppsala,* 1969. Vol. 37. P. 408—413.
- Warr W. B.** Fiber degeneration following lesions in the posteroventral cochlear nucleus of the cat // *Exp. Neurol.* 1969. Vol. 23. P. 140—155.
- Weber M.** De Säugetiere Gustav Fischer. 2. Jena, 1928.
- Webster D. B., Webster M.** Auditory systems of Heteromyidae cochlear diversity // *J. Morphol.* 1977. Vol. 152. N 2. P. 153—169.
- Wever E. G., Vernon J. A.** Hearing in the bat, *Myotis lucifugus* as shown by the cochlear potentials // *J. Aud. Res.* 1961. Vol. 2, N 2. P. 158—175.
- Wilson J. P.** Towards a model for cochlear frequency analysis // *Psychophysics and physiol. Hearing.* London, 1977. P. 115—124.
- Zimmerman R. W.** Wie werden die Härchen der Hörzellen erregt? // *Schwiz. Med. Wochenschr.* 1926. Bd 56. S. 566—569.

Введение	3
Глава 1. Подковоносые летучие мыши	7
1.1. Систематическое положение, распространение и экология подковоносов	7
1.2. История изучения эхолокации подковоносов	11
Глава 2. Звукоизлучающая система подковоносов	15
2.1. Локационные сигналы	15
2.2. Механизмы генерации сигналов	21
2.3. Направленность излучения и ее формирование	29
Глава 3. Компенсация доплеровских сдвигов в эхосигнале у подковоносов	36
3.1. Характер компенсации в естественных и искусственных условиях	38
3.2. Основные характеристики доплеровской компенсационной системы	44
Глава 4. Основные характеристики слуховой системы	52
4.1. Частотная настройка порога слышимости	53
4.2. Электрофизиологические характеристики слуховой системы при анализе эхосигналов	57
4.3. Специфические механизмы обработки эхосигналов	62
4.4. Зависимость чувствительности слуховой системы от длительности сигнала	67
Глава 5. Структурно-функциональная организация звукоприемной (слуховой) системы подковоносов	69
5.1. Наружное ухо	69
5.2. Среднее ухо	75
5.3. Внутреннее ухо	79
5.4. Строение путей и центров слуховой системы	86
Глава 6. Регуляция эхолокационной системы на уровне высших слуховых центров	97
6.1. Влияние разрушения мозговых центров на предельную дальность обнаружения цели	97
6.2. Влияние выключения слуховых центров на функционирование излучающей системы	101
6.3. Участие слуховых центров в регуляции эхолокационной системы в условиях, моделирующих курсирующий полет	103

6.3.1. Влияние выключения слуховой области коры	105
6.3.2. Влияние разрушения заднего двухолмия	114
6.4. Участие слуховых центров в эхолокационном обнаружении и слежении за перемещающимися объектами	116
6.4.1. Влияние удаления слуховой области коры	117
6.4.2. Влияние разрушения заднего двухолмия	121
Глава 7. Пеленгация целей подковоносами	124
7.1. Характеристики предельных возможностей пеленгации источ- ника адекватных ультразвуковых сигналов	124
7.2. Значение бинаурального взаимодействия в определении на- правления прихода эхосигналов	130
7.3. Физические предпосылки бинауральной пеленгации у подково- носов	133
7.4. Роль движений ушных раковин в локализации источника отраженных сигналов	136
7.5. Электрофизиологические корреляты пространственного слуха подковоносов	148
Глава 8. Помехоустойчивость эхолокационной системы подковоносов	159
8.1. Виды акустических помех, воздействующих на эхолокацию подковоносов	159
8.2. Оценка помехоустойчивости эхолокатора	162
8.3. Механизмы помехоустойчивости эхолокационной системы под- ковоносов	171
Глава 9. Адаптивные особенности эхолокационной системы подково- носов при ловле насекомых	173
9.1. Особенности пищевого поведения	174
9.2. Эхолокационный процесс при охоте за насекомыми	176
9.3. Эхосигналы от летящего насекомого	183
9.4. Характеристики слуховой системы при анализе амплитудной и частотной модуляции сигналов	190
9.4.1. Амплитудная модуляция	190
9.4.2. Частотная модуляция	196
9.5. Восприятие амплитудной и частотной модуляций эхосигналов от насекомых	201
Заключение	204
Литература	208

Научное издание

**Алексей Иванович Константинов,
Алексей Константинович Макаров,
Елена Всеволодовна Мовчан,
Борис Васильевич Соколов,
Игорь Алексеевич Горлинский**

**ЭХОЛОКАЦИОННАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА
ПОДКОВОНОСОВ**

*Утверждено к печати
Отделением физиологии Академии наук СССР*

Редактор издательства **Н. В. Натарова**

Художник **Г. В. Смирнов**

Технический редактор **Н. Ф. Соколова**

Корректоры **Т. М. Гейдур** и **А. З. Лакомская**

ИБ № 21482

Сдано в набор 24.11.87. Подписано к печати 31.05.88.
М-38160. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура литературная. Печать офсетная. Фотонабор.
Усл. печ. л. 14. Усл. кр.-от. 14.12. Уч.-изд. л. 15.96.
Тираж 650. Тип. зак. 2237. Цена 2 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография
издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 лин., 12