

**АКАДЕМИЯ НАУК СССР**  
**Серия «От молекул до организма»**

**И. А. ВАРТАНЯН**

# **ЗВУК — СЛУХ — МОЗГ**



**ЛЕНИНГРАД**  
**«НАУКА»**

**Ленинградское отделение**  
**1981**

**Звук—слух—мозг.** Вартанян И. А. Л.: Наука, 1981. — 176 с. (Серия «От молекул до организма»).

Книга посвящена проблемам, связанным с изучением системы акустической коммуникации в мире животных и в человеческом обществе. В ней рассказывается о звуковой среде, окружающей современного человека и животных, о физиологических основах сложных процессов восприятия звуковых сигналов. В доступной для широкого круга читателей форме рассматриваются вопросы деятельности мозга, слуховой памяти и обучения, лежащие в основе восприятия целостной картины звукового мира. Выделяются задачи, которые возникают в результате увеличения шумов, порождаемых все расширяющейся индустриализацией и автоматизацией процессов трудовой деятельности человека.

Ответственный редактор

член-корреспондент АН СССР А. И. Карамян

В  $\frac{50300-000}{054(02)-81}$  19-81 НПЛ 2007020000

© Издательство «Наука», 1981 г.

Слух человека и животных изучается специалистами различных областей знания. Физики исследуют способы получения и распространения звуковых волн в различных средах. Биофизики и биохимики выясняют механоэлектрические и электрохимические процессы, лежащие в основе преобразования акустической внешней энергии в физиологические процессы — возникновение и передачу нервного импульса. Биоакустики заняты изучением физических параметров сигналов, продуцируемых животными, звуков речи человека, а также механизмов звукообразования в вокальных трактах биологических объектов. Морфологи и анатомы исследуют тонкое строение рецепторных структур и нервных путей, по которым сведения о первичных процессах, вызванных действием звука, передаются в мозговые центры. Физиологи и психологи имеют дело с различными характеристиками слуха животных и человека: чувствительностью, диапазоном слышимых частот, оценкой сложных звуков, закономерностями восприятия речи. Этологи выясняют, при каких формах поведения продуцируются те или иные биоакустические сигналы и какую функциональную нагрузку эти сигналы несут. Наконец, в сферу интересов представителей медицинской науки входит изучение заболеваний периферических и центральных слуховых структур и нарушений восприятия звуков при различных формах патологии.

Из этого далеко не полного перечисления специалистов, участвующих в исследовании слуховых функций человека и животных, можно представить себе, какое множество различных подходов, специальных методов, терминов, приемов анализа и обработки материала используется для описания только одной воспринимающей системы. А ведь таких систем пять! Зрение и слух дают представление о тех свойствах внешнего мира, которые располага-

ются на расстоянии от нас. Воспринимающие структуры этих систем рассматриваются обычно как дистантные по отношению к раздражителям, их возбуждающим. Осознание, обоняние, вкусовое восприятие осуществляются контактными органами чувств. Они устанавливают границу между внешним раздражителем и внутренним ощущением благодаря процессам, разыгрывающимся на воспринимающей поверхности при непосредственном контакте с раздражителями. Широкий спектр ощущений, вызываемых внешними раздражителями, как дистантными, так и контактными, и создает картину внешнего мира. Эта картина, дополненная множеством «темных ощущений» (термин И. М. Сеченова) и субъективных переживаний, составляющих «шестое чувство», и является адекватным отражением окружающей нас реальности.

Особую остроту приобретает проблема адекватности отражения свойств предметов и явлений окружающей среды в ощущениях, понятиях, представлениях и в теориях на основе данных, полученных методами физики, химии, геометрии и других точных наук. В какой же мере объективным свойствам предметов и явлений соответствуют те свойства, которые выявляются при восприятии? Научно обоснованный ответ на этот вопрос может быть получен только в результате изучения весьма сложных отношений между объективными данными и субъективным описанием предметов и явлений окружающей среды.

Попытки количественного определения соотношения между физическими параметрами стимула и вызываемым им ощущением относятся к 1846 г. Немецкий ученый Э. Вебер занимался проблемой выявления наименьшего прироста интенсивности раздражителя, который могут отметить органы чувств человека. Он выяснил, что величина прироста интенсивности, вызывающая разницу в ощущении между двумя стимулами, находится в постоянном отношении к исходной интенсивности. Несколько позже, в 1860 г., немецкий ученый Г. Фехнер, которого считают отцом специальной области сенсорной физиологии — психофизики, дал этому феномену Вебера математическое выражение. Он пришел к выводу о том, что ощущение пропорционально логарифму раздражения. Закон Вебера—Фехнера длительное время был отправным пунктом психофизических исследований, задачей которых было установление математических отношений между параметрами

стимула и величиной ощущения. Постепенно накапливались данные, не подтверждавшие закона Вебера—Фехнера. И почти через 100 лет после обоснования логарифмической зависимости американский ученый С. Стивенс (1936, 1955 гг.) предложил закон степенной функции. Согласно этому закону, ощущение пропорционально показателю степени стимула. Масса фактов подтверждает закон степенной функции Стивенса.

Есть, однако, и другие зависимости между физическими параметрами стимула и вызываемыми ими физиологическими или психологическими реакциями. Это и давно обнаруженная логарифмическая зависимость, это и более «молодые» линейные и S-образные отношения. Последние особенно характерны для соотношения между стимулом и величиной реакции чувствительного нервного волокна. Проблема связи показателей физиологической активности, регистрируемой даже самыми современными приборами, и ощущениями определенной сенсорной модальности все еще остается центральной в психофизиологии воспринимающих систем. Хорошее соответствие, корреляция показателей функции, полученные разными объективными методами, с закономерностями восприятия — это лишь косвенный, хотя и обнадеживающий показатель связи процессов разного уровня — физиологических и психологических. Отсутствие соответствия между единым психологическим процессом и отдельными физиологическими показателями не достаточно для заключения об отсутствии их взаимосвязи и взаимообусловленности. В любом случае ответ один: необходим поиск материальных основ восприятия. «Познание, — указывал В. И. Ленин, — есть отражение человеком природы. Но это не простое, не непосредственное, не цельное отражение, а процесс ряда абстракций, формирования, образования понятий, законов...».<sup>1</sup>

Во всяком процессе отражения передача воздействия от отражаемого к отражающему (воспринимающему) объекту происходит в форме сигнала. Передача этого сигнала осуществляется в определенной среде. Следовательно, рассмотрение процесса отражения должно включать в себя в первую очередь анализ взаимодействия трех компонентов: отражаемого, отражающего (воспринимающего) и

---

<sup>1</sup> Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 29, с. 163—164.

среды. Именно поэтому наиболее перспективным подходом к оценке функции слуховой системы оказывается тот, в котором учитываются свойства и взаимодействие всех трех компонентов слухового восприятия. Это, во-первых, звук как физическое явление и начальный элемент линии акустической связи. Это, во-вторых, среда, в которой распространяется данный звук, в свою очередь состоящая из

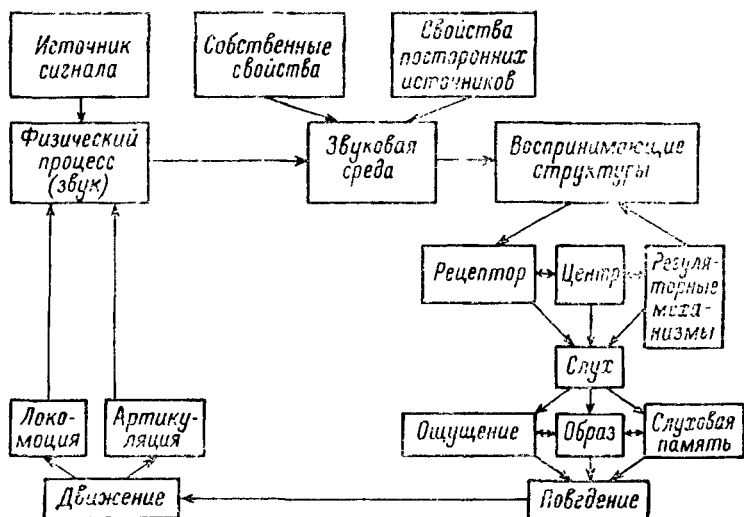


Рис. 1. Основные компоненты системы акустической коммуникации.

множества звуков различного происхождения. И, наконец, третий компонент — слух, являющийся результатом совместной деятельности слуховой воспринимающей и мозговой анализирующей и интегрирующей систем. Слух, как конечное звено линии акустической связи, равно как и обусловленное им специфическое поведение и, в частности, звукопродукция (голос), управляется и координируется многими сложными механизмами мозга. Без учета последних не может рассматриваться понятие о слуховом восприятии (рис. 1).

Звук, попадая в наружное ухо, обуславливает колебания барабанной перепонки. Это механическое движение представляет собой начало целой системы физиологических преобразований, конечным результатом которых оказывается процесс восприятия звука, лежащий в основе

формирования соотносимого с источником звука осмысленного образа.

Согласно теории отражения, полнота отражения предметов и явлений окружающего мира predetermined свойствами и особенностями отражающих (воспринимающих) систем. Очевидно, что каким бы множеством свойств не обладал отражаемый объект, его внутреннее разнообразие не будет представлено в системе, способной воспринимать только одно или несколько его свойств. Из этого следует вывод, что для более адекватного отражения необходима высокоорганизованная сложная система, состоящая из множества элементов, способных воспринимать различные свойства воздействия.

Эволюционный, сравнительно-физиологический подход к изучению слуховой системы выявляет те преобразования в структуре и функции слуховой системы, которые могут рассматриваться как совершенствование этого специфического отражательного аппарата. Активный характер отражения, обусловленный структурными и функциональными особенностями развития мозга в процессе онто- и филогенеза, предполагает эволюцию форм биологического восприятия от жестких, наследственно закрепленных программ к расширению возможностей познания предметов и явлений окружающего мира на основе индивидуального обучения и использования социального опыта.

Реализация наследственно обусловленных особенностей деятельности органов чувств в соответствии с доминирующими потребностями убедительно показывает семантические, прагматические аспекты отражения, его сигнальный характер. Это значит, что только важные для организма сигналы могут стать основой целесообразного поведения животных, обеспечивающего выживание вида и являющегося, таким образом, одним из первостепенных факторов биологической эволюции. Можно без преувеличения сказать, что язык звуков, представляющий собой результат действий и состояний животного, едва ли не самое древнее средство сигнальной деятельности и одна из основных форм символически выразительных функций разных представителей животного мира.

Сигналы, поступающие в мозг от периферического слухового прибора после механических и электрохимических трансформаций, не могут сами по себе привести к пониманию смысла сообщения. Устная речь, например, воспри-

нимается не как нагромождение разных звуков лишь в том случае, если данный язык знаком слушателю. Следовательно, возможность понимания смысла сообщения возникает только тогда, когда мозг сравнивает воспринятый сигнал с прошлым опытом, унаследованным или приобретенным в процессе обучения. Восприятие текущих раздражителей базируется на следах прошлых восприятий, уже воплощенных в нервных моделях сигнала, и является основой прогнозирования будущих восприятий и действий.

Руководствуясь понятием о важнейшем сигнальном характере биологического отражения, можно подойти к изучению эволюции интегративной деятельности мозга и сложных форм поведения человека и животных. Принципиальной основой такого подхода является то, что в качестве базы сложных форм поведения выступает изменение наследственно обусловленных моделей, которое осуществляется благодаря индивидуальному и социальному опыту, зафиксированному в памяти субъекта.

Важнейшая тенденция эволюции биологических отражающих (воспринимающих) систем состоит, таким образом, не только в развитии способности обнаруживать и дифференцировать различные свойства внешних раздражителей, осуществлять адекватную оценку действующего сигнала. В процессе эволюции развивается и способность соотнесения элементов прошлого и настоящего состояния центральной нервной системы, что ведет к совершенствованию нервной модели воспринимаемого явления и к выработке будущего действия, соответствующего внешнему воздействию.

Речевой и музыкальный опыт приобретает человек на протяжении всей жизни — это многократно услышанная, повторенная и закрепленная в памяти последовательность звуков. Благодаря использованию накопленных в памяти моделей человек конструирует речь. Применяя заученные музыкальные фразы, он может петь «про себя» и даже «воссоздавать» те известные ему части музыкального произведения, которые по каким-либо отвлекающим обстоятельствам не были услышаны в определенном музыкальном контексте. Известно, что концентрация внимания способствует усвоению и воспроизведению любого звукового материала. Чем важнее для человека то, что он слушает, тем эффективнее он выделяет необходимый ему сигнал на фоне шума. Иногда даже смысл зву-



кового сообщения в значительной мере предопределяется тем, что человек хочет или предполагает услышать. Интерпретация услышанного речевого и, в особенности, музыкального материала нередко зависит от настроения слушателя. Таким образом, несмотря на то что человек легко ориентируется в окружающем звуковом мире, в основе этой ориентации лежат чрезвычайно сложные психические процессы, порождающие «субъективный образ объективного мира».<sup>2</sup> Этот образ постоянно развивается, обогащается и совершенствуется в процессе приобретения сенсорного опыта, что в свою очередь приводит к абстрагированию образа от материального носителя информации (предмета или явления), обуславливает его использование в понятиях, представлениях, теориях и т. д.

Мозг человека состоит более чем из  $2 \cdot 10^9$  нервных клеток — нейронов, объединяемых огромным числом связей. Для понимания специфической, уникальной функции электрических сигналов, которые передают в мозг информацию от соответствующих органов чувств, следует остановиться на ряде моментов, составляющих центральную проблему нейрофизиологических основ восприятия. Требуется, в частности, проследить пути распространения электрических сигналов в различных структурах мозга, оценить те изменения, которые эти сигналы претерпевают на своем пути, выяснить, какими изменениями в сенсорной или двигательной функции организма они при этом сопровождаются. Следует подчеркнуть, что при решении перечисленных задач исследователи постоянно сталкиваются со множеством весьма трудных методологических и методических вопросов. В то же время мы имеем основания надеяться, что совместными усилиями ученых, представляющих различные области знания, секреты механизмов процессов слухового восприятия будут открыты. Поручкой тому служат характерные для последних десятилетий успехи в разработке многих фундаментальных проблем нейрофизиологии человека и физиологии сенсорных систем. Существенная роль слуха в общественной жизни человека и важное значение этой функции в поведении животных обуславливают все расширяющийся за последние десятилетия поток научных изысканий в этой узкой области физиологии органов чувств.

---

<sup>2</sup> Леин В. И. Полн. собр. соч., т. 18, с. 120.

«По своей сущности физическая акустика не что иное, как часть учения о движениях упругих тел».

*Г. Гельмгольц (1875, с. 4).*

На протяжении всей своей многовековой истории люди стремились проникнуть в тайны звуков окружающего мира и использовать их в собственных интересах. Наивная вера первобытного человека в чудодейственных, сверхъестественные возможности звуков, сопровождающих различные явления природы и стихийные бедствия, стала причиной слепого поклонения источникам этих звуков и многочисленных суеверий. Удивительное влияние ритмов и мелодий на настроение и состояние людей обусловило их применение в ритуальных и религиозных обрядах. Совершенство и точность усиливающих, отражающих и собирающих звуки акустических устройств древних храмов и площадей поражают и восхищают современных ученых-акустиков. И это неудивительно: ведь столь совершенные акустические приборы были созданы в то время, когда еще не существовало научно обоснованного представления о сущности звуковых явлений, не было точных методов получения оценки физических свойств звука. История, во всяком случае, утаила от нас имена тех, кто создал статуи шепчущих богов, древнеегипетскую флейту, иерусалимскую трубу.

Истоки науки о звуке — акустики — восходят к VI в. до н. э. и связаны с именем греческого философа и ученого Пифагора. Именно он и его ученики выявили гармонические сочетания звуков на основе опытов со струнами разной длины. Пифагор не только определил зависимость высоты тона от длины струны, но и количественно описал музыкальные интервалы. Более поздние представления пифагорейцев о гармонии вселенной включали описанные Пифагором численные отношения музыкальных интервалов, соотносимые с расстояниями между планетами. Отголоски этого учения можно найти в трудах знаменитого немецкого астронома И. Кеплера (1604 г.). Он писал:

«Моя цель заключается в том, чтобы показать, что небесная машина — не какое-то божественное живое существо, а подобна часовому механизму».

Вплоть до XVII в. не появилось по существу ничего нового в науке о звуке. В XVII в. вновь зазвучали струны в опытах Г. Галилея, возвестив о том, что экспериментальный подход к изучению колебательных процессов — предтеча будущих исследований в этой области физической науки.

Основоположниками современного учения о звуке стали выдающиеся ученые XIX в. Г. Гельмгольц и Д. У. Рэлей. Работы Г. Гельмгольца по теории резонаторов и его учение о слуховых ощущениях являются классическими экспериментально-теоретическими исследованиями, которые не утратили своего значения до настоящего времени. Теория звука и методы количественного измерения его физических характеристик, описанные и разработанные Д. У. Рэлеем, в течение столетия использовались в учебниках и руководствах по акустике. Знаменитый диск Рэрея длительное время был едва ли не единственным физическим прибором для исследования звукового поля и абсолютной градуировки акустических приемников — микрофонов.

## ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Движение и звук — неразлучные спутники. Именно движение рождает колебательный процесс, который в определенном диапазоне частот колебаний воспринимается органами слуха — специализированными приемниками механических смещений, возникшими в процессе биологической эволюции. Звук, существующий в пределах земной атмосферы, — физическое явление столь же древнее, как и сама планета Земля. Звуки природных движений — вой ветра, грохот обвалов, раскаты грома, шум прибоя и т. д. существовали задолго до появления жизни на Земле.

Необходимость восприятия колебательных движений частиц среды как обязательного условия выживания обусловила возникновение даже у самых примитивных представителей животного мира появление специальных органов, способных реагировать на механические колебания. Развитие и совершенствование этих органов привело к возникновению специализированного приемника звуковых

волн — органа слуха. Именно благодаря расширению возможностей восприятия колебательных процессов, сигнализирующих об опасности, существенно увеличились шансы на выживание. Постепенно звуки стали оцениваться не только как сигналы об опасности, несущие прежде всего сведения об отношениях хищник—жертва, но и как сигналы общения между особями одного биологического вида.

Но только человек смог в полной мере воспользоваться свойствами звукового окружения как источником информации о внешнем мире и создать уникальную в природе систему звукового общения — мощнейшее средство коммуникации. Устная речь не только стала средством обмена текущим опытом, но и обусловила сохранение и передачу его многим поколениям еще до возникновения письменности. Тем самым речь обеспечила возможность социального наследования культурных и научных ценностей. Человек создал также и другой звуковой «язык», а именно музыку — язык эмоций, чувств, настроений, переживаний.

Звуки, происходящие от разных источников, отличаются друг от друга так же, как и движения, их порождающие. По своей физической природе звуки представляют собой колебательные движения упругих тел, распространяющихся в различных средах в виде волн.

Наиболее простым примером, демонстрирующим волновое движение, служит возникновение волн на поверхности воды, вызванное брошенным камнем или серией капель. Раз возникшее колебательное волновое движение распространяется вперед, никогда не возвращаясь назад. Частицы среды в волне движутся взад и вперед по радиусу движения волны, никогда не удаляясь далеко от своего первоначального положения. Такие волны называются продольными. Примером распространения волн при сохранении равновесного положения частиц среды в пределах волны может служить опыт с веревкой. Один конец веревки жестко закреплен, другой находится в руке. Движение руки передается веревке в виде бегущей волны, при этом очевидно, что каждая отдельная часть веревки, изменяя положение равновесия, не разделяет поступательного движения волны.

Для распространения звука необходима среда — твердая, жидкая или газообразная. Колеблющийся предмет не-

прерывно образует упругие волны, состоящие из последовательных сгущений и разрежений среды. Окружающая атмосфера, образующая воздушный бассейн, трехмерна, и поэтому звуковые волны в воздухе распространяются не в двух, как на поверхности воды, а в трех направлениях — в виде расходящихся сфер (сферические волны). Два основных свойства среды — инерция и упругость — приводят к возникновению в ней и распространению упругих волн. При появлении сгущения или разрежения в какой-либо точке, т. е. при изменении плотности среды, состояния сжатия или разрежения постепенно передаются от одного слоя среды к другому: любая среда не может расшириться или сжаться мгновенно.

Вопрос о необходимости среды для распространения звуковых волн был предметом исследований и дискуссий еще в середине XV в.

В 1650 г. немецкие ученые А. Кирхер и О. Гюкке помещали звонок под колпак, из-под которого был выкачан воздух. Звук становился ослабленным, однако достаточно хорошо слышимым экспериментаторами. На основании этого опыта был сделан вывод о том, что для распространения звука воздух не является необходимым. Через 10 лет Р. Бойль показал, что распространение звуковых волн в вакууме невозможно. Вывод А. Кирхера и О. Гюкке был обусловлен тем, что изоляция звонка была недостаточной и его звучание передавалось через различные твердые части экспериментальной установки.

Колебательные процессы во внешней среде достигают биологического приемника — уха различными путями. Большинство наземных позвоночных животных и человек воспринимают колебания, передающиеся по воздуху. Часто, однако, особенно в ситуациях, сопровождающих избегание опасности, предпочтительным путем восприятия звука является твердая земля. Известно, что бушмены, живущие в пустыне Калахари, спят, прижавшись ухом к земле, с целью быстрого обнаружения приближающегося хищника — ведь скорость распространения звуковых волн в твердых телах в 10 раз больше, чем в воздухе. Рыбаки из полудиких племен Западной Африки при ловле рыбы прослушивают подводные звуки, прикладывая ухо к рукоятке деревянного весла, опущенного в воду, поскольку дерево является великолепным проводником звука. Точные физические познания полезны и даже не-

обходимы в акустике, например при изготовлении музыкальных инструментов, при производстве расчетов акустических свойств концертных помещений. Однако опыт человечества, накопленный за много веков, показывает, что многие факты, которые до сих пор еще недостаточно изучены, были известны и использовались уже в древние времена.

Попадая в наружный слуховой проход, звуки вызывают колебания барабанной перепонки. Колебания барабанной перепонки через цепь слуховых косточек передаются к воспринимающим структурам внутреннего уха. Однако воздушная передача, включающая наружные слуховые пути, является не единственным способом проведения колебательных процессов. Звук прекрасно распространяется также и по костям черепа. При пении с закрытым ртом и слуховыми проходами почти никакого воздействия по воздуху на наружную часть барабанной перепонки не производится — звук передается по костям черепа прямо к внутреннему уху. Те колебания, которые идут из гортани через евстахиеву трубу в полость среднего уха, попадают на внутреннюю поверхность барабанной перепонки, отражаются и таким образом усиливают звук, проводимый костями черепа.

Известно, что скрипачи, у которых с возрастом снизился слух, при настройке инструментов дотрагиваются зубами до вибрирующей скрипки, тем самым компенсируя свой недостаток. Если потеря слуха связана с поражением звукопроводящей части слуховой системы, может помочь слуховой аппарат, подающий усиленные колебания на костный выступ позади уха. Если поражен слуховой нерв, костная передача звука становится неэффективной.

Особенности распространения звуковых колебаний в различных средах определяются акустическим сопротивлением среды ( $Z$ ), которое представляет собой соотношение звукового давления и скорости распространения колебаний в рассматриваемой среде:  $Z = \rho C$ , где  $\rho$  — плотность среды,  $C$  — скорость распространения колебаний в данной среде.

Эффект влияния этой постоянной величины плотности для каждой среды настолько велик, что условия распространения звука в различных средах требуют отдельного рассмотрения. Поскольку зарождение жизни непосредственно связано с водной средой, рассмотрим условия распространения в ней звуковых волн. Звук, возникающий

в водной среде, характеризуется двумя переменными: скоростью частиц среды, или смещением — интегралом от скорости частиц, и давлением на единицу площади. Эти две характеристики присущи как звукам, распространяющимся от простейшего монопольного точечного источника, так и звукам, идущим от более сложного дипольного источника звука, который по своим характеристикам ближе к источникам естественного биологического излучения водных животных.

Скорость частиц, или амплитуда смещения частиц, является векторной величиной, которая уменьшается с увеличением расстояния ( $r$ ) от точечного источника звука как квадрат расстояния ( $1/r^2$ ). Область вблизи источника называется ближним полем источника. Оно характеризуется преимущественно эффектами смещения частиц среды. Колеблющийся источник генерирует также распространяющуюся волну давления. В зоне, далекой от источника, которая обозначается как дальнее поле, скорость частиц пропорциональна звуковому давлению и смещение частиц проявляется в той же фазе, что и звуковое давление. Амплитуда волны давления уменьшается с расстоянием как  $1/r$ . В дальнем поле преобладают эффекты, определяемые волнами давления. Граница перехода ближнего поля в дальнее точно не определена и рассматривается некоторыми авторами как зона, в которой скорость частиц и давление различаются по фазе не менее чем на  $40^\circ$ . По мнению многих исследователей, граница перехода ближнего поля в дальнее соответствует расстоянию, при котором амплитуда смещения частиц и величина звукового давления находятся в равном соотношении, составляющем для дипольного источника звука величину  $\alpha/2\pi$ .

Дипольный источник вызывает движение воды вдоль поверхности сферы. Результирующее комплексное движение может быть описано вектором суммы радиального и углового векторов смещения. Величины обоих векторов обратно пропорциональны кубу расстояния  $1/r^3$ . Вдоль оси движения угловой компонент вектора равен нулю, перпендикулярно направлению движения радиальный компонент вектора также равен нулю. Волна давления максимальна по оси смещения, но равна нулю в зоне, перпендикулярной к смещению сферы. Амплитуда смещения в ближнем поле не зависит от частоты вибраций. Амплитуда волн давления пропорциональна радиальной скоро-

сти источника и возрастает в дальнем поле пропорционально частоте.

Ближнее и дальнее поля и связанные с ними эффекты существуют при передаче акустических волн в любой среде. При исследовании передачи звука в воздушной среде основным действующим физическим параметром является звуковое давление. В условиях водной среды необходимо учитывать эффекты смещения частиц и звукового давления и их соотношение в зависимости от расстояния между звучащим объектом и приемником.

Ясно, что в условиях лабораторных исследований слуха у водных животных легко оказаться в пределах влияния эффектов ближнего поля из-за малых размеров аквариумов и большей длины волны низкочастотных звуков, к которым эти животные наиболее чувствительны.

## ФИЗИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ

Элементарное измерение скорости звука в воздухе может осуществить каждый с помощью использования эффекта отражения звука от препятствия — явления эха. Когда звук попадает на преграду под прямым углом, отраженные волны с той же скоростью возвращаются в обратном направлении. Если известно расстояние до отражающей поверхности (например, леса, берега, гор), то, отметив момент возникновения звука (стук, крик) и момент слухового приема эха с помощью секундомера, легко определить скорость звука ( $C$ ) по формуле  $C = 2l/t$ , где числитель ( $2l$ ) — двойное расстояние, пройденное звуком, а знаменатель ( $t$ ) — зафиксированный на секундомере промежуток времени. Именно на таком принципе основаны способы измерения глубины водных бассейнов с помощью эхолотов.

Другой простейший способ измерения скорости звука состоит в одновременном создании звука и вспышки света. После измерения промежутка времени между световой вспышкой и приемом звука можно вычислить скорость распространения звука по формуле  $C = l/t$ , пренебрегая при этом скоростью распространения света, которая в миллион раз больше звука. Скорость звука в воздухе при температуре  $0^\circ$  составляет 331.5 м/с, а при обыкновенной температуре ( $18-22^\circ$ ) — около 340 м/с. Таким образом, если от момента вспышки молнии до раската грома про-



шло 7 с, то гроза находится на расстоянии более 2 км. А если нет времени для подсчета, то гроза рядом и опасность поражения молнией велика. Скорость звука зависит от упругости среды: в воздухе — это 340 м/с, в воде — 1450 м/с, а в стали — 5000 м/с.

Длиной волны называется расстояние между двумя последовательными сгущениями или разрежениями проводящей среды. Число волн, проходящих через определенный участок среды в течение 1 с, называется частотой звука. Частота звука измеряется в герцах (Гц) — числом колебаний в 1 с. Между частотой, длиной волны и скоростью распространения существует следующая зависимость: чем больше частота звука, тем меньше длина волны. Скорость в определенной среде является постоянной величиной, и правильнее будет выразить это соотношение так: длина волны обратно пропорциональна частоте с коэффициентом пропорциональности, равным скорости звука.

По мере увеличения расстояния от источника фронт звуковой волны становится все более плоским. Поэтому принято рассматривать основные соотношения, характеризующие плоские звуковые волны. Они создают в первую очередь добавочные изменения давления по отношению к внешнему давлению воздуха, которые называются звуковым давлением. Это давление выражается силой, действующей на площадку в  $1 \text{ см}^2$ , расположенную перпендикулярно к направлению колебательного движения среды. Скорость колебания частиц среды при прохождении звуковой волны вокруг положения равновесия называется акустической скоростью. Известно, что для самых сильных звуков скорость в 500 раз больше, нежели акустическая скорость.

Амплитуда смещения частиц среды из положения равновесия при распространении звуковой волны очень мала. Амплитуды звуков, едва слышимых ухом человека и многих млекопитающих (обезьян, кошек, собак), составляют величины порядка  $0.8 \cdot 10^{-9} \text{ см}$ . Эта величина меньше 0.0001 длины волны синего цвета. Поистине удивительна способность биологических приемников!

Интенсивность звуковых волн измеряется количеством энергии звуковой волны, падающей на площадку в  $1 \text{ см}^2$  за 1 с, и измеряется в ваттах (Вт) на  $1 \text{ см}^2$ , ньютонах (Н) на  $1 \text{ м}^2$  или паскалях (Па). Фактически речь идет о потоке энергии за единицу времени, т. е. о мощности,

следовательно выражения «интенсивность» или «сила» звука не совсем точны. Интенсивность самых слабых звуков, воспринимаемых человеческим ухом, составляет  $10^{-16}$  Вт/см<sup>2</sup>. Для сильных звуков, вызывающих болевое ощущение, эта величина составляет  $10^{-2}$  Вт/см<sup>2</sup>. Это значит, что сила сильных и слабых звуков различается в  $10^{14}$  раз. Чтобы не иметь дела с такими огромными диапазонами величин, в акустике используются логарифмические единицы измерения — децибелы (дБ). Если интенсивность одного звука  $I_1$  больше, чем интенсивность второго ( $I_2$ ) на 1 дБ, то эту разность ( $K$ ) вычисляют по формуле:  $K = 10 \lg I_1/I_2$ . Другими словами, если мы говорим, что интенсивность одного звука отличается от интенсивности другого на 40 дБ, это значит, что интенсивности звуков различаются в 10 000 раз. Учитывая, что интенсивность пропорциональна квадрату акустического давления ( $P$ ), можно определить также, что  $K = 20 \lg P_1/P_2$ .

При распространении волны по сферической поверхности сила звука уменьшается по мере увеличения расстояния от генератора волны. Это происходит потому, что движения частиц воздуха передаются все увеличивающейся с расстоянием массе. Простые расчеты показывают, что интенсивность волны убывает обратно пропорционально квадрату расстояния от источника звука. Именно поэтому для передачи звука на большие расстояния издавна используются рупорные источники. Усилительные приборы типа маленьких рупоров широко использовались актерами Древней Греции и Рима.

Для усиления, сосредоточения и отражения звука в эпоху античности использовались также керамические и алебастровые вазы различных размеров. Эти вазы устанавливались в театрах, залах и на площадях. Выступления ораторов и актеров были хорошо слышны даже на больших расстояниях от говорящего. Легендарная способность сиракузского царя Дионисия слышать во дворце даже шепот неудивительна, если представить себе, что в этом дворце были керамические усиливающие и концентрирующие звук устройства. В XVIII в. для усиления звука широко применяли звуководы в виде труб. Эти трубы часто встречаются в сооружениях, построенных по проектам Растрелли.

Обсуждая вопрос о природе звука и рассматривая его физические характеристики — длину волны, скорость рас-

пространения, амплитуду колебательного смещения частиц среды, звуковое давление, — мы имели в виду простейшую звуковую волну, например бесконечно длительный тон определенной частоты. Большинство звуков

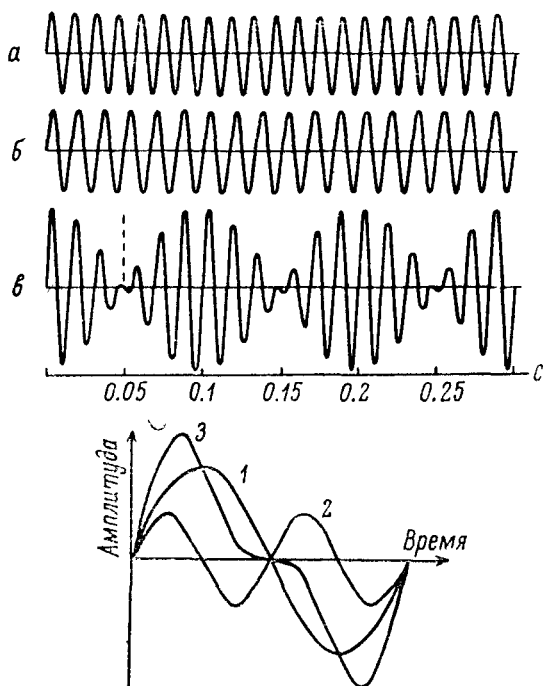


Рис. 2. Графическое изображение звуковых волн разной частоты.

*а* — звук частотой 70 Гц, *б* — 60 Гц, *в* — биения, возникающие при сложении двух звуковых волн, частотой 70 и 60 Гц; *внизу* — форма сложной звуковой волны (3), являющейся результатом сложения двух синусоидальных колебаний (1 и 2), частоты которых различаются в два раза.

окружающей среды представляет собой звуковые волны значительно более сложной формы. Они получаются в итоге сложения гармонических (кратных) колебаний одного источника, а также одновременного колебания разных источников, генерирующих волны, расходящиеся в разных направлениях. В результате явлений суперпозиции (сложение) и дифракции (огибание волной препятствий), интерференции (усиление или уничтожение колебательных процессов) и преломления на границах сред

возникают сложные колебательные процессы, как периодического, так и непериодического характера.

Как известно, в исследованиях звукового поля визуализация волновых процессов занимает едва ли не ведущее место. Простейшим способом зарисовки звукового явления считается графическое изображение волнового процесса в виде синусоидальных или сложных колебаний

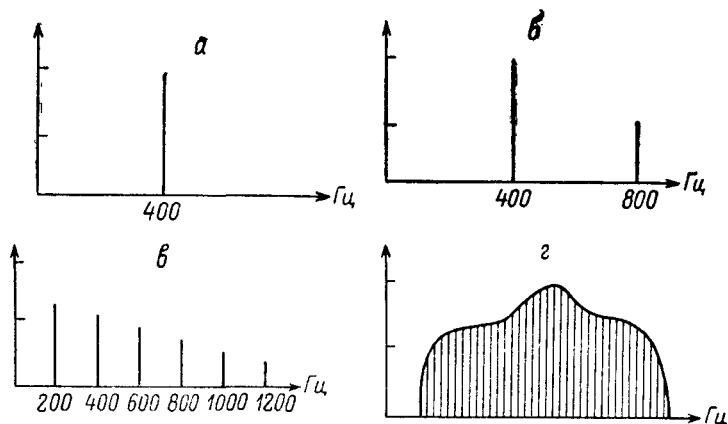


Рис. 3. Графический способ изображения спектров различных звуков (спектральное разложение).

*а* — спектр монохроматического звукового сигнала, *б* — спектр звука, содержащего две частоты, *в* — спектр периодической волны, содержащей много кратных гармоник, *г* — спектр шума. По оси абсцисс — частота тонов, в Гц; по оси ординат — амплитуда частот, в относительных единицах.

(рис. 2), а также фотографирование с экрана осциллографа электрических процессов, соответствующих звуковым или механическим колебаниям. Видимые звуковые волны получают с помощью приборов для сканирования звукового поля. В элементарном случае используется система микрофон—лампочка, закрепленные на движущемся устройстве. Микрофон преобразует звук в электрический сигнал—сильный или слабый в зависимости от интенсивности звука, а неоновая лампочка «следит» за изменением интенсивности, давая разную степень накаливания. По яркости лампочки в каждой точке можно судить об интенсивности звука. Изменение яркости фиксируется обычным фотоаппаратом.

Согласно теореме Фурье, любой сложный периодический процесс может быть представлен суммой гармони-

ческих колебаний с кратными частотами (гармониками или обертонами), имеющими соответствующие значения амплитуд и фаз. Представление сложного периодического процесса в виде суммы простых колебаний называется спектральным разложением. Спектр звука может быть

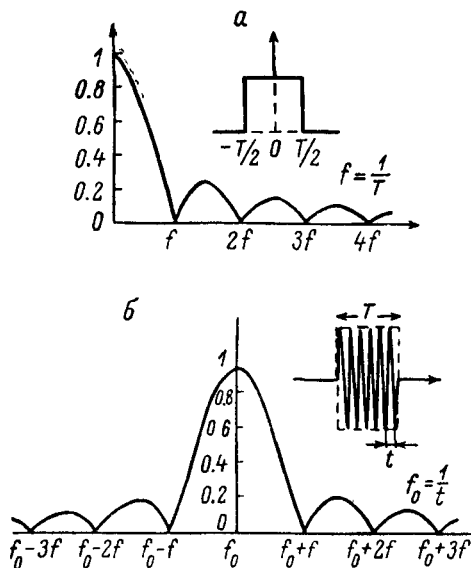


Рис. 4. Сплошной спектр прямоугольного импульса звука — щелчка (а) отрезка синусоиды, содержащего шесть периодов колебаний (б).

Значение осей то же, что на рис. 3.  $T$  — длительность звука, изображенного над графиком;  $f$  — частоты. Продолжительность каждого периода колебаний, входящих в отрезок времени  $T$ , составляет  $1/t$ , период колебаний равен  $1/f_0$ .

представлен, таким образом, графически в координатах частота—амплитуда (рис. 3).

Процессы непериодические (например, шумы, стуки, хлопки, одиночные удары и т. д.) также можно представить суммой гармонических колебаний. В этом случае спектр состоит из множества спектральных линий (частот), настолько близких между собой, что разделить их не представляется возможным. Таким образом, в отличие от линейно-частотного спектра периодического процесса (рис. 3, а-в) в этом случае спектр сплошной (рис. 3, г). Максимум спектра щелчка, хлопка, стука соответствует частоте затухающего колебания источника не-

периодического звука. Непериодические колебания выражаются уже не суммой, а интегралом Фурье (рис. 4, а).

Широко известен опыт с роялем для демонстрации различия в спектрах периодического и непериодического колебательного процессов. Если ослабить натяжение струн рояля путем нажатия на педаль, то возникновение музыкального тона вызовет созвучание струны рояля, имеющей собственную частоту колебаний, близкую к частоте тона, даже после прекращения звучания последнего. На аккорд откликнется несколько «резонансных» струн рояля, на резкий отрывистый звук откликнется подавляющее большинство струн, создавая неприятный многозвучный диссонирующий звук.

Различные виды шумов не имеют устойчивой формы колебаний и представляют собой типичные непериодические процессы. Спектр колебаний шума сплошной. В нем присутствуют все частоты, и в этом случае употребляют термин «белый шум». Большинство шумов как природного (шум ветра, листьев, травы, воды), так и промышленного происхождения (шум машин, самолетов, станков и т. д.) имеют, однако, специфические ограничения полосы частот, и в спектре, как правило, выделяются или ослабляются некоторые звуковые частоты. Если спектр шума содержит узкую полосу частот, сконцентрированных вокруг определенного максимума, то такой шум относится к полосовым шумам.

Г. Гельмгольц разделил все звуки, с учетом спектральных характеристик, на два больших класса — тоны и шумы. В своем капитальном труде «Учение о слуховых ощущениях как физиологическая основа для теории музыки» он писал: «Чтобы постигнуть сущность различия между звуками и шумами, достаточно, в большей части случаев, внимательного наблюдения одним лишь ухом, без всякой нужды в помощи посторонних искусственных средств» (1875, с. 12). Сопоставление частотных и периодических компонентов этих двух крайних классов звуков со слуховыми ощущениями, вызываемыми ими у человека, приводит к заключению, что «ощущение звука получается посредством быстрых периодических колебаний звучащих тел, а ощущение шума происходит от движений непериодических» (там же).

Необходимо уточнить понятие периодического процесса. Идеальный случай периодического процесса это

тот, в котором отсутствует ограничение во времени. Другими словами, это процесс, который никогда не начинался и никогда не закончится — он всегда существует. Ни в природе, ни в технике нет таких бесконечных процессов, поэтому, говоря о периодическом процессе, обычно имеют в виду, что в рассматриваемом промежутке времени число периодов велико, а начальное и конечное состояния колебательной системы в этом случае не учитывается.

Поскольку все реальные звуки имеют определенную длительность, а форма и ширина спектра существенно от нее зависят, рассматривать спектральное содержание звука без учета конкретной длительности возможно лишь для больших отрезков периодического процесса. Таким образом, длительность колебательного процесса выступает как обязательная характеристика любого звучащего объекта. Одиночный прямоугольный импульс некоторой длительности, который условно может быть сопоставлен, например, с хлопком или выстрелом, содержит все частоты и дает сплошной спектр с максимумом в области низких частот (рис. 4, а). Короткий отрезок синусоиды, содержащий даже 6 периодов, также дает сплошной спектр с максимумом в области частоты периода колебаний (рис. 4, б). Один период или часть периода синусоидального колебания ближе по спектру к шумам, чем к тонам.

Большинство реально существующих звуков изменяется во времени. Варьируют частота, интенсивность, время нарастания и спадения интенсивности. Многие звуки содержат структурно определяемые физическими приборами и слухом ритмические (периодические) и неритмические компоненты. Затухающие колебания струны сопровождаются уменьшением интенсивности звучания, а разная скорость затухания гармоник приводит к изменению тембра звука. Скольжение кулисы тромбона позволяет музыканту получить постепенное изменение частоты звука. Особенно заметными изменениями во времени отличаются биоакустические сигналы животных и звуки речи человека.

Для анализа изменяющихся во времени звуков американским ученым Р. Поттером в конце 40-х годов был создан прибор, который получил название звукового динамического спектрографа, а картины звукового поля, полученные на основе метода визуального анализа звуков, были названы динамическими спектрограммами. При спектро-

графии применяются частотные фильтры с различной полосой пропускания. Для графического изображения звука используются частотная и временная координаты: по горизонтальной оси представлено время, по вертикальной — частота. Интенсивность частотных компонент соответствует степени затемнения линии, представляющей собой

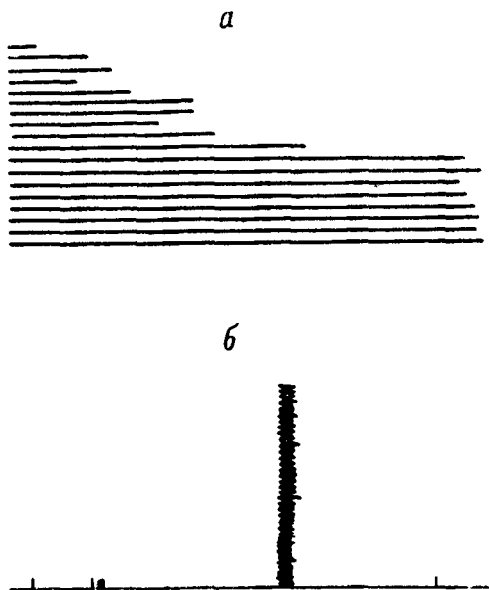


Рис. 5. Схематическое изображение динамической спектрограммы звука фортепьянной струны (а) и ружейного выстрела (б).

По оси абсцисс — время; по оси ординат — частота.

изменение частоты во времени. Рис. 5 демонстрирует примеры динамических спектрограмм, полученных от разных источников — фортепьянной струны (а) и ружейного выстрела (б).

Определение формальных показателей слуховой системы человека, составлявшее традиционную задачу психоакустики второй половины XIX—начала XX в., позволило получить ценные данные для основных звукотехнических расчетов, необходимых при решении задач, связанных с конструированием неискажающих систем записи и воспроизведения звуков, с созданием приборов



для морской и воздушной навигации, с разработкой и изготовлением аппаратов для глухих и т. д. В основополагающих исследованиях Г. Гельмгольца впервые получили наиболее полное развитие не только физиологическая акустика с теорией музыки и эстетикой, но и ряд вопросов, важных для музыкальной и строительной акустики.

## ПСИХОФИЗИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Со времени выдвижения Г. Омом (1843 г.) закона акустического анализа и разработки Г. Гельмгольцем (1863 г.) и В. Резерфордом (1886 г.) классических теорий слуха интересы исследователей концентрировались преимущественно вокруг проблемы слухового частотного анализа. Стационарный чистый тон рассматривался при этом в качестве наиболее адекватного стимула для изучения слуха человека и животных, частотный анализ — как основная функция слуха, а слуховая система — как анализатор спектра.

Подобный подход к исследованиям был обусловлен в первую очередь рассмотрением органа слуха как измерительного устройства, которое преобразует физические параметры звука (интенсивность, частоту, длительность) в субъективные характеристики звука (громкость, высоту, продолжительность), а также обеспечивает взаимодействие звуковых энергий в определенных полосах частот (критические полосы слуха).

Психофизическим эквивалентом интенсивности звука является его громкость. Более интенсивные звуки воспринимаются как более громкие. Однако между психофизической характеристикой звука — громкостью и его физической интенсивностью — нет прямого соответствия. Для измерения громкости применяют метод сравнения стандартного тона определенной частоты с другим тоном той же частоты, но отличающегося от первого по интенсивности. Полученные в этих условиях оценки громкости свидетельствуют о том, что последняя ( $J$ ) возрастает как кубический корень из интенсивности звука ( $I$ ) и описывается формулой  $J = kI^{1/3}$ . Таким образом, если интенсивность звука увеличивается на 10 дБ, то громкость увеличивается в 2 раза.

Международная организация по стандартизации ввела единицу громкости — сон, которая представляет собой

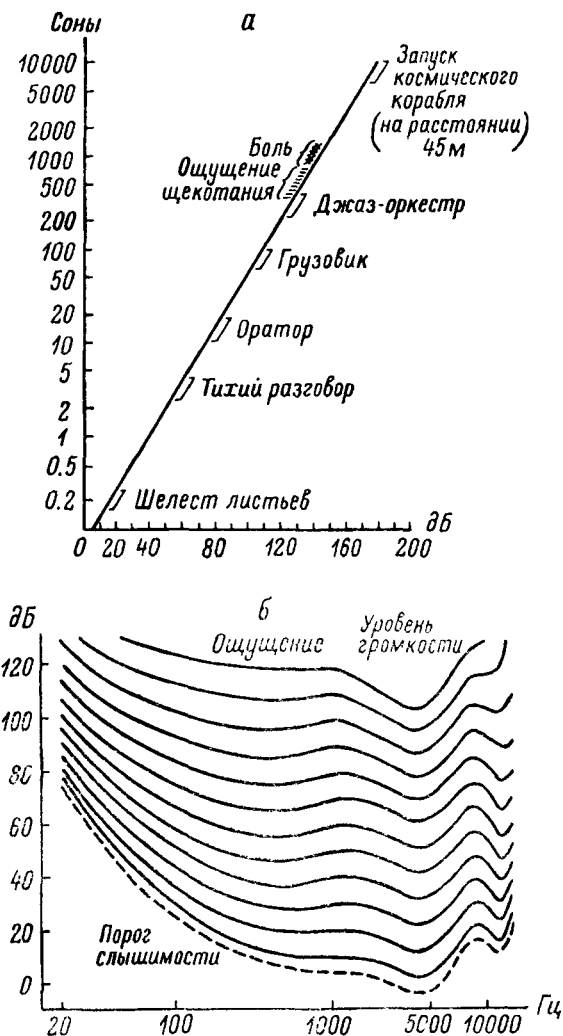


Рис. 6. Соотношение интенсивности и громкости звуков от разных источников (а) и кривые равной громкости для человека (б).

На а: по оси абсцисс — интенсивность звуков, в дБ, по оси ординат — громкость звуков, в сонах. На б: по оси абсцисс — частота тонов, в Гц; по оси ординат — интенсивность тонов, в дБ, штриховая линия — аудиограмма, сплошные линии — кривые равной громкости.

громкость тона при частоте 1000 Гц и интенсивности 40 дБ. Зависимость громкости (в сонах) от интенсивности (в дБ) представлена на рис. 6, а.

Громкость звука зависит не только от интенсивности, но и от частоты. Абсолютная чувствительность слуха к разным частотам различна. Звуки, интенсивность которых меньше, чем возможности абсолютной чувствительности слуха, не слышны. Порог, т. е. едва слышимый звук, наличие которого человек определяет с вероятностью 0,5, можно считать равным по громкости для разных частот. Если сохранять постоянную интенсивность, но менять частоту в поле восприятия их ухом, то громкость разных тонов будет различна.

Для того чтобы определить интенсивности разных тонов, вызывающих ощущение равной громкости, пользуются методом сравнения стандартного тона частотой 1000 Гц, интенсивностью 40 дБ и длительностью 0,5 с тоном другой частоты той же длительности. Слушатель должен сам подобрать такую интенсивность сравниваемого тона, при которой его громкость будет такая же, как и стандартного тона. Таким образом, получают кривые равной громкости тонов разной частоты во всем диапазоне интенсивностей — от едва слышимых до вызывающих болевое ощущение. Чем больше интенсивность тонов, тем меньше их различия по громкости. Последняя «выравнивается» при возрастании интенсивности звука (рис. 6, б). В психофизических единицах — сонах можно выражать громкость не только чистых тонов, но и сложных звуков.

Психофизическим эквивалентом частоты тона является его высота, единицей которой считается мел. В соответствии с общепринятым определением, тон частотой 1000 Гц при 60 дБ имеет высоту 1000 мелов. Высота тона связана с его частотой зависимостью, представленной на рис. 7. Психофизические характеристики звука имеют большое значение для оценки качества исполнения музыкальных произведений, а также при прослушивании записей музыки и речи, сделанных в концертных залах. Большая часть звуков различных музыкальных инструментов находится как раз в том диапазоне частот, в котором изменения частоты особенно заметно сказываются на громкости. Именно поэтому столь существенны уровни громкости разных инструментов, продуманно регулируемые дирижером. С другой стороны, если после записи

прослушивание ведется на ином контуре громкости, чем тот, на который рассчитывал дирижер, то исполнение музыкального произведения отличается от задуманного и реализованного в концертном зале. Снижение общего уровня громкости может привести к тому, что сила некоторых звуков окажется ниже порога слышимости. На знании этих психофизических параметров основана конструкция высококачественных усилителей, которая предусматривает компенсацию громкости наиболее низких и высоких частот при малых уровнях воспроизведения.

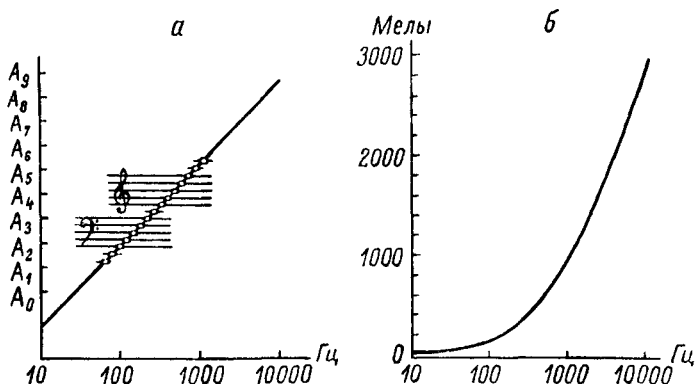


Рис. 7. Соотношение частоты и высоты тонов.

По оси абсцисс — частота тона, в Гц; по оси ординат на а — условные обозначения музыкального звукоряда, на б — высота тона, в мелах.

Соблюдение соотношения частоты и высоты звука весьма существенно для музыкальной композиции произведений. Известно, что в равномерно-темперированном звукоряде октава содержит двенадцать ступеней, разделенных равными интервалами. Каждый следующий звук, таким образом, в половину выше предыдущего, а каждая следующая октава вдвое превышает по частоте предыдущую. Казалось бы, изменение тональности и транспонирование произведения не должны сказываться на его восприятии. Анализ соотношения высоты и громкости показывает, однако, что характер произведения при транспонировании изменяется. Это полностью соответствует теории музыки.

Субъективным эквивалентом формы звуковой волны является тембр звука. Если звуковая волна имеет чисто

синусоидальную форму, то звук определяется как слабо-окрашенный «чистый тон». Если звук содержит много гармоник основной частоты, он воспринимается как более или менее «окрашенный» тон. Именно по тембру человек оценивает звучание разных инструментов при исполнении одного и того же по высоте звука. От различий в форме звуковой волны и, соответственно, от числа гармоник зависят восприятие гласных и оценка тембра голоса говорящего. Например, при воспроизведении одной и той же музыкальной ноты на фортепьяно и скрипке звук последней имеет почти синусоидальную форму и содержит шесть гармоник, тогда как эта нота при исполнении на фортепьяно представляет собой сложную волну с той же основной частотой, однако в ее состав входит до восемнадцати гармоник.

Каковы же особенности восприятия, если звук не один, а два или несколько? Взаимодействие разных тонов характеризуется определенной психофизической единицей — критической полосой частот. В пределах этой полосы наблюдается взаимодействие звуковых энергий, и человек слышит либо биения, либо сложный хриплый звук — в зависимости от разности между частотами. При этом сохраняется постоянная громкость звука. Если разница по шкале частот между звуками увеличивается, то по достижении определенной критической величины этой разницы человек начинает слышать два разных тона, а общая громкость звука уменьшается. Критическая полоса частот имеет огромное значение для композиции музыкальных произведений. В частности, диссонансное звучание двух нот определяется часто тем, что их гармоники попадают в пределы одной и той же критической полосы слуха человека.

### ЗВУКОВАЯ СРЕДА

«... в длинной цепи эволюции организмов усложнение организации и усложнение действующей на нее среды являются факторами, обуславливающими друг друга».

*И. М. Сеченов (1952, т. 1, с. 290).*

Окружающий нас звуковой мир удивительно разнообразен и своим богатством оттенков может, наверно, поспорить с тончайшими различиями цветовой гаммы. Составляющие этот мир звуки создают определенный фон, оказывающий влияние и на наше настроение, и на наши привычки, они способны наполнять эмоциональным содержанием нашу деятельность и, наконец, несут в себе обширную информационную нагрузку. Понятие «звуковая среда» объединяет собственные свойства среды, в которой распространяется звук, и акустические колебания, исходящие от разных источников, как биологического происхождения (биоакустические сигналы), так и абиогенной природы (технические и транспортные шумы, инструментальные и природные звуки).

Движение воды и листьев деревьев, шорох травы и шум ветра, раскаты грома и грохот обвала, звуки, издаваемые животными, и речь человека, шумы механизмов и звуки музыкальных инструментов имеют собственный, неповторимый «голос». Постоянный приток этих «голосов» — звуков малой и средней интенсивности, — постоянное звуковое окружение — неперемutable условие жизнедеятельности человека. Оно может принести вред только тогда, когда по интенсивности, частотному составу и продолжительности превысит определенные, индивидуальные для каждого организма пределы.

### АКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ ЧЕЛОВЕКА

Речь как средство знакового выражения предметов и явлений окружающего мира с использованием разных уровней обобщения, равно как и музыкальное творчество являются уникальными способностями человека. И хотя достаточно широко распространено мнение о том,

что бóльшая часть поступающей из внешнего мира информации воспринимается при помощи органа зрения, с точки зрения возможностей социального выражения и познания гораздо больше ограниченным оказывается человек, лишенный слуха и, соответственно, речи, чем человек, лишенный зрения. Основоположник учения о первой и второй сигнальной системах И. П. Павлов писал: «Человек прежде всего воспринимает действительность через первую сигнальную систему, затем он становится хозяином действительности, — через вторую сигнальную систему (слово, речь, научное мышление)» (Павловские среды, т. 1, с. 239).

### Голосовой аппарат

Голос человека является результатом координированной активности множества органов, расположенных на пути прохождения воздуха из легких. Он выталкивается благодаря сокращению мышц брюшного пресса, диафрагмы и грудной клетки. Основным источником звуковых колебаний является движение голосовых связок. Если связки сомкнуты, то поступление воздуха из легких увеличивает подсвязочное давление, и связки размыкаются. Потом давление падает и связки смыкаются. Таким образом возникает периодическое колебание голосовых связок. Воздух, проходящий в голосовую щель, поступает в надсвязочное пространство толчками. При движении небной занавески, языка, челюсти, губ существующие на пути воздуха полости меняют объем. При этом образуется вихревой поток воздуха, выдыхание которого создает акустический шум, например шумные щелевые согласные — *с, ш, х*. В основе произнесения некоторых согласных звуков лежит изменение давления при размыкании губ: вспомним, как произносится звук *п*. Все три перечисленных выше источника акустических явлений в голосовом тракте человека могут работать изолированно или сочетанно, причем последнее происходит всегда, когда мы имеем дело не с отдельными звуками, а со слитной речью.

### Звуки речи

Речь состоит из звуков, организованных в определенные последовательности. Аристотель в книге «Об истолковании» определил речь таким образом: «Речь есть такое

смысловое звуко сочетание, части которого в отдельности что-то означают как сказывание. Отдельный же слог ... ничего не означает, а есть один только звук». Если звук несет какую-либо функциональную нагрузку, т. е. его замена приводит к изменению смысла словесного сообщения, его можно рассматривать как «элементарную единицу» речи. Например, слова *лов, зов, ров, шов* отличаются только первыми звуками, слова *лак, лук, люк* — вторыми, а слова *воз, вор, вол* — третьими звуками. Эти звуки называются фонемами и определяют смысл слова. Интерпретация смысла слова может, однако, определяться не фонемами, а содержанием предложения. Так, слова, совершенно идентичные по составу (*коса — коса, ласка — ласка*), имеют разное смысловое содержание в зависимости от контекста, в котором они представлены. Следует, наконец, отметить, что один и тот же звук может быть произнесен совершенно различно в разных словах, в зависимости от его сочетания с другими звуками (например, звук *д* в словах *вдруг* и *днище*). Фонемы используются лингвистами как минимальные единицы для характеристики языка. Количество лингвистических и психологических фонем, однако, неодинаково. Поэтому звуки речи классифицируются также и другими способами. В частности, анализируются связи между волновым фронтом звуков и операциями, которые необходимы для генерации звуков в анатомических структурах речевого аппарата. Кроме того, классификация звуков возможна по месту их образования в речевом аппарате.

Каждый звук речи имеет уникальную акустическую характеристику. Частотные составляющие такого звука отличаются не только у разных людей, но и у одного и того же человека в разных контекстах. Именно поэтому все еще остается открытым вопрос о том, какие акустические признаки используются человеком при анализе речевого сообщения. Более того, неизвестно, существуют ли вообще какие-то универсальные признаки.

При визуализации звуков речи исследователь получает данные, которые позволяют оценивать полосы частот, составляющих звук речи, их изменения во времени, сравнивать картины разных звуков, сходных или различных по звучанию либо месту их образования в речевом тракте.



Проще всего обстоит дело с гласными звуками. Еще Г. Гельмгольц установил для разных гласных те определенные «характеристические» области частот, которые возникают при произнесении этих звуков. Гласные звуки состоят из нескольких гармонических составляющих, причем самая низкая из них соответствует резонансной частоте колебаний голосовых связок и называется основным тоном. Физиолог Л. Германн собственный тон резонатора назвал «формантой». Этот термин, быстро привившийся в науке, применяется теперь не только для обозначения основного тона, но и для обозначения всех резонансных гармоник звука, издаваемого голосовыми связками. Каждый гласный звук состоит из множества формант, находящихся в кратных отношениях по частоте. Они дают довольно стационарную по характеристикам спектрограмму. Дифтонги характеризуются значительно более сложной спектральной картиной полос. Полосы изменяются по частотной шкале как по абсолютному положению, так и по соотношению во времени. Здесь наиболее ярко выступает частотная модуляция. Каждый согласный звук также имеет свою характерную область частот и их распределений. Например, свистящий согласный *с* имеет широкополосный спектр. Когда звук произносится, рот почти закрыт, струя воздуха испытывает сильное трение. Этот согласный генерируется без участия голосовых связок. Так получаются глухие фрикативные согласные звуки. Если этот же звук произнести с помощью голосовых связок, то он превратится в согласный *з* (звонкий фрикативный звук). Для звонкого звука *з* характерны формантные полосы, смешанные с широкополосным шумом. Взрывные согласные звуки имеют очень короткую длительность. Они получаются в результате приостановки дыхания и задержки потока выдыхаемого воздуха в различных частях речевого тракта. Согласные типа *р* дают картину амплитудной модуляции.

Простое рассмотрение и сравнение спектрограмм речи дает основание полагать, что в них можно выделить некоторые характерные свойства, которые используются слухом при опознании звуков речи. Действительно, в специальных исследованиях с естественными и искусственно созданными (синтезированными) звуками речи были выявлены некоторые параметры, определяющие опознание

и классификацию звуков. В частности, оказалось, что стационарные гласные идентифицируются преимущественно по соотношению первой и второй формант, хотя третья форманта оказывает влияние на тембровые характеристики гласных. Комбинация двух фонем дает переходный процесс, представляющий собой, как правило, кратковременный частотно-модулированный компонент, очень существенный для идентификации односложных слов. Согласные звуки идентифицируются по характеру ширины полосы спектра и наличию или отсутствию в нем гармонических составляющих. Взрывные согласные идентифицируются не только по спектру и длительности, но и по переходному процессу перед второй формантой последующего гласного. Изменение первой форманты обеспечивает различие между звонкими (*г, д, б*) и глухими (*к, т, п*) взрывными согласными.

В звуках человеческой речи выделяются по крайней мере несколько компонентов, на основе которых данный звук может быть идентифицирован слухом. Это частотный компонент постоянной частоты, соотношение частот, их абсолютные значения, шумовой компонент и частотная модуляция. И хотя достигнуты большие успехи при изучении восприятия звуков речи, вопрос об огромной дистанции между восприятием звуков и даже слогов и слитной речи в целом остается открытым.

## Музыкальные звуки

Так же как при переходе от одного гласного звука к другому положение формант по частотной шкале изменяется, так и при переходе от одного тона к другому меняется положение гармоник. Музыкальные звуки, считал Гельмгольц, составляют «простейшие и правильнейшие элементы ощущений слуха». В музыке всех народов мира гамма представляет собой ступенчатое изменение высоты тона. Каждая ступень является элементом музыкального произведения. Резонансные полости музыкальных инструментов усиливают те гармоники, частоты которых попадают в частотную полость резонаторов. Благодаря характерным для каждого инструмента частотным полосам (формантам) возникает тот оттенок звука, который позволяет слушателю отличить один инструмент от другого. Так, основная частота тромбона со-

ставляет 1020 Гц, валторны — 1350 Гц, трубы — 1520 Гц.

Гамма представляет собой разделенный на части масштаб, некую меру, посредством которой можно сравнивать последующие звуки с предшествующими и таким образом иметь величину измерения. Конкретные интервалы измерения зависят от того, какой народности принадлежит гамма. Если гамма является мерой измерения высоты в процессе звучания, то ритм является определенной мерой времени. Эта аналогия между гаммой и ритмом привлекала внимание музыкальных теоретиков на протяжении всей истории музыкального творчества.

Мелодия издавна понимается как способ выражения не собственно чувств, а различных состояний человека — настроений, сопровождающих чувства. С этой точки зрения одинаковое настроение может порождаться различными чувствами. Именно поэтому столь широк диапазон исполнительских манер одних и тех же произведений, их трактовки не только исполнителем, но и слушателем. Аристотель писал: «Почему к настроениям духа прилаживаются ритмы и мелодии, которые суть звуки, но не вкус, а также не краски и благовония? Не потому ли, что они суть движения, так же как и поступки? Лежащая уже здесь энергия основывается на настроении и делает настроение». Г. Гельмгольц, рассматривая принципы развития музыкального стиля, отмечает органическую связь музыки со словом: «...слово может обозначать причину настроения, объект, к которому оно относится, и чувство, которое лежит в его основании, тогда как музыка выражает род душевного движения, который связан с чувством» (1875, с. 360).

Музыка обладает особенной силой воздействия при периодической вариации звуков частотной или амплитудной модуляции. Периодическое изменение частоты называется вибрато, периодическое изменение амплитуды — тремоло. Периодичность вибрато и тремоло, которая лучше всего воспринимается слушателем и определяется им как богатство звучания голоса или инструмента, составляет 5 Гц. Для духовых инструментов возможно изменение амплитуды, т. е. тремоло, поскольку частота тона зависит от длины трубы. Для звуков струнных инструментов возможно также и вибрато — исполнитель достигает этого за счет периодического укороче-

ния или удлинения струны. Голосу певца присущи как вибрато, так и тремоло. Наиболее приятное ощущение у слушателя вызывает чистая вариация частоты. Особенно хорошо звучит голос, когда вибрато увеличивается на верхних гармониках.

Высокое и неоспоримое качество некоторых смычковых инструментов старых мастеров — Страдивари, Гварнели, Гверсана — также связано с относительно большой силой высокочастотных гармонических составляющих, плавным вибрато и отсутствием низкочастотных шумов между гармониками при переходе от одной ноты к другой. Длительное время уникальность звучания этих инструментов оставалась загадкой, хотя слух человека великолепно улавливал разницу между плохим и хорошим инструментом. Ответ на вопрос о качестве звучания стал возможным только после появления узкополосных анализаторов спектра.

Пифагор, который приобрел многие познания от египетских жрецов, установил закон численных отношений музыкальных интервалов. Он определил, что струны одинакового качества и натяжения, но разной длины дают различные звуки, находящиеся в определенных отношениях, которые могут быть выражены целыми числами. Для получения октавы отношение длин струн должно составлять 1:2, квинты — 2:3, кварты 3:4. В дальнейшем этот закон Пифагора был дополнен отношениями 4:5 и 5:6, необходимыми для получения большой и малой терций. Эти отношения целых чисел к музыкальным консонансам казались в те времена удивительной загадкой и послужили основанием для философских построений и выводов. Между расстояниями небесных тел от «центрального огня», согласно учению Пифагора, должны существовать такие же отношения, как между семью тонами диатомической гаммы, что, по его представлению, является основой «гармонии сфер».

В древнекитайской философии числа 1, 2, 3, 4 считались источником совершенства, а пять тонов древнекитайской гаммы сравнивались с основными элементами натуральной философии — водой, огнем, деревом, металлом, землей. Позже устанавливались соотношения между 12 полутонами октавы и 12 месяцами года. В средние века представления о гармонии сфер, о значении численных отношений и связи их с явлениями природы

разделялись многими учеными и философами. Г. Галилей (1638 г.), Л. Эйлер (1729 г.), Д. Бернулли (1771 г.), исследуя закономерности колебательного движения струн, показали, что простые отношения чисел существуют не только для колебательных движений струн, но и для числа колебаний тонов, получающихся от всех музыкальных инструментов. Тем самым устанавливалась универсальность музыкальных интервалов. Стало очевидным, что выбор гаммы определяется вовсе не мистическими численными отношениями, обнаруженными Пифагором. Человек, подбирая наиболее приятные для себя звуки, пришел к этим частотам, а их простые численные отношения он обнаружил уже потом.

Исходя из представлений о различиях свойств источников движения, вернемся к основным параметрам звуковых волн. В самом общем виде можно сказать, что чем больше поверхность колеблющегося предмета, тем лучше он излучает звук. Так, для увеличения излучающей способности камертонов их устанавливают в деревянный ящик, называемый резонатором. Колебания ножки камертона передаются его стеблю, а от него — находящемуся в ящике столбу воздуха. Если длина закрытого с одной стороны ящика составляет четверть длины звуковой волны камертона, возникает явление резонанса. Оно состоит в совпадении частоты колебаний камертона с частотой колебаний воздуха в резонаторном ящике. При этом колебательный процесс наиболее интенсивен.

Известно, что струна излучает малую акустическую энергию. Звучание струнных инструментов (арфы, гитары, скрипки, рояля и т. д.) происходит благодаря передаче колебаний струн корпусу инструментов в местах их крепления. Интенсивность и качество звучания зависят от колебательных процессов корпуса инструмента вместе с находящимся в нем воздухом.

Излучение звука в духовых инструментах носит преимущественно автоколебательный характер. Колебания воздуха в трубе, возникающие при продувании, оказывают обратное воздействие на вихреобразование у щели. В зависимости от скорости продувания воздуха колебания газового столба в трубе принимают частоту, близкую к одной из его собственных частот.

Голосовой аппарат человека и наземных позвоночных животных можно сравнивать с язычковым духовым ин-

струментом, где образование звука происходит в результате дробления непрерывной звуковой струи в последовательность отдельных толчков. Выгоняемый из легких воздух приводит в движение голосовые связки, которые колеблются с собственной частотой, соответствующей их натяжению. Воздушный поток прерывается с частотой собственных колебаний связок. Поскольку поступление энергии для поддержания колебательного процесса регулируется механизмом, принадлежащим самой колебательной системе (работа гортани и голосовых связок), то колебания голоса представляют собой также случай автоколебаний. Возбуждаемые колебания обычно делятся на два типа: почти периодические и шумовые, связанные с вихревыми явлениями в голосовом тракте.

Одинаковые по частоте и интенсивности звуки, издаваемые различными источниками (голос, кларнет, фортепьяно), резко отличаются друг от друга по качеству или оттенку и могут быть легко соотнесены тренированным человеком с тем источником, который вызывает эти звуки. Для идентификации человеком звука как тона достаточно того, чтобы колебания были периодическими, а каждый последующий период был бы аналогичен предыдущему. Оттенок звука зависит от особенностей движения генератора и, соответственно, от формы звуковой волны в пределах каждого отдельного периода колебания.

Неизмеримо количество разнообразных движений, в том числе и периодических, от разных источников, огромно разнообразие оттенков слышимых звуковых волн.

## **ЗВУКИ, КОТОРЫЕ ЧЕЛОВЕК НЕ ЗАМЕЧАЕТ**

Мозг воспринимает только часть тех событий в акустической среде, которые достигают периферических рецепторных приборов внутреннего уха. Возможности восприятия определяются разрешающей способностью рецепторов по времени и частоте, скоростью передачи по нервным путям, направленностью внимания. «Звуки и свет, — писал И. М. Сеченов, — как ощущения суть продукты организации человека; но корни видимых нами форм и движений, равно как и слышимых нами модуляций звуков, лежат вне нас, в действительности» (1952, т. 1, с. 472). Человеческое ухо способно воспринять ко-

лебания в диапазоне 16—20 000 Гц, но акустические колебания могут иметь как более низкие, так и более высокие частоты, которые составляют области не слышимых человеком ультра- и инфразвуков. Это те колебательные процессы во внешней среде, которые человек не замечает, но которые могут оказывать весьма существенное влияние на различные биологические процессы. Разнообразные шумы природного и техногенного происхождения часто содержат как слышимые, звуковые частоты, так и инфра- и ультразвуковые колебания. Вообще шумы являются постоянным фоном, сопровождающим деятельность и коммуникацию человека, тем компонентом среды, который оказывает огромное влияние на слух и работоспособность человека, но зачастую не замечаются или игнорируются им.

### Ультразвук

Ультразвук, или «неслышимый звук», представляет собой колебательный процесс, осуществляющийся в определенной среде, причем частота колебаний его выше верхней границы частот, воспринимаемых при их передаче по воздуху ухом человека. Физическая сущность ультразвука, таким образом, не отличается от физической сущности звука. Выделение его в самостоятельное понятие связано исключительно с его субъективным восприятием ухом человека.

С незапамятных времен люди поражались удивительной способности животных ориентироваться в пространстве, находить сородичей, гнезда, передвигаться и охотиться в темноте. Первой экспериментальной попыткой изучения ориентации с помощью слуха были, по-видимому, исследования итальянского ученого Л. Спалланцани, проводившего опыты на летучих мышах. Новая эра в изучении неслышимых звуков животных связана с развитием точных биоакустических методов. Официальное начало ее относится к 1956 г., когда состоялся первый международный биоакустический съезд.

Известно, что свет в воде быстро поглощается. Он проникает в глубину всего на несколько десятков метров. На глубине 400—500 м под водой уже полная темнота, и в этих условиях особое значение приобретает ориентировка обитателей морских глубин с помощью высокочастотных колебаний. Чем выше частота, тем больше

проникающая способность и направленность ультразвукового излучения. Именно поэтому высокочастотный диапазон колебаний эффективно используется морскими млекопитающими — дельфинами для весьма совершенной ориентировки с помощью эхолокации, а возможно и для коммуникации. Высокая чувствительность, возможность определения самых незначительных изменений частоты в сочетании с огромным диапазоном продуцируемых звуков (более 12 октав), а также способность изменения на несколько порядков мощности и частоты повторения сигналов — все это является предпосылками совершенного приема и использования дельфинами высокочастотных подводных звуков с целью ориентации.

Биологические источники ультразвука исключительно разнообразны, так же как и способы его генерации. У дельфинов, например, нет голосовых связок, а ультразвуки возникают в специальных полостях, заполненных воздухом, благодаря вибрации стенок и перепонок при сжатии этих полостей. Жировая линза дельфинов выполняет, по-видимому, роль фокусирующего элемента, направляющего ультразвуковой пучок и регулирующего фокусное расстояние.

В технике ультразвук получают с помощью пьезоэлектрических и магнитно-стрикционных преобразователей. Наиболее распространены керамические преобразователи из титаната бария. Ультразвуковые волны получают также механическим путем. Первый ультразвуковой свисток был изобретен в Англии в 1883 г. Ф. Гальтоном. Принцип работы свистка состоит в том, что при прохождении газа под высоким давлением через полую трубку он ударяется о губу резонатора, вызывая колебания в резонансной полости трубы. Частота колебаний (до 170 кГц) определяется размерами цилиндра и губы. Интенсивность колебаний газового столба регулируется глубиной резонансной полости и величиной зазора между поршнем и стенками трубы. Мощность такого свистка невелика. Механическим источником ультразвука являются также сирены, обычно ротационного типа. Эти сирены имеют очень ограниченное промышленное применение.

Использование пьезоэлектрических преобразователей основано на эффекте, обнаруженном в 1880 г. Жаком и Пьером Кюри. Эффект состоит в том, что при деформации пластинки кварца возникают противоположные по



знаку электрические заряды. «Пьезо» по-гречески означает «давить»; электричество, возникающее при давлении, было названо «пьезоэлектричеством». Прямой пьезоэлектрический эффект — это появление электрических зарядов на гранях кварцевой пластинки при ее деформации. Однако возможен и обратный пьезоэлектрический эффект: кварцевая пластинка меняет свои размеры, если к ней подводят электрический заряд. Если же на пластинку подать переменное электрическое напряжение с частотой, равной собственной частоте колебаний кристалла, то пластинка начинает колебаться благодаря своим резонансным свойствам. Так получают ультразвуковые волны.

Среди природных материалов, используемых для пьезоэлектрических преобразователей, можно назвать в первую очередь кварц, сегнетову соль, дигидрофосфат калия. Однако малая механическая прочность пьезокристаллов стимулировала поиск новых материалов. Коллектив ученых под руководством академика Б. М. Вула нашел заменитель кварца — титанат бария. В результате специальной обработки смеси углекислого бария и двуокиси титаната происходит поляризация кристаллов титаната бария, а их диполи занимают одинаковое положение. Пьезоэлектрический эффект титаната бария в 50 раз больше, чем у кварца. Благодаря своим керамическим свойствам пластины могут быть любой формы, их можно резать, шлифовать, полировать.

Для получения ультразвука широко используются также магнитно-стрикционные преобразователи. «Стрикцио» по латыни — «сжатие». Принцип действия таких преобразователей основан на изменении геометрических размеров ферромагнитного материала при приложении к нему магнитного поля.

Ультразвук, наряду со звуком, является обязательным компонентом естественной звуковой среды. Он может возникать как гармоники высоких частот при работе промышленных механизмов и транспортных средств, он является обязательной частью биологически продуцируемых звуков для эхолокации. Ультразвук широко применяется в разных областях науки, техники, медицины.

Здесь необходимо вспомнить одно из важнейших свойств звуковой волны: чем выше частота звука, тем

короче длина волны. Для получения эха необходимо, чтобы объект, от которого отражается звук, был в 2—2.5 раза больше, чем длина падающей на него волны. Следовательно, чем меньше препятствие, которое необходимо лоцировать, тем короче должна быть длина волны, т. е. необходимо возрастание частоты колебания. К этому следует добавить, что высокочастотный звук можно сконцентрировать узким, почти параллельным пучком. И чем выше частота колебаний, тем больше концентрация звуковой энергии в таком пучке. И наконец, высокочастотный звук активно поглощается средой и поэтому распространяется на более короткие расстояния по сравнению с низкочастотным. Именно в силу всех этих причин использование высокочастотных звуков оказалось наиболее целесообразным для локализации близкорасположенных объектов. Чем выше частота, тем мельче и ближе могут быть объекты локализации.

В связи с быстрым затуханием в воздушной среде и соответственно большими энергетическими потерями ультразвуковые компоненты естественной звуковой среды вряд ли могут оказывать существенное влияние на слух человека и животных, чувствительных к частотам ниже 16—20 кГц. В то же время необходимо подчеркнуть, что исследования восприятия ультразвуковых волн человеком показали особенно высокие возможности воздействия таких волн по крайней мере в трех случаях. Во-первых, при подведении ультразвука к костям черепа возникает слуховое ощущение. Это особенно важно при повреждении звукопроводящих структур среднего уха. Ведь именно в этом случае возникает резкое ухудшение восприятия звуков, проводимых по воздуху, при сохранении чувствительности к звукам, проводимым по костям и мягким тканям головы. Во-вторых, применение фокусирующих ультразвуковых излучателей, концентрирующих высокие энергии в области схождения ультразвуковых лучей (фокальной области), позволяет воздействовать непосредственно на воспринимающие слуховые структуры, минуя звукопроводящую систему уха. Имеются данные, позволяющие говорить о перспективности использования фокусированного ультразвука в клинике для диагностики и лечения некоторых форм тугоухости. В-третьих, известно, что слепые люди обладают особой возможностью воспринимать отраженные от предметов

волны, в том числе и ультразвуковые. И. Г. Хорбенко приводит данные о возможности различения силуэтов предметов в лучах ультразвукового генератора, расположенного позади испытуемого, на глаза которого одета плотная повязка (испытуемый при этом находился в звукозаглушенной и звукопоглощающей камере). Можно надеяться, что ультразвуковое протезирование слуха, а также использование ультразвуковых волн для ориентировки лиц, лишенных зрения, будут иметь большое будущее.

## Инфразвук

Колебательные процессы с частотами ниже 20 Гц — инфразвуки — не воспринимаются слухом человека. Физическая сущность инфразвука не отличается от физической сущности звука. Однако инфразвук, как низкочастотный волновой процесс, обладает рядом особенностей. Волны низкой частоты характеризуются огромной проникающей способностью и распространяются на большие расстояния, достигающие десятков тысяч километров. Такие волны человек не слышит, но они оказывают на него определенное влияние. Это подтверждается данными о том, что низкочастотные волны оказывают значительное воздействие на состояние и поведение людей. Интенсивные низкочастотные волны могут вызывать сильную боль в ушах, нарушение работы органов равновесия. Отмечено, что действие инфразвуков в диапазоне 2—20 Гц сопровождается ощущением вращения, раскачивания, произвольным поворотом глазных яблок, чувством неудобства, тревоги, иногда страха. Различные внутренние органы человека имеют собственные частоты колебаний (резонанс) в диапазоне инфразвуковых частот, чаще 6—8 Гц. Совпадение частот инфразвука с резонансными частотами внутренних органов приводит к трагическим последствиям. Известно, что разрушительная сила инфразвука проявляется именно в тех случаях, когда его частота совпадает с резонансной частотой подвергнувшегося инфразвуковому облучению объекта. В лаборатории французского ученого Г. Гавро был сконструирован инфразвуковой свисток, диаметр которого составлял 1.5 м, а частота низкочастотного звука — 37 Гц. При работе свистка на стенах помещения, где он находился, появились трещины.

**Мы живем в мире инфразвуков.** Инфразвуковые колебания возникают при порывах ветра, движении человека и животных, при работе транспорта и промышленных объектов. Инфразвук большой интенсивности возникает при работе двигателей морских судов (13 Гц), вблизи сталеплавильных печей (6 Гц), в автомобилях, движущихся со скоростью около 100 км/ч. Морские волны вызывают изменения давления воздуха с частотой около 0.05 Гц. Мощные инфразвуковые волны (0.1—0.5 Гц) сопровождают извержения вулканов, землетрясения, цунами, приливы, штормы, смерчи и т. п.

Действие инфразвука на биологические объекты мало изучено. Однако простые соображения о возможности совпадения резонансных частот биологического объекта и инфразвука позволяют считать их опасными для здоровья человека. Некоторые результаты обследования лиц, длительное время пребывавших вблизи аэродромов и ракетных полигонов, показали, что болезненные симптомы и нарушения функций внутренних органов у этих людей были обусловлены сверхнизкими частотными компонентами звука, входящими в состав спектра шумов реактивных двигателей.

Проблема воздействия на человека инфразвуков, существующих в окружающей среде, ждет дальнейшего научного поиска и удовлетворительного разрешения. Не исключено, что решение многих загадочных явлений — от изменения общего состояния в поведении и психике людей при штормах до гибели экипажей морских судов и исчезновения самолетов — будет связано с исследованиями инфразвуковых волн.

## Шум

Научно-технический прогресс дал человечеству новые источники энергии, автоматизацию производственных процессов, огромные скорости передвижения. С появлением новых возможностей развития науки и техники человечество, однако, получило и зловещий спутник индустриализации — шум.

Шум оказывает огромное влияние на физиологические и психологические процессы. Среди наиболее раздражающих звуков можно назвать шумы реактивных двигателей, отбойных молотков, мотоциклов, различные

скрежеты. В первую очередь вредное влияние шума относится к органам слуха. Вследствие непрерывного воздействия на слух людей интенсивного шума на производстве возникает профессиональная глухота или резкая потеря слуха. В начальной стадии заболевания отмечается звон или шум в ушах, постепенно уменьшается чувствительность к высоким частотам. В дальнейшем потеря слуха распространяется и на более низкие частоты — частоты речевого диапазона. В этом случае проявляется социальная опасность шума — он обуславливает возникновение ситуации, при которой оказывается невозможным использование речевой деятельности для сохранения контактов между людьми.

Под влиянием шума изменяется и общее состояние человека — появляются утомляемость, раздражительность, ухудшается сон. Сам по себе факт профессиональной глухоты не нов. Еще в 1567 г. немецкий врач Ф. Парацельс описал профессиональную потерю слуха у горнорабочих. В 1700 г. итальянский ученый Б. Рамаццини отмечал изменения общего состояния и глухоту, развивающиеся у рабочих рудных предприятий, мельниц и у чеканщиков. Известно, что английский адмирал лорд Родни на 14 дней лишился слуха после одновременного выстрела 80 бортовых пушек его корабля в 1782 г.

Американские исследователи показали, что жители крупных городов и промышленных центров страдают значительно большим возрастным снижением слуха, чем сельские жители, лишенные «прелестей» цивилизации в виде промышленных и транспортных шумов. А ведь уровень подобных шумов достигает 80—120 дБ! И это при том, что порог болевого ощущения при действии звука составляет 130—140 дБ. Вот один из многочисленных случаев появления интенсивных шумов в связи с введением в строй промышленных объектов.

В городе Даксфорде построили газовую турбину, вырабатывающую 12 000 кВт и оглашающую город громким ревом интенсивностью 136 дБ в диапазоне частот от 20 до 50 Гц. В этом диапазоне низкие частоты оказывают сильнейшее влияние не только на слух людей, но и на их различные биологические функции. Жалобам местных жителей не было конца, и городские власти построили 12-метровую звукоотводящую башню, внутри обшитую звукоотводящими материалами. Но эта мера не помогла,

шум оставался достаточно интенсивным. Тогда обратились за помощью к ученым — кембриджским физикам и инженерам во главе с М. Суинбенксом. И ученые попробовали осуществить старую поговорку «клин клином вышибают»: для борьбы с шумом был использован антишум. Получение антишума обеспечивала установка, состоящая из микрофонов, электронного микропроцессора и репродукторов. Микрофоны, находящиеся внутри звукоотводящей башни, улавливают шум турбины и информацию о звуковых волнах, составляющих шум, передают микропроцессору. Он анализирует полученную информацию и выдает данные, которые по своей сути можно назвать описанием «вывернутого наизнанку» шума. Здесь мы имеем дело с зеркальным изображением волны, которая поступает в микрофоны, т. е. со звуковыми волнами с противоположной, сдвинутой на  $180^\circ$  фазой колебаний. Получив команду от микропроцессора, мощные громкоговорители, расположенные у выхода из башни, издают звуки, которые благодаря интерференции с промышленными звуками, противоположными по фазе, гасят интенсивный промышленный шум.

В последние десятилетия человечество вступило на путь активной борьбы с шумом. Предпринимаются серьезные попытки измерения уровня и частотного состава шумов, их структуры с целью определения повреждающего воздействия и способов борьбы с ним. И хотя шум часто относится к числу слуховых раздражителей, к которым человек «привыкает» и перестает замечать, именно этот, незамечаемый раздражитель приносит огромный ущерб не только здоровью отдельных людей, но и экономике в целом.

## АКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ ЖИВОТНЫХ

На рубеже 20-х годов нашего века благодаря разработке точной электроакустической аппаратуры появилась возможность количественного анализа акустических сигналов. Развитие и расширение областей применения техники записи и анализа звуков позволили начать изучение не только речи человека, но и звуков, продуцируемых животными. Первая попытка такого рода исследования относится к концу XIX в., когда натуралист А. Ландуа выпустил в свет книгу «Голоса животных», а английский

естествоиспытатель В. Скадер записал в музыкальной форме стрекотание сверчков и кузнечиков. Однако возникновение и развитие области знания, называемой в настоящее время биоакустикой, относится лишь к середине нашего века. Несомненную роль в ее развитии сыграло появление визуализации акустических процессов, их запись в виде изменения спектра во времени. Книга Р. Поттера «Видимая речь», вышедшая в свет в 1947 г., ознаменовала начало нового периода анализа сложных звуков, и в первую очередь биоакустических сигналов.

Объективное изучение биоакустических сигналов как начального звена линии акустической связи в сочетании с изучением слухового анализа этих сигналов как конечного элемента этой линии является неперенным и необходимым фундаментом для построения моделей опознавания сложных звуков и формирования адекватного поведения.

## Насекомые

Не будет большим преувеличением, если сказать, что звуки насекомых — одни из наиболее древних на Земле звуков биологического происхождения. Именно эти звуки на протяжении миллионов лет с девонского периода заполняли воздушные пространства Земли.

Песни различных насекомых представляют собой ритмические последовательности, которые оцениваются человеком с помощью таких сравнений, как стрекотание, трель, дробь, постукивание. Попытки описания звуков насекомых с помощью чисто человеческих понятий встречаются не только в обыденной жизни, но и в научной литературе. Такие попытки сделаны, например, Ч. Дарвиным, который, будучи в Бразилии, описал звуки бабочек как «щелкающие звуки, подобные треску при движении зубчатого колеса под пружинной защелкой».

Исполнение песни является прерогативой самца, тогда как самка значительно молчаливее. Есть насекомые, которые очень «говорливы». Например, цикада, даже попав в руки человека, продолжает свою ритмическую песню. Сверчки, кузнечики и саранча, наоборот, обрывают пение при малейших признаках опасности. Пение самцов соотносится с брачным периодом, с их способностью к спариванию. Говоря о функциональном смысле звуков насекомых, на первое место необходимо поста-

вить их значение для продолжения рода. И это неудивительно, если учесть, что весь период зрелости насекомого ограничен всего 2—4 неделями. После спаривания сигналы прекращаются, и возобновление вокальных способностей оказывается в прямой зависимости от нового брачного периода насекомого. Самка выбирает из хора самый громкий голос и, соответственно, того самца, который поет громче всех. Чем громче пение самцов, тем выше двигательная активность самки в поисках партнера. Не в этом ли важнейшее биологическое значение «хора» самцов в брачный период?

«Призывная» и «брачная» песни насекомых видоспецифичны, и именно благодаря этому почти исключается возможность спаривания насекомых, относящихся к различным видам. Самцы комаров, например, в любом шуме улавливают чувствительными участками антенн звук, частота которого составляет 500—550 Гц. А это значит, что антенны самца вибрируют в унисон с движениями крыльев самок.

Звукопродуцирующий аппарат насекомых связан, как правило, с крыловыми или летательными мышцами. Способ получения звуков у большинства насекомых — трение различных частей хитиновой оболочки. Древесные сверчки, зеленые и длинноусые кузнечики извлекают звуки посредством трения стрекотательного канатика у основания одного надкрылья о зубцы на другом крыле. При поднимании вверх дрожащих оснований надкрыльев возникает резкое вибрирующее движение. Оно и является причиной возникновения звука. Некоторые виды саранчи издают звуки посредством трения стрекотательной жилки, расположенной на крыльях и стрекотательного канатика на голени. У цикад звуки возникают в тимбаках, расположенных по обеим сторонам тела на уровне его середины. Эти полости, наполненные воздухом, напоминают барабаны и служат резонаторами звуков. Звуки возникают при сокращении мышц, приводящих в колебательное движение барабанные мембраны. Каждая из этих мышц иннервируется всего одним нервным волокном, выходящем из среднегрудного ганглия. Считается, что ритм сокращения мышц зависит от нейрона — общего водителя ритма, который разряжается с частотой, в два раза превышающей частоту импульсов в мотонейронах и поочередно активирует мышцу с каждой стороны тела



насекомого. Реже звуковые сигналы возникают в результате постукивания по субстрату разными частями тела. Например, жук-часовщик производит щелкающие звуки ударом головы о дерево.

Таким образом, у многих насекомых органы звукопродукции, полета и ходьбы идентичны. Именно ритмическая активность и особенности крыловых мышц определяют характерные параметры сопровождающих их звуков. Это не только свидетельствует об общих механизмах различных видов двигательной деятельности, но и заставляет искать связь между «демонстрациями» и «танцами» в полете и значением сопровождающих их звуковых сигналов.

Всегда считалось, например, что пчелы-фуражиры, нашедшие корм, сообщают о месте его расположения с помощью танца. Оказалось, что детали танца насекомые отлично распознают на слух. Был проведен такой опыт. На «танцплощадку» подавался только звуковой сигнал, сопровождающий танец разведчицы, танцующей же пчелы не было. После завершения звуковой программы пчелы послушно полетели к кормушке, о которой сигнализировали звуки «танца» отсутствующей пчелы-разведчицы. Исследования показали, что волоски-сенсиллы, расположенные на голове пчелы, являются чувствительнейшими приемниками частот и длительностей звуков, возникающих во время танца разведчицы.

Другой, не менее показательный пример. При полете саранчи возникают звуки с частотой 17—20 Гц, которые имеют важное значение для поведения насекомых. Если проиграть эти звуки, записанные на магнитную ленту, стая саранчи взлетает. Животные с поврежденными органами слуха не способны подняться в воздух при действии такого звука. А это значит, что сам звук полета стаи является мощнейшим акустическим раздражителем, определяющим поведение каждого насекомого в отдельности и стаи в целом.

### Морские беспозвоночные и рыбы

Даже в «мире безмолвия» морей и океанов количество звуков, издаваемых водными животными, необыкновенно велико. Многие из этих звуков являются специальными

сигналами связи, определяющими многочисленные формы поведения животных.

Еще Аристотель отмечал, что колебательные движения, которые могут быть источником звуков, создаются рыбами при трении жаберных пластинок, а также при движении плавательного пузыря и внутренних органов. Рыбаки, прослушивавшие воду с помощью весла, подтверждали, что рыбы издают массу звуков. Однако, несмотря на множество подобных фактов, официальное признание подводной звуковой коммуникации животных относится только к 40-м годам нашего века. Оно было обусловлено развитием гидроакустики и применением гидрофонов для прослушивания и записи звуков.

Морские беспозвоночные создают особо сложные проблемы для исследователей. До сих пор не выявлена система акустической сигнализации, так как при движении этих животных вследствие большой плотности водной среды возникает масса звуков высокой интенсивности. Не выяснены также структуры, являющиеся приемниками акустической энергии. Исследования простейших, губок, кишечнополостных и медуз пока не дали результатов, указывающих на наличие у них акустического приема. У кольчатых червей на стенках брюшной полости расположено множество чувствительных клеток, среди которых имеются так называемые слуховые пузырьки (статоцисты). Параподии снабжены щетинками и проприорецепторами. При прикосновении и подаче голоса человека, равно как и музыки, содержащих низкочастотные составляющие, обнаружены реакции этих образований.

К сожалению, измерений звуковых полей в этих опытах проведено не было.

Иглокожие располагают множеством рецепторов, которые реагируют на прикосновения. Морские звезды и морские огурцы, например, хорошо реагируют на колебания воды при постукивании по аквариуму. Описано, что вододлазы, работавшие у берегов Австралии, слышали отчетливые звуки вблизи дна, заселенного морскими ежами. Однако эксперименты, направленные на выяснение механизмов образования и восприятия звуков у этих животных, до сих пор не проводились. Известно, что и моллюски (хитоновые, брюхоногие и пластиножаберные) реагируют на прикосновения и водные течения, но и здесь мы ничего не можем сказать об условиях акустического

приема у этих животных, поскольку отсутствуют соответствующие экспериментальные данные.

Среди членистоногих только десятиногие ракообразные обладают специальными устройствами для образования звуков. Слуховой пузырек ракообразных считается рецептором силы тяжести, а нервные окончания в нем реагируют также на колебания твердой внешней среды (субстрата). Имеются сведения о восприятии этими животными водных течений с помощью органов, расположенных в различных участках тела у основания щетинок.

Звуки подводного мира, прослушанные людьми, описываются с помощью терминов и сравнений, известных из повседневного опыта. Это гудение, трещание, кудактанье, скрежетание, стон, свист, вой, звук барабана, щебетание. Звуки самца факаха — обитателя вод у Багамских островов — в период спаривания, например, напоминают вой громкой сирены, а в период охраны икры — грубое рычание. Они содержат колебания с частотой около 6000 Гц и являются одним из самых высокочастотных сигналов, зарегистрированных у рыб.

Анализ звуков и поведения рыб, сопровождающего звукоизлучение или им обусловленное, позволяет во многих случаях идентифицировать их биологическое значение. Это сигналы «недовольства», «тревоги», «агрессии», «призыва», «охраны» и др. Интересно отметить, что часть звуков, которые издают водные животные, записана, но не идентифицирована. Например, известен звук «зверя Барни». Барни установил, что один из «голосов моря», который носил стойкий периодический характер, должен принадлежать животному,двигающемуся по кругу. Однако само животное, явившееся источником такого звука, не было обнаружено. Другой любопытный пример звука, природа которого осталась неизвестной. Во многих местах Тихого и Атлантического океанов зарегистрирован периодический низкочастотный звук. Его частота составляет 20 Гц, звук слабо затухает с увеличением расстояния до него и при прослушивании напоминает телеграфное сообщение, воспроизведенное на большой скорости. Впервые запись этих сигналов была сделана в 1951 г. в районе Бермудских островов.

Большинство звуков, зарегистрированных под водой, сопровождает различные виды деятельности рыб (двигательную, пищедобывательную, оборонительную и др.).

Лишь некоторые звуки являются истинными сигналами связи. Расшифровка и практическое использование этих сигналов является увлекательной задачей будущих исследований.

В настоящее время звуки рыб разделяются по ряду критериев: по механизмам их образования, по связи с различными формами поведения, по физическим характеристикам. Звуки, издаваемые стридуляционными органами, например, возникают в результате трения составных частей ротового аппарата (зубов, костных пластинок челюстей), подвижных сочленений скелета, а также косточек веберова аппарата (или слуховых косточек). Усиленные плавательным пузырем, все эти звуки имеют характер ударов или скрежетов. Кроме того, существуют и специализированные стридуляционные органы, представляющие собой лучи спинных и грудных плавников с поперечнополосатой мускулатурой. При трении этих лучей возникает высокий звук, похожий на скрип.

Плавательный пузырь, который приводится в движение изменением натяжения барабанных мышц, расположенных по обеим сторонам тела рыбы, является источником звуков, что известно исследователям с 1864 г. Французский исследователь Ж. Моро раздражал нерв, идущий к мышцам плавательного пузыря морского петуха, и отметил, что при этом возникают ворчащие звуки, характерные для этих рыб. Он обнаружил, что звуки возникают в результате сокращения мышц, которые в свою очередь приводят к движениям плавательного пузыря. Последний, кроме того, резонирует, усиливая вибрации, возникающие в теле рыбы. У различных рыб звуки, возникающие при сокращении мышц и движении плавательного пузыря, имеют различные оттенки. Они, например, напоминают гулкие удары (у ершей) или барабанную дробь (у пресноводного барабанщика).

По характеру поведения, сопровождающего звукоизлучение рыб, звуки обычно соотносятся с процессом еды, газовым обменом и движением. «Звуки питания» обычно являются непроизвольными и сопровождают акт принятия пищи. Они связаны с захватом, перетиранием, проталкиванием добычи. Зависят они и от качества пищевого материала. «Звуки обмена» сопровождают регулировку давления внутри плавательного пузыря и кишечника, а так-

же акт дыхания. Все эти виды деятельности возникают в результате изменения давления, содержания кислорода в среде, температуры и солености воды. «Звуки движения» появляются при движении жаберных покрывек, скелетных сочленений и определяются связанными с ними гидродинамическими явлениями. Эти звуки видоспецифичны и часто используются для определения скоплений промысловых рыб.

Вопрос о корреляциях между звуковой продукцией и поведением рыб в последние годы подвергается интенсивным исследованиям. Для экспериментального изучения влияния звуков на поведение рыб использовались естественные звуки, записанные на магнитной пленке, а затем воспроизведенные. Так, при моделировании брачного поведения в период нереста звуки, издаваемые самцами, вызывали изменение двигательной активности рыб. Самцы охотно приближались к звуковому источнику, самки — только тогда, когда имели в поле зрения самца. Определенные звуки самцов («быстрые серии ударов») побуждали к увеличению агрессивности доминирующего самца, ускоряли уход покоряющегося самца, уменьшали активность самца при ухаживании, но увеличивали двигательную активность половозрелых самок. «Мурлыканье» также усиливало агрессивность доминирующего самца и вместе с тем увеличивало активность его ухаживания, одновременно снижая активности движения половозрелых самок и тем самым удерживая их около самца.

Описаны и другие функциональные эффекты звуков. Например, известны звуки, способствующие привлечению самок к гнезду и являющиеся «территориальными сигналами». Самец петропис при охране территории издает глухие звуки типа ударов для отпугивания сородичей. При общении с самкой тот же самец издает другие звуки, напоминающие нежное мурлыканье.

В настоящее время подводная биоакустика представляет собой бурно развивающуюся область знаний. Длительное отсутствие данных о «голосах моря» было, очевидно, обусловлено тем, что звук на границах раздела сред с резко различным акустическим сопротивлением полностью поглощается или отражается. Аквалангисты, работающие в подводных условиях, были лишены способности слышать подводные звуки в связи с наличием воздуха в наружных слуховых проходах. Прогресс, ха-

рактизирующий в последние годы науку о звуках подводных животных, объясняется общим расширением исследований, связанных с освоением пространств Мирового океана.

## Амфибии

Наиболее «голосистыми» среди существующих в настоящее время форм земноводных являются бесхвостые амфибии. Подходит весна, и молчаливые головастики отрачивают лапки и теряют плавательный хвост. На берегах прудов и болот каждую весну лягушки исполняют громкую хоровую симфонию. Всякий натуралист может восхищаться и поражаться мастерству этих маленьких певцов. А поскольку разные виды лягушек включаются в пение в разные периоды весны, то можно по их голосам определять наступившие изменения в природе: потепление воды, рост трав, появление первых цветов, присоединение новых видов цветов к яркому весеннему букету...

Наиболее известным звуком амфибий является брачный призыв, который обычно издают самцы. Он служит сигналом для сбора движущихся к размножению самок. Отдельные физические параметры брачного призыва зависят от многих условий — от температуры, влажности, наличия или отсутствия атмосферных осадков. «Сигнал освобождения» издают самцы и отметавшие икру самки. Это предупредительный сигнал, который по физическим параметрам напоминает искаженный брачный призыв. Такой звук животное издает в ответ на любое прикосновение к нему.

При повышенной влажности или дожде амфибии исполняют громкую «песню дождя». Известен также «крик бедствия», издаваемый животным, пойманным хищником, например змеей. Пронзительный крик схваченной лягушки — и все ее сородичи прыгают в воду. Проходит немало времени, пока воцаряются первоначальные и обычные для скопления лягушек шум и пение. Достаточно, однако, малейшего шороха в кустах, чтобы хор умолк. Хоровое пение лягушек не беспорядочно, вступление певцов осуществляется в строгой последовательности. Так, в группах квакш самцы поют по очереди, в определенном порядке. Но значение такого поочередного пения не выяснено.

Голос амфибий продуцируется при выталкивании воздуха из легких через гортань в ротовую полость и голосовые мешки. Таким образом, при выдохе, а иногда при вдохе голосовые связки приходят в колебательное движение, создающее звук. Последний усиливается за счет голосовых мешков, представляющих собой резонаторы. Индивидуальные различия звуков лягушек одного вида минимальны, межвидовые различия очень велики. Даже малотренированный человек легко отличит звуки древесной лягушки, похожие на щебетание птиц, от трели бородавчатых жаб, а тем более от резкого кваканья весенних квакш.

Безногие амфибии, ведущие водный образ жизни, вообще не располагают ни голосовым аппаратом, ни другим каким-нибудь средством для генерации звуковых сигналов. Хвостатые амфибии в большинстве своем не имеют голоса, хотя некоторые виды, например саламандры, издают звуки, напоминающие писк, свист, лай, мычание.

## Рептилии

Большая часть современных рептилий не имеет специализированного голосового аппарата. Голос есть, однако, у гекконов, хамелеонов и крокодилов. Звуки они производят при выдохе воздуха из легких. У некоторых животных слизистая гортани образует складку, которая колеблется благодаря действию струи воздуха. У змей при шипении уплощается шейный отдел и растягивается трахея, которая служит резонатором. Некоторые змеи не имеют голосовых структур, но издают громкие звуки за счет стридуляционных механизмов. К ним относятся американские, африканские и азиатские гадюки, аризонский аспид, африканские яйцееды, гремучие змеи, сцинковые гекконы. Чешуя этих животных в определенных условиях громко шуршит, издавая угрожающие звуки.

Голосовые связки есть только у крокодилов. Натуралисты хорошо знают различные типы звуков этих животных, но биоакустическое описание сигналов крокодилов в литературе отсутствует. Звуки рептилий вообще мало изучены. Это связано, вероятно, с недостаточно развитой звуковой сигнализацией внутри этого класса животных.

Считается, что функциональное значение звуков рептилий состоит в предупреждении и отпугивании, привлечении противоположного пола и охране территории.

## Птицы

Наиболее богатый звуковой репертуар среди наземных позвоночных животных отмечается у птиц. Каждый вид располагает своим видоспецифическим репертуаром звуков, включающим до 18 песен. Каждая песня исполняется в определенной ситуации.

Часто известность птицы объясняется не ее внешним видом, а вокальным репертуаром. Услышав пение соловьев или дроздов, которые признаны самыми знаменитыми певцами во всех уголках земного шара, трудно себе представить, что каскад удивительно красивых, мелодичных звуков издается небольшими, серо-коричневыми, малозаметными птичками. Немало поэтических произведений посвящено пению этих птиц, массу восхищения и удивления вызывают их песни. Считается, что видовой репертуар большинства птиц развивается без подражания. В основе песни взрослой особи обычно лежат «поднесни» или крики птенцов (например, у чаек, у домашних цыплят). Наибольшее внимание исследователей привлекают песни, возникающие при образовании брачной пары и при защите территории в период размножения. Репертуар самца и самки существенно различаются, а песни особей одного пола имеют значительное сходство. Некоторые птицы, например попугаи, обучаются продуцированию различных звуков путем подражания и имитации. Неизвестно, однако, насколько широко пользуются этими способностями попугаи, живущие на воле.

Сложные песни птиц состоят обычно из трех частей (строф), которые включают звуки широкого диапазона частот. Так, у лесного дрозда диапазон частот находится в пределах от 1640 до 8900 Гц, у зяблика — от 2000 до 8000 Гц. Частота каждой строфы меньше предыдущей, а в каждую строфу входит три-восемь отдельных, частотно-модулированных звуков. Песня заканчивается «рощерком», и ее общая продолжительность составляет около 3 с. Отдельные части песни могут иметь множество вариаций, хотя характер песни в целом сохраняется. Каждая



особь способна исполнять до 6 песен такого вида. Обычно все они четкие по структуре и оранжировке.

Лучше всего изучены песни и крики различных видов воробьиных птиц, характеризующиеся, в частности, существенными отличиями. Сходство различных видов наблюдается только в крике тревоги. Исследователи считают, что этот крик возникает в результате обучения, на основе подражания. Крик тревоги представляет собой почти чистый тон в диапазоне частот от 6000 до 9000 Гц, не имеет частотного всплеска вначале, интенсивность его одинакова на всем протяжении — до 1 с. По мнению известного своими биоакустическими исследованиями американского ученого Р. Марлера, такие крики не только имеют значение как «предупреждающие» в межвидовой коммуникации, но и отличаются трудностью в локализации их хищником. Их физические свойства таковы, что почти исключают подобную возможность: частота их слишком высока, чтобы расстояние можно было оценить по сдвигу фазы сигнала, и слишком мала, чтобы оценить его по разнице интенсивностей звуков, приходящих на правое и левое ухо.

Помимо голосовых сигналов, источником которых является нижняя часть гортани, птицы производят множество сигналов, которые, не будучи связанными непосредственно с голосообразованием, имеют несомненное значение в организации акустических форм поведения. Это, например, «дробь» куропатки в результате стука крыльев по стволу дерева, ритмическое постукивание клюва дятла по стволу. По мнению ряда исследователей, перестукивание самца и самки дятла укрепляет их брачные узы и служит согласованию выбора места для гнезда.

Особое внимание в специальных работах обращается на так называемые «эффективные признаки» песни, т. е. на те физические параметры, сочетание которых при прослушивании птицами того же вида приводит к возникновению определенных, ситуационно обусловленных форм поведения. В качестве примера могут быть приведены результаты исследования признаков песни американской овсянки. Песня этой птицы состоит из серии чистых тонов. Синтезированные на основании знания физических параметров, песни американской овсянки давали прослушивать диким птицам. Оценивали такие формы поведения, как «приближение», «атака» и «ответная песня».

Оказалось, что для того чтобы песня была эффективной, т. е. чтобы в ответ возникала одна из названных форм поведения, она должна была состоять из неизменных чистых тонов без гармоник. Длительность всей песни могла меняться только в ограниченных пределах, а интервалы между отдельными составляющими должны были быть обязательно меньше известного определенного значения. Оказалось также, что изменения высоты тонов в последовательных звуках меньше значимы, чем интервалы и длительности. Частота повторения звуков могла варьировать в определенных пределах. Малозначимыми оказались громкость и продолжительность песни.

### Млекопитающие

Звуковые сигналы млекопитающих, так же как и у других животных, отличаются исключительным разнообразием. Несмотря на активные усилия специалистов разных областей знания, данные, изложенные в обширной научной литературе о биоакустических сигналах различных представителей этого класса животных, не дают исчерпывающего ответа на вопросы о сигнальном значении звуков и об их роли в процессе социальной коммуникации. Описываются звуки, связанные с пищевым, агрессивным, оборонительным, половым, материнским поведением, звуки, издаваемые в процессе охраны и защиты территории, предупреждающие, ориентировочные и другие. Многие из исследованных сигналов детально изучены по физическим характеристикам, некоторые — оцениваются с точки зрения их сигнального значения. Обсуждаются возможные врожденные и приобретенные в процессе обучения и подражания компоненты этих звуков. Рассматриваются «дискретные», т. е. резко различающиеся по акустическому и семантическому содержанию звуки, а также «непрерывные ряды» звуков, характеризующиеся плавными переходами акустических свойств в функционально резко различающихся звуках, сопровождающих разные формы поведения.

На сегодняшний день, пожалуй, наиболее четко разделены сигналы, служащие целям активной локации объектов (эхолокации) и сигналы, соотносящиеся с коммуникативными аспектами поведения.

История открытия эхолокации у летучих мышей насчитывает около двух столетий. В 1793 г. итальянский ученый Л. Спалланцани опубликовал наблюдения, согласно которым летучие мыши издают своеобразные ритмические звуки. Обнаружение слухом этих звуков дает ей возможность избежать препятствия в темноте. В 1798 г. швейцарский энтомолог Ш. Жюрин опубликовал результаты своих наблюдений, свидетельствующих о том, что именно слух летучих мышей помогает им обнаруживать и избегать препятствия, тем самым подтвердив более ранние данные итальянского ученого.

В течение последующих 125 лет исследователи ничего нового не добавили к этим первым наблюдениям. Более того, возможность акустической локации вообще была предана забвению. С 1799 г., после смерти Л. Спалланцани, изучение данных, свидетельствующих об участии слуха в акустической ориентации летучих мышей, практически прекратилось. В адрес немногочисленных сторонников теории акустической природы эхолокации летучих мышей звучала критика. Характер этой критики был подобного уровня: «Если летучие мыши видят своими ушами, то не слышат ли они своими глазами?». В начале XIX в. Ж. Кювье, авторитетный и широко образованный французский зоолог, выдвинул тактильную теорию ориентации, согласно которой удивительные способности летучих мышей огибать препятствия определились чрезвычайно развитым у них чувством осязания.

Только в 1920 г. английский нейрофизиолог Х. Хартридж на основе наблюдений за поведением летучих мышей в темноте выдвинул предположение о возможности локации этими животными звуков высокой частоты, находящихся в диапазоне, не воспринимаемом ухом человека. Эта гипотеза, очень интересная сама по себе, не была подтверждена соответствующими экспериментами. Сам автор ее больше не занимался этим вопросом, а другие ученые не интересовались проблемами акустической локации объектов. Около 20 лет в литературе эти вопросы не освещались. И только Д. Гриффин, еще будучи студентом Гарвардского университета, в 1938 г. обнаружил звуковые волны, издаваемые летучими мышами. Эти волны очень высокой частоты были обнаружены с по-

мощью специального прибора — детектора, сконструированного физиком Г. Пирсом для изучения ультразвуковых волн. Результаты опытов с выключением различных органов чувств летучей мыши в сочетании с анализом продуцируемых этими животными ультразвуковых сигналов, проведенных Г. Пирсом, Д. Гриффином и Р. Галамбосом в 1938—1942 гг., блестяще подтвердили гипотезу Л. Спалланцани. Итак, потребовалось полторы сотни лет, чтобы дать жизнь этому открытию итальянского ученого.

В соответствии с многочисленными литературными и собственными экспериментальными данными, Э. Ш. Айрапетьянц и А. И. Константинов выделяют 4 типа локационных сигналов, характерных для летучих мышей: 1) короткие шумоподобные сигналы без частотной модуляции; 2) короткие частотномодулированные звуки; 3) сигналы короткой или средней длительности — «комбинированные» — с постоянным частотным составом в первой половине и с частотной модуляцией во второй половине звука; 4) сигналы большой длительности с постоянным частотным составом на большей части и заключительной частотномодулированной частью. Частотные диапазоны звуков различны у разных видов летучих мышей — от нескольких десятков до сотни тысяч кГц.

Помимо летучих мышей, эхолокация обнаружена у ночных птиц гуахаро и стрижей салаган, а среди млекопитающих — у насекомоядных и грызунов. Землеройки привлекли внимание исследователей в связи с тем, что зрительный анализатор у них слабо развит по сравнению с другими животными. Они издают звуки высокой частоты (до 60 кГц) при попадании в незнакомую обстановку. Структуры среднего уха у землероек устроены таким образом, что можно предположить их специальную приспособленность к восприятию высокочастотных звуков. Лабораторные исследования показали, что в темноте землеройки издают короткие (0.75—9.5 мс) и длинные (0.33 с) звуки с частотами заполнения от 26 до 60 кГц. Не исключается также возможность использования ими звуков с целью эхолокации, не только ультразвукового, но и звукового диапазона. Поведение этих животных в естественной обстановке, неблагоприятной с точки зрения применения акустической локации (узкие ходы земляных нор, густая растительность и т. д.), практически не исследовано.

Мадагаскарские щетинистые ежи (тенреки) при ориентации издают эхолокационные сигналы — щелчки длительностью 0.2—1.3 мс, с разной частотой заполнения, причем обнаруживается частотная модуляция (5—17 кГц). При выключении тактильной, зрительной и обонятельной рецепции ежи-тенреки способны ориентироваться. Их звуки описаны как чихи, скрипы, фыркание, щебетание и т. д. При закрывании слуховых проходов эхолокационные способности животных пропадали и они утрачивали возможность ориентироваться. Изучение слуха ежей методом условных рефлексов показало, что животные воспринимают звуки широкого диапазона частот — от 0.25 до 45 кГц. В условиях ограниченного использования других органов чувств слух этих животных, вероятно, воспринимает отраженные звуки для акустической ориентации.

Многочисленные данные, полученные при исследовании слуха и звуковых сигналов грызунов, ряд опытов с акустической локацией без использования других дистантных органов чувств позволяют считать, что некоторые мелкие грызуны используют для ориентировки эхолокацию. Первые эксперименты на белых крысах показали, что слепые крысы ориентируются в лабиринте благодаря оценке отражаемых от его стен звуков, издаваемых животными — фырканий, чиханий, скрежетания зубов, щелканий, а также звуков ультразвукового диапазона. Звуки частотой 19 и 29 кГц характерны для визга крысы, а частотные компоненты в диапазоне 21—27 кГц отмечаются даже в звуках животных, издаваемых в спокойном состоянии. При агрессивном поведении звуки достигают частоты 50 кГц, а для подчиненной крысы характерны звуки в узкой полосе частот в зоне 22 кГц.

Исследование материнского поведения грызунов показало, что их детеныши издают очень высокочастотные звуки — порядка 100 кГц, причем эти высокие частоты характерны для звуков детенышей разных животных: белой крысы, рыжей полевки, домового и желтогорлой мыши и др. Подобные звуки вызывают быструю реакцию самки, состоящую из серии стереотипных действий, объединяемых под общим названием «материнское поведение». В условиях зрительного ограничения животные ориентируются по звукам детенышей.

Эхолокация играет существенную роль в жизни морских млекопитающих — зубатых китов (дельфинов). Пер-

вые данные о воздействии ультразвука на поведение дельфинов относятся к 1933 г. Было обнаружено, что при включении эхолота стадо дельфинов уплывало. Специальные исследования ориентационных способностей дельфинов, предпринятые в 1958 г. американским ученым У. Келлогом, показали, что дельфины легко избегают препятствий толщиной в 5 см, расположенных на расстоянии 2.4 м друг от друга в мутной воде и в полной темноте. Впоследствии оказалось, что ослепленные животные могут избегать проволочных препятствий толщиной 0.5 мм, находящихся на расстоянии 1 м друг от друга. Предел локационных возможностей дельфинов был определен толщиной проволоки 0.2 мм.

Поскольку вода является прекрасным проводником звука и поглощение энергии в ней значительно меньше, чем в воздухе, а скорость распространения звуковых волн в 5 раз больше, то совершенно очевидно, что для эхолокации необходимы звуки чрезвычайно высокой частоты.

В первых работах, посвященных описанию сигналов дельфинов, классификация основывалась на тех ощущениях, которые издаваемые звуки вызывали при их прослушивании у человека: это щелчки, свисты, скрежеты, вздохи, трели, вой, мычание и т. п. Американский исследователь Ф. Лилли предложил классификацию звуков по спектральным характеристикам и соотнес их с ситуацией, в которой данные звуки возникают. Это узкополосные свисты звукового диапазона частот (4—20 кГц), используемые преимущественно для коммуникации между особями. Это также широкополосные сигналы типа щелчков, издаваемые при эхолокации объектов. И наконец, это сложные многокомпонентные по спектру волны высокой амплитуды, которым приписывается эмоциональное и отчасти коммуникационное содержание. Спектральный состав звуков позволил выявить частотные компоненты до 210 кГц, хотя максимум спектральной энергии соотносится с областью 20—50 кГц.

Приемы, используемые дельфинами при определении местонахождения пищи и ловли рыбы на протяжении уже около 50 млн. лет, были недавно «заново придуманы» человеком и реализованы в конструкциях, сочетающих свойства сонара и эхолота и применяемых для измерения глубины объекта с помощью эха.

Исследования акустического поведения морских млеко-

**питающих** привлекают внимание многих исследовательских коллективов. Как уже отмечалось, эти животные располагают богатейшим репертуаром сигналов связи и элокации. Более того, они способны имитировать различные звуки, и в частности человеческую речь. Именно на этом основании высказываются оптимистические точки зрения о возможности обмена информацией между человеком и дельфином и обсуждаются перспективы практического использования некоторых способностей дельфинов, например для поиска и ловли рыбы.

## Сигналы акустического общения

Г. Темброк дал наиболее подробную классификацию звуков млекопитающих. Как и всякая классификация, она достаточно условна и во многих положениях не бесспорна. В ней выделяются сигналы четырех групп: 1) связанные с репродуктивным поведением, 2) обусловленные выращиванием детенышей, 3) звуки детенышей, 4) сопровождающие поведение животных в сообществе.

В связи с репродуктивным поведением в качестве примера можно привести территориальные сигналы, смысловое содержание которых — заявка на собственную «квартиру». Имеются также специальные «предупредительные» сигналы, которые оповещают о вызове соперника-самца на борьбу. Обычно это громкие, шумовые, трубящие сигналы. Такие сигналы известны у волков, песцов, лис, оленей. Брачные звуки отличаются четко выраженными ритмами. У лис и песцов, у некоторых видов волков такие звуки представляют собой строфически структурированный лай. Длительность строф и отдельные компоненты (части) лая индивидуально различаются, они изменяются в зависимости от внешних условий и состояния животного. Сигналы брачных партнеров обычно следуют друг за другом: начинает один партнер, ему немедленно отвечает другой, создавая своеобразный «любовный дуэт». Такие диалоги описаны у бобров, косуль, лошадей, кошек.

Даже самые молчаливые самки начинают издавать различные звуки в период выращивания молодого поколения. Известны сигналы, предупреждающие детенышей об опасности (например, у лисиц, песцов, мартышек, павианов). Описаны звуки призыва детенышей к пище. Это, как правило, ритмические, четкие звуки. Считается, что

они используются самками и для того, чтобы заблудившиеся детеныши находили дорогу к матери. Детеныши также не остаются молчаливыми. Они призывают родителей звуками, обычно длительными, содержащими узкую полосу частот высокого диапазона. Такие звуки побуждают родителей действовать. Лисята, например, призывают самца к переносу пищи в то место, где они находятся. Когда лисенок впервые выходит из норы, он издает звуки, которые стимулируют лису-мать на розыск и перенос детеныша в гнездо.

Лучше всего изучены сигналы тревоги грызунов, ведущих групповой образ жизни. Описано несколько типов сигналов тревоги. Одни оповещают о появлении воздушного, другие — наземного хищника. Известны разнообразные сигналы предупреждения и тревоги и у обезьян — животных со сложно организованной общественной структурой. Именно для животных со сложной групповой организацией характерны сигналы голосового контакта, которые, вероятно, регулируют отношения между животными в сообществе. Особенно сложны такие контакты у приматов, а также хищников — волков, лисиц, песцов. Иногда животные «говорят хором», издавая звуки, которые человек описывает как рев львов, вой волков, пение гиббонов и шимпанзе. Такие типы звуков, как правило, связаны с территориальными притязаниями — защитой занятой местности. Предполагается, что подобные «хоры» сигнализируют о сборе членов группы и одновременно служат для отпугивания других животных.

Большинство млекопитающих издает звуки при выдохе. Струя воздуха, поступающая из легких в гортань, приводит в движение голосовые связки. Только некоторые животные, например ослы и куланы, издают звуки на вдохе. Помимо голосового аппарата, некоторые млекопитающие используют механические способы генерации звука. К таким способам относятся стук лапок у сумчатых, например у кенгуру, у мелких грызунов (зайцы, песчанки, тушканчики). Многие виды обезьян хлопают в ладоши, щелкают суставами, бьют себя ладонями в грудь. К этой же группе звуков относятся щелканье зубов, челюстей, удары хвостом. И наконец, одним из способов звукогенерации является прохождение струи воздуха под давлением через носовые полости, создающие фырканье, чихание, сопение.



Итак, звуки различных млекопитающих отличаются и по способам генерации, и по смысловому значению, и по физическим характеристикам. Ученые пока еще не могут дать кодовые характеристики для большинства звуков. Далеко не всегда ясно, какие звуки сигнализируют о той или иной жизненной ситуации, какие обуславливают, а какие сопровождают различные формы поведения. Еще Аристотель писал: «Членораздельные звуки, хотя и выражают что-то, как например у животных, но ни один из этих звуков не есть имя» («Об истолковании»). Очевидно, что применение определения «сигнал» к любому звуку биологического происхождения не всегда правомерно и обосновано, и из огромного множества природных звуков сигналами являются только те, которые в данной ситуации имеют определенный биологический смысл. Для понимания языка животных необходим детальный анализ не только физических параметров звуков, но и ситуаций, в которых они возникают, равно как и форм поведения, соотносящихся с определенными звуками.

В заключение необходимо подчеркнуть, что звуковые сигналы, продуцируемые животными, а также речь человека и его музыкальное творчество отражают биологические процессы по крайней мере двух порядков. Во-первых, это возможности звукогенерирующего аппарата, центральной регуляции и координации активности различных структур вокального тракта. Во-вторых, это способности создания и использования звуковых сигналов как системы знаков и символов с определенным семантическим содержанием. Как правило, частотные и временные параметры звуков, издаваемых животными, лежат в диапазоне, соответствующем возможностям их восприятия. Сигналы звуковой коммуникации не перекрывают, однако, весь диапазон слуховых возможностей. В речи человека, например, содержится только часть того диапазона частот и интенсивностей, которые воспринимаются человеческим мозгом. Даже в продукции речи используется только часть того запаса, которым потенциально располагает звукопродуцирующий аппарат человека. Об этом свидетельствует в первую очередь значительно больший, чем в речи, диапазон частот и временных параметров звуков певцов и людей, способных имитировать звуки птиц, животных и музыкальных инструментов. Иные характеристики, чем

речевые звуки, имеют так называемые паралингвистические сигналы — вздохи, стоны и т. д.

Множество звуков, похожих на паралингвистические сигналы человека, продуцируется различными животными, в особенности обезьянами. Некоторые звуки, связанные с социальной коммуникацией обезьян, сравнимы по ряду характеристик со звуками речи. В этих звуках определяется тонко контролируемая частотная модуляция, формантная структура, шумовые компоненты, похожие на согласные, обнаружены и некоторые сходные черты артикуляции звуков. Известно, что человек может успешно имитировать такие звуки, причем спектрограммы имитируемых звуков аналогичны спектрограммам оригинальных звуков, издаваемых обезьянами.

Несмотря на множество примеров имитации звуков в животном мире, вряд ли перспективными являются попытки сравнивать биоакустические сигналы животных и речи человека только на основании идентичности спектрографических картин отдельных звуков, оригинальных или имитируемых. Для восприятия и имитации звуков необходим хороший слух и совершенный контроль звукопродуцирующего аппарата, а для понимания смысла имитируемых или оригинальных звуков — адекватная воспринимаемому материалу структура мозга как воспринимающего, обрабатывающего, запоминающего, сравнивающего и прогнозирующего устройства. Распознают ли знаменитые имитаторы — попугаи что-либо в обращенном к ним вопросе, кроме определенной последовательности акустических явлений? Понимают ли они что-нибудь в своем заученном и стереотипном ответе, состоящем из слов и фраз человеческой речи? Имитация человеческой речи птицей ни в коей мере не является доказательством того, что она эту речь понимает, показателем ее интеллектуальных способностей. Очевидно, оценка механизмов звукопродукции и ее контроля, еще недостаточно исследованных на сегодняшний день, представляет собой необходимое и важное звено в познании проблемы акустической коммуникации. В то же время важнейшей вехой в изучении «языка» животных как средства коммуникации в сравнении с человеческой речью выступает оценка знаково-символических форм отражения событий, происходящих в окружающем мире, и собственных состояний,

«...слух наш способен ощущать самые быстрые переливы звуков, т. е. анализировать их во времени».

*И. М. Сеченов (1952, т. 1, с. 87).*

Та или иная анализаторная система может рассматриваться в качестве специализированной к восприятию определенного вида энергии только в том случае, если из всех существующих видов энергии один оказывается для данной системы наиболее эффективным. Известно, например, что звуковая энергия может служить стимулом для проявления функций различных механорецепторных систем. В определенных условиях тактильные рецепторы, рецепторы давления в коже, мышцах и связках, вестибулярные и даже болевые рецепторы способны реагировать на звуки и вибрации значительной интенсивности. Но ни один из перечисленных видов рецепторов нельзя сравнивать с органом слуха по степени эффективности воздействия на него малых акустических энергий, равно как и по количеству получаемой таким путем информации о внешнем мире.

Даже в наш век выдающихся достижений науки и техники поразительные возможности органов чувств, и в частности слуховой системы, остаются предметом постоянного удивления и необозримого поля для исследований. Ни одна из существующих технических систем анализа звука не может сравниться с органом слуха по возможности одновременного сочетания высокой чувствительности, надежности, тончайшему временному и спектральному разрешению и устойчивости.

### СЛУХОВАЯ СИСТЕМА ЧЕЛОВЕКА

Ухо является миниатюрным приемником колебаний воздушной среды. Для неискушенного человека оно представляется рупором с трубкой, закрытой с внутренней стороны барабанной перепонкой, отгораживающей внешнюю среду от внутренних структур уха и мозга. Но на самом

деле все обстоит, естественно, далеко не так просто. Об этом свидетельствует уже тот факт, что когда мы говорим об ухе человека, то имеем в виду целостную систему, включающую орган слуха, состоящий из наружного, среднего и внутренне-

го уха и орган равновесия, содержащий три полукружных канала (рис. 8).

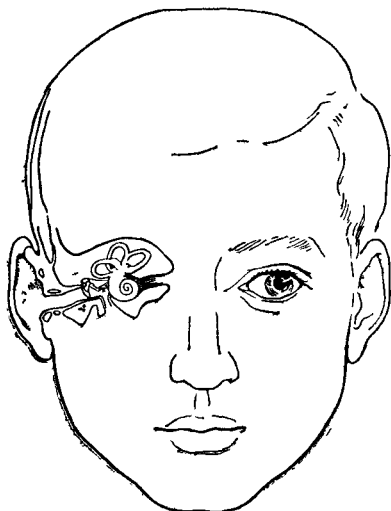


Рис. 8. Схема расположения структур уха человека относительно черепа.

## Строение

Несмотря на сравнительно значительные размеры (рис. 8), наружные структуры уха человека играют относительно небольшую роль в процессах восприятия звука. В соответствии с наиболее широко распространенной точкой зрения, функции наружного уха, включающего ушную

раковину, наружный слуховой проход и внешнюю сторону барабанной перепонки, сводятся к обеспечению направленного приема звуковых волн. Ушные раковины способствуют концентрации звуков, исходящих из определенных участков пространства в направлении наружного слухового прохода, а также участвуют в ограничении потока звуковых сигналов, поступающих с тыльной стороны головы.

Наружный слуховой проход вместе с ушной раковиной можно сравнить с резонатором типа органной трубы, закрытой с одной стороны (рис. 9). Собственная частота его колебаний зависит от длины и формы комплекса ушная раковина—наружный слуховой проход (1) и несколько различается у разных людей. Резонансная частота колеблется в диапазоне частот, концентрирующихся около 3 кГц. На резонансных частотах акустическое давление, передаваемое к среднему и внутреннему уху, имеет максимальную величину. Усиление давления на резонанс-

ной частоте наружного уха человека составляет около 10 дБ. Считается, что существует связь между минимальным порогом слышимости тонов определенного диапазона и величинами резонансных частот наружного уха.

Следует отметить также, что структуры наружного уха играют определенную защитную роль. Они охраняют барабанную перепонку от механических и термических воздействий, обеспечивают постоянную температуру и влажность в области барабанной перепонки. Ушная сера,

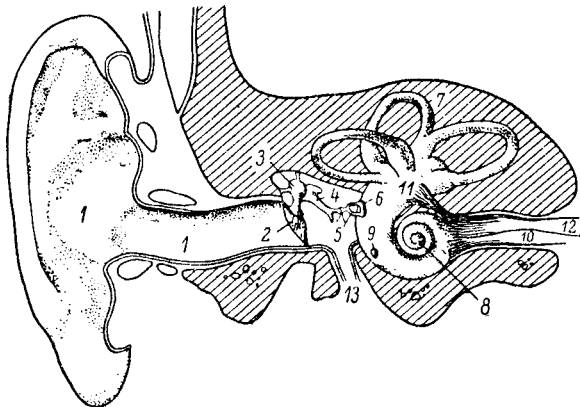


Рис. 9. Строение основных структур уха человека (схема).

1 — ушная раковина и наружный слуховой проход, 2 — барабанная перепонка, 3 — молоточек, 4 — наковальня, 5 — стремечко, 6 — овальное окно, 7 — полукружные каналы, 8 — улитка, 9 — круглое окно, 10 — слуховой нерв, 11 — вестибулярный нерв, 12 — лицевой нерв, 13 — евстахиева труба.

выделяемая специальными железами и представляющая собой воскоподобное вещество, создает защитное покрытие.

Наружный слуховой проход, длиной в среднем 2,5 см, заканчивается барабанной перепонкой (2), которая передает колебания воздуха в наружном ухе системе косточек среднего уха. По данным Г. Бекеши, скорость движения участка барабанной перепонки составляет величины того же порядка, что и скорость смещения частиц в плоской волне воздуха. При очень больших интенсивностях звука барабанная перепонка работает как нелинейная структура, генерируя гармоники возбуждающих ее частот.

Барабанная перепонка, площадь которой составляет 66—69,5 мм<sup>2</sup>, является границей между наружным и сред-

ним ухом. Она имеет форму конуса с вершиной, направленной в полость среднего уха. Среднее ухо соединяется с задней частью глотки узким каналом — евстахиевой трубой (13), — предназначенным для уравнивания давления в среднем ухе с давлением наружной воздушной среды. Этот канал открывается во время глотания и зевания.

Колебания барабанной перепонки приводят в движение молоточек (3), — ручка которого прикреплена к барабанной перепонке, — присоединяющуюся к молоточку наковальню (4) и конечную в этой цепи косточку — стремечко (5). Основание стремечка, укрепленное в овальном окне улитки (6), в свою очередь приводит в движение перилимфу, заполняющую вестибулярный и барабанный ход улитки (8). Звуковое давление у круглого окна улитки усиливается в 20 раз. Это очень важно, поскольку жидкость обладает значительно большим акустическим сопротивлением, чем воздух.

Среднее ухо у человека обладает полосой пропускания сигналов без затухания частотой до 1 кГц. Наклон частотной характеристики фильтра среднего уха на более высоких частотах составляет, по данным разных авторов, от 7 до 12 дБ на октаву. При высоких интенсивностях звука меняется характер движения слуховых косточек таким образом, что коэффициент передачи среднего уха также резко снижается.

В среднем ухе имеются две мышцы: мускул, натягивающий барабанную перепонку и прикрепленный к ручке молоточка, и стапедальный мускул, прикрепленный к стремечку. Традиционная точка зрения на функцию мышц среднего уха состоит в том, что их рефлекторное сокращение, возникающее при больших интенсивностях звука, уменьшает амплитуду колебания барабанной перепонки и косточек и таким образом уменьшает коэффициент передачи уровня звукового давления во внутреннее ухо. Скрытый период сокращения мышц слишком велик (порядка 10 мс), чтобы предохранить ухо от действия резких внезапных звуков. Однако при длительном пребывании в условиях действия шумов сокращение мышц может иметь принципиальное значение. Сокращение мышц среднего уха, особенно стапедального мускула, отмечается при ориентировочной реакции на появление нового раздражителя, при глотании и зевании, при жевании,

а также при звукоизлучении животных и при речевой деятельности у человека. Это позволяет рассматривать активацию мышц среднего уха не просто как защитный акустический рефлекс, но и как важную часть процесса продукции звука, акустической обратной связи и, соответственно, восприятия биологически значимых сигналов.

Важнейшей частью уха является улитка (8) — костная структура внутреннего уха, закрученная в виде спирали. У человека улитка имеет 2.5 оборота вокруг оси. Ее размер — 0.5 см в длину и 1 см в ширину. Костная капсула, в которой размещается улитка, имеет два отверстия, так называемые окна, — овальное и круглое (6, 9). К овальному окну подходит основание стремечка — последней косточки в системе рычагов среднего уха. При попадании в ухо звуковой волны, приводящей в движение барабанную перепонку, а затем цепь слуховых косточек среднего уха, основание стремечка вдавливают эластичную мембрану овального окна, передавая давление в полость улитки. Внутри улитки, по всей ее длине, проходят две мембраны — основная и рейснерова. Они делят улитку на три части, заполненные несжимаемой жидкостью. Поскольку увеличение давления в области овального окна передается к жидкостной среде, существует специальный механизм для снижения давления. Этот механизм реализуется с участием второго окна, расположенного в задней части улитки, также закрытого тонкой мембраной — круглого окна. На вершине улитки, между мембраной и костными стенками, расположено маленькое отверстие — геликотрема, — соединяющее ходы улитки. Это отверстие и обеспечивает механизм действия двух окон в костной стенке.

Основная мембрана имеет в развернутом виде около 3.5 см в длину, а ширина ее возрастает по направлению от овального окна к вершине (рис. 10, а). На основной мембране находится скопление чувствительных клеток, входящих в состав кортиева органа (рис. 10, б). Количество этих клеток, каждая из которых имеет до сотни волосков, составляет у человека около 25 тыс. Волосковые клетки располагаются в два слоя, разделенные дугой. Внутренний слой содержит один ряд клеток, а наружный — 3—5 рядов. Общее число наружных клеток достигает почти 20 тысяч, внутренних — около 3.5 тысяч.

Движение основной мембраны вызывает деформацию волосков. На наружные волосковые клетки воздействие оказывается сильнее, чем на внутренние, поскольку основная мембрана закреплена. В результате деформации во-

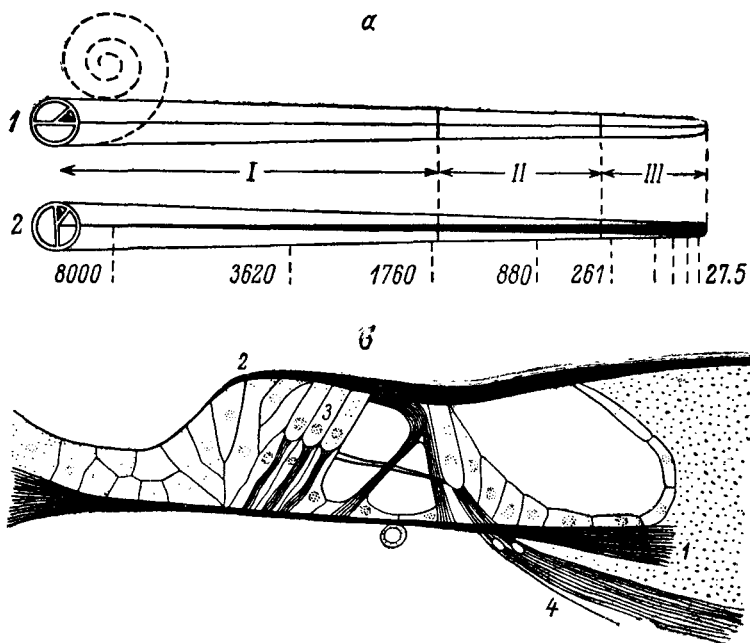


Рис. 10. Схематическое изображение улитки в развернутом виде (а) и рецепторная часть органа слуха — кортиева орган (б).

На а: вид развернутой улитки (обозначена штриховой линией) сбоку (1) и сверху (2). I — проекция первого завитка, II — второго, III — третьего. Цифры внизу — частоты, в Гц, представленные в соответствующих точках основной мембраны. Видно, что ширина основной мембраны увеличивается от основания к вершине улитки. На б: 1 — основная мембрана, 2 — покровная мембрана, 3 — чувствительные (рецепторные) волосковые клетки, 4 — слуховой нерв.

лосков возникает активность рецепторных, а затем и нервных клеток, передающаяся в центральные слуховые структуры, расположенные в различных отделах мозга.

Как бы ни были совершенны механические структуры улитки, преобразующие частоту внешнего звукового воздействия в соотношения колебаний амплитуд основной мембраны, ощущение звука было бы невозможно без трансформации механического процесса в электрический,



которая осуществляется на уровне рецепторных клеток и передается в мозговые центры.

Итак, уже на уровне рецепторных клеток внутреннего уха выделяются две системы: одна — преобразующая поступающие из внешней среды акустические сигналы в формы активности, присущие нервной системе, а именно в медленные электрические потенциалы и в короткие импульсы; вторая — передающая уже преобразованную информацию о свойствах внешнего звукового источника к разным отделам мозга. Обе эти системы составлены из рецепторных и нервных клеток. Рецепторные потенциалы в подавляющем большинстве случаев представляют собой медленный, градуальный процесс, нервные потенциалы могут быть как быстрыми, так и медленными. Последние возникают в различных частях нервных клеток и имеют различное функциональное содержание. Длинный отросток нервной клетки (аксон) обеспечивает передачу информации на значительные расстояния, короткие отростки (дендриты) обеспечивают межнейронное взаимодействие на более коротких расстояниях. Электрические импульсы, в основе которых лежат сложные ионные процессы, генерируются в области тела клетки. Соединения между нейронами (синапсы) расположены преимущественно в области клеточного тела или на ее дендритах. Импульс передается по аксону до следующего синаптического переключения, где выделяется особое химическое вещество (медиатор), и если его количество достаточно велико, то потенциал нейрона, на котором заканчиваются синапсы, изменяется и возникает распространяющийся процесс — импульс. Весь процесс повторяется на следующем синаптическом уровне.

Импульсы, которые генерируются нервными клетками, очень короткие: их продолжительность составляет 0.0008—0.001 с. После прохождения импульса аксон становится бездейственным на время около 0.001 с. Из этого следует, что максимальная теоретически возможная частота импульсов в одиночном нервном волокне составляет всего 1000 импульсов в секунду. Неудивительно поэтому, что теория восприятия высоты тона, основанная на оценке частоты разряда в одиночном нервном волокне, встречает существенные затруднения. Не спасает положения и принцип множественного потока, ибо нет таких данных, которые позволяли бы утверждать, что даже группы ней-

ронов могут следовать за частотой тонов выше 2000 Гц. А ведь частотный предел слуха человека в 10 раз выше!

## Немного истории

История изучения слуховой системы насчитывает много веков. Еще во времена древних греков внимание ученых, врачей и философов привлекали вопросы, связанные с закономерностями слухового восприятия. В V в. до нашей эры звук рассматривался как вибраторный процесс, передаваемый по воздуху, а слух — как результат попадания этих вибраций в ухо. Известны были такие анатомические структуры, как барабанная перепонка и тимпанальная полость, причем последняя рассматривалась как орган слуха. В соответствии с господствовавшей в те времена точкой зрения, воздух, попадающий в тимпанальную полость при рождении и сохраняющийся в ней в течение всей жизни, колеблется при движении внешнего воздуха и создает ощущение звука.

В трудах знаменитого римского врача и философа К. Галена (ок. 130—200 гг.) содержатся более подробные сведения об анатомии уха и, в частности, о расположении слухового нерва у выхода из внутреннего слухового прохода. У Галена впервые встречается указание на то, что важнейшей причиной возникновения слухового ощущения является возбуждение слухового нерва, который он назвал «нервной мембраной».

Только в XVI в. были по существу сделаны основные анатомические открытия структур уха человека. В 1514 г. итальянский живописец и ученый да Карпи (1480—1532 гг.) обнаружил в ухе человека две слуховые косточки, а в 1543 г. великий анатом А. Везалий (1514—1564 гг.) в своем труде «Семь книг о строении человеческого тела» дал подробное их описание. Третья косточка — стремя — и два окна улитки были открыты спустя несколько лет, в 1546 г., итальянцем Инграссиа. В 1561 г. Г. Фаллопий (1523—1562 гг.), итальянский врач и анатом, ученик Везалия, детально описал косточки и их движения, а также открыл два отдела внутреннего уха, дав им названия, сохранившиеся до настоящего времени, — «улитка» и «лабиринт». В 1564 г. также итальянский анатом, В. Евстахий (ок. 1510—1574 гг.),

описал мускул, натягивающий барабанную перепонку и трубку, соединяющую полость среднего уха с глоткой, названную впоследствии евстахиевой трубкой. В 1591 г. итальянский анатом К. Варолиус (1543—1575 гг.) детально описал стапедальный мускул.

Открытие основных структур уха позволило приступить к описанию принципов работы органа слуха. Это впервые попытался сделать голландский анатом В. Койтер (1534—1600 гг.) в 1566 г. в книге «Слуховой инструмент». Здесь уже содержались данные о передаче колебаний воздуха через наружный слуховой проход, барабанную перепонку и цепь слуховых косточек к улитке и лабиринту.

Английский анатом и физиолог Т. Виллис (1621/2—1675 гг.) в 1672 г. и французский ученый Ж. Дюверней в 1683 г. дали полное описание уха. Виллис впервые указал, что органом, чувствующим колебания, является перепончатая спиральная пластинка улитки с расположенными на ней нитевидными окончаниями слухового нерва. Дюверней в сотрудничестве с французским физиком Э. Мариоттом (1620—1684 гг.) создал теорию работы уха, основанную на точном физическом законе гармонической индукции. Он детально описал анатомические особенности уха, хотя не располагал ни микроскопом, ни способами окраски и фиксации тканей. Он впервые попытался объяснить функциональное значение разных частей уха человека, рассматривая ушную раковину как естественный коллектор звука, а наружный слуховой проход как защитное приспособление, необходимое для сохранения барабанной перепонки. В его работе была также обоснована точка зрения о том, что барабанная перепонка является весьма существенным, но не необходимым звеном для нормального слушания: отсутствие барабанной перепонки или наличие в ней дефекта не вызывает слишком большой потери слуха. На основании своих наблюдений Дюверней пришел к выводу о существовании настройки барабанной перепонки на определенный диапазон частот и заключил, что она напрягается на высоких тонах и расслабляется на низких. Дюверней не только описал весь обычный путь прохождения звука к внутреннему уху через структуры наружного и среднего уха, но и рассмотрел костные пути проведения колебательных движений. Им описана базилярная мембрана и разделение ею улитки

на две части, причем он считал, что это разделение полное. Дюверней сравнивал улитку и полукружные каналы с музыкальными инструментами и считал, что костная спиральная пластина является конечной воспринимающей структурой улитки. Поскольку эта пластина шире в базальной и уже в верхушечной части улитки, он предполагал, что восприятие высоких частот происходит в верхушке, а низких — в основании улитки. Тем самым Дюверней предвосхитил резонансную теорию слуха, выдвинутую в XIX в. выдающимся немецким естествоиспытателем Г. Гельмгольцем (1821—1894 гг.)

В 1760 г., Д. Котуньо показал, что лабиринт и улитка заполнены не воздухом, а жидкостью, а итальянский анатом и хирург А. Вальсальва (1666—1723 гг.) высказал предположение о том, что структура внутреннего уха должна содержать не твердую пластинку, а мягкую мембрану, соединенную с нервом.

Дальнейший прогресс в разработке слуховой теории определялся открытиями в области анатомии рецепторов, чему способствовало появление микроскопа и развитие способов окраски и фиксации анатомических структур.

В 1835 г. Г. Гашке обнаружил лимбус и описал его вестибулярную и тимпанальную зоны. Профессор анатомии Юрьевского университета Э. Рейсснер (1824—1878 гг.) открыл мембрану, которая делила вестибулярное пространство улитки на две части — вестибулярную часть и кохлеарный проток. Было обнаружено также, что кохлеарный проток с жидкостью полностью изолирован от вестибулярной и тимпанальной лестницы. И, наконец, в 1851 г. итальянский гистолог А. Корти (1822—1876 гг.) открыл сложную структуру, расположенную на базилярной мембране, описал текториальную мембрану, волосковые клетки и «столбы Корти».

В конце XIX в. были внесены новые уточнения в тонкие детали строения структур внутреннего уха. М. Ретциус, Ф. Хельд, Р. Хензен и О. Дейтерс расширили знания о структуре рецепторных клеток, их расположении и иннервации. Волосковые клетки были окончательно идентифицированы как рецепторные.

По традиции, сложившейся на протяжении многовековой истории изучения слуховых функций человека и животных, основные интересы исследователей концентрировались вокруг проблемы слухового анализа частоты звуковых колебаний. Работы Ж. Дювернея получили новое освещение после выдвижения в 1863 г. Г. Гельмгольцем резонансной теории слуха. Эта теория основывалась на предположении, что отдельные волокна основной мембраны настроены, как струны, на различные

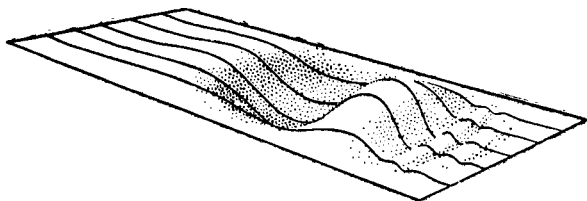


Рис. 11. Бегущая волна на основной мембране улитки при действии звука.

звуковые частоты. Волокна, лежащие у основания улитки, резонируют при воздействии высоких частот, а волокна, лежащие у ее вершины, — при воздействии низких частот.

Теория Г. Гельмгольца была блестяще подтверждена в лабораториях И. П. Павлова работами Л. А. Андреева, который сочетал метод условных рефлексов с тончайшей хирургической техникой разрушения различных участков улитки у собак. В дальнейшем было установлено, что при действии волны звука, передаваемой к овальному окну с помощью косточек, на основной мембране возникает так называемая бегущая волна (рис. 11). Выбухание мембраны перемещается от овального окна к вершине улитки. Расстояние, которое проходит бегущая волна, и скорость, с которой она распространяется, определяются частотой звуковой волны. Поскольку мембрана расширяется от овального окна к вершине, а жесткость ее увеличивается в этом направлении почти в 100 раз, то амплитуда бегущей волны увеличивается по мере удаления от круглого окна. Место максимального отклонения мембраны связано с частотой звука: для звуков высокой ча-

стоты оно расположено у овального окна, для звуков низкой частоты — у вершины улитки (рис. 10, а). Таким образом, разные звуковые частоты преобразуются в амплитуды отклонения мембраны, локализованные в разных ее частях. Это преобразование частоты колебаний в место максимального отклонения мембраны лежит в основе одной из наиболее распространенных теорий слуха — теории «места».

Само по себе место максимального колебания мембраны, которое определяется механическими и гидродинамическими свойствами структур внутреннего уха, естественно, не является достаточным для восприятия высоты тона. Необходимо, чтобы существовали специальные нервные механизмы, способные трансформировать механический процесс в пространственно-временной узор активности слуховых центров. Работы нескольких последних десятилетий показали, что существуют различные виды преобразований в области рецепторно-нервных контактов — это механо-электрические, биохимические и биофизические процессы. Конечный эффект воздействия на орган слуха частоты тона представляет собой восприятие высоты этого тона, как результат деятельности всей анализаторной системы.

Еще в 1909 г. в своей известной речи «Естествознание и мозг» великий русский физиолог И. П. Павлов наметил важнейшие направления исследований анализаторных систем. В частности, им были поставлены вопросы о том, что именно в деятельности анализатора относится за счет конструкции и процесса в периферическом аппарате и что — за счет конструкции и процесса в мозговом конце анализатора, какие последовательные этапы представляет собой анализ раздражений от более простых до высших его степеней, по каким общим законам совершается этот анализ.

Теория периодичности восприятия высоты тона берет начало от В. Резерфорда, выдвинувшего в 1886 г. «телефонную» теорию слуха. В соответствии с ней, частота звуковой волны передается в мозговые центры как звуковые (электрические) колебания в телефонном проводе. Уязвимость положений этой теории заключается прежде всего в том, что одиночные нервные волокна могут разряжаться только до определенных граничных частот, а именно — до 800—1200 Гц. А ведь верхний предел

слуха человека и большинства млекопитающих лежит в диапазонах частот выше 10 000 Гц, причем для некоторых мелких животных, например грызунов и летучих мышей, он простирается до 80—150 кГц. В 1948 г. «телефонная» теория была заменена теорией «залпов», выдвинутой Е. Уивером и С. Бреем, первооткрывателями так называемого микрофонного эффекта улитки внутреннего уха (1930 г.). Они высказали предположение о том, что для определения высоты тона существенной является не частота разряда в одиночном нервном волокне, а суммарная частота разряда в ансамбле нейронов. «Залп» ансамбля может воспроизводить частоты звука, значительно более высокие, нежели те, которые доступны одиночному нервному волокну. Более поздние исследования (1965 г.), выполненные на одиночных нервных волокнах с применением малых вычислительных машин, принадлежащие группе американских авторов во главе с Н. Киангом, показали, что в разряде даже одиночного нейрона, а именно в его межимпульсных интервалах, могут находить отражение частоты до 5000 Гц.

В настоящее время принято говорить о двойственности механизмов восприятия высоты тона: в области высоких частот наиболее приемлемым является «принцип места», в области более низких частот — модифицированный «принцип залпов». Несмотря на длительную историю этого вопроса и огромное количество исследований в связи с изучением восприятия высоты, очевидно, что механизм восприятия высоты тона окончательно не выяснен и требует дальнейших интенсивных исследований.

### Основные показатели функций

При изучении слуха человека и животных большинство исследований направлено на выяснение следующих показателей функции слуховой системы: 1) установление диапазона слышимости частот; 2) определение абсолютной чувствительности слуха к звукам этого диапазона; 3) выявление дифференциальной чувствительности по частоте и интенсивности; 4) выяснение пространственной и временной разрешающей способности слуха.

Оценка чувствительности слуха к звукам конкретного диапазона частот осуществляется обычно с помощью метода определения порогов обнаружения (реакция на еди-

ничный стимул) или различения (реакция на два стимула, отличающиеся по одному физическому параметру — частоте, интенсивности, длительности). Для измерения абсолютных и дифференциальных порогов слуха у человека используются речевой отчет, инструментальные и условнорефлекторные, а также безусловнорефлекторные реакции. Для определения абсолютных порогов применяются, кроме того, электрические показатели деятельности различных отделов слуховой системы: микрофонные потенциалы улитки, вызванные звуком электрические реакции нейронов, поверхностная электроэнцефалограмма и др.

Диапазон частот, воспринимаемых взрослым человеком, охватывает около 10 октав музыкальной шкалы — от 16—20 Гц до 16—20 кГц. Этот диапазон, характерный для людей молодого возраста — до 25 лет, — постепенно уменьшается из года в год за счет сокращения его высокочастотной части. По данным Г. Бекеша, после 40 лет верхняя частота слышимых звуков уменьшается на 80 Гц каждые последующие полгода. Утолщение барабанной перепонки и изменения в сочленениях трех слуховых косточек приводят к изменению передачи высокочастотных звуков. Наибольшая чувствительность слуха отмечается на частоте 1—4 кГц (рис. 6). В этой зоне частот чувствительность слуха человека близка к уровню броуновского шума —  $2 \cdot 10^{-5}$  Па. Судя по аудиограмме, чувствительность к тонам ниже 500 Гц неуклонно снижается. Пороги слышимости на частоте 200 Гц уже на 35 дБ, а на 100 Гц — на 60 дБ выше, чем на частотах наилучшей слышимости — 1—4 кГц. Такое ухудшение чувствительности на первый взгляд кажется странным. Почему чувствительность слуха падает именно в том диапазоне частот, в котором лежит большая часть звуков речи и музыкальных инструментов? Основная частота мужского голоса составляет величины от 82 Гц (бас) до 200 Гц (тенор), а женского голоса — от 400 до 1000 Гц (сопрано). Основная частота звука «до» малой октавы фортепьяно соответствует 130.9 Гц. Для человеческого слуха это не очень низкая, а скорее «средняя» нота, а «до» второй октавы — 523.25 Гц — воспринимается уже как высокая нота. Частоты основных тонов большинства музыкальных инструментов лежат в пределах до 1100 Гц, и лишь рояль, арфа, флейта, ксилофон, пикколо дают основной тон до 4100 Гц. Из этого следует, что при обычном разговоре и



прослушивании некоторых музыкальных инструментов не используется именно та часть звукового спектра, к которой ухо наиболее чувствительно.

Считается, что малая чувствительность слуха к звукам низкочастотного диапазона предохраняет человека от постоянного ощущения низкочастотных колебаний и шумов собственного тела. Если заткнуть уши, легко услышать пульсирующий шум сосудов и более равномерный шум мышечных сокращений. Эти звуки передаются к внутреннему уху благодаря костно-тканевой проводимости.

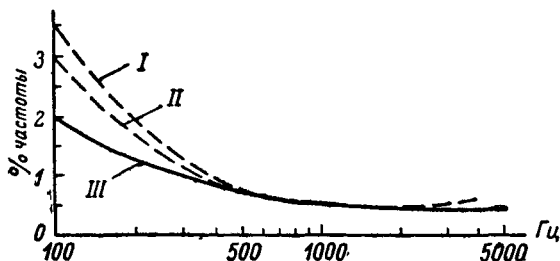


Рис. 12. Сопоставление дифференциального порога по высоте с расстоянием между пиками активности на основной мембране, сопряженными двумя частотами (по: Линдсей, Норман, 1974).

По оси абсцисс — частота, в Гц; по оси ординат — порог, в % частоты. I — постоянное число нейронов, II — дифференциальный порог, III — постоянное расстояние вдоль мембраны.

Было подсчитано, что в пределах области слухового восприятия звуков человек ощущает около 300 000 различных по силе и высоте звуков.

Весьма интересными являются исследования, в основе которых лежат сопоставления различных показателей, характеризующих слуховые функции. Приведем следующий пример. Вблизи овального окна улитки плотность распределения окончаний слухового нерва достаточно постоянна — 1150 нейронов на миллиметр длины основной мембраны. Плотность уменьшается в направлении к вершине улитки. Это хорошо соответствует экспериментальным данным о том, что чувствительность слуха в области низких частот меньше, чем в области более высоких. Было, в частности, показано, что дифференциальный порог по частоте (т. е. величина минимального воспринимаемого различия между парой разных тонов) составляет 3% (3 Гц) при частоте 100 Гц и уменьшается до 0.3%.

при частоте 1000 Гц, а при более высоких частотах остается относительно постоянным (порядка 0.3—0.4%). Эти данные позволяют сопоставить субъективное восприятие высоты тона, дифференциальный порог, место максимального отклонения основной мембраны улитки и плотность распределения нейронов по ее длине (рис. 12).

Чувствительность слуха человека к изменениям интенсивности очень велика: в области средних уровней интенсивностей (порядка 40—50 дБ над порогом слышимости) и частот 500—2000 Гц дифференциальный порог по интенсивности составляет всего 0.3—0.7 дБ. Различия сигналов по длительности, которые воспринимаются слуховой системой, составляют величины менее 10%, а изменение угла подачи высокочастотного тона оценивается с точностью 1—3°.

## Нарушения слуха

В течение многих столетий инфекционные заболевания уха были основной причиной глухоты — тяжелого социального недуга. Особое место занимало воспаление среднего уха — отит, причем наибольшую опасность представлял гнойный отит, последствием которого могла быть не только временная утрата слуха, но и постепенно развивающаяся полная глухота. Более того, в прошлом нередко результатом острого гнойного отита была смерть больного. Только использование в клинической практике антибиотиков позволило врачам, при своевременном начале лечения, приостанавливать патологический процесс и в подавляющем большинстве случаев добиваться полного и устойчивого излечения пациентов.

Основными причинами потери слуха в настоящее время считаются патологическое разрастание височной кости — отосклероз, а также разрушение рецепторов внутреннего уха и волокон слухового нерва (нейрогенная, нейросенсорная тугоухость).

Факторы, лежащие в основе патологического разрастания височной кости, окружающей среднее ухо, не установлены. Считается, что этому процессу способствуют различные заболевания носоглотки, среднего уха, травмы. Он усугубляется и ускоряется при беременности. Отосклероз может возникать в любом возрасте, чаще поражает женщин, чем мужчин. Заболевание иногда проте-

кает многие годы и даже десятилетия бессимптомно, до тех пор пока не подвергаются патологическому разрастанию косточки среднего уха, и в особенности стремечко. В последнем случае резко нарушается система воздушной проводимости окружающих звуков, поскольку колебания барабанной перепонки уже не передаются на внутреннее ухо. Костная проводимость при этом сохраняется полностью. Различия в воздушной и костной проводимости издавна используются в клинике при дифференциальной диагностике патологии слуха. Если воздушная проводимость снижена при полном сохранении костной, ставится диагноз — отосклероз.

Если слух утрачен в результате отосклеротического процесса, то необходимо повысить интенсивность всех проводимых по воздуху звуков. Разборчивость речи при ее значительной интенсивности сохраняется, а дополнительный шум не только не ухудшает слухового восприятия, но и способствует ему. Создание шумового окружения мешает людям с нормальным слухом даже в условиях одновременного увеличения уровня того звука, который необходимо услышать. Больные отосклерозом, наоборот, обладают преимуществами в подобной ситуации. Для них шум не является помехой и способствует выделению на его фоне полезного сигнала.

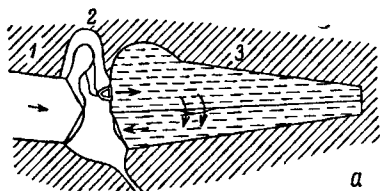
В тех случаях, когда возраст и состояние здоровья больного отосклерозом позволяют проведение оперативного вмешательства, необходимы специальные хирургические методы ликвидации глухоты.

Еще в XIX в. французские врачи сообщили, что улучшения слуха можно достичь, если сместить неподвижное основание стремечка. Для этого они использовали простое нажатие тупой иглой на определенное место в пределах небольшого операционного поля. Здесь, правда, все зависело от опыта и искусства хирурга, поскольку эта манипуляция делалась почти наугад. Однако при правильном введении иглы, сдвигающей стремечко, слух улучшался немедленно. По данным американских авторов, такие операции обеспечивают успех у 30% больных. На отрицательный результат обречены те случаи, когда у больных стремечко оказывается фиксированным на большом протяжении. Тогда для того чтобы освободить окончание стремечка, необходимо долбить височную кость.

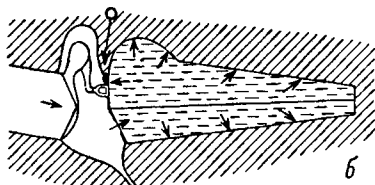
Наиболее простой операцией, этапы которой детально

разработаны, является фенестрация (от латинского слова «фенестра», обозначающего «окно»). Сущность ее состоит в высверливании маленького отверстия в костной стенке внутреннего уха со стороны стремечка. Когда в кости сделано отверстие, а затем покрыто эластичной мембраной

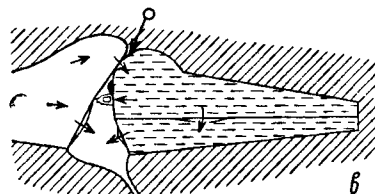
(кусочком кожи или искусственной пластинкой), то движения жидкости в полукружном канале передаются на жидкость внутреннего уха (улитки). При этом колебания из среднего уха опять на-



*a*



*б*



*в*

Рис. 13. Схема операции фенестрации.

*a* — ухо здорового человека: 1 — наружное, 2 — среднее ухо, 3 — улитка в развернутом виде; *б* — ухо больного отосклерозом, *стрелка с кружком* показывает на отосклеротическое разрастание (черное пятно) у основания стремечка; *в* — при операции фенестрации создается новое окно в улитку (*стрелка с кружком*), в результате деятельности которого жидкость приводит в колебательное движение основную мембрану с расположенным на ней кортиевым органом. *Стрелками* показано давление на разные структуры уха, которое создает звук.

чинают передаваться во внутреннее ухо. Механизм восстановления движений жидкости внутреннего уха после операции и, соответственно, восстановления слуха схематически показан на рис. 13. Подавляющее большинство подобных операций и их различных модификаций приводит к восстановлению слуха у больных с отосклерозом. Широкое применение этого оперативного вмешательства позволило избавить от трагедии глухоты многих людей.

Нейрогенная (нейросенсорная) тугоухость представляет собой проблему, не решенную до сих пор ни в хирургической, ни в терапевтической клиниках. При этом заболевании особенно страдает восприятие высоких частот — выше 1000 Гц не только при воздушной, как при

отосклерозе, но и при костной проводимости. Потеря слуха обусловлена поражением воспринимающих рецепторных клеток и не поддается компенсации с помощью слухового звукоусиливающего аппарата.

Индустриализация производства, расширение и развитие транспортных средств не только расширили возможности человека в разных сферах деятельности. Как мы уже отмечали, незримый, а подчас незамечаемый или игнорируемый нами враг человечества — шум — способствует развитию глухоты. Фармакологическое лечение различных, иногда тяжелых заболеваний таит в себе опасность «побочного» разрушающего действия на рецепторы слухового органа. Итак, причины нейрогенной тугоухости разнообразны — это и интенсивные высокочастотные шумы, и нейроинфекции, и недостаточно обоснованное применение высоких доз лекарственных препаратов (в частности, стрептомицина). Следует проявлять осторожность и бдительность в отношении тех известных на сегодняшний день опасностей, которые могут быть причиной нейрогенной тугоухости: ведь полная или частичная утрата слуха зарегистрирована почти у 3% населения индустриально развитых стран. Некоторые специальные лечебные мероприятия замедляют развитие нейрогенной тугоухости, но никогда не купируют ее полностью. Сложнейшие вопросы слухопротезирования настоятельно ждут своего удовлетворительного решения.

### **Слухопротезирование: настоящее и будущее**

Слухопротезированием можно считать любое мероприятие, позволяющее улучшить слух или каким-либо путем передать человеку слуховую информацию. В настоящее время существуют следующие способы слухопротезирования, которые соотносятся с формами патологии, обусловившими развитие тугоухости.

1. Протезирование путем реконструкции аппарата звукопроводения. Это в первую очередь хирургические способы протезирования, приводящие к значительному улучшению слуха при отосклерозе.

2. Протезирование на основе передачи слуховой информации через звукоусиливающие устройства. Например, отосклеротический дефект слуха достаточно успешно можно исправить за счет слухового аппарата. Существует,

однако, предел усиления звуков, которое выдерживает ухо. Другими словами, возможности усиления звуков ограничены не столько техническими условиями, сколько физиологическими особенностями человеческого слуха. Именно поэтому для постоянного ношения часто пользуются костными телефонами. Звуковое давление в них подается непосредственно на височную кость черепа (сосцевидный отросток за ушной раковиной), и таким образом используется костно-тканевый путь проведения звуков, минуя среднее ухо. Костные телефоны хорошо компенсируют потерю слуха, но поскольку они должны быть плотно прижаты к височной кости, постоянное пользование ими для многих людей представляет известные неудобства.

Слуховые звукоусиливающие аппараты помогают, однако, только тем людям, у которых хотя бы частично сохранились рецепторные структуры лабиринта. При нейросенсорной тугоухости не только понижается чувствительность к звукам, но и изменяется восприятие их интенсивности, известное как «феномен ускоренного нарастания громкости». Он выражается в том, что сигналы одинаковой интенсивности по-разному воспринимаются здоровым и больным ухом: для больного уха они значительно громче, чем для здорового. Диапазон постепенного увеличения громкости от минимума до максимума для нормально слышащего человека составляет 120 дБ в диапазоне частот 500—2000 Гц. Для больного нейросенсорной тугоухостью этот диапазон резко сокращается, составляя всего 10—30 дБ. Громкость звука нарастает очень быстро, и интенсивные звуки вызывают неприятные и даже болевые ощущения. Именно поэтому вопросы усиления звука для больных нейросенсорной тугоухостью приобретают особую остроту, поскольку необходимо достаточное, но ограниченное увеличение интенсивности.

Имеется несколько вариантов звукоусиливающих аппаратов, используемых при нейросенсорной тугоухости, однако ни один из них не удовлетворяет всем требованиям нормального слухового восприятия больного. До сих пор не решен вопрос о том, нужно ли избирательно усиливать звуки тех частот, на которые имеется наибольшее ухудшение слуха? Ни результаты исследований, ни различные конструктивные решения аппаратов до сих пор не дали однозначного и исчерпывающего ответа на этот вопрос.

3. Протезирование с помощью передачи информации о звуке непосредственно на нейросенсорные структуры ушного лабиринта (улитки) или на волокна слухового нерва. Определенные успехи в реабилитации оглохших взрослых людей достигнуты французскими, английскими и американскими учеными-клиницистами, которые применяют метод протезирования множественными электродами, вживленными в слуховой нерв. Слуховые ощущения в этом случае вызываются электрическим раздражением разных волокон, которое подается через вживленные электроды. Такое раздражение сочетается со специальным обучением больного.

Слуховые ощущения, вызываемые действием электрического тока, были впервые описаны А. Вольта в 1800 г. и подробно изучены немецким отиатром Р. Бреннером в 60-х годах прошлого века. Эти работы вызвали бурный интерес клиницистов, которые возлагали большие надежды на предложенный и описанный метод электростимуляции слуха. Однако реальное решение проблемы было далеко от желаемого, необходимы были новые подходы и исследования.

Несмотря на интерес клиницистов к описанным феноменам «электрического слуха», работы по дальнейшему изучению действия электрического тока на улитку и слуховой нерв не получили должного развития. И только в 30-х годах нашего века известный советский ученый Г. В. Гершуни и сотрудники лабораторий Л. А. Орбели детально описали и проанализировали слуховые ощущения, которые возникают при действии электрического тока звуковой частоты. Оказалось, что такой ток вызывает ощущения, полностью соответствующие ощущениям высоты тона такой же частоты. Слуховые ощущения рассматривались авторами как результат преобразования электрических колебаний в механические и воздействие последних на рецепторный аппарат. Другими словами, действие электрического тока в конечном счете вызывает такие же механические явления в структурах улитки, как и действие звука, поступающего нормальным путем — через систему наружного и среднего уха. Выяснилось также, что у людей с поражением рецепторов в отличие от здоровых изменения частоты тока не вызывали изменения ощущений: люди отмечали наличие одинакового жужжащего шума. Эти данные были получены при рас-

положении раздражающего электрода в слуховом проходе, заполненном проводящей жидкостью. В дальнейшем они были подтверждены при прямой электрической стимуляции волокон слухового нерва, детально описанной американским ученым Р. Симмонсом.

Люди, оглохшие в результате ушных заболеваний, сопровождавшихся гибелью рецепторных клеток, различали изменения частоты переменного тока в диапазоне от 100 до 800 Гц. Они могли отличать мужской голос от женского, одну мелодию от другой. Речь воспринималась неразборчиво.

Более обнадеживающими были данные, полученные при введении электродов в разные завитки улитки. Специальное обучение людей с вживленными электродами давало хорошие результаты: улучшался остаточный слух, повышалась разборчивость речи, восстанавливался контакт с окружающими. Новые ощущения оценивались больными как приятные, чтение с губ облегчалось.

Хотя работы по электрическому протезированию и идут уже широким фронтом, они пока что не могут рассматриваться как доступная и совершенно эффективная для большого числа людей возможность избавиться от своего недуга.

В последние годы начались работы по выяснению возможности введения слуховой информации с помощью различных способов, например, воздействия на структуры уха ультразвуком, магнитными полями, радиоволнами. Отчетливо показано, что воздействия на структуры ушного лабиринта фокусированного ультразвука мегагерцового диапазона, промодулированного звуковыми частотами, в том числе речью и музыкой, вызывают слуховые ощущения. При этом человек слышит соответственно тон, речь или музыку. Если же используется непрерывный ультразвук, то никаких ощущений не возникает. Когда применяется очень короткий ультразвук — импульс, возникающие у человека ощущения оцениваются им как щелчки. При действии серии импульсов возникает ощущение тона, соответствующего частоте импульсов. При оценке возможности использования фокусированного ультразвука как носителя слуховой информации центральным вопросом, пожалуй, является вопрос о том, на какие структуры уха действует фокусированный ультразвук. Как он действует, какие процессы протекают под его



влиянием? Ответы на эти вопросы и позволят оценить перспективность такого метода слухопротезирования.

На сегодняшний день исследования, выполненные с участием в качестве испытуемых лиц с различными поражениями слуховых звукопроводящих и звуковоспринимающих рецепторных структур, значительно расширили диагностические и прогностические подходы к оценке степени поражения и возможности восстановления слуха. Кроме того, ряд клинических наблюдений позволяет надеяться на то, что фокусированный ультразвук действует не только на рецепторные, но и непосредственно на нервные структуры, остающиеся неповрежденными при многих формах тугоухости. Если такая возможность прямого действия фокусированного ультразвука на нервные окончания будет подтверждена, протезирование слуха с помощью ультразвука станет не очень отдаленной реальностью.

Перечисленные выше способы слухопротезирования и новые подходы к этой проблеме существуют уже сегодня и требуют дальнейшего совершенствования. Современный этап слухопротезирования представляет собой физиологические, медицинские и технические поиски возможностей улучшения слуха людей с тяжелыми формами тугоухости.

Делом завтрашнего дня является эффективное протезирование людей, полностью утративших слух, людей, у которых разрушены патологическим процессом все периферические нервные структуры. Еще более сложным вопросом является введение слуховой информации людям, лишенным слуха от рождения (например, при глухоноте). В этих случаях возникает проблема замены слуха возможностями других органов чувств, использования их для введения слуховой информации. Например, в настоящее время уже существуют приборы-анализаторы, в которых речь преобразуется для восприятия зрительной или тактильной системами. Считается, что перспективным может оказаться одновременное получение слуховой информации по нескольким сенсорным системам. Ведется поиск путей передачи слуховой информации непосредственно в мозговые центры слуха, минуя воспринимающие системы. С этой целью используются электрические и магнитные поля, радиоволны и ультразвуки. Поиск ве-

дется в экспериментах на животных — надежных помощниках исследователей в выяснении вопросов о том, на какие структуры действует стимул, в какой мере безопасно осуществляемое воздействие, каковы последствия длительного применения различных физических агентов.

Давняя, но всегда актуальная проблема слухопротезирования ждет своего удовлетворительного разрешения. Поиск новых путей помощи больным с резкой степенью тугоухости, помощи людям, которым не помогают даже самые современные виды звукоусиливающих устройств, возвращение их к нормальным социальным контактам должны стать важнейшей целью совместных усилий специалистов различных областей знания — нейрофизиологов, отоларингологов, акустиков, инженеров.

## **СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЛУХА ЖИВОТНЫХ**

Изучение абсолютных и дифференциальных порогов дает сведения о возможностях слуховой системы как приемника звуковых волн, но, однако, этого недостаточно для суждения о биологическом содержании ее функции. Последнее состоит в первую очередь в определении тех свойств звуков, которые имеют биологически важное значение. К таким звукам относятся разнообразные сигналы биологического происхождения, возникающие при двигательной активности животного, включая голосовые проявления. Эти реакции, сигнализирующие о событиях в окружающей среде и о внутреннем состоянии животного, обуславливают или сопровождают различные формы поведения. Оценку биологически важных сигналов можно рассматривать как основную функцию слуховой системы, а изменения в поведении — как конечный (эффективный) результат этой оценки. Именно поэтому сравнительно-физиологическое изучение функции слуховой системы имеет принципиальное значение как для оценки эволюции слуховых функций в процессе адаптации к различным условиям среды обитания, так и для выявления тех биологически целесообразных преобразований, которые способствуют расширению возможностей восприятия картины звукового мира и организации адаптивных форм поведения.

Разнообразие органов, воспринимающих колебания субстрата или среды, у насекомых не меньше, чем способов извлечения этих звуков. Простейшими рецепторами колебаний являются трихотидные сенсиллы. Это длинные волоски, к которым подходят иннервирующие их нервные волокна. Обычно эти волоски располагаются и укрепляются на поверхностном покрове — кутикуле. Они подвижны, хотя их движения ограничиваются валиком вокруг места прикрепления. Подобные рецепторы концентрируются на так называемых церках насекомых.

Более сложным воспринимающим органом являются хордотональные сенсиллы, представляющие собой образование из четырех клеток: отросток нервной клетки (дендрит) подходит к ресничке, прикрытой сверху шапочковой клеткой, у основания нервного отростка располагается фиброзная клетка, а дендрит и ресничка окружены обкладочной клеткой. Эта сложная система реагирует как единый рецепторный орган. Хордотональные сенсиллы располагаются на границе подвижных сочленений тела насекомого.

Еще более сложное строение имеет джонстонов орган. Наиболее развит он у самцов комаров. Располагается джонстонов орган на втором членике антенны. В его состав входит множество хордотональных сенсилл, расположенных радиально и благодаря своей ориентации воспринимающих минимальные колебания антенны.

Тимпанальные органы являются наиболее сложными слуховыми рецепторами, характерными для множества насекомых: прямокрылых, цикад, бабочек, клонов. У кузнечиков и сверчков эти органы находятся в голенях передних ног. У саранчи, бабочек и цикад — в груди или в первом членике брюшка. У некоторых бабочек тимпанальные органы находятся в крыльях. Детали строения этих органов варьируют у разных насекомых. Количество хордотональных сенсилл, входящих в состав тимпанальных органов, колеблется от 2-х до нескольких десятков и даже сотен.

Кроме вышеперечисленных слуховых органов, в голенях передних ног располагаются субгенуальные органы, которые состоят из множеств хордотональных сенсилл. Считается, что эти органы воспринимают вибрации почвы.

Чувствительность насекомых к звуковым частотам выясняется обычно путем регистрации электрической активности тимпанального нерва (в целом или в отдельных нервных волокнах). Определяются либо пороги электрической реакции, либо ее амплитуда (при отведении от целого нерва), а также количество и частота импульсов в ответ на звук (при отведении от одиночных волокон). Именно таким образом были установлены диапазоны частот, возбуждающих рецепторные органы отдельных насекомых — саранчи, кузнечика, сверчка.

Абсолютная и дифференциальная чувствительность слуха насекомых с помощью поведенческих методов не изучалась. Это связано в первую очередь с отсутствием подходов и разработанных методов для исследования слуха у насекомых. Известно, однако, что эти животные отличаются выраженным акустическим поведением в определенные сезоны года. Призывные песни самцов, как уже отмечалось, привлекают самку, влияют на пение других самцов и на их распределение в колонии. У саранчовых, кузнечиков и цикад самки издают ответные звуковые сигналы, двигаясь навстречу самцу. Большинство песен видоспецифично. Изучая важнейшие физические параметры песен — их спектр, временную структуру и сопоставляя с теми поведенческими ситуациями, в которых возникают песни, исследователи делают косвенные заключения о диапазоне слышимых частот и разрешающей способности слуха насекомых. Несомненно, что возможности их звукового восприятия не ограничиваются теми частотами, которые обнаруживаются в спектре песни. Исследования в этом направлении, однако, ждут своего дальнейшего развития.

## **Есть ли слух у водных животных**

Возникновение у животных специфического приемника звука, высокочувствительного аппарата, воспринимающего звуковые волны, неразрывно связано с водной средой, в которой на протяжении многих геологических эпох развивалась жизнь, предшествовавшая появлению разнообразных биологических форм на суше. Как известно, передача и прием звуковых волн являются одним из наиболее эффективных способов дальней связи в условиях водной среды. Однако на протяжении всей истории биоло-

тый вопрос о том, есть ли слух у водных животных, подвергался сомнению и был предметом многочисленных дискуссий.

Несмотря на появление в 1820 г. классического труда Э. Вебера по функциональной анатомии органа слуха рыб, в течение почти целого столетия общепринятой оставалась точка зрения об отсутствии слуха у этих животных. Даже после фундаментальных исследований Г. Паркера (1904, 1910 гг.) и К. Фриша (1923, 1938 гг.) наличие слуха у рыб все еще подвергалось сомнению. А ведь в этих работах было убедительно показано, что слух у рыб несет высокоспециализированную функцию ориентации в водной среде! Можно без преувеличения сказать, что только в последние 25 лет стало очевидным, что большинство рыб эффективно использует именно этот канал связи и ориентации.

Наличие слуха у морских беспозвоночных до сих пор является спорным и большинством зоологов отрицается. Хотя Г. Хансен еще в 1863 г. показал, что отоцисты некоторых ракообразных могут рассматриваться как слуховые приемники, этот факт надолго был предан забвению.

Отоцисты, располагающиеся на поверхности тела водных беспозвоночных, в современных литературных источниках называются слуховыми пузырьками и считаются, скорее, приборами для определения силы тяжести, нежели слуховыми органами. До настоящего времени продолжают споры о возможности «слышания» с помощью разных органов чувств, выступающих «по совместительству» в качестве приемных устройств. Многим биологам представляется маловероятным, что существуют акустические системы связи и ориентации у представителей животного мира, занимающих столь «низкое» положение в филогенетическом ряду. К этому следует добавить, что почти ничего не известно о биологическом значении звуков, производимых и воспринимаемых (?) морскими беспозвоночными.

Совершенно очевидно, что исследования законов излучения и приема звуковых волн обитателями водной среды являются насущными и необходимыми не только для прогресса в области фундаментальных и прикладных проблем биоакустики, но и для решения многих проблем эволюции органов чувств.

Выяснение ряда важных вопросов акустического поведения морских животных стало возможным благодаря проведению междисциплинарных исследований, включающих анатомо-физиологические, морфологические и гидроакустические методы. В работах В. ван Бергайка и Г. Харриса (1962, 1964, 1967 гг.), например, были разграничены факторы, действующие в водной среде при колебательных перемещениях ее частиц — давление и смещение, которые могут возбуждать различные рецепторные образования водных животных.

## Водные беспозвоночные

С точки зрения восприятия высокоспециализированными приемниками акустических процессов малых энергетических уровней (волн давления) вряд ли можно представить себе слух водных беспозвоночных животных. Тем более нет никаких оснований говорить о существовании у них слуховой функции как результата деятельности многоуровневой системы «периферических» и «высших» мозговых уровней. Прием акустических колебаний водными беспозвоночными, по мнению многих авторов, представляет собой возбуждение любого рецептора на действие звуковых волн, достигающих его через любую среду. В этом случае множество рецепторных образований, не являясь специализированными, могут составлять фактически существующую у животных систему обработки звуковых волн. Именно поэтому реакция различных рецепторов на звук или вибрации может рассматриваться не как вторичное явление, а как процесс приема колебательных процессов. Такое утверждение справедливо при условии, что интенсивность этих колебательных процессов не является повреждающей для основной «специфической» функции рецепторов. При подобном подходе к слуховой функции на первый план выступает возможность совмещения различных рецепторных функций в пределах одной и той же воспринимающей структуры.

Рассмотрим некоторые существующие у водных беспозвоночных животных образования, которые могут стимулироваться звуками, вызывающими электрические или поведенческие реакции.

У ряда мягкотелых беспозвоночных — губок, актиний, гидроидных полипов, медуз, плоских червей, спрутов —

в стенках брюшной полости находятся рецепторы, реагирующие на непосредственное механическое воздействие и вибрационные колебания среды. Например, ротовой диск актинии настолько тонок и чувствителен к колебаниям среды, что можно без преувеличения сказать, что она «слышит» ртом.

Различные отростки на стенках брюшной полости — волоски, реснички, щетинки — являются образованиями, чувствительными к механической стимуляции. Щупальцы, параподии, усики, т. е. различные выстуны на теле многощетинковых крабов и других ракообразных, могут воспринимать механические колебания благодаря расположенным здесь проприорецепторам. У некоторых животных, в частности у кольчатых червей, специальные рецепторы, реагирующие на звуки, расположены в слуховых пузырьках (статоцистах).

Изучение звуковой чувствительности водных беспозвоночных находится в начале пути. То небольшое количество исследований, которые посвящены изучению рецепторных систем, воспринимающих звуковые волны, у членистоногих, моллюсков и кишечнополосных, лишь косвенно подтверждает возможность наличия у этих животных акустических систем связи.

### Водные позвоночные — рыбы

У рыб, так же как и некоторых животных, ведущих смешанный образ жизни (земноводные), имеются по крайней мере два рецепторных аппарата, непосредственно относящихся к организации восприятия звуковых сигналов. Речь идет об органах латеральной (боковой) линии и лабиринте (внутреннее ухо), которые обозначаются обычно как акустико-латеральная система.

Соединение латеральной линии и внутреннего уха в единую систему восприятия колебательных движений водной среды основано на ряде причин. Во-первых, они связаны общим эмбриологическим происхождением, во-вторых, имеют сходное строение воспринимающих поверхностей и, в-третьих, они объединяются акустическим центром в продолговатом мозге.

Опыты с разрушением внутреннего уха показали, что, несмотря на хирургическое вмешательство, рыба продолжает воспринимать звуки низкой частоты. Если же пере-

резать нервы, идущие к чувствительным клеткам латеральной линии, то рыба становится «глухой». До сих пор, однако, не существует единой точки зрения о сущности самой функции акустико-латеральной системы. Некоторые исследователи рассматривают орган латеральной линии как специализированный аппарат тактильного чувства, в отличие от внутреннего уха как приемника звуковых волн.

Какова бы ни была точка зрения на вклад этих двух разделенных в пространстве тела рыбы образований, несомненно, что они обеспечивают восприятие физических явлений, вызываемых распространяющимся в водной среде звуком. Общей воспринимающей поверхностью в обоих случаях выступают волосковые клетки, изменяющие свой электрический потенциал при сгибании волосков. Последнее достигается благодаря давлению на них специальной дополнительной структуры — купулы. Следовательно, фактором, вызывающим рецепторный потенциал клеток латеральной линии и внутреннего уха, являются силы механического смещения, возникающие на границе рецепторных (волосковых клеток) и дополнительных (купула) структур. Показано, что движения жидкости, окружающей тело рыбы, служат адекватным раздражителем рецепторов латеральной линии. Реакция этих рецепторов несомненно зависит от амплитуды и частоты смещений частиц воды. Движение жидкостей в закрытой системе полукружных каналов внутреннего уха, возникающее в результате действия волн давления, является адекватным раздражителем для волосковых клеток лабиринта.

Различия, характеризующие степень участия системы органов латеральной линии и внутреннего уха рыб в восприятии звуковых волн, обусловлены главным образом количественным соотношением рецепторных и дополнительных поддерживающих структур, а также некоторыми особенностями организации связей с центральной нервной системой.

Воспринимающие органы латеральной линии — нейромасты состоят из группы волосковых и окружающих их поддерживающих клеток. Каждая волосковая клетка имеет два вида волосков: одиночную киноцилию и многочисленные стереоцилии. Расположение этой единственной киноцилии эксцентрическое. Чувствительные оси кле-



ток нейромастов перемешаны: примерно половина клеток чувствительна к отклонению волосков в одном направлении, а другая — к отклонению волосков в ином направлении. Волоски сенсорных (воспринимающих) клеток покрыты тонкой желатинозной мембраной — купулой. Нейромасты обнаруживаются на всем теле рыбы. Они либо погружены в каналы, либо располагаются на поверхности тела. Одиночные каналы пролегают вдоль туловища и связаны с несколькими каналами, находящимися на голове животного. Каналы, покрытые чешуей, открываются на поверхности тела при помощи пор, каждая из которых окружена несколькими чешуйками.

Система органов латеральной линии рассматривается как акустический детектор ближнего поля звукового источника, поскольку экспериментально показано, что рецепторы возбуждаются вибраторными стимулами. Чувствительность к смещениям, наблюдаемым в ближнем поле, составляет для органов латеральной линии величины порядка нескольких ангстрем, тогда как чувствительность тактильных рецепторов кожи пальца человека составляет величины не менее нескольких микрон. Такое сопоставление дает возможность представить огромную чувствительность рецепторов латеральной линии рыб к смещениям частиц среды. Естественно, что структуры органов латеральной линии при обнаружении акустических сигналов должны выполнять иные функции, нежели внутреннее ухо (лабиринт).

Возникновение лабиринта — закрытой системы полукружных каналов, расположенных глубоко под кожей головы, — рассматривается как значительный прогресс в эволюции органов слуха. Мы, к сожалению, не имеем возможности проследить последовательные стадии формирования лабиринта на существующих представителях водных позвоночных животных. Можно лишь констатировать его наличие у одних и отсутствие у других животных, провести сопоставления строения и функции различных частей внутреннего уха и отсюда сделать соответствующие выводы.

Фактически даже у самых примитивных современных водных позвоночных — миксины и пресноводной миноги — имеется хорошо развитый лабиринт. У миксины лабиринт состоит из одного полукружного канала и одиночной отолитовой макулы (чувствительного пятна).

Минога имеет лабиринт, включающий два полукружных канала, три отолитовых органа и зачаток еще одного чувствительного образования внутреннего уха — папилла неглекта (игнорируемое пятно). Рыбы обладают уже достаточно развитым лабиринтом, состоящим из трех полукружных каналов с ампулами (расширениями) и трех отолитовых органов, называемых утрикулусом (овальный мешочек), саккулусом (круглый мешочек) и лагеной

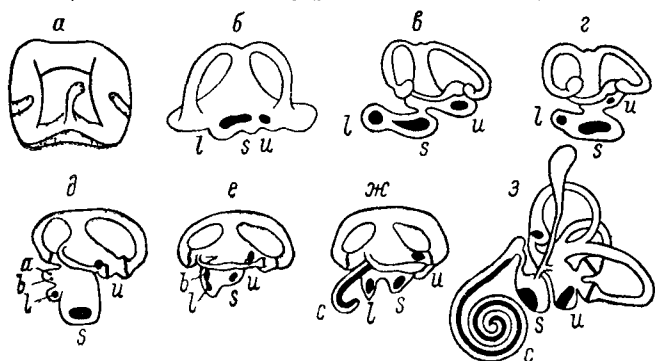


Рис. 14. Схематическое изображение внутреннего уха (лабиринта) различных позвоночных животных.

а — миксина, б — минога, в и г — костно-пузырные и некостно-пузырные рыбы, д — амфибии, е — рептилии, ж — примитивное, з — высокоразвитое млекопитающее. l — лагена, s — саккулус, u — утрикулус, а — амфибнальное пятно, б — базиллярное пятно, с — улитка.

(вырост). Сравнение лабиринтов различных позвоночных, представленное на рис. 14, позволяет проследить изменения строения и соотношения различных частей внутреннего уха у животных разного филогенетического уровня.

Одно из возможных объяснений возникновения в процессе эволюции животного мира закрытой системы полукружных каналов на основе более древней открытой системы органов латеральной линии сводится к следующему. Органы латеральной линии в определенных условиях выступают в качестве рецепторов, воспринимающих смещение частиц воды в ближнем поле. Более общей задачей этих органов является обнаружение гидродинамических перемещений в окружающей среде, т. е. восприятие перемещений воды вдоль поверхности тела.

При прямолинейном движении тела стимуляция рецепторов обеих половин туловища приблизительно одинакова. При повороте сторона туловища, наружная по отношению

к повороту, подвергается большей стимуляции, чем противоположная, «внутренняя» сторона. Очевидно, что наиболее точная и свободная от помех информация о подобном тангенциальном движении обеспечивается теми органами, которые несут наименьшие латеральные перемещения. Такими рецепторами являются органы латеральной линии, расположенные у основания кости и благодаря этому наименее подвижные. Чувствительность к угловому ускорению возрастает еще больше, если уменьшаются воздействия, связанные с перемещениями ближнего поля. Это может быть достигнуто путем изоляции части канала латеральной линии от окружающей среды (воды). Подобная система обладает рядом преимуществ по сравнению с открытой: во-первых, она более чувствительна к ускорениям животного, чем к движениям окружающей жидкости; во-вторых, кольцеобразная система обладает большей чувствительностью к угловым, а не к линейным ускорениям и, в-третьих, утопление подобной системы под кожей, а тем более помещение ее в череп обеспечивают ее фиксированным жестким каркасом и делают еще менее чувствительной к перемещениям потоков жидкости в окружающей животное среде. Именно таким образом можно представить себе переход в процессе эволюции от открытой системы латеральной линии к замкнутой системе полукружных каналов.

В отличие от органов латеральной линии, где чувствительные оси клеток перемешаны, лабиринт содержит области, например в утрикулусе, в которых группы клеток имеют одинаковую ориентацию. Это свидетельствует о том, что рецепторные образования этой части лабиринта могут отвечать на ускорения любой направленности. У костистых рыб утрикулус является основным регулятором положения тела; функции саккулуса и лагены остаются еще недостаточно ясными.

Можно предполагать, что в процессе эволюции полукружных каналов разнонаправленная чувствительность органов латеральной линии сменяется однонаправленной чувствительностью полукружных каналов. Следует также отметить, что одновременно улучшается функция системы восприятия угловых ускорений. Дальнейшим шагом на пути к совершенствованию детализации восприятия ускорений в различных направлениях и точности определения направления движения является увеличение числа полу-

круглых каналов от одного у миксины к трем у высокоорганизованных форм. Увеличение числа полукруглых каналов сочетается с их расположением в трех взаимно перпендикулярных направлениях.

Если чувствительность к угловым ускорениям оптимизируется благодаря использованию циркулярной системы полукруглых каналов, то чувствительность к линейным ускорениям и гравитации повышается с увеличением внутренней массы системы. Возможно, что именно с этим связано возникновение отолитовой макулы, волосковые клетки которой наиболее чувствительны к изгибу в направлении от головы к хвосту (перпендикулярно к направлению гравитационного поля). Возникновение в процессе эволюции трех отолитовых макул способствует, очевидно, увеличению чувствительности к линейным ускорениям в трех осях движения рыб: вперед, вбок, вверх—вниз.

Экспериментальные исследования функционального значения отдельных частей лабиринта — внутреннего уха — различных видов рыб относительно немногочисленны. Большая часть данных получена на основании поведенческих исследований, в ходе которых после выработки условнорефлекторной реакции на звуковые раздражители с определенными параметрами (диапазон частот или интенсивностей) разрушалась или удалялась часть внутреннего уха, а затем выяснялась степень потери слуховой функции. В этих работах было показано, что саккулюс и лагена являются основными органами восприятия звука у костистых рыб, а вестибулярная функция связана с утрикулюсом и полукруглыми каналами. У некоторых видов рыб, однако, утрикулюс участвует в восприятии низких, а саккулюс и лагена — в восприятии высоких частот. Функция лагены состоит также в поддержании равновесия тела. По имеющимся в настоящее время экспериментальным данным можно говорить только о несомненном участии саккулюса в слуховой функции. Роль других отолитовых органов рыб в восприятии звуковых сигналов исследована недостаточно.

Очевидно, что возникновение лабиринта, мало чувствительного к изменениям ближнего поля благодаря своему положению в некотором удалении от поверхности тела животного, является прогрессивным шагом в процессе

эволюции. В данном случае мы встречаемся с совершенствованием механизмов определения направления движения и ориентирования животных в пространстве. Изменения ближнего поля передаются, однако, непосредственно к лабиринту через мягкие ткани. Что же касается волн давления, обуславливающих изменения дальнего поля, то несмотря на их высокую амплитуду в конкретных условиях они непосредственно не возбуждают лабиринт, поскольку находятся вне предела чувствительности его сенсорных структур. Для восприятия волн давления необходимо было возникновение прибора, усиливающего эти волны и переводящего их таким образом в зону чувствительности лабиринтных структур. В качестве подобного усиливающего и воспринимающего прибора можно рассматривать плавательный пузырь.

Плавательный пузырь представляет собой мешок, заполненный газом (кислород, азот, углекислый газ), расположенный в брюшной полости рыбы. Под воздействием волн давления плавательный пузырь расширяется и сжимается в точном соответствии с частотой изменений волн давления. Таким образом, он становится вторичным источником звуковых колебаний. Плавательный пузырь обладает определенным резонансом, который может быть установлен на основе его физических свойств и для большинства рыб лежит в пределах 100—1000 Гц.

Органы латеральной линии мало чувствительны к ближнему полю, создаваемому плавательным пузырем, поскольку оси их волосковых клеток лежат параллельно поверхности тела рыбы и перпендикулярно к ближнему полю пузыря. Напротив, осевая чувствительность части клеток лабиринта достаточно хорошо соответствует радиальному ближнему полю пузыря, что обеспечивает их реакцию на изменения этого вторичного ближнего поля.

Руководствуясь резонансными свойствами плавательного пузыря, можно считать, что рыбы чувствительны к волнам дальнего поля звукового источника в диапазоне колебаний 0.1—1 кГц, особенно в тех случаях, когда рыбы обладают макулой с соответствующей осью чувствительности. В процессе эволюции у наиболее высокоорганизованных водных позвоночных развивались специальные образования, усиливающие колебания дальнего поля при передаче их к структурам лабиринта. К таким образова-

ниям относятся прежде всего веберовский аппарат и другие функционально гомологические приспособления.

Веберовским аппаратом была названа система, состоящая из четырех пар косточек, расположенных между плавательным пузырем и лабиринтом. Эта система была открыта в 1820 г. Э. Вебером, предположившим, что составляющие ее косточки являются аналогами известных у млекопитающих косточек среднего уха, а плавательный пузырь — функциональным аналогом барабанной перепонки. Установлено, что непосредственное соединение с плавательным пузырем имеет только одна косточка. Между собой все косточки объединены связками, а с первыми четырьмя позвонками — мембранозным хрящом.

При колебаниях плавательного пузыря движения его стенок через систему косточек передаются к непарному синусу, а затем к поперечному каналу и саккулюсу. Движение лимфатических жидкостей возможно только в направлении к саккулюсу или от него. Передача эндолимфатического перемещения жидкости к сенсорному эпителию саккулюса осуществляется непосредственно за счет движения жидкости в поперечном канале. В этом случае отолит качается по своей длинной оси и возбуждает сенсорные клетки макулы, хотя их непосредственный контакт экспериментально не установлен. При таком способе возбуждения сенсорных клеток плотность отолита не имеет значения, поскольку определяющим эффектом является его форма.

Существует также и другая точка зрения, согласно которой масса отолита является критическим фактором для возбуждения сенсорного эпителия. Если принять, что звук достигает внутреннего уха благодаря костному и тканевому проведению, а не через систему плавательный пузырь — веберовский аппарат, то стимуляция сенсорных структур будет, действительно, осуществляться за счет инерционности движения отолита.

Вряд ли можно в настоящее время отдать предпочтение какой-либо одной из этих точек зрения. Возможно, что волосковые чувствительные клетки стимулируются разными способами и оба рассмотренных выше механизма встречаются у различных видов рыб.

Функциональное значение плавательного пузыря, веберовского аппарата и других структур, имеющих, возможно, отношение к передаче звука, исследовано недо-

статочно. Показано, в частности, что выпускание воздуха из плавательного пузыря вызывает уменьшение чувствительности к звукам высокочастотного диапазона. Но, например, острота резонансной настройки плавательного пузыря изучена мало. Представляется, что система передачи без выраженного резонанса имеет определенные преимущества для временного анализа звуковых сигналов, свойства которых аналогичны свойствам звуков, продуцируемых рыбами. Крайне скудны знания о влиянии на слуховую функцию рыб веберовского аппарата. В одном из исследований, посвященных этой проблеме, показано, в частности, что двустороннее удаление косточки, связанной с плавательным пузырем, вызывает уменьшение слуховой чувствительности у костно-пузырных рыб на 25—40 дБ в широком диапазоне частот.

Оценка слуховой функции рыб проводилась с помощью различных методик пищевых и оборонительных условных рефлексов, ориентировочных, двигательных и дыхательных реакций и некоторых электрофизиологических показателей — микрофонных потенциалов и активности волокон VIII нерва. Обстановка и условия экспериментов также варьировали в весьма широких пределах. Все это заставляет с большой осторожностью сравнивать результаты исследований, полученные различными авторами. По существу, каждая кривая слышимости представляет собой не только характеристику слуха какого-либо вида рыбы, но и характеристику слуха, полученную в данных экспериментальных условиях. Аудиограмма, как известно, определяется диапазоном воспринимаемых частот, полосой частот, при которых чувствительность максимальна, а также величинами воспринимаемого звукового давления. Сравнение различных литературных данных позволяет заключить, что пороги слышимости для костно-пузырных рыб с веберовским аппаратом близки в области частот ниже 1.5 кГц (различия в пределах 10 дБ). Значительно большие отличия наблюдаются в высокочастотном диапазоне (различия до 40 дБ). Наиболее низкие пороги (30—40 дБ над уровнем  $2 \cdot 10^{-5}$  Па) характерны для диапазона частот 500—2000 Гц. Полоса воспринимаемых частот ограничена сверху величинами 5—7 кГц.

Аудиограммы рыб, не обладающих веберовским аппаратом, существенно отличаются от рассмотренных аудиограмм. Прежде всего обращает на себя внимание факт

наличия у таких рыб значительно более высоких порогов. Кроме того, различия порогов в зоне максимальной чувствительности у разных видов рыб чрезвычайно велики — до 70 дБ. Наибольшая чувствительность слуха регистрируется, как правило, в области более низких частот —

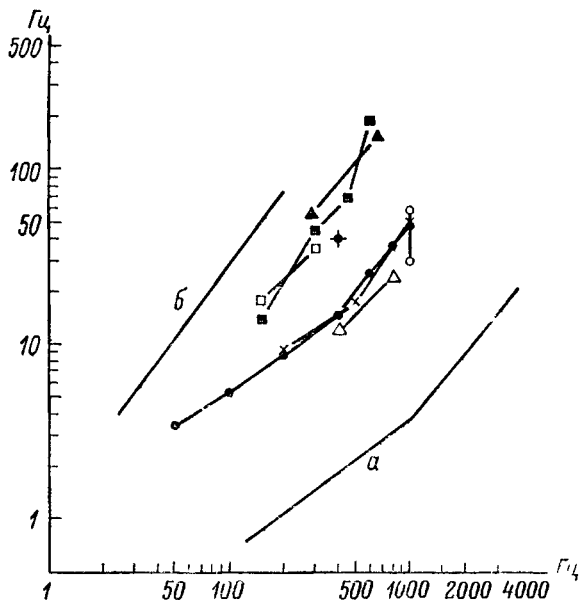


Рис. 15. Сравнение дифференциальных порогов слуха по частоте у разных видов рыб с дифференциальными порогоми слуха (а) и кожи (б) человека.

По оси абсцисс — частота звука, в Гц; по оси ординат — дифференциальный порог, в Гц. Кривые между а и б — дифференциальные пороги разных видов рыб.

200—800 Гц. Для морских рыб максимумы чувствительности находятся в сходных диапазонах, а для пресноводных максимальная чувствительность слуха сдвинута в сторону низких частот (100 Гц).

Следует подчеркнуть, что слуховая чувствительность костно-пузырных рыб в диапазоне максимальной чувствительности (300—500 Гц) составляет такие же величины пороговой энергии звука, как и у человека, при измерении на тех же частотах в воздухе. Столь высокая чувствительность лежит ниже уровня шумов океана, в тех же полосах частот. Это значит, что в зоне оптимальной слышимости слуховая система рыб должна постоянно выделять



Полезный сигнал на фоне окружающего шума. Сигналы связи импульсного характера лучше других звуков воспринимаются слуховой системой рыб.

На рис. 15 представлены суммированные результаты исследования величины частотного различения у некоторых видов рыб. На том же рисунке показаны величины частотного различения слухового аппарата и рецепторов кожи человека. Несмотря на то что пороги частотного различения у рыб как по абсолютным значениям, так и по верхнему пределу частоты занимают промежуточное положение между вибро-тактильной и слуховой различительной способностью человека, степень частотного различения у них достаточно велика.

Существует несколько предположений о механизмах частотного анализа в слуховой системе рыб. Временной принцип анализа возможен благодаря синхронизации частоты звука и частоты нервного разряда. Золотая рыбка, например, способна различать периодические компоненты амплитудномодулированных сигналов. Тот факт, что изменения ритма модуляции вызывают изменение условных реакций, рассматривается в специальной литературе как одно из доказательств преобладания временного принципа анализа звука в центральной нервной системе животных, у которых нет основной мембраны.

Пространственный принцип, однако, также может быть реализован за счет включения различных сенсорных элементов при действии звуков разной частоты. В экспериментальных исследованиях было показано, что определенные волокна, идущие от рецепторных органов, настроены на различные звуковые частоты. Возможно сочетание нескольких механизмов частотного анализа. Во всяком случае, очевидно, что этот вопрос также нуждается в дальнейшем детальном изучении.

Данные, касающиеся анализа звуков по другим параметрам — длительности, крутизне фронта, ритму, — многочисленны и противоречивы.

### Амфибии

Важнейшим этапом в эволюции слуховой системы позвоночных явился переход от водного к наземному образу жизни, потребовавший развития у животных специализированных структур, согласующих сопротивление проводимых по воздуху звуков с сопротивлением жидкостей

внутреннего уха. Только у лягушек и жаб развилось среднее ухо со слуховыми косточками, которое позволяет им слышать звуки как в воздушной, так и в водной среде. Саламандры и тритоны не имеют подобного образования и располагают лишь слуховой системой, свойственной водным животным.

Лягушки и жабы первую часть жизни проводят в воде, а затем, в процессе метаморфоза, длящегося от нескольких дней до нескольких недель, переходят к наземному образу жизни. В период метаморфоза строение среднего уха претерпевает существенные изменения, обеспечивающие передачу и усиление звуковых волн в условиях воздушной среды. Во взрослом состоянии у амфибий среднее ухо содержит барабанную перепонку и косточку — колумеллу, которая передает колебания барабанной перепонки структурам внутреннего уха.

Внутреннее ухо (перепончатый лабиринт) амфибий находится внутри костной капсулы (рис. 14, д). Нижнюю часть лабиринта лягушки образуют саккулюс и его производные — амфибиальная и базилярная папиллы и лагена. Саккулюс — довольно крупное образование лабиринта, к нижней части которого примыкают лагена, базилярная папилла, а к верхней — система полукружных каналов и амфибиальная папилла. Развитие специализированного приемника звука у позвоночных прослеживается от базилярной папиллы. Впервые она обнаруживается у амфибий, у рептилий — сливается с лагеной, образуя единую звуковоспринимающую структуру, а у млекопитающих приобретает вид спиралеобразно закрученного образования — улитки, содержащей звуковоспринимающие сенсорные элементы.

Многие общие свойства базилярной и амфибиальной папилл представляются очень сходными, однако детальная структура этих образований различается весьма существенно. Базилярная папилла имеет несравненно более простую морфологию, в отличие от амфибиальной папиллы, содержащей примерно в десять раз больше волосковых клеток, иннервируемых в три раза большим количеством нервных волокон. Это позволяет предполагать, что и в функциональном отношении амфибиальная папилла более сложна, чем базилярная.

На основании морфологических и электрофизиологических данных общепринято, что слуховая функция у ам-

фибий осуществляется базилярной и амфибиальной папиллами, а вестибулярная — полукружными каналами. Функция саккулюса и утрикулюса еще нуждается в уточнении. Существует точка зрения, в соответствии с которой эти рецепторные образования имеют отношение к вестибулярной функции и к восприятию вибраций (в диапазоне 50—150 Гц). В последнее время были получены данные, свидетельствующие об участии саккулюса и в восприятии звуковых частот в определенном диапазоне — от 50 до 2500 Гц. Предполагается также, что базилярная папилла имеет преимущественное значение в восприятии высокочастотных звуковых колебаний в воздухе, а амфибиальная папилла — низкочастотных в воздухе и в воде. Следует, однако, отметить, что точных экспериментальных данных, подтверждающих наличие у амфибий специализированного аппарата для восприятия звуковых сигналов в воде, в настоящее время нет. Вероятно, в условиях водной передачи звука возрастает роль костно-тканевой проводимости при одновременном снижении значения среднего уха.

Характеристики слуха у амфибий изучены далеко не достаточно. Первые доказательства наличия слуха у лягушек были получены еще в 1903 г. Р. Ерксом. Он показал, что свистки и звонки увеличивают частоту дыхания животных, отметил также, что квакание одной особи вызывает квакание других, и обнаружил уменьшение времени реакции на тактильное и зрительное раздражение при условии, если за секунду до их предъявления воспроизводится звуковой сигнал. Эффективный диапазон частот, вызывающий изменение частоты дыхания у лягушек, находится в пределах 30—15000 Гц.

Изучение слуховой функции лягушек с помощью пищевых или оборонительных условнорефлекторных методик не имело успеха. Рефлексы на звук были неустойчивы, а результаты, полученные в этих опытах, неоднородны. В связи с этим абсолютные и дифференциальные пороги не были исследованы. Напротив, весьма перспективными оказались работы, выполненные с помощью биоакустического исследования естественных звуковых сигналов — кваканья, — продуцируемых животными этого вида в условиях естественного поведения. Р. Капраника применил метод анализа и синтеза физических компонентов естественного брачного сигнала лягушки. Предъявление

ние естественного или синтезированного сигнала вызывало звуковой ответ. — кваканье других самцов и движение самок в сторону хора самцов. Был обнаружен ряд закономерностей. Во-первых, необходимо наличие в сигнале двух пиков энергии — в области частот 100—300 Гц и около 1500 Гц. Во-вторых, энергия низкочастотной зоны должна быть равной энергии высокочастотной зоны. В-третьих, низкочастотный компонент наиболее эффективен в том случае, если энергия сосредоточена в зоне частот 200 Гц. В-четвертых, энергия на частоте 200 Гц должна быть равной или больше энергии на частоте 500 Гц. И, наконец, в-пятых, перемещение низкочастотного максимума энергии в область более высоких частот в синтетическом звуке вызывает полное прекращение ответа других особей.

Призывные звуки других видов самцов лягушек и жаб, а также молодых (неполовозрелых) самцов того же вида не вызывают ответных реакций других особей. Это связано с высокой специфичностью рассматриваемой реакции на определенный тип звукового сигнала. Изменение соотношения спектральных максимумов энергии или временной структуры звука приводит к уменьшению и полному прекращению специфического ответа. Показано, в частности, что вокальные полости (оба мешка и ротовая полость) у неполовозрелых самцов лягушки-быка меньше, чем у взрослых особей. Поэтому гармоническая структура первой форманты кваканья у молодых животных обнаруживает относительно большие энергетические уровни на высоких частотах (400—700 Гц). У взрослых этот пик энергии смещается в область частот 100—300 Гц. Данные, полученные благодаря сочетанию биоакустического и поведенческого анализа, не оставляют сомнений в слуховых способностях лягушек. Они свидетельствуют также о корреляции между параметрами звуковой среды, с которой имеет дело слуховая система амфибий, и характеристиками их слуха.

## Рептилии

Строение наружного, среднего и внутреннего уха животных, относящихся к классу рептилий, чрезвычайно различно. Подчас невозможно объяснить наличие или отсутствие тех или иных деталей строения перифериче-

ского слухового аппарата адаптационными изменениями в процессе приспособления к условиям существования или известными в настоящее время функциональными особенностями слуха.

Часть рептилий обладает хорошо развитым наружным ухом и барабанной перепонкой, соединенной косточками с определенными структурами, передающими колебания к внутреннему уху. Другие рептилии вообще не имеют наружного уха и барабанной перепонки. Отсутствие видимого наружного уха повлекло за собой длительно существовавшую точку зрения об отсутствии слуха у этих животных.

В среднем ухе рептилий найдены образования, аналогичные имеющимся у млекопитающих. Тимпанальная полость, заполненная воздухом, широко открывается в гортань. Ее пересекает колумелла (аналог стремечка), достигающая овального окна. Колумелла переходит в экстраколумеллу, которая с помощью хрящевой ткани присоединяется к барабанной перепонке. В тимпанальную полость открывается также отверстие, аналогичное круглому окну млекопитающих. Такая система хорошо проводит и усиливает звуковые воздушные колебания. В то же время имеется множество других вариантов строения этой части уха у рептилии. У змей, например, воздушная тимпанальная полость отсутствует, а пространство между капсулой внутреннего уха и костью заполнено мышечной тканью. Отсутствуют также круглое окно и барабанная перепонка. Наружная поверхность основания колумеллы подсоединяется к заполненному жидкостью синусу, имеющему связь с тимпанальной лестницей. Перерезка у змей экстраколумеллы резко ухудшает их слуховую чувствительность — на 40 дБ. Таким образом, экстраколумелла передает и усиливает звуки от передней губной поверхности к внутреннему уху.

Внутреннее ухо рептилий, так же как наружное и среднее, у разных видов существенно различается. Эти отличия касаются прежде всего размеров и формы слуховой (базиллярной) папиллы, являющейся аналогом улитки млекопитающих. Размеры папиллы не коррелируют с размером тела животного и его весом. Величина и форма лагены также характеризуется существенными индивидуальными вариациями. У змей и черепах лагена отделена сужением от слуховой папиллы, но объединена

у ящериц. Слуховая папилла ящерицы содержит чувствительные слуховые волосковые клетки и поддерживающие их опорные клетки. Текториальная мембрана покрывает поверхность папиллы. Волосковые и поддерживающие их опорные клетки расположены рядами на базиллярной мембране, подвешенной между двумя хрящевыми стенками. Папилла отделяет эндолимфу кохлеарного протока от перилимфы вестибулярной лестницы. Количество волосковых клеток варьирует у разных видов.

Как уже отмечалось, наличие слуха у рептилий на протяжении длительного времени считалось дискуссионной проблемой. Это объясняется тем, что, несмотря на выявление у многих видов рептилий хорошо выраженных слуховых структур внутреннего уха (рис. 14, е), непосредственных доказательств существования у них слуховой функции получено не было. Различные авторы использовали в своих экспериментах классические оборонительные или пищевые условные рефлексy и их модификации. Исследований в естественных условиях жизнедеятельности этих животных, которые могли бы пролить свет на некоторые стороны их слуховой функции, практически не проводилось. Очень мало известно также о звуках, продуцируемых рептилиями. Считается, например, что большинство ящериц не издает никаких звуков.

Основные данные, характеризующие слух у различных представителей класса рептилий (хамелеонов, аллигаторов, змей, черепах, ящериц и др.), получены в результате регистрации электрических ответов внутреннего уха — микрофонных потенциалов от круглого окна — или импульсных реакций нейронов центральных отделов слуховой системы. Данные, описывающие чувствительность слуха и диапазон воспринимаемых частот у разных рептилий, приведены на рис. 16. Здесь не обсуждается дискуссионный вопрос о достоинствах и недостатках подобного способа оценки слуховой функции. Однако, поскольку в настоящее время результаты таких исследований являются единственным фактическим материалом, позволяющим сравнивать некоторые показатели слуховой функции у различных рептилий, представляется важным остановиться на этих результатах подробнее.

Диапазон частот, воспринимаемых различными представителями класса рептилий, составляет 50—10 000 Гц,

причем максимальная чувствительность обнаруживается, как правило, в области частот ниже 1 кГц.

Наиболее низкие пороги импульсных реакций нейронов продолговатого мозга составляли 14 дБ над уровнем 0.00002 Па. Получена четкая положительная корреляция между наиболее высокой резонансной частотой и протяженностью базилярной мембраны.

Накопленные к настоящему времени электрофизиологические данные, равно как и материалы, касающиеся строения рецепторных структур разных видов рептилий, не дают еще достаточных оснований для обсуждения степени сходства или различия функциональной организации различных образований внутреннего уха как внутри класса рептилий, так и в сравнении с другими позвоночными животными.

## Птицы

Можно без преувеличения сказать, что различия в строении слуховой системы птиц не меньшие, чем разнообразие их песен. Наружный слуховой проход обычно короткий, большого объема, очень сложный по рельефу складок. У дятлов, соколов, воробьиных птиц, попугаев он прикрыт изогнутыми перьями, так называемыми «опахалами», образующими свод. Многие птицы обладают хорошо выраженной ушной раковиной. У совы, луни, козодоя наружное ухо похоже на рупор. Водоплавающие птицы имеют почти полностью заросшее наружное слуховое отверстие, прикрытое многослойным перьевым покровом.

Длительное время считалось, что наружное ухо птиц является исключительно защитным образованием. В пользу такой точки зрения свидетельствовало соответствие его строения образу жизни птиц (водный, наземный, дневной, ночной и т. д.). Однако исследования, посвященные выяснению вопроса о значении наружного слухового прохода, показали, что наружное ухо птиц несет совершенно определенную акустическую нагрузку и влияет на частотные характеристики слуха. Сложный рельеф складок, вариации объема, наличие перьевого покрова у входа в слуховой проход — все это создает сложный преобразователь акустической энергии, значение и участие которого в слуховом восприятии этих животных требует внимательного изучения.

Среднее ухо птиц включает хрящевое образование — «слуховую косточку», экстраколумеллу с тремя отростками, жестко связанными с барабанной перепонкой. Противоположный конец ее переходит в костное образование типа стремечка, оно имеет форму диска и упирается в овальное окно улитки. Единственная мышца среднего уха — тимпанальная — берет начало от боковой части затылочной кости, проходит через специальное отверстие в барабанную полость, а затем идет по направлению к среднему отростку экстраколумеллы и к внутренней поверхности барабанной перепонки. Эта мышца, так же как и у других животных, иннервируется лицевым нервом. Действию тимпанальной мышцы препятствует связка, идущая поперек барабанной полости и прикрепляющаяся к той части косточки, которая находится ближе к овальному окну. Подобная связка не обнаружена в среднем ухе рептилий.

Внутреннее ухо птиц представляет собой короткую, мало изогнутую трубку, разделенную на три части: вестибулярную и тимпанальную лестницы, а также cochlearный проток. Это аналог улитки млекопитающих. В задней части улитки находится лагена серповидной формы, а в передней части — базилярная папилла.

Рецепторные клетки располагаются на базилярной мембране, напоминающей у большинства птиц по форме каплю, длина которой превышает ширину в 5—7 раз. Сами рецепторные клетки, располагающиеся на толстом слое опорных клеток, содержат множественные стереоцилии (40—60 штук) и одиночную киноцилию. По строению эти клетки сходны с аналогичными клетками в слуховом рецепторе рептилий и млекопитающих.

Функциональные свойства улитки птиц изучались преимущественно с помощью электрофизиологических методик — отведения суммарных потенциалов улитки и слухового нерва, а также реакций одиночных нервных волокон слухового нерва. С помощью этих методик были получены данные, характеризующие слуховую чувствительность различных видов птиц. К сожалению, в большинстве электрофизиологических опытов не учитывалась возрастная и сезонная изменчивость слуха птиц, что существенно ограничивает ценность и сопоставимость результатов различных исследований.

Слух птиц исследовался и с помощью различных мо-



дификаций оборонительной и пищедобывательной условнорефлекторных методик. Не обсуждая здесь особенности, достоинства и недостатки этих лабораторных исследований, остановимся на данных, характеризующих частотные диапазоны слуха птиц и их дифференциальные пороги по частоте и интенсивности.

В первую очередь обращает на себя внимание тот факт, что диапазон воспринимаемых большинством представителей этого вида животных частот очень широк — до 9 октав (волнистый попугайчик, дятел, зяблик, ушастая сова и др.). Во-вторых, большинство птиц хорошо воспринимает как низкие частоты (например, 34 Гц — нижний предел слухового восприятия дятла, 40 Гц — сизого голубя и волнистого попугайчика, около 100 Гц — чайки и ушастой совы), так и высокие частоты (воробьиные, совы, скворцы — до 35 000 Гц). Голуби, куриные, пластинчатоклювые имеют более ограниченный высокочастотный диапазон — до 10—12 кГц. И наконец, в-третьих, отмечается необычайно высокая степень частотного различения. Так, дифференциальный порог по частоте у волнистых попугайчиков в диапазоне частот 0.3—1.0 кГц составляет всего 0.3—0.7%, т. е. близок к возможностям человеческого слуха, а на некоторых частотах превышает эти возможности. Особенно низкие дифференциальные пороги по частоте характерны для птиц с развитым звуковым общением, например, для скворцов, попугаев, чаек. Несколько худшие показатели частотного различения обнаружены у кур (3% при частоте 0.3 кГц и 1% при частоте 0.9 кГц) и голубей (6% при частоте 0.3 кГц и 3% при частоте 1 кГц).

Считается, что поведение птиц в подавляющем большинстве деятельности обусловлено инстинктами — готовыми ответами, наследуемыми из поколения в поколение. И различные виды песен (у лесного дрозда, например, записано 55 песен, в которых вариации не повторяются) считаются проявлением эволюционно закрепленного наследственного механизма звукоизлучения. Существует также точка зрения, согласно которой некоторые виды птиц способны обучаться пению и их изоляция приводит к искажению песни. Изучая наследственно закрепленные и поддающиеся обучению компоненты голосового поведения птиц, исследователи получили множество данных о временной и спектральной структуре их

песен. На основе этих, преимущественно биоакустических, работ стали известны диапазоны возможностей звукопродуцирующего аппарата птиц и их слухового восприятия. Обнаружено, что дрозды и иволги могут исполнять одновременно или почти одновременно четыре звука разной высоты, причем человеческое ухо не в состоянии определить каждый звук в отдельности, а подчас и понять, сколько звуков было исполнено. Обыкновенный крапивник исполняет в течение 7 с песню, которая содержит около 130 различных звуков. Дрозды за 0.02 с продуцируют несколько звуков в пределах целой октавы.

Все эти количественные соотношения были определены человеком только в результате использования специальной техники — магнитофонной записи и воспроизведения песен птиц с различной скоростью, осуществления их спектрального и временного анализа. Но, несмотря на эти первые успехи, мы все еще далеки от создания стройной системы взглядов на возможности птиц к анализу и восприятию сложнейших сочетаний звуков. Ведь многие из обнаруженных вариаций высоты, длительности и последовательности элементов песен являются способами сигнализации, необходимыми для осуществления птицами определенных форм поведения.

## Млекопитающие

Из всех позвоночных животных млекопитающие, и в первую очередь человек, обладают наиболее развитым периферическим слуховым прибором, который включает наружное, среднее и внутреннее ухо. Обязательным атрибутом наружного уха является ушная раковина, различной формы и величины, более или менее подвижная у разных видов животных, обеспечивающая направленный прием звуковых сигналов.

Акустические волны по наружному слуховому проходу достигают барабанной перепонки, колебания которой через цепь из трех слуховых косточек, расположенных в среднем ухе (молоточек, наковальня и стремечко), передаются к овальному окну улитки и соответственно, благодаря колебаниям жидкостных сред внутреннего уха, к сенсорным структурам внутреннего уха. Звуковое давление, попадающее на барабанную перепонку, усилива-

ется в 20 раз на мембране овального окна улитки. Некоторые авторы рассматривают изменения структуры среднего уха, главным образом изменения в цепи слуховых косточек и, следовательно, функции усиления акустических колебаний при передаче акустической энергии из воздушной среды в жидкую, как одно из основных направлений эволюционных преобразований среди позвоночных животных.

Кроме существенных изменений структуры и функции среднего уха, имеющих несомненно огромное значение для наиболее эффективного восприятия звуковых волн, наблюдаются также выраженные изменения и структур внутреннего уха. Наиболее заметным является увеличение размеров слухового рецепторного органа (орган Корти), которое достигается чрезвычайно «экономным» с точки зрения занимаемого пространства способом, а именно закручиванием вокруг оси в виде спирали — улитки (рис. 14, з). Количество завитков спирали варьируют от  $1\frac{1}{2}$  у ежей до 4 у морской свинки. Даже у маленьких по размеру тела и головы животных, например у мышей, протяженность рецепторных структур внутреннего уха весьма значительна. Следует обратить внимание также на то, что общие детали строения внутреннего уха млекопитающих у различных представителей этого класса варьируют в значительно меньших пределах, чем у других позвоночных (амфибии, рептилии, птицы).

Единственным известным исключением из общего плана организации воспринимающих слуховых структур являются однопроходные (ехидна, утконос). Некоторые особенности строения среднего уха приближают их к рептилиям. Кроме того, в дистальной части кохлеарного протока у однопроходных сохраняется лагена — образование, как мы уже знаем, свойственное рептилиям и отсутствующее у млекопитающих. Улитка однопроходных состоит всего из половины оборота. Но в то же время рецепторный аппарат у них построен по типу кортиева органа, характерного для млекопитающих: внутренние и наружные волосковые клетки разделены туннелем, хорошо организованы сосудистые полосы, содержащие специализированные клетки и сеть капилляров. Количество рядов волосковых клеток может быть в 2—3 раза больше, чем у других млекопитающих. Ультроструктурная орга-

низация этих клеток значительно ближе к аналогичной структуре у млекопитающих, нежели у рептилий.

У подавляющего большинства млекопитающих (за исключением однопроходных, а также некоторых видов водных млекопитающих, например китов и ластоногих, обладающих специальными приспособлениями) структуры внутреннего уха построены по единому плану.

Базальный завиток содержит большую часть длины улитки:  $\frac{1}{2}$  у морской свинки и около  $\frac{2}{3}$  у кошки. Внутри костной капсулы две мембраны (базиллярная и рейснерова) разделяют улитку на три лестницы: тимпанальную (барабанный канал), среднюю (улиточный канал) и вестибулярную (вестибулярный канал). Тимпанальная и вестибулярная лестницы заполнены перилимфой, средняя — эндолимфой. Основные рецепторные слуховые структуры находятся в средней лестнице. Ее наружная стенка содержит плотную сеть сосудов, называемую сосудистой полоской. Основная (базиллярная) мембрана, на которой расположен орган Корти, расширяется по направлению к верхушке улитки, хотя костная пластинка суживается. У вершины улитки барабанная и вестибулярная лестницы соединяются при помощи маленького отверстия — геликотермы. Орган Корти состоит из одного ряда внутренних и трех-четырех рядов наружных волосковых клеток. Внутренние и наружные волосковые клетки разделены туннелем Корти.

Внутренние волосковые клетки улитки млекопитающих мало отличаются от волосковых клеток слуховых папилл рептилий и птиц. У основания этих клеток имеются специализированные нервные окончания, у вершины — пучок волосков, связанных с текториальной мембраной. Каждая внутренняя волосковая клетка содержит около 40 волосков, двумя параллельными рядами. Наружная волосковая клетка имеет около 140 волосков.

Нервные волокна, представляющие собой отростки клеток спирального ганглия, проходят через маленькие отверстия и иннервируют волосковые клетки. Внутренние волосковые клетки соединены с короткими радиальными волокнами, которые связаны с одной или двумя клетками, наружные — с длинными спиральными волокнами, иннервирующими множество клеток.

Характерным свойством слуха всех млекопитающих животных является хорошо выраженная чувстви-

ность к высоким частотам. Расширение полосы высокочастотных сигналов обуславливается, возможно, эволюционным развитием цепи слуховых косточек в среднем ухе млекопитающих по сравнению с животными других классов (амфибий, рептилий, птиц), обладающих, как уже отмечалось, всего одной слуховой косточкой. Высказывается также предположение, в соответствии с которым повышение чувствительности к высоким частотам, равно как и расширение полосы высоких частот, слышимых животными, является результатом увеличения длины базиллярной мембраны и, следовательно, размеров рецепторного аппарата улитки. Увеличение верхней границы слуха представляет собой результат развития необходимой для жизнедеятельности животных функции локализации источника звука.

Возрастает также и низкочастотная чувствительность слуха, хотя эти изменения значительно менее выражены. Так, чувствительность слуха обезьян, собак, кошек и некоторых других животных в области частот 200—500 Гц приближается к величинам, наблюдаемым в области тех же частот, входящих в оптимальную зону слышимости у рыб, амфибий и рептилий.

Наиболее низкие пороги (в области оптимальной слышимости) чрезвычайно различаются у разных представителей класса млекопитающих и распределены в диапазоне от +20 дБ у опоссума до —17—24 дБ кошки (по данным разных авторов). Такие предельно низкие цифры, характеризующие чувствительность слуха, приближаются к уровню теплового (броуновского) движения молекул воздуха. Последний, как известно, составляет 98 дБ относительно уровня 0.1 Па, или —24 дБ относительно 0.00002 Па при измерении в свободном звуковом поле и ширине полосы частот 2.5—3.5 кГц.

Полоса частот, воспринимаемых млекопитающими, очень широка, достигая в некоторых случаях 8—10 октав. Внутри класса не удастся проследить какой-либо определенной зависимости показателей слуховой функции от уровня эволюционного развития животного, в особенности такого показателя, как чувствительность слуха. Дифференциальные пороги по частоте также варьируют у разных животных, отражая, возможно, в большей мере адаптационные особенности слуховой системы в зависимости от конкретных условий среды обитания.

## Эволюционные изменения слуховой системы

Внутреннее ухо, состоящее из вестибулярной и слуховой частей, претерпело в процессе эволюции существенные изменения (рис. 14). Более древняя вестибулярная часть сформировалась на основе общего мешка, развившегося из канала органа боковой линии. У миксин образуется один полукружный канал, у миног общий мешок делится на две части — передний и задний полукружные каналы, возникают также утрикулус и саккулус. У поперечно-ротых появляется третий — горизонтальный — полукружный канал. В дальнейшем ходе эволюции вестибулярная часть внутреннего уха меняется мало, а слуховая часть претерпевает весьма значительные изменения.

Необходимость восприятия малых акустических уровней, развиваемых звуковой волной, предопределила возникновение чрезвычайно чувствительного приемника звуковых колебаний, который первоначально анатомически и функционально был совмещен с приемниками других механических явлений (органы латеральной линии, вестибулярная система), а затем выделился в совершенно изолированную специализированную систему. Наиболее выраженные изменения в процессе эволюционного развития произошли в нижней части лабиринта (рис. 14).

Функцию восприятия звуковых колебаний несут чувствительные рецепторные образования лабиринта. У рыб — это нейроэпителий саккулярной макулы и лагены (а также частично открытой системы органов латеральной линии). У амфибий — базилярная и амфибиальная папиллы и, частично, саккулярная макула. У рептилий и птиц размеры базилярной папиллы существенно возрастают, а у некоторых рептилий, как отмечалось выше, базилярная папилла сливается с лагеной, образуя единое звукочувствительное образование — слуховую папиллу. Следует еще раз подчеркнуть, что только рептилии и птицы располагают специфическим приемником звука, аналогичным улитке млекопитающих.

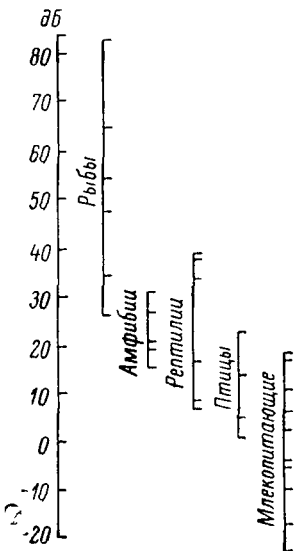
Наибольшего развития периферический отдел слуховой системы достигает у млекопитающих, в нижней части лабиринта которых располагается спирально изогнутый канал улитки с рецепторным образованием — органом Корти. Таким образом, в эволюционном процессе позво-

ночных животных отмечается полное отделение органа слуха от органа равновесия, увеличение размера и протяженности слуховых рецепторных структур и значительные изменения в системе звукопередачи — появление цепи слуховых косточек, обеспечивающих вместе с барабанной перепонкой усиление и фильтрацию звуковых сигналов.

Переход от водной к воздушной среде обитания привел не только к появлению специализированных слуховых рецепторных структур, но и к выделению чисто слуховых волокон, проходящих в составе VIII нерва. Четко идентифицированные слуховые волокна определяются у лягушек и

Рис. 16. Чувствительность слуха у животных разных классов.

По оси ординат — интенсивность, в дБ, относительно уровня звукового давления  $2 \cdot 10^{-6}$  Па. Чувствительность (наиболее низкий порог поведенческой, условнорефлекторной или электрофизиологической реакции) измерялась по частоте наилучшей слышимости каждого животного.



жаб, большую часть жизни проводящих на суше, тогда как амфибии, ведущие почти исключительно водный образ жизни, не имеют слуховых специализированных рецепторов. Саламандры, живущие в основном в воде, полагают лишь рудиментарными слуховыми воспринимающими структурами и незначительной слуховой частью VIII нерва.

Рецепторные клетки в процессе эволюции претерпели сравнительно небольшие изменения. Функциональное значение имеющих у разных видов животных отличий ультраструктурной организации рецепторных клеток в настоящее время не представляется еще достаточно ясным. Более заметные изменения наблюдаются в системе дополнительных опорных структур. Отсутствие выраженных отличий слухового нейрэнzepитeля в сравнительном ряду позвоночных связано, возможно, с тем, что орган слуха, независимо от среды обитания животного, воспри-

имает одинаковый вид энергии — звуковую энергию, которая вызывает сходные у разных животных гидродинамические перемещения жидкостей лабиринта и смеще-

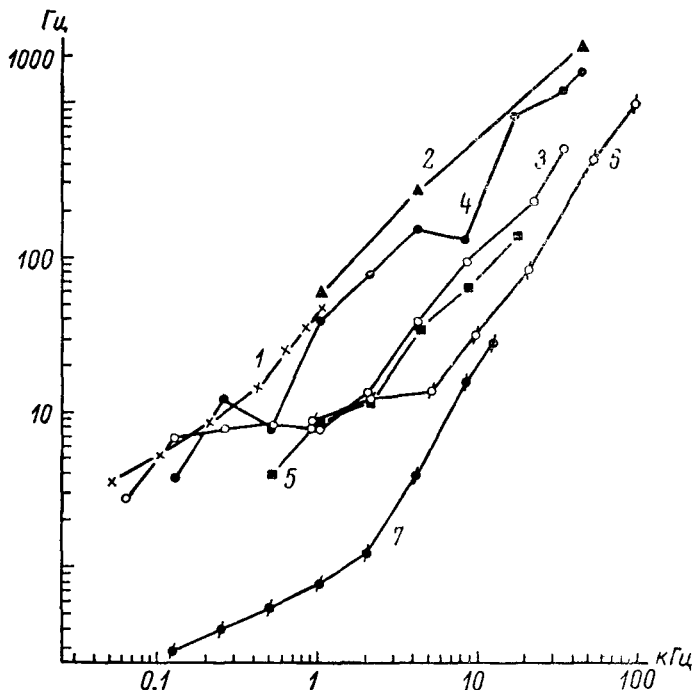


Рис. 17. Дифференциальный порог слуха по частоте у разных позвоночных.

По оси абсцисс — частота тона, в кГц; по оси ординат — дифференциальный порог, в Гц. 1 — золотая рыбка, 2 — крыса, 3 — кошка, 4 — морская свинка, 5 — обезьяна макака, 6 — дельфин, 7 — человек.

ние специальных структур, связанных с волосками рецепторных клеток.

Основные показатели слуховой функции (абсолютная и дифференциальная чувствительность, диапазон слышимых частот, частота наилучшей слышимости) характеризуются определенными различиями у разных классов позвоночных животных. На рис. 16 представлены данные, описывающие абсолютную чувствительность слуха рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Внутри каждого класса чувствительность варьирует



в определенных пределах. Тем не менее прослеживается четкая тенденция к возрастанию абсолютной чувствительности в сравнительном ряду позвоночных животных.

Дифференциальная чувствительность (рис. 17) также возрастает, достигая максимального развития у человека. Следует, однако, подчеркнуть, что дифференциальная чувствительность слуха не коррелирует с абсолютной чувствительностью. Так, например, дифференциальная чувствительность по частоте у кошки хуже, чем у обезьяны и человека, несмотря на более высокую степень абсолютной чувствительности.

Диапазон воспринимаемых частот у млекопитающих возрастает и составляет 6—10 октав, тогда как у рыб он соответствует 3—5 октавам, причем это происходит преимущественно за счет расширения высокочастотной зоны слышимости. Возрастает также и оптимальная частота слуха.

Необходимо подчеркнуть, что возможности оценки слуховой функции по показателям условнорефлекторной деятельности возрастают в филогенетическом ряду позвоночных. Хорошо известно, например, что длительно существовавшая точка зрения о дефиците слуха у амфибий и рептилий связана главным образом с отсутствием или непостоянством у этих животных условнорефлекторных реакций на звуковые раздражители.

В основе всех рассмотренных изменений слуха в процессе эволюции позвоночных животных несомненно лежит уточнение и детализация, равно как и расширение возможностей восприятия картины звукового мира. Эти изменения отражают совершенствование свойств слуховой системы как биологического приемника звуковых волн. Не случайно, что для объяснения свойств слуховой системы как частотного анализатора, свойств, полученных в классических психофизических исследованиях слуха человека, привлекаются данные о резонансных свойствах улитки как механической системы и электрофизиологические показатели анализа звука в слуховом нерве — первом проводнике результатов рецепторных трансформаций.

Более сложные функции, связанные с организацией сложных форм акустического поведения, регуляцией и компенсацией слуха, требуют включения в их осуществление сложных механизмов мозга.

### МОЗГ

«В мозгу человека отражается природа. Проверяя и применяя в практике своей и в технике правильность этих отражений, человек приходит к объективной истине».

*В. И. Ленин* (Полн. собр. соч., т. 29, с. 183).

Богатейшая картина звукового мира, преобразованная в периферических механических и рецепторных структурах органа слуха, приводит в действие сложнейшие механизмы мозга, деятельность которых завершается трансформацией слухового «изображения» в акт восприятия. В основе восприятия любого стимула лежит внутренняя обработка информации. Результаты внешнего воздействия преобразуются в определенный код, носителем которого являются клетки мозга — нейроны (рис. 18). Мозг человека и высших животных состоит из миллиардов нервных клеток, находящихся в непрерывной активности. Они генерируют электрические разряды — импульсы или медленные электрические потенциалы. Весь разнообразный поток раздражителей, которые воспринимаются органами чувств от внешней среды, заключен в этих двух типах электрических сигналов. Каким бы совершенством и разнообразием не были бы представлены периферические структуры, ориентировка в огромном и удивительном мире звуков была бы невозможна без участия нейронов — этих маленьких кирпичиков в здании слухового восприятия.

Процесс слухового анализа начинается с реакции тысяч механочувствительных рецепторных клеток внутреннего уха. Около 30 тысяч нервных волокон, входящих в состав слуховой ветви VIII черепно-мозгового нерва, передают полученную из внешней среды информацию в мозговые центры, где она перерабатывается и интерпретируется. Для того чтобы получить хотя бы приблизительное представление о сложности этого процесса, попытайтесь воспроизвести мысленно картину, раскрывающую положение человека, который в шумном многолюдном разговоре должен услышать именно то, что ему

представляется важным и интересным. Если сделать соответствующую магнитофонную запись и дать ее прослушать этому человеку, вряд ли ему удастся из всего

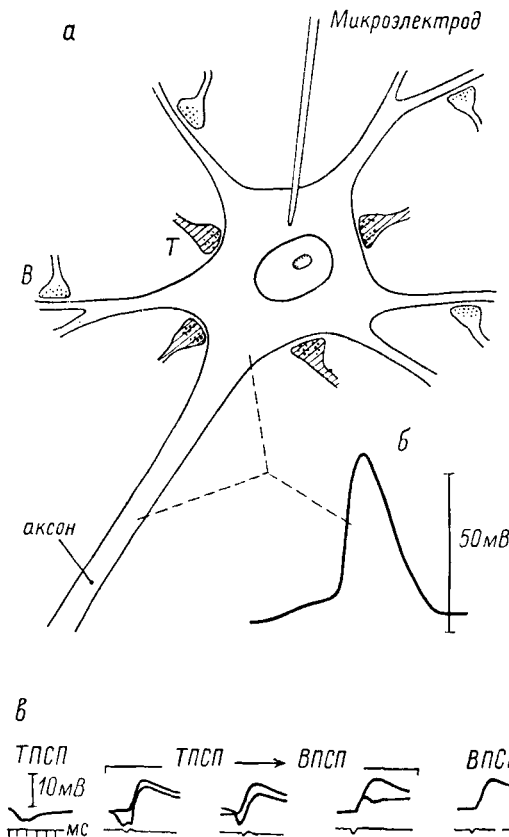


Рис. 18. Нейрон и его электрические реакции.

а — схема нейрона (микроэлектрод введен в тело клетки); б — импульс, регистрируемый от аксона или тела клетки; в — медленные постсинаптические потенциалы, возбуждающие (ВПСП) и тормозные (ТПСП). На а: В — возбуждающие, Т — тормозные синапсы.

многообразие звуков, записанных на пленку, выделить нужную ему информацию. В реальных условиях, однако, отключаясь от более сильных и близко возникающих звуков, концентрируя внимание, поворачивая голову в определенном направлении, человек легко выделяет интере-

сущий его разговор. При этом он может даже одновременно разговаривать с собеседником. Выделение «сигнала» из «шума» (то, что акустики условно называют «проблемой беседы за коктейлем») — задача, достаточно сложная технически, однако она легко решается слуховой системой.

## ОТ УХА — К МОЗГУ

Вся информация о звуковом потоке, попадающем в диапазон возможностей рецепторной части органа слуха, по отросткам (аксонам) нервных клеток, подходящих к рецепторным клеткам, передается в слуховой центр продолговатого мозга — кохлеарные ядра, в форме коротких электрических импульсов. Последние распространяются вдоль аксонов со скоростью от 0.5 до 100 м/с и имеют одинаковую амплитуду. Изменения свойств стимуляции передаются не амплитудой, а частотой импульсов, количеством активированных волокон, пространственно-временным узором активности и местом расположения возбужденного волокна в популяции нервных волокон слухового нерва.

Аксоны нейронов слухового нерва заканчиваются на телах и дендритах нервных клеток продолговатого мозга, где переданный по ним частотно-импульсный поток трансформируется в активность клеток кохлеарных ядер. Электрические импульсы, возникающие в этих ядрах, не являются копией импульсов волокон слухового нерва, а суть носители преобразованного частотного кода. Они возникают в области переключения — в синапсе, в результате высвобождения на конце волокна химического вещества — медиатора. Медиатор диффундирует по направлению к мембране следующей клетки, в области которой разветвляется нервное окончание. Медиаторы, по существу, являются передатчиками, определяющими состояние последующей клетки — ее возбуждение или торможение. При возбуждении медиатор приводит клетку в состояние, которое обуславливает возникновение электрического импульса, распространяющегося по нервному волокну. При торможении электрическое состояние клетки изменяется и препятствует возникновению распространяющегося возбуждения. Это медленный электрический процесс. В настоящее время установ-

лено, что по механизму действия существуют два типа медиаторов — возбуждающие и тормозные. По химическому составу и физико-химическим свойствам в пределах этих типов медиаторов отмечается значительное разнообразие. Для большинства синапсов состав веществ, выполняющих функции медиаторов, еще не известен.

В синапсах осуществляется передача и переработка информации, поступающей от предыдущего уровня слуховой системы. Характер преобразованного сигнала в значительной мере зависит от того, какова природа синапса, какие окончания — возбуждающие или тормозные — сходятся на данной клетке, каково количество и пространственное распределение этих окончаний.

На рис. 19 представлена схема центральных слуховых путей человека, несущих акустическую информацию, закодированную в виде электрических импульсов в волокнах слухового нерва, к высшим отделам мозга. Путь электрических импульсов от периферического чувствующего рецептора к слуховой коре больших полушарий головного мозга содержит 3—5 уровней переключения (переключательных станций) и не менее 3 перекрестов.

После переключения на клетках кохлеарных ядер электрические импульсы поступают к следующему клеточному скоплению, так называемым ядрам верхней оливы. Здесь отмечается первый перекрест слуховых путей: меньшая часть волокон остается в пределах полушария, на стороне которого расположен периферический слуховой рецептор, а большая часть идет в противоположное полушарие головного мозга. В области основания мозга, где располагается данный перекрест, имеется еще одна группа ядер — ядра трапецевидного тела, где также осуществляется частичное переключение волокон клеток кохлеарных ядер. Небольшая часть этих волокон направляется, не переключаясь, в средний мозг, заканчиваясь на клетках нижних холмов. Сюда же приходит значительная часть перекрещенных и неперекрещенных волокон из ядер верхней оливы. Следует отметить, что часть последних дополнительно переключается в группе мелких ядер, расположенной по ходу пучка проводящих волокон, называемых волокнами боковой петли.

Подавляющее большинство волокон от клеток кохлеарных ядер переключается на клетках нижних холмов, после чего волокна следующего порядка либо переходят

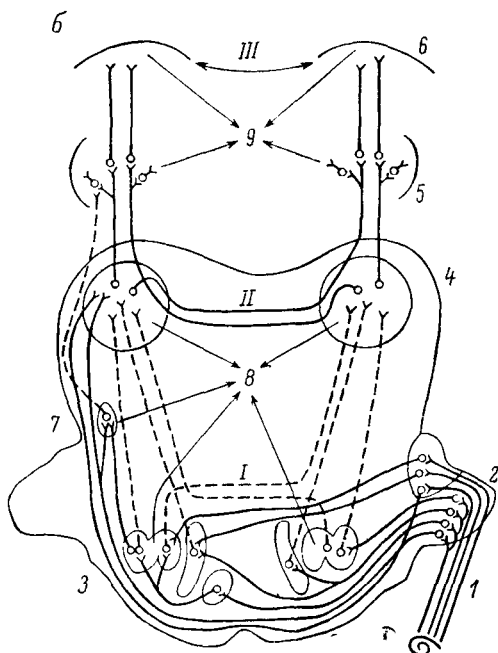
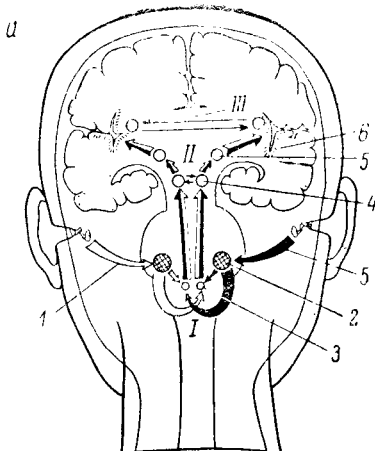


Рис. 19. Общая схема проводящих слуховых путей в мозге человека (а) и более детализированная схема восходящих связей улитки и слухового нерва правой стороны (б).

1 — слуховой нерв, 2 — кохлеарное ядро, 3 — верхняя олива, 4 — нижняя олива, 5 — медиальное коленчатое тело, 6 — слуховая зона коры больших полушарий мозга, 7 — ядра боковой петли, 8 — ретикулярная формация, 9 — ядра таламуса и базальные ганглии. I — первый ствол, II — второй ствол, III — третий ствол. Штриховыми линиями обозначены аксоны нейронов с двусторонней иннервацией.

в противоположное полушарие (второй перекрест), либо идут непосредственно к ближайшим подкорковым слуховым центрам — медиальным коленчатым телам. Считается, что только очень небольшая часть волокон проходит мимо нижних холмов, не переключаясь в них, и заканчивается прямо в медиальном коленчатом теле.

Практически все волокна, идущие от нижележащих слуховых центров, переключаются в медиальном коленчатом теле, отростки клеток которого идут к слуховым зонам коры данного полушария головного мозга. Следующий, третий перекрест волокон осуществляется уже на корковом уровне. Здесь часть волокон в составе мозолистого тела, объединяющего полушария мозга, идет на противоположную сторону, в первичную проекционную зону коры.

Помимо описанных выше «прямых» связей, определяются контакты с другими отделами мозга. Установлены достаточно четкие связи кохлеарных ядер и ядер трапецевидного тела с двигательными ядрами слухового и тройничного нервов. Здесь следует специально подчеркнуть, что от тел клеток этих черепно-мозговых нервов отходят отростки, иннервирующие мышцы среднего уха. Известны связи кохлеарных ядер, верхней оливы и боковой петли с ретикулярной формацией ствола мозга — мощной активирующей системой. Значительная часть волокон идет от среднего мозга в мозжечок и в спинной мозг, а также к различным двигательным ядрам. Среди последних особый интерес представляют ядра, связанные с управлением сложной координированной активностью звукопроизводящего аппарата — мышц гортани, языка, жевательных и мимических мышц. Известны связи с так называемыми эмоциогенными зонами мозга — теми зонами, электрическое раздражение которых вызывает эмоциональные реакции (веселость, страх и т. д.) или обуславливает изменения настроения (подавленность, приподнятость и т. д.). В переднем мозге слуховые связи необыкновенно широки. Здесь можно назвать моторную, лобную, ассоциативную и височно-затылочную кору.

Это далеко не полный перечень связей, по которым слуховая информация поступает к различным отделам мозга. Можно без преувеличения сказать, что «слышит» весь мозг.

Пространственное представительство рецепторной по-

верхности сохраняется, однако, далеко не во всех мозговых центрах, к которым поступает слуховая информация. Только та часть путей и центров, которая обозначена на представленной схеме (рис. 19), имеет топологическое соответствие с периферическим отделом органа слуха. Это не значит, конечно, что сохраняются проекции «точка в точку». Но здесь в большей или меньшей мере, иногда непропорционально, представлены все части улитки внутреннего уха. Именно поэтому эти структуры объединены в нейроанатомически единую «слуховую систему», в пределах которой происходит первичная переработка слуховой информации. Это наиболее короткий и простой путь. Другие зоны мозга, куда поступает акустическая информация в виде различных электрических процессов, изучены мало и обычно не входят в определение «слуховой системы». Точная локализация и ход идущих к этим зонам мозга «диффузных» слуховых путей неизвестны, а функциональная их роль не установлена. Диффузные слуховые пути рассматриваются обычно не как часть механизма, непосредственно связанного со слуховым анализом акустических свойств звуков, а как образования, принимающие участие в функциях, соотносящихся с различными аспектами поведения, с языковыми и мыслительными процессами. Это не значит, однако, что эти пути не участвуют в определенных процессах восприятия и оценки различных звуков внешней среды. Просто наука пока еще не сделала решительного шага за пределы «классических» слуховых путей и центров и не располагает достаточно обоснованными данными о роли различных зон мозга в процессах анализа и интеграции слуховой информации.

Сложнейшая мозговая система обеспечения слуховых функций высших животных и человека является результатом длительной структурно-функциональной эволюции. Следующий раздел посвящается рассмотрению центральных слуховых путей различных классов животных.

## СЛУХОВЫЕ ЦЕНТРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Необходимость восприятия малых акустических энергий, соответствующая задаче ориентировки животных, их коммуникации и выживанию в естественных условиях,



привела в филогенезе позвоночных не только к выделению специализированных приемников звуковых волн, но и к прогрессивному развитию мозговых слуховых центров.

У круглоротых (миног) и хрящевых рыб первое центральное переключение слуховой импульсации находится в трех группах ядер продолговатого мозга. Здесь заканчиваются волокна VIII пары черепно-мозговых нервов, идущих от различных рецепторных образований лабиринта, а также волокна переднего и заднего нервов боковой линии. Часть волокон идет также к обоим половинам мозжечка и к крупным двигательным клеткам ствола мозга. У костистых рыб распределение и связи волокон акустико-латеральной системы значительно варьирует у разных видов и отличается от строения этой системы у круглоротых и хрящевых рыб. Все три группы ядер составляют механизм обеспечения двигательных реакций рыб. Аксоны входящих в их состав клеток иннервируют мускулатуру туловища рыбы, здесь начинаются пути, заканчивающиеся на двигательных клетках спинного мозга и клетках ядер III, IV и VI пар черепно-мозговых нервов. Восходящие аксоны этих ядер идут в средний мозг круглоротых и рыб и заканчиваются в высшем слуховом и оптическом центре, а также в ядре устья покрывки среднего мозга.

Клетки центров среднего мозга имеют друг с другом двусторонние связи и являются высшими интегративными центрами звукового, зрительного и тактильного чувств. От этих центров берут начало пути, обеспечивающие сложные двигательные реакции животных. О других связях различных структур лабиринта рассматриваемого класса животных почти ничего не известно.

В стадии развития головастика все амфибии обладают системами органов латеральной линии и органов лабиринта. Клетки продолговатого мозга на этой стадии получают афферентные волокна от обеих систем. Наиболее важной стадией развития центральной нервной системы амфибий можно считать период метаморфоза, когда происходит замена водного слухового органа на сухопутный и, соответственно, изменяются центральные синаптические отношения между афферентами, идущими от латеральной линии и слуховых рецепторов. Во время метаморфоза связи клеток продолговатого мозга с лате-

ральной линией теряются, а сохраняются лишь связи с рецепторными образованиями лабиринта.

В продолговатом мозге взрослых лягушек имеются два ядра, на которых заканчиваются волокна передней и задней ветвей VIII нерва. Передняя ветвь — вестибулярная, задняя — смешанная. Она содержит волокна от базиллярного и амфибиального бугорков, саккулярного и лагенарного пятен и заднего полукружного канала. Лагенарные и саккулярные волокна располагают отчетливыми двусторонними проекциями в мозжечке, а по некоторым данным — в крупных двигательных клетках ствола мозга. Это позволяет считать, что с помощью таких проекций обеспечиваются срочные двигательные реакции животных.

Верхние оливы появляются у лягушек и жаб, но отсутствуют у саламандр. Эти ядра получают перекрещенные и неперекрещенные афференты от задних (дорсальных) ядер продолговатого мозга. Волокна от кохлеарных ядер и верхних олив обеих сторон идут в составе латеральной петли в слуховой центр среднего мозга и в ядро устья покрышки. Четких ядерных групп в латеральной петле не обнаруживается. Слуховые пути, идущие от слуховых центров среднего мозга в передние отделы мозга, немногочисленны.

У рептилий центральные слуховые пути изучены мало. Известные к настоящему времени данные получены в основном еще в начале XX в., причем данные эти основываются лишь на отдельных наблюдениях. Как уже отмечалось, у рептилий не обнаруживается образование, аналогичное амфибиальной папилле земноводных. Возможно, что утрата этого рецептора связана с окончательным переходом к наземному образу жизни. Волокна от слуховой базиллярной папиллы, лагены, заднего полукружного канала и саккулюса образуют заднюю ветвь VIII нерва, которая заканчивается в различных клеточных образованиях продолговатого мозга.

Верхнеоливанный комплекс ядер четко выражен. От него перекрещенные и неперекрещенные волокна в составе латеральной петли идут к слуховому центру среднего мозга и ядру устья покрышки. Вдоль по ходу латеральной петли обнаруживается группа клеток, которые могут рассматриваться как гомолог ядер латеральной петли у вышестоящих животных.

Связи слухового центра среднего мозга рептилий также изучены мало. Известно, что у крокодилов, которые являются наиболее высокоразвитыми животными этого класса, среднемозговые слуховые центры имеют связи по крайней мере с двумя ядрами в диэнцефальной области. Данные морфологических исследований свидетельствуют также о том, что волокна от ядер диэнцефальной области мозга представлены в ядрах таламуса. Клеточных образований, полностью гомологичных медиальному коленчатому центру у млекопитающих, у рептилий не описано. Очевидно, что центральные отделы слуховой системы рыб, амфибий и рептилий заслуживают более детального и всестороннего изучения.

У птиц слуховая система изучена значительно лучше, чем у рептилий, причем основная схема организации слуха этих двух классов животных оказалась чрезвычайно похожей. Именно поэтому, а также на основании гомологии многих ядер слуховой системы рептилий и птиц были сделаны выводы о ряде образований слуховой системы менее изученных в этом отношении рептилий. Следует подчеркнуть, что в отличие от рептилий слуховая система птиц представлена высшими слуховыми центрами в переднем мозге.

У млекопитающих имеется пять основных уровней переключения восходящих слуховых волокон: кохлеарные ядра, верхнеоливарный комплекс, задние холмы, медиальное коленчатое тело, слуховая зона коры больших полушарий головного мозга (рис. 19, б). Кроме того, по ходу слухового пути расположено множество небольших ядер, в которых осуществляется частичное переключение восходящих слуховых волокон. Речь идет о ядрах трапецевидного тела, вентральной и дорсальной группах ядер латеральной петли. Количество синаптических переключений на пути от улитки к коре, таким образом, может варьировать от 3 до 6 и более.

Чрезвычайно важным свойством слуховой системы является билатеральная иннервация структур на каждом уровне системы, впервые появляющаяся на уровне верхней оливы и дублирующаяся на каждом последующем уровне. Это должно рассматриваться в качестве одного из необходимых условий оценки места расположения источника звука не только при бинауральной, но и при моноуральной стимуляции.

Следует также подчеркнуть, что многие уровни слуховой системы представляют собой места мультисенсорной конвергенции. Она является морфологическим субстратом механизмов взаимодействия и интеграции свойств стимулов разных модальностей. Мощная система афферентных связей обеспечивает широкие возможности регуляции и настройки функций различных уровней слуховой системы.

Эволюционные преобразования центральных слуховых структур можно охарактеризовать следующими показателями. Параллельно развитию и совершенствованию периферического приемника звука возникают специализированные центры, обеспечивающие переключение слуховых раздражителей на двигательные центры. В филогенетическом ряду позвоночных отмечаются увеличение объема и дифференциация клеточных структур разных древних структур мозга, а также проникновение слуховых волокон в передний мозг. Очевидно развитие слуховых корковых проекций, увеличение количества связей с различными отделами мозга. Возрастает точность топографического представительства периферического рецепторного прибора в слуховых центрах мозга. Развивается и расширяется афферентная часть слуховой системы.

## ОТ ВРЕМЕННОЙ РАЗМЕРНОСТИ — К ПРОСТРАНСТВЕННОЙ

Концепция рецептивных полей (т. е. областей восприятия) как основа деятельности различных сенсорных систем существовала в представлении ученых XIX в., задолго до ее экспериментального обоснования английским ученым Э. Эдрианом в 1930 г. Применительно к деятельности нейронных анализаторных систем мозга под рецептивным полем афферентного (передающего) нейрона подразумевается область (площадь) рецепторной поверхности, раздражение которой вызывает возникновение или изменение импульсной активности нейрона. Таким образом, с анатомической точки зрения центральное рецептивное поле может быть охарактеризовано периферической зоной рецепторов, иннервируемых нервным волокном, а с функциональной — динамикой основных нервных процессов, развивающихся при активации этой зоны. На основе оценки этих процессов — возбуждения и торможения

ния — определяется топографическое представительство рецепторов в центральных отделах мозга.

Известно, что колебательные процессы во внешней среде, являющиеся источником звуков, описываются в физике в терминах временных соотношений. Перевод временной размерности акустического стимула в пространственную осуществляется в механических частях периферического отдела слуховой системы — улитке или ее аналогах и является основной предпосылкой пространственного кодирования временных процессов.

В качестве пространственной характеристики рецептивного поля центральных слуховых нейронов выступает полоса частот, активирующих эти нейроны. Временные параметры звуковой стимуляции частично сохраняются в реакциях нервной системы в виде колебательных процессов в механических слуховых структурах улитки и, соответственно, в последовательности нервной импульсации одиночных нервных волокон.

Исследования частотной локализации в разных отделах слуховой системы позвоночных животных — или, другими словами, представительства частей улитки, настроенных на различные звуковые частоты, — являются наиболее ранними, интенсивными и подробно освещенными в литературе, начиная с 1940 г. по настоящее время. Эти исследования показали, что пространственно упорядоченная организация периферии — улитки внутреннего уха — воспроизводится во всех отделах слуховой системы.

Сопоставление результатов изучения частотной локализации, полученных на различных млекопитающих — летучих мышах, кошках, кроликах, крысах, морских свинках, обезьянах — свидетельствует об общем плане структурной организации центральных проекций улитки. «Центральные частотные шкалы», измеряемые в миллиметрах на октаву, по мере перехода от нижележащих к вышележащим центрам слухового пути не возрастают, а сокращаются. Постепенная «компрессия» частот в пространстве центральных слуховых структур наблюдается вплоть до высшего подкоркового слухового центра — медиального коленчатого тела, а затем переходит в широкое распределение на поверхности слуховой коры. Итак, перевод временной размерности акустического стимула в пространственную, осуществляющийся первоначально в улитке, повторяется во всех отделах слуховой системы, завер-

шаясь в слуховой коре. Карты топографического распределения частот в разных отделах слуховой системы вошли в учебники и руководства по физиологии как выражение пространственного принципа анализа частоты звука в слуховой системе.

В нейроанатомической организации слуховых путей и центров существует пространственное (топологическое) соответствие между рецепторной поверхностью, подкорковыми центрами и корой головного мозга. Этот принцип организации проявляется у животных, стоящих на разных ступенях филогенетического развития. Более того, если судить по резонансным кривым, служащим определению диапазона частот, активирующих нейрон при наименьшей их интенсивности, то при равных частотах частотное разрешение оказывается одинаковым. Только при анализе резонансных кривых в диапазонах наибольшей чувствительности слуха выявляются различия между классами животных. У млекопитающих частотное разрешение максимально, а в пределах класса млекопитающих оно лучше у животных с хорошо развитыми корковыми зонами мозга и выраженным акустическим поведением.

Возникает естественный вопрос: что же дает выраженная структурная эволюция периферического приемника и центральных отделов слуховой системы? К этому следует добавить известные экспериментальные и клинические данные о том, что разрушение корковых зон приводит к дефициту наиболее тонких и сложных слуховых функций. Известно также, что перерезка значительной части волокон слухового нерва у кошки почти не изменяет пороги слышимости и частотное разрешение. Не менее поразителен тот факт, что люди, у которых после смерти обнаруживалась гибель большей части кортиева органа, при жизни не замечали ухудшения слуха.

Все это, вместе взятое, приводит прежде всего к выводу о том, что получаемая на входе слуховой системы информация широко распределяется по всей последующей мозговой системе. Совершенно очевидно, что информация, необходимая для различения стимула, дублируется многими участками центральной нервной системы. И чем больше этажей в слуховой системе, тем большими возможностями восприятия располагает животное, тем легче оно компенсирует дефекты. Это значит также, что слуховая система высших животных функционирует, имея

огромный резерв. Но как же мозг одновременно обеспечивает гибкость и константность узнавания?

Для объяснения такого сосуществования необходимо перейти от рассмотрения центрального представительства, соответствия, к рассмотрению операции выделения признаков акустического раздражителя, осуществляемой при помощи нейронов — детекторов признаков и нейронов памяти.

## ПЕРЕРАБОТКА ИНФОРМАЦИИ В СЛУХОВОЙ СИСТЕМЕ

Вопрос о том, что нервные элементы сенсорных систем осуществляют операцию выделения признаков действующих на них раздражителей, был поставлен исследованиями, проведенными на зрительной системе лягушки в 1958—1959 гг. Эти работы были посвящены изучению реакций отдельных волокон зрительного нерва на самые разнообразные зрительные сигналы. Применявшиеся зрительные сигналы представляли собой различные геометрические фигуры — неподвижные или движущиеся, а не просто пятна света, варьировавшие по величине и интенсивности. Ученые считали, что геометрическая форма и движение — это те основные признаки, которые можно использовать для характеристики зрительного объекта в естественных условиях деятельности зрительной системы животного. Особое внимание уделялось анатомо-физиологическим основам определяемых экспериментально реакций. Именно в этих работах было обнаружено, что глаз лягушки извлекает из зрительного образа четыре типа признаков: контраст, движение, затемнение, закругленный край. Специфика нейронов зрительной системы лягушки полностью соответствовала поведению животного, обусловленному зрительными сигналами.

Хорошо известно, что зрительный мир лягушки не очень разнообразен. Например, ее легко поймать, приблизившись к ней сзади, только потому, что сигналом об опасности животному служат движущиеся тени. Именно зрение обеспечивает слежение за быстро движущимися насекомыми — основным продуктом питания животного. Как только насекомое приближается на достаточно близкое расстояние, одно ловкое и точное движение языка лягушки — и жертва у нее во рту. В специальных исследованиях оказалось, что нейроны наиболее чувствительны

именно к тем скоростям передвижения объекта в поле зрения, которые близки к скоростям движения насекомого в естественных условиях. А это значит, что уже на уровне отдельных клеточных единиц глаза и мозга животного существуют нейроны, функции которых специализированы и соотносимы с поведением. Таким образом, можно утверждать, что у лягушки существует эталон для распознавания насекомого. О наличии эталона свидетельствует как простота зрительно-моторной координации процесса ловли насекомого, так и еще один факт: если лягушку окружить неподвижными убитыми комарами, то, несмотря на обилие пищи, она может погибнуть от голода. Только движение насекомого вызывает реакцию лягушки и спасает ее от голодной смерти. Итак, нейроны-детекторы обеспечивают высокую специализацию и эффективную работу органа зрения.

Дальнейшая разработка проблем нейрофизиологии зрительного восприятия привела к обнаружению различных видов нейронов-детекторов в зрительных центрах различных животных. Выяснилось, что чем выше анатомический уровень системы, тем более специализированные и сложные функции несут нейроны этих уровней. Наиболее сложными оказались нейроны зрительной коры. В течение 60-х годов были описаны все основные виды зрительных детекторов, поставлены опыты по выявлению врожденных и приобретенных зрительных функций.

Исследования проблемы передачи и переработки информации в структурах слуховой системы на основе детекции признаков звуковых сигналов были начаты несколько позже — в начале 60-х годов. Условиями выполнения этих исследований были, во-первых, описание физических параметров биоакустических сигналов — этих непременных компонентов естественной звуковой среды; во-вторых, одновременная или последовательная регистрация электрических проявлений деятельности различных частей слуховой системы при действии биоакустических сигналов или их моделей; в-третьих, выявление тех акустических параметров или их комбинаций в естественных сигналах, которые обуславливают некоторые специфические формы поведения.

Биоакустика как отдельная область науки была признана после проведения 1-го международного биоакустического конгресса, состоявшегося в 1956 г. Появились но-



вые способы оценки обработки и записи звуков животных, расширились знания об «акустическом» поведении. Следует признать, однако, что если в отношении зрительных сигналов уже к началу описанных выше исследований были известны «элементы» зрительного образа, имеющие важное значение для его опознания, то вопрос о том, какие качества звуков являются «признаками», необходимыми для опознания, до сих пор остается открытым. При восприятии звука выделяется ряд его субъективных качеств, в частности громкость, высота, тембр, которые определяются соотношением физических параметров звука. Но есть и более сложные качества звуков, не поддающиеся описанию только при помощи соотношения физических параметров, например направление движения, изменение расстояния от источника, речеподобность по звучанию и мн. др. Кроме того, изолированные слуховые события могут анализироваться совершенно иначе, чем те же события в определенном звуковом контексте, чему яркий пример составляют данные, полученные при сопоставлении закономерностей анализа отдельных звуков речи, слогов и слов.

Рассмотрение современных литературных данных, связанных с изучением анализаторной деятельности слуховой системы, позволяет выделить две крайние точки зрения на нейронные механизмы обработки сложных звуков в слуховой системе животных. В соответствии с одной из них свойства стимулов должны быть полностью представлены в пространственно-временном узоре возбуждения нейронов разных уровней слуховой системы. При этом предполагается, что для опознания свойств стимула достаточно механизмов декодирования (расшифровки) пространственного и временного узора разрядов слуховых нейронов высших уровней слуховой системы.

Противоположный подход предполагает существование в высших отделах слуховой системы специализированных нейронов, выделяющих определенные признаки звуковых сигналов, которые используются организмом в процессе принятия решения о принадлежности стимула к тому или иному классу. Эта точка зрения является частным случаем исторически сложившегося и достаточно распространенного представления о том, что переработка информации в центральной нервной системе осуществляется в результате перехода от общего к частному. Пред-

положение, согласно которому одну из основных черт слухового восприятия составляет избирательное выделение и организация звукового потока, поступающего из внешнего мира, подтверждается как специальными психологическими исследованиями, так и наблюдениями из обыденной жизни. Всем хорошо известно, например, что в многолюдном собрании человек легко переключает внимание с одного разговора на другой, а при восприятии музыкального произведения с двумя или более темами в разном частотном диапазоне — с одной темы на другую.

### Детекторы признаков

В последние годы все большее количество экспериментальных данных подтверждает представление о том, что специализированные нейроны — детекторы слуховых признаков — являются необходимым звеном в системе центральной переработки информации о стимуле. Подробно описаны нейроны-детекторы, выделяющие частотную и амплитудную модуляцию, амплитудно-импульсную и частотно-импульсную модуляцию, которые соотносятся с определенными перцептивными качествами звуков (ритмическая последовательность, изменение направления движения источника звука, изменение расстояния от источника и др.). Показано также, что система слухового анализа имеет иерархическую организацию. Сложно организованные нейроны вышележащих отделов слухового пути выделяют все более сложные качества звука. Имеются основания считать, что некоторые признаки звуков выделяются существующим врожденным, встроенным в систему восприятия детектором.

Одновременно расширяется объем работ, показывающих и подчеркивающих наличие высокой пластичности работы нейронов в различных состояниях исследуемого животного. Увеличивается также количество работ, в которых рассматривается значение обучения для организации деятельности нервной системы. Обсуждается вопрос о том, в какой мере имеют значение прошлый опыт и текущее обучение в организации работы детекторов, подвержены ли они обучению или сохраняют свои врожденные свойства. Встречаются, правда, и сомнения относительно существования слуховых нейронов-детекторов, поскольку их обнаружение в значительной степени зависит от экспериментальной процедуры: состояния животного, выпол-

нения им определенной деятельности, уровня и качества наркоза.

На сегодняшний день трудно оценить результаты многочисленных исследований проблемы в силу различных методических условий, использованных при их осуществлении. Очевидно, что вопрос этот сложный и требует дальнейшего систематического и целенаправленного изучения. Несомненно, однако, то, что в зрелом организме восприятие едва ли может базироваться только на работе врожденных детекторов. Представляется весьма существенной роль нейронов памяти в анализе качеств звукового раздражителя, особенно в разграничении действия предшествующего и последующего звукового впечатления.

### Слуховая память

Анализ и интерпретация звукового сообщения были бы невозможными, если бы не существовало запоминания и воспроизведения тех последовательностей, которые составляют звуковой поток. В противном случае звук можно было бы слышать только до тех пор, пока он «звучит». Роль памяти особенно очевидна при анализе устной речи человека и биоакустических сигналов животных.

Поскольку звуки имеют определенную длительность и представляют собой последовательности отдельных элементов, необходимы структуры, в которых отдельные компоненты звуков удерживались бы в течение определенного времени.

Считается, что система памяти предусматривает реализацию множества различных процессов, обеспечивающих по крайней мере три типа памяти. Это «непосредственный отпечаток» слуховой информации, кратковременная и долговременная память. В качестве примера непосредственного отпечатка слуховой информации можно указать на то, как пропадает ощущение звука после насвистывания или постукивания пальца о палец (щелчка). Ощущение звука не исчезает сразу после его прекращения, а существует непродолжительное время. В этом случае сохраняется слуховое впечатление.

Кратковременная память может иллюстрироваться следующим простым примером. При произнесении фразы или набора цифр, составляющих номер телефона, соответствующая информация может удерживаться в течение

некоторого времени. В этом случае сохраняются не столько составляющие слово звуки, сколько сами слова, из которых состоит фраза (или цифры, составляющие номер телефона), т. е. в памяти удерживается интерпретация звуков. Здесь включается кратковременная память, емкость которой ограничена 5—6 элементами из запоминаемого материала. Повторяя этот материал, можно удерживать его в памяти неопределенно долгое время.

Вся информация, которая сохраняется в памяти несколько минут, может быть охарактеризована как долговременная память, емкость которой огромна. Весь приобретенный индивидуальный опыт составляет лишь часть долговременной памяти.

Результаты исследований длительности сохранения следа акустической информации в памяти сильно варьируют. Приведем известный пример. Исследователи давали прослушивать испытуемому три буквы (или цифры), причем они подавались одновременно по трем громкоговорителям. Человек либо повторял все буквы (цифры), которые ему удавалось запомнить (полный отчет испытуемого), либо называл те, которые поступали по одному каналу (частичный отчет). Результаты экспериментов показали, что, во-первых, при частичном отчете точность воспроизведения выше, чем при полном отчете, во-вторых, что при задержке ответа человека на 4 с точность воспроизведения снижается даже при частичном отчете, приближаясь к варианту с полным отчетом. Следовательно, емкость памяти имеет ограничения, а информация о сигнале полностью сохраняется в памяти лишь в течение 2 с.

Если число запоминаемых букв или цифр неизменно, то изменение характера материала не влияет на запоминание. Оказывается, что время между предъявлением человеку трех согласных или трех слов и их припоминанием одинаково.

Чрезвычайно интересный феномен связан с ошибками в воспроизведении запоминаемого материала. Если человеку показать ряд букв и затем попросить его их написать, то возможные ошибки связаны не с написанием букв, а с их звучанием. Например, человек при письменном воспроизведении может перепутать *n* и *m*, *n* и *t*. А это значит, что ошибки отражают фонетические признаки звуков. Эти ошибки являются основанием для

предположения о том, что даже зрительная информация при введении в кратковременную память переходит в акустическую форму.

Известно, что многие люди, думая, запоминая, припоминая, произносят слова «про себя». Возможно, запоминается последовательность звуков, проговоренных внутренней речью, возможно также, что это запечатленная в памяти последовательность артикуляционных движений и мышечных сокращений, возникающих при произнесении слов.

Каковы первые механизмы слуховой памяти, что представляют собой структуры мозга, накапливающие, сохраняющие и извлекающие информацию, каковы биохимические, нейрофизиологические и психологические процессы, лежащие в основе памяти, — эти и многие другие вопросы ждут своего разрешения.

К настоящему времени накоплен сравнительно небольшой экспериментальный материал, свидетельствующий о нейрофизиологических процессах, которые могут лежать в основе разных видов памяти. Достаточно широко известен разряд последействия, возникающий в нервных элементах различных отделов слуховой системы, как правило, в ответ на короткие звуковые сигналы (менее 100 мс) и длящийся в течение нескольких десятков миллисекунд. Этот разряд возникает на сигналы с разными спектральными характеристиками, но не связан с ними избирательно. По своим временным характеристикам он может обеспечить лишь непосредственный отпечаток слухового раздражителя. Подобные разряды зарегистрированы не только в слуховой, но и в других сенсорных системах.

При использовании сложных звуковых стимулов, представляющих собой последовательности амплитудно-импульсно модулированных и частотно модулированных сигналов в центральных отделах слуховой системы млекопитающих (крыс, кошек), на уровне среднего мозга, таламуса и слуховой коры, были обнаружены нейроны с длительными разрядами последействия, избирательно связанными с акустическими параметрами раздражителей. На основе оценки временных параметров этих разрядов и их обусловленности внешним звуковым воздействием они были отнесены к электрографическим проявлениям слуховой памяти.

Известны основные условия, обеспечивающие функции нервных цепей, связанных с памятью. Так, в первую очередь необходимо, чтобы воздействие раздражителя сохранялось после его прекращения. Кроме того, цепь памяти должна обладать избирательностью, т. е. предпочтительной реакцией на определенный вид вводимого материала. Простейшая цепь нейронов, обеспечивающая сохранение следов, представляет собой замкнутую (реверберирующую) цепь. Реверберация, или последовательное возбуждение цепи, выражающееся в последовательности электрических процессов, обеспечивает сохранение данных о поступившем сигнале в виде «электрической» памяти. Оказалось, что в среднемозговых слуховых нейронах длительность следовых процессов, связанных с параметрами стимуляции, составляет время до 40 с. Такая длительность следовых процессов уже может обеспечить те явления, которые обуславливаются деятельностью кратковременной памяти. Длительность следовых процессов, избирательных по отношению к акустическим параметрам звуковых сигналов, возрастает на таламическом уровне слуховой системы (в медиальном коленчатом теле), достигая максимальной длительности на уровне слуховой зоны коры. Зарегистрированная здесь максимальная длительность следовых электрических явлений достигала нескольких минут. При этом наблюдались также явления интерференции (сложения) активности, вызванной предыдущими и последующими раздражителями. Ни один из ныне известных электрофизиологических феноменов не может быть привлечен для объяснения таких длительных избирательных и устойчивых послеразрядов.

Согласно наиболее широко распространенной точке зрения, длительная электрическая активность в реверберирующих цепях нейронов приводит к химическим или структурным изменениям в нейронах, входящих в эти цепи. Этот так называемый процесс консолидации следа требует продолжительного времени. Каковы бы ни были механизмы консолидации цепей памяти, очевидно, что для этого необходима длительная электрическая активность, способствующая перестройке. Возможно, что более продолжительное время циркуляции возбуждения в нейронах слуховой коры по сравнению с нижележащими отделами слуховой системы является показателем иных

механизмов сохранения следов стимуляции. Это соответствует представлению о том, что различные виды памяти теоретически могут быть связаны с одними и теми же нейронными структурами, с той лишь разницей, что кратковременная память представляет собой временную электрическую активность определенных цепей нейронов, а долговременная память — постоянную структуру тех же цепей.

Выше были рассмотрены процессы, которые определяются следовыми электрическими явлениями в слуховых центрах. В основу этого обзора легли данные, полученные на экспериментальных животных, либо находящихся в состоянии наркоза, либо обездвиженных миорелаксантами, вне выполнения специальной слуховой задачи. Хотя в этих экспериментах не учитывалось важнейшее условие нормальной слуховой функции — направленность внимания, даже они позволили выявить существенное значение следовых электрических процессов как возможного механизма организации эталона сравнения. Они также показали наличие нейронов памяти, характеризующихся детекторными функциями. Естественно, что этих данных недостаточно для обсуждения механизмов, лежащих в основе запоминания, воспроизведения и извлечения слуховой информации.

### КОНТРОЛЬ СЛУХОВОЙ ИНФОРМАЦИИ

Обратная связь — одна из основных особенностей организации биологических систем. Хорошо известно, что чем сложнее система, чем больше составляющих ее компонентов, тем более выражены ее функциональная неустойчивость и собственный «биологический шум». И только посредством специальных механизмов саморегуляции и самоконтроля, реализуемых с помощью систем обратной связи, преодолеваются неустойчивость и внутренний шум системы, а функциональная точность ее работы поддерживается на высоком уровне даже в присутствии шумов. Функция контроля различных процессов, протекающих в мозге как на уровне отдельных клеточных единиц, так и на уровне целостных структур, занимает ведущее место в нормальной деятельности мозга. Известный нейрофизиолог Дж. Экклс подчеркивал, что чем больше мы изучаем действие торможения на каждом уровне сенсорных

систем, тем больше убеждаемся в том, что негативный обратный контроль на каждом уровне является наиболее важным механизмом в сенсорных информационных процессах.

Параллельно системе восходящих связей, идущих от улитки к слуховой коре, проходит эфферентная слуховая

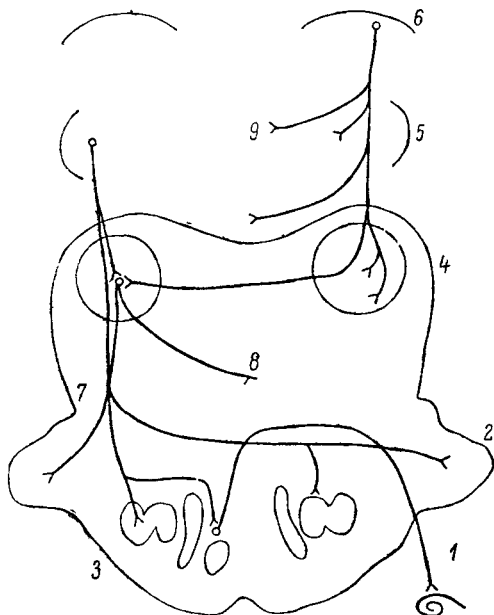


Рис. 20. Схема эфферентных слуховых путей.  
Обозначения те же, что на рис. 19.

система, обеспечивающая влияние высших отделов слухового пути на нижележащие. Было показано, что электрическое раздражение волокон, входящих в ее состав, вызывает торможение активности нейронов, относящихся к классической слуховой системе. Схема эфферентных слуховых путей показана на рис. 20. Эффективные точки, раздражение которых вызывает подавление активности, вызванной слуховым раздражителем, находятся вблизи, но не в самой слуховой афферентной системе. Обнаружены также эфферентные тракты, идущие не только с первичной слуховой коры, в которой оканчива-



ются прямые слуховые афференты, но и от нижневисочной (височно-инсулярной) области. Считается, что существует кольцевая система с обратной афферентацией, причем акустический ввод в височно-инсулярную кору, которая получает афферентацию от различных сенсорных систем, создает предпосылки для интермодального взаимодействия в системах обратной связи.

Кроме этой, так называемой экстраретиккулярной специфической системы обратной афферентации, существуют и другие системы обратной регуляции акустического входа. Одна из них относится к системам регуляции непосредственно структур среднего уха и самых низших уровней системы. Она включает в себя системы черепно-мозговых нервов и, по-видимому, координируется не только слуховыми, но и тактильными раздражителями.

Регулирующее влияние на акустический вход оказывают также те зоны мозга, которые обуславливают сложную координированную активность звукопродуцирующего аппарата животных (вокализацию). Подобная регуляция, соответственно, обусловлена и связана с определенными формами акустического поведения.

Наконец, существует ретикулярная система обратной афферентации, активные зоны которой располагаются в ретикулярной (сетевидной) формации ствола мозга.

Система контроля слуховой информации структурно и функционально связана как со слуховыми центрами, так и с центрами, управляющими голосовыми реакциями — речью и пением. Достаточно сказать, что нарушение обратной связи, т. е. контроля звуков, поступающих в ухо, немедленно нарушает речь и ведет к искажению мелодии исполняемой песни. Именно это явление широко используется при выявлении симуляции глухоты: если говорящий человек слышит собственную речь через наушники с малой задержкой во времени, у него меняется произношение, появляются ошибки, а если задержка увеличивается, человек вообще не может говорить. Только при истинной глухоте качество речи не зависит от задержки во времени ее попадания в ухо.

Контроль и управление процессом слушания определяются еще одним важнейшим фактором — направленностью внимания. Несмотря на огромное значение этого психологического механизма в процессах познания и ин-

теллектуальной деятельности, лишь в последние 15—20 лет психологи и физиологи стали уделять должное внимание этому важнейшему и мощнейшему механизму контроля и отбора информации, в том числе и слуховой. Процессы «направления» и «переключения» внимания изучаются не только психологическими, но и нейрофизиологическими методами. Последние используются для выявления структурно-функциональной организации зон мозга, активирующих, усиливающих или ослабляющих процессы, протекающие в различных сенсорных системах.

Несмотря на то, что ход эфферентных слуховых систем анатомически идентифицирован, их роль в поведении и в нормальном функционировании мозга неизвестна. Одно из наиболее широко принятых в литературе предположений состоит в том, что системы обратной акустической связи обеспечивают избирательность внимания посредством контроля и блокирования информации в различных отделах слуховой системы. Как и где осуществляется это блокирование, экспериментально еще не установлено. Системы эфферентного контроля, которые участвуют в процессах организации внимания, также до настоящего времени не определены. Нейрофизиологические механизмы процесса внимания, рассмотренные подробно лишь в немногочисленных работах, и в частности в работе Ф. Уордена «Внимание и электрофизиология слуха», еще далеки от раскрытия. В этой проблеме, пожалуй, меньше ответов, чем вопросов, которые постоянно возникают как при нейрофизиологических, так и при психологических исследованиях.

Из повседневного опыта известно, например, что понимание одновременно слышимых сигналов значительно труднее, а иногда просто невозможно по сравнению с последовательно слышимыми сигналами. Попытки объяснить это явление исключительно физическими факторами, например интерференцией или маскировкой более слабого более сильным сигналом, не увенчались успехом. Оказалось, что понимание одновременных сигналов теснейшим образом связано с инструкцией, которую получил слушатель. Любой из двух сигналов может быть понятным, если слушатель в соответствии с данной ему инструкцией не будет обращать внимание на другой.

Рассмотрим некоторые экспериментальные примеры. Если испытуемому предложить повторять речь, которую он слышит при подаче через наушники на одно ухо, он остается совершенно невнимательным к тому потоку речи, который направлен на другое ухо. Он как бы «не слышит» ее. Однако, если речь, поступающая на «игнорируемое» ухо, приобретает эффективное значение для испытуемого, например если он слышит свое имя, то он услышит ее и оценит смысл того, что ему передается. Из этого следует, что, во-первых, исключение из внимания игнорируемой речи не полное, а частичное, а во-вторых, что это блокирование осуществляется не в низших, а в высших акустических центрах мозга.

Другой экспериментальный факт. Если задание предусматривает концентрацию внимания испытуемых на цифрах, предъявляемых на одно ухо, они могут воспроизводить не только цифры, но и буквы, предъявлявшиеся на другое ухо, но рассеянные в множестве цифр, хотя по инструкции испытуемые не должны были обращать внимания на буквы.

Итак, даже при узкофокусированном внимании периферическая информация не блокируется. Информация о поступающих стимулах обрабатывается и достигает мозга, где они оцениваются с точки зрения их приспособительного значения.

Простейший подход к пониманию внимания состоит в том, что оно представляет собой некий «переключатель», пропускающий одни сигналы и блокирующий другие. Очевидно, что такой переключатель соотносится с высшими уровнями мозговой системы обработки информации и регулируется конкретными инструкциями или биологическими задачами. Психологические опыты свидетельствуют о том, что испытуемый замечает физические характеристики звуковых стимулов, но не интерпретирует их. Наиболее вероятно, что механизм отбора отделяет существенный материал от несущественного на основании физических параметров звукового потока. Затем срабатывает «переключатель», пропускающий для интерпретации только существенные в данной ситуации сигналы. С учетом того, что часть поступающей на вход акустической системы информации проходит в мозг, необходимо допустить, что этот переключатель работает не по принципу «да — нет», а по принципу «больше — меньше».

ше». Последнее требует деятельного участия биологической системы в виде активного синтеза и ожидания ситуации.

## ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ СЛУХ

Способность локализовать источник звука добавляет к слуховому восприятию пространственное измерение. И хотя человек и животные располагают двумя ушами — их акустический мир един и неделим. Пространственный слух не только позволяет установить место расположения источника звучащего объекта, степень его удаленности и направление его перемещения, но и увеличивает четкость восприятия. Простое сравнение монофонического и стереофонического прослушивания стереофонической записи дает четкую картину преимущества пространственного восприятия. Стереофоническое воспроизведение позволяет ощутить звучание различных инструментов в разных точках пространства и обеспечивает богатый тембр и четкость звуков.

Первым исследователем пространственного слуха у человека считается итальянский физик Д. Вентури (1746—1822 гг.). Он был разносторонне образованным ученым, занимался преимущественно гидродинамикой и, помимо физики, изучал экономику, историю, интересовался политикой, а как естествоиспытатель исследовал зрительное и слуховое восприятие. Для изучения пространственного слуха Вентури проделал следующий опыт. Он поместил человека с завязанными глазами на открытом лугу, а сам ходил вокруг него на расстоянии 50 м и издавал звуки с помощью флейты или колокольчика. Когда источник звука был под прямым углом по направлению к линии зрения, человек легко определял место расположения источника звука. Если звук был направлен по диагонали, а голова оставалась неподвижной, ему трудно было определить, спереди или сзади находится источник. Когда испытуемому разрешено было поворачивать голову, он не делал ошибок при определении места звучания источника. Вентури установил также, что при односторонней глухоте человек может локализовать звуки только при повороте головы в их сторону, причем звучание должно быть продолжительным. Исследователь отметил, что при такой патологии особенно сильно страдает локализация корот-

ких звуков. Основной вывод Вентури состоял в том, что локализация звука основана на оценке силы раздражителей, действующих на разные уши, и что два «слуховых впечатления» не смешиваются внутри черепа. Эти исследования Вентури не привлекли внимания ученых и вскоре были забыты.

История изучения пространственного слуха является ярким примером того, что некоторые открытия делаются дважды. Прошло почти 100 лет после работ Д. Вентури, опубликовавшего их четыре раза: дважды на немецком, на французском и на итальянском языках (1796 — 1801 гг.). И вот в 70-х годах XIX в. известный английский физик Д. Релей, очевидно, не знакомый с работами своего предшественника, провел точно такие же опыты и сделал аналогичные выводы.

В конце XIX—начале XX в. исследования пространственного слуха были малоинтенсивными и интересовали преимущественно клиницистов. В 1903 г. немецкий врач Г. Штенгер предложил клинический тест для определения симуляции односторонней глухоты. Тест этот, используемый до настоящего времени, состоит в следующем. Человек, симулирующий глухоту, при подведении звука через наушники поочередно к каждому уху скажет, что он слышит «здоровым» и не слышит «больным» ухом. При одновременном предъявлении звука на оба уха симулянт скажет, что слышит звук на стороне «здорового» уха. Если такому «больному» предложить определить, слышит ли он звук, и при этом на «больное» ухо дать более сильный стимул, чем на «здоровое», то симулянт скажет, что звука он вообще не слышит.

На самом же деле при таком предъявлении звуков человек с частичной глухотой будет слышать звук со стороны здорового уха. Здесь мы имеем дело с так называемым явлением латерализации источника звука, т. е. ощущением звучания только на стороне более сильного звука.

Только в период первой мировой войны в связи с разработкой звуковых локаторов для пеленгации самолетов начались работы по изучению временных характеристик пространственного слуха на основе объединения данных, получаемых от двух ушей (бинауральный слух).

В настоящее время рассматриваются два основных условия, определяющих бинауральный слух. Для низких частот основным фактором является различие во времени

попадания звука в левое и в правое ухо, для высоких — различия в интенсивности. Сначала звук достигает уха, расположенного ближе к источнику. При низких частотах звуковые волны «оглабают» голову в силу большой их длины. Звук в воздушной среде имеет скорость 330 м/с. Следовательно, 1 см он проходит за 30 мкс. Поскольку расстояние между ушами у человека составляет 17—18 см, а голову можно рассматривать как шар с радиусом 9 см, то разница между попаданием звука в разные уши составляет  $9\pi \times 30 = 840$  мкс. Естественно, эта разница зависит от места расположения источника: если он находится по средней линии впереди (или сзади), то звук достигает обоих ушей одновременно. Малейший сдвиг вправо или влево от средней линии (даже менее  $3^\circ$ ) уже воспринимается человеком. А это значит, что воспринимаемая разница между приходом звука на правое и левое ухо составляет меньше 30 мкс. Следовательно, перевод физической пространственной размерности в перцептивную осуществляется за счет уникальных способностей слуховой системы как анализатора времени.

Для того чтобы можно было отметить такую небольшую разницу во времени, необходимы очень тонкие и точные механизмы сравнения. Такое сравнение осуществляется центральной нервной системой в местах, где импульсация от правого и левого ушей сходится на одной структуре (нервной клетке). Как было рассмотрено выше, подобных мест, так называемых уровней конвергенции, в классической слуховой системе не менее трех (рис. 19). Дополнительные места конвергенции находятся внутри каждого уровня (межхолмовые и межполушарные связи).

Различия во времени поступления звука сопровождаются различиями в фазе звуковой волны. Более «поздний» звук отстает по фазе от предыдущего более «раннего» звука. Это отставание может быть использовано только при относительно низких частотах звуковой волны, при которых для завершения полного цикла требуется время не менее 840 мкс. Такое время соответствует длительности периода частоты не более 1300 Гц.

Выше речь шла о возможностях локализации звука благодаря участию в этом процессе двух ушей применительно к способностям человека, межушное расстояние у которого достаточно велико. А что же происходит у мелких животных, у которых расстояние между ушами со-

ставляет всего несколько сантиметров? У белой мыши, например, расстояние между ушами всего 2 см. Таким образом, можно утверждать, что мышь должна оценивать значительно меньшую разницу во времени, нежели человек, а это соответствует частотам выше 10 кГц. Действительно ли нервная система может работать с оценкой подобных микроинтервалов времени? Выяснение этого вопроса требует дальнейших экспериментальных исследований.

При неподвижном положении головы точность локализации источника страдает даже в тех случаях, когда применяются низкие частоты. Это связано с тем, что в таких условиях только одно различие во времени прихода звука к разным ушам не дает возможности оценить, идет ли звук спереди, сзади, сверху или снизу. В обычной жизнедеятельности именно движения головы дают возможность поместить источник звука в срединную плоскость, а совпадение линии взгляда и источника — поместить его в зрительную систему отсчета. Кроме того, благодаря этим движениям меняется характер отражения и преломления звуковых волн головой и структурами наружного уха. И наконец, проприоцептивная система дает информацию о том, насколько повернута голова.

При высоких частотах, когда величина головы значительно больше длины звуковой волны, последняя не может «огибать» это препятствие. Например, если звук имеет частоту 100 Гц, то длина волны его составляет 33 м, при частоте звука 1000 Гц — 33 см, а при частоте 10 000 Гц — 3,3 см. Это значит, что при высоких частотах звук отражается головой. В этом случае возникает разница в интенсивности звуков, поступающих на правое и левое ухо. Если учесть, что у человека дифференциальный порог по интенсивности на частоте 1000 Гц составляет величину порядка 1 дБ, можно представить себе, какая большая дополнительная информация о месторасположении источника может заключаться в различиях интенсивности приходящего звука между двумя ушами.

Несомненна огромная роль, которую выполняет нервная система в анализе пространственного расположения источника звука. Еще в 70-х годах прошлого столетия английским физиологом Л. Ферье было показано, что раздражение слабым электрическим током определенных зон коры больших полушарий у обезьяны вызывает поворот

глаз и головы одновременно с настораживанием ушных раковин на противоположной раздражению стороне. Итальянский физиолог Л. Лучиани более 100 лет назад, проведя опыты с удалением слуховой зоны коры у собак, показал, что она исключительно важна для пространственной ориентации по звуку. После операции собака с завязанными глазами с трудом находила брошенные экспериментатором куски пищи. Особенно страдал поиск, если пища падала со стороны, противоположной оперированной зоне слуховой коры. После полного удаления височной коры способность находить пищу по звуку вообще утрачивалась.

Исследования Л. Лучиани более полувека не использовались учеными в дальнейших поисках путей изучения роли разных отделов мозга в анализе пространственного расположения звука. И лишь после введения электрофизиологических методов исследования, после оценки данных, полученных в нейрохирургических клиниках при раздражении током корковых зон, после экспериментальных попыток выяснения роли коркового звена в пространственном анализе работы старых авторов получили свое второе рождение. И в настоящее время не вызывает сомнения тот факт, что при повреждении или удалении слуховых корковых зон функция локализации источника звука в пространстве страдает в первую очередь.

Хотя наука ушла далеко вперед в изучении механизмов локализации звуков, множество фактов, известных каждому из повседневной жизни, лежат, тем не менее, за пределами современного уровня наших знаний. Рассмотрим два примера. Это так называемый эффект предшествования и ориентировка в пространстве слепых людей.

Эффект предшествования заключается в том, что для локализации источника звука используется только первый звук, поступивший в ухо. Если даже этот звук сопровождается выраженным эхом, последнее не играет никакой роли в интерпретации локализации звука слушающим человеком. Это не значит, однако, что эхо не воспринимается: человек прекрасно улавливает разницу между расположенными в одинаковых точках пространства звуками, один из которых сопровождается, а другой не сопровождается эхом. Как это происходит? Какие механизмы мозга обеспечивают эффект предшествования? Каковы



экспериментальные подходы к исследованию этого явления? Что дает оно с точки зрения приспособительного поведения?

Известна способность слепых людей ориентироваться в пространстве по звуку и по эху. Экспериментальное исследование этой способности к ориентировке было проведено американскими учеными в 1944 г. Вот краткое описание эксперимента. Опыты проводились в очень большой комнате. Было четыре испытуемых: двое взрослых, ослепших в возрасте до 5 лет, и двое взрослых с нормальным зрением такого же возраста и уровня культуры. В экспериментах было четко показано, что звук, особенно сопровождавшийся эхом, может использоваться всеми испытуемыми для оценки расстояния от препятствия. Затем была проведена серия экспериментов, исключающих роль тактильного восприятия. Выяснилось, что тактильное чувство не является необходимым для ориентировки при сохранении слуха. При закрывании ушей искусственными заглушками ни один из испытуемых ни в одной из 100 последовательных проб не смог определить наличие препятствия до момента соприкосновения с ним. Решающий эксперимент показал, что при полном исключении всех воздействий извне, кроме слуховых, испытуемые определяли расстояние от препятствия достаточно точно. Последующие опыты позволили исключить предположение о том, что обнаружение препятствий основано на оценке изменений интенсивности звука на разных ушах. Было показано, что испытуемые хорошо обнаруживают препятствие на расстоянии 30 см, причем для этого оказались значимыми высокочастотные компоненты сопровождающих звуков (порядка 10 000 Гц).

Приведенные примеры еще раз подчеркивают, что вопросов здесь больше, чем ответов, и что ориентировка человека и животных в пространстве подчас осуществляется неизвестными механизмами, непосредственно связанными со слуховым восприятием.

## **МОЗГ КАК СИСТЕМА УПРАВЛЕНИЯ РЕЧЬЮ ЧЕЛОВЕКА И ЗВУКОИЗЛУЧЕНИЕМ ЖИВОТНЫХ**

В физиологии человека и животных нет, пожалуй, более сложного вопроса, нежели вопрос о том, что же обусловило ту высочайшую ступень развития, которой достиг

мозг человека по сравнению с мозгом даже наиболее высокоорганизованных животных. Где кроется причина возникновения той глубочайшей пропасти, которая объективно существует между уровнями развития людей и животных? Очевидно, что наука сегодня еще не может однозначно ответить на это.

Весьма значительный вклад в решение этого вопроса был сделан великим русским физиологом И. П. Павловым. Разработанное им учение об условных рефлексах привело к созданию нового направления физиологической науки — физиологии высшей нервной деятельности. На основе обширного экспериментального материала И. П. Павлов показал, что в основе специфики развития человека и животных должны лежать различия тех сигналов, которые способен оценивать мозг. Такими исключительными для мозга человека сигналами являются слова, эти «сигналы сигналов», посредством которых осуществляются обобщения и абстракции, характеризующие «специально человеческое высшее мышление». «В развивающемся животном мире на фазе человека произошла чрезвычайная прибавка к механизмам нервной деятельности ... слово составило вторую, специально нашу сигнальную систему действительности, будучи сигналом сигналов» (Павлов, 1949б, с. 490 и 568).

Однако и животные, стоящие на различных ступенях филогенетического развития, пользуются «языком», определенным набором символически-выразительных элементов, составляющих систему коммуникации в животном мире. И в этой системе не последнее место занимает акустическая коммуникация. Так в чем же разница между «языком» животных и языком человека?

Хорошо известно, например, что любой нормально развивающийся ребенок к трем годам уже без труда составляет предложения, достаточно свободно оперирует значительным по объему запасом слов. Хорошо известно также и то, что подобными способностями, даже в минимальном приближении, не обладает на нашей планете ни одно живое существо, включая человекообразных обезьян. До некоторой степени ключ к пониманию источника такого огромного разрыва между «языком» животных и человека можно найти в исследованиях различных форм афазий — моторных и сенсорных расстройств речи, возникающих при повреждении мозговой ткани. И. П. Пав-

лов, основоположник учения о сигнальных системах человека и животных, отмечал, что «человек будет пользоваться второй сигнальной системой эффективно только до тех пор, пока она постоянно и правильно соотносится с первой сигнальной системой» (1949а, с. 318).

Более 100 лет тому назад, в 1864 г., французский ученый-клинист Р. П. Брока установил, что при повреждении нижне-задней части лобной коры левого полушария возникает экспрессивная моторная афазия (расстройство речи). Она выражается в том, что больные не могут произнести слова, при сохранении возможности написать их. Несколько позже, в 1886 г., немецкий клиницист К. Вернике локализовал зону в первой височной извилине левого полушария, поражение которой вызывало сенсорную афазию, т. е. нарушение восприятия речи. В дальнейшем были также описаны центры словесного обозначения предметов в нижней части левой височной извилины левого полушария (по Р. Милсу), письма во второй лобной извилине левого полушария (по К. Вернике и С. Экснеру), чтения — на стыке затылочной и теменной долей левого полушария (по Дж. Джерину). Известные к настоящему времени речевые поля человека и патологические изменения при их повреждении объединены на схемах рис. 21, а, б. Помимо представленных здесь центров, в прецентральной извилине коры слева и справа существует ряд моторных систем (губы, шея, язык, челюсть, гортань), которые принимают участие в речевом акте (рис. 22). Казалось бы, налицо анатомическая жесткая локализация центров, управляющих различными действиями, связанными с восприятием и произведением речи.

Однако по мере накопления клинических и экспериментальных данных эта стройная концепция «локализации» функции речи все более ставилась под сомнение. Так, при операции, называемой фронтальной лоботомией (психохирургическая процедура удаления нижнелобной извилины), введение хирургического инструмента часто осуществляется через зону Брока, вызывая ее повреждение. При этом оказалось, что ни в одной из 10 000 лоботомий, проведенных в 1940—1950 гг. в Европе и Америке, не было ни одного случая, осложненного моторной афазией. Более того, известны данные Ф. Меттлера о том, что удаление в правом полушарии зоны коры, симметрич-

ной зоне Брока, приводило к возможности речи у больных-кататоников, которые не говорили до операции более двадцати лет.

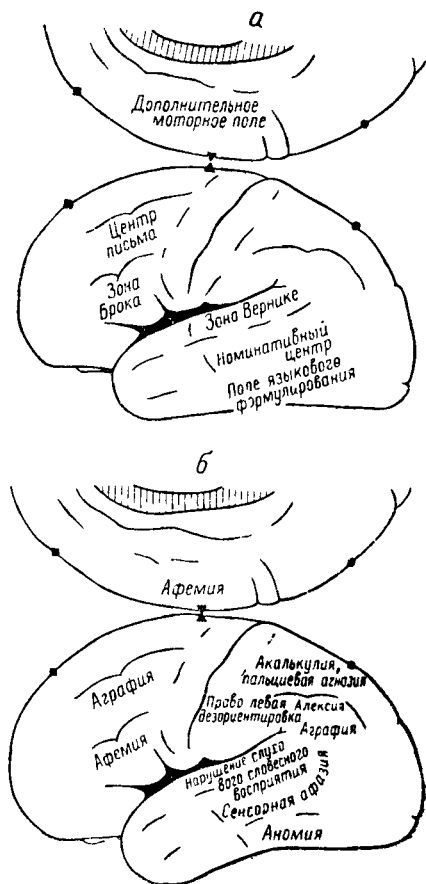


Рис. 21. Речевые поля левого полушария коры головного мозга человека (а) и локализация поражений, вызывающих различные расстройства речи (б).

При нейрохирургических операциях по поводу удаления эпилептогенного очага, впервые проведенных канадским нейрохирургом У. Пенфилдом и его сотрудниками Г. Джаспером и Л. Робертсом, были получены данные о влиянии раздражения электрическим током различных

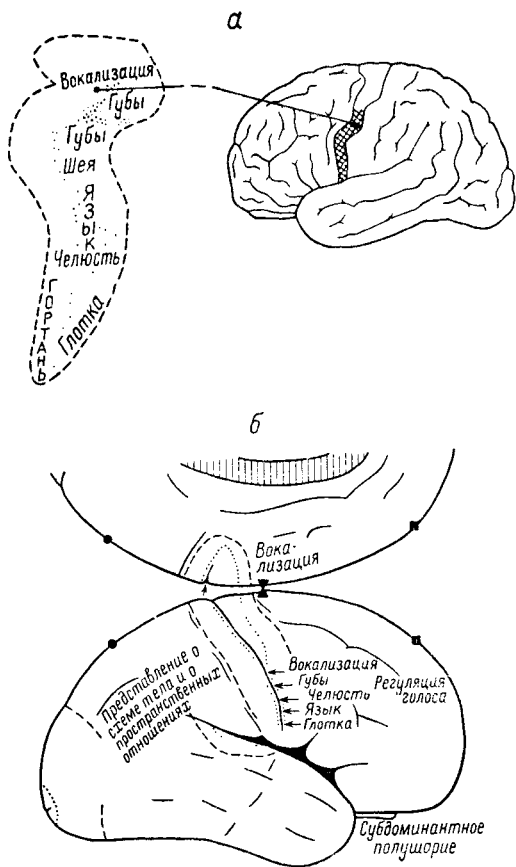


Рис. 22. Представительство моторных систем речи в прецентральной извилине левого (а) и правого (б) полушарий мозга человека.

На а слева — увеличенная часть прецентральной извилины в той же проекции, что и на схеме поверхности полушария — справа. На б — схема поверхности правого полушария и локализация функций.

зон мозга. Эффект электростимуляции коры был двояким: либо позитивным, либо негативным. Оказалось, что раздражение определенных зон височной коры левого полушария вызывает остановку речи, повторения сказанного, искажения, делает невозможным письмо и счет.

У. Джаспер локализует три взаимосвязанные речевые зоны, которые действуют как единый механизм, в задней височной области, в нижней части центральной извилины

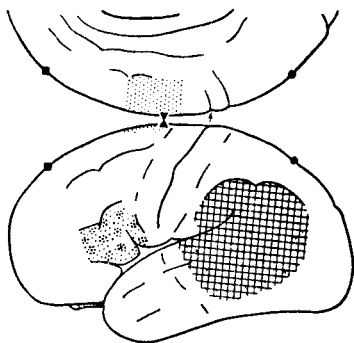


Рис. 23. Речевые зоны левого полушария разной значимости.

и в дополнительной моторной области (рис. 23). По мнению Джаспера, функция «речевых зон» коры едина, несмотря на территориальное разобщение, а взаимодействие их осуществляется не «по горизонтали», т. е. через корково-корковые связи, а «по вертикали», т. е. через «центрэнцефалическую систему», высшим интегрирующим центром которой является таламическая область. В качестве доказательства такой точки зрения приводятся данные о том, что иссечение участков коры между речевыми зонами не приводило к нарушениям речевой деятельности.

Значение центрэнцефалической системы, т. е. структур, расположенных центрально между обоими полушариями, в организации звукопродукции животных само по себе не подлежит сомнению. Так, при исследовании более 3000 точек подкорковых образований мозга обезьян было обнаружено, что их электрическое раздражение вызывает голосовые реакции, многие из которых имеют вы-

раженные черты сходства с реакциями, возникающими в естественных условиях. Были идентифицированы две системы «вокализации». Оказалось, что структуры, управляющие голосообразованием, акустической и эмоциональной структурой голосовых реакций животных, широко распространены в мозге и образуют взаимосвязанную систему, организованную по иерархическому принципу. Вероятно, согласованная работа отдельных звеньев такой системы обеспечивает сложную координированную активность звукопродуцирующего аппарата животных, активность, соотносящуюся с различными формами поведения и обусловленную ими.

О роли центрэнцефалической системы мозга свидетельствуют также клинические данные о нарушениях речи вплоть до полной немоты, возникающих у людей с поражением центрального серого вещества мозга (в частности, при энцефалите Экономо), а также результаты экспериментальных исследований на животных при повреждениях центрального серого вещества, приводящих к «немоте» животных.

Все данные, как экспериментально-неврологические, так психологические и клинические, свидетельствуют, таким образом, о том, что, во-первых, звукопродукцией у человека и у животных управляют многие зоны мозга и, во-вторых, что у человека корковые отделы левого полушария, питаемые среднемозговой артерией, играют особую специфическую роль в организации восприятия, запоминания и воспроизведения речевого материала.

Исследователи проблемы центральных механизмов речи делятся условно на две группы, придерживающиеся различных подходов к проблеме зависимости расстройств речи от повреждения мозга. Один из подходов — это рассмотрение речи как единой неделимой на части функции человеческого мозга, связанной почти исключительно с коммуникативными аспектами языка. Иными словами, эта группа исследователей рассматривает речь как набор знаков и символов, служащих для сообщения окружающим о внутреннем состоянии субъекта и восприятии им окружающего мира. Другой подход вытекает из рассмотрения речи как многозвеневой системы, в основе которой лежит развитие сенсорноперцептивных способностей организма, реализующихся не только в коммуникативных

функциях речи, но и в ее лингвистической и семантической структуре, а также в ее соотношении с мышлением.

Каковы бы ни были взгляды на систему речи, к настоящему времени очевидным является то, что в ней заключены в первую очередь действия, сформированные организмом в виде символических обозначений. И чем больше развивается в онтогенезе способность действовать, тем большее развитие получает система обозначения этих действий, выражаемая в языке. По мере развития языка в онтогенезе у человека наблюдается постепенное замещение непосредственного контакта с внешним миром оперированием образами внешнего мира. И. М. Сеченов писал: «Эта фаза психической эволюции в области мышления начинается как будто бы крупным переломом ... ребенок думал, думал чувственными конкретными, и вдруг объектами мысли являются у него не копии с действительности, а какие-то отголоски ее, сначала близкие к реальному порядку вещей, но мало-помалу удаляющиеся от своих источников настолько, что с виду обрывается всякая связь между знаком или символом и его чувственным корнем» (1952, с. 365—366). И с этой точки зрения именно речь является интегрированным выражением деятельности мозга, направленной на конструирование реальности, в основе которой лежит чувственное восприятие.

Для материалиста очевидно, что мысленные образы, находящие свое отражение в речи (языке), должны быть также реальны в фундаментальном отношении, как и непосредственное восприятие мира. И те и другие определяются деятельностью мозга, хотя должны быть представлены в системах разного порядка, служащих для различения образа и реальности. Вокальный и двигательный аппараты устной и письменной речи, включающие многочисленные структуры мозга, по существу служат единой цели — воздействию на подобный же мозг для создания образа существующей, но непосредственно не воспринятой реальности. При слушании и чтении, разговоре и письме человек получает и передает представление о мире на основе моторных механизмов мозга, и именно такое использование речи характерно и уникально для человека. В процессе эволюции реализация усложняющихся сенсомоторных механизмов и ассоциативных способностей влекла за собой появление новых специализированных структур и вместе с тем — увеличение общего количе-



ства нервной ткани. Большой объем ассоциативных и речевых корковых зон мозга человека является результатом развития его способности действовать, развития речи (языка) и, соответственно, развития способностей к конструированию мысленных (умственных) образов.

Многие вопросы восприятия и воспроизведения речи рассмотрены в ряде специальных монографий и руководств. И хотя фронт исследований в этой области науки год от года расширяется, остается огромное количество спорных, нерешенных, а подчас и загадочных вопросов, связанных с теориями восприятия и формирования речи, парадоксами речевых нарушений вследствие поражения мозга, соотношением языка и мышления и мн. др. Они настоятельно ждут своего теоретического, экспериментального, клинического обоснования и решения на основе координированного взаимодействия специалистов разных областей знания.

## ОДИН МОЗГ ИЛИ ДВА — ПОИСКИ ОТВЕТА НА ВОПРОС

Головной мозг различных представителей животного мира, как мы знаем, имеет симметричное строение и состоит из двух половин — больших полушарий, зеркально отражающих друг друга. Большие полушария головного мозга связаны между собой мощными пучками волокон (комиссурами), которые называются мозолистым телом. Известно также, что каждое ухо посылает информацию о действующих на него раздражителях в обе половины мозга. Очевидно, наконец, что существование двух слуховых периферических аппаратов не приводит к возникновению двух звуковых миров — мир звуков един и неделим. Он организуется в результате координированной деятельности больших полушарий, благодаря реализации в различных мозговых структурах анализа, сравнения, объединения, запоминания, воспроизведения и контроля акустической информации. Другими словами, большие полушария головного мозга, включающие в себя множество различных структурных образований, составляют в совместной деятельности с подкорковой областью единую функциональную систему, которая, собственно, и объединяется общим названием — мозг. Эта система обуславливает адаптивное поведение, выживание, предвидение результатов действий, она обучается, отличается

пластичностью, стабильностью, высокой надежностью и т. д.

Единство функций целого мозга как системы, сходство строения двух его симметричных половин, аналогии, возникающие при рассмотрении деятельности парных органов, — все это говорит за то, что вопроса, который мы вынесли в заключение, не существует. Но равнозначны ли функции этих двух симметричных половин мозга? Ведь известна определенная функциональная асимметрия в отношении восприятия и воспроизведения речи! И здесь сразу же возникает множество вопросов. Могут ли полушария работать независимо друг от друга? Как разные полушария воспринимают акустическую информацию? Не является ли одно из них главным (доминантным), а другое лишь подчиненным, обеспечивающим избыточность и надежность работы целостного мозга? Или, быть может, акустические функции полушарий специализированы? Как взаимодействуют разные полушария, обмениваются ли они друг с другом приобретенным опытом? Какие структуры полушарий обеспечивают их функциональное различие, сходство, взаимодействие? Эти и десятки других вопросов, связанных с выяснением функций разных половин головного мозга, волнуют умы многих ученых и клиницистов.

Сложность поисков ответов на эти вопросы заключается в том, что при этом необходимо соблюсти определенные условия: полушария должны быть структурно или функционально разобщены и деятельность каждого из них должна изучаться в отдельности. Подобные условия были созданы сначала в эксперименте на животных, а впоследствии в клинике патологии мозга человека, когда по жизненно важным медицинским показаниям требовалось разобщение больших полушарий или временное выключение деятельности одного из них.

Первые данные о раздельной деятельности полушарий головного мозга были получены более двадцати лет назад нейрофизиологами Р. Майерсоном и Р. Сперри в опытах на кошках. Они обнаружили, что при пересечении мозолистого тела — основного канала связи между полушариями — деятельность каждого полушария становилась самостоятельной. Создавалось впечатление, что работают два мозга! Эти опыты были проведены в условиях одновременного пересечения не только мозолистого тела, но и

зрительного перекреста. При этом левый глаз оказывался связанным только с левой половиной мозга, а правый — с правой. Животное с двумя перерезками обучалось выполнять какую-либо зрительную задачу, пользуясь одним глазом и соответствующей половиной мозга. Затем ту же задачу животное должно было решить, пользуясь только другим глазом. Оказалось, что животное не способно ее выполнить, и «необученное» полушарие приходилось обучать заново. Если же первоначальное обучение животного проводилось до рассечения зрительного перекреста и мозолистого тела, то после операции животные легко выполняли программу дооперационного обучения, пользуясь любым глазом и, следовательно, одним из полушарий головного мозга. Сходные результаты были получены в экспериментах на животных с временным выключением одной из двух половин мозга, вызываемым фармакологическими препаратами (хлористый калий, пуромицин). Было показано, таким образом, что, во-первых, каждое полушарие может функционировать и обучаться независимо от другого, и, во-вторых, что следы обучения в каждом полушарии фиксируются в течение времени обучения, а не после его завершения.

Итак, ряд поставленных выше вопросов оказался решенным, но лишь применительно к зрительной информации. Благодаря определенным структурным особенностям зрительной системы воспринимаемую ею информацию можно избирательно направлять к разным полушариям. Что же касается слуховой информации, то, как уже отмечалось, звуковые сигналы, воспринимаемые одним ухом, обязательно передаются в оба полушария. В отличие от зрительных путей слуховые пути разделить нельзя, поскольку первый перекрест слуховых волокон расположен в стволе мозга, доступ к которому затруднен, кроме того, там находятся жизненно важные центры. По этим причинам, вероятно, на животных с пересеченным мозгом опыты по изучению восприятия слуховых сигналов не проводились.

Многочисленные эксперименты на животных, проводившиеся на протяжении более десяти лет, показали, что рассечение мозолистого тела не ведет к серьезным нарушениям функций мозга и к заметным изменениям в поведении. Это позволило американским нейрохирургам П. Фогелю и Б. Богину в сотрудничестве с нейрофизиоло-

гами и нейропсихологами (Р. Сперри, М. Газанига с сотрудниками) в 1961 г. прибегнуть к операции рассечения мозолистого тела у больных с длительной неизлечимой эпилепсией. Операция оказалась удачной — технически легко выполнимой, а главное успешной с точки зрения ликвидации судорожных припадков.

При обычном наблюдении люди, перенесшие комиссуротомию (рассечение мозолистого тела), кажутся ничем не отличающимися от массы здоровых людей. Только специальные исследования и тесты, направленные на выявление роли разных полушарий мозга в поведении человека, дают возможность обнаружить определенные особенности, так называемые симптомы рассеченного мозга. Множество различных подходов к изучению этих симптомов описаны в монографии М. Газаниги «Расщепленный мозг». Но для нас наибольший интерес представляют данные о роли полушарий головного мозга в слуховом восприятии и речевой реакции. Были проведены тесты на понимание слов, которые адресовались правому полушарию. Это достигалось «комбинированным» способом. Больных просили достать левой рукой из сумки определенный предмет, недоступный зрению. Они легко справлялись с этой задачей. Но тактильная информации от левой руки поступала в правое полушарие, и если больным предлагали назвать предмет, находящийся в руке, то они сделать это не могли. И в подобном положении нет ничего удивительного, поскольку, как известно, основная речевая функция составляет прерогативу левого полушария. Далее, больному вкладывали в левую руку определенный предмет, который затем помещали в сумку вместе с другими. Просьбу найти известный ему предмет больной легко выполнял. Если тот же предмет, но изображенный на картинке, показывали в числе других разнообразных картинок, то больной безошибочно на него указывал. Следовательно, говорить о том, что правая половина мозга не имеет отношения к речи, нельзя. Правое полушарие лишено возможности реализовать действия, необходимые для продуцирования речи, но оно обеспечивает способность понимать устные указания и написанные слова.

Дальнейшие исследования позволили сделать заключение о том, что понимание речи в результате деятельности правого полушария ограничено преимущественно конкретными именами существительными, в меньшей сте-

пени — отглагольными существительными и еще в меньшей степени — глаголами. Имеются указания и на то, что это полушарие не обеспечивает использование в речи различных грамматических форм. Так, например, больные, у которых отключено левое полушарие, не могут образовывать множественное число существительных.

Исследования сенсорных функций разных полушарий расщепленного мозга человека подтвердили факт функциональной асимметрии мозга, обнаруженной ранее при его очаговых поражениях. Все эти данные, однако, относятся прежде всего к проблемам, связанным с изучением центральных механизмов речи и языка. Вопросы восприятия различных качеств звуков наиболее подробно исследовались в условиях временного выключения одного из полушарий головного мозга человека. Эти работы проводились и в нашей стране, благодаря разработке щадящей модификации электросудорожной терапии психозов — унилатеральных односторонних припадков, приводящих к резкому угнетению деятельности одного из полушарий, вплоть до ствола мозга. В деталях процедура и результаты исследований описаны Л. Я. Балоновым и В. Л. Деглиным.

В процессе исследований оказалось, что тональный слух идентичен для обоих полушарий: пороги обнаружения длительных тонов при измерении на правом и левом ухе одинаковы. Выключение левого полушария всегда ухудшает обнаружение и опознание артикуляционных звуков речи, а выключение правого — затрудняет опознание интонаций, транспортных и бытовых шумов, а также музыкальных мелодий. Кроме того, выключение правого полушария способствует улучшению восприятия звуков речи, приводит к увеличению общей речевой активности, но ухудшает выделение «сигнала» из «шума». Следовательно, правое полушарие оказывает определенное регулирующее влияние на речевые функции левого, «речевого» полушария. Этот факт является безусловным подтверждением взаимодействия полушарий головного мозга. Более того, он свидетельствует о том, что в нормальных условиях правое полушарие как бы «притормаживает» деятельность левого. Здесь оказывается естественным предположить, что связи, существующие между полушариями, не столько «объединяют» их, сколько «разъединяют» тормозным процессом различные области коры.

Перед нами возникли новые вопросы. Какой тип связей, какие нейрохимические процессы приводят к специализации деятельности полушарий головного мозга? Ведь известно, что оба полушария развиваются одновременно и в их строении пока что не обнаружено каких-либо особенностей, которые могли бы рассматриваться в качестве структурной основы столь выраженной специализации. К этому следует добавить, что полушария мозга обладают замечательными компенсаторными способностями: в случае нанесения одному из них травмы интактное полушарие принимает на себя основную роль в осуществлении деятельности мозга в целом. И именно эти способности позволили выявить важную закономерность. Оказалось, что возможности компенсации жестко коррелируют с возрастом. Компенсаторные способности наиболее выражены в раннем возрасте, причем считается, что с развитием речевых навыков замещение функции (компенсация) протекает чрезвычайно сложно и, как правило, не достигает совершенства. Так, если левое полушарие повреждается после того, как человек полностью овладел языком, правое уже не в состоянии компенсировать утраченные функции.

Все многообразие фактов дает нам, таким образом, основание предполагать, что различные назначения полушарий человека связаны с речевой функцией, ее становлением и развитием. Ибо именно речь — основа сложнейшего поведения — требует от мозга накопления большого объема информации, способности оперировать этой информацией, колоссальной емкости памяти и является одним из существенных компонентов мышления, основным средством передачи индивидуального и коллективного опыта.

Итак, звук, слух и мозг — это три неразрывно связанных между собой звена, три составляющие единой системы — системы слухового восприятия, важнейшей функцией которой является реализация «акустического поведения».

Мы знаем, что звуковой мир животных столь же разнообразен, сколь и сложен. Далеко не всегда удается установить значение определенных типов сигналов, влияющих на поведение животных, даже если оказывается возможным различать их на слух или же при помощи специальных акустических приборов. Те черты сходства, которые выявляются на основании сравнения физических характеристик звуков, не могут рассматриваться в качестве показателя их однозначности по принципу действия, по их биологическому значению. Общие акустические свойства ряда биоакустических сигналов свидетельствуют, скорее, о существовании сходных закономерностей обработки информации об этих свойствах в слуховой системе разных животных, нежели об их значении для восприятия. Очевидно, что у животных имеются разные шкалы акустических и смысловых значений биологически важных звуков. Расшифровка этих шкал, выделение из массы непонятных деталей истинного кода звуковых сигналов — интереснейшая и увлекательнейшая задача будущих исследований.

Мы знаем также, что подавляющее большинство животных слышит лишь небольшую долю тех акустических колебаний, которые содержатся в окружающей среде. Слуховая система настроена только на часть звуковых частот, причем оптимальное восприятие звуковых сигналов у разных животных ограничивается определенным частотным диапазоном. И для каждого вида животных существует свой собственный, уникальный звуковой мир, резко отличный от звукового мира животных других видов.

Этот мир включает в себя опыт миллионов предшествующих поколений в виде врожденных особенностей слуховой функции, он включает в себя и опыт, индивидуально приобретенный в процессе жизни. Дальнейшее выяснение закономерностей, особенностей и тончайших механизмов, характеризующих деятельность слуховой системы, составляет цель научного поиска многих исследовательских коллективов.

Мы знаем, наконец, и то, что только человек в результате постоянного развития и совершенствования присутствующих его высокоорганизованному мозгу способностей завоевал у природы возможность познания тех явлений окружающей среды, информация о которых лежит за пределами естественных функций его органов чувств.

Слуховое восприятие человека, как и животных, — это чуть приоткрытое окно в бесконечный мир звуков. Человек широко распахнул это окно. Он создал точнейшие технические приборы и установки, с их помощью измерил и описал обширный спектр звуков, которые не могут восприниматься его слуховой системой непосредственно. Систематические исследования позволили человеку проникнуть в тайны слухового восприятия, изучить многие аспекты вопроса о том, каким образом слуховая система животных и человека обнаруживает, анализирует и обеспечивает сложнейшую переработку огромного числа разнообразных звуков внешней среды. Новые знания направляются человеком на дальнейшее исследование фундаментальных проблем слухового восприятия, на решение важнейших вопросов клинической медицины: профилактики и лечения заболеваний слуховой системы, создания протезов органа слуха, а также на решение технических задач в связи с разработкой различных акустических систем и аппаратов.



- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л., Наука, 1974. 512 с.
- Альтман Я. А. Локализация звука. Л., Наука, 1972. 214 с.
- Арбиб М. Метафорический мозг. М., Мир, 1976. 295 с.
- Балонов Л. Я., Деглин В. Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. Л., Наука, 1976. 217 с.
- Бару А. В., Карасева Т. А. Мозг и слух. М., Медицина, 1971. 106 с.
- Белькович В. М., Дубровский Н. А. Сенсорные основы ориентации китообразных. Л., Наука, 1976. 203 с.
- Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Гоголицын Ю. Л. Мозговые коды психической деятельности. Л., Наука, 1977. 164 с.
- Биоакустика. М., Высшая школа, 1975. 255 с.
- Варганян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л., Наука, 1978. 150 с.
- Варганян И. А. Эволюция слуховой системы у позвоночных животных. — В кн.: Эволюционная физиология. Ч. 1. Руководство по физиологии. Л., Наука, 1979, с. 426—473.
- Винников Я. А., Титова Л. К. Кортиев орган. М.; Л., Наука, 1961. 260 с.
- Восприятие. М., Мир, 1974. 366 с.
- Гаврилов Л. Р., Цирульников Е. М. Фокусированный ультразвук в физиологии и медицине. Л., Наука, 1980. 192 с.
- Гельмгольц Г. Учение о слуховых ощущениях как физиологическая основа для теории музыки. СПб., 1875. 736 с.
- Гриффин Д. Эхо в жизни людей и животных. М., Физматгиз, 1961. 365 с.
- Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., Наука, 1976. 256 с.
- Клацки Р. Память человека — структуры и процессы. М., Мир, 1978. 319 с.
- Кок У. Видимый звук. М., Мир, 1974. 120 с.
- Красильников В. А. Звуковые волны в воздухе, воде и твердых телах. М., Гос. изд-во научно-техн. лит., 1954. 439 с.
- Куффлер С., Николс Дж. От нейрона к мозгу. М., Мир, 1979. 439 с.
- Линдсей П., Норман Д. Переработка информации у человека. М., Мир, 1974. 550 с.
- Морская биоакустика. Л., Судостроение, 1969. 421 с.
- Нейрофизиологические механизмы внимания. М., Изд-во МГУ, 1979. 300 с.

- Павлов И. П. Павловские среды. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1949а, т. 3. 515 с.
- Павлов И. П. Полн. собр. соч. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1949б, т. 3. 603 с.
- Пенфильд В., Робертс Л. Речь и мозговые механизмы. Л., Медицина, 1964. 260 с.
- Прибрам К. Языки мозга. М., Прогресс, 1975. 464 с.
- Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М., Наука, 1965. 231 с.
- Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы. Киев, Наукова думка, 1977. 213 с.
- Сеченов И. М. Избр. произв. М., Изд-во АН СССР, 1952, т. 1, 771 с.; т. 2, 942 с.
- Тинберген Н. Поведение животных. М., Мир, 1969. 191 с.
- Тэйлор Р. Шум. М., Мир, 1978. 306 с.
- Физиология высшей нервной деятельности. Ч. 1. Руководство по физиологии. М., Наука, 1970. 631 с.
- Физиология речи. Восприятие речи человеком. Руководство по физиологии. Л., Наука, 1976. 386 с.
- Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Руководство по физиологии. Л., Наука, 1972. 702 с.
- Физиология сенсорных систем. Л., Медицина, 1976. 398 с.
- Хайнд Р. Поведение животных. М., Мир, 1975. 855 с.
- Хорбенко И. Г. Звук, ультразвук, инфразвук. М., Знание, 1978. 158 с.
- Эшби У. Р. Конструкция мозга. М., Мир, 1964. 409 с.
- Perception. Handbook of sensory physiology. V. 8, ch. 19. Berlin; Heidelberg; New York, 1978. 922 p.
- Principles of receptor physiology. Handbook of sensory physiology. V. 1, ch. 19. Berlin; Heidelberg; New York, 1971. 600 p.
- Recognition of complex acoustic signals. Berlin, 1977. 403 p.

- Агнозия** — нарушение процесса узнавания при сохранении или незначительном снижении элементарной чувствительности и сохранении сознания. Является следствием поражения главным образом теменной и затылочно-теменной областей коры левого полушария (у правшей).
- Аграфия** — нарушение способности писать.
- Акалькулия** — нарушение способности считать, производить арифметические действия.
- Акустическое поведение** — деятельность животных, обусловленная звуковыми сигналами или сопровождающая звукоизлучение.
- Алексия** — нарушение понимания прочитанного.
- Амплитуда** — максимальное значение колебательной величины.
- Аномия** — нарушение способности к словесному описанию предметов, при сохранении понимания их функционального назначения.
- Афазия** — нарушение речи, вызванное повреждением определенных зон коры головного мозга человека.
- Моторная афазия** — невозможность произнесения слов при сохранении понимания и способности их написания. Сенсорная афазия — нарушения восприятия речи, в первую очередь ее смыслового содержания, при сохранении способности воспринимать отдельные звуки.
- Афемия** — потеря речи при сохранении возможности чтения, письма и понимания речи.
- Аудиограмма** — график, отражающий зависимость слухового восприятия частоты звука от его интенсивности.
- Биения** — периодические усиления и ослабления амплитуды звука, вызываемые суперпозицией двух тонов разной частоты. Частота биений равна разности частот тонов.
- Бинауральный** — использующий способность слушать двумя ушами (приемниками) для определения направления и расстояния источника звука.
- Биоакустика** — область биологии, изучающая звуковые сигналы, издаваемые животными при различных формах поведения, звуковое общение животных и акустическую ориентацию.
- Болевой порог** — минимальный уровень звукового давления при данной частоте звука, воспринимаемый человеком (испытываемым) как боль в ухе.
- Волна** — упругое возмущение, распространяющееся в среде.
- Волновое сопротивление** — ( $\rho c$ ) — величина, характеризующая среду, передающую звук, и равная отношению звукового

давления к эффективной скорости частиц. Оно равно произведению плотности ( $\rho$ ) на скорость звука в среде ( $C$ ).

**Воспринимаемый уровень звука** (в дБ) — уровень звукового давления случайного шума в полосе от одной трети до одной октавы в области частоты 1000 Гц, соответствующий по оценке нормально слышащих людей громкости рассматриваемого шума.

**Высота звука** — характеристика слухового восприятия, позволяющая распределить звуки по шкале частот от низких до высоких звуков. Зависит от частоты, величины звукового давления и формы волны.

**Гармоника** — синусоидальная компонента (чистый тон) сложной периодической волны, частота которой составляет целое, кратное основной частоте волны. Вторая гармоника («обертон») имеет частоту, вдвое большую, чем основная частота.

**Геликотрема** — отверстие между мембраной и костными стенками улитки, расположенное на ее вершине.

**Герц (Гц)** — единица измерения частоты, которая для периодического процесса соответствует одному колебанию в секунду.

**Громкость** — характеристика слухового восприятия человеком интенсивности звука. Она зависит от уровня звукового давления (в дБ) и частоты (в Гц). В большей части диапазона слышимости утроение звукового давления, составляющее величину около 10 дБ, приводит к удвоению громкости.

**Децибел (дБ)** — число, соответствующее логарифмическому отношению двух величин. В децибелах выражается уровень звукового давления, причем минимальный (пулевой) уровень звукового давления соответствует значению  $2 \cdot 10^{-5}$  Па.

**Дифракция** — отклонение от законов отражения или преломления, т. е. от геометрических законов распространения волн.

**Длина волны ( $\lambda$ )** — расстояние между «пиками» синусоидальной волны, или расстояние между двумя фронтами, различающимися по фазе на один целый период. Длина волны равна отношению скорости звука к частоте.

**Звук** — волновое движение в упругой среде, в диапазоне частот, воспринимаемых ухом человека.

**Звуковая частота** — частота, находящаяся в слышимом человеком диапазоне частот между 16 и 20 000 Гц.

**Интенсивность** — поток энергии через площадку, передаваемый колебательными смещениями среды. Измеряется в Вт/м<sup>2</sup>, может выражаться в дБ относительно некоторого уровня.

**Иифразвук** — волновое движение в упругой среде, имеющее частоту, меньшую, чем звуковая, т. е. меньше 16 Гц.

**Костная проводимость** — способ, которым звук может достигать внутреннего уха, минуя воздух в наружном слуховом проходе и полости среднего уха.

**Лабиринт** — система внутреннего уха, включающая слуховую и вестибулярную части. Состоит из улитки, полукружных каналов, утрикулуса (овальный мешочек) и саккулуса (круглый мешочек).

**Маскировка** — повышение порога слышимости данного звука под воздействием другого звука.

**Мел** — единица высоты тона.

**Непрерывный спектр** — частотный состав звука, характеризующийся непрерывным распределением частотных компонент в широком диапазоне.

**Октава** — интервал между двумя звуками, частоты которых различаются вдвое.

**Основная частота** — частота повторения периодического колебания, которая определяется как низшая частота сложной периодической волны. Называется также гармоникой.

**Плоская волна** — волна, в которой волновые фронты представляют собой плоскости, параллельные друг другу.

**Поле** — область, пространство, где происходят изучаемые акустические явления.

**Полоса** — участок частотного спектра.

**Полукружные каналы** — часть внутреннего уха, выполняющая вестибулярную функцию.

**Порог слышимости** — минимальный уровень звукового давления, воспринимаемый ухом человека (или животного) на данной частоте.

**Потеря слуха** (в дБ) — повышение порога слышимости в данном ухе на данной частоте относительно нормального порога.

**Резонанс** — максимальная частота вынужденных колебаний акустической системы. При увеличении или уменьшении частоты вынуждающей силы амплитуда колебаний системы падает, она выходит из резонанса.

**Синусоидальная волна** — волна, изменяющаяся во времени и пространстве пропорционально синусу угла. Это самый простой вид волны, называемый чистым тоном.

**Случайный шум** — шум сплошного спектра.

**Собственная частота** — частота, характерная для свободного колебания системы после прекращения возбуждения.

**Сон** — единица громкости.

**Спектр** — совокупность частот, образующих звук.

**Среда** — вещество, по которому передается колебательный процесс.

**Стридуляционный (фрикционный) механизм звукоизлучения** — образование звуков посредством трения подвижно сочлененных участков скелета или наружных покровов животного.

**Суперпозиция** — арифметическая комбинация полей двух или более волн.

**Тон** — звук определенной частоты.

**Улитка** — костная структура внутреннего уха, закрученная в виде спирали. Внутри улитки расположена главная воспринимающая структура внутреннего уха — орган Корти.

**Ультразвук** — волновое движение в упругой среде, имеющее частоту, большую, чем верхний предел слышимых человеком частот (более 20 000 Гц).

**Частота** — число повторяющихся циклов движения, которое колебательная система совершает в течение 1 с.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b>	3
<b>Глава I. Звук</b>	10
Возникновение и распространение	11
Физические параметры	16
Психофизические характеристики	25
<b>Глава II. Звуковая среда</b>	30
Акустические сигналы человека	30
Голосовой аппарат	31
Звуки речи	31
Музыкальные звуки	34
Звуки, которые человек не замечает	38
Ультразвук	39
Инфразвук	43
Шум	44
Акустические сигналы животных	46
Насекомые	47
Морские беспозвоночные и рыбы	49
Амфибии	54
Рептилии	55
Птицы	56
Млекопитающие	58
<b>Глава III. Слух</b>	67
Слуховая система человека	67
Строение	68
Немного истории	74
Теории слуха	77
Основные показатели функций	79
Нарушения слуха	82
Слухопротезирование: настоящее и будущее	85
Сравнительная характеристика слуха животных	90
Наземные беспозвоночные — насекомые	91
Есть ли слух у водных животных	92
Водные беспозвоночные	94
Водные позвоночные — рыбы	95
Амфибии	105
Рептилии	108
Птицы	111
Млекопитающие	114
Эволюционные изменения слуховой системы	118

<b>Глава IV. Мозг</b>	<b>122</b>
От уха — к мозгу	124
Слуховые центры позвоночных животных	128
От временной размерности — к пространственной	132
Переработка информации в слуховой системе	135
Детекторы признаков	138
Слуховая память	139
Контроль слуховой информации	143
Пространственный слух	148
Мозг как система управления речью человека и звукоизлучением животных	153
Один мозг или два — поиски ответа на вопрос	161
<b>Заключение</b>	<b>167</b>
<b>Литература</b>	<b>169</b>
<b>Основные термины</b>	<b>171</b>

**Инна Арамаисовна Вартамян**

**ЗВУК—СЛУХ—МОЗГ**

**(Серия «От молекул до организма»)**

*Утверждено к печати Редакционной коллегией  
серии научно-популярных изданий  
Академии наук СССР*

Редактор издательства С. И. Налбандян  
Художник Г. В. Смирнов  
Технический редактор Н. А. Кругликова  
Корректор С. И. Семиглазова

ИБ № 20231

Сдано в набор 03.06.81. Подписано к печати 01.09.81.  
М-19044. Формат 84×108/32. Бумага № 1, Гарни-  
тура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 5<sup>1</sup>/<sub>2</sub>=9.24  
усл. печ. л. Уч.-изд. л. 9.5. Тираж 30 000. Изд. № 7903.  
Тип. зак. 426, Цена 70 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1

---

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