

FOUNDATION OF THE MODERN
PHYSIOLOGY

AUDITORY SYSTEM



LENINGRAD
«NAUKA» PUBLISHING HOUSE
LENINGRAD BRANCH
1990

ОСНОВЫ СОВРЕМЕННОЙ
ФИЗИОЛОГИИ

Серия издается

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

Слуховая система/Ред. Я. А. Альтман. — Л.: Наука, 1990. — 620 с. — (Основы современной физиологии).

Настоящее издание посвящено широкому кругу вопросов восприятия звуковых сигналов человеком и животными, а также нейрофизиологическим механизмам, обеспечивающим это восприятие. Приведены данные о психоакустике (восприятие и различение человеком интенсивности, частоты звуковых сигналов, особенности их маскировки, временные аспекты восприятия, адаптация). Обобщены материалы, связанные с нарушениями слуховой функции при повреждении различных отделов слуховой системы. Подробно рассмотрены биофизика и физиология периферического отдела слуховой системы и нейрофизиологические данные об активности путей и центров слуховой системы при действии различных классов звуковых сигналов. Отмечена роль эфферентной регуляции слуховой системы. Отдельный раздел посвящен пространственной слуховой ориентации, включая эхолокацию. Систематически изложены клинко-физиологические аспекты изучения слуховой системы и биоакустики. Библиогр. 1886 назв. Ил. 231. Табл. 14.

А в т о р ы:

Я. А. Альтман, Н. Г. Бибииков, И. А. Вартанян, Н. А. Дубровский,
С. М. Ищенко, А. И. Константинов, А. И. Макаров, Е. В. Мовчан,
Е. А. Радионова, В. Н. Телепнев, С. А. Хачунц, Г. Н. Шмигидина,
В. С. Шупляков

Р е д а к ц и о н н а я к о л л е г и я с е р и и

«Основы современной физиологии»:

П. Г. Костюк (*отв. редактор*), Н. П. Бехтерева (*зам. отв. редактора*),
Т. М. Турнаев (*зам. отв. редактора*), К. А. Ланге (*отв. секретарь*),
В. М. Хрущева (*отв. секретарь*), А. С. Батуев, А. Л. Бызов, О. Г. Газенко,
В. А. Говырин, В. И. Медведев, Ю. В. Наточин, В. Л. Сви́дeрский,
П. В. Симонов, Б. И. Ткаченко, А. М. Уголев

Р е д а к ц и о н н а я к о л л е г и я т о м а:

Я. А. Альтман (*отв. редактор*), И. А. Вартанян (*зам. отв. редактора*),
Н. Н. Саноцкая (*отв. секретарь*), Г. В. Гершуни, Н. А. Дубровский,
Е. А. Радионова

Р е ц е н з е н т ы:

И. В. Орлов, А. В. Попов

Р е д а к т о р и з д а т е л ь с т в а

С. И. Налбандян

С 1910000000-586
055(02)-90 640-89

ISBN 5-02-025643-9

© Коллектив авторов, 1990

Глава 1

ПСИХОАКУСТИКА

1.1. ФИЗИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ И СПОСОБОВ ИХ ИЗМЕРЕНИЯ

Психоакустика — научное направление, задачей которого является изучение структуры и функции слухового пути с помощью анализа взаимосвязи акустических стимулов, возбуждающих слуховую систему, и психологических (моторных) реакций слушателя на эти стимулы. Таким образом, представляется логичным предварительно кратко рассмотреть специфику акустических стимулов, способы их излучения и измерения (Исакович, 1973; Римский-Корсаков, 1963; Скучик, 1976).

1.1.1. ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ АКУСТИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН

Применяют абсолютные и относительные единицы измерения акустических величин. Абсолютные — это паскали для звукового давления (сокращенно Па), метры в секунду для колебательной скорости и скорости распространения звука (сокращенно м/с), метры для смещения и т. д.

С помощью относительных единиц характеризуют, насколько значение данной акустической величины превышает некоторое другое, принятое в качестве стандарта. В качестве относительных единиц применяют бел и децибел (дБ),

$$\begin{aligned} N_{\text{бел}} &= \lg W_1/W_0, \\ N_{\text{дБ}} &= 10 \lg W_1/W_0, \end{aligned}$$

где W_1 и W_0 — сравниваемые мощности звука. Так как мощность звука пропорциональна квадрату звукового давления, то

$$N_{\text{дБ}} = 10 \lg p_1^2/p_0^2 = 20 \lg p_1/p_0,$$

где p_1 и p_0 — сравниваемые звуковые давления.

В качестве стандартного звукового давления применяют значение $p_0 = 2 \cdot 10^{-5}$ Па, соответствующее стандартному абсолютному порогу слышимости человека при частоте 1000 Гц.

Интенсивность или звуковое давление, выраженные в децибеллах относительно $2 \cdot 10^{-5}$ Па, называют уровнем звукового давления

(УЗД). Значения УЗД для различных звуков приведены ниже. В скобках указаны соответствующие этим значениям УЗД колебательные скорости (м/с).

Шум запуска космического корабля на расстоянии 1 м	200 ÷ 240
Порог болевой чувствительности человека	140 ÷ 160 (5 · 10 ⁻¹ ÷ 5.0)
Сильный удар грома, фортис-симо оркестра	120 (5 · 10 ⁻²)
Крик человека	100 (5 · 10 ⁻³)
Шум в поезде метро	90 (15 · 10 ⁻⁴)
Разговор нормальной громкости	40—80 (5 · 10 ⁻⁶ ÷ 5 · 10 ⁻⁴)
Тихий шепот, шум листвы в тихую погоду	20 (5.7 · 10 ⁻⁷)
Абсолютный порог слышимости при 1000 Гц	0 (5 · 10 ⁻⁸)

Как видно, разница между абсолютным порогом слышимости и болевым порогом (динамический диапазон слуха) достигает 140 ÷ ÷ 160 дБ. Колебательная скорость на пороге слышимости составляет всего 5 стомиллионных долей метра в секунду; на болевом пороге колебательная скорость частиц — все еще малая доля скорости звука в воздухе. Столь же малы и смещения частиц среды из положения равновесия. Так, при абсолютном пороге слышимости на частоте 1000 Гц амплитуда этих смещений составит

$$\xi_0 = \frac{v_0}{2\pi f} = \frac{5 \cdot 10^{-8} \text{ м/с}}{6.28 \cdot 1000 \text{ 1/с}} = 8 \cdot 10^{-11} \text{ м},$$

т. е. всего 80 миллионных долей микрометра.

1.1.2. ИЗЛУЧАТЕЛИ И ПРИЕМНИКИ ЗВУКА

Простейший излучатель звука — точечный (малый по сравнению с длиной волны λ) монополь. Звуковое давление, создаваемое таким излучателем, можно представить как

$$p\left(t - \frac{r}{c}\right) = \frac{\rho_0}{4\pi r} \frac{\partial V\left(t - \frac{r}{c}\right)}{\partial t}.$$

Как видно, оно целиком определяется изменением во времени объемной скорости этого монополя $V = \frac{\partial \Omega}{\partial t}$, равной скорости изменения объема монополя:

$$p = - \frac{\rho_0 \omega V_0}{4\pi r} \sin(\omega t - kr),$$

где V_0 — амплитуда объемной скорости, а мгновенный поток мощности этого монополя в волновой зоне ($r \gg \lambda$)

$$W = p v = \frac{\rho_0 c k^2 V_0^2}{(4\pi)^2 r^2} \sin^2 (\omega t - kr).$$

Среднее за период значение W , или интенсивность звука I , имеет вид

$$I = \frac{\rho_0 c k^2 V_0^2}{32\pi^2 r^2},$$

т. е. интенсивность пропорциональна квадрату частоты и квадрату амплитуды объемной скорости. Полную среднюю мощность монополя, т. е. среднюю мощность, излучаемую по всем направлениям, можно записать как

$$4\pi r^2 I = \frac{\rho_0 c k^2 V_0^2}{8\pi}.$$

Как видно, она уже от расстояния r не зависит. На низких частотах эффективность монополя как излучателя очень мала, но она быстро нарастает с увеличением частоты. Звуковая волна, создаваемая монополем, одинакова во всех направлениях. Если взять два близко расположенных монополя с одинаковыми объемными скоростями V , то при условиях $r \gg kL^2$ и $r \gg L$, где L — расстояние между монополями, $k = \omega/c = 2\pi/\lambda$ — волновое число, поле пары монополей можно представить в виде

$$p = A_0 \frac{\cos(kr - \omega t)}{r} \Theta(\vartheta, \varphi),$$

где $\Theta(\vartheta, \varphi)$ — характеристика направленности излучателя; ϑ и φ — пространственные углы (азимут и угол места). Представим характеристику направленности (ХН) для пары монополей на расстоянии L :

$$\Theta(\vartheta, \varphi) = \cos\left(\frac{kL}{2} \cos \vartheta\right) = \cos\left(\pi \frac{L}{\lambda} \cos \vartheta\right),$$

она имеет вид тела вращения (от φ не зависит). Максимумы излучения соответствуют углам $\cos \vartheta = n\lambda/L$ ($n=1, 2, \dots$). При углах ϑ , удовлетворяющих условию $\cos \vartheta = (n+1/2)\lambda/L$, наблюдаются нули ХН. Форма ХН существенно зависит от отношения λ/L : при больших λ/L у ХН имеется всего один лепесток; при малых λ/L — ХН многолепестковая. Если расстояние между монополями $L \ll \lambda$ и $V_1 = -V_2 = V$, то $\Theta(\vartheta, \varphi) = \cos \vartheta$ (восьмерка) — рис. 1. Такой излучатель называют диполем. Излучаемое им поле определяется произведением объемной скорости и величины L , т. е. моментом диполя $M = VL$. Физически диполь можно осуществить в виде сферы радиуса $a \ll \lambda$, осциллирующей со скоростью u вдоль оси x , причем смещения сферы от положения равновесия должны быть малы по сравнению с радиусом a . При этом момент M такой осциллирующей сферы приблизительно равен $2\pi a^3 u$. Следовательно, звуковое давление, создаваемое малой осциллирующей сферой, можно выразить следующим образом:

$$p = - \frac{\pi \rho_0 f^2 M}{rc} \cos(kr - \omega t) \cos \vartheta.$$

Если излучатель представляет собой набор из n синфазно колеблющихся монополей, расположенных вдоль прямой на расстоянии d один от другого с одинаковыми объемными скоростями V , то ХН такого излучателя имеет вид

$$|\Theta(\vartheta)| = \left| \frac{\sin n\Delta}{n\Delta} \right|,$$

где

$$\Delta = \frac{kd \sin \vartheta}{2} = \frac{\pi d}{\lambda} \sin \vartheta.$$

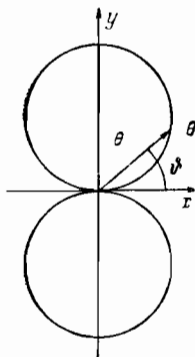


Рис. 1. Сечение плоскостью x, y характеристики направленности дипольного излучателя.

Ось диполя направлена вдоль оси y .

Главные максимумы ХН такого излучателя будут определяться условием $n\Delta = \pi l$, где $l = 0, 1, 2, \dots$. Напротив, нули ХН будут при $n\Delta = (2l+1)\pi/2$. Если излучателем является круглый поршень радиусом a , колеблющийся в отверстии того же радиуса a в экране, то его ХН имеет вид

$$\Theta(\vartheta) = 2 \frac{I_1(ka \sin \vartheta)}{ka \sin \vartheta},$$

где I_1 — функция Бесселя первого порядка.

ХН поршня при различных значениях $2a/\lambda$ приведены на рис. 2. Видно, что ХН становится все более острой по мере увеличения отношения диаметра поршня к длине волны.

Излучение звука громкоговорителем, помещенным в экран, весьма сходно с излучением поршня, расположенного в экране. Пока диаметр громкоговорителя меньше $\lambda/4$, он действует как монополь, т. е. как ненаправленный сферический источник. Как только

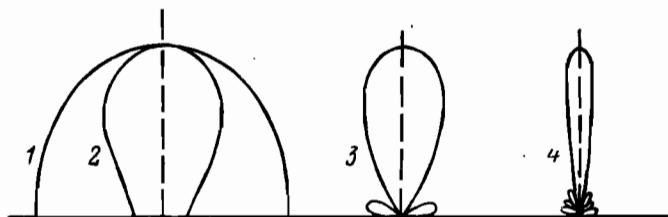


Рис. 2. Характеристики направленности поршня (по: Скучик, 1976).

Цифрами отмечены характеристики при различных значениях отношения диаметра поршня к длине волны $2a/\lambda$: 1 — 0.2, 2 — 0.45, 3 — 1.5 и 4 — 5.0.

диаметр громкоговорителя превысит длину волны звука $2a > \lambda$, то вблизи громкоговорителя становятся заметными эффекты интерференции. При диаметре поршня $2a = 20$ см это происходит при частоте $f > 1650$ Гц. При дальнейшем увеличении частоты интерференционная картина уходит все дальше от громкоговорителя, вдоль его оси, а излучение все более концентрируется вдоль оси. Если частота увеличивается еще больше, то область интерференции расширяется и в направлении, перпендикулярном оси громкоговорителя, и в ХН

появляются боковые лепестки. Наконец, при высоких частотах характер излучения приближается к лучевому. Громкоговоритель излучает звук только в направлении, перпендикулярном плоскости диафрагмы.

Колебания диафрагмы громкоговорителя вызываются электромагнитными силами, возникающими при протекании переменного электрического тока через катушку, прикрепленную к диафрагме и находящуюся в поле постоянного магнита громкоговорителя. Громкоговоритель является обратимой системой: при падении звуковой волны на диафрагму громкоговорителя в катушке будет возникать электрический ток. Таким образом, громкоговоритель можно использовать как приемник звука. В качестве специализированных приборов для приема звука применяются микрофоны в воздухе или гидрофоны в воде. Они различаются по своей чувствительности и по частотным характеристикам. Чувствительностью приемника называют значение напряжения на его выходных контактах, возникающего при падении на приемник волны с единичным звуковым давлением; чувствительность измеряют в паскалях на вольт (Па/В). Приемник звука часто желательно делать таким, чтобы его чувствительность не зависела от направления прихода измеряемой волны. Для этого его размер a должен быть много меньше длины волны: $a \ll \lambda$. Однако иногда оказывается полезным направленный приемник, позволяющий уменьшить влияние помех. В таком случае берут пару приемников, расположенных друг от друга на расстоянии $d \ll \lambda$, и включают их в противоположной полярности. Такой приемник подобно дипольному излучателю будет иметь характеристику направленности в виде $\cos \vartheta$.

1.1.3. ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ

Если в некоторую точку поля x_0 поставить приемник звука, то звуковая волна $f(t \pm x/c)$ будет функцией только времени $f(t \pm x_0/c)$. Эту функцию или пропорциональную ей величину называют звуковым сигналом. В психоакустике при проведении исследований применяют различные звуковые сигналы, которые могут отличаться по частотным, временным, корреляционным и другим характеристикам. Простейшим типом сигнала служит чистый тон

$$p(t) = A \cos(2\pi f_T t - \varphi), \quad -\infty \leq t < \infty,$$

где A — амплитуда тона, f_T — его частота, а φ — начальная фаза. Однако чистый тон, существующий бесконечно долго во времени, является лишь полезной физической идеализацией. Реальный тон имеет всегда конечную длительность, так что

$$p(t) = \begin{cases} A \cos(2\pi f_T t - \varphi), & t_0 \leq t \leq t_0 + T, \\ 0, & \text{для остальных } t. \end{cases}$$

Здесь t_0 — момент включения тона. Если спектр бесконечно длящегося тона бесконечно узкий, то ширина спектра Δf тона конечной длительности равна $\Delta f \sim 1/T$, а сам спектр $G(f)$ для случая, когда

тон включается в момент $t_0=0$ и при значении $\varphi=\pi/2$, принимает вид:

$$|G(f)| = \frac{\sqrt{2}}{2\pi} \frac{A \cdot f_T}{f_T^2 - f^2} [1 - \cos(2\pi f T) \cos l\pi]^{1/2},$$

где l — число полупериодов несущей $1/2f_T$ на длительности сигнала T , т. е. $l=2Tf_T$, $f_T=1/T_T$ (T_T — период несущей). При включении тона при других значениях φ его спектр резко расширяется.

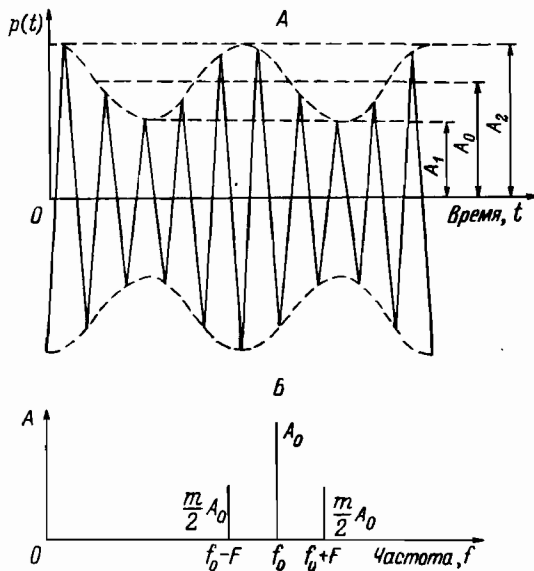


Рис. 3. Осциллограмма амплитудно-модулированного сигнала (А) и его спектр (Б).

На А: A_0 — амплитуда немодулированного сигнала, A_1 — минимальная амплитуда АМ-сигнала, A_2 — максимальная амплитуда АМ-сигнала; прерывистая линия — огибающая АМ-сигнала. На В: m — глубина модуляции ($m=(A_2-A_1)/(A_1+A_2)$), f_0 — частота несущей, F (в тексте g) — частота модуляции.

Амплитуда A , частота f_T и фаза φ тона могут быть как постоянными, так и изменяющимися во времени. В последнем случае сигнал называют амплитудно- (АМ), частотно- (ЧМ) или фазомодулированным (ФМ). Если модуляция амплитуды A происходит по синусоиде с частотой модуляции $g \ll f_T$, то АМ-сигнал будет иметь вид

$$p(t) = A_0 (1 + m \cos 2\pi g t) \cos 2\pi f_T t.$$

Символ m — глубина амплитудной модуляции ($0 \leq m \leq 1$). АМ-сигнал может быть представлен в виде 3 слагаемых:

$$p(t) = A_0 \cos 2\pi f_T t + \frac{A_0 m}{2} \cos 2\pi (f_T - g) t + \frac{A_0 m}{2} \cos 2\pi (f_T + g) t,$$

откуда видно, что он имеет три частотные составляющие: f_T и $f_T \pm g$, причем амплитуда 1-й равна A_0 , а двух других $A_0 m/2$ (рис. 3).

АМ-сигнал периодичен, т. е. $p(t)=p(t+T)$, если частота модуляции g кратна частоте несущей f_T , т. е. $gn=f_T$, где n — некоторое натуральное число $n \geq 1$. В таком случае все три частотные составляющие являются гармониками частоты модуляции. Когда $gn \neq f_T$, АМ-сигнал не является периодическим.

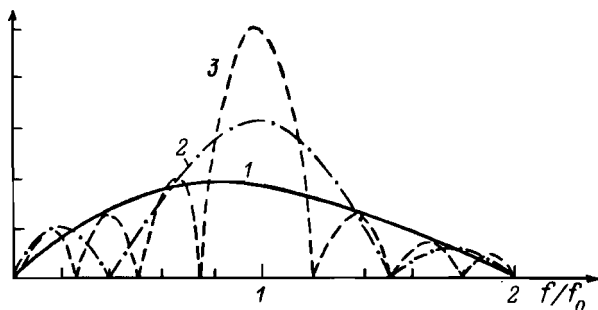


Рис. 4. Спектр колебания длительностью n периодов ($n=1, n=2, n=3$), включенного при прохождении нуля (по: Скучик, 1976).

По оси абсцисс — отношение частоты f к частоте колебания f_0 (в тексте f_T).

При синусоидальной частотной модуляции частота f_T меняется по закону

$$f_T = f_0 (1 + h \cos 2\pi g t),$$

тогда

$$p(t) = A \cos [2\pi f_0 t (1 + h \cos 2\pi g t)],$$

где величина $h = \Delta f / 2f_0$ — максимальное значение относительной девиации (отклонения) частоты от f_0 , а Δf — максимальное изменение частоты. ЧМ-сигнал можно представить в виде

$$p(t) = \sum_{v=-\infty}^{+\infty} I_v \left(\frac{\pi \Delta f}{g} \right) \cos [2\pi t (f_0 + v g)],$$

где I_v — функция Бесселя порядка v .

Из последней формулы видно, что ЧМ-сигнал содержит много составляющих с частотами $f_0 + v g$, где v — целое (положительное или отрицательное) число. Амплитуды $I_v \left(\frac{\pi \Delta f}{g} \right)$ заметно отличаются от нуля при $v \ll 2\pi \Delta f / g$, отсюда вычисляем полосу частот $f_{\text{ЧМ}}$, где сосредоточены основные составляющие ЧМ-сигнала:

$$f_{\text{ЧМ}} = 2vg = \frac{4\pi \Delta f g}{g} \approx 4\pi \Delta f.$$

Широкое применение в психоакустике находят не только тональные отрезки, спектр которых дан на рис. 4, но и одиночные или периодически повторяющиеся видеопульсы (щелчки). Последние интересны тем, что их частотные спектры состоят из набора гармоник,

т. е. частотных составляющих $f_n = nf_0$, где f_0 — основная частота, а n — натуральное число. Непрерывный спектр одиночного положительного импульса длительностью τ и амплитудой A имеет вид (рис. 5)

$$|G(f)| = 2\tau A_0 \frac{\sin \pi f \tau}{\pi f \tau}.$$

Если имеется последовательность таких импульсов, то спектр становится дискретным; отдельные гармонические составляющие отстоят друг от друга на $1/\Delta t$, где Δt — интервал между последовательными импульсами, а их спектральные амплитуды зависят от частоты так же, как и $|G(f)|$.

Основная энергия спектра сосредоточена в области частот от нуля до $f_m = 1/\tau$. При уменьшении длительности импульса его спектр расширяется так, что $f_m \tau = 1$.

1.1.4. АНАЛИЗ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Под анализом звукового сигнала понимают его разложение на простые составляющие. Сначала анализ звука связывали с разложением на частотные составляющие. При таком анализе звуковой сигнал $p(t)$ представляют суммой чистых тонов:

$$p(t) = \sum_{i=0}^N p_{0i} \cos(2\pi f_i t - \varphi_i),$$

где p_{0i} — амплитуда, f_i — частота и φ_i — начальная фаза составляющих тонов. Набор чисел p_{0i} , f_i образует амплитудно-частотный спектр, а f_i , φ_i — фазочастотный спектр. Если звуковой сигнал $p(t)$ периодичен (большинство музыкальных звуков, гласные звуки речи), то его представляют в виде ряда Фурье (рис. 5, Б), в котором частоты f_i образуют гармонический ряд f_0 , $2f_0$, $3f_0$ и т. д., f_0 — начальная частота ряда, $T = 1/f_0$ — период звуковой волны. Если же звуковой сигнал $p(t)$ непериодичен, например однократный щелчок (рис. 5, А), то такой сигнал можно рассматривать как периодический с бесконечно большим периодом T . Так как частотные интервалы между гармониками $f_0 = 1/T$ становятся бесконечно малыми, а число гармоник бесконечно большим, такой сигнал представляют в виде интеграла Фурье:

$$p(t) = \int_0^{\infty} C(f) \cos[2\pi f t - \varphi(f)] df,$$

где $C(f) = 2|G(f)|$ — амплитудно-частотный, а $\varphi(f)$ — фазочастотные спектры.

Частотный анализ звука в прошлом производили при помощи акустических резонаторов, например резонатора Гельмгольца (сосуда в виде колбы с узким горлом, заполненного воздухом). Имея набор таких резонаторов с различными резонансными частотами,

проводили частотный анализ звука. Для этого наблюдали, какие из резонаторов «откликаются» на звук и с какой громкостью. В настоящее время анализ звука выполняют после преобразования звукового сигнала в электрическое напряжение при помощи микрофона (в воздухе) или гидрофона (в воде). Применяют либо параллельный, либо последовательный анализ звука. В первом случае электрический сигнал пропускают через набор полосных фильтров с шириной Δf_i , где i — номер фильтра. Наиболее употребительны анализаторы с постоянной относительной шириной полосы $\Delta f_i/f_i$, равной 1, 1/3 или 1/6 (октавные, третьоктавные и 1/6-октавные фильтры), где f_i — средняя частота фильтра. Частотный спектр звука характеризуется

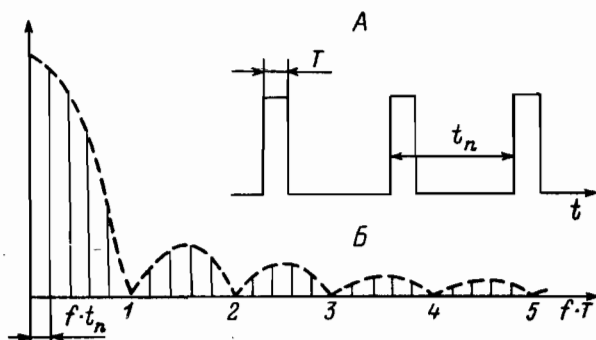


Рис. 5. Осциллограммы (А) и спектры (Б) одиночных импульсов и последовательности импульсов.

T — длительность одиночного импульса, t_n — период повторения импульсов. Прерывистая линия — спектр одиночного импульса, вертикальные отрезки — спектральные составляющие последовательности импульсов, интервал между отрезками на шкале $f \cdot T$ равен $f \cdot t_n$.

накопленными за время T среднеквадратичными значениями электрического напряжения $\tilde{u}_i$ на выходе каждого фильтра: $\tilde{u}_i =$

$$= \sqrt{\frac{1}{T} \int_0^T u_i^2(t) dt}, \text{ где } \tilde{u}_i \text{ — напряжение на выходе } i\text{-го фильтра.}$$

Когда требуется высокая разрешающая способность анализа, применяют метод гетеродинирования. С помощью специального генератора (гетеродина) и нелинейного элемента получают электрическое напряжение с разностной $f_c - f_r$ (или суммарной $f_c + f_r$) частотой, где f_r — частота гетеродина, f_c — частота сигнала. Единственный полосный фильтр шириной Δf_n с крутыми склонами настроен при этом на некоторую фиксированную частоту f_n . Меняя f_r , добиваются, чтобы все частотные составляющие сигнала последовательно образовывали с f_c разностную частоту $f_n = f_c - f_r$. Зависимость напряжения на выходе фильтра от частоты дает амплитудно-частотный спектр звука.

Частотные спектры многих практически важных звуков (речь, звуки голосов животных, шумы машин и механизмов при изменении режима их работы) изменяются во времени. Чтобы проследить эти изменения, применяют частотно-временной, или сонографический,

анализ, при котором частотные спектры, полученные за последовательные интервалы времени, отображаются на специальной электрочувствительной бумаге в координатах «частота—время». Степень почернения бумаги характеризует значение спектральной составляющей $S(f)$ на данном интервале времени.

1.2. ГРОМКОСТЬ

1.2.1. ГРОМКОСТЬ ШИРОКОПОЛОСНЫХ СИГНАЛОВ

Под громкостью понимают субъективное восприятие интенсивности звука. Здесь мы будем говорить о громкости сигналов произвольного, но не меняющегося во времени спектра, т. е. сигналов достаточно большой длительности, превышающей длительность переходных процессов в слуховой системе, и не имеющих модуля-

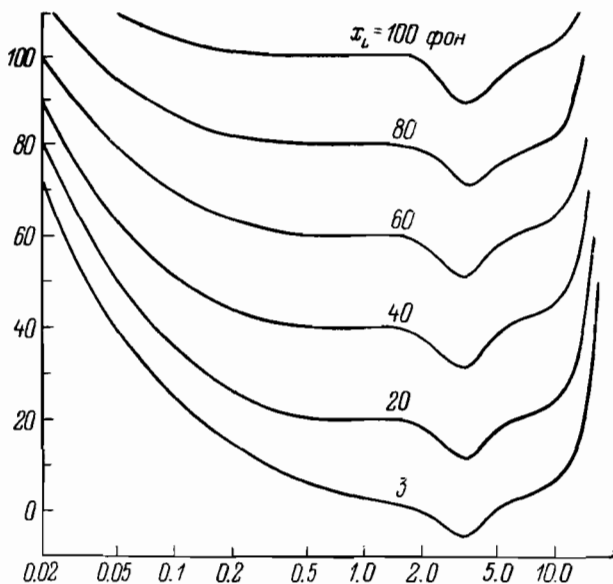


Рис. 6. Кривые равной громкости (по: Цвикер, Фельдкеллер, 1971).

По оси абсцисс — частота тона, кГц; по оси ординат — УЗД, дБ; параметр — уровень громкости, фон.

ций. Такие сигналы можно считать сигналами установившейся или постоянной громкости.

Уровень громкости и громкость. Для суждения о громкости прежде всего используется сравнение с громкостью стандартного сигнала. В качестве стандартного в данном случае выбран тон частотой 1000 Гц.

Уровнем громкости произвольного сигнала называют уровень звукового давления равногромкого тона частотой 1000 Гц. Например,

если уровень равногромкого стандартного сигнала слышен на уровне 40 дБ, то — по определению — уровень громкого сигнала равен 40 фон. На рис. 6 приведены кривые равной громкости чистых тонов, т. е. зависимости уровня тона от его частоты при постоянном уровне громкости (Цвикер, Фельдкеллер, 1971).

Абсолютный слуховой порог тона 1000 Гц в тишине, усредненный по большому количеству испытуемых, условно принят равным 3 дБ. Условность в данном случае состоит в том, что, проводя измерения с большей или меньшей тренировкой, изменяя заинтересованность слушателей в результатах опыта и используя различные экспериментальные процедуры, можно сдвигать пороговый уровень в ту или другую сторону. Нижняя кривая на рис. 6, соответствующая уровню громкости 3 фон, является частотной зависимостью абсолютного слухового порога. Эта кривая принята в медицине и технике за нормальную кривую слуховой чувствительности, или кривую абсолютного порога слышимости. Громкость тона с частотой и уровнем, соответствующими этой кривой, можно считать равной нулю.

При уровне интенсивности звука, превышающем 110 дБ для слышимого диапазона, у человека возникает ощущение неудобства и боли. Существуют три различных верхних порога для чистых тонов: порог неприятного ощущения, порог осязания и порог боли. Эти пороги мало зависят от частоты воздействующего тона и лежат на уровнях 110, 132 и 140 дБ над уровнем $2 \cdot 10^{-5}$ Н/м². При длительном воздействии громких шумов пороги неприятных ощущений сдвигаются на 10 дБ вверх. Верхние пороги для широкополосных шумов составляют 90, 112 и 120 дБ соответственно (Бару, 1972а).

Уровень относительного слухового порога в тишине называется уровнем ощущения. Для тона 1000 Гц уровни ощущения и громкости совпадают.

Зависимость громкости звуков от звукового давления $L = L(p)$ может быть измерена и непосредственно: испытуемый слушает звук и сообщает числовую оценку громкости. Другой распространенный метод состоит в том, что испытуемый подбирает уровень звука, громкость которого, по его оценке, находится в заданном отношении к громкости стандартного звука (например, в 2 раза громче). Многократно повторяя эту процедуру с различными уровнями стандартного звука, получают достаточное количество точек для установления искомой зависимости. Различные экспериментальные методы при усреднении по многим испытуемым приводят к сходным результатам (Stevens, 1955; Hellman, Zwislocki, 1961; Hellman, 1976). Индивидуальные функции громкости могут существенно отличаться от средних (Schneider, 1981; Рыбин и др., 1983).

В качестве аппроксимации функции громкости чаще всего используется степенной закон $L = ap^k$, где k зависит от p : вблизи порога $k \approx 2$, при средних и больших громкостях $k \approx 0.5$. Постоянный множитель для функции громкости несуществен, он может быть выбран из соображений нормировки. Единицей измерения громкости в этой шкале является сон, а нормировка осуществляется таким образом, что громкость тона частоты 1000 Гц при уровне 40 дБ равна 1 сон.

Часто функцию громкости нормируют к нулю на слуховом пороге:

$$L = a(p^k - p_{II}^k(f)),$$

где p_{II} — эффективное звуковое давление тона частотой f на абсолютном слуховом пороге.

Следующая аппроксимация (Телепнев, 1979) практически совпадает с функцией громкости:

$$L(p) = \frac{bp^2}{(p+a)^d}, \quad \text{или} \quad L(x) = \frac{B 10^{0.1x}}{(10^{0.05x} + A)^d}, \quad (1)$$

где p — звуковое давление, $B=0.0832$, $A=8.655$, $d=1.436$, x — уровень звукового давления.

После того как установлена зависимость громкости от уровня звукового давления для тона с частотой 1000 Гц (рис. 7), легко можно измерить громкость любого звука. Для этого достаточно посредством сравнения измерить его уровень громкости, что значительно проще, чем прямое измерение громкости. Если уровень громкости измеряемого сложного звука известен, то его громкость равна громкости с частотой 1000 Гц с данным уровнем звукового давления.

Громкость сложного звукового сигнала зависит от его спектрального состава. Эта зависимость изучена достаточно хорошо, и разработаны различные методы расчета громкости акустического сигнала по его спектру, однако вопросы теоретического обоснования этих методов до сих пор продолжают обсуждаться.

В основе большинства предложенных методов лежит понятие критической полосы частот. Рассмотрим, как проявляет себя критическая полоса на примере зависимости громкости полосного сигнала с равномерным распределением энергии внутри занимаемой им полосы частот от ширины полосы при постоянной общей мощности сигнала. Такие тестовые сигналы обычно создаются из набора тонов одинаковой амплитуды с частотами, разнесенными на небольшие одинаковые интервалы. Для увеличения ширины полосы такого сигнала добавляют новые синусоидальные сигналы, а для сохранения постоянства общей мощности соответственно уменьшают амплитуду всех компонент. На рис. 8 приведена зависимость уровня громкости комплекса синусоидальных сигналов постоянной общей мощности от ширины занимаемой им полосы частот (Цвикер, Фельдкеллер, 1971). Видно, что в пределах некоторой полосы частот, названной критической полосой, уровень громкости, а следовательно и громкость, не зависит от ширины полосы частот сигнала. При расширении этой полосы за пределы критической уровень громкости возрастает.

Можно сказать, что результаты экспериментов грубо приближенно соответствуют модели, приводящей к следующей процедуре расчета громкости. Частотный диапазон сигнала разбивается на прилегающие друг к другу критические полосы; для каждой критической полосы определяется приходящаяся на эту полосу частичная

мощность сигнала, или его частичный уровень; пользуясь кривыми равной громкости (рис. 6) и функцией громкости 1000-герцового тона, определяют частичные громкости, приходящиеся на каждую из критических полос, как громкость тона центральной частоты для данной критической полосы с уровнем мощности, равным частичному

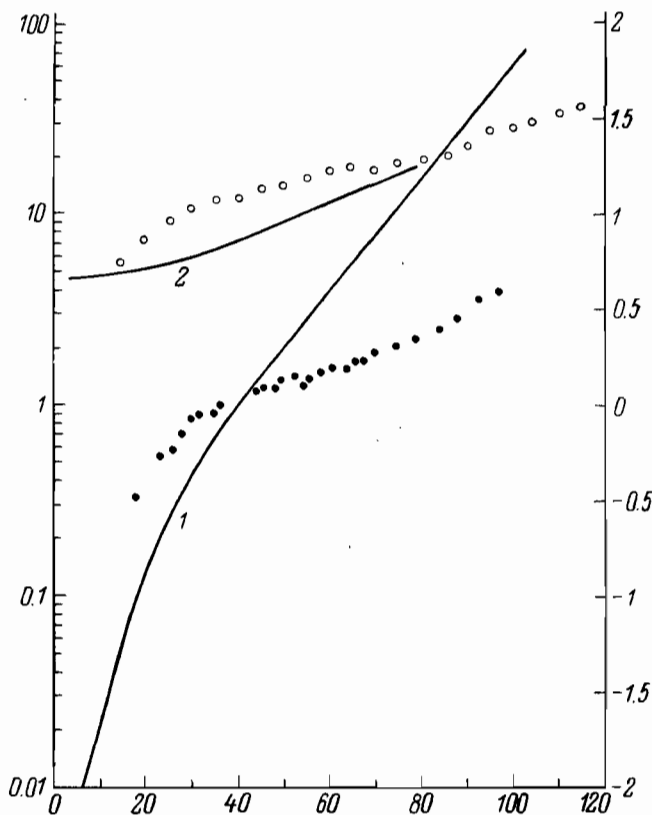


Рис. 7. Функция громкости тона частотой 1000 Гц.

По оси абсцисс — УЗД x , дБ; по оси ординат слева — громкость L , сон; справа — логарифм громкости $g = \lg L$; темные кружки — функция громкости испытуемого I (по: Телепнев, 1984), светлые кружки — функция громкости испытуемого II (по: Viemeister, Vason, 1988); 1 — средняя по многим испытуемым функциям громкости (по: Цвикер, Фельдкеллер, 1971); 2 — функция громкости, построенная по дифференциальным порогам испытуемого II (рис. 15).

уровню мощности сигнала, приходящемуся на данную критическую полосу. Общая громкость сигнала равна сумме частичных громкостей, соответствующих отдельным критическим полосам.

В чем состоит грубая приблизительность такой модели и как эта модель может быть развита, мы увидим в дальнейшем. Здесь же заметим, что если спектр сигнала сосредоточен в одиночных критических полосах с промежутками между ними, превышающими величину критической полосы, то подсчет громкости по этой модели дает удовлетворительный результат.

Таким образом, частичные громкости одиночных изолированных критических полос суммируются, а громкость узкополосного сигнала, сосредоточенного в единственной критической полосе, зависит только от его общей мощности. В этой модели достаточно точна.

Критическая полоса. Спектральный анализатор внутреннего уха.
Громкость широкополосных сигналов. В психоакустике известны многочисленные экспериментальные факты, заставляющие ввести понятие критической полосы. Различными способами измерения установлено (Фрейдин, 1968; Цвикер, Фельдкеллер, 1971), что ширина критической полосы составляет 15—20 % от средней частоты. При этом критическая полоса не есть диапазон с фиксированными

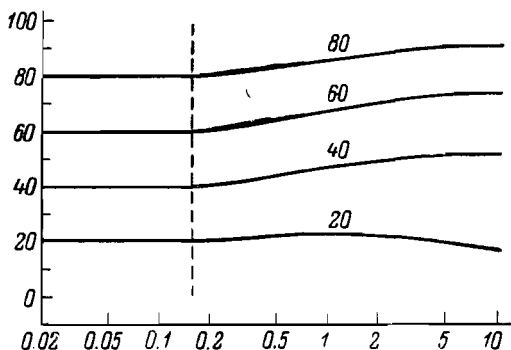


Рис. 8. Уровень громкости поличастотного комплекса с фиксированной интенсивностью как функция занимаемой ширины полосы частот (по: Цвикер, Фельдкеллер, 1971).

По оси абсцисс — ширина полосы частот, занимаемая поличастотным комплексом, кГц; по оси ординат — уровень громкости, фон; параметр кривых — УЗД поличастотного комплекса, дБ. Прерывистая прямая — граница критической полосы.

нижней и верхней границами: она является частотным интервалом с шириной около 20 % от средней частоты, который может быть обнаружен в любом месте слухового диапазона в зависимости от условий эксперимента. Такой интервал называется «барк». Слуховой частотный диапазон покрывается 24 барками. Основным физиологическим механизмом критических полос в настоящее время принято считать частотный фильтр базилярной мембраны внутреннего уха.

Амплитудно-частотные характеристики полосных фильтров внутреннего уха в явном виде представляются частотно-пороговыми кривыми слуховых нейронов (Kiang, 1965; Kiang, Moxon, 1974). Косвенно они могут быть оценены в психоакустическом эксперименте путем измерения частотной зависимости уровня тона, маскирующего восприятие фиксированного по частоте и уровню тонального тестового сигнала (Vogten, 1972). Если маскируемый тестовый тон имеет уровень, близкий к абсолютному порогу восприятия, то, следовательно, вызываемое им возбуждение передается в верхние отделы слуховой системы небольшой группой нейронов слухового нерва с почти совпадающими характеристическими частотами, т. е. можно считать,

что сигнал проходит только через один полосный слуховой фильтр. Предполагая, что маскировка осуществляется при одном и том же соотношении амплитуд маскируемого сигнала и маскера на выходе фильтра, не зависящем от их частот, мы можем рассматривать частотно-пороговую зависимость маскировки в качестве психоакустического аналога частотно-пороговой кривой нейрона слухового нерва.

При низких уровнях маскируемого тона частотные характеристики порога маскировки близки к соответственным частотно-пороговым кривым слуховых нейронов. При высоких уровнях маскируемого тона их добротность уменьшается, увеличивается ширина полосы пропускания эквивалентного фильтра. Аналогичный эффект в электрофизиологических экспериментах может быть получен при измерении частотно-пороговых характеристик нейронов слухового нерва в условиях маскировки сильным шумом (Kiang, Maxon, 1974). Эти согласующиеся психоакустические и электрофизиологические результаты, видимо, свидетельствуют о наличии нелинейности в слуховом частотном анализаторе, приводящей к уменьшению избирательности при больших уровнях стимула.

Сравнение эквивалентной ширины полосы частотно-пороговых кривых нейронов слухового нерва со значением критических полос обнаруживает удовлетворительное совпадение. Можно считать, что частотный анализатор внутреннего уха состоит из 3500 сильно перекрывающихся полосных фильтров с частотами наибольшего пропускания (характеристическими), в основном равномерно распределенными вдоль логарифмической шкалы частот и, как правило, с одинаковыми в логарифмической шкале частот полосами пропускания. Такое распределение характеристических частот соответствует шкале высоты, или шкале барков (Цвикер, Фельдкеллер, 1971). На участке базилярной мембраны, который соответствует одной критической полосе, размещается $3500/24 \approx 146$ рецепторных клеток. Таким образом, критическая полоса формируется не одним полосным фильтром, а совокупностью по меньшей мере 146 сильно перекрывающихся полосных фильтров. Это объясняет, почему критическая полоса не имеет фиксированной верхней и нижней границ.

Получают объяснения и другие свойства критических полос. Например, известно, что сумма двух тонов с близкими частотами и амплитудами воспринимается на слух как один сигнал с изменяющейся амплитудой (биения). По мере разнесения тонов по частоте биения прекращаются и слышны два отдельных тона разных частот. Очевидно, биения слышны до тех пор, пока оба тона попадают в один фильтр, точнее примерно в 146 близко расположенных по высоте фильтров, т. е. в одну критическую полосу. В этом случае в каждом из фильтров возбуждение является суммой двух тонов близких частот и примерно одинаковых амплитуд, так что в каждом из фильтров образуются амплитудные биения, и такие тоны системой фильтров внутреннего уха не разделяются. Напротив, когда расстояние между двумя тонами по высоте составляет несколько барков, то каждый из тонов вызывает возбуждение в своей группе фильтров, другой тон

в этих фильтрах оказывается подавленным, биения отсутствуют, и каждый из тонов воспринимается как самостоятельный стимул.

Этот же пример может служить иллюстрацией обобщающего содержания понятия критическая полоса. Прослушав двухтональные сигналы, можно заметить, что при изменении высотного расстояния между тонами резкого изменения качества восприятия от биений к восприятию отдельных тонов нигде не происходит, а на довольно большом частотном интервале наблюдается промежуточное по качеству или вообще не похожее ни на то, ни на другое восприятие: хрипы, жужжание, гудение и т. д., так что и установить какую-нибудь величину критической полосы в подобных экспериментах довольно трудно. Можно добавить, что и другие эксперименты по оценке критической полосы дают различающиеся результаты (Фрейдлин, 1975).

Понятно, что для того чтобы критическая полоса проявлялась в экспериментах четко, фильтры внутреннего уха должны были бы иметь прямоугольные амплитудно-частотные характеристики шириной в 1 барк по высоте. Тогда бы на вопрос о том, создает ли данный тон возбуждение на выходе данного фильтра, существовал бы однозначный ответ. В действительности же по мере удаления частоты тонального стимула от характеристической частоты фильтра возбуждение на выходе фильтра, вызываемое этим стимулом, уменьшается постепенно в соответствии с его непрямоугольной амплитудно-частотной характеристикой.

Таким образом, понятие критической полосы есть результат идеализации: это ширина полосы эквивалентного фильтра с прямоугольной амплитудно-частотной характеристикой, который позволяет качественно воспроизвести наблюдаемые в психоакустических экспериментах эффекты.

Форма амплитудно-частотных характеристик базилярной мембраны — не единственный фактор, влияющий на формирование возбуждения на выходе фильтров слухового спектрального анализатора. Другим таким фактором является эффект латерального подавления. Реакция нейрона слухового нерва на тон характеристической частоты может быть подавлена действием тона близкой частоты (Kiang, 1965; Pfeiffer, 1970).

В дальнейшем был предложен метод порога пульсации (Noutgast, 1974a, 1974b), позволяющий обнаружить латеральное подавление в психоакустическом эксперименте. Испытуемому предлагается прослушать чередующиеся без пауз посылки исследуемого сигнала и пробного тона длительностью около 100 мс. Метод основан на предположении, что если амплитуда пробного тона подобрана таким образом, что при чередовании посылок возбуждение на выходе фильтра с характеристической частотой, равной частоте пробного тона, не изменяется, то посылки исследуемого сигнала будут слышны на фоне непрерывного пробного тона, в противном случае — на фоне пульсирующего пробного тона. Если это предположение справедливо, то метод порога пульсаций позволяет оценивать распределение возбуждения по базилярной мембране или по высоте, при действии про-

извольных стимулов. На основе таких оценок был сделан вывод, что эффект латерального подавления приводит к увеличению контрастности распределения возбуждения по высоте, подчеркивая разницу между максимумами и минимумами.

Возвращаясь к модели громкости, мы видим, что такие свойства спектрального анализатора внутреннего уха, как непрямоугольность амплитудно-частотных характеристик фильтров и латеральное подавление, не позволяют определять частичные громкости в критических полосах без учета возбуждения в соседних критических полосах, в то же время частичная громкость в одиночной изолированной критической полосе зависит только от энергии сигнала, приходящейся на эту полосу частот.

Учет этих факторов в моделях громкости с прямоугольными фильтрами приводит к необходимости дополнения модели специальными правилами учета взаимной маскировки критических полос (Цвикер, Фельдкеллер, 1971). Модель формирования слухового спектра, построенного из фильтров, свойства которых близки к свойствам слуховых фильтров, не требует дополнительных правил, а позволяет оценивать громкость как интеграл от слухового спектра по высоте (Карницкая, 1972; Чистович и др., 1976).

Для учета эффекта увеличения контраста слухового спектра вследствие латерального подавления, отмечавшегося выше, фильтры модели должны иметь несколько зауженные частотные характеристики.

Крутизна наклона частотных характеристик модели уменьшается при увеличении уровня спектральной плотности мощности на характеристической частоте. Отклик гребенки фильтров на чистый тон с высотой z_T и уровнем x_T («образец возбуждения») аппроксимируется треугольником в шкале высоты барк. Такой треугольник задается формулами

$$x(z) = \begin{cases} x_T + 27(z - z_T) & \text{при } z < z_T, \\ x_T - K(z - z_T) & \text{при } z > z_T, \end{cases} \quad (2)$$

где

$$K = \begin{cases} -0.27x_T + 25 & \text{при } x_T < 60 \text{ дБ}, \\ \frac{0.14x_T + 24.6}{0.078x_T - 1} & \text{при } x_T > 60 \text{ дБ}. \end{cases}$$

Модель состоит из 240 фильтров с характеристическими частотами, равномерно распределенными по шкале высоты барк, т. е. полосе шириной 1 барк соответствуют 10 фильтров. При вычислении слухового спектра сложного стимула его спектр разбивается на полосы шириной 0.1 барк; каждая полоса заменяется энергетически эквивалентным чистым тоном с высотой Z_T , равной высоте центра полосы и уровнем x_T . Мощность на выходе фильтра с характеристической

высотой z равна сумме мощностей откликов на все тональные энергетические эквиваленты спектра стимула:

$$I(z) = \sum_{i=1}^m 10^{0.1z_i(z)},$$

где m — количество тональных энергетических эквивалентов.

Для расчета слухового спектра или плотности громкости, согласно Цвикеру, используется формула

$$g(z) = 0.08 [I^{0.25}(z) - I_{\Pi}^{0.25}(z)], \quad (3)$$

где $I_{\Pi}(z) = 10^{0.1x_{\Pi}(z)}$, $x_{\Pi}(z)$ — порог слышимости, в дБ. Плотность громкости выражается в сон/барк.

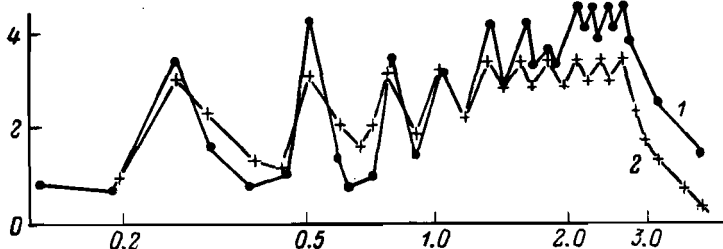


Рис. 9. Слуховой спектр сложного стимула (10 гармоник частоты 250 Гц), рассчитанный по формуле (3) (по: Чистович и др., 1976).

По оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — отношение сон/барк. 1 — спектральная плотность $I(z)$, полученная методом порога пульсаций (по: Houtgast, 1974), 2 — $I(z)$ получена расчетом.

На рис. 9 приведено сравнение плотности громкости, полученной расчетом для стимула, состоящего из 10 гармоник частоты 250 Гц с одинаковыми амплитудами с плотностью громкости такого же стимула, рассчитанной по формуле (3) для спектра мощности $I(z)$, оцененного экспериментально методом порога пульсаций (Houtgast, 1974b). Видно, что наряду с удовлетворительным совпадением «спектров» громкости, определенных расчетным и экспериментальным способами, наблюдаются и различия, в том числе неодинаковые величины максимумов спектра громкости, оцененного методом порога пульсаций. Предполагается, что это является следствием действия латерального подавления.

После того как построена плотность громкости стимула $g(z)$, или слуховой спектр, его громкость может быть найдена как сумма:

$$L = 0.1 \sum_{i=1}^{240} g(z_i).$$

1.2.2. ГРОМКОСТЬ УЗКОПОЛОСНЫХ СИГНАЛОВ

При обсуждении громкости широкополосных сигналов мы уже говорили о том, что громкость звука со сложным спектром получается в результате суммирования частичных громкостей на выходах спектральных каналов, т. е. в результате интегрирования слухового спектра по высоте. Здесь мы рассмотрим процесс формирования громкости узкополосных звуков, ширина спектра которых не превышает одной критической полосы. Нас будет интересовать глав-

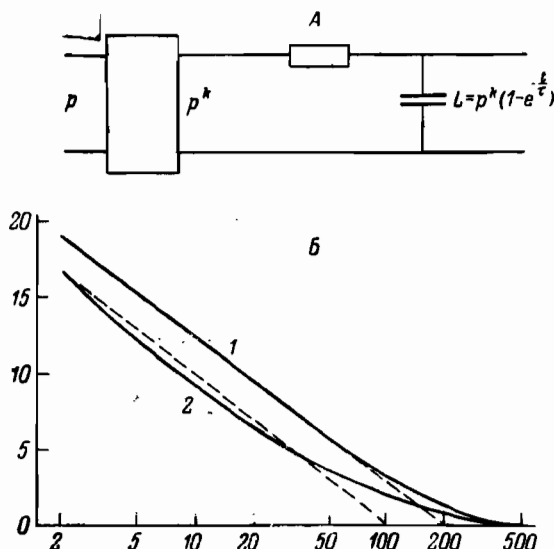


Рис. 10. Простейшая модель временной суммации (А) и экспериментальные функции временной суммации громкости тонального сигнала частотой 1 кГц (Б) (по: Цвикер, Фельдкеллер, 1974).

По оси абсцисс — длительность тонального сигнала t , мс; по оси ординат — превышение УЗД короткого сигнала (длительностью t , мс) над УЗД короткого сигнала длительностью 1 с при равной громкости S , дБ: 1 — временная суммация на пороге слышимости ($k \approx 2$, $\tau \approx 200$ мс); 2 — временная суммация при УЗД короткого сигнала 80 дБ ($k \approx 2$, $\tau \approx 100$ мс). Прерывистые прямые — приблизительно линейная зависимость функции временной суммации от $\lg t$.

ным образом влияние временных характеристик звука на частичную громкость в спектральном канале.

Временная суммация громкости. При сравнении громкости звуков разной продолжительности обнаруживается, что громкость возрастает при увеличении длительности звука примерно до 200—300 мс (Manson, 1947; Port, 1959; Nempstock, 1964). Если короткий звук имеет уровень X и длительность t , то равногромкий ему длительный звук с установившейся громкостью имеет уровень $x = X - S(X, t)$, где $S(X, t)$ — функция временной суммации, измеряемая в экспериментах уравнивания громкости короткого и длительного звуков. Зная экспериментальные функции громкости $L(x)$ и временной суммации

$S(X, t)$, можно построить зависимость громкости от уровня и длительности: $L(X, t) = L(X - S(X, t))$.

Вид функции $L(X, t)$ определяется статистическими, инерционными и нелинейными свойствами нервных процессов, участвующих в формировании громкости.

Свойства временной суммации громкости проявляются также и в других экспериментах. В частности, громкость последовательности коротких звуков (щелчков, коротких посылок тона или шума) увеличивается при уменьшении интервалов между звуками, образующими последовательность. Аналогично увеличивается громкость пары коротких звуков при уменьшении интервала между ними (Niese, 1956, 1958a, 1958b; Zwislocki, 1960; Garner, 1967). С увеличением длительности уменьшается уровень отрезков тона, необходимый для их обнаружения на фоне шумового маскира (Zwislocki, 1969; Irwin, Kemp, 1976; Nabelek, 1978).

Эти результаты приводят к представлению о том, что текущее звуковое воздействие вносит в формирование громкости свой вклад, суммирующийся с уже имеющимся ощущением.

Рассмотрим известные из литературы модели формирования громкости. Исторически наиболее ранним является описание временной суммации как процесса накопления в простой интегрирующей цепи с некоторой постоянной времени (рис. 10):

$$L(p, t) = L(p) (1 - e^{-t/\tau}).$$

Принимая степенной закон громкости $L(p) = ap^k$, из равенства громкостей короткого сигнала и сигнала с установившейся громкостью получим

$$ap^k (1 - e^{-t/\tau}) = ap_\infty^k,$$

$$S(p, t) = X - x = 20 \lg \frac{p}{p_\infty} = -20 \frac{1}{k} \lg (1 - e^{-t/\tau}),$$

где p, p_∞ — звуковые давления сигнала длительности t и сигнала с установившейся громкостью соответственно.

При малых t зависимость S от $\lg t$ становится линейной (рис. 10):

$$S = -\frac{20}{k} (\lg t - \lg \tau),$$

откуда легко найти слабо зависящие от уровня параметры τ и k : $\tau = t$ при $S = 0$, а $k = |20/\Delta S|$, где ΔS — изменение S , в дБ, при изменении t в 10 раз. Например, на рис. 10 для кривой 1 $\tau \approx 200$ мс, $k \approx 2$; для кривой 2 $\tau \approx 100$ мс, $k \approx 2$.

Для пороговой суммации $\tau \approx 200$ мс (Hempstock, 1964). Это с хорошим согласием подтверждено многими авторами. В опубликованных экспериментальных исследованиях временной суммации при средних и больших уровнях наблюдаются большие расхождения; оценки постоянной времени τ охватывают диапазон от 25 до 200 мс (Manson, 1947; Port, 1959; Reichardt, 1967), однако наибольшее признание в литературе получила оценка $\tau = 100$ мс (Zwislocki, 1969;

Цвикер, Фельдкеллер, 1971). Правда, в связи с последующим усложнением модели, о чем будет сказано ниже, эти оценки следует понимать как некоторые эквивалентные величины.

Аналогичные трудности для рассматриваемой модели имеют место и при оценках величины k по экспериментам временной суммации. Для пороговой суммации оценка k близка к 2, что хорошо согласуется с экспериментальной функцией громкости; для суммации при средних и больших громкостях также были получены оценки, близкие к 2 (Zwislocki, 1969; Цвикер, Фельдкеллер, 1971), в то время как степенной показатель k функции громкости в этой области уменьшается до 0.5. Так же обстоит дело и с надежностью экспери-

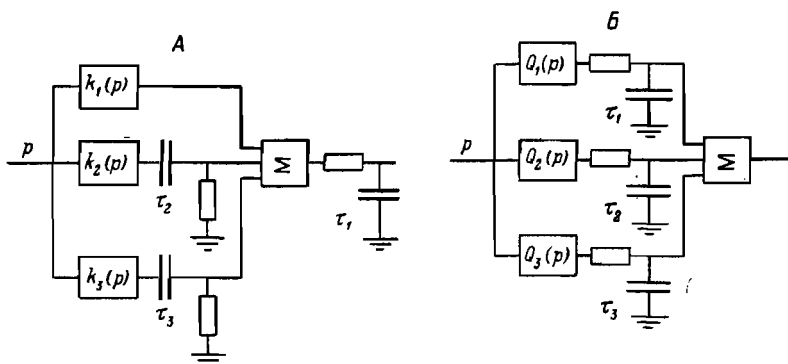


Рис. 11. Модели временной суммации громкости.

А — модель Звислоцкого, Б — модель с распределенным интегрированием.

ментальных оценок: в случае пороговой суммации они удовлетворительно согласуются даже для отдельных испытуемых; в случае суммации громкости наряду с упомянутыми получались и меньшие оценки (Телепнев, 1984).

Таким образом, простейшая модель позволяла удовлетворительно объяснить экспериментальные данные только при уровнях, близких к абсолютному слуховому порогу, в большей же части динамического диапазона модель формирования громкости, содержащая одну интегрирующую цепь, оказалась недостаточной.

В 1969 г. Звислоцким (Zwislocki, 1969) была предложена модель, в которой были приняты во внимание процессы, вызывающие резкий всплеск суммарного возбуждения слуховой нервной сети в первый момент после включения стимула и последующий спад возбуждения при постоянно действующем стимуле.

Функциональная схема рассматриваемой модели изображена на рис. 11, А. Дифференцирующими цепями представлены упомянутые выше факторы, вызывающие начальный спад возбуждения. Функциональное преобразование $K_1(p)$ представляет функцию громкости: громкость длительного сигнала постоянной амплитуды равна $K_1(p)$. Данная модель оценивалась при следующих значениях параметров:

$\tau_1 = 200$ мс — постоянная временной суммации;

$\tau_2 = 50$ мс — постоянная спада импульсной активности слуховых нейронов;

$\tau_3 = 2$ мс — постоянная спада суммарного возбуждения из-за убывания начальной когерентности.

Для околопороговых уровней стимула $K_2(p) \approx K_3(p) \approx 0$, и модель переходит в рассмотренную ранее простейшую модель с одним интегратором, что, как уже отмечалось, достаточно для моделирования пороговой суммации.

Для больших уровней $K_1(p) \approx p^{0.54}$; $K_2/K_1 = 2$; $K_3/K_1 = 43$. В работе показано, что при этих значениях параметров функция временной суммации при больших уровнях близка к функции временной суммации простейшей модели с эквивалентными параметрами $k = 2$, $\tau = 100$ мс.

В дальнейшем обсуждалась также модель, состоящая только из интегрирующих звеньев — рис. 11, Б (Телепнев, 1973, 1984; Kumagai et al., 1982a, 1982b).

Модели рис. 11, А и 11, Б математически эквивалентны, поэтому постоянные времени в модели, содержащей только интеграторы, должны быть такие же, как и в ранее рассмотренной модели. Сумма параметров Q_1, Q_2, Q_3 образует функцию громкости, причем вблизи абсолютного слухового порога $Q_1 \approx p^2$, $Q_2 = Q_3 = 0$, поэтому при малых уровнях эта модель, как и модель со спадом возбуждения, превращается в простейшую модель с одним интегрирующим звеном.

В работе Ирвина и Кемпа (Irwin, Kemp, 1976) модель Звислоцкого оценивалась на основе экспериментов по обнаружению импульсов и пауз тона 1000 Гц длительностью от 25 до 300 мс в шуме при отношениях мощности тона к мощности шума в критических полосах 1 и 2. Оказалось, что тональный импульс обнаруживается лучше, чем тональная пауза при одинаковой амплитуде тона. Ни одна из трех моделей, описанных выше, не позволяет объяснить этот результат.

Авторы дополнили модель Звислоцкого предположением о том, что при отрицательном скачке уровня (начало паузы) отрицательный скачок возбуждения происходит без отрицательного выброса, в то время как при положительном скачке уровня (начало тонального импульса) положительный начальный выброс возбуждения в соответствии с моделью имеет место. Данная модификация позволила качественно согласовать экспериментальные результаты с моделью.

Большой интерес представляют измерения индивидуальных характеристик отдельных испытуемых в широком диапазоне экспериментальных условий. Ранее мы видели, что, согласно теоретическим представлениям, различные характеристики слуховой подсистемы громкости (например, крутизна функции громкости и крутизна функции временной суммации) находятся во взаимосвязи. Поэтому в идеале все экспериментальные характеристики подсистемы громкости должны измеряться на каждом испытуемом, с тем чтобы теория оценивалась по каждому субъекту, а не только по среднечеловеческим данным.

Были получены экспериментальные оценки индивидуальных

функций временной суммации громкости тона частоты 1000 Гц в широком диапазоне уровней звукового давления (Телепнев, 1984, 1986).

На рис. 12 приведены функции временной суммации $S(X, t)$ испытуемого I как зависимость превышения уровня короткого тона

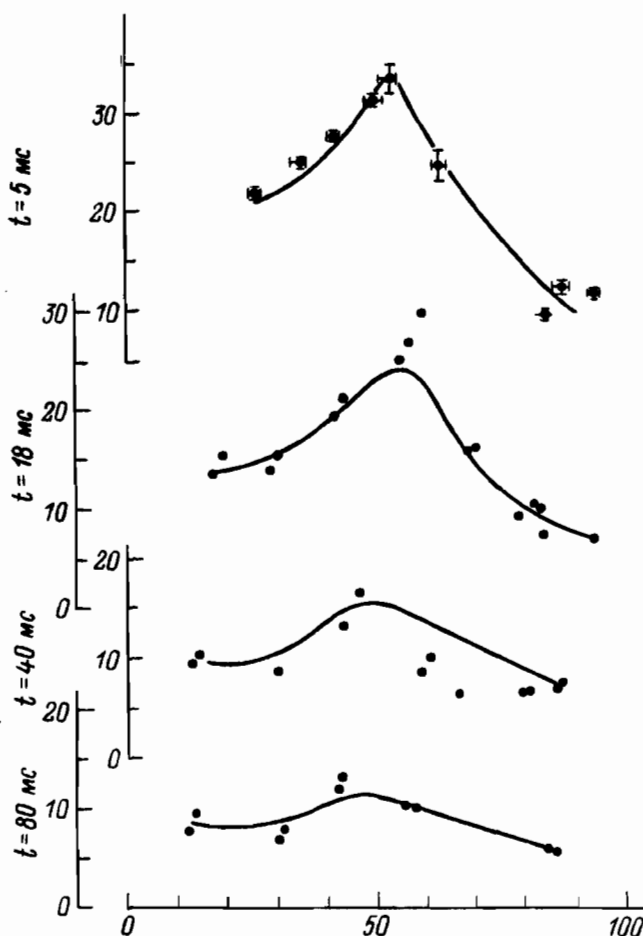


Рис. 12. Функция временной суммации тонального сигнала частотой 1000 Гц для испытуемого I (по: Телепнев, 1984).

По оси абсцисс — УЗД короткого сигнала X , дБ; по оси ординат — функция временной суммации S , дБ, т. е. превышение уровня короткого сигнала (длительностью t , мс) над уровнем сигнала длительностью 500 мс при равной громкости. Точки — отдельные оценки функции временной суммации. Точки, снабженные крестообразным указателем, — результат усреднения нескольких оценок (горизонтальная черта — диапазон уровней короткого сигнала, в котором производилось усреднение; вертикальная черта — два стандартных отклонения распределения оценок). Кривые — функция временной суммации модели, полученная посредством минимизации среднего квадрата ошибки временной функции громкости модели.

длительностью 5, 8, 18, 40 или 80 мс над уровнем равногромкого тона длительностью 500 мс. Испытуемый слышал последовательность пар сигналов, предъявляемых монаурально, и сравнивал по гром-

кости первый и второй сигналы в паре. За равногромкие принимались сигналы, для которых оценки «громче первый» и «громче второй» были равновероятны.

На рис. 7 изображена функция громкости испытуемого I, полученная методом прямых оценок: испытуемый выслушивал отрезок тона частоты 1000 Гц длительностью 500 мс и давал оценку громкости. Экспериментальные оценки получены при большом усреднении. Близость экспериментальных оценок в соседних точках свидетельствует о высокой точности измеренной функции громкости.

Параметры модели (рис. 11, Б) $\tau_1=300$ мс, $\tau_2=30$ мс, $\tau_3=0.1$ мс, а также характеристики функциональных преобразователей $Q_1(p)$, $Q_2(p)$, $Q_3(p)$ были оптимизированы по минимуму среднеквадратического отклонения временной функции громкости модели $L(X, t)$ от экспериментальной функции громкости испытуемого $L(X, t) = L(X - S(X, t))$. Совпадение функции временной суммации испытуемого и модели можно признать удовлетворительным.

Теоретическое описание временной суммации в значительной степени затрудняется большими расхождениями экспериментальных исследований, опубликованных различными авторами. Эти расхождения часто зависят от трудно учитываемых физиологических и психологических особенностей испытуемых.

Например, было показано (Cochen, 1982), что индивидуальные зависимости слуховых порогов от частоты могут иметь существенные (2—14 дБ) перепады на близких частотах с острыми максимумами и минимумами. При этом оказалось, что пороговые функции временной суммации, подобные изображенной на рис. 10, значительно круче для частот, при которых наблюдается высокая слуховая чувствительность (3.7 дБ на удвоение длительности), чем для частот с пониженной чувствительностью (1.7 дБ на удвоение). Это можно объяснить следующим образом. Функция громкости тона, частота которого соответствует узкому минимуму на частотной зависимости слуховых порогов, растет вблизи порога относительно медленнее (т. е. степенной показатель k меньше), так как при увеличении стимула импульсация возрастает лишь в нейронах с одной и той же характеристической частотой: нейроны с соседними характеристическими частотами имеют повышенный порог и поэтому начинают возбуждаться только тогда, когда уровень достаточно увеличивается. Функция громкости тона, частота которого соответствует узкому максимуму на кривой порогов, по аналогичным причинам вблизи порога растет быстрее (k больше). Поэтому для слухового обнаружения короткого тона в первом случае (медленное нарастание импульсации) его уровень по сравнению с уровнем длительного тона должен быть увеличен больше, чем во втором случае (быстрое нарастание импульсации). Это находится в согласии с моделью с одним инерционным звеном (рис. 10), которая справедлива для околопороговых уровней.

Психологические установки также могут влиять на результат эксперимента. Так, Рейхард (Reichardt, 1967), полемизируя с Цвикером, предполагал, что большие значения постоянной времени τ для суммации при средних и больших уровнях есть результат непро-

думанного применения методики двухальтернативного вынужденного выбора к сравнению по громкости двух неодинаковых раздражителей (сильно отличающихся по длительности). Рейхард повторил один из экспериментов Цвикера, изменив методику: допускались отличия стимулов по длительности не более чем в 2 раза; испытуемому в сомнительных случаях разрешалось давать ответ «не знаю». В этих условиях была получена оценка $\tau=35$ мс вместо $\tau=100$ мс.

С этой же целью (избежать субъективного завышения громкости длительных сигналов) испытуемым предлагалось сравнивать громкость сигналов разной длительности по их конечному участку (Zwislowski, Sokolich, 1972). Результаты работы позволили авторам сделать вывод о том, что суммация громкости заканчивается за время около 10 мс. В дальнейшем подобный эксперимент был повторен (Телепнев, 1984). После того как испытуемому была дана дополнительная инструкция: сравнивать громкость сигналов по их конечным участкам, результаты не изменились. Правда, неизвестно, был ли в состоянии испытуемый выполнить эту инструкцию после длительного периода работы без такого требования.

Дифференциальные пороги и функция громкости. Функцию громкости естественно рассматривать как интегральную кривую по отношению к дифференциальным порогам. Впервые такой подход был осуществлен Фехнером (Fechner, 1860) и основывался на обнаруженном в экспериментах относительном постоянстве дифференциальных порогов: $\Delta I/I=c$, где I — интенсивность стимула, ΔI — едва обнаруживаемое изменение интенсивности, c — константа. Это соотношение, известное как закон Вебера, вместе с гипотезой Фехнера о постоянстве едва заметных изменений ощущения, $\Delta L=c$, послужило обоснованием дифференциального уравнения $dI/I=c$, которое приводило к закону Фехнера: $L=\ln I$.

Однако логарифмическая шкала не вполне соответствовала экспериментальным психофизическим шкалам. В результате работ Стивенса (Stevens, 1936, 1951, 1961) стало общепризнанным, что наилучшей из простейших аппроксимаций для психофизических шкал является степенной закон $L=I^{k/2}$. В соответствии с гипотезой Стивенса сохраняется постоянство едва заметных относительных изменений ощущения: $\Delta L/L=c$. Вместе с законом Вебера это приводило к дифференциальному уравнению $dI/I=(dL/L) k/2$, которое как раз соответствовало степенному закону.

В настоящее время справедливость закона Вебера принято оценивать в конкретных случаях по показателю степени v в соотношении

$$\frac{\Delta I}{I} = c I^{v-1}.$$

Чем ближе v к 1, тем лучше выполняется закон Вебера. Для модуляционных дифференциальных порогов по Цвикеру (Цвикер, Фельдкеллер, 1971) $v \approx 7/8$. Однако динамический диапазон слуха достаточно велик, чтобы даже при v , близком к 1, дифференциальные пороги при уровнях 10 и 90 дБ отличались почти в 20 раз, так что для

слуха этот закон можно считать верным только в первом приближении.

Пирс (Pierce, 1958) принял гипотезу Флетчера: громкость звука L в тонах пропорциональна среднему количеству μ нервных импульсов в секунду. Он предположил также, что изменения громкости маскируются флюктуациями импульсного потока, так что едва заметное изменение громкости ΔL равно среднему квадратическому значению σ флюктуаций числа нервных импульсов в секунду. В 1958 г. еще отсутствовали данные экспериментальных измерений характеристик случайных импульсных процессов в нервных волокнах слуховой сети. Пирс предположил, что случайные последовательности нервных импульсов близки к пуассоновским, что позднее было экспериментально подтверждено другими авторами. Для пуассоновских импульсных процессов $\mu = \sigma^2$, поэтому едва заметные изменения громкости $\Delta L = n\sqrt{L}$, $n = \text{const}$. Количество дифференциальных порогов громкости dM в диапазоне громкости dL определяется соотношением $dM = dL/\Delta L = dL/(n\sqrt{L})$, поэтому количество дифференциальных порогов громкости M , отсчитываемое от нулевого значения громкости, равно $M = 2\sqrt{L}/n$, что удовлетворительно соответствует экспериментальным данным.

Вместо числа M удобнее иметь дело с дифференциальным порогом в децибелах $\Delta x = 20 \lg(1 + \Delta p/p) = 10 \lg(1 + \Delta I/I)$ или с пороговым коэффициентом амплитудной модуляции $m = 0.5 \Delta p/p$. Так как обычно $\Delta p/p \approx 2m \ll 1$, то можно приближенно полагать, что $m = \Delta x/(40 \lg e)$ и $\Delta p/p = \Delta x/(20 \lg e)$. Считая M функцией УЗД, $M(x) = 2\sqrt{L(x)}/n$, можем записать $\Delta x = \Delta M(dx/dM)$. Так как M в данном случае равно 1, то $\Delta x = n\sqrt{L}/(dL/dx)$. Обычно функцию громкости изображают в логарифмической шкале, т. е. по оси ординат откладывают величину $g = \lg L$. Учитывая, что $dL/dx = (dL/dg) \times (dg/dx)$, получим

$$\Delta x_M = \frac{n \lg e}{(dg/dx) \sqrt{L}}, \quad m = \frac{n}{40 (dg/dx) \sqrt{L}}. \quad (4)$$

Эти соотношения удобны для графических расчетов: при известном УЗД громкость определяется по кривой рис. 7, а производная dg/dx определяется по этой же кривой с помощью линейки.

В дальнейшем оказалось, что опубликованные результаты могут быть разделены на две большие группы.

Эксперименты первой группы основываются на слуховом обнаружении достаточно быстрых колебаний интенсивности звука, таких как биения (Riesz, 1928), амплитудная модуляция (Цвикер, Фельдкеллер, 1971) и скачки интенсивности. На рис. 13 приведены едва обнаруживаемые на слух скачки интенсивности (Chocholle, 1955; Campbell, 1966) и теоретическая кривая 1, построенная по формуле (4) при $n = 0.056$ и функции громкости, заданной выражением (1).

Эксперименты второй группы основываются на обнаружении разницы громкости двух звуков, разделенных паузой. В этих процессах должна участвовать долговременная слуховая память, так как пауза

увеличивает промежуток времени между сравниваемыми сигналами и организует слуховые процессы по схеме: запоминание, сравнение. На рис. 13 показаны экспериментальные зависимости дифференциальных порогов тона 1000 Гц от уровня ощущения (Dimmick, Olson, 1941; Campbell, 1966; McGill, Goldberg, 1968; Jesteadt et al., 1977; Телепнев, 1979).

Отличия экспериментальных и вычислительных процедур объясняют несовпадение данных, однако общий характер приведенных

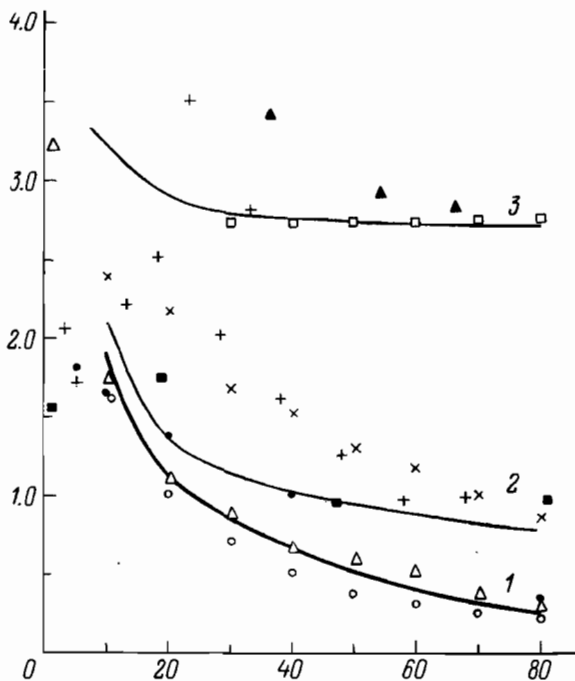


Рис. 13. Амплитудные дифференциальные пороги.

По оси абсцисс — УЗДх, дБ; по оси ординат — дифференциальные пороги $\Delta x = 20 \lg(1 + \Delta p/p)$, дБ. В экспериментах сравнения громкости тональных сигналов, разделенных паузой: темные треугольники — по: Dimmick, Olson, 1941; косые крестики — по: Campbell, 1966; прямые крестики — по: McGill, Goldberg, 1968; темные кружки — по: Jesteadt et al., 1977; темные квадратики — по: Телепнев, 1979. Модуляционные пороги тональных сигналов: светлые кружки — по: Chocholle, 1955; светлые треугольники — по: Campbell, 1966. Светлые квадратики — по: Цвикер, Фельдкеллер, 1971, модуляционные пороги шума со средней частотой 1 кГц и шириной полосы 200 Гц. Теоретические кривые: 1 — для модуляционных порогов тона по формуле (4); 2 — для порогов слухового различения по интенсивности тонов частотой 1 кГц, разделенных паузой, по формуле (5); 3 — для модуляционных порогов узкополосного шума по формуле (6).

на рис. 13 экспериментальных результатов ясно показывает, что дифференциальные пороги второй группы гораздо меньше зависят от уровня, чем дифференциальные пороги первой группы, что неоднократно отмечалось (Luce, Green, 1974; Телепнев, 1979).

Для объяснения хода дифференциальных порогов второй группы модель Пирса была усложнена (Телепнев, 1979). Согласно модели, громкость определяется как плотность импульсного потока, переносящего слуховую информацию в периферических отделах слуховой

системы. При запоминании громкости ее значение кодируется пространственным положением возбужденных нейронов центральных отделов слуховой системы, совокупность которых образует пространственную шкалу громкости.

Предполагается, что пространственную шкалу громкости можно аппроксимировать шкалой децибел: $y(x) \approx \lg L \approx cx$. Изменения громкости, вызываемые изменениями интенсивности звука, маскируются случайными флюктуациями пуассоновского импульсного потока и случайными ошибками забывания, чем определяются минимальные, обнаруживаемые на слух изменения интенсивности звуковых сигналов. Предполагается также, что случайная ошибка забывания на пространственной шкале громкости одинакова во всех местах шкалы, но растет при увеличении паузы между сравниваемыми сигналами, т. е. на временных интервалах порядка секунд. В этом случае обнаруживаемые на слух амплитудные различия сигналов, разделенных паузой, описываются соотношением

$$\Delta x_{II}(x) = \sqrt{(\Delta x_M(x))^2 + \sigma^2}, \quad (5)$$

где Δx_M — модуляционный порог, определяемый формулой (4); σ — эквивалент ошибки забывания.

На рис. 13 вместе с экспериментальными данными приведена теоретическая кривая 2 при $\sigma=0.75$.

При больших громкостях Δx_{II} зависит главным образом от ошибки забывания, которая, по предположению, постоянна в любом месте пространственной шкалы громкости; в этих условиях приближенно выполняется закон Вебера.

Прямых экспериментальных подтверждений пространственного кодирования громкости сравнительно немного: известна работа Тунтури (Tuntury, 1952), в которой с использованием методики вызванных потенциалов в слуховой коре собаки обнаружена пространственная упорядоченность реакций, связанная с интенсивностью стимулов; в более поздней работе Суга (Suga, 1977) в слуховой коре одного из видов летучих мышей установлена организация, представляющая собой пространственную шкалу интенсивности (громкости). Важно подчеркнуть, что в данном случае была использована методика отведения импульсной активности одиночных нейронов. Косвенно пространственное кодирование громкости подтверждается тем, что пороги возбудимости нейронов высших отделов слуховой системы охватывают весь слуховой диапазон уровней от порога обнаружения до болевого порога. Кроме того, при переходе от кохлеарных ядер к более высоким отделам слуховой системы увеличивается процент нейронов, избирательно реагирующих на сравнительно узкий диапазон уровней (Brugge et al., 1969; Вартанян, Шараев, 1973). По-видимому, в коре таких нейронов более половины от общего числа. Диапазоны наибольшей чувствительности отдельных нейронов занимают различное положение на шкале уровней. Эти факты создают предпосылку для существования пространственной шкалы громкости или ее аналога.

Реальные структуры нервных связей, формирующие пространственную шкалу громкости, пока не установлены. Очевидно, что такая структура возможна в нервной сети, осуществляющей возбуждающие и тормозные связи с нейронами пространственной шкалы, имеющими различные пороги возбуждения. Пространственная шкала громкости может быть сформирована в однородной многослойной нервной сети с возбуждающими и латеральными тормозными связями от каждого слоя к следующему (Позин, 1970).

Заметим, что обнаруженная в упомянутых выше работах Тунтури и Суга пространственная шкала громкости в обоих случаях оказалась линейной по уровню звукового давления. Это соответствует предположениям о характере пространственной шкалы громкости и ошибок забывания. В частности, предположению о том, что ошибки забывания вызывают блуждание «отметки» громкости на пространственной шкале с одинаковым размахом независимо от того, какому месту шкалы соответствует запомненная громкость.

Следует, однако, добавить, что результаты Тунтури и Суга указывают лишь на отображение громкости действующего стимула на пространственную шкалу. Запоминание громкости на пространственной шкале пока в электрофизиологическом эксперименте не исследовалось.

Форма выражения для модуляционных порогов такова, что при постоянном n они зависят только от громкости. В то же время экспериментальные данные говорят о том, что модуляционные пороги при равной громкости обнаруживают небольшую зависимость от частоты (Фельдкеллер, Цвикер, 1965; Jesteadt et al., 1977). В частности, по данным Цвикера и Фельдкеллера, наблюдается некоторое снижение модуляционных порогов на частотах вблизи 1 кГц. Отмечается, что такое снижение более или менее четко обнаруживается всеми испытуемыми.

В более поздней работе (Long, Cullen, 1985) на шести испытуемых измерялись модуляционные дифференциальные пороги на синусоидальных несущих частотой 2, 4, 6, 8, 10 кГц при модуляции частотами 2, 4, 8 Гц при уровнях ощущения 15, 30, 45, 60 дБ.

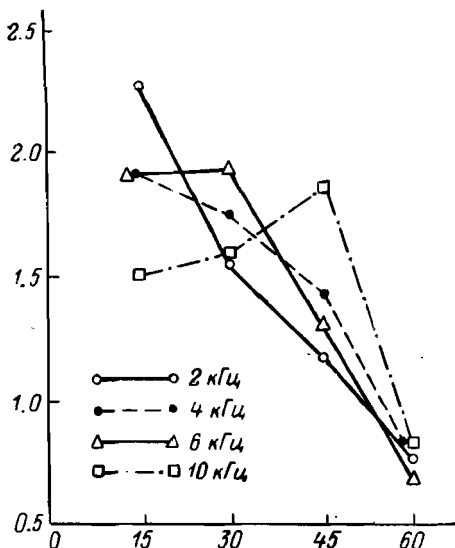


Рис. 14. Зависимость модуляционных амплитудных дифференциальных порогов от частоты несущей (по: Long, Cullen, 1985).

По оси абсцисс — УЗД, дБ; по оси ординат — модуляционный порог, дБ. Результаты усреднены по шести испытуемым и трем частотам модуляции: 2, 4 и 8 Гц.

Результаты этой работы говорят о более сложной зависимости модуляционных порогов от частоты у отдельных испытуемых (рис. 14).

В работах Лакса и Тейча (Teich, Lachs, 1979; Lachs, Teich, 1981) рассматривалась модель с абсолютной рефрактерностью, которая ограничивает максимально возможную плотность импульсации в нервном волокне некоторой плотностью насыщения. В соответствии с их моделью основной вклад в общий импульсный поток и, следовательно, в громкость вносят насыщенные нервные волокна, число которых и участок, занимаемый ими на базиллярной мембране, уве-

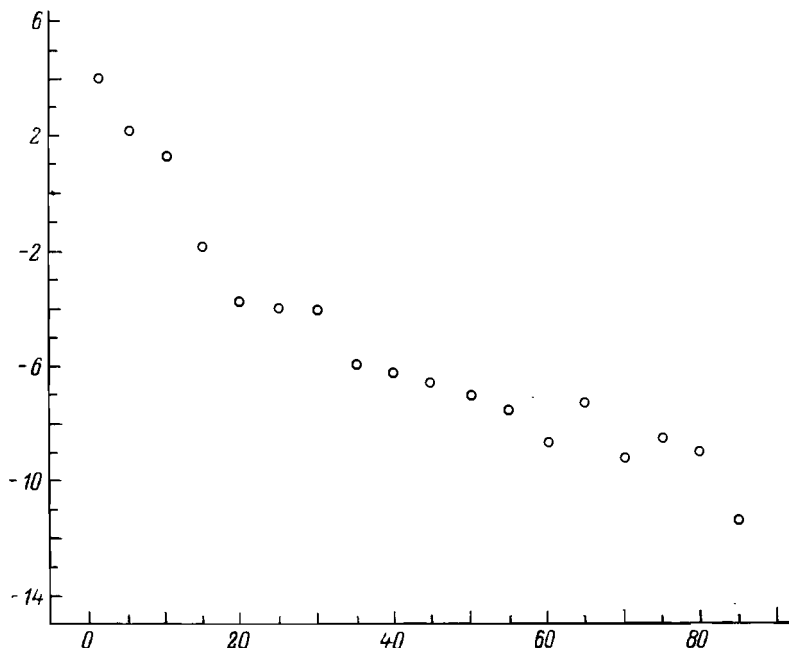


Рис. 15. Индивидуальные пороги обнаружения скачка интенсивности тонального сигнала частотой 1 кГц для испытуемого П (по: Viemeister, Bacon, 1988).

По оси абсцисс — УЗД x, дБ; по оси ординат — $10 \lg (\Delta I/I)$, дБ; функция громкости испытуемого П приведена на рис. 7.

личиваются по мере роста стимула. Насыщенные каналы не флюктуируют по плотности импульсации, но вносят основной вклад в громкость при средних и больших уровнях. Флюктуации возникают в ненасыщенных каналах на краях возбужденного участка базиллярной мембраны, и от этих флюктуаций зависят амплитудные дифференциальные пороги. При этих предположениях ход дифференциальных порогов и функции громкости определяются в значительной степени формой и, в частности, крутизной «хвостов» частотной характеристики спектрального канала. Авторам удалось достичь удовлетворительного согласия теоретических и экспериментальных результатов.

Представляет большой интерес использовать выражение (4) для описания зависимости от уровня хода индивидуальных дифференци-

альных порогов отдельных испытуемых. На рис. 15 приведены дифференциальные пороги испытуемого II, а на рис. 7 — его функция громкости (Viemeister, Bacon, 1988).

Там же (рис. 7, кривая 2) изображена функция громкости, продуцирующая дифференциальные пороги испытуемого II при $n=0.0505$. Хотя эти функции выровнены по началу и концу, их ход является существенно разным. Однако дифференциальные пороги испытуемого II могут быть получены и из среднечеловеческой функции громкости (1) при $n=0.087$ (рис. 7, кривая 1).

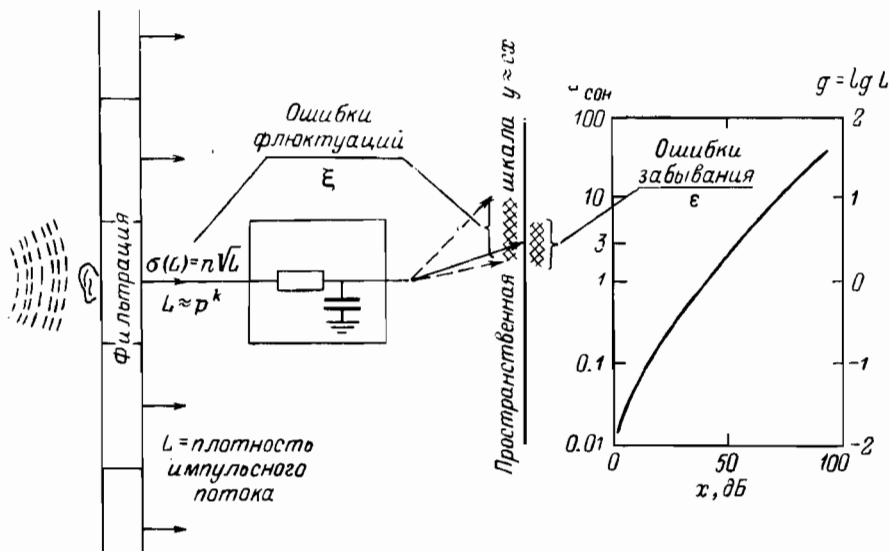


Рис. 16. Слуховая подсистема громкости для узкополосных сигналов.

Эти факты позволяют предполагать, что пропорциональность громкости и плотности импульсного потока в периферических отделах слуховой системы имеет место только в среднем. У отдельных индивидуумов громкость может быть непропорциональна плотности импульсного потока, от которой (а не от громкости) зависят дифференциальные пороги. Возможно, что зависимость плотности импульсного потока от УЗД у отдельных людей гораздо ближе между собой и к усредненной функции громкости, чем их индивидуальные функции громкости, измеренные психоакустическими методами.

Таким образом, слуховую подсистему громкости для узкополосных сигналов можно представить, как это изображено на рис. 16. Акустический сигнал расфильтровывается фильтрами спектрального анализатора внутреннего уха. В каждом частотном канале на периферии слуховой системы происходит модуляция продетектированным акустическим сигналом случайного потока нервных импульсов по плотности (т. е. кодирование возбуждения, или канальной громкости, плотностью импульсного потока). В центральных отделах слуховой системы осуществляются интегрирование во времени (вре-

менная суммация) и переход к кодированию громкости местом возбужденного нейрона в слуховой нервной сети (т. е. отображение громкости на пространственную шкалу, которая позволяет запомнить громкость). Последний этап — принятие решения о громкости.

Модуляционные пороги шумов. Известно, что зависимость дифференциальных порогов шумовых сигналов от уровня резко отличается от аналогичной зависимости для тонов. В случае шумов дифференциальные пороги несколько уменьшаются с ростом уровня при малых уровнях и перестают зависеть от уровня при средних и больших уровнях.

Модель позволяет объяснить этот факт следующим образом (Телепнев, 1979). При малых уровнях основное маскирующее дей-

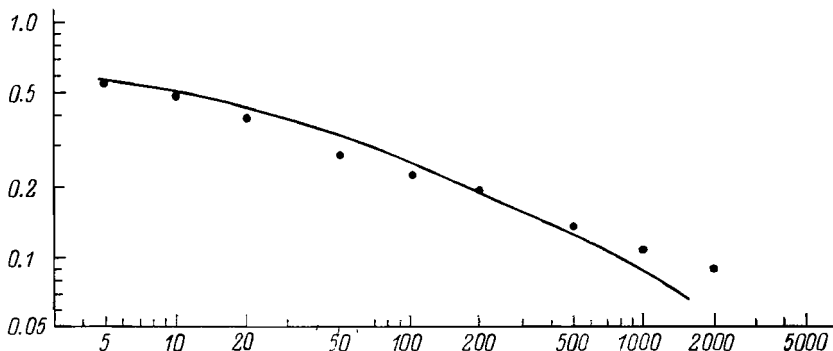


Рис. 17. Зависимость модуляционных порогов узкополосного шума от ширины полосы несущей.

По оси абсцисс — ширина полосы несущей Δf , Гц; по оси ординат — модуляционный порог m , точки — экспериментальные значения (по: Цвикер, Фельдкеллер, 1971); кривая — теоретическая зависимость, построенная по формуле (6).

ствие оказывают внутренние флуктуации импульсного потока, дифференциальные пороги уменьшаются. При средних и больших уровнях основное маскирующее действие оказывают собственные флуктуации огибающей шума, пропорциональные звуковому давлению; флуктуации импульсного потока, растущие как $\sqrt{L}$, теперь мало заметны. Поэтому дифференциальный порог $\Delta p/p$ перестает зависеть от уровня. Это приводит к следующему соотношению для модуляционных порогов узкополосного шума: $\Delta x_{ш}(x) = \sqrt{(\Delta x_{м}(x))^2 + a^2}$, где $\Delta x_{м}$ — модуляционный порог тона, определяемый формулой (4); a — константа.

На рис. 13 изображена теоретическая зависимость дифференциальных порогов от уровня ($a=2.7$) вместе с экспериментальными данными (Цвикер, Фельдкеллер, 1971) для шума с шириной полосы 200 Гц, с центральной частотой 1000 Гц.

Маскировка амплитудных модуляций шума флуктуациями его огибающей зависит также от частоты модуляции и от ширины полосы шума. Действительно, интегрирующие элементы слуха (рис. 10, 11, 16) выполняют роль фильтра нижних частот огибающей стимула.

Такой фильтр частично подавляет как полезную модуляцию (модуляционные пороги растут) при повышении ее частоты, так и флуктуации огибающей шума (модуляционные пороги уменьшаются) при расширении полосы шумовой несущей.

Уменьшение модуляционных порогов при расширении полосы шума демонстрируется экспериментальными результатами на рис. 17 (Цвикер, Фельдкеллер, 1971).

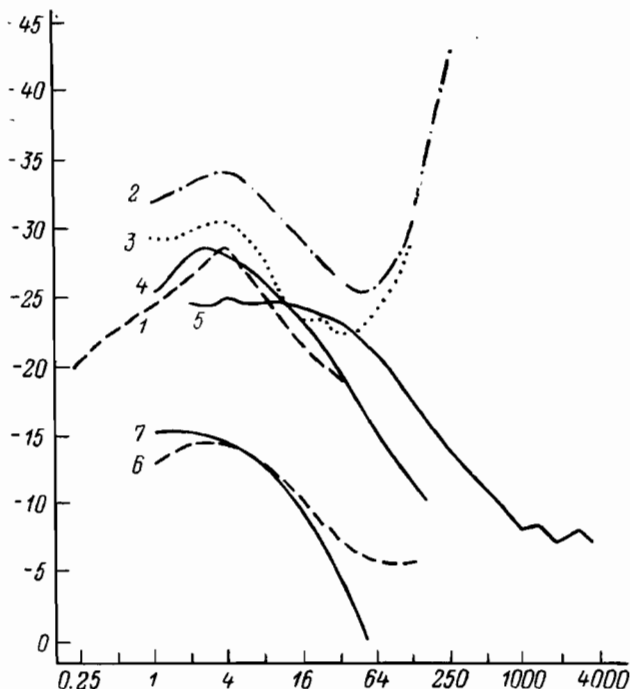


Рис. 18. Зависимость модуляционных амплитудных дифференциальных порогов от частоты модуляции.

По оси абсцисс — частота модуляции или частота биений $F_{\text{мод}}$, Гц; по оси ординат — пороговый коэффициент модуляции, дБ, для тональной несущей частотой 1 кГц; 1 — по: Riesz, 1928, при УЗД 50 дБ; 2 — по: Zwicker, 1952, при УЗД 60 дБ; 3 — по: Viemeister, 1979; для широкополосной шумовой несущей при УЗД 40 дБ; 4 — по: Цвикер, Фельдкеллер, 1971; 5 — по: Viemeister, 1979; 6 — по: Цвикер, Фельдкеллер, 1971, для шумовой несущей с центральной частотой 1 кГц и шириной полосы 200 Гц при УЗД более 30 дБ; 7 — теоретическая кривая, построенная по формуле (6).

Зависимость слухового обнаружения тональной модуляции от частоты модуляции исследована во многих работах. На рис. 18 показаны зависимости пороговых значений (в децибелах) коэффициентов модуляции тональной несущей по работам Риза (Riesz, 1928), Цвикера (Zwicker, 1952) и Вимайстера (Viemeister, 1979), а также шумовой несущей по работам Цвикера и Вимайстера от частоты модуляции. Эти зависимости можно рассматривать как частотные характеристики коэффициента передачи слуховой системы или каких-то ее подсистем для огибающей звукового сигнала.

Ранние измерения обнаруживают максимум передачи (минимальный порог) при частоте модуляции 4 Гц. Вимайстер предпринял ревизию этих результатов с использованием более строго контролируемой методики. Его результаты обнаруживают только очень слабое (примерно 1.5 дБ) повышение коэффициента передачи вблизи модулирующей частоты 4 Гц при синусоидальной несущей частоте 1 кГц. Если несущей является широкополосный шум, то частотная характеристика коэффициента передачи по огибающей представляет собой монотонную кривую, соответствующую интегрирующему звену с постоянной времени $\tau = 2.5$ мс.

Предполагая, что фильтр нижних частот, осуществляющий временную суммацию, представляет собой простое интегрирующее звено с постоянной времени τ , можно получить следующее выражение, в котором объединяется зависимость модуляционных порогов от УЗД x , частоты модуляции $\Omega = 2\pi F_M$ и ширины полосы шума $\Delta = 2\pi \Delta f$ (Телепнев, 1984).

$$m_{\text{ш}} = \sqrt{(1 + \tau^2 \Omega^2) (m^2(x) + a^2)}, \quad (6)$$

где

$$a = \sqrt{\frac{1}{2\tau\Delta} \left(\operatorname{arctg}(\tau\Delta) - \frac{1}{2\tau\Delta} \ln(1 + \tau^2 \Delta^2) \right)},$$

$m(x)$ — пороговый коэффициент модуляции, определяемый формулой (4).

С помощью этого выражения на рис. 17 и 18 построены теоретические кривые при $\tau = 20$ мс. Они удовлетворительно соответствуют экспериментальным данным Цвикера и Фельдкеллера, однако постоянная времени 20 мс сильно отличается от главной постоянной времени в моделях временной суммации (200 мс). Этот результат заставляет допустить возможность того, что слуховое обнаружение периодических амплитудных модуляций происходит не по суммарной громкости.

Рассмотрим с точки зрения обнаружения синусоидальной модуляции частотой 4 Гц схему временной суммации на рис. 11, Б с тремя каналами интегрирования. На выходе канала с максимальной постоянной времени $\tau = 200$ мс, которой соответствует верхняя граничная частота пропускания 0.8 Гц, сигнал с частотой модуляции будет подавлен. На выходе канала с минимальной постоянной времени ($\tau \approx 1$ мс) сигнал с частотой модуляции будет маскироваться помехами. Легче всего обнаружить сигнал модулирующей частоты 4 Гц в канале с постоянной времени $\tau \approx 20$ мс, которой соответствует верхняя граничная частота пропускания 8 Гц.

В связи с этим интересны исследования способности слуховой системы человека осуществлять более тонкий анализ модулирующей функции, в качестве которой была использована сумма двух синусоид (Дубровский, Тумаркина, 1970, 1972). С участием шести испытуемых были определены условия слышимости биений пары модулирующих синусоид. Оказалось, что в диапазоне модулирующих частот от 20 до 100 Гц биения в модуляции прослушиваются при условии,

что разность частот модулирующих тонов не превышает 7 Гц. При меньших модулирующих частотах полоса прослушивания биений становится меньше 7 Гц. Частотная область слышимости биений была неизменной при изменении частоты несущей в диапазоне от 250 Гц до 4 кГц, а также и для шумовой несущей в октавной полосе от 2.4 до 4.8 кГц. Таким образом, полоса восприятия биений модулирующей функции, названная авторами модуляционной критической полосой, равна примерно 7 Гц в широком диапазоне частот модуляции и не зависит от характера несущей.

Результаты работы соответствовали модели слухового анализа временной динамики звуковых сигналов, изображенной на рис. 19.

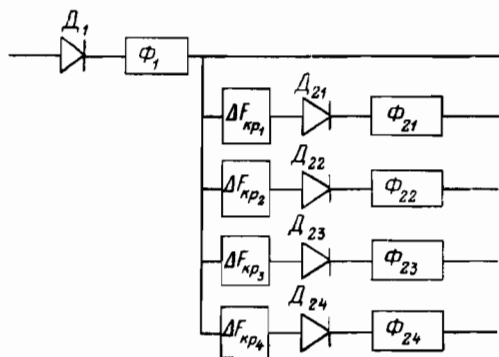


Рис. 19. Модель слухового анализа временной динамики акустических сигналов (по: Дубровский, Тумаркина, 1970).

Здесь D_1 — первый детектор, роль которого могут выполнять рецепторные клетки; Φ_1 — фильтр нижних частот с постоянной времени около 2 мс; ΔF_1 , ΔF_2 и т. д. — полосовые фильтры с шириной полосы, определяемой областью слышимости биений; D_{21} , D_{22} — вторые детекторы; Φ_{21} , Φ_{22} — фильтры нижних частот с постоянной времени $\tau \approx 20$ мс.

Дифференциальные пороги коротких сигналов. Рассмотрим экспериментальные результаты. На рис. 20 представлены для испытуемого I измеренные дифференциальные пороги коротких (5 мс) и длительных (500 мс) отрезков тона частоты 1000 Гц при различных уровнях звукового давления (Телепнев, 1984). Длительность паузы — 1 с. Испытуемый делал выбор: какой из двух сигналов громче. Дифференциальный порог определялся по психометрической функции как превышение уровня тестового сигнала над уровнем стандартного сигнала, которое испытуемый обнаруживал в 75 % случаев. Двое испытуемых, участвовавших в работе, показали сходные результаты.

Различия в величинах и ходе дифференцированных порогов длительных и коротких сигналов очевидны. Комментируя эти различия, можно сказать, что механизм временного интегрирования должен оказывать влияние и на слуховое обнаружение амплитудных различий коротких звуков, разделенных паузой. В частности, если

функция временной суммации (рис. 12) не зависит от УЗД, т. е. она имеет вид прямых, параллельных оси абсцисс, то функция громкости для сигнала продолжительностью t отличается от функции громкости длительного сигнала (рис. 7) сдвигом кривой вправо на величину S дБ, т. е. на величину суммации при длительности t .

Видимо, именно такая ситуация описана в работе Хеннинга и Псотки (Henning, Psotka, 1969), где получено, что дифференцированные пороги короткого и длительного сигналов одинаковы при равенстве их энергий.

Однако во многих случаях кривая функции громкости короткого сигнала имеет другую форму, чем аналогичная кривая для длитель-

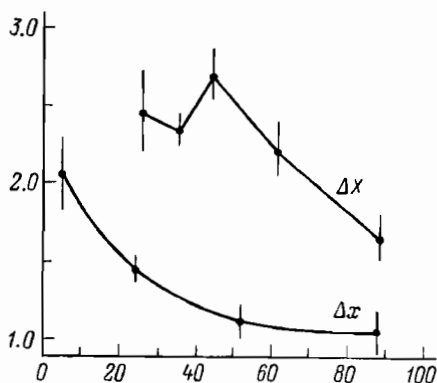


Рис. 20. Амплитудные дифференциальные пороги испытуемого I в экспериментах сравнения громкости сигналов, разделенных паузой, для тона 1000 Гц (по: Телепнев, 1984).

По оси абсцисс — УЗД тональных сигналов длительностью 5 и 500 мс, дБ; по оси ординат — дифференциальные пороги, дБ: Δx — сигналы длительностью 500 мс, ΔX — длительностью 5 мс. Вертикальными отрезками показана двойная стандартная ошибка ($\pm\sigma$). Функция громкости и функция временной суммации испытуемого I изображены на рис. 7 и 12 соответственно.

ного сигнала, а ранее мы видели, что громкость и крутизна хода функции громкости влияют на величину дифференциальных порогов. Этим влиянием удастся объяснить начальный участок кривой дифференциальных порогов коротких сигналов испытуемого I (рис. 20).

Более полная трактовка особенностей слухового обнаружения амплитудных различий коротких сигналов требует привлечения дополнительных данных (или предположений) о характере флюктуаций в слуховой подсистеме громкости (Телепнев, 1984).

Простой измеритель громкости. Рассматриваемая схема измерителя громкости (рис. 21) обсуждалась Цвикером (Zwicker, 1977).

Фильтр высоких частот на входе ФВЧ моделирует подъем порогов на низких частотах. Затем сигнал расфильтровывается гребенкой фильтров на критические полосы. В каждом частотном канале производится детектирование детектором Д и сглаживание фильтром низких частот ФНЧ с постоянной времени 2 мс, что соответствует сглаживанию при передаче слуховой информации по нейронным каналам.

Далее осуществляется логарифмическое преобразование, результатом которого является сигнал, пропорциональный уровню звукового давления в данном частотном канале.

Эти сигналы поступают на нелинейные преобразователи НП. Нелинейные преобразователи НП вместе с входным фильтром ФВЧ обеспечивают подъем порогов на низких частотах, ускоренное нарастание частичных громкостей при малых уровнях с последующим замедлением нарастания громкости при больших уровнях.

После нелинейных преобразователей НП сигналы частотных каналов поступают на нелинейный сумматор НС. Назначение нелинейного сумматора состоит в том, чтобы сформировать частотные характе-

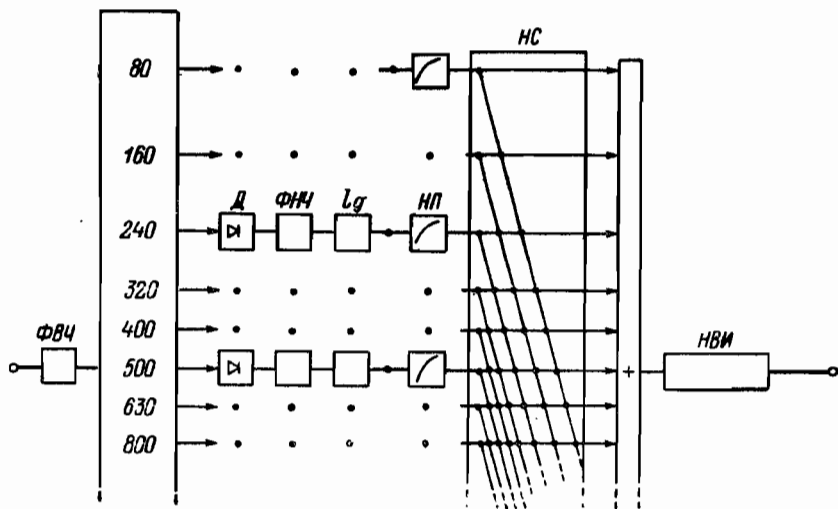


Рис. 21. Функциональная схема измерителя громкости (по: Zwicker, 1977).

Обозначения см. в тексте.

ристики спектральных каналов по образцу частотных характеристик спектрального анализатора слуха. Если фильтры, образующие фильтровую гребенку, имеют частотные характеристики, соответствующие характеристикам спектрального слухового анализатора, например такие, как описанные в разделе, посвященном громкости широкополосных сигналов (Карницкая, 1972), то нелинейный сумматор не нужен. Однако в аналоговых схемах такие свойства фильтров, как уменьшение наклона их частотных характеристик при больших уровнях, соответствующее, например, формулам (2), может оказаться проще реализовать посредством нелинейного сумматора. В фильтровой гребенке могут быть использованы и фильтры с частотными характеристиками, близкими к прямоугольным. В этом случае формирование частотных характеристик спектральных каналов, приближающихся к частотным характеристикам слухового анализатора, осуществляется подходящим нелинейным сумматором.

Таким образом, на выходе нелинейного сумматора образуются частичные громкости, соответствующие своим частотным каналам.

Все частичные громкости суммируются и подаются на нелинейный временной интегратор НВИ, который может представлять собой одну из схем, рассмотренных в разделе о временной суммации громкости.

* * *

Состояние изученности функциональных характеристик громкости на сегодняшний день позволяет создавать измерители громкости, пригодные для многих практических нужд. В то же время в области исследования слуховых механизмов подсистемы громкости остается много нерешенных вопросов. Остановимся на главных.

1. Исследования временной суммации громкости основываются хотя и на значительном по объему экспериментальном материале, но полученном разными методами, как правило в узких диапазонах экспериментальных условий и на разных группах испытуемых. По этим причинам расхождения экспериментальных результатов разных авторов плохо поддаются объяснению. Однако в общем можно сказать, что большинство результатов соответствует временному интегрированию нелинейной системой с большой постоянной времени: 100—200 мс и даже больше. Сопоставления различных методов измерения временной суммации, поиск и обоснование методов, адекватных объекту исследования, оценка структуры и параметров модели временной суммации остаются актуальными для исследования слуха.

2. Среди опубликованных экспериментальных исследований амплитудных дифференциальных порогов также встречаются противоречивые результаты, в частности для модуляционных порогов при высокочастотных несущих. Частотные зависимости по временной огибающей в слуховом анализе медленных изменений громкости не всегда удается объяснить механизмом временной суммации громкости. Например, зависимость модуляционных порогов от частоты модуляции требует низкочастотной фильтрации огибающей с постоянными времени на порядок меньше, чем в моделях временной суммации. Пока нельзя считать окончательно установленными связи между функцией громкости, временной суммацией и дифференциальными порогоми.

Слуховой анализ медленных амплитудных модуляций представляет собой по существу анализ изменений громкости во времени и, по современным представлениям, осуществляется подсистемой громкости. В то же время по мере увеличения частоты модуляции эта функция начинает выполняться подсистемой спектрального слухового анализа. Это свойство сцепленности различных структур и функций слуха усложняет их проявления и создает известные трудности при исследовании, которые делают невозможным изолированное изучение одной из функций.

1.3. ВЫСОТА ЗВУКА

В повседневной жизни человек сталкивается с огромным многообразием звуков — голосами человека и животных, шумами машин и механизмов, звуками музыкальных инструментов и т. п. Эти звуки с физической точки зрения могут значительно отличаться по своему спектральному составу, интенсивности, временному профилю, и для их точного физического описания требуется большое количество чисел; например, для музыкального тона — набор амплитуд и фаз гармоник; для стационарного шумового сигнала — набор чисел, характеризующих мощность шума на выходе системы параллельных фильтров, и т. п. Однако человеку для решения жизненно важных задач — обнаружения, распознавания и узнавания различных звуков — такое точное физическое описание не нужно и достаточно использовать обобщенные, а следовательно и экономичные, субъективные описания по характерным признакам звуков. Несколько таких признаков обозначаются общим термином «высота».

Дадим наиболее распространенное определение понятия «высота». Высота звука есть субъективное качество слухового ощущения, позволяющее располагать звуки по шкале от низких до высоких. Она зависит главным образом от частоты, но также от интенсивности и длительности звука.*

Хотя исследования высоты насчитывают уже многолетнюю историю, многие аспекты этой проблемы до недавнего времени оставались невыясненными (Люблинская, 1972; de Boer, 1976; Plomp, 1976; Позин и др., 1978; Колоколов, 1985).

В данном разделе будет рассмотрена только часть вопросов, относящихся к данной проблеме, а именно:

- высота простого (чистого) тона;
- дифференциальные пороги по высоте;
- высота сложного тона;
- модели высоты.

1.3.1. МЕХАНИЗМЫ ОЦЕНКИ ВЫСОТЫ ЧИСТОГО ТОНА

Вопрос о высоте чистого (длительного синусоидального) тона интересует ученых со времен Галилея. Исторически существуют две конкурирующие гипотезы (теории) о способе кодирования высоты чистого тона в слуховой системе: временная теория, основанная на предположении, что слуховая система отслеживает временную периодичность стимула и использует эту информацию для формирования высоты, и спектральная теория (теория места), основанная на допущении, что ухо действует как спектральный анализатор, причем каждый чистый тон возбуждает ограниченную область основной

* Это определение высоты, как будет видно из дальнейшего, годится только для полосовых шумов и чистых тонов: сложные тоны, кроме собственно высоты, характеризуются еще и тональностью.

мембраны улитки. Против временной теории свидетельствуют различные аномалии высоты тона, т. е. те случаи, когда высота не является монотонной и однозначной функцией частоты. К ним относятся: различие высот одного и того же тона на левом и правом ухе (бинауральный диплакузис); сдвиг высоты с ростом звукового давления тона и сдвиг высоты при маскировке (Burns, 1982).

Рассмотрим эти аномалии подробнее. Результаты многих авторов, обобщенные Бернсом (Burns, 1982), показывают незначительное (до 4 %), но достоверное изменение высоты тона при изменении звукового давления на 80 дБ, причем при частотах ниже 1 кГц наблюдается

переоценка высоты с ростом звукового давления, а при частотах выше 1 кГц — ее недооценка («правило Стивенса»). Изменения характеризуются большими индивидуальными различиями как в величине сдвига высоты, так

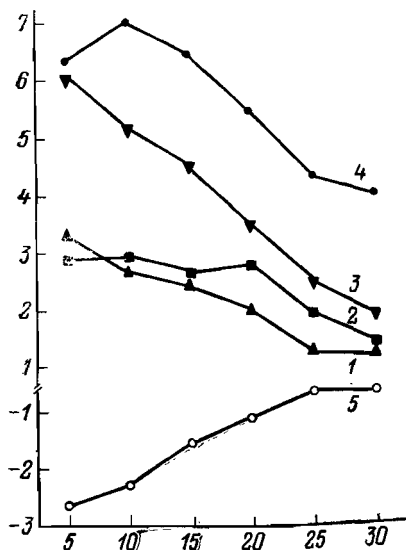


Рис. 22. Сдвиги высоты чистого тона при маскировке (по: Hesse, 1987).

По оси абсцисс — разность уровней тестового тона и порога маскировки $L_{T-м}$, дБ; по оси ординат — относительный сдвиг высоты тона $V_{\alpha} = (f_{\text{сер}} - f_T) / f_T$, %. Усредненные данные для 5 испытуемых. Для каждого испытуемого уровень маскировки был на 40 дБ выше порога слышимости. Средние частоты треть-октавных шумов $f_{ш}$ и частоты тестовых тонов f_T имели следующие сочетания: 1 — $f_{ш} = 315$ Гц, $f_T = 700$ Гц; 2 — $f_{ш} = 900$ Гц, $f_T = 1500$ Гц; 3 — $f_{ш} = 2800$ Гц, $f_T = 5000$ Гц; 4 — $f_{ш} = 2000$ Гц, $f_T = 3300$ Гц, 5 — $f_{ш} = 315$ Гц, $f_T = 250$ Гц.

и в его направлении. «Правило Стивенса» может быть объяснено как нелинейностью базилярной мембраны, так и особенностями импульсации в слуховом нерве. Так, нелинейность, наблюдавшаяся Роде (Rhode, 1971) при измерении смещений базилярной мембраны у обезьяны, может быть причиной сдвига максимума смещений высокочастотных тонов к основанию улитки и низкочастотных тонов (ниже 1 кГц) — к вершине улитки, с ростом звукового давления.

Третья аномалия высоты чистого тона заключается в сдвиге высоты тона при действии различных маскеров — чистых тонов, сложных тонов и различных шумов, предъявляемых одновременно с тестовым тоном (Webster et al., 1952; Webster, Muerdter, 1965; Terhardt, Fastl, 1971; Stoll, 1985). В зависимости от частоты и звукового давления тестового тона и маскера высота может измениться до 15 %. В опытах Столла (Stoll, 1985) сдвиг высоты чистых тонов 600, 800 и 1000 Гц измерялся при действии шума, прошедшего через фильтр нижних частот с частотой среза 600 Гц и спадом спектра шума к высоким частотам 48 дБ/окт. Было найдено, что при частотах 600 и 800 Гц этот сдвиг имеет наклон в пределах $0.54 \div 0.60$ % на 10 дБ изменения УЗД шума. При частоте 1000 Гц вследствие большей удаленности

по шкале частот сигнала от маскира сдвиг составляет всего 0.3 % на каждые 10 дБ изменения УЗД шума.

Наиболее полно сдвиги высоты под влиянием различных тональных и шумовых маскеров исследованы в работе Гессе (Hesse, 1987). Измерены сдвиги высоты тонов с частотами от 250 до 5000 Гц при действии в качестве маскеров чистых тонов и широкополосных равномерно маскирующих шумов и 1/3-октавных шумов с различными центральными частотами. Пример полученных результатов приведен на рис. 22. Сдвиг высоты, характеризуемый как

$$\nu_M = (f_{cp} - f_T)/f_T,$$

где f_T — частота тестового тона, f_{cp} — частота тона сравнения, равно-высокого тестовому тону, может достигать 7 % при маскировке узкополосным шумом, лежащим ниже частоты тестового тона, и 3 % при расположении тестового тона ниже полосы шума. Если бы была верна временная теория высоты, т. е. высота полностью определялась бы периодичностью нервных залпов, отражающих период тона на частотах выше 4÷5 кГц, то сдвигов (аномалий) высоты, т. е. достоверных различий между периодичностью нервных разрядов и периодом тона, не должно было быть.

Таким образом, временная теория высоты не может дать удовлетворительного объяснения аномалий высот чистого тона, а теория места эти явления объясняет. Однако временная теория во многих других отношениях хорошо согласуется с результатами психоакустических и нейрофизиологических экспериментов, о чем пойдет речь ниже при рассмотрении высоты сложных звуков и моделей высоты.

С другой стороны, даже для чистых тонов наблюдаются явления, не объяснимые с позиций теории места. Так, при прослушивании чистого тона с частотой f_T вместе с шумом при малых отношениях сигнал/шум возникает высота, соответствующая частотам субгармоник f_T/m , где $m=2, 3, 4$. Например, если $f_T=1000$ Гц, то частоты субгармоник могут равняться 500 Гц ($m=2$), 330 Гц ($m=3$), 250 Гц ($m=4$) и т. д. (Houtgast, 1976). Такой результат трудно объяснить с позиций теории места, поскольку никаких максимумов колебаний на частотах субгармоник нет, Хаутгаст (Houtgast, 1976) считает, что высоты субгармоник возникают и при больших отношениях сигнал/помеха, и при действии тонов, состоящих из многих гармоник (сложных тонов). Но в этом случае высота субгармоники, будучи слабо выраженной, не привлекает достаточного внимания испытуемого, тогда как основная частота сложного тона, независимо от того, присутствует она физически в сложном тоне или нет, выражена гораздо отчетливее. Данный результат свидетельствует также о возможном влиянии громкости звука на весовые коэффициенты, характеризующие высоты основной гармоник и субгармоник: снижение громкости тона повышает вес субгармоник и понижает вес основной частоты. Более полно вопрос о роли субгармоник в восприятии высоты сложных звуков будет рассмотрен ниже.

1.3.2. ШКАЛИРОВАНИЕ ВЫСОТЫ ТОНА

Количественно высоту звука характеризуют двумя способами: либо частотой тона, имеющего высоту, совпадающую, по оценкам слушателей, с высотой оцениваемого звука, либо методами психофизического шкалирования (Luce, Galanter, 1963; Галунов, 1970). При применении одного из таких методов — метода «деления пополам» (Stevens, Volkman, 1937) — слушателям предъявляли тон фиксированной и переменной частоты и просили их подобрать такую частоту, чтобы высота одного из стимулов оказалась вдвое ниже, чем высота тона с фиксированной частотой. Единицу высоты называли

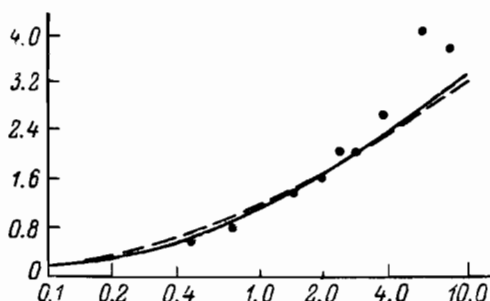


Рис. 23. Шкала высоты (по: Zwislocki, 1965).

По оси абсцисс — частота тона, кГц; по оси ординат — высота $P(f)$, тысячи мел. Сплошная линия и точки получены методом «прямого численного шкалирования», прерывистая линия рассчитана по дифференциальным порогам по высоте.

«мел», причем тону 1000 Гц с уровнем 40 дБ над порогом слышимости приписали высоту 1000 мел.

Шкалы высот для чистых тонов были получены и другими методами (Галунов, 1970). Например, слушателей просили приписать высоте определенное число (прямое численное шкалирование). При надлежащем определении точки отсчета такие оценки оказываются совместимыми с оценками шкалы высот по методу «деления пополам» (Stevens, Volkman, 1937).

Вид функции высоты $P(f)$ (рис. 23) зависит от многих факторов: применяемой методики измерений — «деление пополам», «прямое численное шкалирование», «уравнивание высотных интервалов» (Harris, 1960), наличия дополнительного тона, отмечающего «нуль» высотной шкалы (Stevens, Volkman, 1937). Почти логарифмический характер частотной зависимости высоты $P(f)$ можно объяснить на основе теории места.

1.3.3. ТОНАЛЬНОСТЬ ЗВУКА

Кроме приведенного выше определения высоты, которое ставит в соответствие звуку только одно число — высоту в мелах (одномерная шкала Стивенса), имеется и другое определение, по которому тон должен характеризоваться, кроме собственно высоты,

еще и хроматичностью, или музыкальной тональностью (двумерная шкала). Тональность проявляется, в частности, в субъективном сходстве тонов, отличающихся на одну или несколько октав (Теплов, 1947). Тональность характерна для периодических звуков, тогда как шумовые звуки не имеют этого качества.

Существуют две конкурирующие гипотезы о причинах слухового сходства тонов, отличающихся, например, на октаву (Filling, 1958; Shepard, 1964; Moore, 1972; Pollack, 1978a; Demany, Armand, 1984). В соответствии с первой гипотезой чувство гармоничности музыкального интервала является внутренним генетически обусловленным

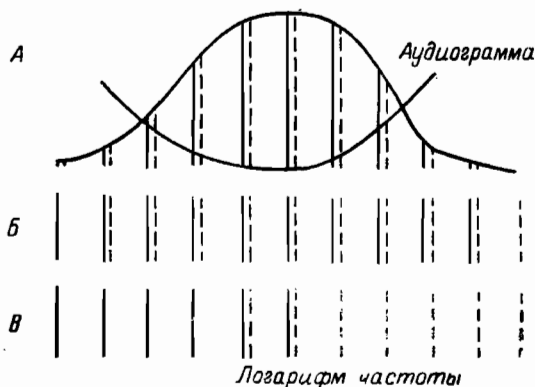


Рис. 24. Демонстрация цикличности высоты.

А — стандартный (сплошные линии) и тестовый (прерывистые линии) звукоярд из 10 гармоник (по: Shepard, 1964) и аудиограмма человека; Б — один из вариантов звукоярд с постоянными амплитудами гармоник (по: Pollack, 1978a); В — два звукоярд по 6 гармоник в каждом с двумя близко расположенными гармониками (по: Ritsma, 1970).

свойством слуховой системы. По второй гипотезе чувство гармонии музыкальных интервалов приобретает человеком под влиянием «акустической» среды, особенно звуков музыки и гласных звуков речи. В настоящее время психофизические данные говорят в пользу второй гипотезы, однако полной ясности в этом вопросе еще нет. Так, опыты с 3-месячными детьми (Demany, Armand, 1984) показали, что хотя у них имеется различие высоты звуков, отличающихся на октаву, тем не менее чувствительность к частотным сдвигам на октаву была заметно ниже, чем к сдвигам на большие или меньшие интервалы.

Шепард (Shepard, 1964) продемонстрировал возможность немонотонности роста высоты с частотой. Он синтезировал стандартный сигнал, состоящий из 10 гармоник (сплошные линии на рис. 24), и тестовый сигнал, также состоящий из 10 гармоник (прерывистые линии на рис. 24). Амплитуды двух наборов гармоник изменялись по колоколообразной кривой (рис. 24, А), причем амплитуды самых низких и высокочастотных гармоник были ниже порога слышимости. При повышении частоты тестового звукоярд на величину, не превышающую пол-октавы, высота комплекса возрастает (в соответствии со

шкалой Стивенса), а при дальнейшем увеличении частот звукоряда (с пол-октавы до октавы) высота понижается (нарушение монотонности шкалы высот). При сдвиге частот звукоряда ровно на октаву высота гармонического звукоряда становится такой же, как и до начала сдвига, поскольку, за исключением неслышимых — самой низкой и самой высокой гармоник, начальный и конечный звукоряды тестового сигнала совпадают. Таким образом, высота меняется циклично, причем период изменения равен октаве. Поллак (Pollack, 1978a) повторил опыт Шепарда и выявил, что среди различных факторов — огибающая звукоряда, число гармоник, частота 1-й гармоники звукоряда и т. д. — наибольшее влияние на выраженность циклической «высоты Шепарда» оказывает число близкорасположенных компонент стандартного и тестового звукорядов (рис. 24, Б, В). В исследовании Поллака это число монотонно менялось, т. е. два звукоряда имели одинаковое число гармоник, но близко (по частоте частот) могли последовательно располагаться следующие гармоники: последняя стандартного и первая тестового, две последние стандартного и две первые тестового (рис. 24, В). Было показано, что «высота Шепарда» еще отсутствует при 5 близкорасположенных гармониках и максимальна, когда все гармоники звукорядов оказываются близкорасположенными на шкале частот.

Эти результаты тесно связаны с проблемой второго, кроме собственно высоты, субъективного качества звука — его тональности, с циклической зависимостью этого качества от частоты.

1.3.4. РАЗЛИЧИЕНИЕ ВЫСОТЫ ЧИСТЫХ ТОНОВ

Человеку важно не только слышать звуки и оценивать их субъективные качества, но и различать звуки между собой. Умение различать минимальные изменения в параметрах звуковых сигналов — амплитуде, частоте, фазе, длительности, форме спектра и т. п. — характеризуют при помощи разностных или дифференциальных порогов слуха.

Разностным порогом по частоте для данного слушателя называют минимальное (положительное или отрицательное) приращение частоты Δf , воспринимаемое как едва заметное изменение высоты тона. Дифференциальным порогом по частоте (ДПЧ) называют отношение минимального приращения частоты Δf к частоте f_t , для которой измеряется разностный порог, т. е. $\text{ДПЧ} = \Delta f / f_t$. Сводку работ, посвященных измерениям ДПЧ, можно найти в монографии (Filling, 1958).

ДПЧ зависят от многих факторов: частоты, длительности тона, уровня ощущения (превышения УЗД тона над порогом его слышимости), начальной фазы тонального импульса. ДПЧ сложным образом зависит от частоты тона f_t . Данные Мура и Гласберга (Moore, Glasberg, 1985) показаны на рис. 25, где дается также их сравнение с предсказаниями модели Сруловица и Голдстейна (Srulovicz, Goldstein, 1983). Видно, что с ростом частоты до 0.5 кГц ДПЧ сначала падает. В этом низкочастотном диапазоне приблизительно постоян-

ным оказывается разностный порог по частоте $\Delta f_{\text{пор}} = 2.5$ Гц. В диапазоне частот от 0.5 до 4 кГц приблизительно постоянен ДПЧ, равный (0.2÷0.4) %. При частотах выше 4 кГц ДПЧ резко возрастает. ДПЧ понижается по мере увеличения длительности тональных посылок (Лян Чжи-ань, Чистович, 1960; Моог, 1972, 1973; Позин и др., 1978). Стабильное ДПЧ достигается приблизительно к 200 мс.

Мур (Моог, 1972), используя методику 2-альтернативного вынужденного выбора, измерил на 3 испытуемых ДПЧ в диапазоне частот тонов f_T от 250 до 8000 Гц и в диапазоне длительностей тонов T от 6.25 до 2000 мс. Результаты, сходные для всех испытуемых, показали, что произведение $\Delta f_{\text{пор}} T$, где Δf — разностный порог при малых T , падает ниже 0.24, причем наименьшее значение $\Delta f_{\text{пор}} T = 0.05$.

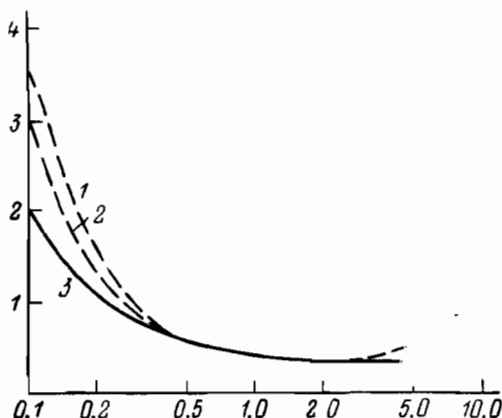


Рис. 25. Дифференциальные пороги по частоте (по: Линдсей, Норман, 1974).

По оси абсцисс — частота тона, кГц; по оси ординат — ДПЧ, %. 1 — кривая плотности нейронов вдоль базиллярной мембраны; 2 — дифференциальные пороги по частоте; 3 — кривая, соответствующая постоянному расстоянию вдоль базиллярной мембраны.

Опыты с посылками тона, которые еще сохраняют высотные свойства, показали (Позин и др., 1978), что изменения высоты замечаются при длительностях, соответствующих 10.6 и 2 периодам тона 1500 Гц; соответствующие разностные пороги $\Delta f_{\text{пор}}$ составили 16, 26 и 30 Гц, а произведения $\Delta f_{\text{пор}} T$ равнялись 0.11, 0.10 и 0.04, что близко к данным Мура (Моог, 1972).

Замечено, что ДПЧ меньше, если посылки чистого тона подаются слушателю всегда с одной и той же фазы (Позин и др., 1978).

Если сопоставить две кривые: зависимость ДПЧ от частоты и расстояние между максимумами колебаний на базиллярной мембране для двух сравниваемых тонов, то получим хорошее совпадение при высоких частотах и худшее — при низких. Однако, как и в случае самой высоты, необходимо учитывать распределение волосковых клеток по мембране. Если модифицировать кривую ДПЧ в функции частоты с учетом плотности распределения нейронов, то соответствие станет удовлетворительным и при низких частотах (рис. 25). Человек может улавливать различие между двумя тонами по высоте, если

между максимумами колебаний на мембране «укладываются» приблизительно 52 нейрона.

Делались попытки по зависимости разностных порогов $\Delta f(f_T)$ от частоты f_T рассчитать шкалу высот $P(f)$ (Zwislocki, 1965). При расчете принималось, что субъективное расстояние по шкале высот $\Delta P(f)$ при изменении высоты на значение разностного порога при данной частоте постоянно, т. е. $\Delta P(f) = \text{пост.}$, во всем слышимом диапазоне. Полагая, что функция высоты непрерывна, можно получить

$$\Delta P = \frac{dP}{df} \Delta f.$$

Отсюда $dP = (\Delta P / \Delta f) df$; интегрируя по частоте от нижней границы слухового диапазона f_n , получим с учетом того, что $\Delta P = \text{пост.}$,

$$P = \int_{f_n}^f \frac{\Delta P}{\Delta f} df = \Delta P \int_{f_n}^f \frac{df}{\Delta f(f)}.$$

Если функция $\Delta f(f)$ известна, то можно вычислить функцию $P(f)$ (рис. 23, *прерывистая кривая*). Как видно, совпадение хорошее. Однако из этого факта нельзя сделать окончательный вывод о равенстве субъективных расстояний, соответствующих разностному порогу, во всем диапазоне слышимых частот. В самом деле, выше отмечалось наличие большого разброса оценок высоты как для одного и того же испытуемого, так и между испытуемыми. В данном случае шкала высот получена на одной группе испытуемых, а разностные пороги на другой. Следует иметь в виду также, что при расчете можно подбирать два независимых параметра, ΔP и f_n .

Перейдем теперь к обсуждению проблемы высоты сложных звуков.

1.3.5. ВЫСОТА СЛОЖНЫХ ЗВУКОВ

Сложными мы будем называть звуки со спектром, отличным от спектра одиночного чистого тона. Сюда мы отнесем звуки, состоящие из двух чистых тонов, музыкальные тоны, периодические последовательности импульсов, амплитудно- и частотно-модулированные сигналы, а также различные шумы. Проблема высоты сложных звуков в последние 20 лет привлекала исключительное внимание исследователей. В ней сфокусировались многие важные аспекты слухового анализа: дуализм частотной и временной обработки, форма частотной характеристики слухового фильтра, происхождение и роль нелинейности, взаимоотношение центрального и периферического в слухе и др. Однако было бы неправильно остроту этой проблемы относить целиком к нашему времени. Уже в XIX в., как следует из работ выдающихся ученых того времени — Зеебека, Ома, Гельмгольца, Релея, Вундта и др., — проблеме высоты сложного звука уделялось много внимания. Пожалуй, ни в какой другой области психоакустики не возникало столько противоречивых гипотез, теорий, интерпретаций результатов опытов, как в проблеме высоты сложного звука.

Приведем определение высоты, данное в «Международном электро-техническом словаре» для сложного (музыкального) тона: «Высота тона есть качество слухового ощущения, которое определяет положение звука на музыкальной шкале. Высота тона зависит главным образом от частоты звукового стимула, но также и от формы волны и громкости. Она может быть выражена через частоту чистого тона той же громкости, который слушатели со средним нормальным слухом оценивают как занимающий то же положение на музыкальной шкале, что и данный звук».

Главное сходство в восприятии высоты чистых и сложных тонов заключается в так называемом аналитическом способе восприятия сложного тона, когда разрешаемые слуховой системой по частоте компоненты сложного звука «выслушиваются» отдельно, т. е. им приписываются высоты, близкие к тем, которые имеют одиночные чистые тоны с частотами, равными частотам компонент. Основное же различие состоит в возможности слитного слухового восприятия сложного тона. Такой способ восприятия получил название синтетического. Он, в частности, ответствен за восприятие высоты остатка.

Явление остатка (residue). В 1841 г. Зеебек (Seebeck, 1841) выполнил изобретательные опыты с акустической сиреной. Продувая воздух через одну или несколько трубок, расположенных перед отверстиями во вращающемся диске, он получал различные периодические звуки. Если угловое расстояние между отверстиями на диске было постоянным, то автор слышал тоны, сдвиги тонов на октаву и т. п.

Ом (Ohm, 1843), анализируя опыты Зеебека, предположил, что в звуке сирены кроме основной частоты содержатся и более высокие гармоники и что человеческое ухо способно производить спектральный анализ по Фурье, т. е. разлагать сложное колебание на составляющие его синусоидальные компоненты. Таким образом, по идее Ома, различные высоты в сложном звуке определяются в слуховой системе реальными синусоидальными колебаниями. Последнее предположение известно как акустический закон Ома.

Однако Зеебек в дальнейшем усложнил опыты с сиренами, введя неодинаковые угловые расстояния между отверстиями в диске, и обнаружил, что во всех случаях тон, соответствующий основной частоте, гораздо громче, чем более высокие гармоники, что не соответствует соотношению амплитуд основной и более высоких гармоник в спектре Фурье. Зеебек полагал, что гармоники каким-то образом «усиливают» громкость основного тона.

Флетчер (Fletcher, 1924) вслед за Зеебеком изучал случаи, когда основная частота музыкального тона физически в спектре тона вообще не присутствовала. Систематические исследования высоты сложных тонов с отсутствующей основной частотой или даже несколькими нижними гармониками были начаты Схоутоном (Schouten; 1938, 1940a, 1940b, 1940c).

Схоутен понимал, что сам факт слышимости основной частоты сложного тона с отсутствующими нижними гармониками еще не

давал ответа на вопрос, чем физически определяется восприятие основной частоты — частотным интервалом между соседними гармониками или временным профилем сложного колебания. Для выяснения этого вопроса Схоутен (Schouten, 1940) рассмотрел высоту последовательности коротких однополярных импульсов (рис. 26, А), разделенных интервалами $\Delta t = 2.5$ мс. Частота повторения этих импульсов равна $1/\Delta t = 400$ имп./с. Испытуемые слышали в таком сигнале четко выраженную высоту, соответствующую частоте 1-й гармоники этой последовательности, т. е. $1/\Delta t = 400$ Гц (рис. 26, Б). Если теперь изменить полярность каждого второго импульса (рис. 26, В), то период новой последовательности станет вдвое большим и равным

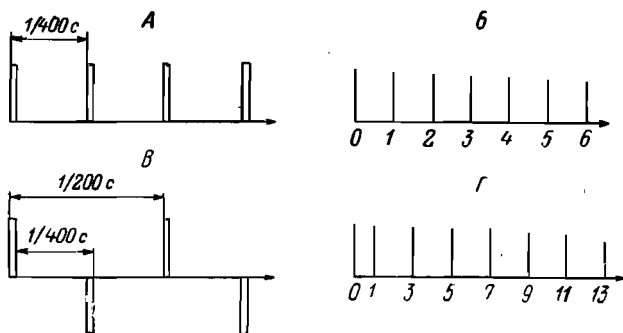


Рис. 26. Последовательности акустических импульсов и их спектры (по: Schouten, 1940b).

А — последовательность однополярных импульсов и Б — ее спектр Фурье; В — последовательность разнополярных импульсов и Г — ее спектр Фурье. По оси абсцисс на А и В — время, на Б и Г — номер гармоники.

$2\Delta t$, т. е. 5 мс, а частота основной гармоники станет вдвое меньшей и равной $1/2\Delta t$, т. е. 200 Гц.

Частоты гармоник в последовательности однополярных импульсов будут равны $n/\Delta t$, где n — номер гармоники, а частоты гармоник в последовательности разнополярных импульсов будут равны $(2n-1)/2\Delta t$, т. е. спектр содержит только нечетные гармоники (рис. 26, Г). Частотный интервал между гармониками в обоих случаях будет одинаковым и равным $1/\Delta t$, т. е. 400 Гц.

Схоутен обнаружил, что вторая последовательность имеет слабо выраженную высоту, соответствующую частоте 200 Гц. Эта низкая высота была приписана периоду временного профиля (тонкой временной структуры) сложного колебания, создаваемого набором гармоник в некоторой области базилярной мембраны (Schouten, 1940c). Синтетический слуховой образ, создаваемый при прослушивании верхних гармоник и имеющий высоту, соответствующую высоте основной гармоники, и резкий тембр, Схоутен назвал остатком (residue). Если основная частота сложного тона физически присутствовала в спектре сигнала, то остаток и основная частота тона слышались одновременно и могли быть различимы по тембру (Schouten, 1970).

Явление остатка подтверждало мнение Зеебека о вкладе верхних гармоник в высоту основной частоты, только в действительности гармоники не «усиливали» высоту основной гармоник, а создавали другое субъективное качество — высоту остатка.

В последующие годы было высказано много различных гипотез формирования высоты остатка на основе двух основных теорий слухового кодирования высоты — спектральной и временной.

Ликлайдер (Licklider, 1954) считал наиболее важным признаком резидуальности профиль временной огибающей сложного звука. Однако эта возможность была поставлена под сомнение результатами такого опыта (De Boer, 1956). Амплитудно-модулированный тон (АМТ) с частотой несущей $f=2000$ Гц и частотой модуляции $g=200$ Гц, спектр которого состоит из составляющих f и $f \pm g$, т. е. 1800, 2000 и 2200 Гц, создает высоту остатка, соответствующую частоте тона 200 Гц. В определенных пределах изменения только частоты несущей высота остатка не изменяется. Изменение происходит, когда частоты 3 компонент АМТ одновременно смещаются на одно и то же значение. Например, когда частоты увеличиваются на 50 Гц, т. е. становятся равными 1850, 2050 и 2250 Гц, высота остатка становится соответствующей частоте тона не 200 Гц, а 205 Гц. Это явление получило название «первого эффекта сдвига высоты» (De Boer, 1956; Schouten, 1940c). Отсюда следует, что профиль временной огибающей не имеет отношения к высоте остатка, так как частота огибающей остается 200 Гц независимо от сдвига частот f и $f \pm g$. К вопросу о механизме первого эффекта сдвига высоты мы вернемся ниже.

Против точки зрения, что высота остатка определяется профилем огибающей во времени, говорят и результаты опытов с узкополосными шумами с «волнистым» спектром. Такие стимулы получают сложением (или вычитанием) исходного шума с его копией, задержанной на время — τ . При их восприятии отчетливо выделяется высота звука, соответствующего частоте $1/\tau$, однако никакой периодической «огибающей» такому сигналу приписать нельзя.

Высота остатка для непериодических стимулов; первый и второй эффекты сдвига высоты. В повседневной жизни человек может слышать одновременно несколько сложных тонов. При этом слуховая система должна определять, какие из одновременно слышимых частотных компонент принадлежат данному сложному тону. Один из путей достижения этой цели — использование известной идеи «фильтра гармоник».

Частотная компонента только тогда считается принадлежащей данному сложному тону (гармоническому звукоряду), когда она «проходит» через «фильтр гармоник», т. е. если ее расстройка не превосходит некоторого порога.

Показано (Moore, Glasberg, 1985), что гипотетический «фильтр гармоник» не является прямоугольным, так как при расстройке частоты одной из гармоник звукоряда происходит не скачкообразный, а постепенный сдвиг высоты остатка (рис. 27). Другое возможное объяснение плавности сдвига высоты остатка — наличие «вну-

треннего частотного шума» в «фильтре гармоник», приводящего то к попаданию гармоник внутрь фильтра, то к непопаданию, причем с ростом расстройки $\Delta f/f$ «внутренний шум» возрастает.

Таким образом, высота сложного тона при расстройке частоты одной из гармоник до 3 % плавно возрастает, что говорит о том, что слуховая система приписывает некоторую высоту и непериодическому сигналу (рис. 27). При дальнейшей расстройке $\Delta f/f$ сдвиг высоты уменьшается, по-видимому вследствие «исключения» расстраиваемой гармоник из анализа (из «своего коллектива» гармоник).

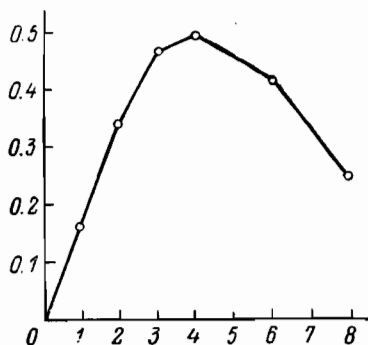


Рис. 27. Сдвиг высоты сложного звука при расстройке частоты одной из гармоник в его спектре (по: Moore, Glasberg, 1985).

По оси абсцисс — относительная расстройка Δf частоты n -й гармоники f_n ; $\Delta f/f_n$, %; по оси ординат — относительный сдвиг высоты основного тона, %.

Сдвиги высоты негармонических звуко-рядов изучались ранее де Буром (De Boer, 1956, 1976). Автор применял звуко-ряд из семи компонент вида $f \pm n \cdot g$, где f — частота несущей, $1/g$ — период модуляции, $n=0, 1, 2, 3$. При $f=2000$ Гц и $g=200$ Гц звуко-ряд был гармоническим. Слушатели приписывали ему высоту, соответствующую основной частоте звуко-ряда 200 Гц. При изменении f происходило отклонение высоты от исходного значения (рис. 28). Так, при $f=2030$ Гц высота звука соответствовала высоте чистого тона 205 Гц, хотя эта частота не являлась уже основанием гармонического звуко-ряда. Как видно из рис. 28, при $f/g=10.5$ наблюдается неоднозначность восприятия высоты: слушатели воспринимали одновременно высоту, соответствующую как 192 Гц, так и 212 Гц.

Проанализировав высотные сдвиги при изменении g от 100 до 400 Гц, де Бур пришел к заключению, что сдвиг высоты может быть описан соотношением

$$\Delta P = \frac{1}{n} f - g,$$

где n — гармонический номер несущей частоты f , а ΔP — сдвиг частоты равновысотного тона. Экспериментальные значения высотных сдвигов ΔP^* оказались больше, чем ΔP . Значения высотных сдвигов ΔP получили название первого эффекта сдвига высоты, а значения разности $P^* - P$ — второго эффекта сдвига высоты.

Де Буром (De Boer, 1976) рассмотрены два возможных объяснения наблюдаемых сдвигов высоты с позиций временной и спектральной гипотез слуховой обработки. При больших отношениях f/g , когда соседние синусоидальные компоненты сложного звуко-ряда попадают внутрь одного и того же слухового фильтра, главным механизмом выделения высоты может быть только временной, основанный на изме-

рении временных интервалов между пиками во временном профиле несущей (рис. 29). Наличие первого эффекта сдвига высоты, а также ее неоднозначность при $g=10.5$ объясняются в этом случае несовпадением периода волны и интервалом между главными пиками во временном профиле волны.

При малых отношениях f/g , когда соседние компоненты звукоряда попадают в разные слуховые фильтры, главным механизмом оказывается спектральный, в данном случае уже упоминавшийся «фильтр гармоник», действие которого для негармонических звукорядов сводится к нахождению такой основной частоты f_0^* , гармоники которой по некоторому критерию максимально близки составляющим исходного негармонического звукоряда. Данный спектральный механизм «приписывает» к этому звукоряду высоту, соответствующую высоте тона с основной частотой f_0^* . Так, звукоряд частот $f_n=630, 830, 1030, 1230, 1430, 1630$ и 1830 Гц, полученный по формуле $f_n=n f_0^* + 30$ Гц, где $n=3, 4, \dots, 8$, а $f_0^*=200$ Гц, наиболее близок по среднеквадратичному критерию Δ гармоническому звукоряду с основной частотой $f_0^*=205$ Гц (615, 820, 1025, 1230, 1435, 1640 Гц). Значение критерия Δ определяется в данном случае как

$$\Delta = \min \sum_{k=3}^8 [k f_0^* - (k f_0 + 30 \text{ Гц})]^2.$$

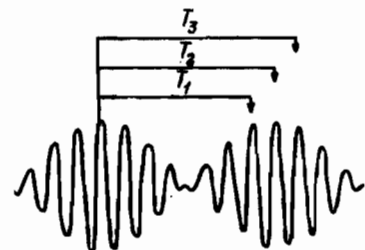


Рис. 29. Профиль звукоряда, состоящего из 7-й и 8-й гармоник тона на выходе слухового фильтра.

Интервалы T_1, T_2, T_3 определяют высоты звукоряда, соответствующие частотам $1/T_1, 1/T_2, 1/T_3$.

спектральные составляющие АМТ были гармоническими, т. е. $f=ng$. Например, при $f=2000$ Гц и $g=200$ Гц слушатели воспринимали три высоты: соответствующие тонам с частотами 178, 200 и 222 Гц. Указанная неоднозначность легко объясняется с позиций временной теории (рис. 29). Если предположить, что высота АМТ оценивается по интервалу времени между пиками в профиле АМТ, находящимися

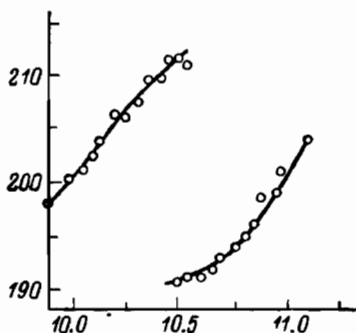


Рис. 28. Высота негармонических звукорядов (по: De Voer, 1976).

По оси абсцисс — отношение частот f/g ; по оси ординат — значение частоты тона равновысокого звукоряда из 7 составляющих, Гц. При $f/g=10.5$ одновременно прослушиваются две высоты, соответствующие 191 и 212 Гц.

Тем самым объясняется с позиций спектральной теории и первый эффект сдвига высоты, так как значение $\Delta P=f_0^*-f_0=f/n-g$.

Интересные особенности синтетической высоты амплитудно-модулированных тонов (АМТ) установили Схоутен с соавторами (Schouten et al., 1962): высота АМТ оценивалась неоднозначно, даже если

вблизи максимума огибающей, то для рассматриваемого АМТ эти интервалы как раз соответствуют $1/178$, $1/200$, $1/222$ с.

Детальное исследование высоты звуков, состоящих из двух синусоидальных сигналов с частотами $f_1 = n \cdot 200$ Гц и $f_2 = (n+1) \cdot 200$ Гц (Smoorenburg, 1970) показало, что испытуемые слышали, как и в случае амплитудно-модулированного тона, три высоты. Когда частоты f_1 и f_2 переставали быть гармониками частоты 200 Гц, наблюдались сдвиги высоты. При $n > 5$ эти сдвиги были больше, чем предсказанные де Буром по формуле $\Delta P = f/n - g$, что подтверждало существование второго эффекта сдвига высоты. Возможные механизмы этого эффекта рассматриваются ниже.

Хотя эксперименты с узкополосными стимулами, например двухчастотными (с близкими частотами), амплитудно-модулированными тонами, дали много в понимании возможных механизмов высоты, тем не менее на практике человек сталкивается с большим числом широкополосных звуков, возбуждающих одновременно большое число слуховых фильтров, что препятствует действию временного механизма высоты, основанного на измерении интервалов между максимальными пиками во временном профиле сигнала на выходе одного слухового фильтра.

Анализ высоты широкополосных звуков привел Пломпа (Plomp, 1967) и Ритсму (Ritsma, 1967) к важному понятию доминантной области слуха.

Понятие доминантности. Рассмотрим это важное понятие на следующем примере (Ritsma, 1967). Короткий импульс (δ -импульс) создает на выходе слуховых фильтров временной профиль колебания, аналогичный временному профилю сигнала на выходе идеального полосового фильтра, имеющего ширину полосы Δf и среднюю частоту f_0 . Если все компоненты δ -импульса, имеющего очень широкий спектр, находятся в фазе, то профиль сигнала на выходе можно записать в виде

$$\delta_0(t) = \frac{2}{\pi t} \sin \pi \Delta f \cos 2\pi f_0 t.$$

Если же все частотные компоненты δ -импульса сдвинуты по фазе на 90° , то профиль сигнала на выходе идеального полосового фильтра будет иметь вид

$$\delta_{90} = -\frac{2}{\pi t} \sin \pi \Delta f \cos 2\pi f_0 t.$$

При $t=0$ огибающая $(2/\pi t) \sin \pi \Delta f t$ имеет максимум. Поэтому вблизи $t=0$ временной профиль сигнала (его тонкая структура) имеет наибольшие пики. В частности, $\delta_0(t)$ имеет главный положительный пик при $t=0$; δ_{90} — при $t=-1/(4f_0)$; $\delta_{270}(t)$ — при $t=-1/(4f_0)$, и $\delta_{180}(t)$ имеет два главных пика: один при $t=1/(2f_0)$ и второй при $t=-1/(2f_0)$. При стимуляции слуховой системы периодической последовательностью пар импульсов вида

$$S(t) = \delta_0(t) + \delta_\varphi(t - \tau),$$

где индекс φ означает, что все компоненты второго импульса имеют сдвиг фаз φ , на выходе слухового фильтра со средней частотой f_0 должна восприниматься высота P_φ , соответствующая следующим частотам: $P_0 = 1/\tau$ при $\varphi = 0$; $P_{180} = 1/[\tau \pm 1/(2f_0)]$ при $\varphi = 180^\circ$; $P_{90} = 1/[\tau - 1/(4f_0)]$ при $\varphi = 90^\circ$ и $P_{270} = 1/[\tau + 1/(4f_0)]$ при $\varphi = 270^\circ$. Учитывая, однако, что широкополосный сигнал возбуждает сразу много соседних слуховых фильтров с разными значениями f_0 , следует ожидать, что никакой определенной высоты воспринять нельзя. Эксперимент тем не менее показывает, что имеется вполне определенная высота у стимулов такого рода. Противоречие разрешается введением понятия доминантности (Ritsma, 1967). Если информация о высоте широкополосного звука распределена по большей части базиллярной мембраны (по многим слуховым фильтрам), то ухо использует информацию на выходе только одного доминантного слухового фильтра. Средняя частота этого фильтра в 3—5 раз (в среднем в 4 раза) больше, чем частота равновысотного тона, точное положение его зависит в некоторой степени от испытываемого.

Значение высоты периодически повторяющихся пар разнополярных импульсов, т. е. пар вида $\delta_0(t) - \delta_0(t - \tau) = \delta_0(t) + \delta_{180}(t - \tau)$, можно предсказать, если вместо f_0 подставить $P_{180} \cdot 4$, тогда $P_{180} = 7/8\tau$ и $9/8\tau$, что находится в хорошем согласии с опытными результатами (Bilsen, Ritsma, 1967; Ritsma, 1967). Кроме того, для проверки справедливости сделанных прогнозов были выполнены опыты с последовательностью однополярных импульсов (Plomp, 1967; Ritsma, 1967).

В 1-м опыте последовательность импульсов смешивалась либо с высокочастотным (ВЧ), либо с низкочастотным (НЧ) шумом. Граничные частоты спектров шума могли меняться в ходе опыта. Испытуемые оценивали методом сравнения высоту сигнала при различных граничных частотах ВЧ и НЧ шумов.

Существует ряд работ по исследованию влияния амплитуды доминантной гармоник на высоту сложного звука (Ritsma, 1967; Goldstein, 1973; Sruлович, Goldstein, 1983). Все авторы пришли к заключению, что амплитуда доминантной гармоник не влияет на высоту периодичности, пока эта амплитуда превышает порог слышимости по крайней мере на 10 дБ. Однако этот вывод в дальнейшем не был подтвержден. По данным Мура с соавторами (Moore, Glasberg, 1985), относительный уровень единственной гармоник, расположенной внутри доминантной области, сильно влияет на доминантность этой гармоник.

Для сложных тонов с одинаковыми амплитудами гармоник и с основными частотами 100, 200 или 400 Гц доминантные гармоник всегда лежат в пределах первых шести гармоник (доминантная область частот). Однако имеются значительные индивидуальные различия в распределении доминантности среди гармоник. Для некоторых испытуемых 1-я, 2-я и 3-я гармоник более доминантны, чем 4-я и 5-я, в противоположность классическому понятию «доминантной области», введенной Ритсмой (Ritsma, 1967).

Доминантность одиночной гармоникой низкого номера сильно зависит от ее уровня.

Доминантна та гармоника, которая имеет минимальное значение дифференциального порога по частоте и по высоте остатка для этой гармоникой, измеренного, когда она содержится в сложном тоне вместе с другими гармониками (Moore, Glasberg, 1985).

Доминантная частотная область определяет высоту звуков не только с линейчатым, но и со сплошным спектром, например шума, сложенного в фазе или противофазе с его задержанной на время τ

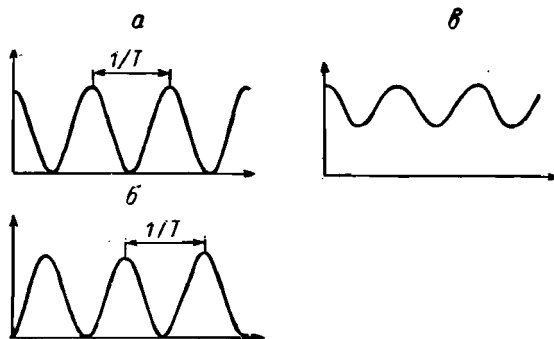


Рис. 30. Спектры «волнистого» шума (по: Yost, 1981).

a — $\cos+$, $A=0$; $б$ — $\cos-$, $A=0$; $в$ — $\cos+$, $A=10$ дБ. По оси абсцисс — частота; по оси ординат — спектральная плотность мощности.

копией. Энергетический спектр такого шума, именуемого «волнистым», имеет вид

$$|H(f)|^2 = G(1 + g^2 \pm 2g \cos \omega\tau),$$

где G — константа, $g=10^{-A/10}$, $\omega=2\pi f$, A — уровень задержанного шума в децибелах относительно исходного шума. Если задержанная копия складывается с исходным шумом в фазе, то в выражении для $|H(f)|^2$ надо ставить знак «+» (такой шум принято обозначать « $\cos+$ »), если в противофазе, то знак «—» (такой шум обозначают « $\cos-$ ») (рис. 30).

Билзен и Ритсма (Bilsen, Ritsma, 1969/1970), Йост и Хилл (Yost, Hill, 1978) продемонстрировали, что как высота, так и сила (выраженность) высоты, связанные с волнистым шумом, зависят от его энергии в спектральной области в 3—5 раз большей частоты, соответствующей высоте. Когда же энергия волнистого шума сдвинута в сторону от доминантной области, то выраженность высоты быстро слабеет. Йост использовал величину g в качестве меры выраженности высоты волнистого шума. При этом для шума вида « $\cos+$, $A=0$ » высота соответствовала $1/\tau$, а для шума вида « $\cos-$, $A=0$ » — либо 1.1τ , либо 0.8τ . Глубина «модуляции» m волнистого шума равна $2g(1+g^2)$. В опытах Йоста (Yost, 1981) испытуемые различали два «волнистых» шума со спектрами

$$1 + g^2 \pm 2g \cos(\omega\tau 0.94), \quad 1 + g^2 \pm 2g \cos(\omega\tau 1.06)$$

Измеряя пороговые значения g при разных τ в зависимости от частоты среза НЧ и ВЧ фильтров, можно было получить кривую доминантности (рис. 31), максимум которой приходится приблизи-

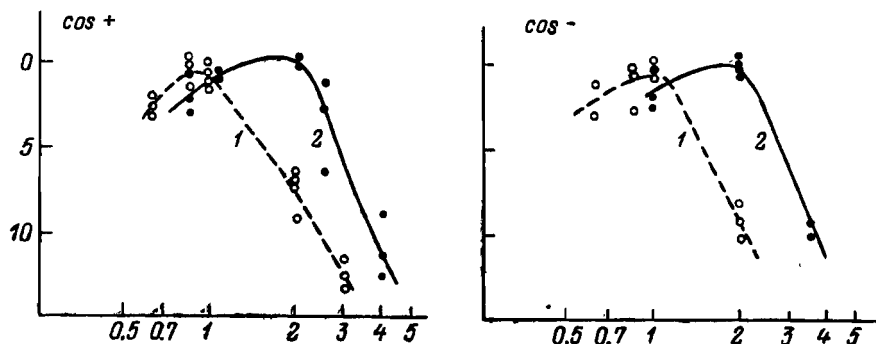


Рис. 31. Частотные характеристики доминантности для «волнистого» шума $\cos +$ и $\cos -$ (по: Yost, 1984).

По оси абсцисс — частоты среза фильтров ВЧ и НЧ, кГц; по оси ординат — затухание, дБ. 1 — усредненные по 5 слушателям данные для длительности сигнала 4 мс; 2 — то же для 2 мс.

тельно на $4/\tau$, спад кривой к высоким частотам — от 7 до 13 дБ/окт., а к низким — от 1 до 4 дБ/окт.

Особенности восприятия высоты сложных звуков в значительной мере определяются нелинейностью слуха. Среди комбинаций частот, обязанных своим появлением нелинейности, наиболее важны разностный тон $f_2 - f_1$, где $f_2 > f_1$ и кубический комбинационный тон $2f_1 - f_2$. Последний гораздо сильнее разностного и в отличие от него начинает прослеживаться уже при весьма низких уровнях звукового давления. Голдстейн (Golstein, 1967) детально исследовал комбинационные тоны вида $(n+1) \times f_1 - nf_2$, но не нашел никаких доказательств существования тона $(n+1)f_2 - nf_1$, который примывает к слуховым фильтрам, соответствующим f_1 и f_2 с крутой, высокочастотной стороны, тогда как тон $(n+1)f_1 - nf_2$ расположен на пологом низкочастотном склоне указанных слуховых фильтров. Таким образом, нелинейность возникает только в области перекрытия характеристик слуховых фильтров на частотах исходных тонов. Аналогичная причина

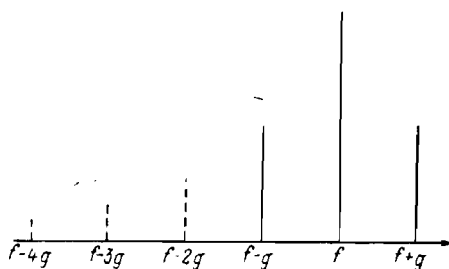


Рис. 32. Искажение амплитудного спектра АМТ из-за нелинейности слуха (по: Ritsma, 1970).

Сплошные линии — частотные составляющие АМТ; прерывистые линии — дополнительные составляющие, обусловленные нелинейностью. f — частота несущей, g — частота модуляции.

объясняет слабость суммарного тона $f_1 + f_2$ и вторых гармоник $2f_1$ и $2f_2$, обусловленных квадратичной нелинейностью.

Асимметричность появления комбинационных тонов $(n+1)f_1 - nf_2$ может объяснить существование второго эффекта сдвига высоты. Если сигнал содержит несколько гармоник, то в результате нелинейности появятся дополнительные низкочастотные гармоники, вследствие чего «центр тяжести» совокупного возбуждения сдвинется в сторону более низких частот, что и приведет ко второму эффекту сдвига высоты (рис. 32).

1.3.6. МОДЕЛИ ВОСПРИЯТИЯ ВЫСОТЫ

За более чем вековую историю разработки проблемы высоты звука было высказано много соображений о возможных механизмах оценки высоты в слуховой системе. Наиболее «древними» из них являются теория места и временная теория, которые неоднократно упоминались выше. Однако теории эти являются слишком частными и зачастую вступают в противоречие с опытными данными. И только за последние 15 лет начали появляться модели, которые опираются как на спектральные, так и на временные механизмы слухового анализа, что позволяет делать на их основе не только качественный, но и количественный прогноз высоты сложных звуков. Прогресс в моделировании тесно связан с применением современных средств цифровой вычислительной техники.

Среди большого числа моделей и их модификаций мы остановимся только на наиболее проработанных или имеющих существенные отличия от других.

Большинство современных моделей восприятия высоты основывается на предположении, что низкая высота сложного тона (высота остатка, «виртуальная» высота) формируется некоторым распознающим устройством, использующим информацию о гармониках, выделенных из сложного звука на периферии слуха (Terhardt, 1972, 1974; Goldstein, 1973; Wightman, 1973). Эти модели можно отнести к «спектральным». Известны две модели, появившиеся в последние годы, которые опираются на широкий круг нейрофизиологических данных и учитывают как спектральные, так и временные свойства слуховой обработки (Srulovicz, Goldstein, 1973; Колоколов, 1985). Последним моделям мы уделим наибольшее внимание.

Модель центрального процессора. Голдстейн (Goldstein, 1974) предложил следующую модель высоты сложных периодических сигналов. Сначала в обеих улитках анализируется спектр сигнала с помощью набора N узкополосных фильтров. На выходе каждого фильтра сигналы суммируются со случайным сигналом, имитирующим спонтанную нейронную импульсацию. На этом уровне сигналы рассматриваются как некоторые случайные частоты, флюктуирующие около центральных частот фильтров. Эти «частотные» сигналы подаются далее на центральный процессор, который оценивает среднее значение основной частоты. Полученная оценка используется для суждения о высоте звука.

Рассмотрим конкретные математические операции, выполняемые моделью, на примере двухкомпонентного сигнала с соседними гармониками f_1 и f_2 основной частоты f_0 , т. е.

$$f_1 = n f_0 \text{ и } f_2 = (n + 1) f_0 \quad (n = 1, 2, \dots).$$

Предполагается, что распределения «частотных» сигналов x_1 и x_2 вместе со спонтанной активностью описываются двумерным гауссовым распределением $\Lambda(x_1, x_2)$, которое вследствие независимости сигналов x_1 и x_2 переходит в произведение двух одномерных гауссовых распределений со стандартными отклонениями σ_1 и σ_2 и средними f_1 и f_2 . Такое задание означает, что «частотные» сигналы x_1 и x_2 флюктуируют около частот f_1 и f_2 физического сигнала. Логарифм распределения $\Lambda(x_1, x_2)$ имеет вид

$$\ln \Lambda(x_1, x_2) = -\ln 2\pi\sigma_1\sigma_2 - (x_1 - f_1)^2/2\sigma_1^2 - (x_2 - f_2)^2/2\sigma_2^2.$$

Если задать σ_1 и σ_2 пропорциональными частотам f_1 и f_2 , т. е. $\sigma_1 = k f_1$ и $\sigma_2 = k f_2$, то, максимизируя $\ln \Lambda(x_1, x_2)$ по f_0 и учитывая малость отклонений $(x_1 - f_1)/f_1$ и $(x_2 - f_2)/f_2$, получим приближенную оценку $\hat{f}_0$ значения основной частоты:

$$\hat{f}_0 = x_1/2n + x_2/2(n + 1).$$

Это выражение использовалось Голдстейном для вычисления основной частоты звукоряда.

Аналогично для периодического сигнала из N гармоник выражение для оценки $\hat{f}_0$ примет вид:

$$\hat{f}_0 = \sum_{k=1}^N \frac{(n + k - 1) x_k}{\sigma_k^2} \left/ \sum_{k=1}^N \left(\frac{n + k - 1}{\sigma_k} \right)^2 \right.$$

Линеаризовав последнее выражение, Голдстейн пришел к простой формуле, что позволило произвести сравнение с опытами по оценке высоты сложных звуков, в частности по точности оценки высоты, сдвигу высоты, явлению комбинационных тонов и др.

Несмотря на фундаментальность подхода к проблеме выделения высоты и неплохое совпадение теоретических и опытных данных в описанной модели Гольдстейна, требуются операции возведения в степень, вычисления ранга матрицы, что вряд ли в действительности делается в слуховой системе. Такое несоответствие операций, выполняемых в модели и в реальной слуховой системе, вынудило автора предложить модель (Goldstein et al., 1978), в которой уже учитывается ограниченная разрешающая способность слуха по частоте, а высота предполагается многомерной функцией вероятности данного стимула. Минимизируя ошибку оценки высоты:

$$\varepsilon^2 = \sum_{k=1}^N \left(\frac{n_k f_0 - x_k}{\sigma_k} \right)^2,$$

где f_0 — оцениваемая основная частота, n_k — наилучшая оценка номера k -й составляющей, x_k — отдельное слуховое измерение k -й составляющей, σ_k — дисперсия оценки частоты k -й составляющей, авторы получают наилучшее совпадение с экспериментальными данными. Оценка основной частоты f_{om} для тона с номером m имеет вид

$$f_{om} = \sum_{k=1}^N \frac{(m+k-1)f_k}{\sigma_k^2} \left/ \sum_{k=1}^N \left(\frac{m+k-1}{\sigma_k} \right)^2 \right.$$

В дальнейшем модель центрального процессора была значительно переработана. Одна из последних модификаций этой модели, воспроизводящая, в частности, эффект временной суммации (Srulovicz, Goldstein, 1983), допускает достаточно строгое количественное сравнение с экспериментом.

На рис. 33 показаны модельные и экспериментальные зависимости ДПЧ от уровня ощущения тонов при различных частотах и длительностях тонов. Авторы пока еще не продемонстрировали работоспособность мо-

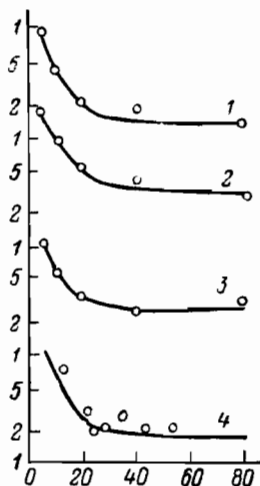


Рис. 33. Модельные (линии) и опытные (точки) ДПЧ в функции уровня ощущения — УО (по: Srulovicz, Goldstein, 1983).

По оси абсцисс — УО, дБ; по оси ординат — ДПЧ, %. 1 — $f_t = f_{\text{мод}} = 1000$ Гц, $T = 500$ мс, $T_{\text{мод}} = 135$ мс; 2 — $f_t = f_{\text{мод}} = 4000$ Гц, $T = 590$ мс, $T_{\text{мод}} = 325$ мс; 3 — $f_t = f_{\text{мод}} = 400$ Гц, $T = 500$ мс, $T_{\text{мод}} = 60$ мс; 4 — $f_t = f_{\text{мод}} = 1000$ Гц, $T = 75$ мс, $T_{\text{мод}} = 75$ мс. Опытные данные взяты из работы Вира (Wier, 1977).

дели при восприятии сложных звуков, что требует учета взаимодействия гармоник. Поэтому окончательные суждения об эффективности модели для всего множества сигналов преждевременны.

Параллельно велась разработка другой модели восприятия высоты, известной как теория «виртуальной» высоты Терхардта (Terhardt, 1974).

Теория «виртуальной» высоты. В соответствии с этой теорией спектральные составляющие стимула преобразуются на периферии слуховой системы в спектральные высотные элементы. Эти элементы участвуют в формировании «аналитической» высоты, компоненты сложного тона воспринимаются независимо друг от друга, так что возможна оценка высоты каждой компоненты.

Постулируется, кроме того, другой синтетический способ восприятия высоты, при действии которого сложный тон, состоящий из ряда гармоник, воспринимается как единый сигнал со своей высотой и тембром. Элементы «виртуальной» высоты (высоты периодичности) получаются из спектральных высотных элементов путем их деления на натуральные (целые положительные) числа от 1 до 8, что дает на-

бор из 8 последовательных субгармоник для каждого спектрального высотного элемента. Все элементы «виртуальной» высоты в диапазоне 50—500 Гц располагаются упорядоченно вдоль одномерной шкалы, и элементы, соответствующие одному и тому же значению шкалы, складываются. Предполагается, что вероятность восприятия конкретной «синтетической» высоты зависит от максимумов накопленных значений элементов «виртуальной» высоты на указанной шкале.

Однако в отличие от модели Сруловица и Голдстейна (Srulovicz, Goldstein, 1983) модель Терхардта (Terhardt, 1974) сформулирована

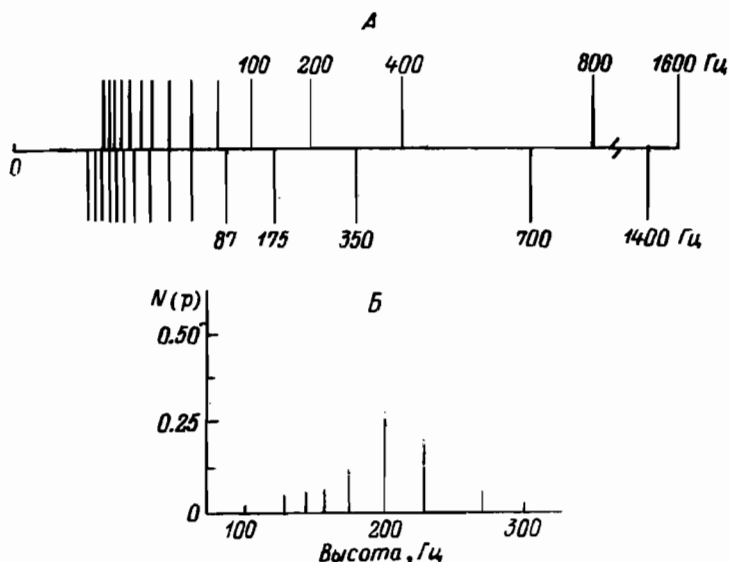


Рис. 34. Предсказание модифицированной модели «виртуальной» высоты для двухчастотного звука (по: Houtsma, 1979).

А — два множества субгармоник элементов «виртуальной» высоты для пары спектральных высотных элементов 1400 и 1600 Гц. Б — результирующая плотность вероятности $N(p)$ для «синтетической» высоты.

в весьма общем виде, поэтому, для того чтобы сопоставить предсказание модели с экспериментом, необходимо вводить в эту модель дополнения и уточнения. Один из примеров подобного сопоставления предсказаний модели и опытных данных (Houtsma, 1979) приведен на рис. 34. Задача испытуемых состояла в оценке мелодического интервала стимула, состоящего из двух тонов с частотами nf_0 и $(n+m)f_0$, при увеличении числа n от 1 до 9 и при различных фиксированных числах m . Например, случай $m=3$ означает, что при $f_0=200$ Гц частоты двух тонов при разных значениях n будут 200 и 800 Гц, 400 и 1000 Гц, 600 и 1200 Гц, 800 и 1400 Гц, 1000 и 1600 Гц и т. д. Прерывистыми кривыми на рис. 34 указаны верхние и нижние пределы, даваемые модифицированной теорией «виртуальной» высоты Терхардта.

Близкое совпадение теоретического верхнего предела и опытных данных тривиально, так как параметры модифицированной модели подбирались применительно к случаю $m=1$. Отклонение теории и опытных данных нарастает по мере увеличения гармонического номера n , и местами предсказанная вероятность правильного ответа существенно ниже нижнего теоретического предела.

Теория преобразования образов Вайтмана. В соответствии с этой теорией (Wightman, 1973) сигналы на 1-м этапе проходят через полосовой фильтр среднего уха, частотная характеристика которого по форме обратна аудиограмме. Далее они при помощи системы по-

лосовых фильтров преобразуются в «образ» периферической активности, который представляет собой грубое спектральное описание сигнала. Полосовые фильтры предполагаются треугольными с ведущим склоном (в двойных логарифмических координатах), вдвое более кру-

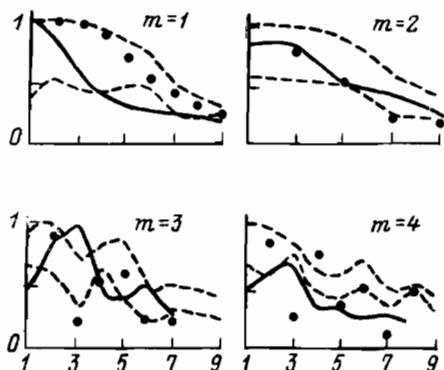


Рис. 35. Результаты идентификации мелодических интервалов двухтоновых стимулов (по: Houtsma, 1979).

Данные усреднены по 3 значениям f_0 (200, 400 и 600 Гц). Для случая $m=2$ рассмотрены только нечетные гармоники. По горизонтальной оси — номер более низкой гармоники n ; по вертикальной оси — вероятность правильного ответа. Прерывистые линии — предсказания модифицированной модели Терхардта (верхний и нижний пределы); сплошные линии — предсказания модифицированной модели Вайтмана.

тым, чем замыкающий, и с постоянной относительной полосой пропускания, равной 10 %.

На 2-м этапе работы модели выполняется преобразование Фурье от «образа» периферической активности, что приводит к функции, напоминающей затухающую автокорреляционную функцию входного сигнала, где скорость затухания определяется полосой фильтров спектрального анализатора, действующего на 1-м этапе.

На 3-м этапе работает «измеритель значений пиков» затухающей автокорреляционной функции, который и соответствует высоте. Чем больше пик, тем более выражена высота (Wightman, 1973). Заключительный этап работы модели определен только качественно: указано лишь, что связь значения пика автокорреляционной функции и высоты монотонна. Поэтому и сравнение с экспериментом этой модели возможно только качественное.

Комментируя тот факт, что высота сигнала не зависит от значений начальных фаз спектральных компонент сложного стимула, Вайтман отмечает, что это не означает неизменности слухового ощущения. Во многих случаях сигналы с одной и той же основной частотой звучат совершенно по-разному. Собственно высота, по Вайтману, нечувствительна к деталям профиля сигнала. Эксперименты показали,

что высота сложного тона не маскируется полосой низкочастотного шума, которая полностью маскирует равновысокий чистый тон (Schouten, 1940a, 1940b; Thurlow, Small, 1955; Patterson, 1969).

Чтобы уточнить процесс принятия решения на 3-м этапе, Хоутсма (Houtsma, 1979) предложил дополнительно выполнить преобразование корреляционной функции $R(\tau)$ в идеализированную дискретную плотность вероятности $N(p)$, которая может быть непосредственно связана с результатами идентификации восьми мелодических интервалов (Houtsma, 1979), в которых отношение частот составляли $(n+m)/n$, где n и m — натуральные числа: $1 \leq n \leq 9$; $1 \leq m \leq 4$. Верхние границы предсказаний вероятности правильной идентификации модифицированной модели Вайтмана для разных значений m и n приведены на рис. 35 в виде сплошных линий. Нижние границы для этой теории соответствовали 0.125, т. е. случайному выбору интервала. Из анализа рис. 35 можно сделать вывод (Terhardt, 1974): модифицированная теория «виртуальной» высоты Терхардта (Terhardt, 1974) обеспечивает несколько лучшее соответствие результатам экспериментов, чем модифицированная теория преобразования образов Вайтмана (Wightman, 1973). Вероятность правильной идентификации мелодических интервалов в среднем совпадает с ростом номера гармоник n . При $m=1$ теория Вайтмана слабо согласуется с опытом, но при $m=2$ дает довольно хорошее согласие. При $m=4$ экспериментальные данные значительно превосходят верхний предел, даваемый теорией Вайтмана.

Ни одна из теорий не объясняет постоянно наблюдаемой у слушателей «конкуренции» аналитической и синтетической высоты сложных тонов, особенно в ситуациях, когда последняя слабо выражена или неоднозначна (Houtsma, 1979).

Особенно большие отличия предсказаний теории Вайтмана от результатов опыта наблюдаются при $m=1$, т. е. при идентификации мелодических интервалов, состоящих из двух соседних гармоник, что свидетельствует о значительной неопределенности высоты при анализе автокорреляционной функции на 2-м этапе преобразований. Эта неопределенность не может быть устранена путем вариаций единственного свободного параметра модели — разрешающей способности треугольного фильтра, действующего на 1-м этапе преобразований в модели. Изменение этого параметра влияет лишь на огибающую автокорреляционной функции $R(\tau)$, вырабатываемой на 2-м этапе, что практически не отражается на относительных значениях, близких по шкале задержек значений $R(\tau)$.

Неоднозначность, неопределенность, а иногда и противоречивость экспериментальных результатов по оценке высоты различных периодических звуков породили различные названия высоты: высота тона, высота сложных звуков, высота остатка, высота периодичности, высота повторения и, наконец, виртуальная высота. Вайтман ввел понятие «выраженность высоты». Он связывал ее с ясностью, четкостью, выраженностью, силой восприятия высоты сигнала на данной частоте и оценивал ее в своей модели амплитудой максимума

автокорреляционной функции на основной частоте воспринимаемого периодического сигнала.

Выраженность высоты оценивали и другие исследователи (Pollack, 1978; Yost, Hill, 1978; Yost, Hill, 1979). Поллак (Pollack, 1978b) исследовал высоту ряда коротких импульсов со случайной полярностью, «выраженность высоты» которых ему удалось объяснить при помощи автокорреляционной модели высоты Вайтмана. Йост и Хилл (Yost, Hill, 1978) синтезировали два сигнала, имеющих одинаковые периоды, но различные автокорреляционные функции. Эти два сигнала состояли из ряда импульсов широкополосного шума со случайными временными интервалами между ними. Затем ряд импульсов задерживался на время τ и суммировался со своим задержанным повторением в одном случае, а также со своим задержанным повторением, но в противофазе — в другом случае. Спектры мощности $|H_1(f)|^2$ и $|H_2(f)|^2$ этих сигналов будут иметь вид

$$|H_1(f)|^2 = 2(1 + \cos 2\pi f\tau),$$

$$|H_2(f)|^2 = 2(1 - \cos 2\pi f\tau).$$

Автокорреляционную функцию этих сигналов можно вычислить, взяв преобразование Фурье от их спектров мощности во временной области:

$$R_1(x) = F(|H_1(f)|^2) = 2\delta(x) + \delta(x - \tau) + \delta(x + \tau),$$

$$R_2(x) = F(|H_2(f)|^2) = 2\delta(x) - \delta(x - \tau) - \delta(x + \tau),$$

где $\delta(x)$ — дельта-функция Дирака. Для первого сигнала главный максимум автокорреляционной функции будет при $x = \tau$, т. е. равен периоду сигнала, а автокорреляционная функция для второго сигнала не имеет максимумов при $x \neq 0$. Следовательно, второй сигнал не должен иметь высоты согласно модели Вайтмана. Однако эксперимент показал, что в этом случае слух выделяет две высоты, соответствующие частотам $0.9/\tau$ и $1.1/\tau$, что явилось возражением против автокорреляционной модели высоты Вайтмана.

Модель восприятия высоты А. С. Колоколова. Представляет значительный интерес модель высоты сложных звуков А. С. Колоколова (Колоколов, 1985), совмещающая как спектральную, так и временную обработку. В ней предусмотрены следующие преобразования входного сигнала: грубый спектральный анализ с помощью гребенки полосовых фильтров; однополупериодное выпрямление сигналов на выходе фильтров и последующее их сглаживание; использование групп разнопороговых нейронных элементов, на которые поступают сглаженные сигналы; генерирование независимых случайных последовательностей импульсов на выходе пороговых элементов; вычисление гистограмм межимпульсных интервалов в каждом частотном канале; вычисление значений кратковременного амплитудного спектра, пропорциональных средней частоте импульсации в данном частотном канале; вычисление обостренного спектра, уменьшающего маскирующее влияние шума за счет латерального торможения; вычисление совокупной (по всем частотным каналам) гистограммы межимпульсных интервалов путем суммирования взвешен-

ных, т. е. умноженных на значение «обостренного» спектра, гистограмм; выделение главных максимумов совокупной гистограммы путем сравнения значений ее максимумов с пороговой функцией. В результате указанных преобразований формируется окончательное распределение, координаты и значения максимумов которого определяют высоту и выраженность высоты сложного звука.

Модель высоты А. С. Колоколова выгодно отличается от прежних моделей высоты тем, что наряду с удовлетворительным объяснением основных известных экспериментальных данных по высоте сложных звуков она опирается на некоторые важные и твердо установленные свойства слуховой нейронной сети, такие как критическая полоса слуха; детектирующие свойства перегородки улитки; наличие нейронов, настроенных на определенный уровень звукового давления сигнала; случайный характер импульсной активности нейронов; латеральное торможение.

Для проверки адекватности разработанной модели были исследованы ее реакции на широкополосные и узкополосные периодические и непериодические сигналы, дихотически предъявляемые двухтоновые сигналы, специальные типы шумовых сигналов.

Так, модель позволяет объяснить восприятие высоты, соответствующей частоте основного тона f_0 , у широкополосных периодических сигналов с шириной спектра, существенно более широкой, чем критическая полоса слуха $\Delta f_{кр}$, например у звукоряда из первых 20 гармоник и сигнала, состоящего из 3-й, 4-й и 5-й гармоник. В выходном эффекте модели наблюдаются отчетливые пики на частотах, соответствующих f_0 и ее первым трем гармоникам. Последнее обстоятельство весьма важно для объяснения тонального сходства музыкальных тонов, различающихся на октаву.

В рассматриваемой модели устраняется недостаток более ранних «спектральных» моделей восприятия высоты, которые не позволяли объяснить высоту остатка узкополосных сигналов, гармоники которых не разрешаются слуховым анализатором. Так, для амплитудно-модулированного тона (АМТ) со спектральными составляющими 1800, 2000 и 2200 Гц в выходном эффекте модели ясно выделяются пики на частотах, соответствующих основной частоте f_0 и ее 2-й гармонике. Одновременно наблюдаются еще и другие пики вблизи f_0 , приводящие к неоднозначности высоты узкополосных резидуальных звуков (Schouten et al., 1962; Smoorenburg, 1970).

На примере трех гармонических звукорядов с основными частотами 100, 200 и 400 Гц и числом гармоник 48, 24 и 12 на модели продемонстрирован эффект спектрального доминирования в области частот $(2.5 \div 5) f_0$. Модель А. С. Колоколова воспроизводит высотные сдвиги при одинаковом сдвиге всех гармоник звукоряда по шкале частот, причем это воспроизведение, вполне удовлетворительное для $f_0=200$ Гц и $f_0=400$ Гц, не вполне достаточно для $f_0=100$ Гц. Улучшения согласия предсказаний опыта с моделью удалось достичь путем введения в нее несимметричных тормозных связей.

В модели получены несколько заниженные высотные сдвиги (1-й эффект сдвига высоты) по сравнению с психоакустическими дан-

ными Смууренбурга (Smooenburg, 1970). Это различие объяснено автором рассматриваемой модели тем, что в ней не учтены субъективные комбинационные тоны с частотами $nf_0 + \Delta f - kf_0$, возникающими при прослушивании двухтоновых комплексов вследствие нелинейности слуха (Plomp, 1976).

Модель была испытана также на примерах широкополосных шумов с «волнистым» спектром. Было показано появление в выходном эффекте модели пика, соответствующего периоду основной частоты $1/f_0$, который численно равен задержке τ , используемой для получения «волнистого» шума (см. раздел 3).

Таким образом, результаты проверки модели А. С. Колоколова на ее адекватность психоакустическим данным позволяют заключить, что модель предсказывает основные факты по восприятию сложных звуков, рассмотренные выше. Тем не менее ряд эффектов второго порядка, например 2-й эффект высотного сдвига узкополосных негармонических сигналов, а также высотные сдвиги гармонических звукорядов, вызванные изменением громкости, не могут быть объяснены на основе данной модели.

Следует признать, что модель А. С. Колоколова представляет на сегодня одну из наиболее глубоко проработанных комплексных спектрально-временных моделей высоты сложного звука.

Модель восприятия высоты периодичности. С. М. Ищенко (1987) предложил математическую модель слухового механизма анализа периодичности во временной области. Эта модель использует лишь несколько предположений и известных свойств слуховой системы, а именно запоминание зависимости громкости звукового сигнала от времени $\xi(t)$; сравнение значений громкости по абсолютной величине в различные моменты времени t и $t + \tau$, где τ — временная задержка; генерацию импульса в случае совпадения громкостей с точностью до заранее заданного порога ε , много меньшего максимального значения $\xi(t)$; суммирование числа импульсов для различных задержек, в результате чего получается зависимость суммы импульсов от задержки $S(\tau)$. Период зависимости $\xi(t)$ определяется по наибольшему максимуму $S(\tau)$ для наименьшей задержки, не равной нулю.

Математическая модель С. М. Ищенко представлена в виде функции

$$P(\tau) = S(\tau)/S(0),$$

названной функцией периодичности, где

$$S(\tau) = \lim_{T_0 \rightarrow \infty} \frac{1}{T_0} \int_0^{T_0} X[|\xi(t) - \xi(t + \tau)| - \varepsilon] dt.$$

Здесь T_0 — длительность входного сигнала, $X(r) = 1$ при $r \leq 0$ и $X(r) = 0$ при $r > 0$, $r = |\xi(t) - \xi(t + \tau)| - \varepsilon$.

Функция периодичности удовлетворительно объясняет результаты экспериментов по слуховой оценке периода огибающих с различными профилями, в том числе и на фоне шума с постоянной

спектральной плотностью мощности, и не противоречит известным экспериментальным данным по оценке высоты сложных звуков. Функция периодичности позволяет выделять период сигналов на фоне шума с постоянной спектральной плотностью мощности при отношениях сигнал/шум, больших —4 дБ. То обстоятельство, что в процессе вычисления функции периодичности учитываются не все абсолютные величины разностей исследуемого сигнала в различные моменты времени, а лишь те, которые удовлетворяют условию квазипериодичности, дает ей преимущество в качестве выделения периода сигнала на фоне шума (в 2—4 раза) по отношению к автокорреляционной функции при действии на входе суммы периодического сигнала и шума. Качество выделения периода сигнала на фоне шума автокорреляционной функцией и функцией периодичности определено как отношение квадрата наибольшего максимума соответствующей функции к ее дисперсии.

1.4. МАСКИРОВКА

1.4.1. МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ МАСКИРОВКИ

Маскировкой называется явление, заключающееся в увеличении порога обнаружения одного звука (тестового сигнала — ТС) в присутствии другого звука (маскера — М). Маскировку принято трактовать весьма широко. Так, пороги слышимости можно рассматривать как пороги маскировки (ПМ) внутренними шумами организма, дифференциальные пороги по интенсивности — как ПМ приращения, рассматриваемого в качестве тестового сигнала на фоне неизменной составляющей, выступающей в роли маскера. Даже дифференциальные пороги по частоте вполне допускают подобную трактовку. Мы, однако, сосредоточим внимание на тех случаях, когда различия ТС и М определены достаточно четко.

Ключевым в приведенном выше определении несомненно является понятие порога обнаружения, что вынуждает хотя бы кратко остановиться на методике пороговых измерений.

Известно, что слуховые пороги определяются не только параметрами звука. Они могут меняться в зависимости от тренированности испытуемого, уверенности его в наличии сигнала, неопределенности момента появления звука, наличия информации о правильности предыдущего ответа и т. д. Если исследователь не интересуется указанными факторами, то он должен обеспечить условия, при которых ПМ будет зависеть от них в наименьшей степени. При этом наряду с тренировкой испытуемых существенную роль играет выбор методики определения порога.

Все множество методических приемов можно разделить на 3 группы. При использовании первой группы методик испытуемых просят сообщить о возникновении слухового ощущения, соответствующего ТС. При этом обычно не уделяют специального внимания возможности ошибочного обнаружения ТС, когда сигнал отсутствует,

т. е. числу ложных тревог, полагая ее крайне незначительной. Такой подход, иногда называемый пороговой метрикой, вполне приемлем для массовых оценок ПМ, но интерпретация этих данных с целью определения истинных предельных способностей испытуемого обнаруживать ТС затруднена.

Одно время широкое распространение приобрели методики, основанные на теории обнаружения (Green, Swet, 1966). В этих случаях задача испытуемого также состоит в сообщении о наличии сигнала, но время ответа четко соотносится с моментом реального появления ТС и наряду с вероятностью правильного обнаружения фиксируются вероятности ложных тревог и пропусков сигнала. Используя статистическую теорию, можно не только получить истинное значение ПМ, но и оценить параметры, характеризующие состояние испытуемого. Фактически методики, основанные на теории обнаружения, оказались наиболее полезными именно для определения состояния испытуемого и влияющих на него несенсорных факторов. Они не позволяют уменьшить роль таких факторов, хотя и дают возможность их объективной оценки. Кроме того, трудоемкость и необходимость получать большой объем данных при неизменном состоянии испытуемого не позволили этим методикам стать основой для измерений ПМ.

В настоящее время большая часть психоакустических измерений осуществляется на основе третьей группы методов, называемых методами вынужденного выбора. При их использовании у слушателей никогда не спрашивают, слышат ли они сигнал. Им ставится более конкретная задача: выбрать из двух или трех выделенных временных интервалов тот, в котором, по их мнению, присутствует сигнал. В одном из интервалов сигнал присутствует всегда, но в каком именно, должен решать сам испытуемый. При этих условиях психологическая установка испытуемого, его собственная уверенность в наличии сигнала во многом утрачивают свое значение, поскольку испытуемый знает, что в одном из интервалов сигнал имеется.

Методы вынужденного выбора различаются между собой по процедуре определения порога. При использовании процедуры постоянных стимулов процент правильного обнаружения определяют после большого числа независимых предъявлений идентичных ТС. Затем, меняя значение какого-либо параметра ТС (обычно его уровень), получают зависимость процента правильного обнаружения от этого параметра — так называемую психометрическую кривую. Так как в режиме двухальтернативного выбора при полном отсутствии информации о сигнале вероятность правильного обнаружения равна 0.5, ордината психометрической кривой в этом случае идет от величины, близкой к 0.5, к величине, близкой к единице. За порог чаще всего принимают то значение исследуемого параметра, при котором вероятность правильного ответа составляет 0.75. Поскольку психометрическая кривая содержит обычно всего несколько точек, ПМ, соответствующий 75 % правильных ответов, вычисляется путем интерполяции. Указанную процедуру, при которой многократно предъ-

являют сигнал с неизменными параметрами, вычисляя вероятность его правильного обнаружения, называют процедурой постоянных стимулов.

Некоторым недостатком процедуры постоянных стимулов является ее трудоемкость и необходимость априорного знания экспериментатором параметров сигналов, обеспечивающих хорошее описание психометрической кривой. С другой стороны, эта методика позволяет получить информацию о форме психометрических функций, иногда существенную для интерпретации получаемых данных.

Наиболее распространены в настоящее время различные адаптивные процедуры определения ПМ, когда в процессе эксперимента уровень ТС подбирается в соответствии с предыдущими ответами испытуемого. Первое место среди этих процедур несомненно занимает двухальтернативный вынужденный выбор с изменением уровня по закону «два — вниз, один — вверх». В каждой пробе испытуемому представляют пару временных интервалов, один из которых содержит ТС. Уровень ТС при предъявлении каждой пары выбирается исходя из правильности предыдущих ответов: после двух правильных ответов уровень сигнала снижается, после одного неправильного — повышается. Начиная измерения обычно при легко обнаруживаемом ТС, за порог принимается среднее значение 10—20 уровней ТС, соответствующих инверсии направления изменений уровня.

Определенный таким образом порог соответствует 70.7 % правильного обнаружения в процедуре постоянных стимулов и примерно единичному значению индекса обнаружения d' , — величине, являющейся основной оценкой в теории обнаружения (Levitt, 1971). Простота, удобство, малая дисперсия результатов, их повторяемость в разных лабораториях — все эти качества обеспечили методу двухальтернативного вынужденного выбора с адаптивной процедурой всеобщее признание, и в настоящее время он применяется в подавляющем большинстве работ по исследованию маскировки.

Другой методический аспект состоит в выборе того, параметры какого из сигналов брать в качестве независимого переменного. В психофизической литературе зависимости ПМ от параметров М или от параметров ТС исследовались примерно одинаково часто. Можно отметить, что в более ранних работах предпочтение отдавали вариантам с постоянным М и варьируемыми параметрами ТС, а за последнее время первенство перешло к методикам, при которых ТС не меняется (это относится главным образом к так называемым кривым частотной настройки маскировки).

В нескольких работах проводилось специальное сравнение зависимостей, получаемых при постоянном М и при постоянном ТС (Weber, 1986; Yost, Soderquist, 1981). Существенных различий в результатах обычно не отмечали. Когда же такие различия выявлялись, их можно было объяснить различиями в параметрах используемых стимулов, например необходимостью использовать высокие уровни М при постоянном уровне ТС и больших частотных различиях ТС и М.

Наконец, еще один методический вопрос, требующий освещения, — это вопрос о степени неопределенности знания испытуемым параметров ТС. В эксперименте, как правило, предпринимаются специальные усилия, чтобы свести эту неопределенность к минимуму. Время возможного появления ТС и все его параметры испытуемому сообщаются предварительно; кроме того, в начале серии несколько раз ТС предъявляют на уровне существенно выше ПМ, чтобы лишний раз напомнить его характеристики. В большинстве случаев сразу после предъявления сигнала испытуемого информируют о правильности его ответа.

Естественно допустить, что всякая неопределенность относительно параметров ТС будет повышать ПМ. В ряде случаев такая неопределенность трудно устранима и может существенно изменить результат эксперимента (например, слияние ТС с М в режиме прямой последовательной маскировки тона тоном той же частоты). Однако в некоторых экспериментах неопределенность вводили намеренно с целью изучить ее влияние на ПМ. Так, при одновременной маскировке тона широкополосным шумом случайное варьирование частоты ТС в диапазоне 0.5—4.0 кГц приводило к повышению ПМ на 2—5 дБ. Результаты получились одинаковыми как при обычном случайном шуме (Green, 1961), так и при псевдослучайном шуме, временной профиль которого точно повторялся при каждом предъявлении (Spiegel, Green, 1982). Примерно к такому же повышению ПМ приводила и замена шума с фиксированным профилем несущей на обычный случайный шум той же самой интенсивности. Введение же неопределенности одновременно и в ТС, и в М могло повысить порог на 10 дБ (Spiegel et al., 1981; Spiegel, Green, 1982). Эти примеры указывают на необходимость учета степени неопределенности в знаниях испытуемым параметров ТС и М при интерпретации экспериментальных данных по маскировке.

В целом подчеркнем, что если целью исследования является определение предельных возможностей слуховой системы, то наиболее естественно использовать один из вариантов метода вынужденного выбора при максимальной информированности испытуемого о параметрах звука. Именно этот подход и применяется в подавляющем большинстве рассматриваемых ниже работ.

1.4.2. ШИРОКОПОЛОСНЫЕ МАСКЕРЫ

Одновременная маскировка

Задача оценки маскировки тона широкополосным шумом является в значительной мере классической для психоакустики. Определение ПМ осуществлялось разными методами и в разных частях слухового диапазона.

Важной характеристикой маскировки, отражающей фундаментальные свойства взаимодействия ТС и М, являются так называемые функции маскировки — зависимости уровня ТС, требуемого для достижения фиксированной вероятности обнаружения, от уровня М.

Во многих случаях функции маскировки оказываются практически линейными. В случае одновременной маскировки (ОМ) и при условии, что спектр М полностью перекрывает спектр ТС, наклон функции маскировки близок к 1. Для маскировки шума шумом этот результат был получен в 1947 г., а для тона в шуме — на три года позже (Hawkins, Stevens, 1950). Таким образом, пороговое отношение сигнал/шум слабо зависит от уровня М, т. е. в этом случае примерно соответствует известному закону Вебера (Raab, Bernstein, 1979).

Довольно подробные характеристики зависимостей ПМ тонального ТС от параметров широкополосного шумового М даны в известной монографии Фельдкеллера и Цвикера (1965), а также в работе Фастля (Fastl, 1976). Эти авторы применяли психофизический метод подстройки, но затем сходные результаты были получены и методом вынужденного выбора (см.: Fidel et al., 1983).

Как и следовало ожидать, ПМ тона широкополосным шумом увеличивается при укорочении ТС. В этом режиме явление временной суммации выражено весьма четко, так что при длительностях ТС, меньших 200 мс, ПМ определяется энергией тонального ТС (Green et al., 1957). Другое явление, обнаруженное при исследовании маскировки тона шумом, заключается в снижении ПМ при отставлении момента начала ТС от момента начала М. Этот эффект, названный «превышением» (overshoot), по данным Фастля (Fastl, 1976) может достигать 20—30 дБ при сдвиге момента начала ТС от 0 мс к 400 мс относительно начала М. Значение «превышения», измеряемое методами вынужденного выбора, оказывается существенно меньше и редко превышает 10 дБ (Carlson, Sloan, 1987). Эффект еще ждет своего физиологического объяснения.

Наиболее часто маскировка тона шумом использовалась для оценки частотного разрешения слуховой системы. Традиционная и достаточно простая модель слуховой системы в задаче обнаружения представляет собой набор перекрывающихся, приблизительно линейных слуховых фильтров (СФ). Сигнал на выходе фильтра при этом представляет собой свертку спектра мощности звукового сигнала с квадратом модуля передаточной характеристики СФ. Когда слушатель обнаруживает синусоидальный сигнал определенной частоты, он анализирует выход фильтра, настроенного на частоту сигнала. ПМ может определяться достижением некоторого фиксированного отношения сигнал/шум в том СФ, где это отношение максимально. Самый простой метод определения ширины СФ, основанный на приведенных выше рассуждениях, сводится к вычислению так называемого критического отношения. Этим термином называется отношение мощности едва слышимого тона к спектральной плотности мощности широкополосного М, выраженное в логарифмической шкале дБ. Увеличение критического отношения, т. е. увеличение ПМ, в предположении постоянства порогового отношения сигнал/шум, свидетельствует о расширении полосы маскирующего шума, т. е. об увеличении ширины СФ. Если допустить, что пороговое отношение сигналу/шум равно 1, то критическое отношение около 20 дБ, типич-

ное для маскировки ТС с частотой 1 кГц широкополосным шумом, соответствует значению эквивалентной ширины СФ 0.1 кГц.

Зависимость значения критического отношения от частоты ТС, вычисленная по результатам трех сравнительно ранних работ, приведена на рис. 36. Разброс данных довольно велик, но в среднем до частоты 0.4–0.5 кГц критическое отношение постоянно или даже падает с частотой, но на более высоких частотах увеличивается почти линейно. Рост критического отношения для самых низкочастотных ТС, скорее всего, связан просто с подъемом абсолютных порогов слышимости, а не определяется уменьшением частотной избирательности. Остальные аспекты приведенной на рис. 36 зависимости ПМ от частоты были в последующем многократно подтверждены. На осно-

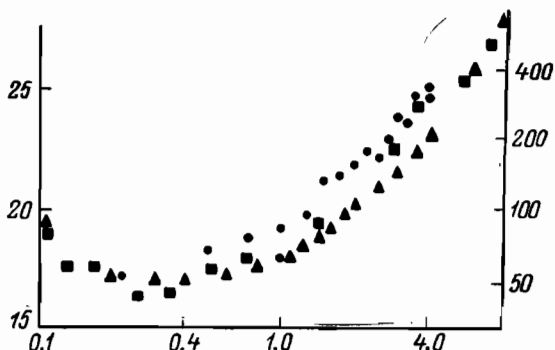


Рис. 36. Частотная зависимость величины критического отношения (по: Fidell et al., 1983).

По оси абсцисс — частота тестового тонального сигнала, кГц; по оси ординат слева — величина критического отношения, дБ, справа — соответствующие значения критической полосы, Гц.
Треугольники — Fletcher, 1953; кружки — Green et al., 1959; квадратики — Hawkins, Stevens, 1950.

вании хода этой кривой было предложено использовать так называемый равномерно маскирующий шум, спектральная плотность которого постоянна до 0.5 кГц, а затем падает со скоростью 3 дБ/окт. Для такого шума в довольно широком диапазоне частот тестового сигнала ПМ оставался неизменным (Buus et al., 1986). Возникает вопрос, насколько точно критическое отношение отражает истинную ширину СФ. Сейчас кажется совершенно ясным, что эту меру можно рассматривать только как весьма приблизительную. Дело в том, что при аргументации введения критического отношения как меры ширины СФ делается ряд неочевидных допущений: о фиксированности порогового отношения сигнал/шум для разных частот и для разных испытуемых, о прямоугольности СФ, об отсутствии взаимодействия сигналов в разных СФ и ряд других. Справедливость каждого из этих допущений в лучшем случае неочевидна. Так, обращает на себя внимание, что пороговое отношение сигнал/шум на выходе СФ может быть различным (Patterson et al., 1982). Между тем при использовании

критического отношения возрастание порогового отношения сигнал/шум не удается отличить от расширения СФ.

Другое предположение, используемое при введении критического отношения, состоит в отсутствии влияния на ПМ сигналов, находящихся вне исследуемого СФ. Если ПМ определяется отношением сигнал/шум только в одном фильтре, то для сигнала, состоящего из нескольких тонов совершенно различных частот, ПМ может равняться минимальному порогу среди однотоновых сигналов. Однако, поскольку процесс носит вероятностный характер, ПМ суммы может быть снижен просто вследствие возможности обнаружения хотя бы в одном из СФ, где присутствует сигнал. Наконец, если слуховая система способна произвольно объединять СФ для достижения наивысшего отношения сигнал/помеха, то ПМ может быть снижен еще больше.

Экспериментальные данные не дают возможности решить окончательно, какая стратегия реально используется испытуемыми. Предположение об использовании только одного СФ кажется наименее вероятным. Только в некоторых ранних работах, выполненных пороговыми методами, не отмечали снижения ПМ при росте числа тональных компонент ТС (Gässler, 1954). В последующем снижение ПМ при введении новых компонент отмечалось многократно. При 18 тонах, расположенных так, что ни одна из соседних пар не попала в один СФ, ПМ был на 6—8 дБ ниже ПМ любой из компонент (Buus et al., 1986). Многие авторы делают вывод, что слуховая система в принципе способна производить объединение желаемого числа СФ для целей оптимального обнаружения сигнала. Несомненно также, что разные составляющие широкополосных М не являются независимыми, а могут либо усиливать, либо, наоборот, подавлять друг друга (Houtgast, 1974b).

В этой связи многие авторы пытались оценить частотную избирательность слуховой системы более локальными методами, например по зависимости ПМ от ширины полосы шумового М, центральная частота которого равняется частоте ТС. Работы эти интенсивно велись прежде всего группой Цвикера, явившись одной из основ концепции критических полос. По данным этих авторов, при сохранении постоянной энергии шумового М расширение его полосы до определенной границы никак не влияло на ПМ тона. Однако после перехода этой границы ПМ начинал падать, что свидетельствовало о выходе части энергии М за пределы СФ. Ширину полосы шума, до которой ПМ определялся еще всей энергией М, было предложено называть критической полосой (Фельдкеллер, Цвикер, 1965). Отметим, что энергия М на выходе СФ должна определяться сверткой спектра входного сигнала с амплитудно-частотной характеристикой СФ, поэтому указанная трактовка предполагает прямоугольность формы СФ. Такая аппроксимация может быть полезной в довольно большом числе приложений, хотя она не подтверждается физиологическими данными. Анализ экспериментальных зависимостей ПМ от ширины полосы М, аппроксимировавшихся двумя прямыми, показывает, что в областях перехода результаты гораздо лучше могут быть описаны

плавной кривой (Фрейдин, 1968; Hall et al., 1984), предполагающей непрямоугольность фильтра.

Более принципиален вопрос о причинах приблизительного постоянства ПМ при малых ширинах полосы М. Поскольку такой М является уже узкополосным, эта проблема подробнее будет рассматриваться ниже. Здесь же отметим, что при сужении полосы амплитудная модуляция М может способствовать обнаружению сигнала. Чем уже полоса, тем этот эффект сильнее, причем действует он в на-

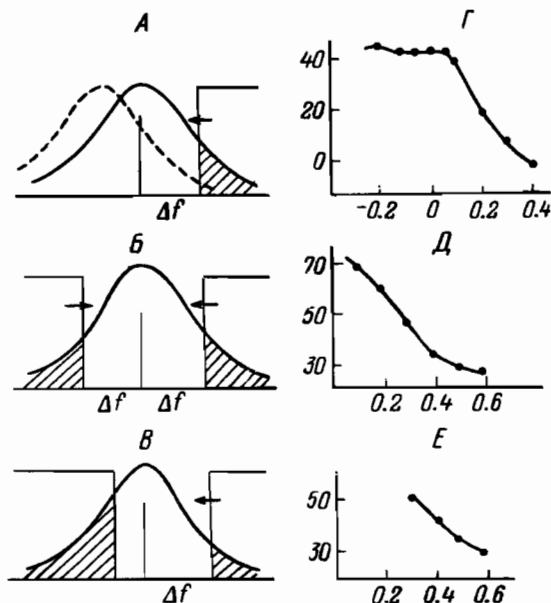


Рис. 37. Маскировка тонального сигнала широкополосными шумами (по: Houtgast, 1974b; Glasberg, Moore, 1986).

А, Б, В — схемы спектра шумового М (заштриховано) и гипотетической формы слухового фильтра, настроенного на частоту ТС (сплошная линия); прерывистая линия на рис. А иллюстрирует СФ, в котором может осуществляться «прослушивание на боковых частотах» стрелки указывают направление изменения граничной частоты. Г, Д, Е — зависимости ПМ (ось ординат, дБ) тона 1 кГц от величины Δf (ось абсцисс, кГц) для высокочастотного шума (Г) шума с симметричным спектральным провалом (Д) и шума со спектральным провалом при фиксированном низкочастотном участке (Е).

правлении, противоположном предполагаемому повышению ПМ при сужении полосы М вследствие концентрации мощности в полосе оптимального пропускания. Возможно, что действие этих противоположных факторов и приводит к кажущейся независимости ПМ от ширины полосы.

При поддержании постоянным не энергии М, а его спектральной плотности расширение полосы ведет к увеличению ПМ, но оценить из вида этой функции форму СФ весьма затруднительно. После того как ширина полосы переходит границы критической полосы, поро маскировки оказывается приблизительно постоянным (Schafer et al. 1950; Spiegel, 1981; Hall et al., 1984).

Проводились также работы по маскировке белым шумом сигнала с переменной шириной полосы (Gässler, 1954; Фрейдин, 1975; Horst, Ritsma, 1981). При постоянной энергии ТС расширение его полосы вначале не приводило к изменению ПМ, а затем вызывало его повышение. Значение критической полосы мало зависело от того, менялась ли полоса М при тональном сигнале или полоса ТС при широкополосном М (Spiegel, 1979, 1981).

Можно попытаться оценить параметры СФ, используя такие шумовые маскиры, спектр которых, будучи широкополосным, не включает частоту самого сигнала. Идея первых работ, проводимых таким методом, иллюстрируется рис. 37, А.

Тональный сигнал располагается по центру СФ, в котором осуществляется его выделение. Шумовой стимул с очень резкими спектральными границами является либо высокочастотным (как на рис. 37, А), либо низкочастотным. Ясно, что, пока граница полосы М далека от частоты ТС, маскировка должна быть незначительна. При смещении границы ближе к частоте ТС все большая часть энергии М попадает в слуховой фильтр (заштриховано), что приводит к уменьшению отношения сигнал/шум и соответственно к росту ПМ. В других случаях параметры М оставались фиксированными, а изменялась частота ТС. При этом ПМ монотонно возрастал при сближении частоты ТС с частотой спектрального среза М, после перехода которой он оставался примерно постоянным (Houtgast, 1974b; Small, Tyler, 1978). Качественно результаты всех указанных работ соответствовали концепции СФ, однако частотный интервал, на котором происходил переход от максимального значения ПМ до порога, соответствующего отсутствию маскировки, был больше обычно принятого значения критической полосы (рис. 37, Г).

В адрес использованного подхода может быть высказано одно серьезное возражение. Нет никаких особых оснований полагать, что обнаружение ТС должно осуществляться именно в том СФ, центральная частота которого соответствует частоте ТС. На рис. 37, А прерывистой линией показан СФ с центральной частотой, смещенной в сторону от полосы М. Ясно, что в этом фильтре условия обнаружения ТС могут быть лучше, чем в фильтре, настроенном на частоту ТС. Ясно также, что указанный эффект — называемый обычно прослушиванием на боковых частотах — должен приводить к ослаблению зависимости ПМ от частотного интервала между ТС и границей М.

По-видимому, чрезвычайно удачным вариантом М для оценки параметров СФ является широкополосный шум со спектральным провалом (Patterson, 1974, 1976; Фрейдин, 1975). Поскольку этот М является в настоящее время одним из наиболее распространенных, остановимся на его характеристике подробнее (рис. 37, Б). Наибольшее отношение сигнал/шум будет наблюдаться в СФ, настроенном на частоту сигнала. Суммировать информацию от разных фильтров при узком спектральном провале, по-видимому, невозможно. Пред-

положим, что пороговое отношение сигнал/шум на выходе фильтра равно 1, тогда мощность сигнала на пороге

$$P = K \int_0^{\infty} N(f) |W(f)|^2 df,$$

где $N(f)$ — спектр мощности шума, а $|W(f)|^2$ — квадрат модуля передаточной функции фильтра. Для шума, иллюстрированного рис. 37, Б, уравнение можно переписать в виде

$$P = KN_0 \int_0^{f_c - \Delta f} |W(f)|^2 df + KN_0 \int_{f_c + \Delta f}^{\infty} |W(f)|^2 df,$$

где N_0 — спектральная плотность мощности M , а f_c — частота сигнала. Задавшись общей формулой СФ, можно оценить его ширину из зависимости P от Δf . В настоящее время наиболее широко используют характеристики СФ, предложенные Паттерсоном (Patterson, 1974, 1976; Patterson et al., 1982). При переходе к переменной $g = |f - f_c|/f_c$ передаточная функция указанного фильтра имеет вид

$$W(g) = \sqrt{1 + pg} e^{-pg/2}.$$

Подставляя это значение в формулу для пороговой мощности, можно подобрать по методу наименьших квадратов оптимальные значения K и p и оценить ширину СФ. Для рассмотренного фильтра эквивалентная ширина полосы прямоугольного фильтра составляет $4f_c/p$.

Типичный пример зависимости ПМ от отношения $\Delta f/f_c$ приведен на рис. 37, Д. В этом случае уровень спектральной плотности мощности шума составляет 40 дБ УЗД при частоте сигнала 1 кГц и его длительности около 10 мс. На рис. 38, А приведена форма СФ, полученная согласно описанной выше аппроксимации. Вычисляемые этим методом параметры СФ оказались инвариантными по отношению к тому, что является независимой переменной — уровень M или уровень ТС (Moore, Glasberg, 1981). Кроме того, ширина СФ почти не зависит от длительности сигнала или от того, в начале, середине или конце маскира длительностью 0.4 с предъядвляется короткий ТС (Moore et al., 1987). В диапазоне значений уровня спектральной плотности M 10 ÷ 50 дБ УЗД ширина СФ хотя и растет с ростом уровня сигнала, но этот эффект незначителен (Weber, 1977; Glasberg, Moore, 1982).

Основным недостатком измерений, выполненных рассмотренным методом, является использование неочевидного предположения о симметричности СФ. Однако путем усложнения методики этот недостаток может быть преодолен (Glasberg et al., 1984). Идея методики ясна из рис. 37, В. Спектральный провал не центрирован вокруг частоты маскира, а смещен в одну сторону. По зависимости ПМ от переменного частотного интервала между ТС и срезом со стороны высоких частот определяется параметр p для высокочастотного склона фильтра. Подобным же образом, меняя границу низкочастотного уча-

стка М при фиксации высокочастотного, оценивают значение p для низкочастотного склона. Соответствующие данные приведены на рис. 37, Е. На рис. 38, Б (кривая 2) приведена форма СФ при действии маскера с уровнем спектральной плотности 50 дБ УЗД. Значение крутизны низкочастотного склона СФ, усредненное по нескольким испытуемым, составило 35 дБ/окт., высокочастотного — 95 дБ/окт., а добротность по уровню 10 дБ составила около 3.

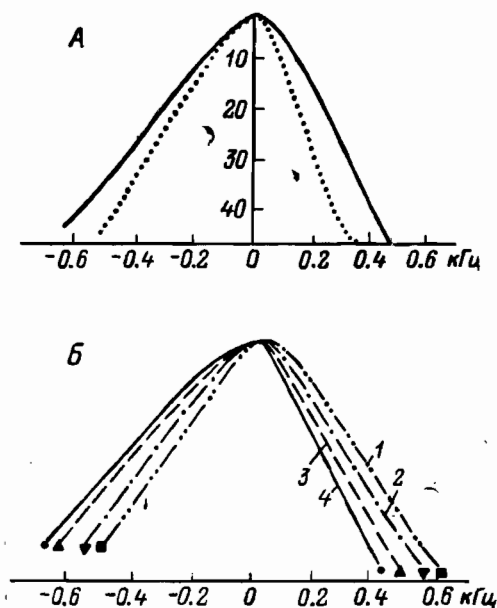


Рис. 38. Форма слухового фильтра, полученного методом маскировки тона шумом со спектральным провалом (по: Glasberg, Mooge, 1986).

А — форма СФ, вычисленная для спектрального уровня М 45 дБ УЗД/Гц; точечной линией показана форма СФ, полученная при том же уровне М методом ППМ; Б — схематически показанные формы СФ при разных уровнях звукового давления: 30 (1), 50 (2), 70 (3) и 90 (4) дБ УЗД.

Такой результат типичен для средних уровней спектральной плотности М. Повышение этого уровня приводит к еще большей асимметрии СФ, при его понижении СФ оказывается почти полностью симметричным, по крайней мере в линейной шкале (Lutfi, Patterson, 1984). Больше того, вблизи порога форма СФ может быть инвертирована, обладая более крутым наклоном с низкочастотной стороны. Как видно из рис. 38, Б, преобразование формы СФ практически не приводит к изменению его ширины, что и объясняет слабую зависимость этого параметра от уровня спектральной плотности в случае использования симметричного спектрального провала (Weber, 1977).

Надо сказать, что использование шума с симметричным спектральным провалом позволяет оценить ширину СФ не только довольно точно, но и достаточно оперативно. По-видимому, этот вариант методики будет развиваться с целью использования в клинике

при аудиологических исследованиях. При нейросенсорной тугоухости ширина СФ, измеренная таким образом, резко возрастает (Glasberg, Moore, 1986; Moore, Glasberg, 1986). Недавно с целью получения нормативных данных оценка ширины СФ путем определения зависимости ПМ тона частотой 2.0 кГц от ширины спектрального провала шумового М со спектральным уровнем 45 дБ была проведена на 95 студентах. Среднее значение ширины эквивалентного прямоугольного СФ составило $308 \text{ Гц} \pm 32 \text{ Гц}$. У двух испытуемых, сообщивших об увлечении рок-музыкой, это значение составило соответственно 404 и 497 Гц (Moore, 1987).

Легко видеть, что на высоких частотах различия невелики, но на низких ширина СФ, определенная путем маскировки шумом со спектральным провалом, оказывается в 1.5—2 раза уже критической полосы. Во всем слуховом диапазоне ширина СФ занимает около 0.85 мм базилярной мембраны человека, так что на мембране укладываются 30—32 таких фильтра вместо 24 критических полос.

Таким образом, современные исследования маскировки тональных сигналов широкополосными маскерами в целом подтвердили существование периферической фильтрации сигнала набором слуховых фильтров. Параметры этих СФ в режиме одновременной маскировки тона шумом со спектральным провалом исследованы довольно подробно. В частности, определены значения добротности, крутизны склонов и степени асимметрии. Однако не следует полагать, что значения указанных параметров совершенно не зависят от характера решаемой человеком задачи. Так, оказалось, что многие свойства маскировки существенно изменяются, если ТС предъявляется не на фоне М, а сразу после его окончания.

Неодновременная маскировка

После окончания звукового отрезка его маскирующее действие некоторое время еще продолжается. Порог обнаружения короткого ТС, предъявляемого прямо после окончания маскера, может быть повышен на 35—40 дБ. Это явление, называемое прямой последовательной маскировкой (ППМ), наблюдается в диапазоне интервалов между концом М и началом ТС порядка 0.2—0.3 с. Естественно, что степень ППМ падает с ростом этого интервала, причем крутизна указанной зависимости растет при усилении М (Fastl, 1976; Moore, Glasberg, 1986). Если этот интервал фиксирован, то ПМ резко падает с увеличением длительности ТС. Эффект определяется двумя причинами: временной суммацией ТС и, кроме того, отставлением конечного участка ТС от предшествующего М (Fastl, 1976).

Функции маскировки, получаемые в режиме ППМ, отличаются от подобных кривых одновременной маскировки (ОМ) меньшей крутизной. Угол наклона никогда не достигает 45 %, уменьшаясь с увеличением длительности ТС или интервала между М и ТС. Часто этот угол не остается постоянным по ходу функции маскировки, а растет с ростом уровня маскера (Fastl, 1976; Moore, Glasberg, 1981, 1983b).

При фиксированных параметрах ТС и уровне М порог ППМ существенно зависит и от длительности М. При длительностях шумового М, меньших 0.2 мс, наблюдается энергетическая временная суммация: порог ППМ остается неизменным при удвоении длительности М и уменьшении вдвое его мощности (Fastl, 1976; Zwicker, 1984).

Перейдем теперь к анализу тех данных, где ППМ широкополосными маскерами используется для исследования механизмов частотного анализа.

Зависимость порога ППМ тонального ТС от ширины полосы М, центрированного на частоте ТС, оказалась немонотонной (Houtgast, 1974b; Fastl, Belchy, 1981). При постоянной спектральной плотности мощности М расширение его полосы вначале вызывает повышение порогов ППМ. Однако затем эффективность маскировки начинает падать. Для ТС частотой 1.0 кГц ширина полосы М, обуславливающего наибольшую маскировку, составила примерно 100—150 Гц.

Рассмотрим теперь ППМ широкополосными М, иллюстрированными на рис. 37. Зависимость ППМ тонального ТС маскерами с резким спектральным срезом (рис. 37, А) от частоты ТС оказалась немонотонной. Максимальный ПМ обнаруживается при условии, когда частота ТС соответствует спектральной полосе М, но смещена к самому краю этой полосы. Смещение частоты ТС от спектра М, естественно, приводит к снижению ПМ, однако и при смещении частоты ТС в полностью стационарный участок спектра маскера ПМ, хотя и незначительно, но снижается. Кроме того, в точке максимума ПМ шумом, спектр которого обрзан со стороны низких или высоких частот, может оказаться больше ПМ белым шумом той же спектральной плотности мощности (Houtgast, 1974b).

В последние годы довольно подробно изучали ППМ короткого ТС широкополосным шумом со спектральным провалом (рис. 37, Б, В) (Moore, Glasberg, 1981, 1986; Glasberg, Moore, 1982; Glasberg et al., 1984; Moore et al., 1987). Достоинства этого метода для изучения характеристик СФ уже обсуждались в предыдущем разделе. Так же как и при ОМ, используя описание СФ в виде экспоненциального фильтра со сглаженной вершиной, можно оценить его параметры. В целом данные, полученные методом ОМ и ППМ, качественно сходны, но демонстрируют существенные количественные отличия: эквивалентная ширина СФ при ППМ примерно в 1.3—1.5 раза меньше, чем при ОМ. Так, на частоте 1.0 кГц средняя ширины СФ при одновременной М составила 161 кГц, а при ППМ — 128 Гц (рис. 38, А). Высокочастотный склон СФ на той же частоте составил 116 дБ/окт. против 77 дБ/окт. в случае ОМ. При использовании симметричного спектрального провала в режиме ППМ не удалось обнаружить ясной зависимости ширины СФ от уровня сигнала (Glasberg, Moore, 1982), хотя вполне естественно ожидать, что преобразование формы СФ в зависимости от уровня, наблюдаемое при одновременной маскировке (рис. 38, Б), имеет место и при последовательной маскировке.

Наряду с явлением прямой последовательной маскировки хорошо известно и явление обратной маскировки — ухудшение обнаружения

короткого звукового сигнала, если прямо за ним следует более интенсивный и длительный стимул. Исследования обратной маскировки методически довольно сложны, так как наряду с периферической составляющей большую роль в ней играют центральные, которые, по-видимому, могут быть уменьшены или даже исключены в процессе длительной тренировки. Однако даже у тренированных испытуемых и при использовании методики вынужденного выбора обратная маскировка остается довольно значительной. При малых значениях задержки между концом ТС и началом М обратная маскировка иногда выражена сильнее, чем ППМ (Waltzman, Levitt, 1979).

В работе Долана и Смолла тональный ТС длительностью около 10 мс маскировался последующим широкополосным шумом с уровнем 80 дБ УЗД и длительностью 0.2 с (Dolan, Small, 1984). ПМ экспоненциально падал при увеличении интервала между концом ТС и началом М с постоянной времени около 2 мс для ТС частотой 7.0 кГц и около 4 мс для ТС частотой 0.5 кГц. Однако указанная экспонента не выходила на нулевой уровень, и при интервалах, больших 10 мс, значения ПМ все еще существенно (на 3÷10 дБ) превышали пороги обнаружения ТС в тишине. Авторы предполагают, что обратная маскировка включает две составляющие: периферическую и центральную. Первая составляющая, зависящая от частоты ТС, может определяться прямым слиянием ТС и М на периферии слуха, скорее всего просто на базилярной мембране внутреннего уха. Этому соответствует уменьшение постоянной времени с ростом частоты, так как при одинаковой добротности СФ длительность переходных процессов падает с ростом его центральной частоты. Медленная составляющая обратной маскировки также может быть связана со слиянием ТС и М, но уже на более центральных уровнях слухового пути. Подробного исследования частотной избирательности обратной маскировки, насколько нам известно, не проводилось.

В целом данные по одновременной маскировке тональных сигналов широкополосными маскерами подтверждают существование периферического слухового частотного анализа, но дают оценки параметров СФ, существенно отличные от тех, которые типичны для ОМ. Эти отличия касаются главным образом двух моментов: 1) большей степени частотной избирательности при ППМ по сравнению с ОМ, 2) проявления при ППМ в отличие от ОМ эффектов, которые могут трактоваться как свидетельство подавления одних спектральных составляющих маскера другими.

Перед подробным анализом причин этих отличий рассмотрим данные по ППМ и ОМ узкополосного тестового сигнала узкополосным же маскером.

1.4.3. УЗКОПОЛОСНЫЕ МАСКЕРЫ

Одновременная маскировка

Исследование маскировки тона тоном берет начало с классической работы Вегеля и Лейна, определивших спектральные области взаимодействия двух тонов и выявивших асимметричность

маскировки: низкочастотные тоны сильнее подавляют высокочастотные, чем наоборот (Wegel, Lane, 1924). Обнаружение Бекеша коррелятов этой асимметрии в картине возбуждения базилярной мембраны внутреннего уха (Békésy, 1960) явилось одним из первых шагов по пути установления прямых связей между психофизическими закономерностями и физиологическим анализом функционирования сенсорных систем.

За прошедшее время вопрос о маскировке тона тоном был весьма подробно исследован с применением как пороговых методов (Zwicker, 1974; Fastl, 1979), так и методов вынужденного выбора.

Функции маскировки в случае узкополосных М зависят от соотношения частот М и ТС. При их совпадении кривые фактически отражают зависимость дифференциального порога по амплитуде от уровня М. Известно, что эта зависимость близка к степенной, но с показателем, несколько меньшим единицы. Еще меньший показатель степени у функции маскировки в том случае, когда М имеет более высокую частоту, чем ТС. И наконец, когда частота М ниже частоты ТС, наклон меняется с уровнем М: для сравнительно слабых М угол наклона незначителен, но с повышением уровня он резко нарастает, достигая значений, больших 45° (Fastl, 1979).

В процессе маскировки тона тоном проявляется эффект временной суммации: ПМ начинает возрастать при длительностях ТС, меньших 0.1 с, увеличиваясь к 2 мс примерно на 10 дБ. Эти значения временной суммации существенно ниже типичных, например для пороговой суммации тона в тишине.

Так же, как и при шумовой маскировке, при маскировке тона тоном проявляется эффект «превышения»: ПМ короткого ТС уменьшается на 3–5 дБ при его отставлении от начала сигнала в середину или даже ближе к концу (Самойлова, 1959; Leshowitz, Cudahy, 1975).

Одним из первых авторов, обративших внимание на возможность использования тональной маскировки в целях прямого определения характеристик периферических СФ, была Л. А. Чистович. Она предложила определять частотную зависимость уровня тонального М, который обеспечивает пороговую маскировку слабого тонального ТС фиксированной частоты (Чистович, 1957). Эту зависимость принято называть психофизической кривой частотной настройки (ПКЧН).

Описанный простой механизм маскировки тона тоном, конечно же, сильно упрощен. Так, небольшой сдвиг частоты М относительно частоты ТС приводит к тому, что амплитуда результирующего сигнала оказывается меняющейся во времени. Если ТС достаточно длителен, возникают биения с разностной частотой, которые могут способствовать обнаружению ТС. Если ТС имеет длительность, меньшую периода биений, а фаза его случайна, то его добавление иногда будет приводить к росту результирующей амплитуды, а иногда, наоборот, к ее снижению. Все это резко затрудняет определение порога ОМ тона тоном при разности частот ТС и М, меньших 30–50 Гц. Некоторые авторы просто исключают этот диапазон из своего рассмотрения, аппроксимируя ПКЧН по оставшимся точкам (Houtgast, 1974b; Moore, 1978). Еще одно решение состоит в том, чтобы М и ТС скла-

дывались как некоррелированные сигналы: для этого при совпадении их частот разность фаз должна составлять $\pi/2$ (Fastl, 1979). В таких условиях порог ОМ тона тоном оказывается монотонной функцией разности частот Т и ТС, что и позволяет получить в достаточной мере четкие ПКЧН.

Набор ПКЧН, полученных для ТС частотой 1 кГц, имеющих уровень ощущения 5, 10, 20 и 30 дБ (Moore, 1978), приведен на рис. 39,

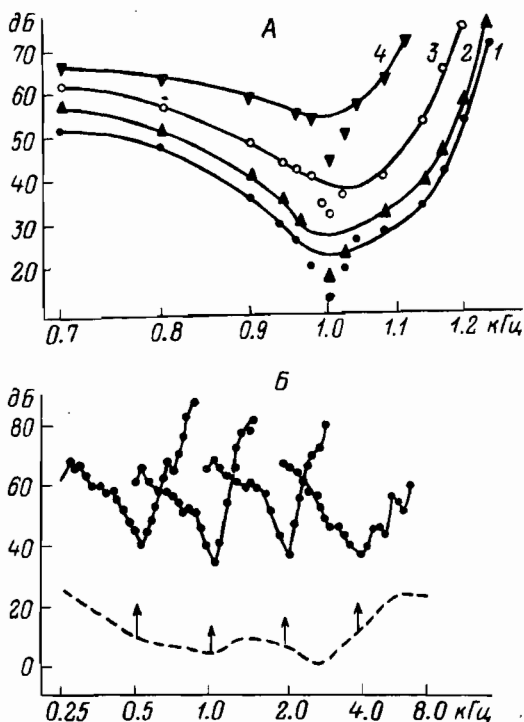


Рис. 39. Психофизические кривые частотной настройки.

А — частотная зависимость уровня тонального М на пороге ОМ для короткого ТС частотой 1 кГц и уровнем 19 (1), 24 (2), 34 (3) и 44 (4) дБ УЗД; кривые проведены без учета точек в диапазоне 0.98—1.02 кГц (по: Moore, 1978); Б — четыре ПКЧН, полученные соответственно для ТС частотой 0.5, 1.0, 2.0 и 4.0 кГц; прерывистой линией указан абсолютный порог, концы стрелок соответствуют уровню ТС (по: Carney, Nelson, 1983).

А. В этом случае специальной компенсации биений не производили, а кривые строили, только учитывая точки, удаленные от частоты ТС более чем на 30—40 Гц. Хорошо видна асимметричность кривых, но обращает на себя внимание тот факт, что крутизна наклонов ПКЧН невелика и существует довольно значительный участок, где порог маскировки слабо зависит от частоты М. Фактически нередко минимальные пороговые значения М наблюдались не на частоте ТС, а несколько выше ее (см. также: Tobias, 1977; Vogten, 1978a, 1978b). При увеличении уровня маскируемого ТС добротность ПКЧН сначала не меняется, но затем падает (Moore, 1978; Glasberg, Moore,

1986). При больших уровнях усиливается и степень асимметрии ПКЧН (Vogten, 1978a; Zwicker, Jaroszewski, 1982).

Ширина и форма ПКЧН закономерно меняются при повышении частоты ТС. На высоких частотах усиливается асимметрия и несколько повышается добротность ПКЧН. Набор ПКЧН для разных частот ТС приведен на рис. 39, Б (Carney, Nelson, 1983).

Некоторые авторы отмечали, что на форму ПКЧН могут влиять расширение спектра в моменты начала и конца ТС и просто конечность ширины спектра коротких ТС. В этих случаях при действии, например, высокочастотного М (узкополосного шумового или тонального) наибольшее отношение сигнал / шум может оказаться не в СФ, настроенном на частоту ТС, а в более низкочастотном СФ, где влияние М практически отсутствует, а тестовый сигнал еще присутствует. Наиболее простой метод устранения подобных эффектов («off-listening») состоит, вероятно, в удлинении фронтов ТС. Однако иногда для этой цели использовали дополнительные стимулы. Это мог быть либо узкополосный шум с центральной частотой, локализованной с той стороны от частоты ТС, где предполагалось прослушивание (O'Loghlin, Moore, 1981), или слабый шум со спектральным провалом, центрированным вокруг частоты ТС (Glasberg et al., 1982; Moore et al., 1984). Несомненно, однако, что сколь бы слабыми ни старались сделать эти стимулы, если они подавляют прослушивание на боковых частотах, они действуют и на центральный СФ (рис. 37, А).

Недавно было показано, что частотная избирательность маскировки коротких тональных ТС зависит от временных соотношений сигнала и маскера. ПКЧН острее для непрерывного М или для случая, когда сигнал предъявляется в середине М, чем когда он поступает в начале или в конце М (Bacon, Viemeister, 1985; Bacon, Moore, 1986, 1987). Физическое объяснение этого факта в первом приближении кажется довольно очевидным: в начале и в конце маскера его спектр расширяется, что и должно снижать частотную избирательность. Для ослабления этих эффектов следует выбирать ТС с колоколообразной огибающей и, если он должен быть коротким, то предпочтительным является сигнал без стационарного участка амплитуды.

Для того чтобы слушатель в процессе обнаружения тона не мог ориентироваться на изменения огибающей, можно в качестве маскера использовать не тон, а узкополосный шум (Egan, Hake, 1950; Lutfi, 1983b; Moore et al., 1984; Weber, Patterson, 1984). Такой сигнал вполне можно трактовать как тон, случайно модулированный по амплитуде. Заметим, что фактически узкополосный шум с крутыми спектральными срезами получают обычно именно таким образом. Глубокая амплитудная модуляция М, естественно, ликвидирует признак обнаружения ТС, связанный с биениями.

При прямом сравнении оказалось, что на частоте 1.0 кГц при длительности ТС 35 мс частотная избирательность ПКЧН, полученных при использовании шумового маскера с шириной полосы 50 Гц, была несколько выше, чем при использовании синусоидального М (Weber, Patterson, 1984). Разница возникла за счет того, что при

близости центральной частоты М к частоте ТС шумовой М был существенно эффективнее тонального. Снижение эффективности тонального М авторы приписывают использованию испытуемым признака неравномерности огибающей (т. е. биений).

Интересно, что использование шумового узкополосного ТС при тональном М не приводило к обострению ПКЧН, поскольку в этом случае признак обнаружения, заключающийся в неравномерности огибающей, сохранялся так же, как и для тонального ТС.

Еще одну особенность следует учитывать при анализе ПКЧН, полученных при маскировке тона узкополосным шумом. В случае значительного превышения центральной частоты М над частотой ТС маскировка может определяться низкочастотными комбинационными тонами, возникающими на улитке при действии М (Lutfi, 1983b). Эффект этот приводит к снижению крутизны ПКЧН с высокочастотной стороны, где в норме наклон должен быть наиболее крут.

В целом метод одновременной маскировки тона тоном или узкополосным шумом дает возможность качественной оценки частотной избирательности слуховой системы, хотя при интерпретации данных необходимо учитывать рассмотренные выше особенности. Метод ОМ тона тоном все чаще начинает применяться в клинической практике, причем весьма убедительно продемонстрирована корреляция оцененной таким образом частотной избирательности со способностями к восприятию речи (Zwicker, 1974; Zwicker, Schorn, 1978; Carney, Nelson, 1983; Moore, Glasberg, 1986).

Неодновременная маскировка

Одна из первых работ, в которых исследовалась ППМ тона тоном, была выполнена А. С. Бронштейн и Е. А. Чуриловой (Бронштейн, Чурилова, 1936). Несмотря на довольно долгую историю работ в этом направлении, их расцвет начался с середины 70-х годов, когда метод стал широко применяться для изучения частотной избирательности СФ.

В значительном большинстве работ, посвященных исследованию ППМ тона тоном, использовались следующие параметры стимулов: длительность маскера — $100 \div 500$ мс, длительность тестового сигнала — $10 \div 50$ мс, интервал между концом М и началом ТС — $0 \div 50$ мс. При этих параметрах наклон функции маскировки в двойных логарифмических координатах был существенно меньше единицы (Fastl, 1979). Значение этого наклона, соответствующее показателю степени связи между уровнем М и ПМ, падает с увеличением длительности ТС или с увеличением интервала между концом М и началом ТС. При совпадении частот ТС и М, длительности ТС 20 мс и задержке его относительно конца М в 4 мс показатель степени имел значение около 0.5. Напомним, что при тех же параметрах сигнала в режиме ОМ наклон был лишь немного меньше единицы (так называемый «почти Веберовский» закон), так что различия порогов в режимах ОМ и ППМ растут с ростом уровня М. В режиме ППМ, как и при ОМ, наклон кривых маскировки зависит и от соотношения частот

М и ТС. При низкочастотном М наклон не остается постоянным, а резко возрастает на больших уровнях (Fastl, 1979). Зависимость порогов ППМ от величины интервала между концом М и началом ТС — степенная с отрицательным показателем, возрастающим с ростом уровня М (Fastl, 1979). Увеличение этого интервала ведет, кроме того, к дальнейшему снижению наклона кривой маскировки (Widin, Viemeister, 1979a, 1979b).

В ППМ весьма четко проявляется эффект временной суммации (Kidd, Feth, 1982; Zwicker, 1984). Порог ППМ тона длительностью 20 мс растет при увеличении длительности М с 35 до 500 мс примерно на 10 дБ (Kidd, Feth, 1982).

Частотные зависимости ППМ тона тоном исследованы в современной психоакустике весьма подробно. В режиме, когда независимой переменной является частота ТС, а уровень М сравнительно невелик, максимальное значение ПМ достигается при совпадении частот ТС и М (Houtgast, 1973; Vogten, 1978b). Однако маскиры высокой интенсивности нередко оказывают максимальное влияние на обнаружение ТС с существенно более высокой частотой (McFadden, Yama, 1983). Наблюдение это коррелирует с ходом кривых маскировки (напомним о резком нарастании ПМ при больших уровнях низкочастотного М), а также и с физиологическими данными (Møller, 1978). Последние свидетельствуют, что при больших уровнях тона частота, вызывающая наибольшую реакцию волокна слухового нерва, сдвигается вниз. Это явление соответствует сдвигу максимума активности популяции волокон в высокочастотную сторону, что в свою очередь должно соответствовать высокочастотному сдвигу максимума ППМ.

Избежать этих нелинейных эффектов проще всего, используя методику, при которой фиксируется уровень и частота ТС, т. е. получая ПКЧН в режиме ППМ. Один из первых подобные кривые получил Хаутгаст (Houtgast, 1973, 1974b). Ему удалось показать, что при близких параметрах М и тестового сигнала ПКЧН в режиме ППМ имеют большую добротность, чем в режиме ОМ. Вопрос о механизмах этого обострения многократно обсуждался разными авторами. Указывалось, в частности, что при совпадении частот ТС и М пороговый уровень М может оказаться искусственно заниженным, вследствие того что ТС, даже находясь выше порога, может восприниматься просто как продолжение М, что и не позволяет его обнаружить. Как только частота М смещается относительно частоты ТС, их различие существенно облегчается и соответственно пороговый уровень М возрастает. Эффект приводит к искусственному обострению ПКЧН. С целью исключения слияния ТС с М предлагалось синхронно с М предъявлять различные стимулы-индикаторы, позволяющие, таким образом, указать момент начала возможного ТС. Мы не будем здесь рассматривать те случаи, когда сам сигнал-индикатор мог взаимодействовать с ТС или с М: такие данные весьма сложно интерпретировать, и их следует трактовать как результат сложения двух М (O'Loughlin, Moore, 1981). Если же в качестве сигнала-индикатора действует, например, контралатеральный широкополосный шум невысокого уровня, то его прямым воздействием

можно, по-видимому, пренебречь. При этих условиях у хорошо тренируемых испытуемых действие сигнала-индикатора оказывается незначительным. При больших задержках между окончанием М и началом ТС сигнал-индикатор может даже ухудшить обнаружение ТС (Neff, 1985). Однако, по другим данным, интенсивный контралатеральный шумовой сигнал-индикатор или, например, ипсилатеральный тон, смещенный относительно частоты ТС на две октавы, может привести к заметному облегчению обнаружения (Moore, Glasberg, 1982, 1985).

Для ослабления эффекта слияния рекомендуется, во-первых, проводить тренировку испытуемых и, во-вторых, делать сравнительно большие задержки начала ТС относительно конца М (Neff, Yesteadt, 1983; Neff, 1985).

Другое усложнение интерпретации результатов ППМ заключается в возможности расширения спектра М, если его окончание оказывается слишком резким (Widin, Viemeister, 1979). Ясно, что этот эффект, а также расширение полосы ТС при малой его длительности должны приводить к снижению частотной избирательности ПКЧН. Ослабить эти эффекты можно удлинением ТС и снижением крутизны фронта окончания маскира, что фактически снова эквивалентно увеличению временного интервала между М и ТС.

Наконец, на форму ПКЧН, полученных методом маскировки тона тоном, может оказать влияние и эффект прослушивания на боковых частотах (Johnson-Davies, Patterson, 1979; O'Loughlin, Moore, 1981; Neff, 1986; Yacullo, Abbas, 1986).

Несмотря на все указанные осложнения, метод ППМ тона тоном позволяет в довольно широком диапазоне уровней получать ПКЧН, вполне адекватно отражающие степень возбуждения СФ под действием М (Moore, 1978; Vogten, 1978b; Green et al., 1981). Если варьировать уровень, длительность и задержку ТС, то окажется, что форма ПКЧН зависит почти исключительно от одного фактора — результирующего уровня М. Напомним, что необходимость повышения уровня М может определяться разными причинами: повышением уровня ТС, увеличением его длительности, увеличением интервала между концом М и началом ТС. Однако форма ПКЧН не зависела от конкретной причины изменения уровня М. Кривые, полученные при малых уровнях М, были настроены очень остро, а при больших частотная избирательность снижалась (Nelson, Freeman, 1984).

Как и в случае ОМ, некоторые авторы при ППМ предпочитают использовать в качестве М не чистый тон, а узкополосный шум. Даже тогда, когда длительность и энергия шумового и тонального М на выходе СФ, настроенного на частоту ТС, были одинаковы, эффективность маскировки могла быть существенно различной. Так, по данным Вебера и Мура, при малых длительностях ТС более эффективным М являлся шум, а при больших длительностях — тон (Weber, Moore, 1981). Для объяснения этого результата необходимо наряду с чисто спектральными энергетическими параметрами привлечь и временные характеристики. Поскольку амплитуда узкополосного шума варьирует во времени, короткий ТС близкой частоты вследствие

эффекта слияния обнаружить очень трудно (Fastl, Bechly, 1981). При тональном М признаком обнаружения может служить пауза между М и ТС. При длительном ТС ситуация меняется. Поскольку длительные участки постоянной амплитуды для шумового М нетипичны, ТС обнаруживается сравнительно легко. В то же время удлинение ТС после тонального М не помогает обнаружению паузы, и в этих условиях такой М может оказаться более эффективным, чем шумовой. Ясно, что так же, как и при ППМ тона тоном, эффект слияния узкополосного М с тональным ТС можно ослабить ипси- или

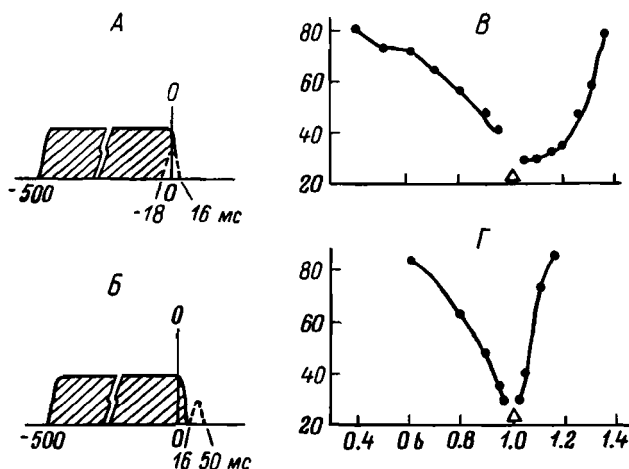


Рис. 40. Сравнение психофизических кривых частотной настройки при одновременной и прямой последовательной маскировках (по: Houtgast, 1974b).

А, Б — схема предъявления во времени маскира длительностью 0.5 с и ТС длительностью 34 мс; В — частотная зависимость (ось абсцисс, кГц) от уровня (ось ординат, дБ) тонального М на ПМ для ТС частотой 1.0 кГц и уровнем 20 дБ УЗД; Г — такая же зависимость, полученная в режиме ППМ. На В и Г треугольником указаны частота и уровень тестового тона.

контралатеральными сигналами-индикаторами (Moore, Glasberg, 1982).

Влияние временных признаков ярко проявилось при изучении зависимости порогов ППМ от ширины полосы М, центрированного на частоте ТС (Moore, 1981). Обычно максимальный ПМ наблюдался тогда, когда средний период изменения огибающей М примерно соответствовал длительности ТС. Таким образом, удлинение ТС приводило к повышению эффективности самих узкополосных маскеров, и, наоборот, при коротких ТС ширина полосы наиболее эффективного М возрастала.

Возвращаясь к форме ПКЧН, подчеркнем, что независимо от того, являлся ли М чистым тоном или узкополосным шумом, частотная избирательность СФ, оцененная методом ППМ, оказывается выше, чем при использовании метода ОМ. Весьма типичны результаты, полученные Хаутгастом (рис. 40). В этом случае ТС длительностью 34 мс предъявлялся либо непосредственно перед окончанием

М (рис. 40, А), либо непосредственно за ним (рис. 40, В). Различия в форме ПКЧН весьма убедительны (рис. 40, В, Г).

Кратко остановимся на особенностях обратной маскировки тональными и узкополосными маскерами. Этот вопрос усложняется тем, что в условиях обратной маскировки особенно трудно отделить ТС от последующего М. Было показано, что добавление к узкополосному М с центральной частотой, равной частоте ТС, хотя бы слабого сигнала-индикатора приводит к очень резкому падению порогов обнаружения сигнала в режиме обратной маскировки. Даже контралатеральный сигнал-индикатор может обусловить падение ПМ на 20—30 дБ. Если сигнал-индикатор действует непрерывно, снижения ПМ не происходит (Tyler, Small, 1977; Weber, Green, 1979).

Интересно заметить, что при сравнительно больших временных интервалах между концом ТС и началом М, когда обратная маскировка уже почти не влияет на порог обнаружения, ее воздействие на ТС остается значительным. Так, дифференциальные пороги по частоте для ТС оказываются резко повышенными даже при временных интервалах между ТС и М, превышающих 100 мс (Bland, Perrott, 1978). Это является интересным свидетельством роли центральных механизмов в процессах распознавания. В отличие от распознавания обнаружение сигнала определяется, по-видимому, главным образом периферическими процессами.

1.4.4. СЛОЖЕНИЕ ЭФФЕКТОВ НЕСКОЛЬКИХ МАСКЕРОВ

Линейная суммация и латеральное подавление

В слуховой системе редко наблюдается простая линейная суммация эффектов маскировки. Но поскольку, например, при использовании в качестве М широкополосного шума наклон функции маскировки близок к единице, суммуцию в этом случае можно считать аддитивной.

Полная суммация иногда наблюдается и для более сложных маскеров (Lutfi, 1983; Neff, Yesteadt, 1983; Moore, 1985). Однако уже при маскировке тона тоном угол наклона кривой маскировки становится меньше 45° , т. е. суммация становится неполной. Еще более ослаблена суммация при ППМ, где показатель степени часто не превышает 0.5.

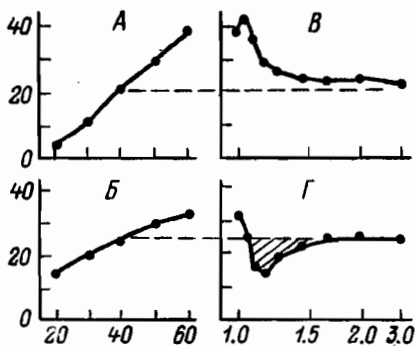
Рассмотрим теперь, как складываются эффекты одновременной маскировки, когда частоты двух тональных М расположены симметрично относительно частоты ТС. Зависимость ПМ от частотного интервала между М нередко использовалась для оценки параметров СФ или, как это принято было говорить, для оценки ширины критической полосы (Green, 1965; Zwicker, Herla, 1975; Glasberg et al., 1984).

При небольших частотных интервалах между М эффективность маскировки двумя тонами оказывается гораздо выше, чем эффективность маскировки каждым из них, т. е. суммация оказывается сверх-

аддитивной. Так, два тональных М частотой 1.9 и 2.1 кГц маскируют сигнал частотой 2.0 кГц на 10–17 дБ сильнее, чем один тон частотой 1.9 или 2.1 кГц (Lutfi, 1983а).

Надо сказать, что причины этой дополнительной маскировки до сих пор еще не вполне ясны. Одно из объяснений сводится к следующему. При действии одного маскера оптимальные условия для обнаружения сигнала наблюдались в СФ, настроенном не на частоту сигнала, а на частоту, смещенную в сторону, противоположную частоте М. Появление М с этой стороны лишает испытуемого возможности использовать указанный признак, что и приводит к резкому повышению ПМ. Еще одно объяснение сводится к тому, что эффекты маскеров суммируются только после того, как сигнал подвергается сильной компрессии. Некоторые авторы обращают внимание и на то, что дополнительная маскировка может определяться возникновением комбинационных тонов вследствие нелинейного взаимодействия двух тональных состав-

Рис. 41. Эффект латерального подавления при маскировке тона двумя тонами (по: Houtgast, 1974б).



А — кривая маскировки основным М в режиме ОМ (временные параметры — см. рис. 40, А); В — кривая маскировки основным М в режиме ППМ (временные параметры — см. рис. 40, Б). По оси абсцисс — УЗД сигнала, дБ; по оси ординат — ПМ, дБ. В — зависимость порога ОМ от частоты дополнительного М, имеющего уровень 60 дБ УЗД при уровне основного М — частотой 1.0 кГц — 40 дБ УЗД; Г — то же, что на рис. В, но для ППМ. Заштрихована зона подавления. По оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — ПМ, дБ.

ляющих М (Greenwood, 1971; Moore, 1985). При дальнейшем росте частотного интервала между М порог маскировки начинает падать, но оценка ширины СФ из этих данных оказывается явно завышенной.

Перейдем теперь к рассмотрению механизмов сложения двух тональных М, один из которых имеет частоту, равную частоте ТС, а частота второго является независимой переменной. Результаты одного из первых экспериментов, выполненных в этом направлении Хаутгастом, приведены на рис. 41. Порог маскировки тона частотой 1 кГц и длительностью 34 мс тональным М той же частоты исследовался в зависимости от частоты второго М. Оба маскера предъявляются синхронно. Данные приведены отдельно для ОМ, когда ТС приходится на конец М, и для ППМ, когда ТС начинается непосредственно после окончания М (см. рис. 40, А и Б). На рис. 41, А приведена кривая маскировка тона 1 кГц тоном 1 кГц для ОМ, на рис. 41, Б та же кривая приведена для ППМ. Заметим уменьшение наклона кривой маскировки в условиях ППМ, о котором уже говорили ранее. Рис. 41, В показывает пороги ПМ при действии пары М, первый из которых при частоте 1 кГц имеет уровень 40 дБ УЗД, а частота

второго, имеющего уровень 60 дБ УЗД, является независимой переменной. В условиях ОМ при совпадении частот обоих М маскировка, естественно, определяется более интенсивным из них, но смещение его частоты приводит к тому, что ПМ постепенно снижается до уровня, определяемого первым М с уровнем 40 дБ (горизонтальные прерывистые линии, рис. 41). Иная картина наблюдается в условиях ППМ. В диапазоне частот 1.05—1.4 кГц второй М вызывает не увеличение, а уменьшение ПМ (рис. 41, Г). Этот эффект сразу после своего описания начали рассматривать как психофизический эквивалент эффекта латерального подавления.

После первой демонстрации психофизического эффекта латерального подавления его характеристики были исследованы весьма подробно.

Эффект демонстрируется только при неодновременной маскировке (Weber, 1983), но при довольно разнообразных спектрально-временных характеристиках М (Houtgast, 1972, 1974b, 1977; Schannon, 1976; Weber, 1978; Weber, Green, 1979; Duifhuis, 1980; Fastl, Bechly, 1981; Sidwell, 1987).

Приведем еще один типичный пример, когда основной маскер представ-

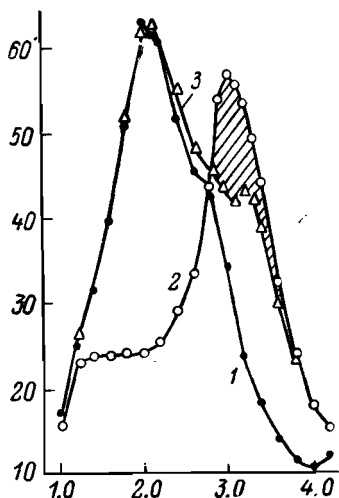


Рис. 42. Эффект латерального подавления тоном (по: Isojima, Suzuki, 1984).

Зависимости ПМ (дБ УЗД) от частоты ТС (кГц) при узкополосном шумовом М частотой 2.1 кГц (1), узкополосном шумовом М частотой 3.0 кГц (2) и при суммарной маскировке (3). Заштрихована зона подавления.

лял собой шум с шириной полосы 0.2 кГц, центрированный на частоте 3.0 кГц при спектральной плотности 20 дБ УЗД/Гц, а второй М при той же ширине полосы имел центральную частоту 2.1 кГц (рис. 42). Маскеры длительностью 0.6 с предъявлялись синхронно, независимой переменной являлась частота ТС длительностью 15 мс, предъявляемого непосредственно по окончании действия М. При маскировке отдельно каждым из тонов видны вполне типичные характеристики зависимости ПМ от частоты. При совместном действии маскеров маскировка близка к аддитивной в диапазоне частот 2.0—2.5 кГц, однако на частотах ТС, близких к частоте основного М, выражен эффект подавления, составляющий в этом случае 10 дБ (Isojima, Suzuki, 1984).

Эффект подавления основного маскера дополнительным демонстрируется и для широкополосных дополнительных М, которые захватывают частотные зоны, фланкирующие частоту М. Рассмотрим влияние на ППМ тона 1.0 кГц тоном той же частоты дополнительного маскера, представляющего собой шум со спектральным провалом, центрированным также на 1 кГц (Sidwell, 1987). Напомним, что изо-

лированное предъявление дополнительного М тормозит реакцию на сигнал (см. раздел 1.2). На рис. 43 приведена зависимость ПМ, рассчитанного относительно ПМ основного М в зависимости от ширины спектрального провала дополнительного М при четырех уровнях последнего. Слабый дополнительный М почти не влияет на ПМ. Дополнительные М промежуточного уровня с шириной провала меньше ± 500 Гц существенно снижают ПМ. Наконец, самый интенсивный шум вызывает демаскирование, достигающее 30 дБ. Заметим, что при средних уровнях эффективным для демаскирования оказывается даже белый шум, т. е. шум с нулевой шириной спектрального провала.

Надо сказать, что, несмотря на столь убедительные свидетельства, в ряде работ реальность психофизического эффекта латерального подавления подвергалась сомнению (Tegru, Moore, 1977; Weber, 1983). По мнению этих авторов, маскер-суппрессор в режиме ППМ действует фактически в роли сигнала-индикатора, позволяющего испытуемому точно определить момент возможного появления сигнала. Вопрос о роли сигналов-индикаторов уже рассматривался в разделе, посвященном ПКЧН. Несомненно, что в ряде экспериментальных условий, например при очень малой задержке между концом тонального М и началом тонального же ТС или когда длительность тонального ТС попадает в диапазон возможных частот модуляции узкополосного шумового М, предъявление сигнала-индикатора может обеспечить резкое снижение порога. Особенно резко это явление проявляется у недостаточно тренированных испытуемых. Но если бы действие дополнительных маскеров ограничивалось этим эффектом, то величина подавления мало зависела бы от их спектральных параметров. Между тем такая зависимость выражена весьма сильно (см. рис. 42). Типичная ситуация рассмотрена в одной из работ Мура и Гласберга (Moore, Glasberg, 1982). В режиме ППМ короткого тонального отрезка частотой 1.0 кГц введение слабого широкополосного шума в функции сигнала-индикатора снижает ПМ на 10—12 дБ. Однако, если его заменить на довольно интенсивный тональный отрезок частотой 1.2 кГц, демаскирование оказывается еще на 10 дБ большим. Без учета подавления результат должен был бы оказаться обратным, поскольку тон по звучанию ближе к ТС, чем шум, и сам по себе мог маскировать ТС.

При исследовании зависимости эффекта подавления от длительности дополнительного маскера было продемонстрировано существование временной суммации (Weber, Green, 1979). Это также сви-

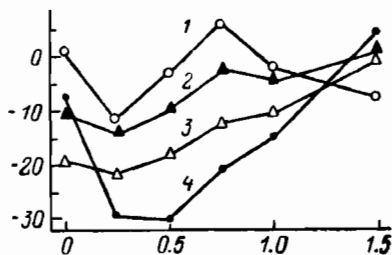


Рис. 43. Эффект латерального подавления при маскировке шумом (по: Sidwell, 1987).

Зависимость величины освобождения от маскировки относительно ПМ в присутствии только основного М (ось ординат, дБ) от ширины спектрального провала дополнительного М (ось абсцисс, кГц). Уровни дополнительного М: 1 — 20 дБ, 2 — 10 дБ, 3 — 0 дБ и 4 — +10 дБ.

детельствует против действия дополнительного М только как сигнала-индикатора, поскольку присутствие последнего должно быть важно только для выделения конца действия М.

Напомним также, что явления, которые связаны с латеральным подавлением, демонстрировались в весьма различных ситуациях. Именно этим эффектом можно было объяснить сужение ПКЧН при ППМ по сравнению с ОМ, немонотонность изменения порогов ППМ при изменении частоты среза высокочастотного М или при расширении спектра М, центрированного на частоте ТС, и ряд других феноменов. Реальное существование этого эффекта демонстрируется в физиологических опытах на животных (Abbas, Sachs, 1976). Наконец, важно заметить, что психофизический эффект латерального подавления резко ослабляется или исчезает у больных с нейросенсорной тугоухостью (Penner, 1980), что также свидетельствует о его происхождении именно на первых этапах слухового анализа.

Почему же подавление эффективности основного маскера со стороны дополнительного проявляется только в режиме ППМ? Логика рассуждений в этом случае примерно та же, что и при обсуждении различий ПКЧН в режимах ОМ и ППМ. Проявление эффекта подавления при ППМ с очевидностью следует из предположения о том, что эффективность маскера в этом случае определяется только степенью вызванного им возбуждения СФ. Дополнительный маскер уменьшает эффективность основного вследствие эффекта латерального подавления, которое, будучи безынерционным, никак не влияет на ТС. В режиме ОМ дополнительный М подавляет основной М, но одновременно с необходимостью подавляет и сам ТС. Какое из этих воздействий окажется определяющим, а priori неясно. Укажем, что иногда слабое латеральное подавление наблюдали и в режиме ОМ (Fastl, Bechly, 1984).

Таким образом, применение нескольких маскеров позволяет выявить некоторые важные особенности слуховой обработки, и в частности существование резко неаддитивной суммации М. При одновременной маскировке суммация двух тональных М может дать очень сильное увеличение маскировки. При прямой последовательной маскировке добавление маскирующего сигнала в области частот выше или ниже частоты основного маскера, наоборот, ослабляет маскировку вследствие эффекта латерального подавления.

Временное взаимодействие маскеров

Недавно при изучении одновременной маскировки тональных сигналов шумовыми маскерами был обнаружен довольно необычный эффект. Результат сложения двух М, обладающих выраженной амплитудной модуляцией, сильно зависел от того, коррелированы ли изменения амплитуды этих М. В случае, если огибающие были коррелированы, ПМ снижался (Hall et al., 1984). Эффект, названный модуляционным освобождением от маскировки, быстро был исследован в ряде лабораторий (Hall, 1986; McFadden, 1986, 1987; Carlion, 1987; Cohen, Schubert, 1987).

Эффект комодуляции максимален при близких уровнях основного и дополнительного М, и поэтому зависимость ПМ от уровня дополнительного коррелированного М при фиксированном уровне основного М обычно оказывается немонотонной. Вначале этот маскер почти не влияет на маскировку, повышение его уровня постепенно вызывает снижение ПМ, но затем он сам начинает оказывать маскирующее действие, и ПМ начинает расти (McFadden, 1986).

Эффект освобождения от маскировки сразу же исчезает при введении незначительной задержки между огибающими основного и дополнительного М. Для возникновения эффекта вовсе не обязательна близость спектральных характеристик маскеров: их центральные частоты могут различаться больше чем на октаву. Снижение ПМ может вызвать даже шум, предъявляемый на контралатеральное ухо по отношению к ТС и основному М, при условии, конечно, что огибающие двух М коррелированы (Cohen, Schubert, 1987).

Как же объяснить эффект комодуляционного освобождения от маскировки? Одно из предположений состоит в том, что среди разных операций, осуществляемых в слуховой системе, существует и операция получения мгновений разности сигналов в разных слуховых фильтрах. Эта гипотеза довольно близка к гипотезе, предложенной ранее для объяснения психофизического эффекта бинаурального освобождения от маскировки. В моменты, когда амплитуда двух М одновременно оказывается близкой к нулю, сигнал, присутствующий только в одном из СФ, довольно легко обнаруживается. Справедливость этой гипотезы подтверждается экспериментами, в которых обнаружено освобождение от маскировки при появлении флюктуаций амплитуды удаленного по частоте М (Buus, 1986). Так, ПМ тона частотой 2.15 кГц и длительностью 0.35 с М частотой 1.075 кГц и уровнем 70 дБ УЗД уменьшался на 10—12 дБ при введении дополнительного М частотой 1060 Гц. Явно, что эффект определялся способностью испытуемых обнаруживать ТС в моменты, когда вследствие биений амплитуда М близка к нулю.

Надо сказать, что вскоре после обнаружения демаскирующего влияния комодуляции двух М был обнаружен эффект, являющийся как бы его зеркальным отражением (McFadden, 1987). Если в качестве ТС выступает узкополосный шум, то М с такой же шириной полосы оказывался гораздо более эффективным, если его огибающая была коррелирована с огибающей ТС. Особенно сильное гипермаскирующее действие оказывала корреляция огибающих ТС и М, если частота несущей М была значительно ниже частоты ТС. Эффект усиления маскировки, так же как и эффект освобождения от маскировки, объясняется существованием механизма вычисления разности мощностей на выходе удаленных СФ. При корреляции огибающих сигнала и М такая операция оказывается неэффективной.

Способность слуховой системы к обнаружению сигнала в те моменты времени, когда амплитуда маскера минимальна, проявилась в эксперименте, выполненном Смитом и соавт. (Smith et al., 1986). Маскером служил гармонический тональный комплекс, у которого на протяжении периода основного тона мгновенная частота либо ли-

нейно нарастала от 0.2 до 2.0 кГц, либо (при другом соотношении фаз) линейно падала в том же диапазоне. ПМ тонального ТС частотой 1.1 кГц был гораздо ниже при падении частоты на протяжении периода основного тона, чем при ее повышении. При основной частоте 50 Гц разность ПМ достигала 20 дБ. На первый взгляд, причина освобождения от маскировки при падающем направлении изменения частоты оказывается неочевидной, однако многое проясняется, если рассмотреть последовательность событий в точке базиллярной мембраны, соответствующей частоте 1 кГц. Когда частота сигнала повышается, амплитуда колебаний медленно нарастает, а затем довольно медленно падает (еще остается возбуждение от составляющих, близких к 1.1 кГц). Когда частота сигнала падает, распределение возбуждения на протяжении периода оказывается неравномерным: при подходе частоты к 1 кГц ответ резко нарастает, а затем ослабляется, причем на участках, где частота наименьшая, а затем наибольшая, М фактически не попадает в СФ, настроенный на частоту 1.1 кГц. Таким образом, явление сводится к модуляционному освобождению от маскировки, причем амплитудная модуляция маскера проявляется не в самом акустическом сигнале, а на выходе периферического фильтра слуховой системы.

Представленные данные свидетельствуют, что в процессе обнаружения ТС испытуемые способны производить операции сравнения выходов различных СФ и выбирать оптимальное в данной задаче время интегрирования.

Ликвидация возможности выявления сигнала в моменты минимумов амплитуды М приводит к резкому возрастанию маскировки. Так, при сложении двух узкополосных М близкого спектра и одинаковой мощности ПМ может возрастать не на 3, а на 10—17 дБ, если огибающие М не коррелированы. Аномальное увеличение маскировки полностью пропадает при совпадении огибающих (Lutfi, 1983a).

Сходный эффект проявляется в том случае, если к двум тональным М добавляются еще два тональных М. Даже если эти дополнительные М сами по себе обладают слабым маскирующим действием, их добавление приводит к повышению ПМ на 6—8 дБ (Lutfi, 1986). Причина заключается в том, что при действии двух маскеров сигнал может обнаруживаться в моменты минимума амплитуды биений. При случайных фазовых отношениях четырех тональных М динамика модуляции оказывается непредсказуемой и обнаружение ТС затрудняется. Когда начальные фазы четырех М фиксировали так, что сигнал всегда появлялся в одной точке периода, ПМ упал почти на 8 дБ (Lutfi, 1986). Заметим, что столь резкое падение маскировки наблюдалось, даже если начальные фазы М специально подбирались так, чтобы обеспечить наибольшее постоянство амплитуды суммарного М во времени.

Этот пример демонстрирует возможности человека к использованию памяти в процессе обнаружения сигнала. Напомним, что еще в первом разделе говорилось о снижении ПМ на 4—5 дБ, если ТС,

маскируемый псевдослучайным шумом, предъявлялся всегда в одной точке периода M (Spiegel, Green, 1982).

Рассмотренные в этом разделе эксперименты демонстрируют, что простая энергетическая модель маскировки во многих случаях оказывается не вполне удовлетворительной. Однако приходится констатировать, что учет временного взаимодействия маскером пока осуществляется только на уровне рассуждений, основанных на здравом смысле. Создание моделей обнаружения ТС на фоне меняющихся во времени M является весьма актуальной задачей психофизики слуха.

1.4.5. МАСКИРОВКА СЛОЖНЫМИ ЗВУКАМИ

Шум с гребенчатым спектром

Совершенно очевидно, что в экспериментах по маскировке слуховая система ведет себя существенно нелинейно. Такие эффекты, как компрессия, латеральное подавление, зависимость маскировки от временных параметров, возможность использования памяти, затрудняют предсказание эффективности маскировки сколько-нибудь сложными по частотно-временной структуре M . Однако некоторые сложные стимулы оказывается очень привлекательно использовать в качестве M либо вследствие их удобства для изучения частотной избирательности слуха, либо просто вследствие их практической значимости (Pick, 1980; Horst, Ritsma, 1981).

Так, весьма удобным для анализа частотной избирательности слуховой системы является шум с так называемым гребенчатым спектром или «волнистый» шум (Houtgast, 1974b; Yost, Hill, 1978; Pick, 1980). Этот сигнал формируется из широкополосного шума с равномерным спектром путем его суммации с тем же шумом, но задержанным во времени на интервал Δt . Огибающая спектра суммарного сигнала будет уже не постоянной, а синусоидальной, с максимумами, разделенными по оси частот на величину, обратную величине временной задержки суммируемых сигналов. Если складываемые сигналы имеют равные амплитуды, то глубина модуляции спектра их суммы будет составлять 100 %; при уменьшении амплитуды одной из компонент размах колебаний спектра уменьшается. Если задержанный и незадержанный сигналы складываются в фазе, спектр будет иметь первый максимум на нулевой частоте, при противофазной же суммации в нуле будет минимум, а начальный максимум возникнет на частоте, обратной удвоенной величине задержки (рис. 44, А, Б).

Результаты, полученные в режимах ОМ и ППМ при тех же временных соотношениях M и ТС, которые были иллюстрированы на рис. 40, А и Б, показаны на рис. 44, В и Г. Сопоставление данных свидетельствует, что разность ПМ в максимуме и минимуме спектра M всегда больше при неодновременной маскировке. Это лишний раз подтверждает факт более высокой частотной специфичности эффекта ППМ по сравнению с ОМ.

Для более подробного описания формы СФ, получаемого в результате анализа маскировки тона шумом с гребенчатым спектром, ПМ

определяли не только на максимуме и минимуме спектра, но и в точках, соответствующих середине восходящего и середине нисходящего участков синусоидально меняющегося спектра (Houtgast, 1977). Эти данные, полученные для нескольких значений плотности гребней, позволяют прямо оценить коэффициенты передачи СФ в конечном числе точек внутри заданного частотного диапазона, за пределами которого коэффициенты передачи принимаются равными нулю. Для частоты ТС 1.0 кГц оцененная таким методом ширина СФ составила

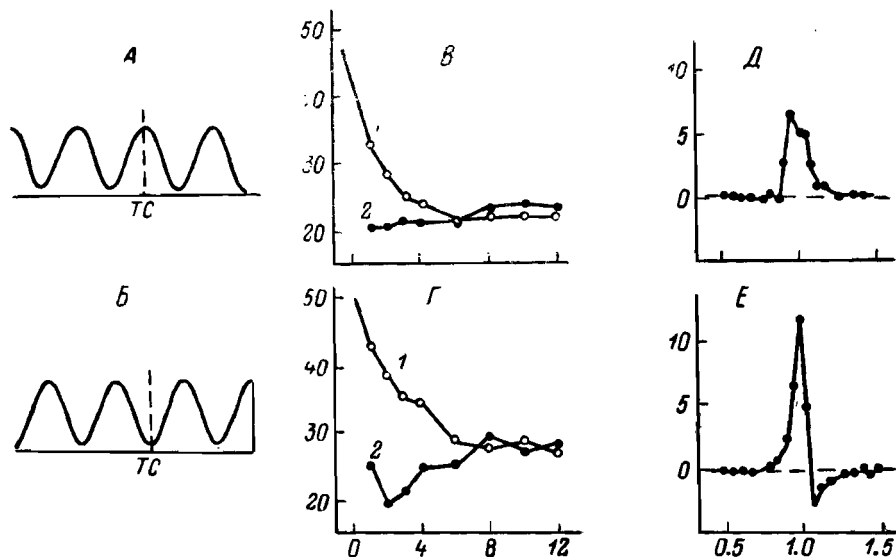


Рис. 44. Маскировка тона шумом с гребенчатым спектром (по: Houtgast, 1974b).

А, Б — форма спектра при синфазном (А) и противофазном (Б) задержанном шум; прерывистая линия — положение частоты тестового тона (1 кГц); В, Г — зависимости уровня шума на пороге маскировки (ось ординат, дБ) при фиксированном уровне сигнала от числа периодов спектра (ось абсцисс) до частоты 1 кГц для положения тона на максимуме (1) и на минимуме (2) спектра; данные получены для одновременной (В) и прямой последовательной (Г) маскировок; Д, Е — ориентированная форма СФ, полученная из данных рис. В и Г. На Д и Е по оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — дБ.

в режиме ОМ около 200 Гц, а в режиме ППМ — всего 80 Гц (рис. 44, Д, Е). В условиях неодновременной маскировки для оптимального согласования с экспериментом оказалось необходимым ввести отрицательные коэффициенты передачи СФ. Область, соответствующая отрицательным значениям, располагалась с высокочастотной стороны от зоны возбуждения (рис. 44, Е). Вполне естественно, что автор работы сопоставляет указанную зону с областью латерального подавления, проявляющегося в большом числе психоакустических феноменов (Houtgast, 1974b, 1977).

Недавно оценка ширины СФ из данных по маскировке тона шумом с гребенчатым спектром была произведена с помощью аналитического описания формы СФ (Glasberg et al., 1984). Хотя эквивалентная ширина прямоугольного фильтра оказалась несколько больше, чем

в работе Хаутгаста, ее выводы были подтверждены. В режиме ППМ по сравнению с ОМ ширина фильтра сужалась и появлялись тормозные зоны с обеих сторон от зоны положительных коэффициентов передачи. Ширина СФ испытуемых, оцененная методами маскировки тона двумя тонами, шумом со спектральным провалом или шумом с гребенчатым спектром, оказалась примерно одинаковой (Glasberg et al., 1984).

Осуществлены и первые попытки использования маскера с гребенчатым спектром для оценки ширины СФ у больных с нейросенсорной тугоухостью (Pick et al., 1977). Как и следовало ожидать, у этих больных различия ПМ в максимумах и минимумах спектра оказались резко сниженными.

Профильный анализ

Своеобразное место в исследовании маскировки занимают работы по так называемому профильному анализу, проводимые главным образом в лаборатории Д. Грина (Green, Kidd, 1983; Green et al., 1983, 1987). Проблему выделения ТС на фоне сложных широкополосных М эти авторы трактуют как проблему анализа спектральных профилей, т. е. как глобальный процесс, в который входит и распределение возбуждения по всему диапазону частот. Мы уже отмечали, что при трактовке некоторых данных по маскировке приходилось допускать осуществление слуховой системой таких операций, как вычисление разности сигналов на выходе нескольких СФ или, наоборот, суммацию выходов нескольких СФ для улучшения отношения сигнал/шум. Подход группы Грина сводится к тому, что процесс обнаружения ТС определяется не столько сравнением энергий на выходе СФ, сколько сравнением профилей возбуждения, обуславливающих тембральную окраску звука в целом.

Представляемые в пользу этой гипотезы аргументы довольно весомы. Они сводятся главным образом к тому, что добавление большого числа компонент М, значительно удаленных по частоте от ТС, снижает порог обнаружения ТС или (что исследовалось значительно подробнее) его приращения. Например, при исследовании порога обнаружения приращения амплитуды составляющей частотой 1.0 кГц добавление к тону 1.0 кГц еще десяти компонент, ближайшая из которых отставлена от частоты ТС больше, чем на ширину СФ, снижало ПМ (Green et al., 1983). Здесь мы вновь имеем дело с ситуацией, когда определение понятия маскировки становится не вполне правомерным: добавление сигналов приводит не к ухудшению, а к улучшению обнаружения. Если гармонический комплекс занимал фиксированный диапазон частот 0.2—5.0 кГц, то минимальный порог обнаружения приращения компоненты частотой 1.0 кГц наблюдался для 21 составляющей. Еще большее увеличение числа компонент приводит к росту маскировки СФ, где осуществляется анализ ТС, что и обуславливает повышение порога (Bernstein, Green, 1987).

Для 21-компонентного комплекса порог обнаружения приращенной амплитуды центральной компоненты почти не зависит от среднего уровня сигнала, его длительности и наличия вариаций уровня от одной пары к другой (Green et al., 1987). Более того, порог повышается весьма незначительно, даже если в каждой паре уровень комплекса варьирует в динамическом диапазоне до 30 дБ, так что различие сигналов в паре сводится только к относительному приращению центральной компоненты (Green et al., 1983).

Результаты работ по профильному анализу весьма ярко демонстрируют роль памяти в разработке проблемы маскировки и неадекватность простой энергетической модели этого явления.

Подводя итоги, напомним, что традиционный подход к эффекту маскировки, связанный с концепциями Флетчера и Цвикера, состоял в том, что порог маскировки определяется соотношением сигнал / шум в фиксированных частотных поддиапазонах — так называемых критических полосах. К настоящему времени ясно, что подобная концепция не полностью отражает реальную структуру слуховой системы, хотя и удобна для ряда инженерных приложений. Модифицированная концепция, развиваемая в большинстве современных работ, допускает, что слуховая система содержит набор из очень большого числа перекрывающихся фильтров. При этом, однако, часто сохраняют неизменной основную предпосылку гипотезы о критических полосах — предположение, что ПМ определяется тем из СФ, в котором отношение сигнал / шум наивысшее. Такая позиция также оказывается излишне упрощенной. Рассмотренный материал совершенно явно демонстрирует, что слуховая система обладает очень высокой степенью адаптивности к сигналу. Человек, решая задачу обнаружения звука, может выбирать разные пути анализа, оптимизируя их как в спектральной, так и во временной области.

Для обнаружения ТС или, приближаясь к конкретной постановке психофизического эксперимента, для выделения одного из пары интервалов в режиме вынужденного выбора слуховая система может использовать множество признаков. Укажем лишь на некоторые из них: 1) энергетический максимум на выходе любого из СФ, 2) максимум разности энергий в разных СФ, 3) максимум разности флюктуаций мощности спектра огибающей в разных СФ, 4) энергетический максимум на выходе любой комбинации СФ. При этом энергетические оценки могут осуществляться путем интегрирования с постоянными времени от единиц миллисекунд до секунды. В настоящее время психофизические исследования маскировки начинают весьма активно сопоставляться с результатами физиологического изучения структуры и функции слухового пути. И все же поиски реального соответствия нейрональных реакций и психофизических данных только начинаются. Уже давно отмеченное Бекешы (Békésy, 1960) излишнее сосредоточение исследователей слуха только на проблеме спектрального анализа все еще явно имеет место, причем к психофизике это относится в большей степени, чем к физиологии, где выяв-

лено уже весьма много специализированных систем анализа признаков сложных звуков. Наиболее сложные из этих систем основаны на совместном анализе временных и спектральных характеристик (см.: Бибиков, 1987). Несомненно, что результаты такого анализа должны проявляться и в явлениях маскировки одного звука другим, особенно если и маскируемый, и маскирующий сигналы являются достаточно сложными и поведенчески важными для слушателя. Фактически будущая теория маскировки должна явиться составной частью более общей теории признакового описания сигнала слуховой системой.

1.5. ВРЕМЕННЫЕ ЭФФЕКТЫ ВОСПРИЯТИЯ И АДАПТАЦИЯ

Временная суммация. Этим термином принято обозначать способность слуховой системы накапливать во времени сведения о звуковых сигналах. Так, при увеличении длительности звуковых стимулов временная суммация проявляется в снижении порогов слышимости в тишине и при маскировке, в изменении восприятия гром-

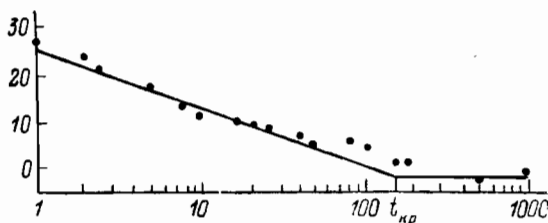


Рис. 45. Порог звукового импульса как функция длительности звукового сигнала.

По оси абсцисс — длительность сигнала, мс; по оси ординат — звуковое давление, дБ, от условного уровня. За нулевой уровень отсчета (в дБ) принято пороговое звуковое давление сигнала длительностью 1000 мс. Звуковое давление от условного уровня (по: Бару, 1972б).

кости, а также в изменении дифференциальных порогов по частоте и интенсивности.

Рассмотрим вначале пороговую временную суммацию, т. е. изменение порогов слышимости при изменении длительности звуковых сигналов. Теоретическое обоснование временной пороговой суммации было проведено в работах Звислоцкого и Цвикера (Zwislocki, 1960; Zwicker, 1975). Пороговая временная суммация определяется как зависимость между абсолютным порогом слышимости и длительностью (в некоторых пределах) звуковых стимулов. Обычно эта зависимость изображается на графиках, оси которых имеют логарифмический масштаб. Пример такого графика приведен на рис. 45. Из приведенных данных следует, во-первых, что по мере увеличения длительности звукового сигнала пороги слышимости заметно снижаются до определенной длительности звукового сигнала (порядка 300 мс). Во-вторых, в представленной кривой (рис. 45) могут быть выделены условно два прямых отрезка, разделяющих процесс суммации на два участка: снижение порога слышимости при увеличении

до определенных пределов длительности стимула; отсутствие этого снижения при дальнейшем увеличении длительности сигнала. Время, после которого дальнейшее увеличение длительности сигнала не вызывает снижения порогов слышимости, получило название критической длительности или критического времени суммации (на рис. 45 обозначено как $t_{кр}$).

Предложена следующая формализация эффекта временной суммации (Zwicker, 1975).

При обозначении разности порогов слышимости при больших $[L_T(\infty)]$ и малых $[L_T(T_T)]$ длительностях сигнала как ΔL_T получаем

$$\Delta L_T = L_T(T_T) - L_T(\infty),$$

где T — длительность сигнала. При больших длительностях сигнала, за пределами критического времени суммации ($T_T > 500$ мс),

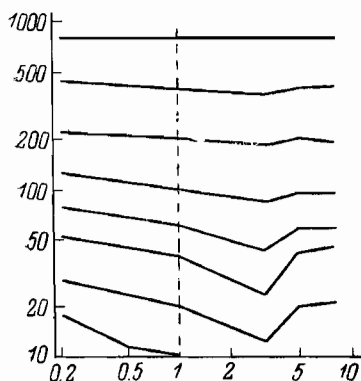


Рис. 46. Зависимость субъективной оценки длительности тона от частоты тональных сигналов (по: Zwicker, 1975).

По оси абсцисс — частота сигнала, кГц; по оси ординат — длительность стимула, мс. На графике — кривые субъективно воспринимаемой равной длительности сигнала.

достигается «нормальный» порог и разность ΔL_T , согласно уравнению, равна нулю. Если же длительность сигнала меньше критического времени суммации, разность $L_T(T_T) - L_T(\infty)$ становится отрицательной и для достижения порога слышимости требуется больший уровень интенсивности. Другими словами, при длительности сигнала, меньшей критического времени суммации, порог повышается, о чем и свидетельствуют данные рис. 46. Порог слышимости при длительностях сигнала, равных примерно 200 мс (ΔL_T), возрастает на 10 дБ, если длительность стимула уменьшается в 10 раз.

В связи с этим для узкополосных по спектру звуков, включая тоны, изменение порога слышимости, по предложению Цвикера, может быть выражено уравнением

$$\Delta L_T = L_T(T_T) - L_T(\infty) = 10 \lg \left(1 / (1 - e^{-T_T/200 \text{ мс}}) \right) \text{ дБ},$$

которое при коротких длительностях сигнала может быть упрощено:

$$\Delta L_T = 10 \lg \frac{200 \text{ мс}}{T_T} \text{ дБ}.$$

Из приведенных данных следует, что слуховая система действует как интегратор энергии в определенном временном окне (критическое время суммации). Для достижения восприятия звукового сигнала в пределах этого временного окна энергия может быть воспринята или за счет большой интенсивности звука в течение короткого промежутка времени, или при более низкой его интенсивности за счет большего времени экспозиции слуховой системы к временному

сигналу. По данным разных авторов, это временное окно варьирует в пределах 175—225 мс (см. обзоры: Zwisłocki, 1960; Zwicker, 1975). Для простоты постоянная времени интеграции звуковой энергии слуховой системой принята за 200 мс, как это следует из вышеприведенных формул.

Необходимо отметить, что при использовании формулы, предложенной Цвикером, кривая пороговой временной суммации носит положительный характер, и в ней трудно четко выделить два участка, демонстрируемых кривой рис. 45. Частота сигнала также определенным образом влияет на ход кривой временной суммации: при более высоких частотах стимула критическое время суммации меньше, чем при более низких частотах (см. обзор: De Boer, Dreschler, 1987).

Некоторое уточнение роли спектра при временной суммации и маскировке было получено недавно (Hall, Fernandes, 1983): при ширине полосы маскира выше 100 Гц (диапазон использованных частот 25—600 Гц) критическое время суммации было равно примерно 200 мс, в то время как при сужении полосы маскира до 25—100 Гц критическое время суммации было меньшим.

Наряду с изменением длительности непрерывного сигнала при определении временной суммации могут быть использованы серии коротких звуковых импульсов с разной частотой повторения при постоянной длительности серии таких импульсов. В этом случае ход временной суммации будет определяться формулой

$$\Delta L_T = L_T(f_2) - L_T(\infty),$$

где f_2 — частота повторения импульсов в серии.

Д л и т е л ь н о с т ь с и г н а л а. Хотя оценка длительности сигнала является важной характеристикой слухового восприятия различных классов звуковых стимулов, количество работ, посвященных исследованию этого вопроса, в целом незначительно. По всей вероятности, такое малое внимание к разработке вопросов восприятия длительности звуковых сигналов определяется устоявшимся в психоакустике представлением о том, что субъективно воспринимаемая длительность равна физической длительности стимула. Лишь при действии коротких тональных посылок (длительностью примерно до 30 мс) субъективное восприятие длительности сигнала больше, чем его реальная физическая длительность. При больших длительностях сигнала наблюдается полное соответствие физической и субъективно воспринимаемой длительности стимулов.

Была сделана попытка сопоставить субъективную оценку длительности тональных импульсов и длительность паузы между ними (см. обзор: Zwicker, 1975). Полученные соответствующие зависимости между оценкой длительности сигналов и паузы между ними при разных частотах стимула показывают большую субъективную оценку паузы по сравнению с длительностью сигнала.

Имеется также и определенная частотная зависимость субъективного восприятия длительности сигнала, представленная на рис. 46. Эта зависимость имеет следующие особенности: более низкочастотные тоны воспринимаются как более длительные по сравнению с высокочастотными.

Что касается дифференциальных порогов при оценке длительности звуковых сигналов, то они достаточно грубы и равны в среднем 10—20 % от длительности стимула. Кроме того, дифференциальные пороги практически не зависят от длительности и интенсивности стимула. Исключение составляют длительности сигнала меньше 10 мс и интенсивности меньше 10 дБ УЗД, при которых значения дифференциальных порогов возрастают (Ruhm, Mencke, 1966; Brughard, 1971; Abel, 1972; Zwicker, 1975; Sinnott et al., 1987).

Фазовые эффекты слухового восприятия. Проблема наличия фазовой чувствительности в слуховой системе человека прошла довольно своеобразную историю исследования. Работа классика естествознания Гельмгольца в середине XIX в. по восприятию человеком фазовых изменений одной из одновременно предъявленных 8 гармоник (первая гармоника равнялась 120 Гц) привела его к заключению об отсутствии у человека фазовой чувствительности (т. е. способности к обнаружению изменений фазовой структуры сигнала слуховой системой человека). В связи с высоким научным авторитетом Гельмгольца примерно в течение столетия наличие фазовой чувствительности слуховой системы человека ставилось под сомнение. Хотя отдельные эксперименты в этом направлении подтверждали фазовую «глухоту» человека, тем не менее в ряде работ было обнаружено изменение качества восприятия при сдвиге фазы в многокомпонентном сигнале (см. обзоры: Plomp, Steenene, 1969; Ложкин, 1971).

Явления, которые наблюдаются в слуховом восприятии при изменении фазовой структуры сигналов, получили название фазовых эффектов. Эти эффекты связаны либо с изменением фазы отдельных компонентов в многокомпонентных сложных сигналах, либо с изменением значения фазы включения и (или) выключения однотоновых сигналов. Фазовые эффекты проявляются в изменении восприятия высоты, громкости, тембра, «частоты» звучания (появление «хрипlosti») или появления жесткости в восприятии сигналов (Ложкин, 1971; Вушпен, 1976). Описанные изменения воспринимаются монаурально и поэтому называются монауральными фазовыми эффектами (в отличие от бинауральных, влияние которых определяет локализацию источника звука в пространстве; см. главу 5).

Изменение фазы даже одного из компонентов сложного многокомпонентного сигнала приводит к резким изменениям формы звуковой волны (рис. 47). Вместе с тем наблюдатель не всегда замечает эти изменения, и иногда для выявления монаурального фазового эффекта необходимы специальные условия эксперимента: изменение фазы одного из компонентов относительно другого (других) во время действия сигнала, включение отрезка сигнала с одной фазовой структурой в сигнал с другой фазовой структурой.

Для примера приводим результаты ряда экспериментов, подтверждающих наличие монауральных фазовых эффектов (рис. 47). Хотя исследования фазовой чувствительности слуховой системы человека продолжаются, в целом эту чувствительность следует признать достаточно низкой (Вушпен, 1976).

Заключая изложение временных эффектов слухового восприятия, отметим такое его свойство, как разрешающая способность слуховой системы по времени при действии последовательных сигналов с различными временными интервалами между ними (восприятие так называемой временной последовательности). При этом особо отмечается свойство оценивать наличие сигнала в последовательности в зависимости от разного качества восприятия двух и более звуковых сигналов до достижения такого интервала между ними, когда возможно определение наличия последующего сигнала как отдельного звукового события. По существу это сводится к выявлению особенностей обнаружения сигнала при разных видах по-

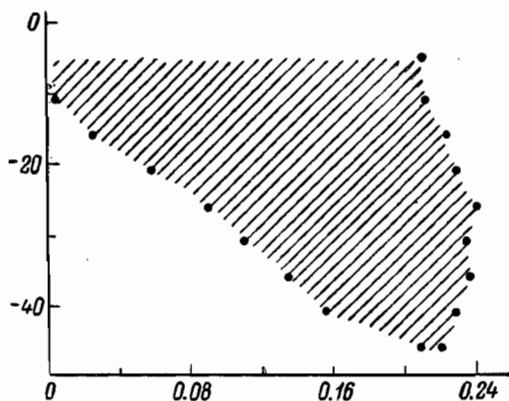


Рис. 47. Область обнаружения фазовых сдвигов в двухтоновом сигнале (по: Buunen, 1976).

По оси абсцисс — значение фазового сдвига, в относительных единицах; по оси ординат — громкость стимула, дБ УЗД. Точками и штриховкой обозначена область обнаружения фазовых сдвигов.

следовательной и обратной маскировки (см. раздел 1.4) и роли в обнаружении маскируемого сигнала следов от действия первого стимула (или второго при обратной маскировке). Литература по указанному вопросу представлена в работе Ю. И. Кузьмина (1972).

Слуховая адаптация. Слуховая адаптация представляет собой временное снижение чувствительности слуховой системы после действия звуковых сигналов. Количественно слуховая адаптация измеряется повышением порогов слышимости после звукового воздействия и временем восстановления этих порогов до первоначального уровня. В английской литературе это время восстановления порогов слышимости до исходного уровня обозначается как *temporary threshold shift (TTS)*. При сравнительно небольших интенсивностях стимула (до 90 дБ над порогом слышимости) и малых длительностях сигнала (до 0.5 с) повышение порогов после экспозиции к звуку непродолжительно (примерно до 300 мс) и рассматривается как проявление остаточной маскировки.

При больших интенсивностях звука наблюдается существенное повышение порогов слышимости, которое длится до нескольких

десятков и даже сотен минут. Примером этому могут служить изменения порогов слышимости после звуковой стимуляции, представленные на рис. 48. Приведенные кривые позволяют в общем виде вычислить время, необходимое для восстановления слуховой чувствительности после экспозиции к звуковым сигналам. Следует также указать, что при развитии процесса адаптации наблюдается определенная цикличность. Так, в работе Г. В. Гершуни и А. А. Волохова (1935) было установлено наличие повторного повышения

порогов слышимости после восстановления исходной чувствительности слуховой системы.

Наряду с изменениями порогов слышимости после воздействия звуковых сигналов слуховая адаптация проявляется также и на надпороговом уровне. Надпороговая громкостная адаптация была продемонстрирована в работе Худа (Hood, 1950).

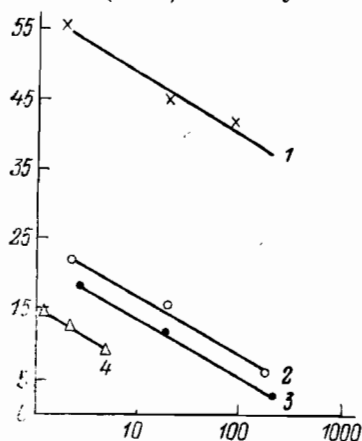


Рис. 48. Восстановление пороговой чувствительности после звуковой стимуляции (по: Авакян, Розенблюм, 1972).

По оси абсцисс — время восстановления, мин; по оси ординат — сдвиг порога, дБ. Приведенные на рисунке прямые соответствуют данным разных авторов. 1 — стимуляция широкополосным шумом интенсивностью 130 дБ, экспозиция 8 мин, тестирование тоном 2000 Гц; 2 — стимуляция широкополосным шумом интенсивностью 106 дБ, 12 мин, тестирование тоном 4000 Гц; 3 — стимуляция широкополосным шумом интенсивностью 90 дБ, 117 мин, тестирование тоном 2000 Гц. Точками обозначены величины сдвига пороговой чувствительности, измеренные через разные интервалы времени после прекращения стимуляции.

Существует также определенная частотная зависимость в развитии процесса адаптации. При разных частотах адаптирующего сигнала кривые адаптации обнаруживают различный характер. При этом существует еще связь между характером адаптационной кривой и интенсивностью звука. Интенсивность адаптирующего стимула более 60 дБ вызывает асимметричную кривую адаптации, в то время как более низкие интенсивности звука приводят к симметричной кривой адаптации (Авакян, Розенблюм, 1972). Частотная зависимость процесса адаптации проявляется также при тестировании порогов слышимости тоном той же частоты, с которой проводилась адаптационная экспозиция к звуку. Как было установлено Дэвисом и соавт. (Davis et al., 1950), при адаптации, вызванной тоном 0.5 кГц (интенсивность 130 дБ, экспозиция 12 мин), повышение порогов составляло 20 дБ, а для тона 4 кГц — 65 дБ. При шумовых воздействиях также наблюдается более выраженная адаптация на более высоких частотах (2—6 кГц), что характерно и для широкополосных промышленных шумов (Авакян, Розенблюм, 1972).

Сам характер процесса адаптации, естественно, прямо связан с интенсивностью и длительностью экспозиции к шумовым сигналам.

лам: чем больше значения этих параметров адаптационной стимуляции, тем выраженной повышение порогов при адаптации (Hood, 1950; Авакян, Розенблюм, 1972).

Выше были изложены данные, характеризующие пороговые изменения слуховой чувствительности при действии звуков, вызывающих слуховую адаптацию. Имеются также данные, свидетельствующие о том, что адаптационный процесс наблюдается и на надпороговых уровнях интенсивности. Так, в эксперименте Худа (Hood, 1950) использовались звуки надпороговой интенсивности: испытывае-

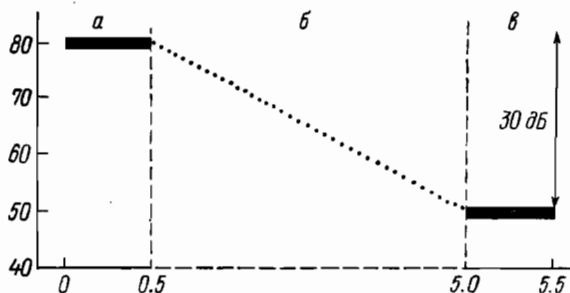


Рис. 49. Адаптация громкости по уровню сравниваемого стимула (по: Hood, 1950).

По оси абсцисс — время адаптации, мин; по оси ординат — интенсивность главного тона, дБ; а — до адаптации, б — адаптационный период, в — после адаптации. Стрелками указана величина адаптации.

мому подавался на одно (правое) ухо адаптирующий сигнал, а на второе — звуковой сигнал той же частоты, который испытуемый сам регулировал до получения ощущения равной громкости сигнала при стимуляции левого уха. Затем адаптирующий сигнал подавался изолированно только на левое ухо. Через определенное время экспозиции к звуку левого уха испытуемого просили подобрать громкость стимула на контралатеральном ухе так, чтобы она равнялась громкости, воспринимаемой на левом ухе. Было установлено, что имеется существенное падение ощущения громкости на левом ухе, что изображено на рис. 49.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян Р. В., Розенблюм А. С. Слуховая адаптация // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 390—397.
- Альтман Я. А., Бару А. В., Вартанян И. А. и др. Слух // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 130—514.
- Бару А. В. Абсолютная чувствительность слуха // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972а. Ч. 2. С. 318—328.
- Бару А. В. Накопление информации во времени // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972б. Ч. 2. С. 375—382.
- Бибиков Н. Г. Описание признаков звука нейронами слуховой системы наземных позвоночных. М.: Наука, 1987. 200 с.
- Бронштейн А. С., Чурилова Е. А. Зависимость времени восстановления начальной возбудимости слухового аппарата от высоты воздействующего тона // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1936. Т. 1, № 3. С. 428—430.

Дубровский Н. А., Тумаркина Л. Н. Исследование слухового механизма восприятия модуляций. Амплитудная модуляция двумя тонами // Тр. Акуст. ин-та. 1970. Вып. 12. С. 48—52.

Дубровский Н. А., Тумаркина Л. Н. О нелинейных явлениях при слуховом восприятии сигналов со сложными модуляциями // Морское приборостроение. Сер. Акустика. М.: Акуст. ин-т, 1972. Вып. 1. С. 99—115.

Гадунов В. И. Психофизические шкалы // Распознавание слуховых образов. Новосибирск: Наука, 1970. С. 271—301.

(Гершуни Г. В., Волохов А. А.) Gersuni G. V., Volokhov A. A. Du phenomene binaurculaire dans l'excitation electrique // Soc. biol. 1935. Vol. 120. P. 1099—1100.

Исакович М. А. Общая акустика. М.: Наука, 1973. 369 с.

Ищенко С. М. Экспериментальное исследование и математическая модель слухового механизма анализа периодичности // Акуст. журн. 1987. Т. 33, № 3. С. 498—503.

Карницкая Э. Г. О расчетах слуховых эквивалентов спектров стационарных сигналов // Сенсорные системы. Вопросы теории и методов исследования восприятия речевых сигналов. Л.: Наука, 1972. Вып. 3. С. 167—181.

Колоколов А. С. Исследование слухового механизма анализа высоты сложных звуков: Автореф. дис. . . . канд. техн. наук. М., 1985.

Кузьмин Ю. И. Восприятие звуковой последовательности // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 382—390.

Линдсей П., Норман Л. Переработка информации у человека. М.: Мир, 1974. 550 с.

Ложкин В. Н. Моноуральные фазовые эффекты // Акуст. журн. 1971. Т. 17, № 1. С. 1—18.

Люблинская В. В. Высота // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 356—375.

Лян Чжи-ань, Чистович Л. А. Дифференциальные пороги по частоте в зависимости от длительности тональных сигналов // Акуст. журн. 1960. Т. 6, № 1. С. 81—86.

Позин Н. В., Люблинский И. А., Левашов О. В. и др. Элементы теории биологических анализаторов. М.: Наука, 1978. 360 с.

Римский-Корсаков А. В. Электроакустика. М.: Связь, 1963. 255 с.

Рыбин И. А., Шмаков Н. В., Лупандин В. И. и др. О распределении индивидуальных показателей субъективной оценки громкости // Физиология человека. 1983. Т. 9, № 5. С. 806—811.

Самойлова Н. К. Маскировка коротких тональных сигналов в зависимости от временного интервала между маскируемым и маскирующим звуком // Биофизика. 1959. Т. 4, № 4. С. 550—558.

Скучин Е. Основы акустики. М.: Мир, 1976. Т. 1. 330 с.

Телепнев В. Н. Модель временной суммации тональных сигналов // Тр. VIII Всесоюз. акуст. конф. М., 1973, секц. А. С. 23—26.

Телепнев В. Н. Методические вопросы проведения и оценки результатов экспериментов по временной суммации в слухе // Акуст. журн. 1976. Т. 22, № 3. С. 432—438.

Телепнев В. Н. Дифференциальные пороги и субъективная шкала громкости // Акуст. журн. 1979. Т. 25, № 4. С. 605—613.

Телепнев В. Н. Экспериментальные динамические характеристики и функциональные модели слуховой подсистемы громкости для узкополосных сигналов: Дис. . . . канд. физ.-мат. наук. М.: АКИН, 1984. 210 с.

Телепнев В. Н. Громкость узкополосных сигналов // Акустика речи и слуха. Л.: Наука, 1986. С. 87—96.

Тешлов Б. М. Психология музыкальных способностей. М.; Л.: Наука, 1948. 187 с.

Фельдкеллер Р., Цвикер Э. Ухо как приемник информации. М.: Связь, 1965. 256 с.

Фрейдин А. А. О роли критических полос в обработке информации слуховой системой человека // Акуст. журн. 1968. Т. 14, № 3. С. 321—336.

Фрейдин А. А. Критическая полоса слуха. Измерение КП разными методами // Акуст. журн. 1975. Т. 21, № 5. С. 806—814.

- Фурдуев В. В. Электроакустика. М.: Связь, 1948. 192 с.
- Цвикер Э., Фельдкеллер Р. Ухо как приемник информации. М.: Связь, 1971. 255 с.
- Чистович Л. А. Частотные характеристики эффекта маскировки // Бюффика. 1957. Т. 2, № 5. С. 749—756.
- Чистович Л. А., Венцов А. В., Гранстрем М. П. и др. Физиология речи. Восприятие речи человеком. Л.: Наука, 1976. 388 с.
- Abbas F., Sachs M. Two-tone suppression in auditory-nerve fibers // J. Acoust. Soc. Amer. 1976. Vol. 159, N 1. P. 112—122.
- Abel S. M. Duration discrimination of noise and tone bursts // J. Acoust. Soc. Amer. 1972. Vol. 51, N 4. P. 1219—1223.
- Bacon S., Moore B. Temporal effects in simultaneous pure tone masking: effect of signal frequency, masker/signal frequency ratio and masker level // Hear. Res. 1986. Vol. 23, N 2. P. 257—266.
- Bacon S., Moore B. Transient masking and the temporal course, simultaneous tone on tone masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1987. Vol. 81, N 4. P. 1073—1077.
- Bacon S., Viemeister N. Simultaneous masking by gated and continuous sinusoidal maskers // J. Acoust. Soc. Amer. 1985. Vol. 78, N 4. P. 1220—1230.
- Bauer J. Tuning curves and masking function of auditory nerve fibers in cat // Sensory processes. 1978. Vol. 2, N 2. P. 156—172.
- Békésy G. von. Experiments in hearing. New York etc.: McGraw-Hill, 1960. 745 p.
- Békésy G. von. Hearing theories and complex sounds // J. Acoust. Soc. Amer. 1963. Vol. 35, N 4. P. 588—606.
- (Békésy G. von 1972) Бекеш Г. Ухо // Восприятие. Механизмы и модели. М.: Мир, 1974. С. 109—123.
- Bernstein L., Green D. The profile-analysis bandwidth // J. Acoust. Soc. Amer. 1987. Vol. 81, N 6. P. 1885—1895.
- Bilsen F. A., Ritsma R. J. Repetition pitch mediated by temporal fine structure at dominant spectral region // Acustica. 1967. Vol. 19, N 2. P. 114—116.
- Bilsen F. A., Ritsma R. J. Repetition pitch and its implication for hearing theory // Acustica. 1969/1970. Vol. 22, N 2. P. 63—68.
- Bland D., Perrott D. Backward masking: detection versus recognition // J. Acoust. Soc. Amer. 1978. Vol. 63, N 4. P. 1215—1217.
- Brandt J., Bacon S. Analysis of synthetic vowels by pulsation threshold techniques // J. Acoust. Soc. Amer. 1979. Vol. 65, Suppl. 1. P. 557.
- Brughardt H. Subjective duration of sinusoidal tones // Proc. 7th Int. Congr. Acoust. Budapest. 1971. Vol. 3. P. 353—356.
- Burns E. M. Pure-tone pitch anomalies. I. Pitch-intensity effects and diplacusis in normal ears // J. Acoust. Soc. Amer. 1982. Vol. 72, N 5. P. 1394—1402.
- Buus S. Release from masking caused by envelope fluctuations // J. Acoust. Soc. Amer. 1985. Vol. 78, N 6. P. 1959—1965.
- Buus S., Schorer E., Florentine M., Zwicker E. Decision rules in detection of simple and complex tones // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 80, N 6. P. 1646—1657.
- Buunen T. J. F. On the perception of phase differences in acoustic signals. Delft: W. D. Meinema, 1976. 101 p.
- Cacace A. T., Margolis R. H. On the loudness of complex stimuli and its relationship to cochlear excitation // J. Acoust. Soc. Amer. 1985. Vol. 78, N 5. P. 1568—1573.
- Campbell R. Auditory intensity perception and neural coding // J. Acoust. Soc. Amer. 1966. N 6. P. 1030—1033.
- Carlson R. A release from masking by continuous random notched noise // J. Acoust. Soc. Amer. 1987. Vol. 81, N 2. P. 418—426.
- Carlson R., Sloan E. The «overshoot» effect and sensory hearing impairment // J. Acoust. Soc. Amer. 1987. Vol. 82, N 3. P. 1078—1083.
- Carney A., Nelson D. An analysis of psychophysical tuning curves in normal and pathological ears // J. Acoust. Soc. Amer. 1983. Vol. 73, N 1. P. 268—278.

- Chocholle R. Etude statistique de la sensibilité auditive différentielle d'intensité // *Acustica*. 1955. Vol. 5, N 2. P. 131—141.
- Cohen M. F. Detection threshold microstructure and its effect on temporal integration data // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1982. Vol. 71, N 2. P. 405—409.
- Cohen M., Schubert E. Influence of place synchrony on detection of sinusoid // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 81, N 2. P. 452—458.
- Costalupes J. Representation of tones in noise in the responses of auditory nerve fibers in cats. I. Comparison with detection thresholds // *J. Neuroscience*. 1985. Vol. 12, N 5. P. 3261—3269.
- Costalupes J., Young E., Gibson D. Effects of continuous noise backgrounds on the response of auditory nerve fibers // *J. Neurophysiol.* 1984. Vol. 51, N 6. P. 1326—1344.
- Davis H., Morgan C. I., Hawkins J. E. et al. Final report on temporary deafness following exposure to loud tones and noise // *Acta Otolaryngol.* 1950. Suppl. 88. 57 p.
- De Boer E. On the residue in hearing // Doctoral dissertation. University Amsterdam. 1956. 186 p.
- De Boer E. On the residue and auditory pitch perception // *Handbook of sensory physiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1976. Vol. 5/3. P. 481—583.
- De Boer E., Dreschler W. A. Auditory psychophysics spectrotemporal representation of signal // *Ann. Rev. Psychol.* 1987. Vol. 38, N 1. P. 181—202.
- Delgutte B., Kiang N. Speech coding in the auditory nerve. I. Vowel-like sound // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 75, N 3. P. 866—878.
- Demany L., Armand F. Perceptual reality of tone chroma in early infancy // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 76, N 1. P. 57—66.
- Dimmick F. L., Olson R. M. The intensive difference limen in audition // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1941. Vol. 12, N 4. P. 517—525.
- Dolan T., Small A. Frequency effects in backward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 75, N 3. P. 932—936.
- Duifhuis H. Consequences of peripheral frequency selectivity for nonsimultaneous masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54, N 6. P. 1471—1488.
- Duifhuis H. Level effect in psychophysical two-tone suppression // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 67, N 3. P. 914—927.
- Egan J., Hake H. On the masking pattern of a signal auditory stimulus // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1950. Vol. 22, N 5. P. 622—630.
- Evans E. F. Place and time coding of frequency in the peripheral auditory system: Some physiological pros and cons // *Audiology*. 1978. Vol. 17, N 2. P. 421—445.
- Fastl H. Temporal masking effects. I. Broad band noise masker // *Acustica*. 1976. Vol. 35, N 5. P. 287—302.
- Fastl H. Temporal masking effects. III. Pure tone masking // *Acustica*. 1979. Vol. 43, N 5. P. 282—294.
- Fastl H., Belchy M. Post masking with two maskers effects of bandwidth // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 69, N 6. P. 1753—1757.
- Fechner G. T. *Elemente der Psychophysik*. Leipzig: Breitkopf u. Härtel, 1860. 700 S.
- Fidel S., Horonjeff L., Teffeteller S., Green D. Effective masking bandwidth at low frequencies // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 2. P. 628—638.
- Filling S. Difference limen for frequency. Copenhagen, 1958. 113 p.
- Flanagan J. L., Guttman N. Pitch of periodic pulses without fundamental components // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1960. Vol. 32, N 10. P. 1319—1328.
- Fletcher H. The physical criterion for determining the pitch of musical tone // *Phys. Rev.* 1924. Vol. 23, N 2. P. 427—437.
- Fletcher H. Auditory patterns // *Rev. Mod. Physics*. 1940. Vol. 12, N 1. P. 47—65.
- Fletcher H. *Speech and hearing in communication*. New York: van Nostrand, 1953. 461 p.
- Fourcin A. J. The pitch of noise with periodic spectral peaks // *Rapports 5-e Congrès International d'Acoustique*. Liège, 1965. Vol. 1a. P. 842—846.
- Garner W. R. Auditory thresholds of short tones as a function of repetition rates // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1967. Vol. 19, N 4. P. 600—608.

- Gässler G. Ueber die Horschwelle für Schallereignisse mit verschieden breitem Frequenzspektrum // *Acustica*. 1954. Vol. 4, N 4. P. 408—414.
- Gierke H. E., Parker D. E. von. *Infrasound* // *Handbook of sensory physiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1976. Vol. 5/3. P. 585—624.
- Gilbert A., Pickles J. Responses of auditory nerve fibres in the guinea pig to noise band of different widths // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2, N 2. P. 327—333.
- Glasberg B., Moore B. Auditory filter shape in forward masking as a function of level // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1982. Vol. 71, N 4. P. 946—949.
- Glasberg B., Moore B. Auditory filter shape in subjects with unilateral and bilateral cochlear impairment // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 79, N 4. P. 1026—1033.
- Glasberg B., Moore B., Lutfi R. Off-frequency listening and masker uncertainty // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1982. Vol. 72, N 1. P. 273—275.
- Glasberg B., Moore B., Nimmo-Smith J. Comparison of auditory filter shapes derived with three different maskers // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 75, N 2. P. 536—544.
- Goldstein J. L. Auditory nonlinearity // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1967. Vol. 41, N 1. P. 676—689.
- Goldstein J. L. An optimal processor theory for the central formation of the pitch of complex tones // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54, N 6. P. 1496—1516.
- Goldstein J. L., Gerson A., Sruulovicz P., Furst M. Verification of the probabilistic basis of aural processing in pitch of complex tones // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 63, N 2. P. 486—497.
- Green D. Detection of auditory signal of unknown frequency // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1961. Vol. 33, N 7. P. 897—903.
- Green D. Masking with two tones // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1965. Vol. 37, N 5. P. 802—813.
- Green D., Burdsall T., Tauner W. Signal detection as a function of signal intensity and duration // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1957. Vol. 29, N 4. P. 523—531.
- Green D., Kidd G. Further studies of auditory profile analysis // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 4. P. 1260—1265.
- Green D., Kidd G., Picardi M. Successive versus simultaneous comparison in auditory intensity discrimination // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 2. P. 639—643.
- Green D., McKey M., Licklider J. Detection of a pulsed sinusoid in noise as a function of frequency // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1959. Vol. 33, N 11. P. 1446—1452.
- Green D., Onsan Z., Forrest T. Frequency effects in profile analysis and detection complex spectral changes // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 81, N 3. P. 692—699.
- Green D., Shelton B., Picardi M., Hafter L. Psychophysical tuning curves independent of signal level // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 69, N 6. P. 1758—1762.
- Green D., Swet I. *Signal detection and psychophysics*. New York: J. Wiley & sons, 1966. 455 p.
- Greenwood D. D. Aural combination tones and auditory masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 50, N 3. P. 502—543.
- Hall J. The effect of across-frequency differences in masking level on spectro-temporal pattern analysis // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 79, N 3. P. 781—787.
- Hall J., Haggard M., Fernandes M. Detection in noise by spectro-temporal pattern analysis // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 76, N 1. P. 50—56.
- Hall S. W., Fernandes M. A. Temporal integration and frequency resolution // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 74, N 6. P. 1172—1177.
- Harris D., Dallos P. Forward masking of auditory nerve fiber responses // *J. Neurophysiol.* 1979. Vol. 42, N 4. P. 1083—1107.
- Hawkins S., Stevens S. The masking of pure tone and speech by white noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1950. Vol. 22, N 1. P. 6—13.
- Hellman R. P. Growth of loudness at 1000 and 300 Hz // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1976. Vol. 60, N 3. P. 672—679.
- Hellman R., Scharf B. On the relation between the growth of loudness and the discrimination of intensity for pure tones // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 82, N 2. P. 448—453.

Hellman R. P., Zwislöck J. Some factor aspecting the estimation of loudness // J. Acoust. Soc. Amer. 1961. Vol. 33, N 5. P. 687—694.

Helmholtz H. L. F. Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik. Braunschweig: F. Wieweg u. Sohn, 1863.

Hempstock T. J., Bryant M. E., Tempest W. A. A redetermination of quite thresholds as a function of stimulus duration // J. Sound. Vib. 1964. Vol. 1, N 4. P. 365—380.

Henning G. B., Psotka J. Effect of duration on amplitude discrimination in noise // J. Acoust. Soc. Amer. 1969. Vol. 45, N 4. P. 1008—1013.

Hesse A. Zur Tonhöhenverschiebung von Sinustönen durch Störgeräusche // Acustica. 1987. Bd 62, H. 5. S. 264—281.

Hood J. D. Studies on auditory fatigue and adaptation // Acta Otolaryngol. 1950. Suppl. 92.

Horst J., Ritsma R. Anomalous auditory filter bandwidth derived from direct masking of complex signals // J. Acoust. Soc. Amer. 1981. Vol. 69, N 6. P. 1770—1777.

Houtgast T. Psychophysical evidence of lateral inhibition in hearing // J. Acoust. Soc. Amer. 1972. Vol. 51, N 6. P. 1885—1894.

Houtgast T. Psychophysical experiments on tuning curves independent of signal level // Acustica. 1973. Vol. 29, N 3. P. 168—179.

Houtgast T. Auditory analysis of vowel-like sounds // Acustica. 1974a. Vol. 31, N 6. P. 320—324.

Houtgast T. Lateral suppression in hearing. Amsterdam: Acad. Press, 1974b. 114 p.

Houtgast T. Subharmonic pitches of a pure tone at low S/N ratio // J. Acoust. Soc. Amer. 1976. Vol. 60, N 2. P. 405—409.

Houtgast T. Auditory-filter characteristics derived from direct masking data with a rippled-noise masker // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 62, N 2. P. 409—415.

Houtsma A. J. M. Musical pitch of two-tone complexes and predictions by modern pitch theories // J. Acoust. Soc. Amer. 1979. Vol. 66, N 1. P. 87—99.

Irwin R. J., Kemp S. Temporal summation and decay in hearing // J. Acoust. Soc. Amer. 1976. Vol. 59, N 4. P. 920—925.

Isojima G., Suzuki T. Frequency distribution of two-tone suppression on forward masking // J. Acoust. Soc. Japan. 1984. Vol. 5, N 3. P. 185—195.

Jerger J. B., Alford A., Coats A., French B. Effects of very low frequency tones on auditory thresholds // J. Speech. Hear. Res. 1966. Vol. 9, N 2. P. 150—160.

Jesteadt W., Bacon S., Lehman J. Forward masking as a function of frequency, masker level and signal delay // J. Acoust. Soc. Amer. 1982. Vol. 74, N 4. P. 950—962.

Jesteadt W., Wier C. C., Green D. M. Intensity discrimination as a function of frequency and sensation level // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 61, N 1. P. 169—177.

Johnson-Davies D., Patterson R. Psychophysical tuning curves: Restriction the listening band to the signal region // J. Acoust. Soc. Amer. 1979. Vol. 65, N 3. P. 765—770.

Johnstone B. M., Boyle A. I. F. Basilar membrane vibration examined with the Mossbauer technique // Science. 1967. Vol. 158, N 3799. P. 389—390.

Khanna S., Leonard D. Basilar membrane tuning in the cat cochlea // Science. 1982. Vol. 215, N 4530. P. 305—306.

Kiang N. Y. S. Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve // Cambridge: M. I. T. Press, 1965. 154 p.

Kiang N. Y. S., Moxon E. C. Tails of tuning curves of auditory nerve fibers // J. Acoust. Soc. Amer. 1974. Vol. 55, N 3. P. 620—630.

Kidd G., Feth L. Effects of masker duration in pure-tone forward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1982. Vol. 72, N 5. P. 1384—1386.

Kidd G., Mason C., Feth L. Temporal integration of forward masking in listeners having sensorineural hearing loss // J. Acoust. Soc. Amer. 1984. Vol. 75, N 3. P. 937—944.

Kumagai M., Ebata M., Sone T. Comparison of loudness of impact sounds

- with and without steady duration. A study on the loudness impact sounds II // J. Acoust. Soc. Jap. (E). 1982a. Vol. 3, N 1. P. 33—40.
- Kumagai M., Ebata M., Sone T. Loudness of impact sound with wideband spectrum. A study on the loudness of impact sound III // J. Acoust. Soc. Jap. (E). 1982b. Vol. 3, N 2. P. 111—182.
- Lachs G., Teich M. C. A neural-counting model incorporating refractoriness and spread of excitation. II. Application to loudness estimation // J. Acoust. Soc. Amer. 1981. Vol. 69, N 3. P. 774—782.
- Leshowitz B., Cudahy E. Masking patterns for continuous and gated sinusoids // J. Acoust. Soc. Amer. 1975. Vol. 58, N 1. P. 235—242.
- Levitt H. Transformed up-down methods in psychoacoustics // J. Acoust. Soc. Amer. 1971. Vol. 49, N 2. P. 467—477.
- Licklider C. R. Duplex theory of pitch perception // *Experientia*. 1951. Vol. 7, N 1. P. 128—137.
- Licklider C. R. «Periodicity» pitch and «place» pitch // J. Acoust. Soc. Amer. 1954. Vol. 26, N 5. P. 945—952.
- Long G. R., Cullen J. K. Intensity difference limens at high frequencies // J. Acoust. Soc. Amer. 1985. Vol. 78, N 2. P. 507—513.
- (Luce R., Galanter E. 1963) Льюс Р., Галантер Е. Психофизические шкалы // Психологические измерения. М.: Мир, 1967. 196 с.
- Luce R., Green D. Neural coding and psychophysical discrimination data // J. Acoust. Soc. Amer. 1974. Vol. 56, N 5. P. 1554—1564.
- Lufti R. Additivity of simultaneous masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1983a. Vol. 73, N 1. P. 262—267.
- Lufti R. Simultaneous masking and unmasking with bandlimited noise // J. Acoust. Soc. Amer. 1983b. Vol. 73, N 3. P. 899—905.
- Lufti R. Two versus four tone masking, revisited // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 80, N 2. P. 422—428.
- Lufti R., Patterson R. On the growth of masking asymmetry with stimulus intensity // J. Acoust. Soc. Amer. 1984. Vol. 76, N 3. P. 739—754.
- Manson W. A. The growth of auditory sensation // J. Acoust. Soc. Amer. 1947. Vol. 19, N 4. P. 584—591.
- McClellan M. E., Small A. M. Time separation pitch associated with correlated noise bursts // J. Acoust. Soc. Amer. 1965. Vol. 38, N 1. P. 142—143.
- McClellan M. E., Small A. M. Pitch perception of pulse pairs with random repetition rate // J. Acoust. Soc. Amer. 1967. Vol. 41, N 3. P. 690—699.
- McFadden D. Comodulation masking release: effects of varying the level, duration and time delay of the cue band // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 80, N 6. P. 1658—1667.
- McFadden D. Comodulation detection differences using noiseband signals // J. Acoust. Soc. Amer. 1987. Vol. 81, N 5. P. 1519—1527.
- McFadden D., Yama M. Upward shift in the masking pattern with increasing masker intensity // J. Acoust. Soc. Amer. 1983. Vol. 74, N 4. P. 1185—1189.
- McGee T., Ryan A., Dallos P. Psychophysical tuning curves of chinchillas // J. Acoust. Soc. Amer. 1976. Vol. 6, N 5. P. 1146—1150.
- McGill W. J., Goldberg J. P. Pure-tone intensity discrimination and energy detection // J. Acoust. Soc. Amer. 1968. Vol. 44, N 2. P. 567—581.
- Michelson R. P., Merzenich M. M., Pettit C. R., Schindler R. A. A cochlear prosthesis: preliminary results of physiological studies // *Laryngoscope*. 1973. Vol. 83, N 6. P. 1116—1122.
- Miller G. Sensitivity to changes in the intensity of white noise and its relation to masking and loudness // J. Acoust. Soc. Amer. 1947. Vol. 19, N 3. P. 609—616.
- Miller M., Barta P., Sachs M. Strategy for the representation of a tone in the background noise in the temporal aspects of the discharge patterns of auditory nerve fibers // J. Acoust. Soc. Amer. 1987. Vol. 81, N 3. P. 665—679.
- Merzenich M. M., Michelson R. P., Schindler R. A. et al. Neural encoding of sound sensation evoked by electrical stimulation of the acoustic nerve // *Ann. Otolaryngol.* 1973. Vol. 82, N 2. P. 486—503.
- Miller G. A. Sensitivity to changes in the intensity of white noise and its relation to masking and loudness // J. Acoust. Soc. Amer. 1947. Vol. 19, N 4 (1). P. 609—619.

- Møller A.** Responses of auditory nerve fibers to noise stimuli show cochlear nonlinearities // *Acta Otolaringol.* 1978. Vol. 86, N 1—2. P. 1—8.
- Moore B.** Some experiments relating to the perception of pure tones: Possible clinic applications // *Sound.* 1972. Vol. 6, N 1. P. 73—79.
- Moore B.** Frequency difference limen for short duration tones // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54, N 3. P. 610—619.
- Moore B.** Psychophysical tuning curves measured in simultaneous and forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 63, N 2. P. 524—532.
- Moore B.** Interaction of masker bandwidth with signal duration and delay in forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 70, N 1. P. 62—68.
- Moore B.** Additivity of simultaneous masking, revisited // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 78, N 2. P. 488—494.
- Moore B.** Parallels between frequency selectivity measured psychophysically and in cochlear mechanics // *Scand. Audiol.* 1986. Vol. 15. Suppl. 25. P. 139—152.
- Moore B.** Distribution of auditory-filter bandwidth at 2 kHz in young normal listeners // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 81, N 5. P. 1633—1635.
- Moore B., Glasberg B.** Auditory filter shapes derived in simultaneous and forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 70, N 4. P. 1003—1013.
- Moore B., Glasberg B.** Contralateral and ipsilateral cueing in forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1982. Vol. 71, N 4. P. 942—945.
- Moore B., Glasberg B.** Masking patterns for synthetic vowels in simultaneous and forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983a. Vol. 73, N 3. P. 906—917.
- Moore B., Glasberg B.** Growth of forward masking for sinusoidal and noise maskers as a function of signal delay: implication for suppression in noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983b. Vol. 73, N 4. P. 1949—1959.
- Moore B., Glasberg B.** The danger of using narrow-band noise maskers to measure «suppression» // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 77, N 6. P. 2137—2141.
- Moore B., Glasberg B.** Comparison of frequency selectivity in simultaneous and forward masking for subjects with unilateral cochlear impairments // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 80, N 1. P. 93—107.
- Moore B., Glasberg B., Roberts B.** Refining the measurement of psychophysical tuning curves // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 76, N 4. P. 1057—1066.
- Moore B., Poon P., Bacon S., Glasberg B.** The temporal course of masking and the auditory filter shape // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 81, N 6. P. 1873—1880.
- Nabelek I. V.** Temporal summation of constant and gliding tones at masked auditory threshold // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 64, N 3. P. 751—763.
- Neff D.** Stimulus parameters governing confusing effects in forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 78, N 6. P. 1966—1976.
- Neff D.** Confusion effects with sinusoidal and narrow-band noise forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 79, N 5. P. 1519—1529.
- Neff D., Yeateadt W.** Additivity of forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 74, N 6. P. 1695—1701.
- Nelson D., Freyman R.** Broadening forward-masked tuning curves from intense masking tones: delay-time and probe-level manipulation // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 75, N 5. P. 1570—1577.
- Niese H.** Vorschlag für die Definition und Messung der Deutlichkeit nach subjektiven Grundlagen // *Hochfrequenztechn. und Elektroakust.* 1956. Bd 65, H. 4. S. 4—15.
- Niese H.** Die Lautstärkeempfindung von rhythmischen Geräuschen sehr geringer Periodizität // *Hochfrequenztechn. und Elektroakust.* 1958a. Bd 67, H. 1. S. 26—34.
- Niese H.** Untersuchung der Lautstärkeempfindung von rhythmischen Geräuschen // *Hochfrequenztechn. und Elektroakust.* 1958b. Bd 66, H. 4. S. 115—125.
- Ohgushi K.** The origin of tonality and a possible explanation of the octave enlargement phenomenon // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 6. P. 1694—1706.
- Ohm G. S.** Ueber die Definition des Tones, nebst daran geknüpfter Theorie der Sirene und ähnlicher tonbildungen Vorrichtungen // *Ann. Phys. Chem.* 1843. Bd 59. S. 513—565.
- O'Loughlin B., Moore B.** Off-frequency listening: effects on psychoacoustical

tuning curves obtained in simultaneous and forward masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 64, N 4. P. 1119—1125.

Palmer A. R., Winter I. M., Darwin C. J. The representation of steady state vowel sounds in the temporal discharge patterns of the guinea pig cochlear nerve and primary cochlear nucleus neurons // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 79, N 1. P. 100—113.

Patterson R. Noise masking of a change in residue pitch // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1969. Vol. 45, N 6. P. 1520—1524.

Patterson R. Auditory filter shape // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 55, N 4. P. 802—809.

Patterson R. Auditory filter shapes derived with noise stimuli // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1976. Vol. 59, N 3. P. 640—654.

Patterson R., Milroy R., Lutfi R. Detecting a repeated tone burst in repeated noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 3. P. 951—954.

Patterson R., Nimmo-Smith C., Weber D., Milroy R. The deterioration of hearing with age: frequency selectivity, the critical ratio, the audiogram, and speech threshold // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1982. Vol. 72, N 6. P. 1788—1803.

Penner M. Two-tone forward masking patterns and tinnitus // *J. Speech. Hear. Res.* 1980. Vol. 23, N 5. P. 779—786.

Pfeiffer R. R. A model for two tone inhibition of single cochlear nerve fibers // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 6 (2). P. 1373—1378.

Pick G. Level dependence of psychophysical frequency resolution and auditory filter shape // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 68, N 4. P. 1085—1095.

Pick G., Evance E., Wilson J. Frequency resolution in patients with hearing loss of cochlear origin // *Psychophysics and Physiology of Hearing*. London: Acad. Press, 1977. P. 273—281.

Pickles J. Normal critical bands in the cat // *Acta Otolaringol.* 1975. Vol. 68, N 3—4. P. 245—254.

Pickles J. Psychophysical frequency resolution in the cat as determined by simultaneous masking and its relation to auditory nerve resolution // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66, N 6. P. 1725—1732.

Pickles J. Auditory nerve fibers correlates of the critical band width as determined by loudness estimation // *Hearing*. Berlin: Springer-Verlag, 1983. P. 155—165.

Pickles J. Frequency threshold curves and simultaneous masking function in high — threshold, broadly-tuned, fibres of the guinea pig auditory nerve // *Hear. Res.* 1984. Vol. 16, N 1. P. 91—99.

Pickles J. Auditory nerve-fibre bandwidth determined by two different procedures in simultaneous masking // *Auditory Frequency Selectivity*. New York: Plenum Press, 1986. P. 171—178.

Pierce J. R. Proposal for explanation of limens of loudness // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1958. Vol. 30, N 5. P. 418—420.

Plomp R. Experiments on tone perception: Dokt. diss. Assen, 1966. 243 p.

Plomp R. Pitch of complex tones // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1967. Vol. 42, N 2. P. 462—474.

Plomp R. Aspects of tone sensation. London: Acad. Press, 1976. 183 p.

Plomp R., Steenene H. J. M. Effect of phase on the timbre of complex tones // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1969. Vol. 46, N 2. P. 409—421.

Pollack I. Decoupling of auditory pitch and stimulus frequency: The Shepard demonstration revisited // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978a. Vol. 63, N 1. P. 202—206.

Pollack I. Periodicity measures for repeated random auditory patterns // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978b. Vol. 63, N 4. P. 1132—1144.

Port E. Die Lautstärke von Tonimpulsen verschiedener Dauer // *Frequenz*. 1959. Bd 13, H. 8. S. 242—245.

Raab D., Bernstein R. Effects of masker level on detection of a tone in pseudorandom noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66, N 1. P. 299—301.

Reichardt W. Bemerkungen zu der Arbeit von E. Zwicker: Ein Beitrag zur Lautstärkemessung impulshaltiger Schalle // *Acustica*. 1967. Vol. 18, N 2. P. 118—121.

Rhode W. S. Observation on the vibration of basilar membrane in squirrel monkeys using the Mössbauer technique // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 49, N 4 (2). P. 1218—1237.

Rhode W. Some observation on two-tone interaction measured with Mossbauer effect // *Psychophysics and Physiology of Hearing*. New York: Acad. Press, 1977. P. 27—38.

Riesz R. R. Differential intensity sensitivity of the pure tones // *Physiol. Rev.* 1928. Vol. 31. P. 867—875.

Ritsma R. J. Existence region of tonal residue. I // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1962. Vol. 34, N 9 (1). P. 1224—1229.

Ritsma R. J. Frequencies dominant in the perception of the pitch of complex sounds // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1967. Vol. 42, N 1. P. 191—199.

Ritsma R. J. Periodicity detection // *Frequency analysis and periodicity detection in hearing*. Leiden: A. W. Sijthoff, 1970. P. 250—266.

Ritsma R. J., Engel F. L. Pitch of frequency modulated signals // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1964. Vol. 36, N 9. P. 1637—1644.

Ronken D. A. Some effects of band-width-duration constraints of frequency discrimination // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 49, N 4 (2). P. 1232—1242.

Rose J. E. Discharge of single fibers in the mammalian auditory nerve // *Frequency analysis and periodicity detection*. Leiden: A. W. Sijthoff, 1972. P. 176—192.

Rose J. E. Electrical activity of single auditory nerve fibers // *Adv. Oto-Rhino-Laryngol.* 1973. Vol. 20, N 2. P. 357—373.

Rose J. F., Brugge J. F., Anderson D. J., Hind J. E. Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey // *J. Neurophysiol.* 1967. Vol. 30, N 3. P. 769—793.

Rose J. E., Hind J. E., Anderson D. J., Brugge J. F. Some effects of stimulus intensity on response of auditory nerve fibers in the squirrel monkey // *J. Neurophysiol.* 1971. Vol. 34, N 3. P. 685—699.

Rosenberg A. E. Effect of masking on the pitch of periodic pulses // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1965. Vol. 38, N 5. P. 747—758.

Ruhm H. B., Mencke E. O. Differential sensitivity to duration of acoustic signals // *J. Speech Hear. Res.* 1966. Vol. 9, N 3. P. 371—384.

Sachs M., Young E. Encoding of steady-state vowels in the auditory nerve: Representation in terms of discharge rate // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66, N 2. P. 470—479.

Saunders J., Rintelmann W., Bock G. Frequency selectivity in bird and man: a comparison among critical ratios, critical bands and psychophysical tuning curves // *Hear. Res.* 1979. Vol. 1, N 3. P. 303—323.

Schafer T., Gales R., Shewmaker D., Thompson P. The frequency selectivity of the ear as determined by masking experiments // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1950. Vol. 22, N 4. P. 490—497.

Schannon R. Two-tone unmasking and suppression in a forward masking situation // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1976. Vol. 59, N 6. P. 1460—1470.

Schneider B. Determining individual loudness scales from binary comparison of loudness intervals // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 69, N 4. P. 1208—1209.

Schouten J. F. The perception of subjective tones // *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 1938. Vol. 41. P. 1086—1093.

Schouten J. F. The residue and mechanism of hearing // *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 1940a. Vol. 43. P. 991—999.

Schouten J. F. The perception of pitch // *Philips Techn. Rev.* 1940b. Vol. 5. P. 286—294.

Schouten J. F. The residue, a new component in subjective sound analysis // *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 1940c. Vol. 43. P. 356—365.

Schouten J. F. The residue revisited // *Frequency analysis and periodicity detection in hearing*. Leiden: A. W. Sijthoff, 1970. P. 41—59.

Schouten J. F., Ritsma R. J., Cardozo L. B. Pitch of the residue // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1962. Vol. 34, N 9 (2). P. 1418—1424.

Seebeck A. Beobachtungen über einige Bedingungen der Entstehung von Tönen // *Ann. Phys. Chem.* 1841. Bd 53. S. 417—436.

Shepard R. Circularity in judgements of relative pitch // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1964. Vol. 36, N 12. P. 2348—2353.

- Sidwell A. Spectral and level effects in noise on tone suppression // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 81, N 4. P. 1078—1084.
- Sinex D., Harvey D. Correlates of tone-on-tone masked thresholds in the chinchilla auditory nerve // *Hear. Res.* 1984. Vol. 13, N 2. P. 285—292.
- Simmons F. B., Epley J. M., Lummis R. C. et al. Auditory nerve: Electrical stimulation in man // *Science*. 1965. Vol. 148, N 1. P. 104—106.
- Sinnott J. M., Owren M. J., Pebersen M. R. Auditory duration discrimination in Old World monkeys (*Macaca cereopithecus*) and humans // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1987. Vol. 82, N 2. P. 465—470.
- Small A. M., McClellan M. E. Pitch associated with time delay between two pulse trains // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1963. Vol. 35, N 8. P. 1246—1255.
- Small A., Tyler R. Additive masking effects of noise bands of different levels // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 63, N 3. P. 894—903.
- Smith B., Sieben U., Kolrausch A., Schroeder M. Phase effects in masking related to dispersion in the inner ear // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 80, N 6. P. 1631—1637.
- Smith R. L., Zwislocki J. J. Responses of some neurons of the cochlear nucleus to tone intensity increments // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 50, N 6. P. 1520—1525.
- Smooorenburg G., Kloppenburg B. Single-neuron tuning curves measured with psychoacoustic masking paradigms // *Auditory frequency selectivity*. New York: Plenum Press, 1986. P. 179—186.
- Smooorenburg G. Pitch, perception of two-frequency stimuli // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 48, N 4. P. 924—942.
- Spiegel M. The range of spectral integration // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66, N 5. P. 1356—1363.
- Spiegel M. Thresholds for tones in maskers of various bandwidth and for signals of various bandwidths as a function of signal frequency // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 69, N 3. P. 791—795.
- Spiegel M., Green D. Signal and masker uncertainty with noise maskers of varying duration, bandwidth and center frequency // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1982. Vol. 71, N 5. P. 1204—1210.
- Spiegel M., Picardi M., Green D. Signal and masker uncertainty in intensity discrimination // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 70, N 4. P. 1015—1019.
- Srulovicz P., Goldstein J. L. A central spectrum model: A synthesis of auditory nerve timing and place cues in monaural communication of frequency spectrum // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 4. P. 1266—1276.
- Stevens S. S. A scale for the measurement of a psychological magnitude, loudness // *Psychol. Rev.* 1936. Vol. 43, N 5. P. 405—416.
- Stevens S. S. Mathematics, and psychophysics // *Handbook of experimental psychology*. New York: Wiley, 1951. 1436 p.
- Stevens S. S. The measurement of loudness // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1955. Vol. 27, N 5. P. 815—829.
- Stevens S. S. To honor Fechner and repeal his law // *Science*. 1961. Vol. 133, N 3446. P. 18—24.
- Stevens S. S., Volkman J., Newman E. B. Scale for the measurement of the psychological magnitude of pitch // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1937. Vol. 8, N 1. P. 185—190.
- Stoll G. Pitch shift of pure and complex tones induced by masking noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 77, N 1. P. 188—192.
- Teich M. C., Lachs G. A neural-counting model incorporating refractoriness and spread of excitation. 1. Application to intensity discrimination // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66, N 6. P. 1738—1749.
- Terhardt E. Zur Tonhöhenwahrnehmung von Klängen. II. Ein Funktionsschema // *Acustica*. 1972. Bd 26, H. 4. S. 187—199.
- Terhardt E. Pitch, consonance and harmony // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 55, N 5. P. 1061—1069.
- Terhardt E., Fastl H. Zum Einfluß von Störtönen und Störgeräuschen auf die Tonhöhe von Sinustönen // *Acustica*. 1971. Bd 28, H. 1. S. 53—61.

Terry M., Moore B. «Suppression» effects in forward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 62, N 3. P. 781—784.

Thurlow W. R. Some theoretical implications of the pitch of double-pulse trains // Amer. J. Psychol. 1958. Vol. 71, N 2. P. 448—458.

Thurlow W. R., Small A. M. Pitch perception for certain periodic auditory stimuli // J. Acoust. Soc. Amer. 1955. Vol. 27, N 1. P. 132—137.

Tobias J. Low-frequency masking patterns // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 61, N 2. P. 571—575.

Tyler R., Lindblom J. Preliminary study of simultaneous masking and pulsation-threshold patterns of vowels // J. Acoust. Soc. Amer. 1982. Vol. 71, N 1. P. 220—224.

Tyler R., Small A. Two-tone suppression in backward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 62, N 1. P. 215—218.

Viemeister N. F. Temporal modulation transfer functions based upon modulation thresholds // J. Acoust. Soc. Amer. 1979. Vol. 66, N 5. P. 1364—1380.

Viemeister N. F., Bacon S. P. Intensity discrimination, increment detection, and magnitude estimation for 1-kHz tones // J. Acoust. Soc. Amer. 1988. Vol. 84, N 1. P. 172—178.

Vogten L. Pure-tone masking of a phase-locked tone burst // Ann. Progr. Rep., Eindhoven, Holland: Instituut voor Perceptie Onderzoek, 1972. N 7. P. 5—16.

Vogten L. Simultaneous pure-tone masking: the dependence of masking asymmetries on intensity // J. Acoust. Soc. Amer. 1978a. Vol. 63, N 5. P. 1509—1519.

Vogten L. Low-level pure-tone masking: a comparison of «tuning curves» obtained with simultaneous and forward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1978b. Vol. 63, N 5. P. 1520—1527.

Walliser K. Zusammenhänge zwischen dem Schallreiz und der Periodentonhöhe // Acustica, 1969. Bd 21, H. 6. S. 319—328.

Waltzman S. B., Levitt H. Backward and forward masking the reproducible noise bursts // J. Auditory Res. 1979. Vol. 19, N 2. P. 251—269.

Weber D. Growth of masking and the auditory filter // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 62, N 2. P. 424—429.

Weber D. Suppression and critical bands in band-limiting experiments // J. Acoust. Soc. Amer. 1978. Vol. 64, N 1. P. 141—150.

Weber D. Do off-frequency simultaneous maskers suppress the signal // J. Acoust. Soc. Amer. 1983. Vol. 73, N 3. P. 887—893.

Weber D. Procedure independent growth of masking functions // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 79, N 6. P. 2082—2084.

Weber D., Green D. Suppression effects in backward and forward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1979. Vol. 65, N 5. P. 1258—1267.

Weber D., Moore B. Forward masking by sinusoidal and noise maskers // J. Acoust. Soc. Amer. 1981. Vol. 69, N 5. P. 1402—1409.

Weber D., Patterson R. Sinusoidal and noise maskers in simultaneous and forward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1984. Vol. 75, N 3. P. 925—931.

Webster J. C., Miller P. H., Thompson P. O., Davenport E. W. The masking and pitch shifts of pure tones near abrupt changes in a thermal noise spectrum // J. Acoust. Soc. Amer. 1952. Vol. 24, N 2. P. 147—152.

Webster J. C., Muerdter D. R. Pitch shift due to low-pass and high pass noise bands // J. Acoust. Soc. Amer. 1965. Vol. 37, N 2. P. 382—383.

Wegel R. L., Lane C. The auditory masking of one pure tone by another and its probable relation to the dynamic of the inner ear // Phys. Rev. 1924. Vol. 23, N 2. P. 266—285.

Whittle L. S., Collins S. J., Robinson D. W. The audibility of low-frequency sound // J. Sound Vibration. 1972. Vol. 21, N 4. P. 431—448.

Widin P., Viemeister N. Intensity and temporal effects in pure tone forward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1979a. Vol. 66, N 2. P. 388—395.

Widin P., Viemeister N. Short-term spectral effects in puretone forward masking // J. Acoust. Soc. Amer. 1979b. Vol. 66, N 2. P. 396—399.

Wier C. C., Vesteadt W., Green D. M. Frequency discrimination as a function of frequency and sensation level // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 61, N 1. P. 178—184.

- Wightman F. L.** The pattern-transformation model of pitch // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54, N 2. P. 407—416.
- Yacullo W. S., Abbas P.** Detection cues in forward masking and their relationship to off-frequency listening // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 80, N 2. P. 452—465.
- Yeowart N. S., Bryan M., Tempest W.** Low-frequency noise threshold // *J. Sound Vibration.* 1969. Vol. 9, N 4. P. 447—453.
- Yost W. A.** The dominance region and ripple noise pitch: A test of the peripheral weighting model // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 72, N 2. P. 416—425.
- Yost W. A., Hill R.** Models of the pitch and pitch strength of ripple noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66, N 2. P. 400—410.
- Yost W. A., Hill R.** Strength of the pitches associated with ripple noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 64, N 2. P. 485—492.
- Yost W. A., Hill R., Perez-Falcon T.** Pitch and pitch discrimination of broadband signals with rippled power spectra // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 63, N 4. P. 1166—1173.
- Yost W., Soderquist D.** Varying the masker of the signal level in forward masking: a procedural comparison // *Acoust. Letters.* 1981. Vol. 11, N 4. P. 219—223.
- Young E. D., Sachs M. B.** Representation of steady-state vowels in the temporal aspects of the discharge patterns of population of auditory nerve fibers // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1979. Vol. 66, N 5. P. 1381—1403.
- Zwicker E.** Die Grenzen der Hörbarkeit der Amplitudenmodulation und der Frequenzmodulation eines Tones // *Acustica.* 1952. Bd 2, H. 3. S. 125—133.
- Zwicker E.** On a psychoacoustic equivalent of tuning curves // *Fact and models in hearing.* Berlin: Springer-Verlag, 1974. P. 132—141.
- Zwicker E.** Sealing // *Handbook of sensory physiology.* Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 401—448.
- Zwicker E.** Procedure for calculating loudness of temporally variable sounds // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1977. Vol. 62, N 3. P. 675—682.
- Zwicker E.** Dependence of post masking on masker duration and its relation to temporal effects in loudness // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 75, N 1. P. 219—223.
- Zwicker E., Herla S.** Über die Addition von Verdeckungseffekten // *Acustica.* 1975. Bd 34, H. 1. S. 89—97.
- Zwicker E., Jaroszewski A.** Inverse frequency dependence of simultaneous tone on tone masking patterns at low levels // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1982. Vol. 71, N 6. P. 1508—1512.
- Zwicker E., Schorn K.** Psychoacoustical tuning curves in audiology // *Audiology.* 1978. Vol. 17, N 1. P. 126—140.
- Zwicker E., Terhardt E.** Analytical expressions for critical band rate and critical bandwidth as a function of frequency // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 68, N 5. P. 1523—1525.
- Zwislocki J.** Theory of temporal auditory summation // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1960. Vol. 32, N 8. P. 1046—1060.
- Zwislocki J. J.** Analysis of some auditory characteristics // *Handbook of mathematical psychology.* New York: Wiley, 1965. Vol. 3. P. 1—97.
- Zwislocki J. J.** Temporal summation of loudness: an analysis // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1969. Vol. 46, N 2 (2). P. 431—441.
- Zwislocki J., Sokolich W.** On loudness as a function of tone duration // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1972. Vol. 52, N 1. P. 141.

Глава 2

НАРУШЕНИЯ СЛУХА ПРИ ПОРАЖЕНИЯХ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

В настоящей главе будут рассмотрены результаты исследований различных сторон нарушения слуха при экспериментальных разрушениях периферических и центральных отделов слуховой системы животных и при патологических поражениях разных отделов слуховой системы человека. Однако, прежде чем перейти к изложению этого материала, целесообразно рассмотреть тесно с ним связанные особенности строения слуховой системы млекопитающих, т. е. морфологию ее путей и центров. При этом необходимо подчеркнуть, что данные о цитоархитектонике ядер слуховой системы будут приведены непосредственно в тех разделах изложения, которые связаны с характеристикой активности одиночных нейронов этих ядер.

2.1. ОБЩАЯ СХЕМА ПУТЕЙ И ЦЕНТРОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

Обширные обзоры, касающиеся строения слухового пути, имеются в многочисленных работах (Cajal, 1952; Whitfield, 1967; Ратникова, 1972; Harrison, Howe, 1974; Aitkin et al., 1984). Основным входным коллектором слухового пути является слуховой нерв. Относительно его структуры и способа иннервации им клеточных элементов кортиева органа данные будут представлены в главе 3. Слуховой нерв входит в кохлеарное ядро, которое еще Рамон-и-Кахалем было разделено на латеральную часть (иначе его называли слуховой бугорок, или дорсальное кохлеарное ядро в современной терминологии) и вентральное ядро (иначе его называли переднее ядро, или вентральное кохлеарное ядро). Также еще Кахалем было показано, что аксоны слухового нерва, входя в вентральное кохлеарное ядро, разделяются на восходящую и нисходящую ветви. Как видно из рисунка (рис. 50), область ядра, где волокна слухового нерва разделяются на эти ветви, делит вентральное кохлеарное ядро на его переднюю и заднюю части. В настоящее время в кохлеарном ядре принято выделять несколько областей (рис. 51). При этом следует отметить, что определенные части ядра иннервируются нервными волокнами, приходящими от различных отделов улитки внутреннего уха, что, по-видимому, и обеспечивает тонотопическую организацию ответов нейронов кохлеарного ядра на звуки различной частоты. Последующие электрофизиологические исследования

(см. главу 4) подтвердили топонотическую организацию различных отделов кохлеарного ядра. Необходимо учитывать, что количество

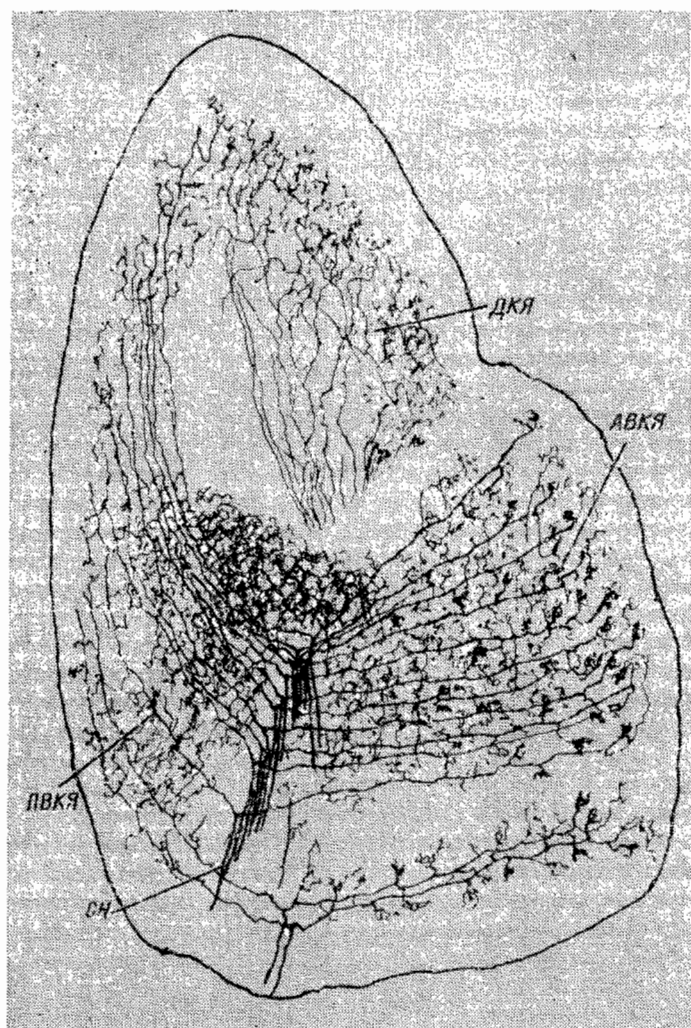


Рис. 50. Парасагиттальный срез через кохлеарное ядро кошки (по: Lorente de No, 1979).

СН — слуховой нерв, АВКЯ и ПВКЯ — антеровентральное, постеровентральное кохлеарные ядра, ДКЯ — дорсальное кохлеарное ядро. Окраска по Гольджи.

волокон слухового нерва, которые распределяются в пространстве нервных элементов комплекса кохлеарных ядер, резко различается у различных животных. Для примера приведем несколько цифр об общем количестве волокон слухового нерва. У человека, по разным

данным, — от 25 тысяч до 31 тысячи, у обезьян — 31 тысяча, у кошки — от 39 до 50 тысяч, у морской свинки — 24 тысячи, у кролика — 23 тысячи, у крысы — 16 тысяч. Наибольшее количество слуховых волокон встречается у китообразных — от 100 до 200 тысяч волокон.

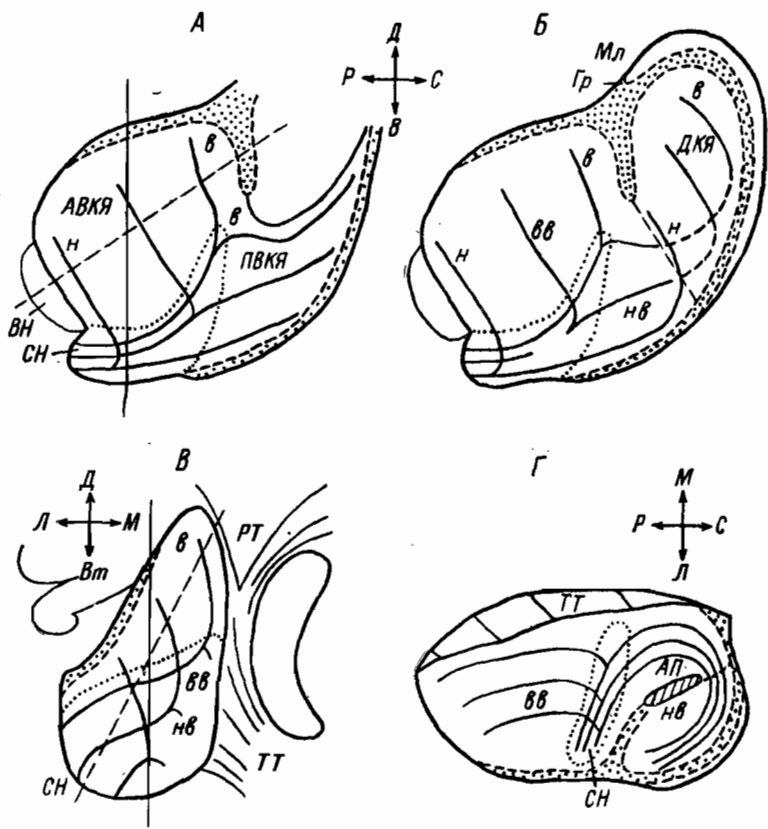


Рис. 51. Схематический разрез через кохлеарное ядро (по: Osen, 1970).

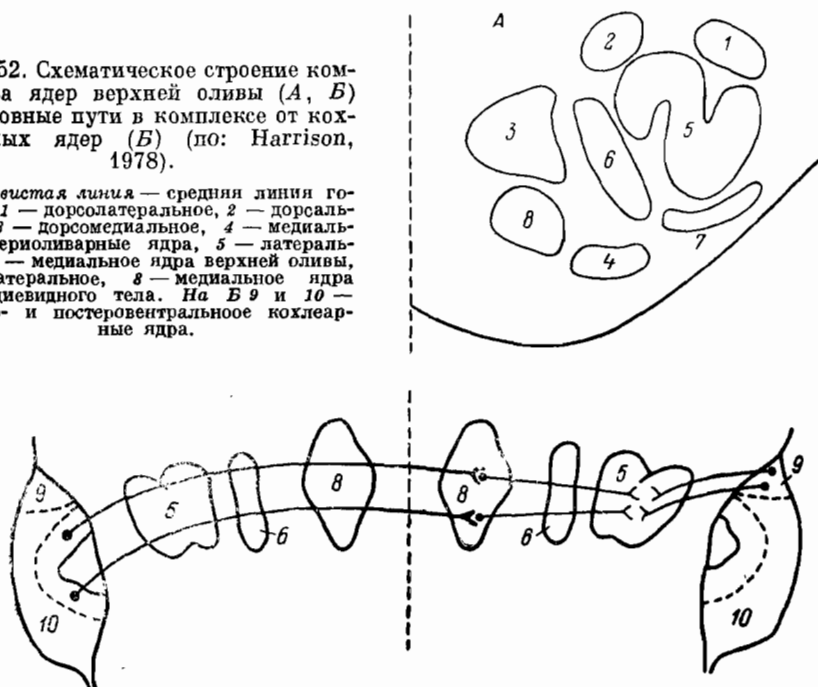
А и Б — сагиттальные, В — поперечный, Г — горизонтальный разрезы. в и н — бифуркация ветвей слухового нерва, представляющих высокие и низкие частоты, ав — восходящая ветвь аксонов слухового нерва, нв — нисходящая, АВКЯ — антеровентральное кохлеарное ядро, PBKЯ — постеровентральное, РТ — рестиформное тело, ТТ — трапециевидное тело, ДКЯ — дорсальное кохлеарное ядро, Гр — гранулярный слой клеток, Мл — молекулярный слой клеток, СН — слуховой нерв, ВН — вестибулярный нерв, АП — акустическая полоска; Д — дорсальное, Вт — вентральное, Р — ростральное, М — медиальное, С — сагиттальное, Л — латеральное направления.

Следует указать, что внутриядерные связи различных отделов кохлеарных ядер изучены к настоящему времени недостаточно. Так, между задним вентральным и дорсальным ядрами имеется хорошо выраженный тракт, хотя места окончания клеток этого тракта к настоящему времени недостаточно хорошо известны. От клеточных элементов комплекса кохлеарных ядер начинаются два тракта,

которые являются восходящими и оканчиваются в вышележащих отделах слуховой системы. Один из этих трактов, контралатеральный, или восходящий слуховой путь, содержит в себе основную массу выходящих из комплекса кохлеарных ядер волокон. Этот контралатеральный путь образует три пучка волокон, получивших названия: вентральная слуховая полоска, или трапециевидное тело, промежуточная слуховая полоска, или полоска Хельда, и задняя,

Рис. 52. Схематическое строение комплекса ядер верхней оливы (А, Б) и основные пути в комплексе от кохлеарных ядер (Б) (по: Harrison, 1978).

Прерывистая линия — средняя линия головы; 1 — дорсолатеральное, 2 — дорсальное, 3 — дорсомедиальное, 4 — медиальное периоливарные ядра, 5 — латеральное, 6 — медиальное ядра верхней оливы, 7 — латеральное, 8 — медиальное ядра трапециевидного тела. На Б 9 и 10 — антеро- и постеровентральное кохлеарные ядра.



или дорсальная, слуховая полоска, которая иначе называется полоской Монакова. Основную часть волокон содержит в себе трапециевидное тело. Дорсальная слуховая полоска содержит в себе волокна, идущие от клеток дорсального кохлеарного ядра, и является основным проекционным путем, выходящим из этой части кохлеарных ядер. Кроме того, дорсальная слуховая полоска содержит также аксоны части клеток заднего вентрального ядра. Волокна дорсальной полоски идут по дну четвертого желудочка, затем уходят в ствол мозга, пересекают среднюю линию и, минуя оливу, не оканчиваясь в ней, присоединяются к латеральной петле противоположной стороны, где поднимаются к ядрам латеральной петли. Средняя, интермедиальная, полоска образована аксонами части клеток задней части заднего вентрального ядра кохлеарного комплекса. Эта полоска обходит верхнюю ножку мозжечка, затем переходит на противоположную сторону и присоединяется к трапециевидному телу. Само трапециевидное тело, основной коллектор волокон, идущих

из кохлеарного ядра, состоит из аксонов клеток вентральных кохлеарных ядер, а также некоторой части аксонов клеток дорсального ядра, главным образом клеток его четвертого слоя. Основная его часть оканчивается на клетках верхней оливы, а другая часть — на клетках ядер трапециевидного тела и ядер латеральной петли. Небольшая часть волокон, не пересекаясь, не прерываясь, доходит до среднемозгового центра слуховой системы задних бугров четверохолмия, и, как предполагают, незначительная часть волокон достигает внутреннего коленчатого тела. Более подробно схемы кохлеарного ядра и проводящих путей представлены на рис. 51, 52.

Следующим слуховым центром продолговатого мозга является комплекс ядер верхней оливы. У млекопитающих этот комплекс включает в себя восемь ядер, главными из которых являются ядра трапециевидного тела (медиальное и латеральное), медиальное (или аксессуарное) ядро верхней оливы и латеральное (или S-образное) ее ядро (рис. 51). При этом медиальное и латеральное ядра верхнеоливарного комплекса являются первыми центрами слуховой системы, в которых наблюдается конвергенция афферентации от правой и левой улиток (рис. 52, Б), что является чрезвычайно важным для процессов локализации источника звука в пространстве. С другой стороны, группа периоливарных ядер (рис. 52, А) является источником достаточно мощного эфферентного перекрещенного и неперекрещенного путей, иннервирующих рецепторный аппарат улитки внутреннего уха и играющих, по всей вероятности, важную функциональную роль в деятельности слуховой системы.

Представляет интерес сравнительно-анатомический аспект клеточной организации главных ядер (медиального и латерального) верхнеоливарного комплекса. Было установлено, что количество клеточных элементов у разных видов млекопитающих в этих двух ядрах резко отличается и, кроме того, это различие находится в определенной зависимости от диапазона воспринимаемых животным частот. Так, у «высокочастотных» животных клеточные элементы медиального ядра верхней оливы малочисленны либо это ядро полностью отсутствует, в то время как наличие выраженной чувствительности к низким частотам сопровождается значительным возрастанием количества клеток ядер верхней оливы. Сопоставление этих данных со степенью развития зрения у этих животных позволило прийти к выводу (Harrison, 1978), что слабое развитие или отсутствие медиального ядра верхней оливы обычно характерны для небольших по размеру животных и сопровождаются слабо развитым зрением, а также выраженной ориентацией по акустическим сигналам обычно в высокочастотной области (например, летучие мыши). С другой стороны, слабо развитое латеральное ядро верхней оливы отмечается у животных больших размеров с хорошо развитым зрением и при отсутствии выраженной чувствительности слуха к высоким частотам. Однако хорошо выраженные оба ядра присущи хорошо развитому слуху в широком диапазоне частот (кошки, собаки, шиншилла). Необходимость ориентации (в том числе и пространственной) в основном либо по высокочастотным, либо

по низкочастотным звукам у разных видов животных позволяет предположить различную роль медиального и латерального ядер верхней оливы в процессах локализации источника звука, что будет рассмотрено в последующем разделе книги (см. главу 5).

Наиболее принятая в настоящее время схема связей нижележащих отделов слуховой системы с основными ядрами оливарного комплекса (с учетом основных типов клеток комплекса кохлеарных ядер, афферентирующих ядра оливы) представлена на рис. 53.

Аксоны описанных выше многочисленных слуховых ядер продолговатого мозга млекопитающих образуют мощный тракт, который направляется к среднему мозговому центру слуховой системы — заднему двуххолмию (синонимы — задние или нижние бугры четверохолмия, задний или нижний колликул). Этот тракт получил название латерального (бокового) лемниска или боковой петли. Он идет вначале в дорсальном, а затем в ростральном направлении и по мере приближения к заднему холму занимает все более латеральное положение в мозговом стволе, откуда и название этого тракта. Небольшая часть волокон латерального лемниска оканчивается на клеточных элементах двух небольших ядер латерального лемниска — вентрального и дорсального ядер латерального лемниска (рис. 53). Однако подавляющее большинство волокон этого тракта заканчивается на клеточных элементах центрального ядра заднего холма (Warr, 1966, 1972; Fernandez, Karapas, 1967; Goldberg, Moore, 1967; Noort, 1969). В последние годы с помощью методов активного транспорта веществ было установлено, что клетки заднего двуххолмия получают афферентацию от всех ядер контралатерального кохлеарного комплекса (при крайне небольшом количестве волокон от ипсилатерального). В свою очередь латеральное ядро верхнеоливарного комплекса дает билатеральные проекции к заднему двуххолмию, в то время как афферентация от медиального ядра этого комплекса, по всей вероятности, целиком отдает проекции ипсилатеральному заднему холму (Adams, Warr, 1975; Beyerl, 1978; Elverland, 1978; Roth et al., 1978).

Аксоны волокон слуховых ядер продолговатого мозга имеют топографическую организацию в ходе латерального лемниска, в его ростральных отделах вплоть до вхождения в ядро заднего двуххолмия (Noort, 1969), медиальная группа волокон содержит аксоны, проходящие в акустической полоске, а латеральная — от ядер трапециевидного тела. В медиальной части лемниска содержатся волокна от этих же образований и, кроме того, аксоны клеток латерального и медиального ядер верхней оливы. Значительно меньше данных имеется о восходящих и нисходящих связях ядер латерального лемниска, который еще предстоит изучить.

В среднемозговом центре слуховых систем — заднем двуххолмии — принято различать несколько ядер (рис. 54): центральное, в том числе вентральную и дорсомедиальную части (последнюю иногда рассматривают как отдельное, дорсальное ядро), наружное и периферическое ядра.

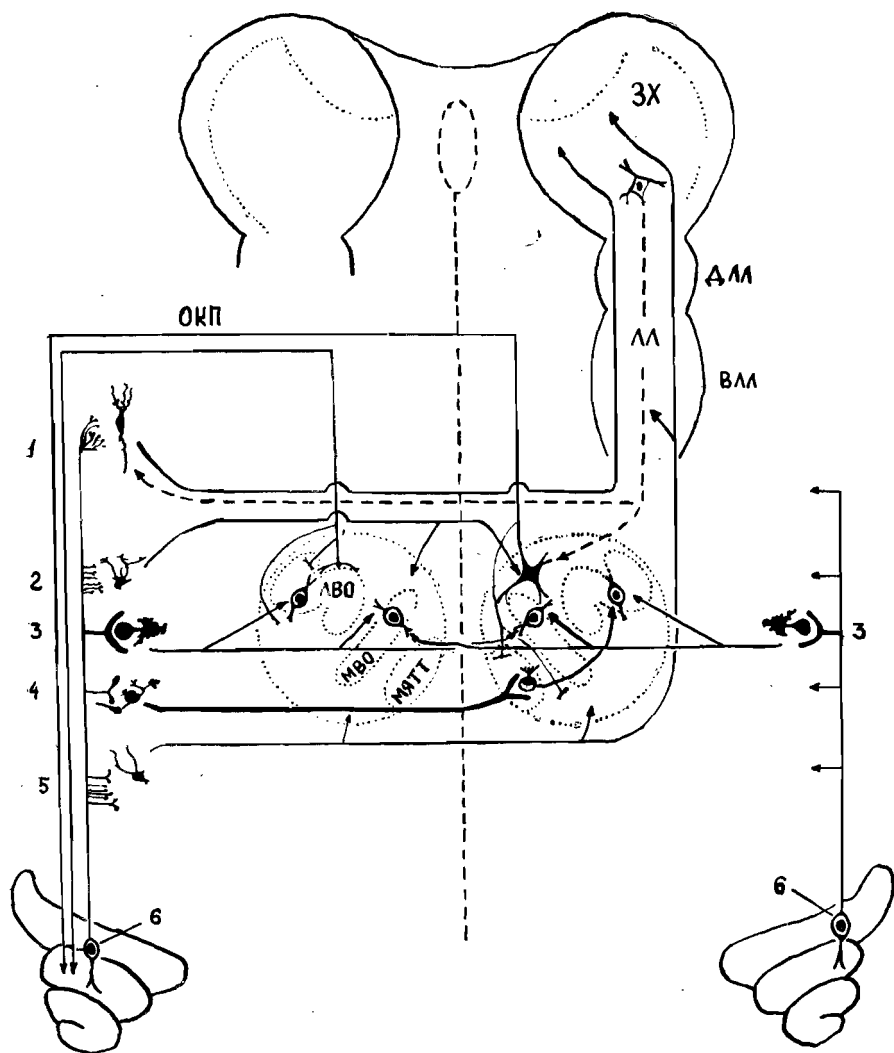


Рис. 53. Схема проекций кохлеарного ядра в комплекс верхней оливы и высшие центры (по: Moog, Osen, 1979).

Нейроны кохлеарного ядра: 1 — веретенообразные, 2 — октопусные, 3 — кустистые, 4 — модифицированные кустистые, 5 — звездчатые клетки, 6 — клетка спирального ганглия. ЛВО — латеральная верхняя олива, МВО — медиальная верхняя олива, МЯТТ — медиальное ядро трапециевидного тела, ЛЛ — латеральный лемниск, ВЛЛ — вентральное ядро латерального лемниска, ДЛЛ — дорсальное ядро латерального лемниска, ЗХ — задний холм, ОКП — оливокохlearный пучок.

Основным коллектором связей между среднимозговым центром слуховой системы, задним двухолмием, и ее таламическим уровнем, внутренним (или медиальным) коленчатым телом, являются ручки заднего холма. Внутреннее коленчатое тело получает афферентацию

от всех слуховых отделов среднимозгового уровня и от прилежащей покрывки (Oliver, Hall, 1978; Kudo, Niimi, 1980). Во внутреннем коленчатом теле принято различать несколько ядер. Так, на основании описания Розе и Вулси (Rose, Wolsey, 1949), внутреннее коленчатое тело состоит из латеральной главной, или мелкоклеточной, части и медиальной, крупноклеточной. Благодаря ряду детальных исследований Моресту (Morest, 1964, 1965a, 1965b) удалось выделить по цитоархитектоническому признаку в главной части два дополнительных отдела: дорсальный и вентральный. В свою очередь вентральный отдел был им подразделен еще на две части: латеральную и овоидальную. Кроме

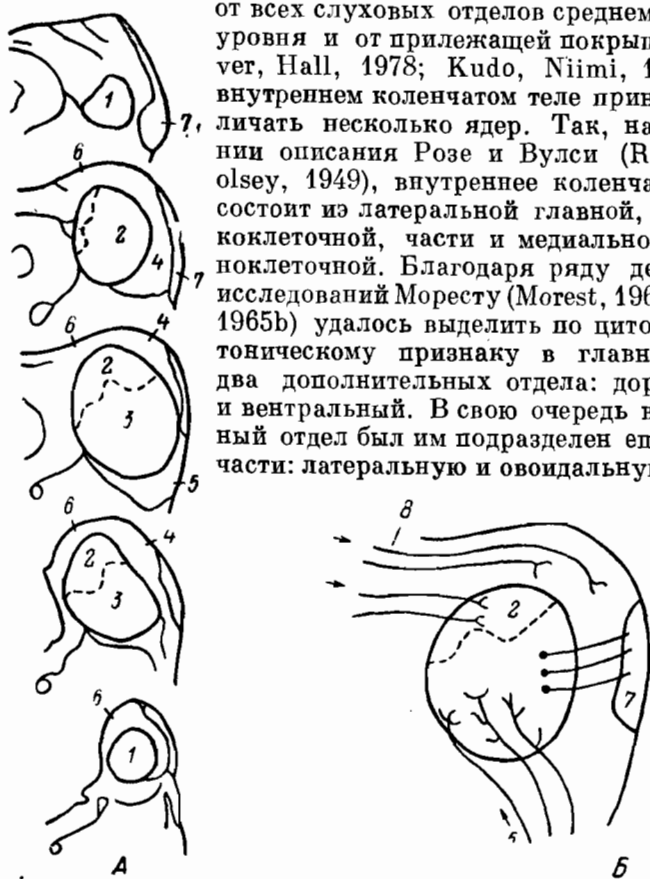


Рис. 54. Ядра (А) и связи (Б) заднего холма (по: Rockel, Jones, 1973).

1 — центральное ядро, 2 — его дорсомедиальная часть (заднее ядро), 3 — вентральная часть, 4 — наружное ядро, 5 — латеральный лемниск, 6 — перипериферическое ядро, 7 — ножки заднего холма, 8 — нисходящие пути от слуховой коры. Стрелки — направление путей.

того, в дорсальном отделе были выделены дорсальное ядро, глубокое дорсальное ядро, которое находится между дорсальным медиальным и вентральным отделами, и супрагенукулярное ядро, занимающее вентромедиальную часть дорсального отдела.

Методом дегенерации было показано, что разрушение заднего холма и перерезка ручек заднего холма приводят к массивной дегенерации терминалей во всех отделах внутреннего коленчатого тела (Moore, Goldberg, 1963). Было установлено также наличие дегенерированных афферентных волокон в контралатеральном внутреннем

коленчатом теле, которые, однако, были в значительно меньшем количестве, чем в ипсилатеральном ядре.

В последние годы методами активного транспорта веществ более детально установлены связи между задним холмом и внутренним коленчатым телом. Так, инъекция этих веществ в центральное ядро заднего холма метит терминали в вентральной части внутреннего коленчатого тела. Клетки периполярного ядра заднего холма адресуют аксоны в дорсальную часть коленчатого тела, а наружное ядро заднего холма отдает афферентацию к его медиальной части. Крупноклеточное медиальное ядро коленчатого тела получает аф-

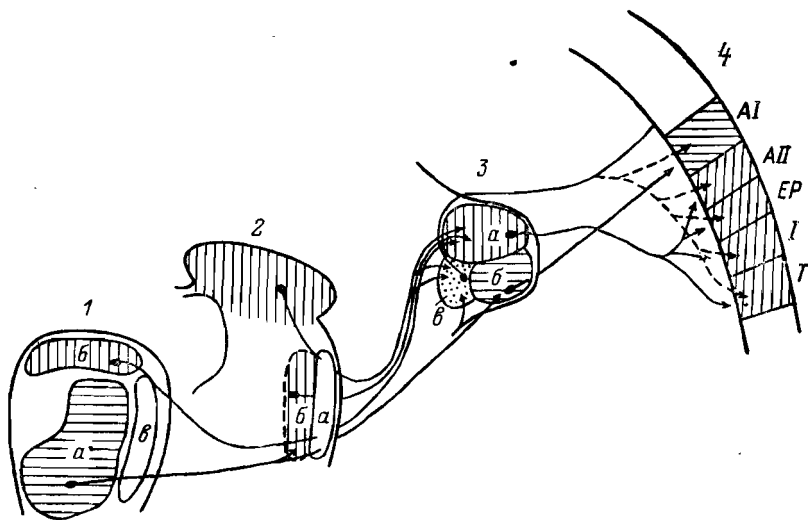


Рис. 55. Схема путей и центров среднего и переднего мозга млекопитающих (по: Ravizza, Belmore, 1978).

1 — задний холм: а — центральное, б — периполярное, в — наружное ядра; 2 — передний холм: а — ручки заднего холма, б — парабрахиальная область; 3 — внутреннее коленчатое тело: а — дорсальная, б — вентральная, в — медиальная части; 4 — слуховая область коры: AI, AII, EP, I, T — зоны слуховой области коры.

ферентацию от всех отделов среднемозгового слухового центра. Контралатеральные проекции от заднего холма организованы так же, как ипсилатеральные, только с меньшей плотностью афферентации. Общая схема путей на уровне таламуса представлена на рис. 55. Приведенные выше данные содержатся в ряде работ последних лет (Kudo, Niimi, 1978, 1980; Oliver, Hall, 1978; Andersen et al., 1980).

Дальнейший слуховой путь образуют аксоны нейронов внутреннего коленчатого тела в виде акустической радиации, которая афферентирует нейроны слуховой области коры.

Слуховая область коры на ее поверхности была установлена более 100 лет назад Феррье (Ferrier, 1876), который описал ее в верхней височной извилине у обезьян и в эктосильвиевой извилине у собак. Впоследствии предпринимались различные попытки деления слуховой области коры млекопитающих на зоны. Уже в рабо-

тах начала века стали делить слуховую кору на первичную область (или кониокортекс) и окружающие ее вторичные области. Впоследствии, используя как гистологические, так и электрофизиологические данные, Вулси (Woolsey, 1960) предложил различать в коре кошки несколько зон. Это деление практически до настоящего времени с некоторыми уточнениями используется при описании слуховой коры. Первичной областью коры в соответствии с классификацией Вулси являются зона AI, которая окружена вторичными зонами AII, EP, AIII, I и T (в настоящее время более часто для обозначения последних двух зон используются термины «инсуло-темпоральная кора» или «зона I—T»), и зона SII (или SF). Расположение этих зон на поверхности коры кошки представлено на рис. 56.

В последние годы, исходя из результатов электрофизиологических исследований тонотопической организации нейронов, в слуховой области коры ростральнее зоны AI была выделена область, получившая название переднего слухового поля, а зона EP была разделена на заднее и заднецентральное поля — AAF, PAF и VPAF в английском обозначении (см. обзор: Aitkin et al., 1984).

У человека корковым слуховым центром является поперечная височная извилина Гешля, включающая в себя в соответствии с цитоархитектоническим делением Бродмана поля 22, 41, 42, 44, 52 коры больших полушарий (рис. 57).

При использовании метода дегенерации терминалей было установлено, что основная часть волокон от задних отделов внутреннего коленчатого тела оканчивается в зоне AI слуховой области коры (Rose, Woolsey, 1949). Более точное распределение афферентных связей, идущих в слуховую область коры, было установлено рядом недавних работ с использованием транспорта активных веществ. Так, Андерсеном и соавт. (Andersen et al., 1980) было установлено, что инъекция пероксидазы хрена в любую часть зоны AI метит группу нейронов, расположенных ростокаудально в латероventральном и овоидальном ядрах внутреннего коленчатого тела. Кроме того, при этих же инъекциях метится группа нейронов, расположенных в том же направлении в медиальном и глубоком дорсальном ядрах внутреннего коленчатого тела. Отметим, что существует точническая организация этих связей, которая находится в соответствии с данными электрофизиологических микроэлектродных исследований, определяющих частотную топикку слуховой области коры и внутреннего коленчатого тела (см. главу 4). Несмотря на различия у разных видов животных (см. обзор: Aitkin et al., 1984), как правило, аксоны клеток вентральной части внутреннего колен-

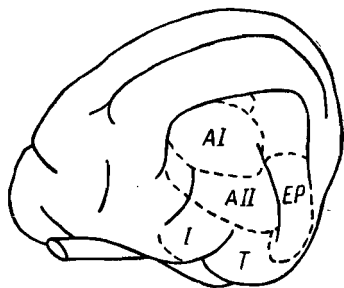


Рис. 56. Слуховые области коры кошки (по: Woolsey, 1960).

AI — первичная слуховая область, AII — вторичная слуховая область, EP — задняя эктосильвиевая область, I — инсулярная область, T — темпоральная область.

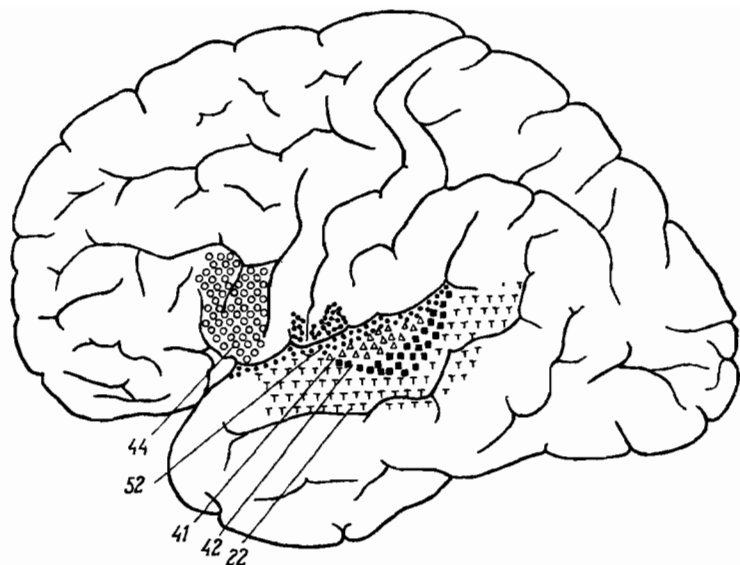


Рис. 57. Боковая поверхность коры полушарий головного мозга человека с делением на поля по Бродману — поля 22, 41, 42, 44 и 52 (Brodman, 1907—1909, цит. по: Филимонов, 1974).

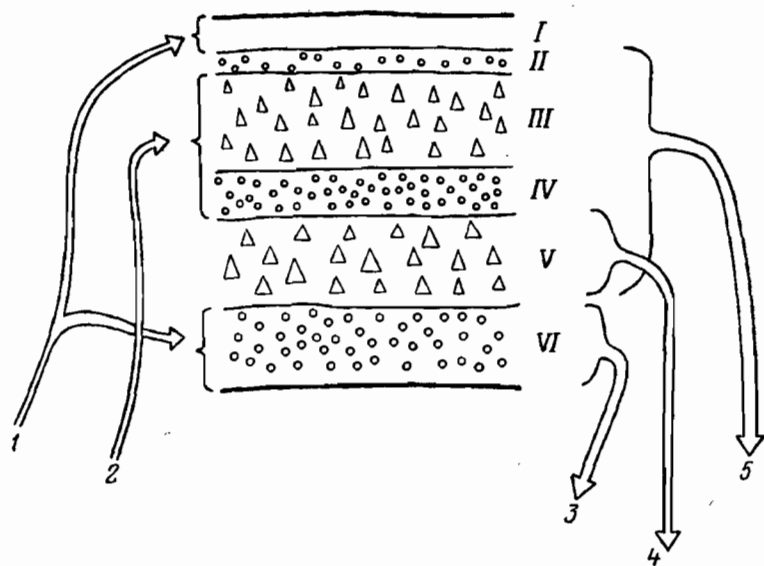


Рис. 58. Схема распределения афферентных и эфферентных путей в различных слоях клеток слуховой области коры (по: Ravizza, Belmore, 1978).

I—VI — слои слуховой области коры, 1, 2 — афферентные волокна внутреннего коленчатого тела, 3—5 — эфферентные волокна от слуховой области коры к коленчатому телу, задние холмы и слуховой коре противоположной стороны.

чатого тела оканчиваются только на клетках III и IV слоев слуховой области коры, на этих же клеточных элементах оканчиваются аксоны клеток дорсального ядра коленчатого тела. При этом необходимо отметить, что аксоны клеток медиальной части внутреннего коленчатого тела оканчиваются на клетках I и VI слоев слуховой области коры (рис. 58). В общем виде принято считать, что каждая из зон слуховой области коры получает основную афферентацию от определенной части внутреннего коленчатого тела и незначительную афферентацию от других частей таламического уровня слуховой системы.

В заключение отметим наличие как внутрикорковых, так и межполушарных связей слуховой области коры. Так, каждая из основных зон слуховой области коры связана с другими зонами, организованными тонотопически. Кроме того, имеется гомотопическая организация связей между аналогичными зонами слуховой коры двух полушарий. При этом, как было установлено, основная часть связей (94 %) гомотопически оканчивается на клетках III и IV слоев и лишь незначительная часть — в V и VI слоях (Imig, Brugge, 1978). В последнее время были уточнены различные типы клеток зоны AI слуховой области коры, участвующие в образовании гомотопических комиссуральных связей (Code, Winer, 1985). Однако сохраняется ли гомотопичность между одинаковыми типами клеток, в настоящее время не выяснено.

2.2. НАРУШЕНИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ПРИ ПОВРЕЖДЕНИЯХ ЕЕ У ЖИВОТНЫХ

Один из методов изучения функции слуховой системы человека и животных основан на оценке нарушений обнаружения, различения и опознания различных классов звуковых сигналов при тех или иных повреждениях периферических или центральных отделов слуховой системы. Изучение этих нарушений у больных основано на оценке слуховой функции при поражениях, возникающих в результате возникновения патологического процесса (опухоль, кровоизлияние, травма, эпилептический очаг, инфекция) в той или иной структуре мозга. С другой стороны, изучение нарушений деятельности слуховой системы у животных, как правило, осуществляется после экспериментального (обычно хирургического) разрушения одного или нескольких отделов слуховой системы, с последующей оценкой возникшего дефицита слуховой функции.

Прежде чем перейти к рассмотрению конкретного материала результатов отдельных работ в этом направлении, следует сделать ряд вводных замечаний. В первую очередь необходимо указать на следующее обстоятельство (это в равной степени правомерно применительно к исследованиям, проводимым и на животных, и на больных): нарушение деятельности слуховой системы, наблюдающееся при поражении того или иного отдела слухового пути, не может

служить свидетельством того, что исследуемое проявление слуховой функции (например, частотное различие или различие интенсивности стимулов) осуществляется именно этим, разрушенным отделом слуховой системы. Наиболее правомерным в этом случае представляется вывод о том, что для реализации исследуемой функции необходима интактная деятельность данного центра, и не более того, так как функция в целом может реализоваться совокупной работой ряда (иногда и большого числа) слуховых центров. Во-вторых, существенным является также и то обстоятельство, что наличие деструктивных изменений в том или ином слуховом центре, независимо от того, вызваны ли они патологическим процессом при различных патологических изменениях мозговых структур у человека или же целенаправленным разрушением той или иной структуры, непреложно сопровождается дегенерацией клеточных элементов нижележащих отделов слуховой системы, афферентирующих разрушенное образование, а также ретроградной дегенерацией и других отделов мозга, зачастую не относящихся к центрам классического слухового пути. Это обстоятельство с несомненностью указывает на то, что при кажущемся даже изолированном поражении или разрушении того или иного отдела слуховой системы дегенерация нейронных структур охватывает значительные клеточные поля близлежащих мозговых центров, и поэтому дефицит исследуемой слуховой функции может быть связан с нарушением деятельности ряда мозговых структур.

Оценка дефицита слуховой функции животных при экспериментальных повреждениях различных отделов слуховой системы по существу включает в себя исследование большинства параметров звуковых сигналов, которые оцениваются в обычном психоакустическом эксперименте на человеке при исследовании его слуховой системы.

Одна группа реакций животных, по которым можно оценивать восприятие ими тех или иных классов звуковых сигналов и нарушение этого восприятия, основана на регистрации и последующем анализе протекания безусловных реакций. Выбор тут достаточно ограничен. Как правило, речь идет о регистрации таких компонентов ориентировочной реакции на звук, как движение головы по направлению к источнику звука (см. обзор: Neff, 1968), кожногальванической реакции (появление колебания потенциала кожи при действии звука), о рефлексе Прейера (движение ушных раковин при действии звука), хорошо известном вздрагивании при действии сильного звука (startlereaction), которое обусловлено сокращением ряда групп мышц головы и всего тела (Fleschlen, 1965). Действие звука тормозит такие реакции, как холодовая дрожь, акты жевания и питья, изменяет частоту дыхания и сердечных сокращений (Graham, Clifton, 1966; Miller, Murray, 1966; Bradford et al., 1973; Graham et al., 1980). Недостатком метода использования оценки слуха по перечисленным выше реакциям является их крайне легкая угасаемость, что практически лишает возможности вести принятую в настоящее время статистическую процедуру проведения опытов,

позволяющих оценить абсолютную и дифференциальную чувствительность слуховой системы.

Следует еще отметить возможность наблюдения за естественными поведенческими реакциями животных с поврежденными отделами слуховой системы при действии звуковых сигналов, которые позволяют оценить тот или иной дефицит слуха. Однако такие реакции, как правило, изучаются в сравнительно-физиологических или экологических исследованиях (см. главу 8).

Впоследствии введение точных методов предъявления звуковых сигналов, количественной статистической оценки поведенческих реакций и использование стереотаксического метода, освободившего животного от обширных травм мозговой ткани при подкорковых разрушениях, позволило оценить различные аспекты дефицита слуха, наблюдавшиеся у разных видов животных при повреждении центральных отделов слуховой системы.

Максимально приближенными к психоакустическому эксперименту, проводимому на человеке, являются опыты с условнорефлекторной выработкой различного типа реакций (пищевых, оборонительных, вегетативных *) при необходимости обнаружения, различения и опознания звуковых стимулов, которые в настоящее время используются достаточно широко и практически являются преобладающим методом исследования дефицита слуха при разрушениях различных отделов слуховой системы. Как оборонительная, так и пищевая условнорефлекторная методики имеют свои преимущества и ограничения, несмотря на наличие многочисленных модификаций. В общем виде можно сказать, что оптимальной является та методика исследования, которая позволяет у данного вида животных обнаружить максимальную чувствительность (минимальные значения пороговых величин) исследуемого параметра используемых в опыте звуковых сигналов.

Повреждения периферического отдела слуховой системы

В последующем изложении будет подробно рассмотрена (см. главу 3) пространственная организация частотного анализа в первом основном периферическом элементе слухового пути — базилярной мембраны внутреннего уха млекопитающих и расположенного на ней кортиева органа. Однако еще до использования рассмотренных в главе 3 физических методов, позволивших подтвердить высказанную Гельмгольцем гипотезу об основах физического анализа звуков в улитке внутреннего уха, исследования, проведенные на животных при разрушении тех или иных отделов улитки, уже представили экспериментальное подтверждение этой гипотезы. В этом смысле приоритетным был эксперимент, проведенный в лабораториях И. П. Павлова Л. А. Андреевым (1924), который был направлен на проверку гипотезы Гельмгольца. После разруше-

* Ограничение в использовании вегетативных условных рефлексов для изучения слуха подробно рассмотрено А. В. Бару (1978).

ния одной из улиток иглой разрушалась апикальная часть второй улитки. При этом была установлена невозможность появления условных рефлексов на звук с частотами примерно 300 Гц и ниже. Если учесть, что именно апикальная часть улитковой перегородки, как предполагалось, должна быть ответственна за анализ низкочастотных звуков, то эти опыты явились первым экспериментальным подтверждением резонансной теории Гельмгольца.

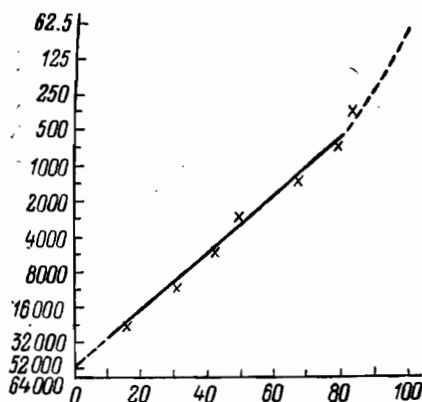


Рис. 59. Расчетная анатомическая частотная шкала улитки кошки в зависимости от расстояния вдоль улитковой перегородки (по: Schuknecht, 1960).

По оси абсцисс — расстояние от начала базальной части улитковой перегородки, %; по оси ординат — частота, Гц. Крестики — экспериментальные данные; пунктирная линия — экстраполяция экспериментальных данных.

Впоследствии исследованием поведенческим путем нарушений деятельности улитковой перегородки были осуществлены сравнительно в небольшом числе работ с помощью трех приемов разрушения ее частей: а) так же механически, как это производилось в цитированной работе; б) экспозицией к длительному воздействию звуковыми сигналами большой интенсивности, приводящими к разрушению рецепторного аппарата кортиева органа; в) использованием ряда ототоксичных препаратов (в основном антибиотиков гликозидного ряда), которые приводят к разрушению определенных популяций рецепторных клеток кортиева органа.

Исследования с помощью механического разрушения различных частей перегородки улитки внутреннего уха были продолжены

в группе работ Шукнехта (см. обзор: Schuknecht, 1960). Было установлено, что повреждение различных витков улитки у кошек приводит к резкому повышению порогов слышимости у этих животных при тестировании порогов условнорефлекторным методом. Несмотря на ряд несоответствий места и степени повреждения, максимально повышалась частота, на которой Шукнехтом была построена частотная анатомическая шкала для улитковой перегородки кошек (рис. 59). Миллер и соавт. (Miller et al., 1963), используя широкополосный шум разной интенсивности и при разной длительности экспозиции к нему животных (кошек), установили, что имеется прямая корреляция между степенью повышения порогов слышимости и продолжительности обнаруженных нарушений и интенсивностью и длительностью экспозиции к шуму. Наибольшие нарушения возникали при тестировании частотами 1, 2 и 4 кГц. При гистологической оценке состояния кортиева органа было обнаружено, что незначительные повреждения волосковых клеток наблюдаются при потере слуха животными менее 60 дБ, хотя

другие структуры кортиева органа обнаруживают заметные изменения.

Механическое разрушение структур улитки внутреннего уха кошек звуками сильной интенсивности (более 100 дБ) было проведено Эллиотом и Мак-Ги (Elliott, McGee, 1965). Оценка слухового дефицита осуществлялась измерением дифференциальных по-

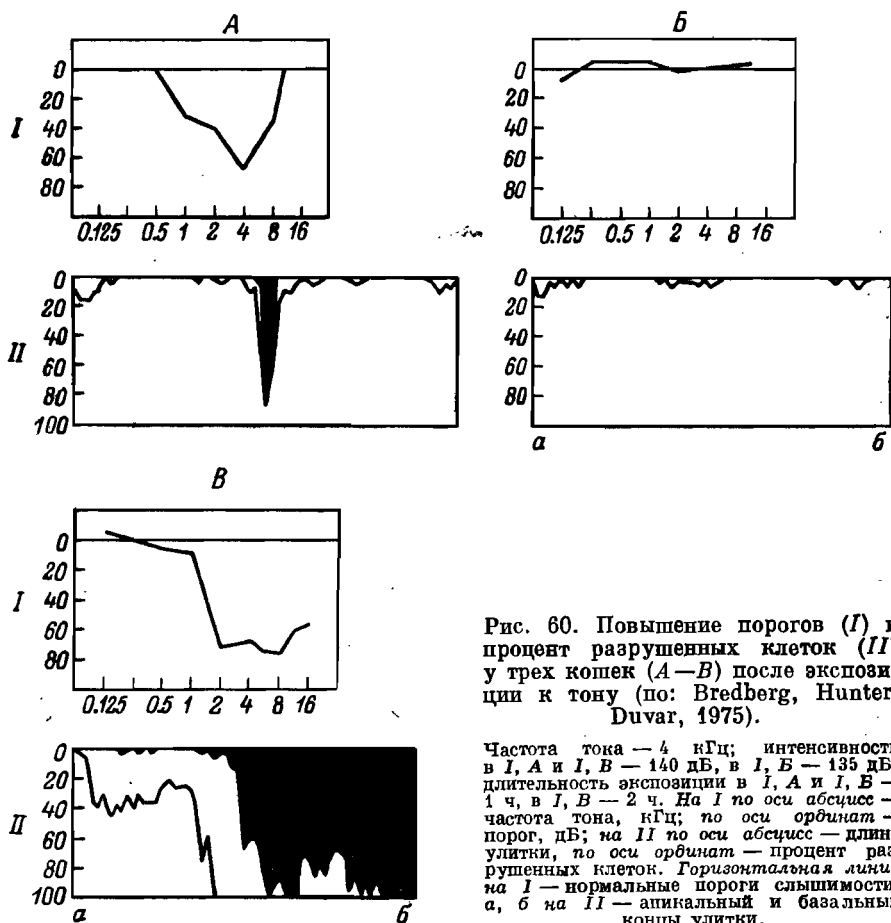


Рис. 60. Повышение порогов (I) и процент разрушенных клеток (II) у трех кошек (А—В) после экспозиции к тону (по: Bredberg, Hunter-Duvar, 1975).

Частота тока — 4 кГц; интенсивность в I, А и I, В — 140 дБ, в I, Б — 135 дБ; длительность экспозиции в I, А и I, В — 1 ч, в I, Б — 2 ч. На I по оси абсцисс — частота тона, кГц; по оси ординат — порог, дБ; на II по оси абсцисс — длина улитки, по оси ординат — процент разрушенных клеток. Горизонтальная линия на I — нормальные пороги слышимости. а, б на II — апикальный и базальный концы улитки.

рогов по интенсивности в диапазоне частот 1—26 кГц. В ряде случаев (обследованы были 12 животных) повышение порогов слышимости было столь выраженным, что определение дифференциальных порогов слышимости было практически невозможным. Гистологическая оценка полученных данных была затруднена выраженной дегенерацией и нервных волокон, а не только рецепторных клеток кортиева органа.

При длительной экспозиции к тональным сигналам большой интенсивности в тщательно выполненной работе с последующим

гистологическим контролем было подтверждено поведенчески значение использованной частоты повреждающего тона для последующего изменения порога слышимости. Из рис. 60 отчетливо видна четкая корреляция между частотой тона большой интенсивности, спектральной областью повышения порогов и областью поврежденных слуховых рецепторов (Bredberg, Hunter-Duvar, 1975).

Что же касается ототоксических препаратов, то основные данные ряда работ также свидетельствуют о пространственной частотной организации функции волосковых клеток вдоль базилярной мембраны. Эти ототоксические препараты разрушают в основном наружные волосковые клетки. В последующей работе ценой наличия корреляции между нарушениями слуховой функции, выявленной поведенческим способом на обезьянах, и гистологическими нарушениями (Stebbins et al., 1969) была реконструирована картина повреждений, вызывающая наибольшее повышение порогов на тех или иных частотах при действии канамицином и неомицином. Эти данные также подтверждают уже наблюдавшееся пространственное распределение частот по длиннику улитковой перегородки.

Таким образом, данные, полученные при хирургическом разрушении тех или иных отделов улитковой перегородки, при повреждении ее рецепторного аппарата ототоксическими веществами, а также при повреждении рецепторов длительной и интенсивной по уровню звукового давления стимуляцией, позволили в поведенческих экспериментах подтвердить этими методами наличие пространственной частотной организации (максимальной чувствительности различных участков к той или иной частоте улитковой перегородки на протяжении ее).

Дополнительные сведения по указанным вопросам приведены в обзорных работах Бредберга и Хантер-Дювара (Bredberg, Hunter-Duvar, 1975) и А. В. Бару (1978), где представлены также особенности патоморфологической картины их изменений, полученных при действии сильных звуковых сигналов и ототоксических препаратов и выявленных с помощью электронной микроскопии.

Дополнительно укажем на одну из последних работ (Cody, Robertson, 1983), в которой было установлено, что экспозиция к сильным звукам вызывает у морской свинки в основном изменения в цилиарном аппарате наружных волосковых клеток, в частности нарушения механического соединения волосков с текториальной мембраной. Кроме того, наиболее чувствительными к воздействию сильных звуков оказываются наружные волосковые клетки, в то время как внутренние волосковые клетки повреждаются лишь при очень больших интенсивностях стимула.

Разрушения слухового нерва (или части его волокон) вызывают значительные и стойкие нарушения слуха. Так, в ранней работе Неффа (Neff, 1947) полное разрушение улитки с одной стороны и перерезка различного (в процентном отношении) количества волокон слухового нерва на улитке противоположной стороны приводили к повышению порогов слышимости (использовался метод избегания при тестировании порогов). При этом снижение слуха

на низких частотах обязательно сопровождалось более сильным снижением на высоких частотах. По мнению Шукнехта и Вуллнера (Schuknecht, Woellner, 1953), разрушение даже половины клеток спирального ганглия не приводит к повышению порогов слышимости чистых тонов. Хотя последующая работа одного из этих авторов опровергла это представление (Schuknecht, 1960), тем не менее наблюдались животные, у которых даже разрушение 90 % клеток спирального ганглия не приводило к повышению порогов слышимости (Elliott, 1961). Необходимо также указать на возможность нарушений распознавания сложных звуковых сигналов на надпороговом уровне при разрушении волокон слухового нерва. Например, известно, что при выраженном повышении порогов слышимости у животных нарушается и различение более сложных сигналов (например, английских слов «cat», «bat»: Whitfield, 1967; Hendersen et al., 1984).

Подводя итог этим исследованиям, необходимо отметить то обстоятельство, что только повышение порогов слуховой чувствительности и некоторые данные о нарушении дифференциальной чувствительности по интенсивности и по частоте при повреждении кортиева органа и волокон слухового нерва не могут полностью характеризовать степень и значимость этих нарушений для реализации деятельности слуховой системы в различных ее проявлениях. Тем не менее выяснение и других сторон деятельности при периферических разрушениях имело бы большое значение для ряда практических задач аудиологии и сурдологии, особенно с учетом наметившихся в последние годы интенсивных как теоретических, так и практических разработок в области электродного протезирования (см.: Электродное протезирование, 1984) слуха.

Повреждения центральных отделов слуховой системы

Нарушения слуха при разрушении центральных отделов слуховой системы привлекали и привлекают значительно большее внимание исследователей, чем аналогичные работы при оценке роли ее периферического отдела. В настоящее время это, по всей вероятности, связано с наличием тонких и точных физических методов исследования, позволяющих значительно шире, количественно точно и развернуто оценить деятельность улитковой перегородки внутреннего уха (см. главу 3). Вместе с тем разрушение центральных отделов слуховой системы, позволяя получать новые данные о тех или иных нарушениях деятельности слуховой системы, дает возможность при этом выдвигать гипотезы о роли этих отделов в обнаружении, различении и опознании различных классов звуковых сигналов.

Подкорковые структуры. В ранней работе Крайтера и Эйдса (Krueter, Ades, 1943) у кошек было проведено двустороннее рассечение ручек заднего двухолмия, двустороннее разрушение заднего холма, двустороннее рассечение латеральной петли. Рассмотрим вначале изменения слуховых порогов после проведения указанных выше операций. Разрушение ручек заднего холма приводило лишь

к незначительному (6 дБ и менее) повышению порогов слышимости у оперированных животных. Несколько большие изменения наблюдались при разрушении задних холмов. Однако очень грубые изменения слуховой чувствительности (повышение порогов слышимости до 30—50 дБ) были обнаружены при одновременном разрушении ручек и ядер заднего холма или при рассечении латеральной петли с двух сторон. Детальной оценкой слуховых порогов у кошек при действии тонов разной частоты (диапазон 0.25—32.0 кГц) было установлено, что одностороннее разрушение латеральной петли, полная перерезка перекрещенного и неперекрещенного путей не вызывают существенного повышения порогов в использованном диапазоне звуковых сигналов. В той же работе было показано, что неполная двусторонняя перерезка латеральной петли приводит к выраженному повышению порогов слышимости (до 30 дБ), в то время как полное рассечение петли практически лишает животное возможности воспринимать звуковые сигналы (повышение порогов слышимости до 80 дБ).

Рассечение трапецевидного тела у кошек не приводит к повышению слуховых порогов при тестировании их рядом тональных сигналов разной частоты (Jane et al., 1965).

Различению интенсивности звуковых сигналов посвящена работа Рааба и Эйдса (Raab, Ades, 1946), в которой были исследованы дифференциальные пороги по интенсивности у кошек после двустороннего разрушения задних и передних холмов, а также в результате этих же разрушений в сочетании с удалением слуховой области коры (тестирование по методике избегания). Было установлено, что разрушение заднего или переднего двухолмия не приводит к возрастанию дифференциальных порогов по интенсивности. Однако сочетание этих разрушений с экстирпацией слуховой области коры приводит к повышению порогов на 5—10 дБ. Последующая работа (Oesterreich et al., 1971) в основном подтвердила данные Рааба и Эйдса. Вместе с тем было показано, что наибольшее возрастание дифференциальных порогов по интенсивности (до 10 дБ) наблюдалось при двусторонней перерезке ручек заднего холма и прилежащих восходящих трактов.

Исследованию возможности различения частоты тональных сигналов при разрушении стволовых отделов слуховой системы посвящено всего несколько работ. Установлена принципиальная возможность различения частоты тональных сигналов после разрушения таламического уровня слуховой системы — внутреннего колленчатого тела (Калинина, 1962; Хананашвили, 1968; Меринг, 1967), заднего двухолмия (Goldberg, Neff, 1961; Горева, Калинина, 1966; Меринг, 1967), комплекса ядер верхней оливы (Калинина, Меринг, 1971) и после перерезки комиссуральных связей по ходу слухового пути продолговатого мозга (Casseday, Neff, 1975). Что касается измерения дифференциальных порогов по частоте у животных с поврежденными стволовыми отделами слуховой системы, то здесь данные еще более немногочисленны. Так, в уже упоминавшейся работе (Goldberg, Neff, 1961) было установлено,

что разрушение заднего двуххолмия приводит к незначительному возрастанию дифференциальных порогов по частоте (всего на 4—6 Гц) по сравнению с интактными животными. Сходные данные получены при измерении дифференциальных порогов по частоте у собак (Бару, 1972). Следует указать, что в работе Голдберга и Неффа (Goldberg, Neff, 1961) было показано, что в зависимости от степени повреждения ручек заднего холма наблюдаются либо трудности в повторном обучении животного различению частоты (800 и 1000 Гц), либо полная невозможность повторного обучения такому различению.

Временная суммация, т. е. снижение порогов слышимости при увеличении длительности звуковых сигналов в условиях разрушения стволовых отделов слуховой системы, исследована в работе А. В. Бару (1978). Было показано, что двустороннее разрушение заднего двуххолмия вызывает изменения временной суммыции.

Хотя в настоящее время практически отсутствуют данные о различении животными последовательности звуковых сигналов, одно из приведенных исследований свидетельствует о том, что рассечение трапецевидного тела или всех слуховых комиссуральных связей продолговатого мозга не приводит к нарушению различения последовательности тональных посылок 800—1200—800 Гц от последовательности тональных посылок 1200—800—1200 Гц при предъявлении сигналов в количестве, достаточном для обучения интактных животных (Casseday, Neff, 1975).

Исследования слуховой функции при разрушении участков центробежного, эфферентного слухового пути немногочисленны. В ряде работ было показано, что пороги слышимости не меняются у кошек при рассечении оливо-кохлеарного пучка как при измерении этих порогов на частотах 300, 500 и 5000 Гц (Galambos, 1960), так и при более детальной оценке порогов слышимости в широком диапазоне частот (от 0.25 до 15 кГц) при октавных интервалах между сигналами (Trachiotis, Elliott, 1970). Эти данные были впоследствии подтверждены (Igarashi et al., 1972). Необходимо подчеркнуть, что в одной из цитированных работ исследована также кратковременная адаптация (кратковременное повышение порогов слышимости при действии сильных звуков), которая по своим значениям не отличалась от таковой у интактных животных (Trachiotis, Elliott, 1970).

Дифференциальные пороги по интенсивности у животных с рассеченным оливо-кохлеарным пучком не отличались от дифференциальных порогов, измеренных у животных при сходной по травматизму операции на неслуховых структурах (Galambos, 1960).

Что же касается частотного различения, то было установлено, что частоты 800 и 1200 Гц легко различаются кошками после перерезки оливо-кохлеарного пучка. Вместе с тем в другой работе было установлено, что различение частоты нарушалось в результате такой операции: дифференциальные пороги по частоте были равны 450 Гц при измерении на частоте 1000 Гц и 600 Гц — на частоте

4000 Гц (Carpps, Ades, 1968). Необходимо отметить, что и у интактных животных в этом исследовании значения дифференциальных порогов по частоте были значительно выше значений, полученных в большинстве работ у интактных животных.

Существенной представляется работа Дьюсона (Dewson, 1968), в которой измерялись пороги обнаружения речевых сигналов человеческой речи (гласные *i* и *u*) в тишине и на фоне маскирующего шума, до и после перерезки оливо-кохлеарного пучка. Было установлено резкое повышение порогов обнаружения маскируемых звуков (до 15 дБ). Впоследствии при использовании в качестве маскируемых звуков тональных сигналов столь значительного повышения порогов у кошек обнаружено не было (Trachiotis, Elliott, 1970; Igarashi et al., 1972; Heffner, Heffner, 1986a).

Слуховая область коры. Наиболее обширная литература, характеризующая дефицит слуховой функции при экспериментальных разрушениях центральных отделов слуховой системы, посвящена слуховой области коры различных животных.

Поиски локализации слуховой области в коре больших полушарий обезьян впервые были осуществлены Феррье (Ferrier, 1890), который установил появление глухоты у обезьян после двустороннего удаления верхней височной извилины. Характерная дискуссия сразу же возникла между Феррье и Шеффером (Schaffer, 1889, цит. по: Ferrier, 1890). Последний утверждал, что после такой операции у животных отсутствуют какие-либо нарушения, а причину дефицита слуховой системы у животных, обнаруженную Феррье, усматривал в дооперационной глухоте использованных Феррье экспериментальных животных. В свою очередь Феррье наличие слуха у животных, обследованных Шеффером, объяснял неполным удалением у них слуховой области коры. В настоящее время это противоречие кажется понятным, если учесть, что Феррье оценивал слух животных через несколько часов или дней после операции, в то время как Шеффер исследовал через значительно большие промежутки времени после операции.

Несомненным шагом вперед по сравнению с простым наблюдением над акустическим поведением животных после того или иного разрушения корковых областей мозга явились исследования в лабораториях И. П. Павлова и В. М. Бехтерева по выработке условных рефлексов на звук у собак, положивших начало современному этапу этого направления исследований (см. обзоры: Майоров, 1954; Бару, 1978).

Впоследствии было проведено значительное количество исследований, посвященных вопросу изучения порогов слышимости у животных при экстирпации слуховой области коры. Так, Крейтер и Эйдс (Kryter, Ades, 1943) установили, во-первых, возможность выработки условных рефлексов на звук после экстирпации слуховой области коры и, во-вторых, то обстоятельство, что пороги слышимости (методом избегания тестировались пороговые значения обнаружения частот 125, 1000, 8000 Гц) не отличаются от порогов, измеренных у этих же животных до операции. Сходные

результаты были получены и другими авторами (см. обзоры: Neff et al., 1975; Maquyama, Kanno, 1961) при удалении различных областей зон слуховой коры: AI, AII, Ep, SII, I-T (см. рис. 56).

Отсутствие изменений порогов или небольшое повышение слышимости при экстирпации слуховой области коры были получены при исследовании собак (Бару, 1978), обезьян (Neff et al., 1975), опоссума (Masterton, Glendenning, 1978). Вместе с тем в одной из последних тщательно выполненных работ была обнаружена существенная потеря слуха у японских макаков при различении сложных звуковых сигналов. В связи с этим было предпринято измерение порогов слышимости у оперированных животных, результаты которого существенно противоречат данным предыдущих работ (Heffner, Heffner, 1986b).

Различение интенсивности уже в ранних работах обнаружало отсутствие изменения дифференциальных порогов при их тестировании на частотах 125, 1000, 8000 Гц после удаления основных зон слуховой области коры — AI, AII, Ep, в ряде случаев SII, SS и I-T (Raab, Ades, 1946; Rosenzweig, 1946). Последующая работа, выполненная методически тщательно, позволила установить, что повышение дифференциальных порогов по интенсивности не превышает 3.3 дБ только у одного из обследованных животных, в то время как у остальных животных изменений дифференциальных порогов практически не было обнаружено. Аналогичные данные были получены А. В. Бару (1978) при удалении тех же зон слуховой области коры у собак (AI, AII, Ep, I-T, SS, SII): при тестировании методом инструментальных оборонительных рефлексов пороги до операции были равны 0.9—2.2 дБ, а после операции — 1.0—2.4 дБ.

Возможность различения частоты звуковых сигналов после разрушения слуховой области коры была показана многочисленными исследованиями. Так, в ряде работ было установлено, что у кошек после двустороннего удаления слуховой области коры (AI, AII, Ep) возможно послеоперационное различение тональных сигналов (Meyer, Woolsey, 1952; Butler et al., 1957; Thompson, 1960; Goldberg, Neff, 1961). Отсутствие изменения дифференциальных порогов по частоте у собак после удаления слуховых зон коры было показано А. В. Бару (1978).

Что касается обезьян, то в более ранних работах не отмечали нарушений дифференциальных порогов по частоте при двустороннем удалении слуховой области коры (Jerison, Neff, 1953). По данным более поздних работ, повышение значений дифференциального порога по частоте все же отмечается. Так, Массопуст и соавт. (Massopust et al., 1971) отмечают, что у обезьян после двустороннего удаления слуховой области коры на низких частотах (0.5—1.0 кГц) значения дифференциального порога повышаются с 4 Гц (интактное животное) до 35 Гц (в среднем). На высоких частотах (4—5 Гц) это повышение (30—70 Гц у интактного животного) достигает 740 Гц в среднем. Показательной является работа (Cranford et al., 1976, 1978), в которой установлено, что кошки при различении исполь-

зуют именно частотный признак сигнала (в работе приведена литература последних исследований по частотному различению после удаления слуховой области коры).

Различение длительности звуковых сигналов при удалении слуховой области коры проводилось в двух направлениях. Одно из них при использовании методики избегания было связано с изучением оценки животным тона частотой 800 Гц двух разных длительностей (1 и 4 с), один из которых подкреплялся. Было установлено, что удаление зон AI, AII, EP и (или) I-T не препятствует такому различению, в то время как дополнительное удаление

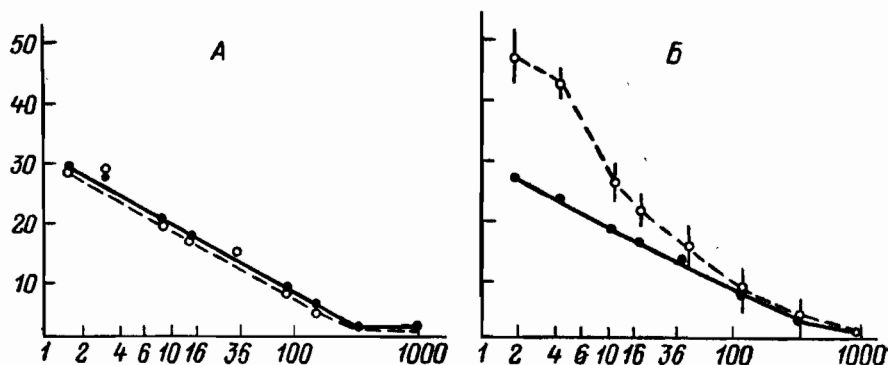


Рис. 61. Зависимость пороговых интенсивностей посылок тона 1000 Гц от их длительности у собаки (по: Бару, 1972).

А — пороговые интенсивности посылок тона 1000 Гц до, Б — после одностороннего удаления слуховой коры слева. Сплошная линия — измерения на левом ухе, прерывистая — на правом. По оси абсцисс — длительность сигнала, мс; по оси ординат — интенсивность, дБ, от условного уровня. За нулевой уровень принята пороговая интенсивность посылок тона 1000 Гц длительностью 1200 мс.

зоны SII лишало способности к повторному обучению в различении сигналов разной длительности.

В рамках развернутой концепции Г. В. Гершуни о принципах временного анализа звуковых сигналов слуховой системой (Гершуни, 1967) в руководимой им лаборатории были проведены систематические исследования различения звуковых сигналов разной длительности при разрушении центральных отделов слуховой системы. Было установлено, что удаление слуховой области коры у собак (зоны AI, AII, EP, SS) приводит к повышению пороговых интенсивностей звука при длительности сигнала до 16 мс (предъявление сигнала на ухо, контралатеральной стороне повреждения), в то время как предъявление стимула на стороне повреждения не вызывает изменений порогов слышимости у животного (рис. 61). При этом дефект слуховой чувствительности сохранялся до 2.5 лет. Сходные данные были получены при удалении лишь одной зоны AI. При этом необходимо отметить, что нарушение различения коротких длительностей звуковых сигналов проявилось не только при тестировании порогов их обнаружения после экстирпации слуховой

области коры. Эта операция существенно сказалась также на различении частоты коротких тональных сигналов (Бару, 1978).

Существенной характеристикой различительной способности слуховой системы животных является оценка изменений сигнала во времени при экстирпации слуховой области коры. Первые исследования нарушений различения собаками последовательности звуковых сигналов были проведены в лаборатории И. П. Павлова (Бабкин, 1911, 1912). В работе Даймонда и Неффа (Diamond, Neff, 1957) было установлено, что обучение различению ритмической последовательности тональных посылок разной частоты в определенном порядке не может быть восстановлено после операции.

Значительные трудности в различении последовательности тональных посылок (высокий—низкий—высокий тоны, от низкого—высокого—низкого тонов) у кошек обнаружили при удалении островково-височной коры (зоны I-T), хотя все обследованные животные могли быть обучены различать частоту тона, не отличаясь при этом по уровню различения от интактных животных (Goldberg et al., 1957). Эта работа положила начало серии исследований роли зоны I-T слуховой области коры в различении временных последовательностей стимулов (Cornwell, 1967; Kelly, 1973; Colavita et al., 1974).

В противоречии с изложенными данными находится исследование Кренфорда и соавт. (Cranford et al., 1976), установивших, что обширные двусторонние удаления слуховой области коры, включающие зону I-T, не препятствуют животным различать разные ритмы последовательностей щелчков при выполнении задания «невыхода» из клетки (т. е. при действии сигнала, который не подкрепляется электрическим раздражением). В этой связи опять встает вопрос о роли характера двигательной реакции как критерия различения, о чем уже упоминалось при рассмотрении различения животными частоты тональных сигналов.

Различению звуков со сложным спектром посвящено небольшое количество работ, несмотря на важность именно этого экспериментального подхода. На кошках и обезьянах Дьюсон (Dewson, 1964; Dewson et al., 1969) исследовал различение гласных *i* и *u* у кошек, собак и обезьян. У этих видов удаление зоны I-T слуховой области коры вызывало нарушение такого различения, хотя сохранялась возможность различения частоты и интенсивности тональных сигналов.

Различение коммуникативных сигналов японских мартышек при удалении слуховой области коры было проведено в одной из последних работ (Heffner, Heffner, 1986a). Было установлено, что правостороннее разрушение слуховой области коры не вызывает нарушений различения двух коммуникативных сигналов (рис. 62, *Б, II*), в то время как левостороннее разрушение приводит к значительным трудностям различения, которое по прошествии определенного времени восстанавливается (рис. 62, *А, II*). Что касается двустороннего удаления слуховой области коры (проводилось после одностороннего удаления, как второй этап операции), то независимо от того, какое из полушарий было удалено на первом этапе, такая

операция лишает возможности животное различать предъявленные сигналы (рис. 62, А, Б, III). Таким образом, рассмотренное исследование находится в соответствии с результатами предыдущих работ, однако при этом еще выступает роль фактора функциональ-

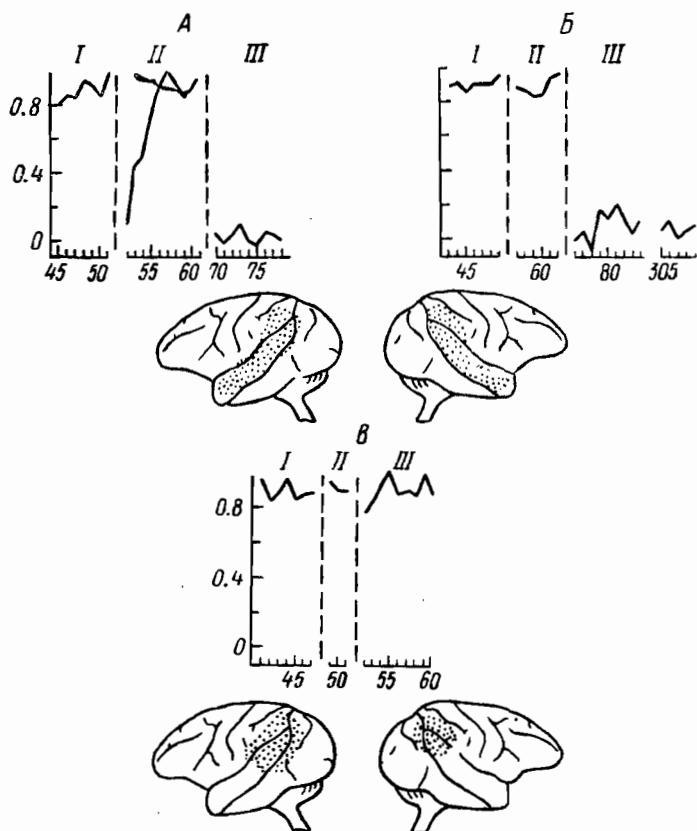


Рис. 62. Различение коммуникативных сигналов у обезьян до (I), после одно-стороннего (II) и двустороннего (III) удаления у них слуховой области коры (по: Heffner, Heffner, 1984).

А — удаление коры левого полушария на первом этапе, Б — удаление коры правого полушария на первом этапе, В — удаление дорсальной области коры. По оси абсцисс — количество использованных поведенческих сочетаний; по оси ординат — отношение разности правильных и неправильных ответов к правильным. На схемах мозга области удаления затемнены. Сверху — удаление слуховой области коры, снизу — удаление дорсальной области коры.

ной асимметрии полушарий при различении: левое полушарие представляется более важным (ведущим) для различения коммуникативных сигналов, чем правое.

В противоречии с этими американскими работами находится исследование А. В. Бару и Г. Н. Шмигидиной (1976), исследовавших у собак различение синтезированных гласных а и и. Было установлено, что после обширного удаления слуховой области коры

различение животными гласных сохранялось, однако это различение резко ухудшалось при уменьшении количества формант или уменьшении длительности предъявляемых стимулов. Причина противоречий в настоящее время неясна.

В заключение отметим установленное нарушение краткосрочной памяти при удалении слуховой области коры (Chorazyna, Stepien, 1963).

Подведем краткие итоги современного изучения роли разрушения различных отделов слуховой системы при реализации слуховой функции.

Рассмотрим данные, посвященные результатам разрушения частей улитковой перегородки на проявления слуховой функции. Первое, что обращает на себя внимание, это возрастание значений порогов слышимости при разрушении стволовых центров слуховой системы, таких как кохлеарные ядра, трапецевидное тело, ядра верхней оливы, рассечение латерального лемниска, разрушение заднего холма и перерезка ручек заднего холма (последняя вызывает наибольшее повышение порогов слышимости). В противовес этому необходимо отметить и то обстоятельство, что разрушение стволовых и подкорковых слуховых центров вызывает лишь небольшое повышение дифференциальных порогов различения интенсивности звуковых сигналов. В то же время аналогичное разрушение делает невозможным для животного повторное обучение различению такой частоты.

По всей вероятности, эти данные указывают на различную локализацию механизмов различения частоты и интенсивности звуковых сигналов в слуховой системе.

Недостаточно изученной к настоящему времени представляется роль эфферентного слухового пути в реализации слуховой функции.

Что касается слуховой области коры, то обращает на себя внимание то обстоятельство, что такие основные свойства звуковых сигналов, как амплитуда (т. е. интенсивность) и частота, различаются в условиях двустороннего удаления высшего отдела слуховой системы. Между тем достаточно серьезной представляется последняя работа И. Хеффнера (Heffner, Heffner, 1986b), в которой показано повышение (и достаточно сильное) порогов слышимости при двустороннем разрушении слуховой зоны коры у обезьян. Однако в чем несомненно проявляется роль слуховой области коры при двустороннем разрушении, является нарушение различения любого рода временных свойств звуковых сигналов. Это относится и к повышению абсолютных порогов слышимости на короткие звуковые сигналы (рис. 61), и невозможности различать временные последовательности, и, наконец, невозможности различения сложных звуковых сигналов, типа коммуникативных сигналов самих животных. Особо следует подчеркнуть роль островково-височной коры (зоны I-T) в различении сложных звуковых сигналов. При этом следует учитывать, что, по мнению ряда авторов, именно зона I-T является начальным пунктом нисходящего эфферентного пути. Определенное значение имеет также и то обстоятельство, что при разрушении слухо-

вой области коры резко нарушается краткосрочная слуховая память. Этот вопрос еще отдельно будет рассмотрен при изложении материалов локализации источника звука (см. главу 5). При этом необходимо помнить, что и краткосрочная слуховая память является тоже временным параметром отражения свойств звуковых сигналов в первых элементах слуховой системы.

Из сказанного ясно, что основное направление, которое должно развиваться в будущем при исследовании роли слуховой области коры и различных ее зон, должно состоять в изучении анализа животными временных параметров звуковых сигналов, и главным образом сигналов со сложными изменяющимися во времени характеристиками.

Что касается основных гипотез о роли слуховой коры, то они сводятся по существу к трем основным направлениям. Одно из них — это признание за слуховой областью коры непосредственного участия в анализе именно сложных звуковых сигналов и сигналов, обладающих определенной временной структурой. Во-вторых, предполагается, что разрушение слуховой области коры приводит к дефициту деятельности слуховой системы именно из-за лишения животного возможности абсолютного опознания звуковых сигналов, нарушения механизмов формирования краткосрочной памяти об этих звуковых сигналах. И, наконец, последняя группа гипотез, отвергаемая большинством исследователей, — это предположение о том, что разрушение слуховой коры препятствует передаче информации, возникающей в ответ на действия звуковых сигналов двигательным центрам, в связи с чем исчезают двигательные реакции.

2.3. ПОРАЖЕНИЯ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА

Оценка влияния степени и характера поражений периферического отдела слуховой системы на ее функцию по существу является предметом рассмотрения аудиологии — клинической дисциплины, посвященной оценке разными методами слуха у больных. Среди огромного числа работ по изучению слуха у больных с поражениями периферического отдела слуховой системы можно выделить исследования, где имелаась гистологическая картина поражения периферического отдела слуховой системы и была проведена оценка слуха. В качестве примера такого сопоставления рассмотрим данные работы Бредберга (Bredberg, 1968), где отчетливо выступает соответствие между довольно резкой дегенерацией клеточных элементов кортиева органа и характером нарушений обнаружения частоты звука на аудиограмме. Сводки литературы по аудиологическим вопросам нарушения слуха при поражении периферического отдела слуховой системы можно найти в ряде обзоров и руководств (Ундрип и др., 1962; Bredberg, 1968; Ермолаев, Левин, 1969).

Прежде чем перейти к изложению материала, связанного с нарушениями центральных отделов слуховой системы человека при различных патологических состояниях (опухоль, кровоизли-

ание, инфекция, эпилептический очаг, операция, травма), необходимо указать, что в этом случае обследование таких больных имеет, с точки зрения оценки результатов, еще большие ограничения, чем исследования животных с экспериментальным разрушением тех или иных отделов слуховой системы. Дело в том, что при наличии патологического очага, как правило, оказывается охваченным им не только конкретный слуховой центр или его часть, а еще и рядом расположенные другие структуры мозга. Поэтому точно локализовать повреждение того или иного отдела слуховой системы у человека — задача еще более трудная, чем у животных.

При поражении подкорковых отделов выявлено повышение порогов слышимости у больных с опухолями ствола мозга (Benitez et al., 1966) и у больных с множественным склерозом (Noffsinger et al., 1972). А. В. Бару и Т. А. Карасева (1971) обнаружили повышение порогов (стимул — тон с частотой 1000 Гц, длительностью 1 и 1200 мс) у 9 больных при поражении мозгового ствола. При этом было установлено, что наибольшее повышение абсолютных порогов слышимости присуще больным с поражениями височной области коры.*

Для определения повышения порогов слуховой чувствительности у больных используется еще один методический прием: измерение порогового сдвига при адаптации. Как известно, кратковременная слуховая адаптация при действии сильных звуковых сигналов приводит к повышению порогов слышимости, которые со временем восстанавливаются до исходного уровня. При поражениях мозгового ствола, не охватывающего восьмой нерв, наблюдается большее повышение порога по сравнению с порогом краткосрочной адаптации у здоровых испытуемых. Указаний на измерение дифференциальных порогов по интенсивности у больных со стволовыми поражениями в литературе нам обнаружить не удалось. Тем не менее в клинике используется индекс короткого нарастания чувствительности (SISI-тест), предложенный Ергером (Jerger et al., 1959). Испытуемому представляется тон интенсивностью 20 дБ над порогом слышимости, и с 5-секундными интервалами действия тона его интенсивность повышается на 1 дБ в течение 200 мс. Испытуемого просят сообщить, когда он слышит это повышение. Было установлено, что при стволовых поражениях мозга использование этого теста может помочь обнаружить некоторое нарушение восприятия повышения интенсивности (Jerger et al., 1972; Dix, Hood, 1973).

Относительно частоты звуковых сигналов имеются лишь одиночные наблюдения. Так, было установлено, что при двустороннем разрушении мозгового ствола у женщины, у которой отсутствовало чувство боли (т. е. была повреждена лемнисковая система), наблюдаются затруднения в различении частоты.

Так же как и при исследовании животных, наибольшее количество работ, посвященных изучению нарушений слуха, — при поражениях слуховой области коры. В работе Гершуни и соавт. (Гершуни, 1967;

* Поражения слуховых структур мозгового ствола в двух случаях были верифицированы на аутопсии либо на операции.

Бару, 1978) были измерены абсолютные пороги слышимости на тоны и шум для сигналов разной длительности при поражении височной доли. Было установлено, что пороги на сигналы короткой длительности (до 20 мс) возрастают существенно, в то время как при действии более длительных звуковых сигналов пороги остаются неизменными (рис. 63). Различные случаи изменения порогов представлены в ряде работ. Примером может служить описанный Ергером и соавт. (Jergger et al., 1972) случай повышения порога слышимости при внезапном сосудистом расстройстве (средняя мозговая артерия).

Обзор литературы по так называемой острой корковой глухоте (резкое повышение порогов слышимости сосудистого происхождения) представлен в недавней работе (Heffner, Heffner, 1984).

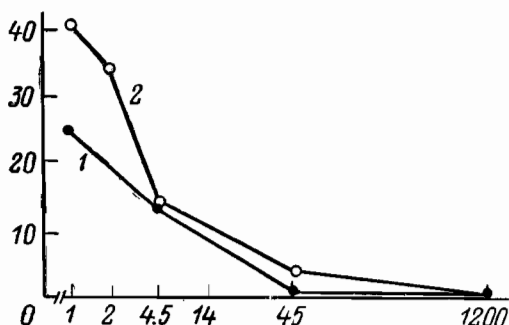


Рис. 63. Изменение порогов слышимости у больного при локализации очага поражения в верхнем отделе височной области (по: Бару, 1978).

По оси абсцисс — длительность тонального сигнала, мс (тон 1 кГц); по оси ординат — порог слышимости, дБ. 1 — измерения на ухе, ипсилатеральном патологическому очагу, 2 — на контралатеральном.

В ряде исследований изменялись дифференциальные пороги по интенсивности звуковых сигналов при повреждении височных областей коры больших полушарий человека. В некоторых из этих работ имеется последующее подтверждение локализации патологического очага после хирургического вмешательства. Милнер (Milner, 1962) показал, что для больных с удаленной правой височной долей характерно небольшое ухудшение различения интенсивности, в то же время Лермит при двустороннем удалении височной доли (Lhermitte et al., 1971) не обнаружил каких-либо нарушений. В целом ряде исследований (см., например: Swisher, 1967) у больных не выявлено никаких изменений различения интенсивности. Более того, была описана повышенная чувствительность к изменению интенсивности при тесте SISI (Hodgson, 1967). В ряде работ, выполненных в лаборатории Г. В. Гершуни (Бару, 1978), было показано, что при поражениях височной области, которые упоминались выше, у больных наблюдается ухудшение различения только при действии коротких (до 20 мс) звуковых сигналов, в то время как при действии более длительных звуков нарушений дифференциальных порогов по интенсивности нет.

Что касается частотного различения, то данные по этому вопросу крайне немногочисленны. В упоминавшихся работах (Milner, 1962; Lhermitte et al., 1971) у больных с двусторонним повреждением височной области не обнаружено каких-либо изменений частотного различения или же эти изменения были крайне незначительны. В работах А. В. Бару и Т. А. Карасевой (1971) было установлено, что при действии сигналов с короткой длительностью частотное различение ухудшается, в то время как при более длительных сигналах оно остается практически неизменным.

Относительно различения длительности звуковых сигналов основные данные были получены в лаборатории, руководимой Г. В. Гершуни (1967). Эти данные уже упоминались выше при рассмотрении различения больными частоты и интенсивности, а также при характеристике абсолютных порогов слышимости у этих же больных при повреждении височных областей полушарий (см. также: Бару, Карасева, 1971; Бару, 1978).

Работы, выполненные для исследования восприятия звуковых последовательностей (предъявление в качестве стимулов музыкальных тонов и других сложных звуковых сигналов), как правило, преследовали своей целью выявить роль доминантного и субдоминантного полушарий при различении такого рода звуковых стимулов. Вместе с тем было установлено, что у больных с поражениями височной области больших полушарий наблюдаются трудности в различении последовательности из ряда тонов (Milner, 1962), различении записанных песен птиц (Shankweiler, 1966). Кроме того, при двусторонних (Lhermitte et al., 1971) или при одностороннем (Бару, Карасева, 1971) удалении височной доли были обнаружены трудности в различении больными временного узора звуковых сигналов, хотя они хорошо могли различить интенсивность или частоту чистых тонов.

Необходимо также отметить, что больные с повреждениями височной области испытывают трудности по сравнению со здоровыми испытуемыми в различении последовательности сигналов, если интервал между этими сигналами короткий, независимо от того, поражено правое или левое полушарие. При этом минимальная разница во времени включения двух тональных сигналов, для того чтобы они были обнаружены, составляет величину около 20 мс, в то время как больные с поражениями височной доли могут обнаружить эти сигналы лишь при межстимульном интервале, превышающем 300 мс и более (Swisher, Hirsh, 1972).

Нарушение восприятия последовательностей звуковых сигналов установлено у больных при рассечении мозолистого тела, хотя при этом пороги слышимости чистых тонов по сравнению с нормой не менялись (Musiek, Kibbe, 1982).

Дополнительную литературу по рассматриваемому вопросу можно найти в ряде монографий и обзорных статей (Бару, Карасева, 1971; Neff et al., 1975; Бару, 1978; Graham et al., 1980; Барсова и др., 1985).

Таким образом, несмотря на определенную разноречивость данных, полученных при обследовании больных с периферическими и центральными поражениями слуховой системы, обнаруживаются в основном те же закономерности, которые были установлены у животных при экспериментальном разрушении слуховых центров. Так, при поражении слуховых областей коры больших полушарий головного мозга у больных преимущественно страдает различение временных свойств сигналов. При этом пороги слышимости (за исключением случаев острой корковой глухоты), дифференциальные пороги по интенсивности и частоте существенно не страдают. Следует также подчеркнуть, что, несмотря на большое количество исследований, выполненных на больных, многие вопросы, связанные с дефицитом слуха при центральных поражениях слуховой системы человека, нуждаются в дополнительном систематическом исследовании при выявлении точной локализации очага поражения современными методами исследования (компьютерная тонография, термовидение и др.).

В заключение этого раздела укажем на наличие функциональной асимметрии полушарий головного мозга человека, которая проявляется не только при исследовании слуховой функции и при изучении восприятия сенсорных сигналов разной модальности, но и при реализации мнестических функций. Что касается проявления этой асимметрии при восприятии звуковых раздражений, то материалы по этому вопросу можно найти в исследовании Л. Я. Балонova и В. Л. Деглина (1976), а также в других обзорах (Gregory et al., 1983).

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Л. А. Резонансная теория Гельмгольца в свете новых данных, определяющих деятельность периферического конца звукового анализатора собаки // Сб., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова. Л.: Гос. изд-во, 1924. С. 339—362.

Бабкин Б. П. Дальнейшие исследования нормального и поврежденного анализатора собаки // Тр. О-ва рус. врачей. 1911. Т. 78, № 1. С. 249—288.

Бабкин Б. П. Основные черты деятельности звукового анализатора собаки, лишенной задних частей больших полушарий // Тр. О-ва рус. врачей. 1912. Т. 79, № 1. С. 203—214.

Балонov Л. Я., Деглин В. Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушария. Л.: Наука, 1976. 218 с.

Барсова Л. И., Богословская Л. С., Васильева Б. Д. Слуховые центры продолговатого мозга наземных позвоночных. М.: Наука, 1985. 198 с.

Бару А. В. Слуховые центры и опознание звуковых сигналов. Л.: Наука, 1978. 192 с.

Бару А. В. Роль различных отделов слуховой системы в восприятии звуков // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 261—279.

Бару А. В., Карасева Т. А. Мозг и слух. М.: Изд-во МГУ, 1971. 106 с.

Бару А. В., Шмигидина Г. Н. Роль слуховой коры в опознании животными ситнезированных гласных // Журн. высш. нерв. деятельности. 1976. Т. 26, вып. 6. С. 1165—1173.

Гершуни Г. В. О механизмах слуха (в связи с исследованием временных и временно-частотных характеристик слуховой системы) // Механизмы слуха. Л.: Наука, 1967. С. 3—32.

Горева О. А., Калинина Т. Е. О роли заднего двухолмия в анализе звуковых раздражений // Журн. высш. нерв. деятельности. 1966. Т. 16. С. 1022—1028.

Ермолаев В. Г., Левин А. Л. Практическая аудиология. Л.: Медицина, 1969. 240 с.

Калинина Т. Е. Влияние удаления слуховой и смежных областей коры на звуковые условные рефлексы // Журн. высш. нерв. деятельности. 1962. № 12. С. 720—725.

Майоров Ф. П. История учения об условных рефлексах. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 267 с.

Меринг Т. А. Особенности замыкания условнорефлекторной связи. Слуховой анализатор. М.: Медицина, 1967. 156 с.

Ратникова Г. И. Строение путей и центров слуховой системы // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. С. 192—209.

Удрийц В. Ф., Темкин Я. Ф., Нейман Л. В. Руководство по клинической аудиологии. М.: Медицина, 1962. 324 с.

Филимонов И. Н. Избранные труды. М.: Медицина, 1974. 339 с.

Хананашвили М. М. О роли коры больших полушарий и подкорковых структур в анализе отдельных параметров звуковых сигналов разной длительности // Журн. высш. нерв. деятельности. 1968. Т. 18, № 12. С. 755—763.

Adams J. C., Warr W. B. Origins of axons in the cat's acoustic striae determined by injection of horseradish peroxidase into several tracts // J. Comp. Neurol. 1975. Vol. 170, N 1. P. 107—122.

Aitkin L. M., Irvine D. K. F., Webster W. R. Central neural mechanisms of hearing // Handbook of physiology. The nervous system. Bethesda, Maryland: Amer. Physiol. Soc. 1984. Vol. 3/2. P. 676—737.

Andersen R. A., Roth L. M., Aitkin L. M., Merzenich M. M. The efferent projections of the central nucleus and the pericentral nucleus of the inferior colliculus in the cat // J. Comp. Neurol. 1980. Vol. 194, N 3. P. 649—662.

Benitez J. T., Cokveka J., Novoa V. Auditory manifestations of cochlear and retrocochlear lesions in humans // Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 1966. Vol. 75, N 1. P. 149—161.

Beyerl B. D. Afferent projections to the central nucleus of the inferior colliculus in the rat // Brain Res. 1978. Vol. 145, N 2. P. 209—223.

Bradford L. J., McKinley J. H., Rousey C. L., Klein D. E. Measurement of hearing dogs by respiration audiometry // Amer. J. Veter. Res. 1973. Vol. 34. P. 1183—1187.

Bredberg G. Cellular pattern and nerve supply of the human organ of corti // Acta Otolaryngol. 1968. Suppl. 236. 135 p.

Bredberg G., Hunter-Duvar I. M. Behavioral tests of hearing and inner ear damage // Handbook of sensory physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 261—306.

Butler R. A., Diamond I. I., Neff W. D. Role of auditory cortex in discrimination of changes in frequency // J. Neurophysiol. 1957. Vol. 20, N 1. P. 108—120.

Cajal R. S. Histologie de system nerveu de l'homme et des vertebres. Paris: Instituto Ramon y Cajal, 1952. Vol. 1. P. 774—838.

Capps J. J., Ades H. W. Auditory frequency discrimination after transection of the olivocochlear bundle in squirrel monkeys // Exp. Neurol. 1968. Vol. 21, N 2. P. 147—158.

Casseday J. H., Neff W. D. Auditory localization: role of auditory pathways in brainstem of the cat // J. Neurophysiol. 1975. Vol. 38, N 4. P. 842—858.

Chokazyna H., Stepien L. Effect of bilateral sylvian gyrus ablations on auditory conditioning in dogs // Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol. 1963. Vol. 11, N 1. P. 43—45.

Code R. A., Winer J. A. Commissural neurons in layer III of cat primary auditory cortex (AI): pyramidal and non-pyramidal cell input // J. Comp. Neurol. 1985. Vol. 242, N 4. P. 485—510.

Cody A. R., Robertson D. Variability of noise-induced damage in the guinea pig cochlea: electrophysiological and morphological correlates after strictly controlled exposures // Hear. Res. 1983. Vol. 9, N 1. P. 55—70.

Cornwell P. Loss of auditory pattern discrimination following insular-temporal lesions in cats // J. Comp. Physiol. Psychol. 1967. Vol. 63, N 1. P. 165—168.

Cranford J. L. Polysensory cortex lesions and auditory frequency discrimination in the cat // *Brain Res.* 1978. Vol. 148, N 2. P. 499—503.

Cranford J. L., Igarashi M., Stramler J. Effect of auditory neocortex ablation on pitch perception in the cat // *J. Neurophysiol.* 1976. Vol. 39, N 1. P. 143—152.

Dewson J. H. Speech sound discrimination by cats // *Science.* 1964. Vol. 144, N 3618. P. 555—556.

Dewson J. H. Efferent olivocochlear bundle: some relationships to stimulus discrimination in noise // *J. Neurophysiol.* 1968. Vol. 31, N 1. P. 122—130.

Dewson J. H. III, Pribram K. H., Lynch J. C. Effects of ablations of temporal cortex upon speech sound discrimination in the monkey // *Exp. Neurol.* 1969. Vol. 24, N 4. P. 579—591.

Diamond I. I., Neff W. D. Ablation of temporal cortex and discrimination of auditory patterns // *J. Neurophysiol.* 1957. Vol. 20, N 3. P. 305—315.

Dix M. R., Hood J. D. Symmetrical hearing loss in brainstem lesions // *Acta Otolaryngol.* 1973. Vol. 75, N 2—3. P. 165—177.

Elliott D. N. The effects of sensorineural lesions on pitch discrimination in cats // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1961. Vol. 70, N 2. P. 582—598.

Elliott D. N., McGee T. M. Effects of cochlear lesions upon audiograms and intensity discrimination in cats // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1965. Vol. 74, N 2. P. 386—408.

Elverland H. H. Ascending and intrinsic projections of the superior olivary complex in the cat // *Exp. Brain Res.* 1978. Vol. 32, N 1. P. 117—134.

Fernandez C., Karapas F. The course and termination of the striae of Monakow and Held in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1967. Vol. 131, N 3. P. 371—386.

Ferrier D. The functions of the brain. London: Smith, Elder, 1876. 138 p.

Ferrier D. The croonian lectures on cerebral localization. London: Smith, Elder & Co, 1890.

Fleschler M. Adequate acoustic stimulus for startle reaction in the cat // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1965. Vol. 60, N 2. P. 200—207.

Galambos R. Studies of the auditory system with implanted electrodes // *Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems.* Springfield, Ill., 1960. P. 137—151.

Goldberg J. M., Neff W. D. Frequency discrimination after bilateral ablation of cortical auditory areas // *J. Neurophysiol.* 1961. Vol. 24, N 2. P. 119—128.

Goldberg J. M., More R. I. Ascending projections of the lateral lemniscus in the cat and monkey // *J. Comp. Neurol.* 1967. Vol. 129, N 2. P. 143—156.

Goldberg J. M., Diamond I. T., Neff W. D. Auditory discrimination after ablation of temporal and insular cortex in cat // *Fed. Proc.* 1957. Vol. 16. P. 204.

Graham F. K., Clifton R. K. Heart-rate change as a component of the orienting response // *Psychol. Bull.* 1966. Vol. 65, N 5. P. 305—320.

Graham J., Greenwood B., Lecky B. Cortical deafness. A case report and review of the literature // *J. Neurol. Sci.* 1980. Vol. 48, N 1. P. 35—49.

Gregory A. H., Efron R., Divenyi P. L., Yund E. W. Central auditory processing // *Brain and Language.* 1983. Vol. 19, N 2. P. 225—236.

Harrison J. M. Functional properties of the auditory system of the brain stem // *Handbook of behavioral neurobiology. Sensory integration.* New York; London: Plenum Press, 1978. P. 409—458.

Harrison J. M., Howe M. E. Anatomy of the descending auditory system (mammalian) // *Handbook of sensory physiology.* New York: Springer-Verlag, 1974. Vol. 5/1. P. 283—336.

Heffner H. E., Heffner R. S. Temporal lobe lesions and perception of species-specific vocalizations by macaques // *Science.* 1984. Vol. 226, N 4670. P. 75—76.

Heffner H. E., Heffner R. S. Effect of unilateral and bilateral auditory cortex lesions on the discrimination of vocalizations by Japanese macaques // *J. Neurophysiol.* 1986a. Vol. 56, N 3. P. 683—701.

Heffner H. E., Heffner R. S. Hearing loss in Japanese macaques following bilateral auditory cortex lesions // *J. Neurophysiol.* 1986b. Vol. 55, N 2. P. 256—271.

Hendersen D., Salvi R., Pavak G., Hamernic R. Amplitude modulation thresholds in chinchillas with high-frequency hearing loss // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 75, N 4. P. 1177—1183.

- Hodgson W. R. Audiological report of a patient with left hemispherectomy // *J. Speech Hear. Disord.* 1967. Vol. 32, N 1. P. 39—45.
- Igarashi M., Alford B. R., Nakai V., Gordon W. P. Behavioral auditory function after transection of crossed olivocochlear bundle in the cat // *Acta Otolaryngol.* 1972. Vol. 73, N 6. P. 455—466.
- Imig T. J., Brugge J. F. Sources and terminations of callosal axons related to binaural and frequency maps in primary auditory cortex of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1978. Vol. 182, N 4. P. 637—660.
- Jane J. A., Masterton R. B., Diamond J. T. The function of the tectum for attention to auditory stimuli in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1965. Vol. 125, N 2. P. 165—192.
- Jerger J., Shedd J. L., Hakford E. On the detection of extremely small changes in sound intensity // *Arch. Otolaryngol.* 1959. Vol. 69, N 2. P. 200—211.
- Jerger J., Loveking L., Wetz M. Auditory disorder following bilateral temporal lobe insult: report of a case // *J. Speech Hear. Disord.* 1972. Vol. 37. P. 523—553.
- Jekison H. J., Neff W. D. Effect of cortical ablation in the monkey on discrimination of auditory pattern // *Fed. Proc.* 1953. Vol. 12, N 1. P. 237.
- Kelly J. B. The effects of insular and temporal lesions in cats on two types of auditory pattern discrimination // *Brain Res.* 1973. Vol. 62, N 1. P. 71—87.
- Kryter K. D., Ades H. W. Studies on the function of the higher acoustic nervous centers in the cat // *Amer. J. Psychol.* 1943. Vol. 56, N 4. P. 501—536.
- Kudo M., Niimi K. Ascending projections of the inferior colliculus onto the medial geniculate body in the cat studied by anterograde and retrograde tracing techniques // *Brain Res.* 1978. Vol. 155, N 1. P. 113—117.
- Kudo M., Niimi K. Ascending projections of the inferior colliculus in the cat: an autoradiographic study // *J. Comp. Neurol.* 1980. Vol. 191, N 4. P. 545—556.
- Lhermitte F., Chain F., Escoukollé R. et al. Etude des troubles perceptifs auditifs dans les lésions temporelles bilatérales // *Rev. Neurol.* 1971. Vol. 124, N 5. P. 329—351.
- Lorente de No R. Central representation of the eighth nerve // *Ear diseases, deafness and dizziness.* New York: Harper & Row, 1979. P. 64—83.
- Maruyama N., Kanno Y. Experimental study on functional compensation after bilateral removal of auditory cortex in cats // *J. Neurophysiol.* 1961. Vol. 24, N 2. P. 193—202.
- Massopust L. C., Wolin L. R., Frost V. Frequency discrimination threshold following auditory cortex ablations in the monkey // *J. Aud. Res.* 1971. Vol. 11, N 3. P. 227—233.
- Masterton R. B., Glendenning K. K. Phylogeny of the vertebrate sensory systems // *Handbook of behavioral neurology. Sensory integration.* New York, London: Plenum Press, 1978. Vol. 1. P. 1—38.
- Meyer D. R., Woolsey C. N. Effects of localized cortical destruction on auditory discriminative conditioning in cat // *J. Neurophysiol.* 1952. Vol. 15, N 2. P. 149—162.
- Miller J. D., Murray F. S. Guinea pigs immobility response to sound: threshold and habituation // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1966. Vol. 61, N 2. P. 227—233.
- Miller J. D., Watson C. S., Covell W. P. Deafening effects of noise on the cat // *Acta Otolaryngol.* 1963. Suppl. Vol. 176. 91 p.
- Milner B. Laterality effects in auditions // *Interhemispheric relation and cerebral dominance.* Baltimore: John Hopkins Press, 1962. P. 177—195.
- Moore J. K., Osen K. K. The human cochlear nuclei // *Hearing mechanisms and speech.* Berlin: Springer-Verlag, 1979. P. 36—44.
- Moore R. Y., Goldberg J. M. Ascending projections of the inferior colliculus in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1963. Vol. 121, N 1. P. 109—136.
- Morest D. K. The laminar structure of the inferior colliculus of the cat // *Anat. Res.* 1964. Vol. 148. P. 314.
- Morest D. K. The laminar structure of the medial geniculate body of the cat // *J. Anat.* 1965a. Vol. 99, N 1. P. 143—160.

Morest D. K. The lateral tegmental system of the midbrain and the medial geniculate body: a study with Golgi and Nauta methods in cats // *J. Anat.* 1965b. Vol. 99, N 3. P. 611—634.

Musiek F. E., Kibbe K. S. An overview of audiological test results in patients with commissurotomy // *Epilepsy and the corpus callosum*. Hanover: July, 1982. P. 393—399.

Neff W. D. The effects of partial section of the auditory nerve // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1947. Vol. 40, N 4. P. 203—215.

Neff W. D. Localization and lateralization of sound in space // *Cjuba foundation symposium of hearing mechanisms in vertebrates*. London: J. a. A. Churchill Ltd, 1968. P. 207—231.

Neff W. D., Diamond I. I., Casseday J. H. Behavioral studies of auditory discrimination central nervous system // *Handbook of sensory physiology. Auditory system*. Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 307—400.

Noffsinger D., Olsen W. O., Carhart R. et al. Auditory and vestibular aberrations in multiple sclerosis // *Acta Otolaryngol.* 1972. Suppl. 303. 63 p.

Noort J. The structure and connections of the inferior colliculus // *An investigation of the lower auditory system*. Assen, Netherland: Van Gorcum, 1969. P. 139—186.

Oesterreich R. E., Strominger N. L., Neff W. D. Neural structures mediating sound intensity discrimination in the cat // *Brain Res.* 1971. Vol. 27. P. 251—270.

Oliver D. L., Hall W. C. The medial geniculate body of the tree shrew, *Tupaia glis*. I. Cytoarchitecture and midbrain connections // *J. Comp. Neurol.* 1978. Vol. 182, N 3. P. 423—458.

Osen K. K. Course and termination of the primary afferents in the cochlear nuclei of the cat. An experimental study // *Arch. Ital. Biol.* 1970. Vol. 108, N 1. P. 21—51.

Pickles J. O., Clmis S. D. Role of centrifugal pathways to the cochlear nucleus in detection of signals in noise // *J. Neurophysiol.* 1973. Vol. 36, N 6. P. 1131—1137.

Raah D. H., Ades H. W. Cortical and midbrain mediation of a conditioned discrimination of acoustic intensities // *Amer. J. Psychol.* 1946. Vol. 59, N 1. P. 59—83.

Ravizza R. J., Belmore S. M. Auditory forebrain: evidence from anatomical and behavioral experiments involving human and animal subjects // *Handbook of behavioral neurobiology*. New York: Plenum Press, 1978. Vol. 1. P. 459—501.

Rockel A. J., Jones E. G. The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. I. Central nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1973. Vol. 147, N 1. P. 11—60.

Rose J. E., Woolsey C. N. The relations of thalamic connections, cellular structure and evokable electrical activity in the auditory region of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1949. Vol. 91, N 3. P. 441—466.

Rosenzweig M. Discrimination of auditory intensities in the cat // *Amer. J. Psychol.* 1946. Vol. 59, N 1. P. 127—136.

Roth G. L., Aitkin L. M., Andersen R. A., Merzenich M. M. Some features of the spatial organization of the central nucleus of the inferior colliculus of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1978. Vol. 182, N 4. P. 661—680.

Schuknecht H. F. Neuroanatomical correlates of auditory sensitivity and pitch discrimination in the cat // *Neural mechanisms of auditory and vestibular system*. Springfield, Ill.: Thomas, 1960. P. 76—90.

Schuknecht H. F., Woellnek R. C. Hearing losses following partial section of the cochlear nerve // *Laryngoscope*. 1953. Vol. 63. P. 441—456.

Shankweiler D. Effects of temporal lobe damage on perception of dichotically presented melodies // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1966. Vol. 62, N 1. P. 115—119.

Stebbins W. C., Miller J. M., Johnsson L.-G. et al. Ototoxic hearing loss and cochlear pathology in the monkey // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1969. Vol. 78, N 5. P. 1007—1025.

Swisher L. P. Auditory intensity discrimination in patients with temporal lobe damage // *Cortex*. 1967. Vol. 3, N 2. P. 179—193.

Swisher L., Hiksh I. J. Brain damage and the ordering of two temporally successive stimuli // *Neuropsychol.* 1972. Vol. 10, N 2. P. 137—152.

Thompson R. F. Function of auditory cortex of cat in frequency discrimination // *J. Neurophysiol.* 1960. Vol. 23, N 3. P. 321—334.

Trahiotis C., Elliott D. N. Behavioral investigation of some possible effects of sectioning the crossed olivocochlear bundle // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 47, N 2. P. 592—596.

Warr W. B. Fiber degeneration following lesions of the anterior ventral cochlear nucleus of the cat // *Exp. Neurol.* 1966. Vol. 14, N 4. P. 453—473.

Warr W. B. Fiber degeneration following lesions in the multipolar and globular cell areas in the ventral cochlear nucleus of the cat // *Brain Res.* 1972. Vol. 40, N 2. P. 247—270.

Whitfield I. C. The auditory pathway. London: Arnold, 1967. 209 p.

Woolsey C. N. Organization of cortical auditory system: A review and a synthesis // *Neural mechanisms of the auditory and vestibular system.* Springfield, Ill.: Thomas, 1960. P. 165—180.

ФИЗИОЛОГИЯ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ОТДЕЛА СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

Акустические сигналы, распространяющиеся во внешней среде, воспринимаются мозгом в результате ряда преобразований, производимых на различных уровнях слуховой системы. Характерным для этого процесса является то, что входной акустический сигнал вначале разлагается на некоторые спектрально-временные компоненты, кодируется в виде многоканальных импульсных последовательностей, и такое описание, получаемое на уровне волокон слухового нерва, затем используется в дальнейших описаниях сигналов высшими центрами слуховой системы в процессе восприятия.

В состав периферического отдела входят структуры наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 64).

Условия обитания млекопитающих определили строение и конкретные характеристики их слухового анализатора (Богословская, Солнцева, 1979). Вместе с тем можно выделить основные свойства периферического отдела, общие для всех экологических групп млекопитающих.

На уровне периферического отдела слуховой системы осуществляются следующие функции: во-первых, создаются такие условия приема сигнала, при которых обеспечивается максимальная чувствительность при допустимом отношении сигнал/шум; во-вторых, осуществляется спектрально-временное многоканальное разложение сигналов на составляющие; и, наконец, происходит преобразование этого многоканального аналогового описания сигналов в импульсную активность волокон слухового нерва.

3.1. СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЯ НАРУЖНОГО УХА

К наружному уху относятся ушная раковина и наружный слуховой проход. Медиальная часть наружного слухового прохода оканчивается барабанной перепонкой, относящейся к системе среднего уха. Ушная раковина состоит из эластического хряща и напоминает воронку сложной формы или своеобразный рупор, который соединяется непосредственно с наружным слуховым проходом.

У целого ряда млекопитающих, ведущих подземный и водный образ жизни, ушная раковина может быть редуцирована (Богословская, Солнцева, 1979). У человека она снабжена 6 внутренними рудиментарными мышцами и 3 внешними. Внешние мышцы у многих

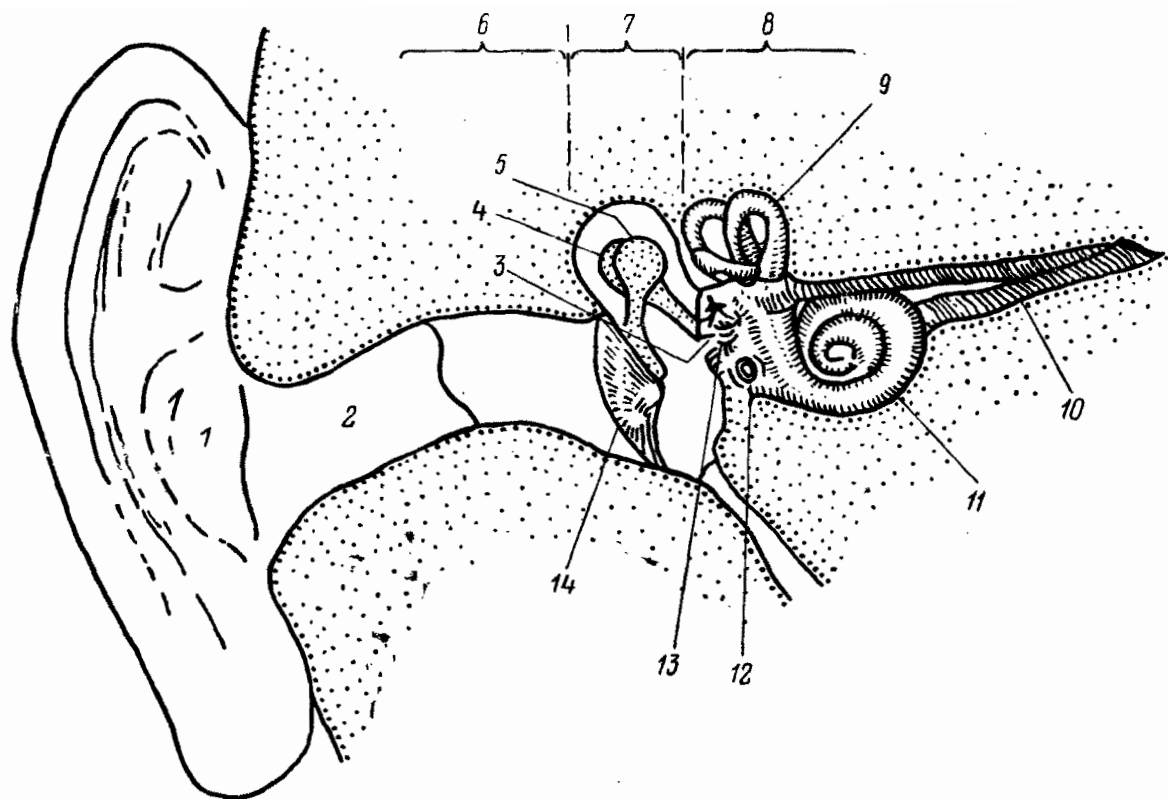


Рис. 64. Схематическое изображение периферического отдела органа слуха (по: Фланаган, 1968).

1 — ушная раковина; 2 — наружный слуховой проход; 3, 4, 5 — слуховые косточки, соответственно стремечко, наковаленка и молоточек; 6 — наружное ухо; 7 — среднее ухо; 8 — внутреннее ухо; 9 — вестибулярный аппарат; 10 — слуховой нерв; 11 — улитка; 12 — круглое окно; 13 — овальное окно; 14 — барабанная перепонка.

животных достаточно хорошо развиты и позволяют ориентировать ушную раковину в направлении звука без поворота головы.

Основное назначение ушной раковины — концентрация энергии и согласование импедансов воздушной среды свободного акустического поля и наружного слухового прохода. Как было показано выше, узкая трубка, подобная наружному слуховому проходу, помещенная в свободном акустическом поле, может рассматриваться как жесткая граница, и, следовательно, из-за сильного отражения в нее должна поступать лишь незначительная часть энергии акустического поля. Ушная раковина как раз и осуществляет необходимое согласование.

Наружный слуховой проход уха человека расположен между ушной раковинной и барабанной перепонкой и представляет трубку, стенки которой в латеральной части (составляющей менее половины длины) состоят из хряща, а в медиальной части — из кости.

Среднее сечение канала неодинаково по длине и в среднем составляет порядка 0.37 см^2 . Сечение в латеральной части обычно больше и имеет форму, близкую к эллиптической (Johansen, 1975). Размеры осей сечения у входа в наружный слуховой проход примерно $9 \times 6.5 \text{ мм}$ ($S=0.46 \text{ см}^2$). В медиальной части сечение канала ближе к круглому, при среднем диаметре 0.63 см . Общий объем канала порядка $1.01 \text{ см}^3 \pm 0.15 \text{ см}^3$. В самом конце канала находится барабанная перепонка, которая располагается не перпендикулярно центральной оси канала, а под углом около 30° , так что дорсокаудальная стенка наружного слухового прохода плавно переходит в барабанную перепонку. Таким образом, площадь поперечного сечения канала в самой его медиальной части постепенно уменьшается до нуля.

Точное измерение длины канала наружного слухового прохода предпринималось неоднократно, и при этом использовались самые различные методы (Johansen, 1975; Zemlenyi et al., 1985).

По последним, уточненным данным средняя длина канала наружного уха взрослого человека, l , измеренная по центральной оси, составляет 26 мм (Johansen, 1975). Несколько меньшие значения, вследствие изогнутости канала, были получены с помощью оптических методов (Zemlenyi et al., 1985).

Распространение звуковой волны в канале наружного уха на низких частотах, когда волну еще можно рассматривать как одномерную, аналогично распространению волны в цилиндрической трубке, открытой на одном конце и закрытой на другом, с внутренним диаметром d , существенно меньшим ее длины l . Поскольку канал наружного уха представляет закрытую с одного конца трубку, вдоль нее на определенных частотах возникают стоячие волны с максимумами амплитуды звукового давления в медиальной части. Стоячие волны возникают при условии, если вдоль канала укладывается целое число четвертей длины волны λ , т. е. если выполняется условие $(2n-1)\lambda/4=l$, где $n=0, 1, \dots$, т. е. резонансы наблюдаются при частотах входного сигнала

$$f_n = \frac{C(2n+1)}{4l}. \quad (1)$$

Ввиду того что сечение канала наружного уха на конце уменьшается плавно, формулу (1) можно рассматривать как приближенную. Подставляя в формулу (1) значения для длины канала l , можно получить, что первые резонансы приходятся на частоты примерно 3, 9 и 15 кГц. Вследствие резонансов в наружном слуховом проходе существенно повышается уровень звукового давления, что в свою очередь приводит к увеличению пороговой чувствительности слуха на этих частотах.

На высоких частотах, при $f > 0.586 C/d$, где C — скорость звука в воздухе, а d — диаметр канала, волна перестает быть плоской и одномерной (Skudrzyk, 1971), поскольку ее длина становится соизмеримой с диаметром трубки. В этом случае начинают играть роль и поперечные волны в канале; накладываясь на основную волну, они

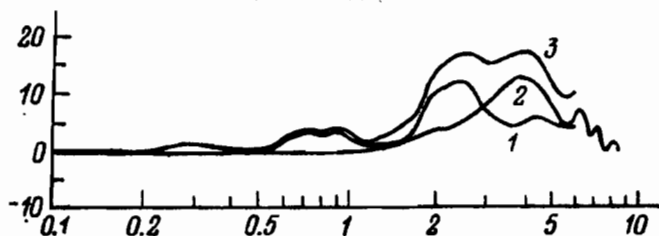


Рис. 65. Амплитудно-частотные характеристики системы наружного уха (по Wiener, Ross, 1946).

По оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — относительная амплитуда, дБ. 1 — амплитудно-частотная характеристика ушной раковины, 2 — наружного слухового прохода, 3 — всей системы наружного уха.

создают сложный узор максимумов и минимумов звукового давления на барабанной перепонке (Tonndorf, Khanna, 1972; Løkberg et al., 1980).

Поскольку барабанная перепонка расположена под углом к осевой линии и имеет диаметр наибольшей оси порядка 1 см, поперечные волны в канале наружного уха начинают серьезно сказываться на распределении звукового давления по поверхности барабанной перепонки на частотах начиная от 20 кГц, т. е. на более низких частотах, чем это следует из приведенной выше формулы.

Еще один фактор, который влияет на характеристики наружного уха, связан с тем, что сечение канала в медиальной части сужается. Вследствие этой неоднородности имеет место возрастание (трансформация) звукового давления по отношению к максимальному звуковому давлению в латеральной части слухового канала (Shaw, Stinson, 1983).

Как показывают измерения, выполненные на физических моделях (Stevens et al., 1987), эффект усиления звукового давления начинает проявляться на частотах от 5 кГц и может достигать 7 дБ в области частот 15—20 кГц даже в тех случаях, когда возбуждение осуществляется от источника с внутренним импедансом, согласованным с характеристическим сопротивлением модели. Другими словами, даже когда сопротивление источника согласовано с характери-

ческим сопротивлением латерального участка канала, величина звукового давления в медиальном конце зависит от формы канала в этом месте.

В случае же, если импедансы не согласованы, в медиальной части наблюдаются еще большие флюктуации звукового давления.

Все вышеперечисленные факторы определяют достаточно сложную и широкополосную частотную характеристику передачи системы наружного уха (рис. 65). Резонансы на высоких частотах существенно компенсируют завал характеристики системы среднего уха (см. раздел 3.2), и тем самым объясняется повышение чувствительности слуха на этих частотах.

Кроме того, уже на уровне этой структуры осуществляется согласование импедансов внешнего акустического поля и системы среднего уха.

Чтобы оценить, насколько хорошо выполняется системой наружного уха ее главная функция — концентрация акустической энергии, — сравнивались измерения и расчеты мощности звуковой волны, абсорбируемой барабанной перепонкой, и мощности, проходящей через поверхность с сечением $\lambda^2/4\pi$ (где λ — длина волны), помещенную в то же самое свободное акустическое поле (Shaw, 1979; Shaw, Stinson, 1983).

Из этих расчетов следует, что наружное ухо человека является сравнительно плохим концентратором и передатчиком энергии на частотах ниже первого резонанса, но на более высоких частотах его характеристики приближаются к теоретически возможному пределу.

3.2. СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЯ СРЕДНЕГО УХА

К системе среднего уха человека относятся барабанная перепонка и три миниатюрных косточки — молоточек, наковальня и стремечко (рис. 64). Звуковые колебания барабанной перепонки через систему слуховых косточек передаются на мембрану овального окна и тем самым приводят к колебаниям жидкости системы внутреннего уха.

Слуховые косточки находятся в заполненной воздухом полости среднего уха — барабанной полости, общий объем которой у человека составляет около 2 см^3 . Косточки поддерживаются в рабочем состоянии с помощью связок и мышц. Барабанная полость имеет неправильную форму, отдаленно напоминающую форму приплюснутого цилиндра, отчего и произошло название. Полость соединяется с носоглоткой узким каналом (евстахиевой трубой), длиной около 40 мм и поперечным сечением неправильной формы, колеблющимся от 0.1 до 0.5 см^2 .

Принято выделять 6 областей, или стенок, барабанной полости: наружную, переднюю, заднюю, дно, медиальную и верхнюю (Kobak, 1958). Наружная стенка состоит из барабанной перепонки и окружающего ее костного кольца. Сама барабанная перепонка представляет полупрозрачную, мало эластичную мембрану толщиной

порядка 0.1 мм, формы неправильного овала; эффективная площадь барабанной перепонки равна 0.55 см² (Békésy, Rosenblith, 1951).

Рукоятка молоточка прикрепляется к барабанной перепонке при помощи соединительнотканых волокон, она расположена под углом около 30° к барабанной перепонке и отклонена вовнутрь; вследствие этого барабанная перепонка воронкообразно втянута в барабанную полость.

Складка у нижнего конца сообщает барабанной перепонке большую подвижность и делает возможным колебания барабанной перепонки как целого вокруг оси, расположенной близко к верхнему краю.

Размеры и масса косточек среднего уха у человека следующие: полная длина молоточка 7—8 мм, масса 27 мг; наковаленки — 7 мм, и 25 мг, а полная длина стремечка 3.5—4 мм при массе 2.5 мг.

На медиальной стенке барабанной полости выделяются два отверстия (окна), закрытые мембранами, — овальное и круглое, а также выступающий участок плотной кости, расположенный между ними (промонториум).

Мембрана овального окна (длина около 3 мм, ширина 1.6 мм, площадь 3.2 мм²) отделяет полость среднего уха от полости вестибулярного канала внутреннего уха, заполненной жидкостью, и соединена с подножной пластинкой стремечка. Так что колебания стремечка, подобно колебанию поршня, передаются жидкости внутреннего уха.

Мембрана круглого окна (площадь около 2 мм²) отделяет барабанную полость от тимпанального канала улитки внутреннего уха, также заполненного жидкостью.

Таким образом, колебания мембраны овального окна передаются через жидкость каналов внутреннего уха мембране круглого окна. Вследствие несжимаемости жидкости и большой жесткости стенок каналов улитки колебание этих мембран осуществляется в противофазе, во всяком случае на низких частотах и при умеренных интенсивностях сигналов.

При отсутствии слуховых косточек звуковое давление, развиваемое барабанной перепонкой, передавалось бы обоим мембранам (круглого и овального окна) в фазе, и, поскольку площади окон мало различаются, это не приводило бы к заметному возбуждению структур внутреннего уха.

Согласно современным представлениям, основное предназначение системы среднего уха — согласование высокого входного импеданса улитки внутреннего уха, заполненной жидкостью, и сравнительно низкого импеданса воздушной среды. Согласование осуществляется, во-первых, за счет того, что система рычагов косточек среднего уха — молоточек-наковальня — имеет соотношение плеч $l_{\text{м}}/l_{\text{н}}$ для уха человека, равное 1.3 (Békésy, 1960), и, во-вторых, потому, что эффективная поверхность барабанной перепонки S_0 примерно в 17 раз больше площади овального окна и основания стремечка S_c (рис. 66).

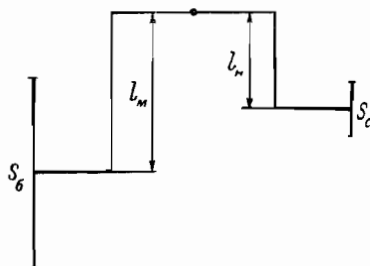
Поскольку для системы рычагов среднего уха справедливо выражение

$$P_0 S_0 l_{\text{м}} = P_c S_c l_{\text{н}}, \quad (2)$$

где P_6 и P_0 — соответственно звуковые давления у барабанной перепонки и стремечка, а амплитуда скорости движения у барабанной перепонки относится к амплитуде скорости движения у стремечка как

$$\frac{W_6}{W_0} = \frac{l_n}{l_m}, \quad (3)$$

с учетом соотношений (2) и (3) отношение импеданса на уровне стремечка, Z_0 , к импедансу на уровне барабанной перепонки, Z_6 , выражается через параметры структур среднего уха как



$$\frac{Z_0}{Z_6} = \frac{P_0}{P_6} \frac{W_6}{W_0} = \frac{S_0}{S_6} \left(\frac{l_n}{l_m} \right)^2. \quad (4)$$

Подставляя экспериментально найденные значения $l_n/l_m=1.3$ и $S_0/S_6=17$, получим $Z_0/Z_6=29$.

Таким образом, входное сопротивление улитки уменьшается в 29 раз, и вследствие этого улучшаются условия передачи энергии акустических сигналов во внутреннее ухо.

Как видно из вышеприведенных формул, согласование импедансов осуществ-

ляется в основном за счет существенного различия площадей барабанной перепонки и мембраны овального окна. В принципе без значительной потери слуха система косточек может быть заменена одной косточкой, соединяющей обе мембраны. Именно такой случай имеет место в слуховой системе низших позвоночных, например у птиц, лягушек, у многих видов рептилий (Tumarkin, 1968).

Замену системы слуховых косточек одной косточкой-протезом (колюмеллой) или присоединение барабанной перепонки к головке стремечка выполняют и у человека, в случаях если вследствие отосклеротических изменений другие способы лечения оказываются неэффективными. Такая замена в особо удачных случаях может привести к практически полному восстановлению слуха. Наряду с выше-сказанным надо иметь в виду еще одну важную функцию, которую выполняют слуховые косточки, — защиту внутреннего уха от сильных сигналов. Это осуществляется за счет действия двух мышц (*m. tensor tympani* и *m. stapedius*), одна из которых соединена с рукояткой молоточка, другая — со стремечком. Сокращение этих мышц под действием сильных сигналов приводит к уменьшению амплитуды колебания барабанной перепонки и слуховых косточек и, следовательно, к уменьшению коэффициента передачи системы среднего уха.

Пороговый уровень звукового давления входного тонального сигнала, при котором наблюдается рефлекторное сокращение мышц среднего уха человека, составляет около 80 дБ при частотах сигналов от 250 до 4000 Гц (McRobert et al., 1968; Peterson, Liden, 1972).

Скрытый период рефлекса в ответ на импульсный сигнал сильно зависит от интенсивности входного сигнала и у человека лежит в пределах от 150 мс при пороговых уровнях до 25—35 мс при больших интенсивностях (Møller, 1974).

С учетом этих данных можно считать, что до уровней входных сигналов порядка 80 дБ систему среднего уха можно рассматривать как линейную. Было также показано (Békésy, 1960), что только при малых и средних уровнях сигналов стремечко совершает движения, близкие к движению поршня.

При больших уровнях звукового давления входного сигнала вблизи порога ощущения и выше движение стремечка становится вращательным относительно оси, проходящей через основание арки стремечка. Так что объемное смещение стремечка ограничивается, и этим предотвращается поражение структур внутреннего уха.

Теоретически возможна (и практика тимпаноластики это многократно подтвердила) передача колебаний структурам внутреннего уха и без слуховых косточек. Однако в этом случае необходимо или акустически изолировать одно из окон (овальное или круглое) путем установки соответствующей перегородки в барабанной полости (образования «малой барабанной полости»), или сделать площадь одного из окон существенно меньше площади другого. Последний случай возникает, когда вследствие некоторых заболеваний основание стремечка полностью срастается со стенками овального окна и перестает быть подвижным (анкилоз стремени). Одним из способов улучшения слуха в этом случае является перфорация (фенестрация) подножной пластинки стремечка — создание в ней очень маленького отверстия (иногда — на периферии подножной пластины или даже в горизонтальном канале вестибулярного лабиринта).

Коэффициент трансформации импеданса может оказаться настолько высоким, что в некоторых уникальных случаях при хирургическом удалении косточек и фенестрации стремечка слуховая чувствительность не только восстанавливается полностью, но и оказывается выше нормы (Kobrak, 1958).

Характеризуя современное состояние исследований системы среднего уха, можно отметить, что принцип действия, основные соотношения параметров, имеющие место в системе среднего уха, в первом приближении известны. В то же время пока отсутствует достаточно полная модель процессов, происходящих на этом уровне, несмотря на значительные усилия, предпринятые в этом направлении (Møller, 1961, 1963; Zwislocki, 1961).

Передаточная характеристика среднего уха описывает на различных частотах зависимость амплитуды и фазы колебания основания стремечка от уровня звукового давления на барабанной перепонке.

Эксперименты по определению передаточной характеристики среднего уха систематически выполнялись уже в прошлом веке, причем с использованием самых различных методов (см., напр.: Burnett, 1872). Хорошие обзоры ранних методов исследования можно найти в ряде работ (Kobrak, 1958; Békésy, 1960).

На ранних этапах исследования для регистрации колебания структур среднего уха использовались различные рычажки, приклеиваемые к барабанной перепонке и другим структурам, магниты и катушки, помещаемые в магнитное поле, зеркала; широко использовались визуальные измерения при стробоскопическом освещении и кинофотосъемка. В более современных исследованиях помимо чисто акустических методов применяются микроемкостные датчики (Békésy, 1960; Wilson, Johnstone, 1975), эффект Мессбауэра (Rhode, 1971, 1978), лазерная голография (Høgmoen, Gundersen, 1977), магнетометры (Rutten et al., 1982).

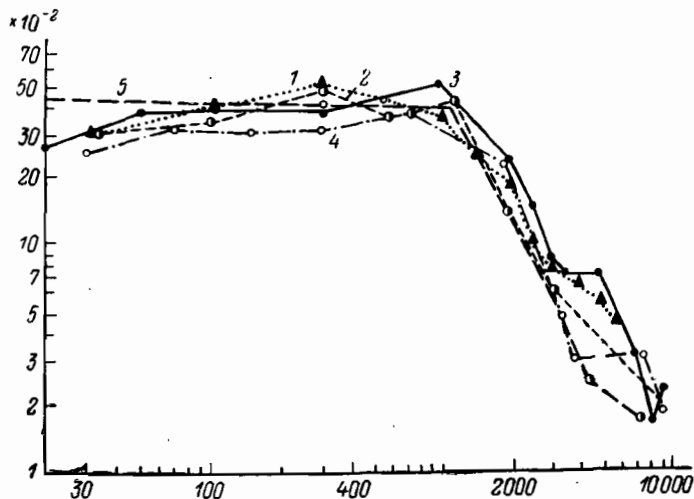


Рис. 67. Амплитудные характеристики колебания стремечка уха кошки при уровне звукового давления 120 дБ у барабанной перепонки (по: Guinan, Peake, 1967).

По оси абсцисс — частота, Гц; по оси ординат — амплитуда, мм. 1, 2, 3, 4 — результаты измерений на четырех кошках, 5 — аппроксимирующая характеристика.

Из вышеперечисленных методов акустические являются наиболее предпочтительными, поскольку более адекватно описывают ситуацию.

Необходимо отметить, что непосредственно и достаточно точно измерить передаточную характеристику у живого человека невозможно. Обычно она измеряется или с помощью косвенных методов, или на препаратах. Поскольку жидкость, заполняющая каналы системы внутреннего уха, несжимаема и стенки самих каналов достаточно жесткие, принято считать, что объем жидкости, выталкиваемый стремечком и мембраной овального окна, равен объему жидкости, истекающей из круглого окна, т. е. объемные смещения мембран круглого и овального окон одинаковы и противоположны по фазе. Это дает основания выполнять измерения на круглом окне, более доступном для исследований. Величины объемных смещений могут

быть затем пересчитаны в уровни звуковых давлений или в амплитуды линейных смещений.

Измерения амплитудно-частотной характеристики среднего уха у человека и некоторых животных выполнялись многократно (Kobrak, 1958; Møller, 1963; Guinan, Peake, 1967). На основании этих измерений делается вывод о том, что, несмотря на различия, специфические для различных животных, она представляет характеристику фильтра низких частот.

Имеющиеся факты несколько расходятся лишь в отношении значения частоты среза и крутизны спада характеристики. Согласно последним исследованиям, выполненным на 68 препаратах височной кости человека (Kringeleboth, Gundersen, 1985), амплитудно-частотные характеристики среднего уха представляют характеристики фильтров пропускания низких частот с частотой среза около 1.1 кГц и наклоном высокочастотного склона 16.0 ± 3 дБ на октаву. Эти данные в принципе подтверждают более ранние измерения (Guinan, Peake, 1967), но отличаются по значению величины частоты среза и наклона высокочастотного склона кривой.

Как следует из недавно опубликованной работы (Kringeleboth, Gundersen, 1985), амплитуда объемного смещения круглого окна на единицу звукового давления (выраженная в дБ по отношению 10^{-5} мм³/Па), оказывается на 16.4 дБ больше, чем следует из данных Бекешы (Békésy, 1960). Авторы объясняют эти несовпадения различным состоянием препаратов, в частности степенью их высыхания.

Частотные характеристики среднего уха, полученные на кошках, аналогичны полученным на человеке (рис. 67), имеют частоту среза около 1 кГц и крутизну спада около 12 дБ на октаву (Møller, 1963; Guinan, Peake, 1967).

Из косвенных методов определения передаточной характеристики среднего уха наибольший интерес представляют методы, связанные с измерением импеданса барабанной перепонки. Они основаны на том факте, что барабанная перепонка «нагружена» системой косточек и, следовательно, импеданс барабанной перепонки будет отражать и частотные свойства этой нагрузки.

К настоящему времени предложено несколько подходов к определению импеданса барабанной перепонки. Один из самых первых (Tröger, 1930) основан на измерении энергии отраженной волны, поскольку ее легче измерить. Другой способ заключается в том, что на барабанной перепонке выбирается определенная точка, например точка присоединения рукоятки молоточка (umbo), и импеданс определяется относительно этой точки (Fischler et al., 1967). Недостаток этого метода тот, что фактически измеряется не импеданс барабанной перепонки, а механический импеданс слуховых косточек, нагруженных барабанной перепонкой, или его акустический эквивалент.

В последнее время получает распространение способ измерения, при котором импеданс вычисляется на основе измерений звукового давления в нескольких точках вдоль канала наружного уха (Hüdde, 1983).

3.3. СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЯ ВНУТРЕННЕГО УХА

Описание строения и физиологических процессов во внутреннем ухе различных животных, и прежде всего млекопитающих, можно найти в ряде работ (Békésy, 1960; Винников, Титова, 1961; Dallos, 1973; Fleischer, 1973; Физиология речи, 1976; Psychophysics. . ., 1977; Wever, 1978; Богословская, Солнцева, 1979; Comparative studies. . ., 1980; Dallos, 1981; Васильев, 1983; Møller, 1983; Радионова, 1987).

Значительное число работ посвящено рассмотрению различных подходов к моделированию процессов, в основном линейных, происходящих во внутреннем ухе при анализе сигналов (Zwislocki, 1953; Молчанов, Бабкина, 1978; Шупляков, 1981, 1982).

За последние годы произошел значительный пересмотр наших представлений относительно физиологии внутреннего уха. Поэтому к интерпретации данных, содержащейся в работах даже десятилетней давности, следует относиться с определенной осторожностью. Естественно, это относится и к различным моделям гидродинамики улитки. Вместе с тем, как будет показано ниже, классические линейные модели гидродинамики достаточно хорошо воспроизводят свойства системы внутреннего уха при больших уровнях сигналов, а также в случае ряда заболеваний. Именно на основе изучения свойств этих моделей наряду с современными экспериментальными методами исследований и были получены те знания о физиологии внутреннего уха, которыми мы сегодня располагаем.

3.3.1. СТРОЕНИЕ ВНУТРЕННЕГО УХА

Внутреннее ухо млекопитающих представляет сложный лабиринт соединенных друг с другом каналов, расположенных в височной кости и заполненных жидкостью.

Часть костного лабиринта вместе с разделяющими мембранами и рецепторными клетками образует воспринимающий отдел вестибулярной системы; один из каналов, имеющий спиралевидную форму, — улитка — относится к слуховой системе.

У различных видов млекопитающих улитка может иметь от 0.5 до 5 оборотов. У человека костный канал улитки составляет около 35 мм (2.5 завитка). Основание улитки (базальный конец) соединяется с полостью среднего уха двумя отверстиями (круглым и овальным окнами) и отделено от нее эластичными мембранами. Вершина улитки (апикальный конец) заканчивается слепо. По мере удаления от базальной части к вершине, или апикальному концу, площадь поперечного сечения канала улитки уменьшается примерно в 6 раз (Békésy, Rosenblith, 1951; Zwislocki, 1965).

Расположенные вдоль улитки две мембраны — рейснерова и базилярная (основная) — делят ее на три части, или канала: тимпальный, вестибулярный и средний (рис. 68). При этом вестибулярный и тимпальный каналы соединяются у вершины улитки небольшим отверстием (геликотремой) сечением 0.3—0.4 мм² (Békésy, Rosenblith,

1954) и заполнены одинаковой жидкостью, перилимфой, со свойствами, близкими к свойствам плазмы крови.

Средний канал образует так называемую улитковую перегородку и представляет замкнутую полость, которая расширяется к апикальному концу (в 12.5 раз) и соединяется с системой каналов вестибулярной системы. Полость среднего канала заполнена более вязкой жидкостью (эндолимфой). Химический состав эндолимфы значительно отличается от состава перилимфы прежде всего примерно в 100 раз более высокой концентрацией ионов калия и примерно в 10 раз меньшей концентрацией ионов натрия (см. раздел 3.3.4; Davis, 1957; Tasaki, 1957; Dallos, 1981).

Ширина базилярной мембраны непостоянна вдоль улитки; в базальной части она наименьшая и составляет у человека около 0.04 мм; к геликотреме она увеличивается примерно в 10 раз и достигает порядка 0.5 мм (Békésy, Rosenblith, 1951; Davis, 1957).

Аналогичный характер изменения ширины базилярной мембраны вдоль улитки наблюдается и у других млекопитающих. Базилярная мембрана, как показали специально проведенные эксперименты (Békésy, 1960; Gummer et al., 1981), является эластичной структурой с податливостью, увеличивающейся по направлению к геликотреме в десятки раз. Зависимость податливости C от координаты x вдоль улитки имеет экспоненциальный характер (Zwislocki, 1964):

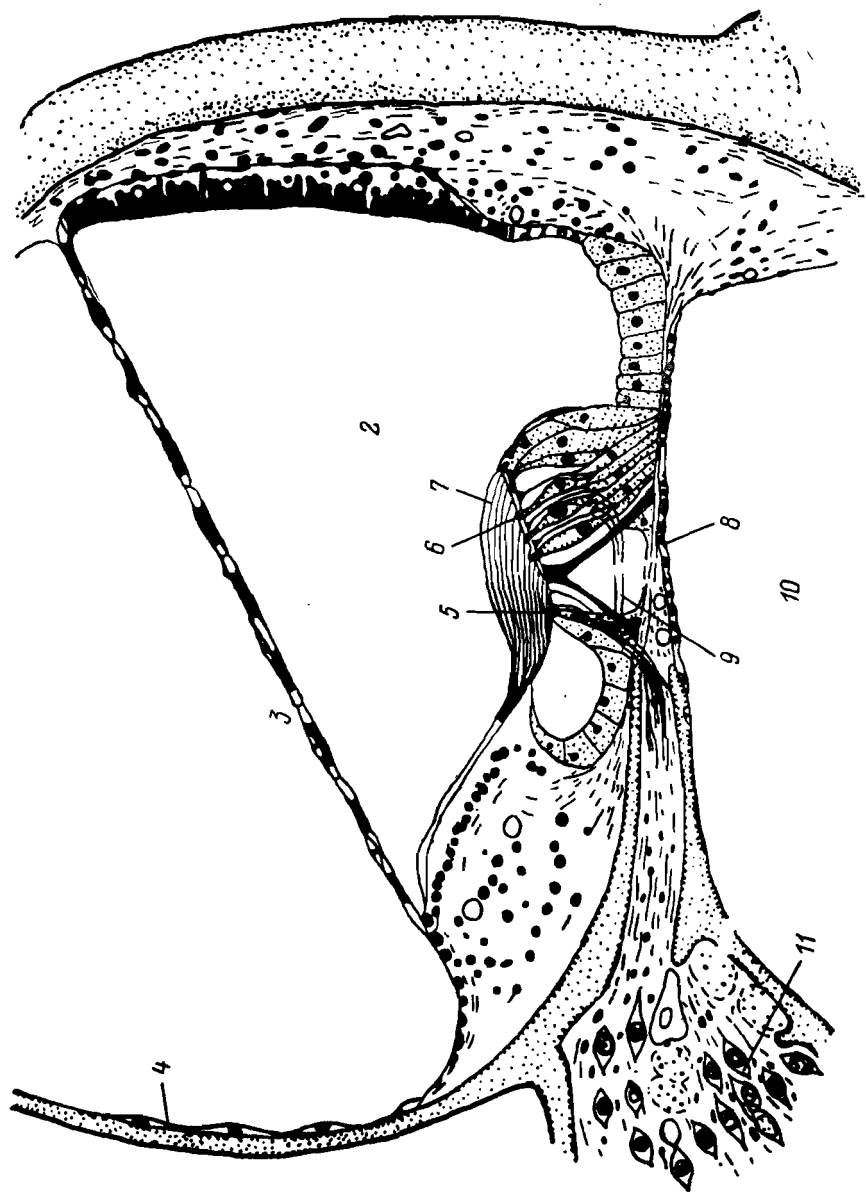
$$C = 4 \cdot 10^{-10} \cdot e^{1.5x} \text{ см}^3/\text{дин},$$

при этом базилярная мембрана находится в ненапрянутом состоянии.

Сравнительно-морфологический анализ системы внутреннего уха различных млекопитающих позволяет говорить о значительном сходстве строения улитки и предполагать наличие единых принципов преобразования сигналов на этом уровне слуховой системы. Вместе с тем такое сопоставление позволяет выделить два основных типа строения улитки (Богословская, Солнцева, 1979). Первый тип обнаруживается у млекопитающих, образ жизни которых не связан с ультразвуковой коммуникацией. Для этого случая характерны сравнительно широкая и массивная базилярная мембрана с равномерно изменяющимися свойствами, мало выраженный базальный виток улитки. Второй тип улитки выделяется у млекопитающих, использующих для коммуникации ультразвуковые сигналы (землеройки, крысы, летучие мыши, дельфины). Он характеризуется заметно увеличенным базальным витком улитки, очень узкой и тонкой (толщиной порядка 6.5÷20 мкм) базилярной мембраной, причем некоторые параметры вдоль нее, в том числе и толщина, могут меняться скачкообразно (Bruns, 1976a, 1976b).

3.3.2. МЕХАНИКА УЛИТКОВОЙ ПЕРЕГОРОДКИ

Изучению амплитудных, амплитудно-частотных, фазовых, координатных и других характеристик различных структур внутреннего уха посвящено большое число работ. Историю развития вопроса



можно найти в многочисленных монографиях и статьях (Helmholtz, 1863; Eletcher, 1929; Zwislocki-Moscicki, 1948; Békésy, 1960; Kiang et al., 1965; Zwicker, Feldtkeller, 1967). Довольно полные обзоры более современных методов исследования, а также фактических данных содержатся в работах ряда авторов (Davis, 1957; Лабутин, Молчанов, 1967; Dallos, 1973; Физиология речи, 1976; Evans, 1972; Шупляков, 1981, 1982).

Согласно установившемуся мнению, главное назначение системы внутреннего уха — первичный анализ сигналов, преобразование колебаний стремечка в форму многоканального описания в виде импульсации волокон слухового нерва.

Вопрос о том, какой именно анализ — спектральный или временной — осуществляется системой внутреннего уха, являлся предметом дискуссии в течение уже около полутора столетий, начиная со знаменитого спора Ома с Зеебеком (цит. по: Helmholtz, 1863). Однако только в последние 10—15 лет стало очевидно, что имеют место оба механизма анализа. Согласно современным представлениям, основанным как на непосредственных измерениях колебаний различных структур внутреннего уха (Békésy, 1947; Johnstone, Boyle, 1967; Rhode, 1971, 1973, 1978), так и на исследованиях ответов волокон слухового нерва (Rose et al., 1967, 1968; Rose, 1970), колебания стремечка возбуждают в улитке внутреннего уха бегущую волну давления, которая распространяется вдоль улитки по направлению к геликотреме. (Это направление принято обозначать осью x , а улитку в большинстве случаев разворачивают вдоль этой оси).

Вследствие того что стенки перегородки улитки, или среднего канала, образуемые базиллярной и рейснеровой мембранами, податливы, скорость распространения этой волны невелика и значительно меньше скорости распространения звукового давления в жидкости. Вследствие того что податливость базиллярной мембраны не постоянна по длине улитки, а увеличивается с ростом координаты по крайней мере на 2 порядка, скорость волны также непостоянная и существенно уменьшается по мере ее распространения, вплоть до нуля. Амплитуда колебания улитковой перегородки при этом также становится равной нулю.

Положение координаты, где волна полностью затухает, зависит от частоты входного сигнала. Высокие частоты затухают в базальном завитке улитки, низкие — ближе к геликотреме. Сигналы с частотой порядка 800 Гц и ниже (у человека) проходят вдоль всей улитки и затухают в области геликотремы.

Существовавшее до самого последнего времени представление (будем называть его классическим) о механизме преобразования распространяющейся в перилимфе (в вестибулярном и тимпанальном

Рис. 68. Поперечный разрез улитки (по: Дэвис, 1964).

1 — вестибулярный канал, 2 — средний канал, 3 — рейснерова мембрана, 4 — костная стенка улиткового канала, 5 — внутренние волосковые клетки, 6 — наружные волосковые клетки, 7 — текториальная мембрана, 8 — базиллярная мембрана, 9 — нервные волокна, 10 — тимпанальный канал, 11 — клетки спирального ганглия.

каналах) разностной волны давления в импульсацию волокон слухового нерва схематически выглядит следующим образом.

Бегущая волна давления приводит к колебанию улитковой перегородки. Поскольку было показано (Békésy, 1960), что базилярная и рейснерова мембраны смещаются синфазно, это давало возможность рассматривать колебания всей улитковой перегородки как единого целого, некоторой эквивалентной мембраны. Идея об улитковой перегородке как некотором эквиваленте базилярной мембраны была положена также в основу всех гидродинамических моделей улитки внутреннего уха (Zwislocki, 1953; Шупляков, 1982). Колебания базилярной мембраны приводят к смещению волосковых клеток относительно текториальной мембраны. Поскольку цилии волосковых клеток (во всяком случае наружных) соединены с текториальной мембраной, такие смещения приводят к деполяризации клеток, т. е. изменению внутриклеточного потенциала. При определенных его значениях возникает возбуждение волокна слухового нерва.

Открытие бегущей вдоль улитки волны смещения базилярной и рейснеровой мембран (Békésy, 1947) фактически отвергало гипотезу Гельмгольца (Helmholtz, 1863), предполагавшего, что базилярная мембрана представляет некоторую структуру, аналогичную набору не связанных друг с другом резонаторов, настроенных подобно струнам рояля на различные частоты. Действительно, в самом общем случае явления бегущей волны и резонанса несовместимы, так как при наличии бегущей волны энергия сигнала неизбежно должна передаваться от одной координаты к другой, а при резонансе — накапливаться, т. е. не передаваться.

Таким образом, из опытов Бекешы следовало, что улитка внутреннего уха представляет своеобразную линию задержки — основной элемент временного анализатора. Полученные к тому времени на трупах амплитудно-частотные и амплитудно-координатные характеристики (на низких частотах и интенсивностях 120÷140 дБ) различных точек базилярной мембраны обладали весьма невысокой (порядка единицы) частотной и координатной избирательностью, что не противоречило представлению об улитке как о временном анализаторе.*

Такой вывод подтверждается не только целым рядом психоакустических исследований (Schouten et al., 1962; Шупляков et al., 1968; Kohlrausch, 1987), но и нейрофизиологических. В частности, показано (Rose, 1970), что импульсация волокон слухового нерва оказывается синхронизованной с временной картиной сигнала по крайней мере до 4—5 кГц (см. раздел 3.3.4).

С другой стороны, известны многочисленные исследования импульсной активности волокон слухового нерва (Kiang et al., 1965, 1967), а также психоакустические эксперименты по маскировке (We-

* Показанная в этих работах избирательность базилярной мембраны на самом деле еще меньше, поскольку необходимо учесть и операцию дифференцирования сигнала по времени в базальной части улитки при прохождении сигнала через мембраны круглого и овального окон. Без дифференцирования базилярная мембрана становится полностью неизбирательной (Физиология речи, 1976).

gel, Lane, 1924; Fletcher, 1938; Maiwald, 1967; Vogten, 1972, 1974) говорят о том, что на уровне внутреннего уха осуществляется разложение сложных сигналов на спектральные составляющие.

Другими словами, параметры этих характеристик существенно отличаются от аналогичных кривых, измеренных в экспериментах Бекеши (Békésy, 1960) на уровне базилярной мембраны. Это противоречие, на которое еще в 1950 г. обратил внимание Ликлайдер (Licklider, 1950), привело к появлению гипотезы «обострения» амплитудно-координатных характеристик базилярной мембраны, которое должно было происходить где-то на этапе преобразования колебаний базилярной мембраны в нервную импульсацию. Было предложено большое количество различных механизмов обострения (см. обзоры: Evans, 1972, 1974; Лабутин, Молчанов, 1973; Hall, 1977; Nilsson, 1978), в той или иной мере сводящихся к многократному дифференцированию огибающей сигнала по координате.

Интерес к гипотезе обострения иссяк лишь в последнее время в связи с открытием ряда новых фактов относительно колебательных свойств структур внутреннего уха. Прежде всего стало очевидным, что в колебательном процессе участвует некоторый активный механизм, который сильно зависит от метаболических процессов и «добавляет» энергию колеблющейся базилярной мембране. О существовании такого механизма свидетельствует группа фактов, полученных в экспериментах с измерением вызванной эмиссии сигнала у входа в наружный слуховой канал в ответ на акустический щелчок или короткие посылки тона (Kemp, 1978, 1979; Kemp, Chum, 1980).

Было показано, что с некоторой задержкой после подачи стимула, достигающей 20 мс, на входе в наружный слуховой проход появляется акустический сигнал (эхо) в виде медленно затухающих гармонических колебаний, так называемая отоакустическая эмиссия. Амплитудная характеристика ответов оказалась в высшей степени нелинейной и относится к типу характеристик насыщений.

Другая группа фактов была получена при непосредственном измерении амплитудно-частотных характеристик базилярной мембраны при малых уровнях сигналов. Показано, что в этом случае амплитудно-частотные характеристики базилярной мембраны практически совпадают по форме с частотно-пороговыми кривыми волокон слухового нерва (Le Page, Johnstone, 1980b; Khanna, Leonard, 1982; Sellick et al., 1982, 1983; Robles et al., 1986; Ruggero et al., 1986). При этом оказалось, что избирательность амплитудно-частотных кривых базилярной мембраны и волокон слухового нерва уменьшается с увеличением уровня входных сигналов, а также при понижении температуры (Sellick et al., 1982), при действии ототоксических ядов (Aran et al., 1979; Le Page, Johnstone, 1980a), после длительного воздействия громкими сигналами (Kiang et al., 1986), при гипоксии и в течение нескольких часов после смерти (Kohllöffel, 1972, 1973).

Еще одна группа новых фактов относится к открытию нелинейности колебания базилярной мембраны (Rhode, 1978). Экспериментально показано, что нелинейность амплитудной характеристики ба-

зилярной мембраны особо сильно выражена при малых и средних (до уровней входных сигналов порядка 80 дБ) уровнях и постепенно становится линейной при больших уровнях сигналов (Grandori, 1985). Кроме того, показано, что амплитудная характеристика базилярной мембраны нелинейна лишь в области частот, близких к характеристической, а на других, в частности низких, частотах амплитудная характеристика базилярной мембраны линейна во всем диапазоне воспринимаемых уровней сигналов. Иными словами, нелинейность базилярной мембраны оказалась частотно-зависимой.

Выяснилось также, что рейснерова мембрана всегда колеблется линейно (Rhode, 1978) и практически не обладает избирательностью, т. е. базилярная мембрана и рейснерова колеблются различно, и, следовательно, нельзя рассматривать улитковую перегородку как некоторую эквивалентную мембрану с одинаковыми граничными условиями в вестибулярном и тимпанальном каналах.

В связи с этим же вопросом большой интерес представляют данные, полученные при непосредственном измерении величины звукового давления в вестибулярном и тимпанальном каналах улитки (Dancer, Franke, 1980). Было показано, что амплитудные и фазовые характеристики давления в вестибулярном и тимпанальном каналах существенно различны: если в первом случае вышеупомянутые характеристики практически не изменяются вдоль улитки, и это говорит о том, что скорость распространения волны в вестибулярном канале постоянна и практически равна скорости распространения звука в воде, то в другом (тимпанальном) канале волна распространяется с очень сильным замедлением, градиенты распределения давления вдоль тимпанального канала, т. е. со стороны базилярной мембраны, значительно больше, чем вдоль вестибулярного канала.

Имеющиеся к настоящему времени факты позволяют сделать вывод о том, что во всех случаях, когда ухудшается частотная избирательность, уменьшается и нелинейность амплитудной характеристики, т. е. эти два явления каким-то образом взаимосвязаны.

Открытие активного механизма, участвующего в колебаниях базилярной мембраны, устраняет вышеупомянутое противоречие, связанное с возможностью одновременного существования в улитке и бегущей волны, и резонанса, поскольку в этом случае резонанс может возникать не за счет энергии, передаваемой бегущей волной, а в основном за счет энергии активного механизма, поступающей извне.

Ряд исследователей придерживаются мнения, что в формировании частотной избирательности главную роль играет базилярная мембрана, но она охвачена цепью положительной обратной связи, основными элементами которой являются механоэлектрические и электромеханические преобразователи (наружные волосковые клетки) с амплитудной характеристикой типа насыщения (Шупляков, 1984, 1987; Zwicker, 1986), активно раскачивающие базилярную мембрану. При этом предполагается, что сами электромеханические преобразователи частотной избирательностью не обладают. Рецепторами, воспринимающими колебания и передающими информацию в центральные отделы слуховой системы, являются внутренние волосковые клетки.

В пользу этой гипотезы выдвигаются следующие доводы: афферентные волокна отходят главным образом от внутренних волосковых клеток; к наружным волосковым клеткам в основном подходят эфферентные волокна (Warr, 1978; Guinan et al., 1983); наружные волосковые клетки одним своим концом приходятся на срединную (самую чувствительную, в радиальном направлении) часть базиллярной мембраны, другим — упираются в массивную текториальную мембрану; цилии наружных волосковых клеток расположены в виде достаточно жесткой на изгиб W-образной конструкции (Flock et al., 1977). Таким образом, любые изменения длины клетки под воздействием разности потенциалов, воздействующих на нее, будут приводить к смещениям и базиллярной мембраны. В структуре наружных волосковых клеток найдены актин и миозин,* необходимые компоненты любой сократительной системы (Flock, Cheung, 1977; Flock, 1980, 1983).

В последнее время получен ряд дополнительных свидетельств в пользу гипотезы об активном механическом раскачивании базиллярной мембраны наружными волосковыми клетками. Прежде всего в опытах на инкубированных в культуре наружных волосковых клетках морской свинки показано (Brownell, Bader et al., 1985; Ashmore, Brownell, 1986), что при внутриклеточной стимуляции происходит сокращение клетки синхронно с колебаниями тока по крайней мере до частот порядка 8 кГц. Раздражающие токи при этом устанавливались 100—200 пА. При амплитуде стимулирующего сигнала 75 мВ амплитуда колебательных сокращений клетки достигает на низких частотах порядка 2 мкм, а на частоте 5 кГц — 0.1 мкм. Эти величины много больше тех, которые необходимы для подтверждения гипотезы активного раскачивания базиллярной мембраны. Интересно отметить, что в аналогичных экспериментах, выполненных теми же авторами с внутренними волосковыми клетками, не было выявлено никаких сокращений.

Исследованиями влияния различных блокаторов актин-миозиновой системы на свойства суммарного потенциала действия показано, что перфузия перилимфы (со скоростью 2.5 мкл/мин) вместе с блокаторами актина — цитохалазином D и диметилсульфоксидом (DMSO) — в концентрациях 10^{-8} — 10^{-5} М подавляет суммарный потенциал действия, что говорит об участии актина в процессе генерации этого потенциала.

В заключение следует отметить, что к настоящему времени уже появились математические и физические модели гидромеханики улитки, включающие нелинейные и активные механизмы (Neely, Kim, 1986; Caenou et al., 1986, 1987; Zwicker, 1986; Шупляков и др., 1986, 1987).

Предусматривается, что в цепи положительной обратной связи этих моделей имеется звено с нелинейной амплитудной характеристикой типа насыщения. В таком случае с увеличением уровня вход-

* Миозин обнаружен не в цилиях, как предполагалось ранее, а в кутикулярной пластинке наружных волосковых клеток (Flock, 1983).

ных сигналов амплитуда колебания на всех частотах, кроме области резонанса, будет увеличиваться пропорционально, а в области резонанса — возрастать незначительно или совсем не возрастать. В результате общая избирательность цепи уменьшается с увеличением уровня сигналов. Введение нелинейного звена типа насыщения в цепь положительной обратной связи эквивалентно вполне естественному допущению, что энергетические ресурсы активного механизма, раскачивающего базилярную мембрану, ограничены.

При больших уровнях входных сигналов эти модели становятся мало избирательными, практически линейными, и в таких условиях они не отличаются от классических линейных моделей гидродинамики улитки (см. обзоры: Zwislocki, Kletsky, 1980; Шупляков, 1982; de Boer, 1983).

3.3.3. СТРОЕНИЕ СЛУХОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ

Общие сведения

Орган слуха млекопитающих — улитка внутреннего уха — претерпел длительную эволюцию, развиваясь, начиная с земноводных, из саккулярного отдела вестибулярного аппарата. В результате длительной эволюции (около 250 млн. лет — с середины девонского периода палеозойской эры, когда уже появились и развивались земноводные животные) у разных видов, семейств и отрядов млекопитающих общий план строения улитки оказался однотипным как по своей макро-, так и микроструктурной организации. ■

Изучению строения рецепторного аппарата улитки посвящено большое количество работ, в том числе более ранние капитальные монографии, созданные на основе техники светооптической микроскопии (Retzius, 1884; Held, 1904), и современные исследования, выполненные с использованием техники электронной (и, в частности, сканирующей) микроскопии. В основу настоящего описания строения органа Корти положены данные, приведенные в обзоре известного современного американского исследователя Дэвида Лима (Lim, 1986), который в течение многих лет занимался изучением морфологии ряда структурных образований кортиева органа с функциональной точки зрения, а также другие материалы симпозиума, посвященного вопросам структуры и функции слуховых рецепторов (Cellular mechanisms. . . , 1986). Схема строения рецепторного аппарата улитки представлена на рис. 69.

Характерная особенность органа слуха всех млекопитающих состоит в том, что собственно рецепторный аппарат представлен у них двумя группами рецепторных клеток — внутренними и наружными волосковых клеток, существенно различающихся по своим структурным и функциональным свойствам и тем самым по своей роли в процессе восприятия и преобразования механических (звуковых) колебаний, воздействующих на кортиев орган.

Вторая характерная черта в строении кортиева органа млекопитающих — выраженный продольный и радиальный градиент

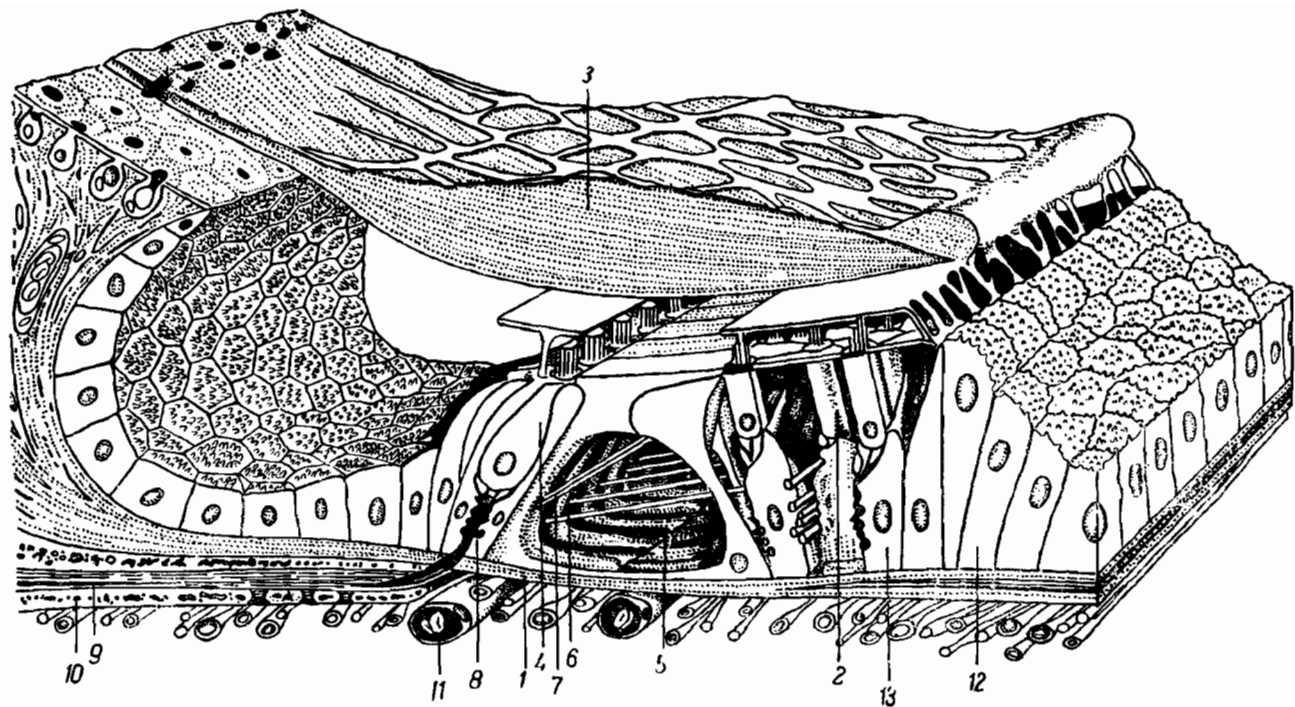


Рис. 69. Схематическое изображение органа Корти и прилежащих структур (по: Lim, 1980).

1 — базилярная мембрана, 2 — наружная волосковая клетка, 3 — текториальная мембрана, 4 — внутренняя волосковая клетка, 5 — туннель Корти, 6 — туннельный радиальный пучок нервных волокон, 7 — туннельный спиральный пучок нервных волокон, 8 — внутренний спиральный пучок, 9 — нервное волокно, 10 — спиральная костная пластинка, 11 — спиральный сосуд, 12 — клетка Гензена, 13 — клетка Дейтерса.

в структурных свойствах его элементов и, в частности, рецепторных клеток, что приводит к реализации закономерных функциональных различий как вдоль улитки (от ее основания к вершине), так и в радиальном направлении (от внутренних волосковых клеток к наружному ряду наружных волосковых клеток).

Дифференциация волосковых клеток на внутренние и наружные является сравнительно поздним эволюционным достижением: еще у многих рептилий, непосредственных предшественников млеко-

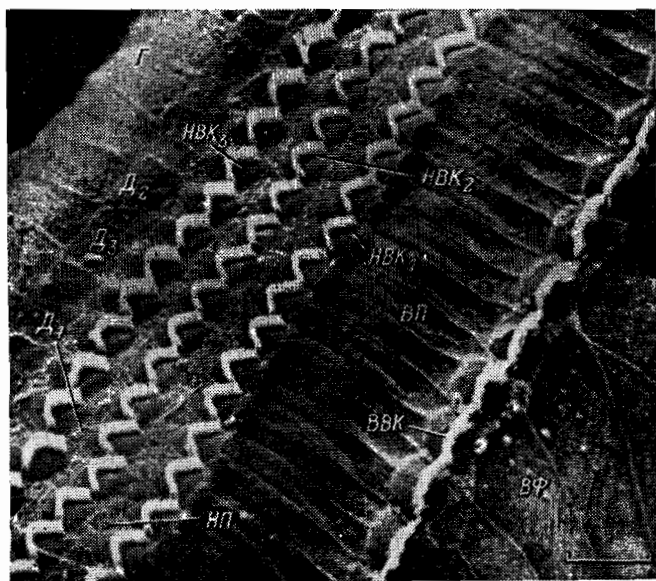


Рис. 70. Поверхность органа Корти шипиллы (по: Lim, 1986). Сканирующий электронный микроскоп.

Г — клетки Гензена; Д₁, Д₂, Д₃ — три ряда клеток Дейтера; НВК₁, НВК₂, НВК₃ — три ряда наружных волосковых клеток; НП, ВП — наружные и внутренние пилярические клетки соответственно; ВВК — внутренние волосковые клетки; ВФ — внутренние фаллгангиальные клетки. Масштаб (внизу, справа) 10 мкм.

питающих, рецепторные клетки однородны (Crawford, Fettiplace, 1980; Frishkoph, De Roisier, 1983). У млекопитающих на ранней стадии онтогенеза наружные волосковые клетки развиваются из округлых (подобных внутренним волосковым клеткам вестибулярного аппарата) в цилиндрические, полностью созревая позже внутренних волосковых клеток (Pujol, 1985). Интересно отметить, что у высших рептилий и птиц намечена дифференциация волосковых клеток в радиальном направлении на высокие (аналог внутренних волосковых клеток) и короткие (аналог наружных волосковых клеток) (Manley, 1981, 1987).

Характерно, что наружные волосковые клетки в 3—4 раза превосходят в числе внутренние волосковые клетки, что само по себе указывает на их важную роль.

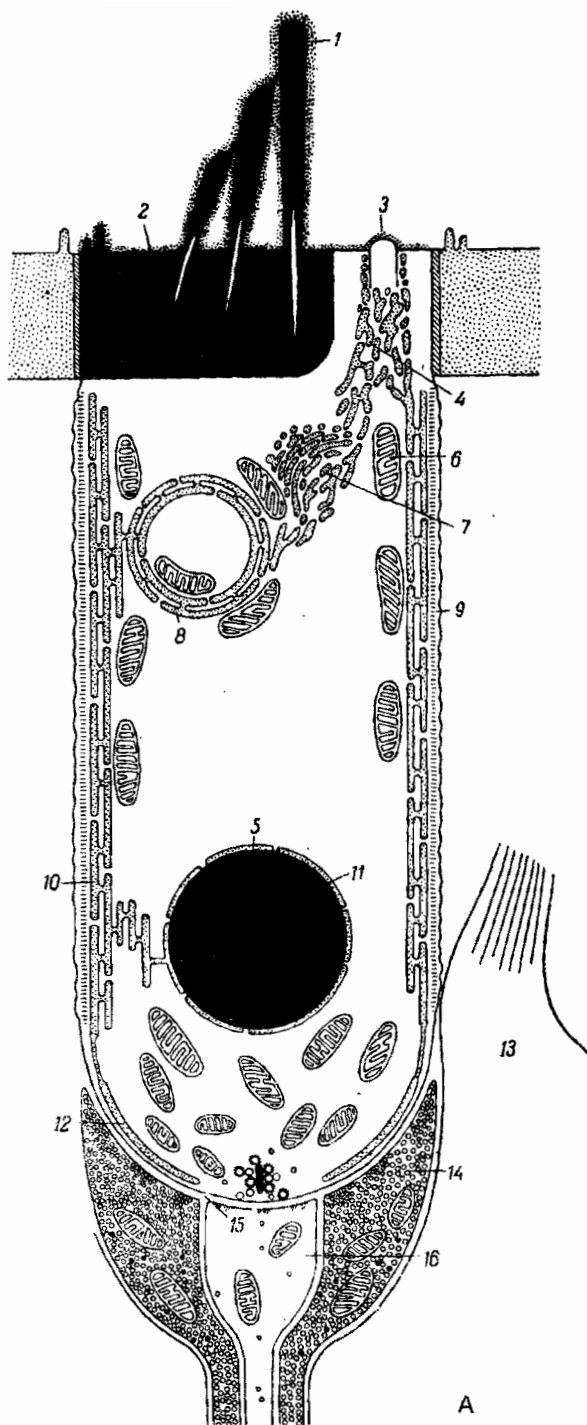
Внутренние и наружные волосковые клетки образуют ряды, вытянутые вдоль улитки, которые поддерживаются опорными клетками разного вида (рис. 70). Поверхности всех этих клеток образуют своеобразную мозаичную плоскость, называемую ретикулярной пластинкой. Внутренние волосковые клетки расположены около края костной спиральной пластинки (рис. 69), где амплитуда колебания базиллярной мембраны, на которой расположен кортиев орган, должна быть минимальна. В отличие от них наружные волосковые клетки расположены в области, где можно ожидать большей амплитуды колебания базиллярной мембраны. При этом третий (наружный) ряд наружных волосковых клеток, по всей вероятности, подвергается более сильным колебаниям, чем первый ряд.

Целлюлярная организация

Наружные волосковые клетки. Тело наружной волосковой клетки имеет вытянутую цилиндрическую форму, ядро клетки расположено в ее нижней трети (рис. 71). У большинства млекопитающих наружные волосковые клетки расположены в 3 ряда (рис. 70), у человека — в 3 ряда в базальной части кортиева органа и в 4—5 рядов в его апикальной части (Bredberg, 1968). Диаметр тела клетки составляет 7—8 мкм, высота клетки постепенно возрастает в продольном направлении (от базальной части улитки к апикальной), а также в радиальном — от первого внутреннего ряда наружных волосковых клеток к их наружному ряду (рис. 72). Изменение высоты клеток в радиальном направлении особенно резко выражено в апикальной области кортиева органа, где угол между поверхностью рецепторных клеток и базиллярной мембраной максимален (рис. 72). Апикальная поверхность наружных волосковых клеток имеет овальную форму в базальном завитке и постепенно становится круглой (сердцевидной) в апикальном завитке.

Наружные волосковые клетки с медиальной стороны окружены головками наружных пиларических клеток, сбоку — фалангами внутренних пиларических клеток (только в первом ряду) и фалангами клеток Дейтерса с медиальной и латеральной сторон во втором и третьем рядах (рис. 70). Фаланги клеток Дейтерса третьего ряда имеют щитовидную форму, фаланги клеток первого и второго рядов имеют форму гири, поскольку они зажаты между волосковыми клетками. На ранних стадиях развития эти опорные клетки имеют большое число высоких микровилл, соединенных с развивающейся текториальной мембраной. В процессе созревания органа Корти эти микровиллы становятся редкими (Lim, Anniko, 1985).

Роль значительной части опорных клеток не ясна. Однако относительно внутренних и наружных пиларических клеток, которые буквально образуют столбы, опоры, окружающие туннель Корти (рис. 69), общепринято считать, что они обеспечивают жесткую опору в радиальном направлении. Клетки Дейтерса (наружные фалангиальные клетки) обеспечивают поддержку в продольном направлении, поскольку их отростки расположены на расстоянии одной-двух клеток



в продольном направлении. Существуют данные о тесной связи (как морфологической, так и электрической) фалангиальных клеток с рецепторными волосковыми клетками — предположительно за счет щелевых контактов их отростков с рецепторными клетками (Santos-Sacchi, Dallos, 1983). Высказывается также предположение о буферной роли некоторых опорных клеток (подобно глиальным клеткам мозга) в поддержании химического и, в частности, ионного баланса межклеточной среды, окружающей рецепторные клетки (Oesterle, Dallos, 1986).

Тело наружной волосковой клетки включает кутикулярную пластинку (в которую погружены стереоцилии), базальное тельце, тельце Гензена, тельце Ретциуса и специализированную эндоплазматическую сеть — такую как субповерхностная и субсинаптическая цистерны. Самая верхняя часть волосковой клетки представляет собой плотную кутикулярную пластинку, в которую погружены корешки волосков (стереоцилий). Данные для волосковых клеток различных представителей позвоночных животных показывают, что кутикулярная пластинка образована сетью пересекающихся актиновых нитей (филаментов), она содержит также миозин, фимбрин и тубулин. Филаменты этой сети прикрепляются к внутренним листкам плазмолеммы, а также к филаментам корешков стереоцилий,



Рис. 71. Строение наружной волосковой клетки (по: Lim, 1986).

А — общая схема, **Б** — электронные микрофотографии наружного края клетки. 1 — чувствительные волоски (стереоцилии), 2 — кутикулярная пластинка, 3 — рудиментарный киноцилий, 4 — апикальная цистерна, 5 — наружная мембрана ядра, 6 — митохондрия, 7 — аппарат Гольджи, 8 — тельце Гензена, 9 — субплазматическая мембрана, 10 — субповерхностная цистерна, 11 — ядро, 12 — субсинаптическая цистерна, 13 — клетка Дейтерса, 14 — эфферентное нервное окончание, 15 — синаптическая палочка, 16 — афферентное нервное окончание, 17 — плазмолемма, 18 — клеточная мембрана. Стрелки на **Б** отмечают боковые связи субплазматической мембраны и плазмолеммы. Масштаб (внизу) 0.32 мкм.

как бы закрепляя последние. Такая организация может обеспечить жесткую фиксацию корешков стереоцилий (см. обзор: Lim, 1986).

Тело волосковой клетки содержит хорошо развитую сеть тубуловезикулярной системы. В литературе высказывается предположение (Furness, Naskrey, 1987), что микротубулярный аппарат может быть связан с рядом функций: опорной, контрактильной и транспортной. По данным этих авторов, в апикальной области внутренних волосковых клеток этот микротубулярный аппарат развит сильнее,

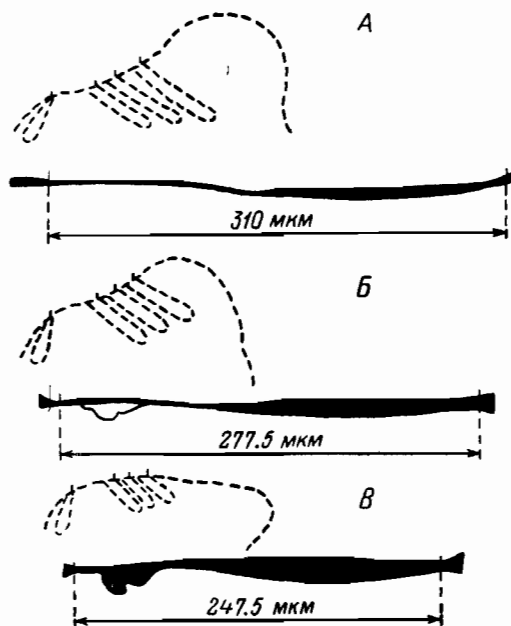


Рис. 72. Изменение угла между поверхностью органа Корти и базилярной мембраной в продольном направлении (по: Lim, 1980).

А, Б, В — апикальный, средний и базальный завитки улитки шиншиллы.

чем в апикальной области наружных волосковых клеток, однако в другой работе (Lim, 1986) отмечается большее развитие эндоплазматической сети в наружных волосковых клетках по сравнению с внутренними. Не исключено также участие микротубулярного аппарата в формировании нейротрансмиттеров (Lim, 1986). С функциональной точки зрения, существенной представляется геометрически упорядоченная организация фибрилл, образующих тубулярную систему (рис. 71, Б).

Субповерхностная цистерна (рис. 71, 10) образована пластинчатой эндоплазматической сетью, полностью окружающей плазмолемму. Структура цистерны сильно варьирует у разных видов животных и даже у разных волосковых клеток одного и того же животного. Кроме того, наблюдаются локальные различия в пределах одной и той же клетки (уплощенная или тубулярная структура, с различной

ориентацией относительно продольной оси клетки). Субповерхностная цистерна соединяется с тельцем Гензена (рис. 71, 8), с мембраной ядра (рис. 71, 11) и субсинаптической цистерной (рис. 71, 12). У ряда млекопитающих описана также апикальная цистерна (рис. 71, 4). С функциональной точки зрения, представляется существенной внутренняя связь структур, входящих в систему цистерн: апикальной, субповерхностной, субсинаптической цистерн, тельца Гензена, а также клеточного ядра (рис. 71).

Тельце Гензена представляет собой округлое образование, расположенное в субкутикулярной области (рис. 71, 8). Предположительно оно является модификацией эндоплазматической сети или аппарата Гольджи. Число пластинок тельца Гензена (а также субповерхностной цистерны) увеличивается при звуковой стимуляции, при акустической травме и экспериментальной гидрорсии; предполагается, что эти структуры активно участвуют в метаболизме клетки, в частности — в синтезе белка, фосфолипидов и глюкозы, причем увеличение пластинчатых образований может быть проявлением повышенной активности (Lim, 1986).

Субповерхностная цистерна волосковых клеток сходна с саркоплазматической сетью скелетной мышцы. Поскольку она соединяется с субсинаптической цистерной, которая находится под эфферентным контролем (рис. 71, 12, 14), и поскольку ацетилхолин (предполагаемый медиатор эфферентных нервных окончаний на волосковой клетке) влияет на контрактильную активность наружной волосковой клетки (Brownell, 1983), высказывается предположение (Lim, 1986), что субповерхностная цистерна подобно саркоплазматической сети опосредует связь (или ее прекращение) между процессами возбуждения и сокращения путем связывания или высвобождения ионов кальция.

Апикальная цистерна (рис. 71, 4) соединяется с субповерхностной цистерной, аппаратом Гольджи и тельцем Гензена. Ее роль точно не установлена, но предполагается, что она может быть связана, в частности, с образованием гликопротеинового комплекса (glycosalyx), соединяющего волоски в цилиарных образованиях (Lim, 1986).

Отмечается также, что в подъядерной области волосковой клетки хорошо выражена обширная сеть тубовезикулярной цистерны, которая, возможно, представляет собой интегративную часть системы эндоплазматической сети и связана с образованием или регуляцией нейротрансмиттерных везикул.

В теле волосковой клетки имеется большое число округлых цитоплазматических везикул; диаметр везикул у шиншиллы составляет от 3.5 до 100 нм. Некоторые из этих везикул рассматриваются как нейротрансмиттерные, а некоторые крупные везикулы — как пиноцитозные (Lim, 1986). Поскольку везикулы часто сливаются с плазмолеммой и, кроме того, принимают участие в поглощении белка, они, по-видимому, имеют пиноцитозную природу. Возможно также, что они принимают участие в циклическом процессе, направленном на поддержание постоянства общей поверхности клетки, предотвращая увеличение поверхности мембраны за счет постоянного слияния

нейротрансмиттерных везикул. Такой процесс является интегративной частью клеточного гомеостаза, необходимой для функционирования клетки. Предполагается, что везикулы могут быть производными тубовезикулярной системы.

Интересно отметить, что везикулярная активность (эндо- и экзоцитоз) резко повышается в волосковых клетках под влиянием трав-

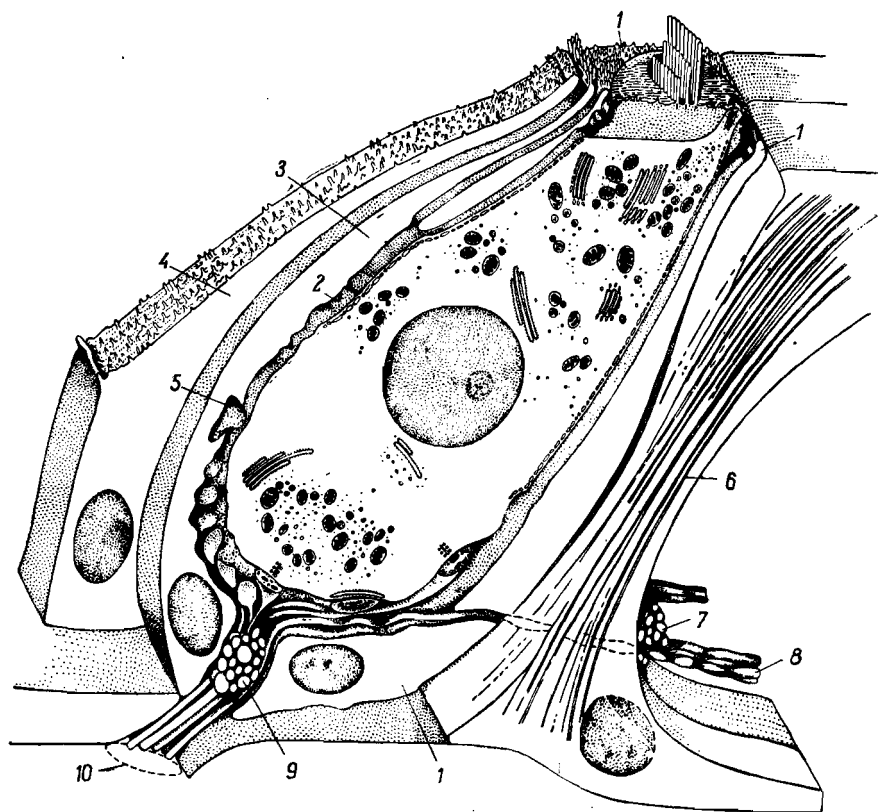


Рис. 73. Схема строения внутренней волосковой клетки (по: Lim, 1986).

1 — внутренняя фалангиальная клетка, 2 — субповерхностная цистерна, 3 — пограничная клетка, 4 — клетка внутренней борозды, 5 — нервное окончание, 6 — внутренняя пирамидальная клетка, 7 — спиральный туннельный пучок нервных волокон, 8 — радиальный туннельный пучок нервных волокон, 9 — внутренний спиральный пучок, 10 — habenula perforata.

мирующего шума или канамициновой интоксикации, а также у диссоциированных волосковых клеток (см. обзор: Lim, 1986). Характерно, что активный транспорт пероксидазы хрена с помощью пиноцитозных везикул в наружных и внутренних волосковых клетках идет в направлении от области, граничащей с нервными окончаниями, к субкутикулярному пространству, где пероксидаза аккумулируется

в лизосомах. Поглощение пероксидазы и, следовательно, уровень активности мембраны у внутренних волосковых клеток интенсивнее, чем у наружных. Поскольку значительная часть пероксидазы, связанной с мембраной, транспортируется в апикальную зону волосковой клетки и появляется в комплексе аппарата Гольджи, предполагается, что последний принимает участие в производстве нейротрансмиттера, а также в денатурации переваренных чужеродных частиц через лизосомную систему.

Митохондрии в наружных волосковых клетках многочисленны и в основном представлены двумя группами: надъядерные митохондрии тесно связаны с субповерхностной цистерной, тельцем Гензена и апикальной цистерной, в то время как подъядерные митохондрии (или тельце Ретциуса) скапливаются на небольшом пространстве между ядром и нервными окончаниями (рис. 71) — у большинства млекопитающих (но не у летучих мышей и песчанок). При выраженной группе подъядерных митохондрий наблюдается определенная упорядоченность в их расположении: вблизи ядра митохондрии крупнее, чем вблизи нервных окончаний. Высказывается предположение (Lim, 1986), что размер митохондрии прямо связан с уровнем ее энергетического запаса.

Внутренние волосковые клетки. По своей форме они резко отличаются от наружных. Тело внутренней волосковой клетки имеет несколько вытянутую кувшинообразную форму, ядро клетки расположено в ее средней части (рис. 73). Диаметр клетки в ее широкой части составляет около 10 мкм, высота клетки достигает 30 мкм в третьем завитке улитки морской свинки, что примерно вдвое меньше, чем высота наружной волосковой клетки (Dallos, 1985).

Структура кутикулярной пластинки идентична структуре, свойственной наружной волосковой клетке, хотя для шиншиллы было обнаружено наличие стриарных телец исключительно только во внутренних волосковых клетках (см. обзор: Lim, 1986). Верхняя часть внутренней волосковой клетки содержит хорошо развитую сеть тубовезикулярной системы и многочисленные аппараты Гольджи (рис. 73). В подъядерной области везикулы (как с оболочкой, так и без оболочки) многочисленны, субповерхностная цистерна развита слабо, а субсинаптические цистерны, как правило, вообще не видны (рис. 73). Синаптические тельца чаще наблюдаются во внутренних волосковых клетках, чем в наружных. Микротубулярный аппарат присутствует в апикальной и базальной областях внутренней волосковой клетки. Возможно, он участвует в транспортировке везикул. Митохондрии, как и в наружных волосковых клетках, представлены двумя группами: в надъядерной и подъядерной областях (рис. 73). Надъядерные митохондрии рассеяны в цитоплазме, в то время как немногочисленные подъядерные митохондрии группируются около ядра. Закономерного распределения этих митохондрий по размеру (как это имеет место в наружных волосковых клетках) не наблюдается (Lim, 1986).

Организация аппарата стереоцилий волосковых клеток улитки млекопитающих является уникальной и описана в многочисленных работах (см. обзор: Lim, 1986). На апикальной поверхности наружных волосковых клеток конструкция, образуемая волосками (цилиями), имеет W- или V-образную форму (рис. 74), ее

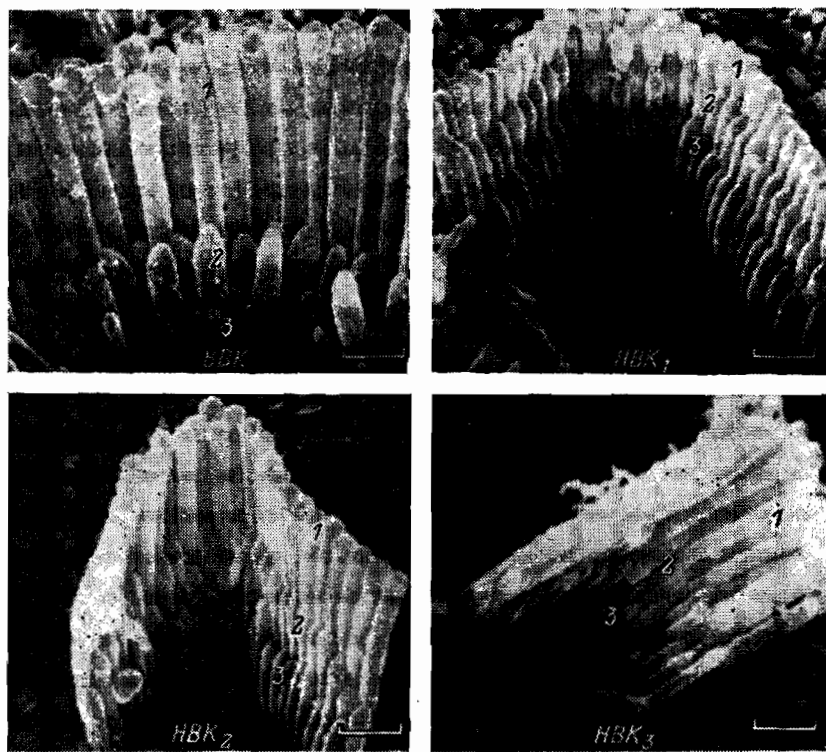


Рис. 74. Ступенчатая организация цилиарных аппаратов внутренней (ВВК) и трех рядов наружных (НВК) волосковых клеток базального завитка улитки шиншиллы (по: Lim, 1986).

1—3 — ряды волосков разной высоты. Масштаб — 1 мкм.

вершина обращена к базальному тельцу, представляющему собой рудимент киноцилии. В базальном завитке улитки угол W-образной формации больше (около 120°), в апикальном завитке — меньше (около 60°). Стереоцилии внутренних волосковых клеток образуют такую растянутую форму W, что практически имеют вид линии, вытянутой вдоль улитки (рис. 72). На каждой волосковой клетке волоски расположены ступенчато в 3—4 ряда, причем на внутренних волосковых клетках волоски самого высокого ряда значительно выше и больше в диаметре, чем на наружных волосковых клетках (рис. 74).

Волоски самого высокого ряда наружных волосковых клеток имеют коническую форму с тупыми кончиками, которые плотно входят в нижнюю поверхность гомогенного слоя текториальной мембраны. Волоски второго ряда также имеют коническую форму, но их головки часто бывают заостренными (рис. 74). Эти заостренные головки часто соединяются с телами высоких волосков с помощью концевых тяжей-связок. Такие соединения наблюдаются между телами стереоцилий одного и того же ряда, а также между стереоцилиями соседних клеток — как внутренних, так и наружных в соседних рядах. Отмечается, что иногда цилии двух самых высоких рядов оказываются склеенными воедино, вероятно благодаря боковым соединениям, что объясняет связанное движение стереоцилий как единого образования. Высказывается предположение, что связи между стереоцилиями могут быть существенными для процесса механоэлектрического преобразования, а также для самого способа воздействия стимула на стереоцилии (Flock, Strelieff, 1984; Osborne et al., 1984; Hackney, Furness, 1986). Прямое измерение жесткости цилиарного аппарата (Strelieff, Flock, 1984) показало, что наклон волосков в сторону базального тельца более ограничен, чем наклон в противоположную сторону. Эта асимметрия может быть обусловлена ступенчатым строением цилиарного аппарата и системой межцилиарных соединений. Нельзя, однако, игнорировать возможность образования межцилиарных связей-тяжей за счет самой процедуры, используемой для электронной микроскопии.

Верхушки наиболее высоких стереоцилий наружных волосковых клеток нередко бывают покрыты аморфным веществом, что рассматривается как указание на прочную связь стереоцилий наружных волосковых клеток с нижним, аморфным слоем текториальной мембраны. Другим указанием на жесткую связь наиболее высоких стереоцилий наружных волосковых клеток с текториальной мембраной являются неоднократно описанные отпечатки цилиарной формации в виде W на текториальной мембране. Эти отпечатки сохраняются в течение нескольких месяцев даже после полного разрушения рецепторных клеток в результате акустической травмы или действия ототоксических препаратов. В отличие от наружных волосковых клеток отпечатки волосков внутренних волосковых клеток на текториальной мембране вообще не наблюдаются у некоторых грызунов (морские свинки, шиншиллы), однако описаны для базального завитка улитки крысы, кошки, обезьяны и человека (см. обзор: Lim, 1986). Возможно, что эти данные указывают на становление связи стереоцилий внутренних волосковых клеток с текториальной мембраной на данной стадии эволюции.

Таким образом, нельзя исключить возможность жесткой связи цилиарного аппарата внутренних волосковых клеток с текториальной мембраной в базальном завитке улитки. В пользу такого заключения свидетельствуют также отдельные описания аморфной субстанции на вершинах высоких стереоцилий внутренних волосковых клеток и на нижней поверхности (полоска Гензена) соответствующего им участка текториальной мембраны в базальном завитке

улитки шиншиллы. Приведенные данные могут, по-видимому, указывать на отличительную особенность цилиарно-текториального соединения внутренних волосковых клеток именно базального завитка, в отличие от среднего и апикального, где стереоцилии внутренних волосковых клеток стоят свободно или по крайней мере не имеют жесткой связи с текториальной мембраной. Однако и в этих завитках нельзя исключить возможности касания стереоцилий внутренних волосковых клеток и текториальной мембраны при действии механических колебаний.

Диаметр самых высоких волосков внутренних волосковых клеток вблизи вершины достигает 0.5 мкм, диаметр волосков второго ряда может быть даже больше, до 0.6 мкм, в то время как диаметр волосков самого нижнего ряда значительно меньше (рис. 74). В области «шейки» диаметр волосков внутренних волосковых клеток составляет около 0.18 мкм. У наружных волосковых клеток стереоцилии всех рядов имеют примерно одинаковый диаметр, около 0.2—0.25 мкм вблизи вершины. Диаметр стереоцилий практически остается постоянным вдоль всего органа Корти.

Число стереоцилий, приходящихся на одну волосковую клетку, возрастает от вершины улитки к ее основанию, однако в различной степени у разных животных (Lim, 1986). Так, у мыши в низкочастотной (апи-

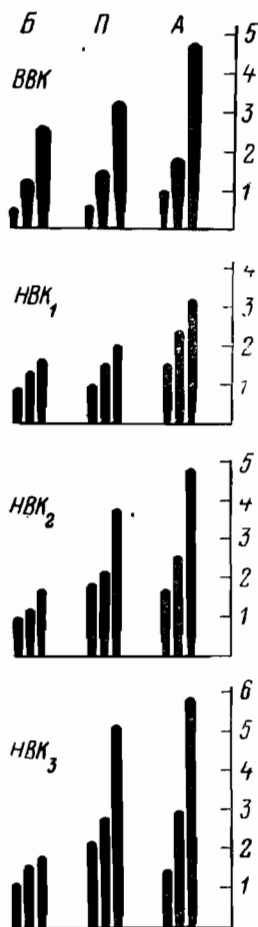


Рис. 75. Изменение высоты стереоцилий внутренних (BVK) и наружных (HBK) волосковых клеток шиншиллы в радиальном и продольном направлениях, схема (по: Lim, 1980).

Б — базальная область улитки, А — апикальная область, П — промежуточная между ними область; HBK₁, HBK₂, HBK₃ — три ряда HBK от внутреннего (HBK₁) к наружному (HBK₃). По вертикали — высота стереоцилий, мкм.

кальной) области улитки приходится 39 стереоцилий на одну внутреннюю волосковую клетку, по сравнению с 58 в базальной области. У человека число волосков на наружной волосковой клетке составляет 50 и 120 для апикального и базального завитков соответственно. У шиншиллы эти различия слабо выражены для внутренних и первого ряда наружных волосковых клеток, но значительно выражены для второго и третьего рядов наружных волосковых клеток. У кур также наблюдаются изменения числа стереоцилий от 50 в низкочастотной области и до 300 в высокочастотной.

Высота стереоцилий изменяется существенно вдоль улитки, возрастая в несколько раз в направлении от основания улитки к ее вершине, причем наиболее резко для наружных рядов наружных волосковых клеток (рис. 75). Интересно отметить, что у волосковых клеток улитки аллигаторной ящерицы высота свободно стоящих стереоцилий (в базальной низкочастотной области) достигает 12—30 мкм, однако составляет 5—9 мкм в апикальной, более высокочастотной области, где стереоцилии покрыты текториальной мембраной (Mulroy, цит. по: Frishkopf, De Roisier, 1983). У кошки высота самых высоких стереоцилий внутренних волосковых клеток в резонансной области около 38 кГц составляет 2.3 мкм, а в области 0.175 кГц — 7.1 мкм (Liberman, 1982, цит. по: Frishkopf, De Roisier, 1983). По мнению этих авторов, такое соотношение высоты волосков само по себе недостаточно для реальной тонопической организации улитки у кошки. Наряду с этим фактором существенными для микромеханики волосковых клеток могут быть и другие: число стереоцилий, размеры и архитектура цилиарного аппарата, система цилиарных связей, угол наклона ретикулярной пластинки.

Цилиарный аппарат имеет хорошо выраженную фибриллярную структуру (рис. 76). У ящериц каждая стереоцилия содержит несколько тысяч фибрилл, у птиц — несколько сот (Tilney, Tilney, 1986). Каждая фибрилла представляет собой актиновый филамент.

В области «шейки» стереоцилии у птиц и ящериц число филаментов уменьшается до 20, так что только идущие в центре стереоцилии проходят через шейку в кутикулярную пластинку, образуя корешок стереоцилии. У млекопитающих в центральной области шейки наблюдается уплотнение актиновых филаментов, причем остается неясным, являются ли эти филаменты продолжением центральных филаментов стереоцилии и соединяются ли они с филаментами корешка (Tilney, Tilney, 1986).

Между отдельными филаментами стереоцилии наблюдаются выраженные поперечные связи, что придает стереоцилии жесткость. Поперечные мостики соединяют филаменты и с клеточной мембраной, окружающей стереоцилию. Утрата стереоцилиями жесткости в результате звуковой травмы сопровождается исчезновением поперечных мостиков между соседними актиновыми филаментами самых высоких стереоцилий. В процессе онтогенеза увеличиваются длина и толщина стереоцилий, а также число актиновых филаментов в них (Tilney, Tilney, 1986).

Пространство между текториальной мембраной и ретикулярной пластинкой, в котором находятся стереоцилии, по-видимому, сообщается с эндолимфой в своей латеральной части, где край текториальной мембраны соединяется с цилиарным аппаратом наружного ряда наружных волосковых клеток (в базальном завитке) или с фалангами клеток Дейтерса третьего ряда (в апикальном завитке). Судя по морфологическим описаниям, эти соединения, идущие вдоль кортиева органа, оставляют свободные участки, что дает возможность заполнения субтекториального пространства эндолимфой; таким образом, можно заключить, что апикальная поверхность волосковых

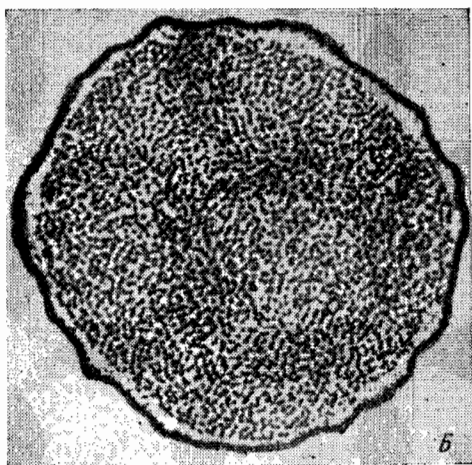


Рис. 76. Фибриллярная структура стереоцилий ящерицы (по: Tilney, Tilney, 1986).

А — продольный разрез через верхушку стереоцилии. Стрелки отмечают периодические полосы, идущие в поперечном направлении по отношению к актиновым филаментам. Б — поперечный разрез через стереоцилию. $\times 112\ 000$.

клеток вместе с их цилиарным аппаратом находится в среде с высоким содержанием ионов калия (Lim, 1986). Однако в отдельных публикациях приводятся данные, свидетельствующие об отсутствии соединения субтекториального пространства со средней лестницей улитки, заполненной эндолимфой (Runhaar, Manley, 1987).

Синаптическая организация

Внутренние и наружные волосковые клетки имеют резко различную синаптическую организацию. Около 90—95 % афферентных волокон, представляющих собой дендриты клеток биполярных нейронов спирального ганглия, образуют синаптические контакты с внутренними волосковыми клетками, и лишь около 5—7 % афферентных волокон связаны с наружными волосковыми клетками.

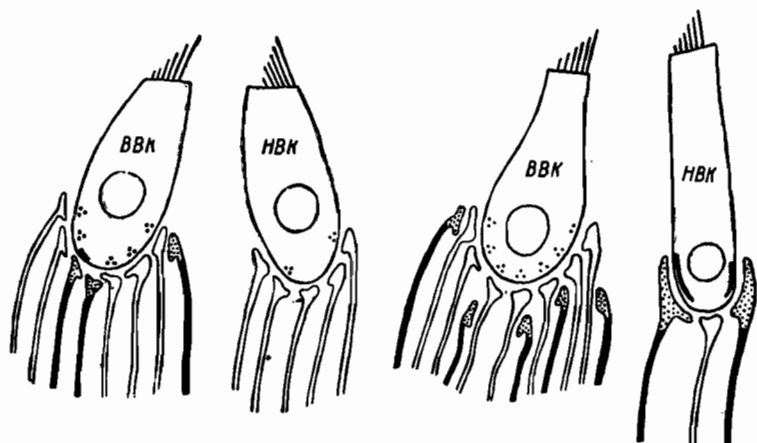


Рис. 77. Изменение иннервации внутренних (ВВК) и наружных (НВК) волосковых клеток в процессе онтогенетического развития (по: Pujol et al., 1980).

Слева — ранняя стадия (начало слуховой функции), справа — более поздняя стадия (полностью сформированная слуховая функция). Светлые окончания — афферентные, темные — эфферентные.

При этом от одной внутренней волосковой клетки отходит 10—20 афферентных волокон, в то время как на одну наружную волосковую клетку приходится всего 1—2 афферентных синаптических окончания (Sproendlin, 1968, 1969).

Внутренние волосковые клетки, имеющие многочисленные синаптические контакты с афферентными волокнами, обычно обнаруживают специализированные пресинаптические образования в теле клетки напротив синаптической щели — синаптические тельца и скопления везикул. Эфферентные синаптические окончания, образованные волокнами оливо-кохлеарного пути, контактируют у взрослых животных почти исключительно с афферентными дендритами, не имея контакта с телом клетки. Однако на ранней стадии онтогенетического развития эфферентные нервные окончания образуют синаптические контакты также и с телом внутренней волосковой

клетки (рис. 77). Эфферентные окончания содержат синаптические везикулы, функцию которых связывают с выделением химического медиатора.

Наружные волосковые клетки в отличие от внутренних у взрослых животных образуют синаптические контакты главным образом с эфферентными окончаниями, которые занимают основную часть базальной поверхности клетки, образующей синаптические контакты. Афферентные синапсы занимают лишь небольшую часть этой поверхности. Как правило, эфферентные окончания представлены 1—2 крупными синапсами, содержащими синаптические везикулы. В теле клетки им противостоят характерные постсинаптические структуры в виде синаптических цистерн. Афферентные синапсы на наружных волосковых клетках представлены 1—2 маленькими дендритными окончаниями, против которых, однако, в соответствующих участках тела клетки не наблюдаются обычные пресинаптические структуры в виде синаптических телец или везикул (Pujol et al., 1980).

Синаптическая организация наружных волосковых клеток претерпевает резкие изменения в процессе онтогенетического развития. На ранней стадии они имеют синаптические контакты только с афферентными волокнами, которые занимают всю базальную поверхность клетки. При этом в теле клетки отчетливо видны пресинаптические структуры, которые, однако, становятся редкими на последующей стадии развития, когда появляются первые эфферентные синапсы, контактирующие с афферентными дендритами. Затем число эфферентных синапсов возрастает, конкурируя с афферентными за поверхность контакта с клеточной мембраной. При этом, или чуть раньше, в теле клетки формируются постсинаптические структуры в виде цистерн эндоплазматической сети. Эта стадия предшествует зрелой, которая отражена на рис. 71 и 77. Описанное развитие наружных волосковых клеток более выражено в базальной области улитки, чем в апикальной (Pujol, 1987). Как было показано, после изолированной перерезки волокон эфферентного оливо-кохлеарного пути на ранней стадии, до установления ими синаптических контактов с наружными волосковыми клетками эфферентные синапсы на этих клетках не развиваются, и у взрослых животных наружные волосковые клетки оказываются окруженными только афферентными дендритами. При этом сами наружные волосковые клетки достигают в процессе развития своей характерной удлинённой формы и внутриклеточной организации; иногда даже наблюдается формирование постсинаптических цистерн, «ошибочно» противостоящих афферентным дендритам (Pujol, 1985).

Таким образом, основное направление в развитии синаптической организации наружных волосковых клеток состоит в формировании мощной системы эфферентного контроля за счет значительной редукции афферентной системы. Описанные морфологические изменения, по-видимому, отражают также направление изменения функциональной роли наружных волосковых клеток, а именно — переход от чисто сенсорной функции к регуляторной (см. раздел 3.3.4).

Возможным медиатором в афферентных синапсах предположительно считается L-глутамат (производное аминокислоты глутамина), хотя оценка роли глутамата в качестве медиатора до сих пор не была проведена в соответствии со всеми необходимыми критериями оценки медиаторной функции того или иного вещества (см. обзор: Klinke, 1986). Было показано, что внутриулитковое введение глутамата в достаточно высокой концентрации (около $2 \cdot 10^{-3}$ М) активирует волокна слухового нерва, но не влияет на микрофонные потенциалы улитки (суммарно отражающие переменный рецепторный потенциал волосковых клеток) даже при концентрации, в 5 раз более высокой. Влияние специфических антагонистов глутамата на эти эффекты не было исследовано. Кроме того, не удалось достоверно показать увеличение содержания глутамата в перилимфе улитки после звуковой стимуляции. Тем не менее в литературе, по-видимому, нет данных, исключающих глутамат как возможный медиатор в афферентных синапсах волосковых клеток улитки. В пользу предположения о нейромедиаторной функции глутамата косвенно говорят также исследования, проведенные на системах, эволюционно связанных со слуховой — на рецепторном аппарате вестибулярной системы земноводных и боковой линии рыб (см. обзор: Klinke, 1986).

Следует также отметить, что химическая передача в афферентных синапсах на внутренних и наружных волосковых клетках может оказаться различной. Об этом свидетельствует различная чувствительность этих синапсов к кратковременному отравлению улитки каиновой кислотой: афферентные дендриты, связанные с внутренними волосковыми клетками, при этом набухают, в то время как афферентные дендриты на наружных волосковых клетках не изменяются (Pujol, 1985; Klinke, 1986). Тем не менее на основании тщательного рассмотрения большого числа данных целый ряд биологически активных соединений (глицин, катехоламины, гамма-аминомасляная кислота, 5-гидрокситриптамин, ацетилхолин) в настоящее время убедительно исключается как возможные нейромедиаторы в афферентных синапсах волосковых клеток (Klinke, 1986).

Медиаторами в эфферентных синапсах, по-видимому, являются два различных вещества — ацетилхолин и гамма-аминомасляная кислота (см. обзор: Klinke, 1986). Роль ацетилхолина как медиатора достаточно убедительно подтверждается рядом фактов. Так, было показано наличие холин-ацетил-трансферазы (фермент, необходимый для синтеза ацетилхолина) в улитке и эфферентных волокнах. Ацетилхолинэстераза в большом количестве также присутствует в области окончания эфферентных синапсов (Винников, Титова, 1961). При введении ацетилхолина в тимпанальную лестницу улитки (в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ М и выше), как и при стимуляции оливо-кохлеарного пучка, подавляется активность слуховых волокон, вызванная звуковой стимуляцией вблизи характеристической частоты; при этом введение ацетилхолина, как и стимуляция оливо-кохлеарного пучка, не влияет на спонтанную активность волокна. Физостигмин (ингибитор холинэстеразы) потенцирует эффект эфферентной стимуляции. Таким образом, на основании этих (и ряда других) данных, можно

с большой вероятностью считать ацетилхолин медиатором эфферентных связей в улитке.

Участие второго медиатора — гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК) в передаче эфферентных влияний на волосковые клетки улитки предполагается на основании следующих данных (см. обзор: Klinke, 1986). Показано повышенное поглощение ГАМК у основания наружных волосковых клеток, а также ее скопление в эфферентных терминалях. Кроме того, бикукулин, который является антагонистом ГАМК, частично блокирует эффект стимуляции перекрестного оливокохлеарного пучка. Наконец, исследование иммунореактивности по ГДК (глутамат-декарбоксилаза, GAD, фермент, с помощью которого из глутаминовой кислоты образуется ГАМК) показало, что часть эфферентных волокон, но далеко не все, обнаруживает специфическую ГДК-реактивность, в особенности волокна, пересекающие туннель Корти, т. е. идущие к наружным волосковым клеткам, и волокна наружного спирального пучка, т. е. волокна, проходящие под наружными волосковыми клетками.

В соответствии с предположением о существовании двух различных медиаторов в эфферентных синапсах можно предполагать функциональное разделение эфферентной системы органа Корти на возбуждающую и тормозящую. К настоящему времени остается неясным соотношение пространственного распределения холинэргических и ГАМК-эргических эфферентных синаптических окончаний в области внутренних и наружных волосковых клеток в разных завитках улитки. Кроме того, дополнительная сложность состоит в том, что некоторые другие биологически активные соединения (например, энкефалины, входящие в группу опиатных белков) также присутствуют в эфферентных окончаниях и пока не могут быть исключены как возможные нейромедиаторы.

3.3.4. ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ

Среды улитки

Как известно, вестибулярная и тимпанальная лестницы улитки, соединяющиеся у ее вершины с помощью маленького отверстия (геликотремы), заполнены перилимфой, которая по своему ионному составу близка к плазме крови и межклеточной среде, отличаясь от них лишь более высоким содержанием белка (см. обзоры: Радинова, 1966; Anniko, Wroblewski, 1986). Перилимфатическое пространство улитки соединяется с перилимфатическим пространством преддверия. Замена перилимфы физиологическим раствором Рингера не вызывает изменений электрических ответов улитки.

Средняя лестница (улитковый канал), отделяемая от двух других лестниц базилярной и рейснеровой мембранами (рис. 69), заполнена вязкой эндолимфой, резко отличающейся по своему составу от перилимфы (табл. 1). Ионный состав эндолимфы близок к ионному составу внутриклеточной среды. Если субтекториальное пространство, в котором находятся апикальные поверхности рецепторных

клеток и стереоцилии, сообщается со средней лестницей, то оно также заполнено эндолимфой. В таком случае рецепторная поверхность волосковых клеток находится в среде с высоким содержанием ионов калия и низким содержанием ионов натрия. Эндолимфа, заполняющая среднюю лестницу, соединяется через специальный ка-

Т а б л и ц а 1

Ионный состав перилимфы (П) и эндолимфы (Э)
(данные ряда авторов, по: Anniko, Wroblewski, 1986)

Объект исследования	Na ⁺ , мМ		K ⁺ , мМ		Cl ⁻ , мМ	
	П	Э	П	Э	П	Э
Морская свинка	138.6	8	3.7	150	107	117
Крыса	137.0	2.9	3.1	156	127.7	132
Кошка	157.1	6.1	3.8	171	130.0	—
Человек	138.9	16.0	10.7	144.2	118.5*	114

П р и м е ч а н и е. Звездочкой отмечены данные мэкз./л.

нал (ductus reuniens) с эндолимфой вестибулярного аппарата. По-видимому, эндолимфа — единственная область внеклеточного пространства в живом организме со столь высоким содержанием ионов калия.

Следует, однако, отметить, что недавно появились данные (Runhaar, Manley, 1987), ставящие под сомнение устоявшееся мне-

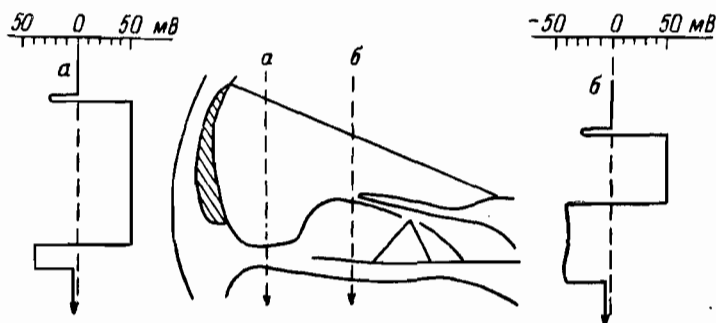


Рис. 78. Схема, иллюстрирующая изменения постоянного потенциала при прохождении электрода (a, б) через среды улитки (по: Békésy, 1960).

ние о тождественности жидкой среды в субтекториальном пространстве, в котором находятся апикальные поверхности волосковых клеток вместе со стереоцилиями, и эндолимфы. Поскольку часть субтекториального пространства, внутренняя бороздка, по своему ионному составу и электрическому потенциалу оказалась близка к перилимфе, не исключается возможность, что и надрецепторная часть субтекториального пространства представляет собой не эндолимфу, а обычную внеклеточную среду, с низким содержанием ионов калия

и высоким содержанием ионов натрия. В таком случае ставятся под сомнение приведенные выше морфологические наблюдения (Lim, 1986) о сообщении субтекториального пространства и внутренней лестницы улитки.

Средняя лестница, заполненная эндолимфой, заряжена положительно (до $+80$ мВ) относительно двух других лестниц. Если учесть, что потенциал покоя отдельных наружных волосковых клеток может достигать -85 мВ (Cody, Russell, 1985), то в целом разность потенциалов на участке средняя лестница—кортиев орган может составить 165 мВ. Рис. 78 показывает, что при последовательном прохождении электродом через структуры улитки в момент перехода из рейснеровой мембраны в среднюю лестницу происходит скачок потенциала в положительную сторону, при выходе из средней лестницы в кортиев орган потенциал изменяет свой знак на противоположный. Постоянный (эндокохлеарный) потенциал улитки чрезвычайно чувствителен к недостатку кислорода. При разрушении рейснеровой мембраны он исчезает. Специальные опыты показали, что эндокохлеарный потенциал не связан непосредственно с ионным составом эндолимфы, поскольку в эндолимфе вестибулярного аппарата он достигает значительно меньших величин ($+1$ мВ в саккулосе и $+4$ мВ в утрикулосе). Кроме того, величина эндокохлеарного потенциала не зависит от соотношения концентраций ионов калия в пери- и эндолимфе: введение KCl в тимпанальную лестницу не вызывало изменения величины эндокохлеарного потенциала, в то время как микрофонный и нервный ответы улитки при этом подавлялись (Tasaki et al., 1954).

Источником образования специфического состава эндолимфы могут быть перилимфа (при избирательной фильтрации ее компонентов через рейснерову мембрану), сосудистая полоска и секреторные клетки вестибулярного эпителия (гомолог сосудистой полоски). По-видимому, значительная часть эндолимфы образуется из перилимфы (см. обзор: Anniko, Wróblewski, 1986). Так, было показано, что эндокохлеарный потенциал быстро изменяется при перфузии перилимфатического пространства раствором, лишенным ионов калия, однако поддерживается на нормальном уровне при перфузии сосудистой системы таким раствором. Источником эндокохлеарного потенциала, по-видимому, является сосудистая полоска (см. обзор: Радионова, 1966). В частности, показано, что эндокохлеарный потенциал имеет нормальную величину при разрушении или врожденном отсутствии кортиева органа, но исчезает при экспериментальном разрушении сосудистой полоски; кроме того, эндокохлеарный потенциал регистрируется в области сосудистой полоски даже после полного отсасывания эндолимфы.

Поддержание ионного состава эндолимфы обеспечивается клетками сосудистой полоски (*stria vascularis*), которые активно, т. е. против ионных градиентов, транспортируют ионы Na^+ из эндолимфы внутрь, а ионы калия — наружу, в эндолимфу. Поддержание ионного потенциала коррелирует с поддержанием ионного состава эндолимфы, которое в свою очередь обнаруживает

корреляцию с различными показателями метаболической активности клеток сосудистой полоски и специфических ферментных систем ионного транспорта — $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATФазы}$, аденилциклазы, карбангидразы (см. обзор: Anniko, Wróblewski, 1986). Отмечено также, что у мутантных видов уже начальная дегенерация клеток сосудистой полоски сопровождается нарушением нормального ионного состава эндолимфы.

Сосудистая полоска состоит из трех слоев клеток: пигментированных маргинальных клеток, непосредственно граничащих с эндолимфой, промежуточных и базальных. Предполагается, что маргинальные клетки осуществляют транспорт ионов, поддерживая постоянство ионной среды эндолимфы; клетки промежуточного ряда могли бы регулировать высокое содержание ионов калия в маргинальных клетках; базальные клетки, по-видимому, выполняют функцию барьера, отделяя клетки сосудистой полоски с их специфическим ионным составом от соседних структур (Anniko, Wróblewski, 1986).

В онтогенезе ультраструктурное созревание сосудистой полоски идет параллельно с быстрым увеличением содержания ионов калия в эндолимфе, однако опережает процесс быстрого увеличения эндокохлеарного потенциала. Ионный состав эндолимфы остается постоянным в период быстрого возрастания величины эндокохлеарного потенциала, что указывает на значительную независимость обоих процессов при созревании улитки. Возникновение и развитие других улитковых потенциалов — микрофонных, а также N_1 -, N_2 -компонентов суммарного ответа слухового нерва также происходит после созревания ионного состава эндолимфы.

Вопрос о функциональном значении специфического ионного состава эндолимфы и эндокохлеарного потенциала представляет специальный интерес. Известно, что у животных разного филогенетического уровня эндолимфа по своему ионному составу близка к внутриклеточной среде, т. е. характеризуется высоким содержанием ионов калия и низким содержанием ионов натрия (Anniko, Wróblewski, 1986). Вместе с тем в процессе эволюции органа слуха позвоночных величина эндокохлеарного потенциала возрастает (Schmidt, Fernandez, 1962). Тасаки (Tasaki, 1960) высказывает предположение, согласно которому эндокохлеарный потенциал оказывает на рецепторные клетки действие, подобное действию анода на возбудимую ткань, погруженную в раствор, богатый ионами калия. В этих условиях положительная поляризация не только восстанавливает возбудимость клеточной мембраны, утраченную в растворе ионов калия, но и делает мембрану чрезвычайно нестабильной, способной давать резкие колебания мембранного потенциала, в частности в ответ на механическое воздействие. Подобно этому, волосковые клетки поляризованы эндокохлеарным потенциалом до критического уровня, т. е. находятся на уровне, близком к спонтанному изменению потенциала (за счет теплового шума). В этих условиях малейшее механическое воздействие может дать толчок к достаточно большому изменению потенциала, которое ведет к возникновению нервного импульса.

Таким образом, существование эндокохлеарного потенциала (в условиях высокой концентрации ионов калия в эндолимфе) обеспечивает, по-видимому, высокую чувствительность механизма преобразования механической энергии в процесс возбуждения волосковых клеток. Однако такое рассуждение правомерно лишь при допущении, что субтекториальное пространство, как и средняя лестница улитки, заряжено положительно и заполнено эндолимфой, т. е. средой с высоким содержанием ионов калия. Как отмечалось, это положение в последнее время подвергается сомнению (Runhaag, Manley, 1987).

Что касается субкутикулярной среды, в которой находятся тела волосковых клеток, в частности их базальные полюса с прилежащими синаптическими окончаниями, то предполагается обычный ионный состав внеклеточной среды, с высоким содержанием ионов натрия и низким содержанием ионов калия, поскольку иначе не могли бы нормально функционировать нервные волокна. Эта среда может формироваться за счет диффузии перилимфы через базилярную мембрану, которая проницаема для ионов и жидкости. Это предположение было подтверждено экспериментально с помощью рентгено-микрoанализа (Anniko, Wróblewski, 1986).

Связь между вне- и внутриклеточной средами осуществляется путем активного транспорта ионов через ионные каналы в клеточной мембране стереоцилий и тела волосковых клеток (Gitter et al., 1986; Hudspeth, 1986). В латеральной мембране наружных волосковых клеток идентифицированы три типа калиевых каналов, различных по проводимости. Эти каналы работают в режиме мерцания (fliskering, «хлопающие каналы»). Идентифицированы два типа каналов с различной проницаемостью для ионов хлора. Наличие ионных каналов установлено также в кутикулярной области наружных волосковых клеток (Gitter et al., 1986). Селективность ионных каналов мембраны волосковых клеток в отношении тех или иных ионов, по-видимому, может быть различной. Ионные каналы играют важную роль в процессе механоэлектрического преобразования при действии звука, поскольку, как было показано на волосковых клетках саккулюса лягушки, их проводимость, определяемая по величине трансмембранного тока, опосредована прямым механическим воздействием на цилиарный аппарат (Hudspeth, 1986).

Электрические свойства волосковых клеток

Микроэлектродные исследования электрических явлений, происходящих в улитке при действии звука, начались в начале 50-х годов работами Бекешы (Békésy, 1952), Тасаки и Дэвиса (Tasaki et al., 1954). Однако в течение длительного времени, вплоть до 1977 г. все сведения об электрофизиологии улитки базировались целиком на данных, полученных при регистрации фокальных потенциалов (переменных микрофонных и постоянных суммационных; см. обзор: Dallos, 1973), поскольку внутриклеточные исследования активности одиночных рецепторных клеток наталкивались на, ка-

залось бы, непреодолимые трудности. Эти трудности связаны с тем, что кортиев орган, имеющий весьма малые размеры и заключенный внутри костной стенки улитки, был практически недоступен для внутриклеточного исследования, так как сама улитка чрезвычайно чувствительна к любому повреждению. С развитием экспериментальной техники эти трудности оказались преодолимыми, и в 1977 г. появилась первая работа, посвященная внутриклеточному исследованию внутренних волосковых клеток (Russell, Sellick, 1977). С тех пор число работ, выполненных с помощью внутриклеточной регистрации электрических явлений в волосковых клетках как органа слуха млекопитающих, птиц, рептилий, земноводных, так и вестибулярного отдела внутреннего уха, продолжает увеличиваться (Dal-

Т а б л и ц а 2

Максимальные значения потенциала покоя внутренних (ВВК) и наружных (НВК) волосковых клеток в базальной и апикальной областях улитки внутреннего уха морской свинки

Область улитки	ВВК, мВ	НВК, мВ	Литературные источники
Базальная	—55	—100	Russell, 1983; Russell et al., 1986
Апикальная	—42	—71	Dallos, 1985

Примечание. Данные Даллоса — для верхней четверти апикальной области.

los, 1985; Cellular mechanisms. . ., 1986; Palmer, Russell, 1986; Runhaar, Manley, 1987). При этом существенно отметить, что внутриклеточная регистрация от наружных волосковых клеток значительно труднее (в силу особенностей формы тела, поверхностной ультраструктуры, крепления в органе Корти), чем от внутренних (Dallos, 1985).

Потенциал покоя внутренних волосковых клеток оказался ниже, чем потенциал покоя наружных волосковых клеток. Так, максимальные значения, приводимые для потенциала покоя внутренних волосковых клеток, составляют —42 мВ в апикальной области улитки (Dallos, 1985) и —55 мВ в ее базальной области (Russell, 1983). Для наружных волосковых клеток приводимые максимальные значения составляют соответственно —71 мВ (Dallos, 1985) и —100 мВ (Russell et al., 1986). Таким образом, потенциал покоя наружных волосковых клеток примерно на 30—40 мВ больше, чем потенциал покоя внутренних волосковых клеток (табл. 2). Данные табл. 2 указывают также на более высокие значения потенциала покоя в базальной части улитки по сравнению с апикальной. Приведенные максимальные значения потенциала покоя представляются более презентативными, чем средние или медианные (которые также можно найти в цитируемых работах), поскольку, как можно предполагать, они регистрируются в условиях наименьшей травмы улитки.

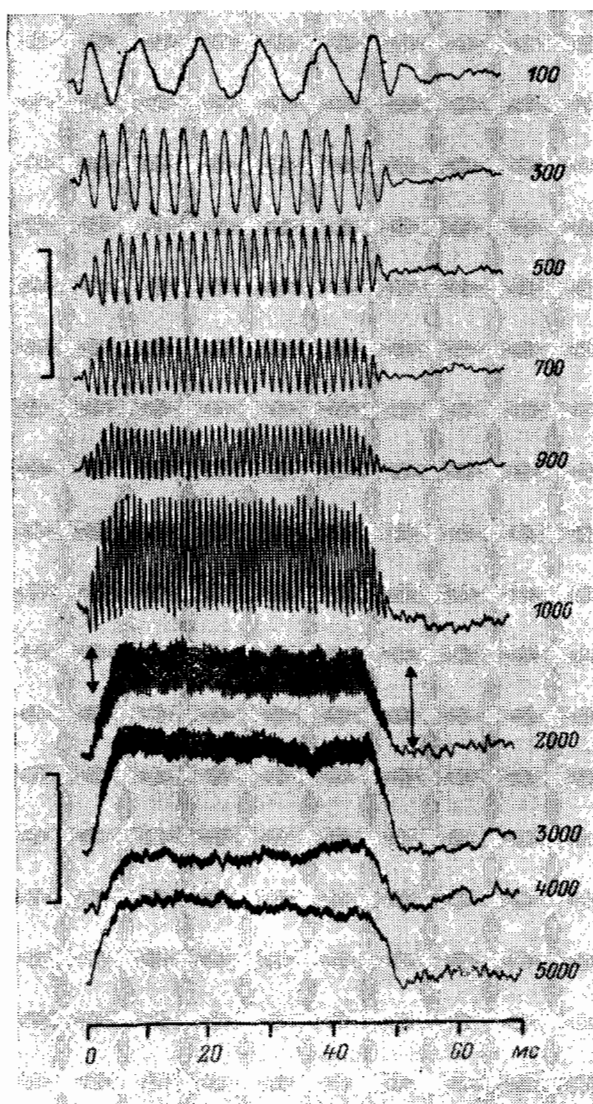


Рис. 79. Внутриклеточные рецепторные потенциалы внутренней волосковой клетки при действии тональных сигналов разной частоты (по: Palmer, Russell, 1936).

Интенсивность сигналов 80 дБ УЗД. Цифры справа — частота тональных сигналов, Гц. Верхняя калибровка (25 мВ) — для 100—900 Гц, нижняя калибровка (12,5 мВ) — для 1000—5000 Гц. Стрелки слева отмечают величину переменного рецепторного потенциала, стрелки справа — величину постоянного рецепторного потенциала при частоте звука 2000 Гц. Потенциал покоя клетки — 37 мВ.

**Максимальные значения постоянного (ПОСТ) и переменного (ПЕР)
рецепторных потенциалов внутренних (ВВК) и наружных (НВК)
волосковых клеток в базальной и апикальной областях улитки
морской свинки при действии тональных сигналов вблизи
характеристических частот**

Область улитки	ВВК, мВ		НВК, мВ		Литературные источники
	ПОСТ	ПЕР	ПОСТ	ПЕР	
Базальная	8—18	3—5*	5	2*	Russell, Sellick, 1978; Russell et al., 1986
Аликальная	3—7	5—22	4—7	7—12	Dallos, 1985, 1986

Примечания. Приведены данные единичных иллюстраций. Характеристические частоты: 16—17 кГц в базальной области и 0,8 кГц в апикальной области. Звездочкой отмечены цифры, полученные с учетом поправки на постоянную времени клеточной мембраны и регистрирующей системы (Russell et al., 1986), т. е. примерно в 8 раз превышают результаты прямых измерений.

Рецепторные потенциалы волосковых клеток, возникающие при действии звука, представляют собой сумму постоянного и переменного компонентов (рис. 79). Постоянный и переменный компоненты рецепторного потенциала являются внутриклеточными эквивалентами суммационного и микрофонного потенциалов улитки (соответственно), которые обычно регистрируются внеклеточно внутри улитки или вблизи нее. Соотношение амплитуд постоянного и переменного рецепторных потенциалов может быть различным в зависимости от частоты действующего звука (рис. 79). С повышением частоты звукового сигнала амплитуда переменного рецепторного потенциала падает, начиная с частоты 1200 Гц, примерно на 6 дБ/окт. за счет постоянной времени мембраны волосковой клетки, а начиная с частоты 3,5 кГц — примерно на 12 дБ/окт. за счет постоянной времени регистрирующей системы (Russell et al., 1986).

В апикальной низкочастотной области улитки при действии относительно низкочастотных сигналов оптимальной частоты (0,8 кГц) максимальная амплитуда постоянного рецепторного потенциала лежит в области 3—7 мВ как у внутренних, так и у наружных волосковых клеток, причем этот постоянный рецепторный потенциал имеет положительную полярность, т. е. является деполяризационным (Dallos, 1985). Пиковое значение амплитуды переменного рецепторного потенциала, частота которого равна частоте действующего звука (рис. 79), в апикальной области улитки достигает 5—22 мВ у внутренних волосковых клеток и имеет близкий порядок (7—12 мВ) у наружных волосковых клеток (рис. 80).

В базальной высокочастотной области улитки амплитуда деполяризационного постоянного рецепторного потенциала в области оптимальной частоты (16—17 кГц) достигает примерно 8—18 мВ для внутренних волосковых клеток и 5 мВ для наружных (Russell et al., 1986). Переменный рецепторный потенциал при введении поправки на постоянную времени клеточной мембраны и регистрирующей си-

стемы может достигать около 5 мВ у внутренних и наружных волосковых клеток (Russell, Sellick, 1978; Russell et al., 1986) при действии высокочастотных сигналов. Следует отметить, что без

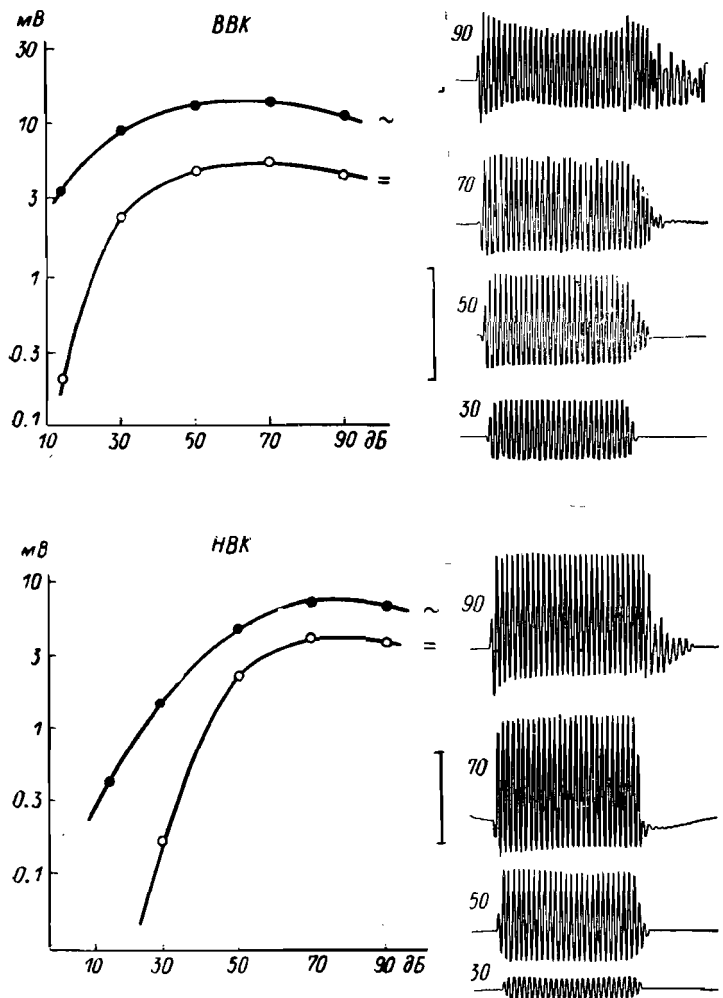


Рис. 80. Рецепторные потенциалы внутренней (BVK) и наружной (NBK) волосковых клеток при действии низкочастотного тонального сигнала оптимальной частоты (800 Гц) различной интенсивности (по: Dallos, 1985).

На графиках: по оси абсцисс — интенсивность звука, дБ УЗД; по оси ординат — амплитуда постоянного ($\equiv$) и пиковая амплитуда переменного ($\sim$) рецепторных потенциалов, мВ. На осциллограммах: переменный рецепторный потенциал на фоне постоянного. Цифры — интенсивность звука (дБ УЗД); последствие при интенсивности 50 дБ и выше обусловлено звуковой системой. Калибровка — 30 мВ (BVK) и 10 мВ (NBK).

введения упомянутой поправки максимальные значения амплитуды переменного рецепторного потенциала достигают примерно 0.6 мВ в области высокой оптимальной частоты (17 кГц) и 0.3 мВ в области

боковой частоты 19 кГц (Russell, Sellick, 1978), свидетельствуя о реальной возможности высокочастотных колебательных процессов в кортиевом органе.

Данные табл. 3 показывают, что при действии тонов характеристической частоты и достаточно высокой интенсивности: 1) в пределах данной области улитки величина переменного рецепторного потенциала имеет близкий порядок для внутренних и наружных волосковых клеток; 2) величина переменного рецепторного потенциала в несколько раз больше в апикальной области улитки по сравнению с базальной; 3) величина постоянного рецепторного потенциала в 2—3 раза больше у внутренних волосковых клеток базального завитка по сравнению как с апикальным завитком, так и с наружными волосковыми клетками обоих завитков улитки.

Сравнительная оценка чувствительности внутренних и наружных волосковых клеток (в пределах одной и той же области одного и того же органа Корти) по минимальной интенсивности звука, вызывающего рецепторный потенциал, показывает, что переменный рецепторный потенциал внутренних волосковых клеток регистрируется при интенсивности звука, на 12.4 дБ (медиана для 6 пар клеток) более низкой, чем переменный рецепторный потенциал наружных волосковых клеток (Dallos, 1986). Этот результат противоречит данным о большей чувствительности наружных волосковых клеток к травмирующему действию сильных звуков и ототоксических препаратов (см. раздел 2.2), а также представлениям о двух популяциях клеток, ответственных за формирование двухсегментной амплитудной функции суммарного нервного ответа улитки (см. раздел 4.2.1). Однако на основании имеющегося фактического материала (который в настоящее время весьма ограничен), касающегося электрической активности одиночных рецепторных клеток улитки, по-видимому, можно заключить, что по крайней мере в генерации переменного рецепторного потенциала чувствительность внутренних волосковых клеток выше, чем наружных. Такое представление согласуется с фактом более мощной афферентной иннервации (и, следовательно, более мощной афферентной функции) внутренних волосковых клеток по сравнению с наружными (см. выше). Можно полагать, что переменный рецепторный потенциал играет ведущую роль в возбуждении слуховых волокон, в то время как чувствительность к звуковому стимулу определяется постоянным рецепторным потенциалом волосковых клеток.

Существенным является вопрос, каким образом электрические свойства волосковых клеток улитки могут обеспечить высокочастотный колебательный процесс в виде переменного рецепторного потенциала, верхняя граница которого должна лежать в области нескольких десятков килогерц (верхняя граница слуха для морской свинки — около 40 кГц, для кошки — около 60 кГц). Как уже отмечалось, преобразование механической энергии колебания кортиева органа в электрическую энергию рецепторных потенциалов волосковых клеток осуществляется за счет работы ионных каналов мембраны клеток и стереоцилий. Постоянная времени ионных

каналов волосковых клеток улитки, по-видимому, имеет порядок 1 мс (Lewis, Hudspeth, 1983). Если волосковая клетка действительно генерирует электрический процесс высокой частоты, соответствующий ее характеристической (резонансной) частоте, то остается неясным, как обеспечивается резонанс с периодом колебаний значительно меньшим, чем постоянная времени каналов (Pickles, 1985). В экспериментах переменный рецепторный потенциал регистрировался до частоты около 19 кГц (Russell, Sellick, 1978; Russell et al., 1986), причем его амплитуда не превышала 0.3 мВ. Однако нельзя,

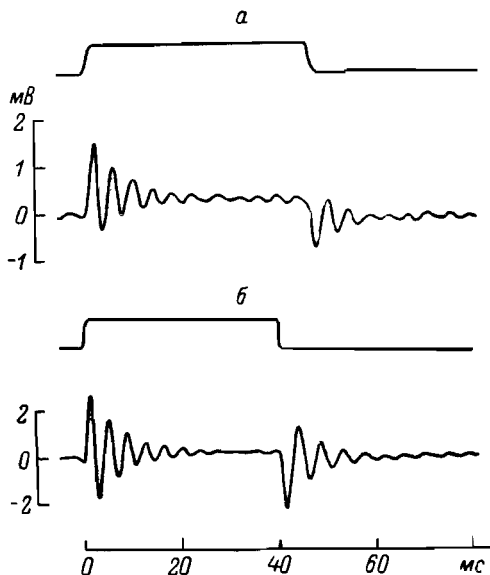


Рис. 81. Явление электрического резонанса в волосковой клетке улитки черепахи (по: Art et al., 1986).

a — изменение величины мембранного потенциала (мВ) волосковой клетки (нижняя кривая) в сторону киноцилии на 41 нм с помощью специального зонда, соединенного с пьезоэлементом; *б* — то же в ответ на пропускание прямоугольного импульса деполяризующего тока силой 72 пА. Потенциал покоя клетки —44 мВ (ноль на осях ординат). Резонансная частота колебаний 250 Гц (*a*) и 270 Гц (*б*).

по-видимому, игнорировать возможность того, что в самых высокочастотных областях улитки рецепторы реагируют на звук лишь только постоянным рецепторным потенциалом, т. е. только по принципу «места», когда ограниченная резонансная область улитковой перегородки определяет возбуждение ограниченного числа соответствующих ей рецепторов.

Весьма интересное электрическое свойство волосковых клеток, так называемое явление электрического резонанса, наблюдалось на волосковых клетках базилярной папиллы улитки черепахи и внутреннего уха других низших позвоночных (Art et al., 1986; Hudspeth, 1986). Это явление состоит в том, что в ответ на механическое отклонение пучка стереоцилий или пропускание слабого импульса постоянного тока через клеточную мембрану возникают затухающие

колебания мембранного потенциала (рис. 81), причем частота колебаний соответствует характеристической частоте данной волосковой клетки, отражая ее частотную избирательность. Так, у волосковых клеток улитки черепахи резонансные частоты обнаруживали систематическое возрастание (от 10 до 350 Гц) в направлении от вершины улитки к ее основанию (Art et al., 1986). Электрический резонанс волосковых клеток саккулюса лягушки наблюдался в диапазоне

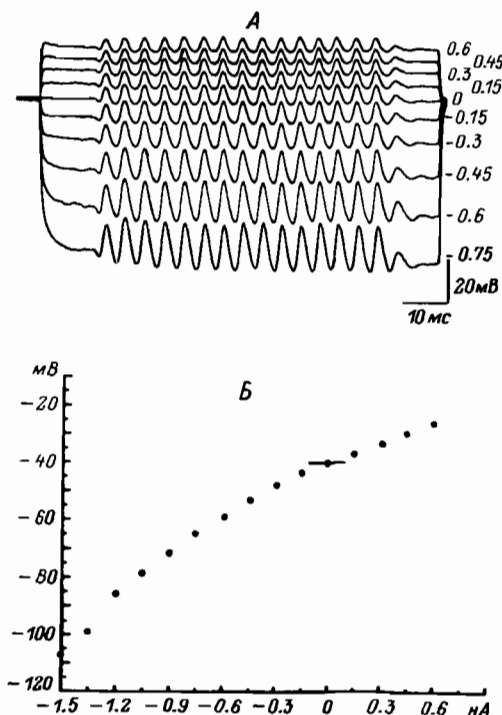


Рис. 82. Зависимость величины рецепторного и мембранного потенциалов внутренней волосковой клетки из базальной области улитки морской свинки от величины пропускаемого тока (по: Russell et al., 1986).

А — реакция на тон 600 Гц интенсивностью 84 дБ УЗД на фоне пропускаемого тока различной величины (цифры справа, нА). Б: по оси абсцисс — сила тока, нА; по оси ординат — величина мембранного потенциала, мВ. Потенциал покоя около -40 мВ.

частот 80—160 Гц, что соответствует характеристическим частотам саккулярных волокон VIII нерва. Существуют указания, что ионные механизмы, лежащие в основе явления электрического резонанса, связаны главным образом с взаимодействием двух, наиболее мощных чувствительных к напряжению ионных токов — кальциевого тока, направленного через ионные каналы клеточной мембраны внутрь клетки, и кальций-зависимого калиевого тока, направленного наружу (Art et al., 1986; Hudspeth, 1986). По-видимому, не исключена возможность того, что обе эти системы ионных каналов,

обеспечивающие механо-электрическое преобразование и электрический резонанс волосковых клеток, существуют в мембране как тела клетки, так и стереоцилий. Явление электрического резонанса не наблюдалось на волосковых клетках улитки млекопитающих.

Электрические свойства мембраны внутренних и наружных волосковых клеток в существенной мере проявляются в их реакциях на

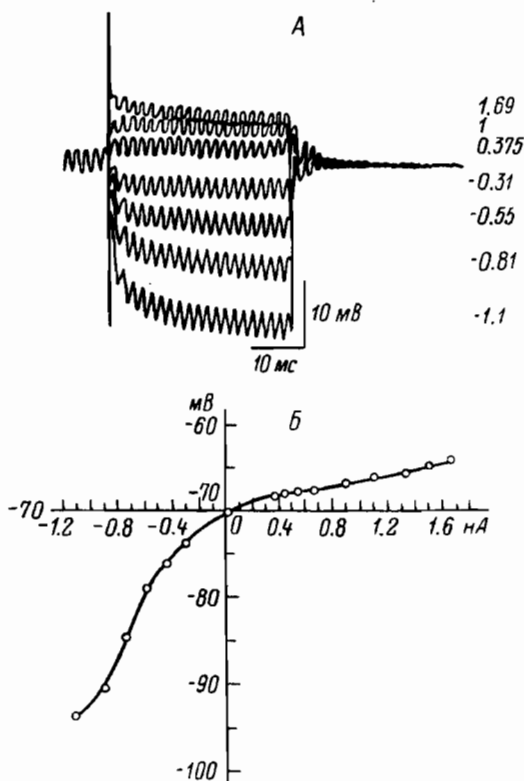


Рис. 83. Зависимость величины рецепторного и мембранного потенциалов наружной волосковой клетки из базальной области улитки морской свинки от величины пропускаемого тока (по: Russell et al., 1986).

А — реакция на постоянный ток различной величины (цифры справа, нА) на фоне действия тонального сигнала 600 Гц интенсивностью 84 дБ УЗД. Б: по оси абсцисс — сила тока, нА; по оси ординат — величина мембранного потенциала, мВ. Потенциал покоя — 70 мВ.

пропускание постоянного тока через клеточную мембрану. При этом (рис. 82, 83) деполяризующий (положительный) ток приводит к уменьшению, а гиперполяризующий (отрицательный) — к увеличению переменного рецепторного потенциала. У наружных волосковых клеток эта зависимость обнаруживает выраженную нелинейность в области потенциала покоя, т. е. при переходе от области гиперполяризующих токов к области деполяризующих токов (рис. 83, Б). У внутренних волосковых клеток нелинейность выражена значительно

слабее (рис. 82, *Б*). Можно думать, что именно различия внутренних и наружных волосковых клеток по их вольт-амперным характеристикам (рис. 82, *Б*, 83, *Б*) должны определять различие режимов работы ионных каналов их мембраны в условиях естественного возбуждения при действии звука, поскольку открывание (или закрывание) этих каналов может зависеть от разности потенциалов на клеточной мембране.

Электрическое сопротивление клеточной мембраны слуховых рецепторов составляет десятки мегом; у внутренних волосковых клеток оно примерно вдвое больше, чем у наружных, причем в низкочастотной области улитки оно значительно ниже, чем в высокочастотной (Dallós, 1985).

Реакция волосковых клеток на тональные сигналы с различными параметрами

Суммарные электрические реакции улитковых структур в ответ на звук, впервые зарегистрированные в 1930 г. (Wever, Bray, 1930), в последующие десятилетия были подробно исследованы в многочисленных работах. Было показано, что эти реакции содержат собственно улитковые компоненты и компоненты, связанные с активностью слухового нерва (см. обзор: Радионова, 1966). Собственно улитковые ответы в виде так называемых микрофонных потенциалов воспроизводят частоту действующих тональных сигналов («микрофонный эффект улитки»). Микрофонный эффект улитки представляет уникальную реакцию живых структур: в нем воспроизводятся частоты по крайней мере до 20 кГц.

Открытие микрофонного эффекта улитки положило начало целому направлению в изучении физиологии улитки и физических явлений, связанных с ее деятельностью (Davis, 1968, 1983; Pierson, Møller, 1980). Микрофонные потенциалы обычно регистрируются или при отведении извне улитки, от круглого окна, или изнутри улитки, при погружении электродов в жидкие среды улитковых лестниц. Показано, что микрофонные потенциалы в значительной своей части представляют суммарную реакцию рецепторных волосковых клеток улитки, причем местом их генерации является апикальная область волосковых клеток, вблизи основания волосков (Tasaki et al., 1952).

В последнее десятилетие изучение суммарных микрофонных потенциалов было дополнено исследованиями рецепторных потенциалов одиночных рецепторных клеток при внутриклеточной регистрации активности волосковых клеток улитки. На основании этих исследований был сделан вывод об идентичности природы суммарного микрофонного эффекта улитки и переменных рецепторных потенциалов волосковых клеток. Суммарная реакция, регистрируемая в виде медленного сдвига потенциала и соответствующая огибающей звукового сигнала (так называемый суммационный потенциал), идентифицируется с постоянными рецепторными потенциалами волосковых клеток.

Рис. 84, 85 характеризуют изменение переменного (А) и постоянного (Б) рецепторного потенциалов внутренней и наружной волоско-

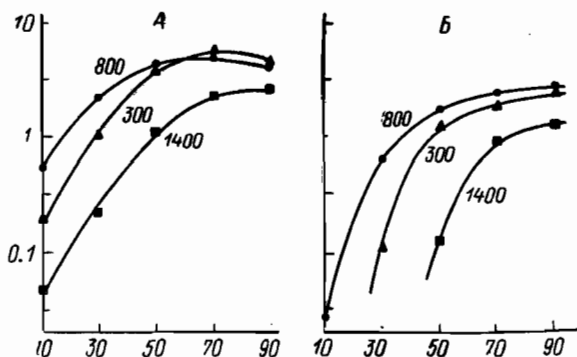


Рис. 84. Зависимость величины переменного (А) и постоянного (Б) рецепторных потенциалов внутренней волосковой клетки из апикальной области улитки морской свинки от интенсивности тональных сигналов разной частоты (по: Dallos, 1985).

Клетка средней чувствительности. По оси абсцисс — интенсивность звука, дБ УЗД; по оси ординат — амплитуда ответа, мВ. Цифры у кривых — частота звука, Гц. Характеристическая частота 800 Гц.

вых клеток при действии тональных сигналов различной частоты и интенсивности. Характеристическая частота для обеих клеток

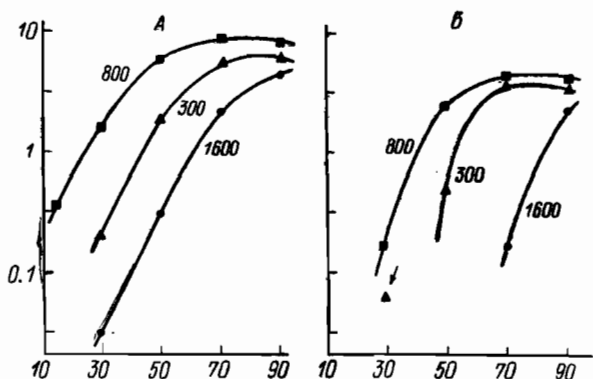


Рис. 85. Зависимость величины переменного (А) и постоянного (Б) рецепторных потенциалов наружной волосковой клетки из апикальной области улитки морской свинки от интенсивности тональных сигналов разной частоты (по: Dallos, 1985).

Клетка высокой чувствительности. На Б точка для частоты 300 Гц при интенсивности 30 дБ (отмечена стрелкой) соответствует лишь абсолютному значению постоянного рецепторного потенциала, но не его знаку, который при этой интенсивности отрицателен. Остальные обозначения те же, что на рис. 84.

составляла 800 Гц, что соответствует отведению из относительно низкочастотной области улитки. Как видно из рис. 84, 85, с возрастанием интенсивности звука амплитуда постоянного и переменного

рецепторных потенциалов возрастает до определенного предела. При этом, по крайней мере при слабых и умеренных уровнях интенсивности, амплитуда ответов в области характеристической частоты (800 Гц) больше, чем при действии как более низкой (300 Гц), так и более высоких (1400—1600 Гц) частот. При переходе в область относительно высоких уровней интенсивности (около 60 дБ и выше на рис. 84, А) максимальная амплитуда ответа может перемещаться из области характеристической частоты в область более низких частот. Это явление особенно заметно выражено в высокочастотной

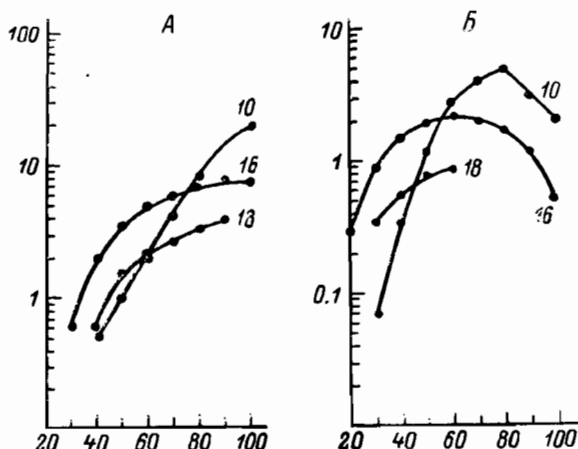


Рис. 86. Зависимость амплитуды рецепторных потенциалов внутренней (А) и наружной (Б) волосковых клеток из базальной области улитки морской свинки от интенсивности тональных сигналов разной частоты (по: Russell et al., 1986).

По оси абсцисс — интенсивность звука, дБ УЗД; по оси ординат — амплитуда ответов, мВ. Цифры у кривых в кГц. А — постоянный рецепторный потенциал внутренней волосковой клетки; Б — переменный рецепторный потенциал наружной волосковой клетки. Обе клетки из одной и той же улитки, их характеристические частоты около 16 кГц.

области улитки, где при достаточно высоких уровнях интенсивности наблюдается падение амплитуды постоянного и переменного рецепторных потенциалов с увеличением частоты звука (в диапазоне частот, не слишком далеко отстоящих от характеристической) и где нередко, по достижении максимума, амплитуда рецепторных потенциалов уменьшается при дальнейшем увеличении интенсивности звука (рис. 86).

Существенно, что в работе на наружных волосковых клетках базального завитка (Russell et al., 1986) отмечается возможность регистрации постоянного рецепторного потенциала лишь при действии тона характеристической частоты высокой интенсивности, причем и в этих условиях его величина значительно меньше, чем у внутренних волосковых клеток (табл. 3). В то же время на наружных волосковых клетках в базальном и особенно отчетливо в апикальном завитках обнаруживается переход от обычного деполяризационного (положительного) рецепторного потенциала в гиперполяризацион-

ный (отрицательный) при действии частот, достаточно низких по отношению к характеристической (рис. 87; Dallos, 1986). Этот эффект проявляется при слабых и умеренных интенсивностях звука и является отличительной особенностью наружных волосковых клеток улитки по сравнению с внутренними. Не исключено, что гиперполяризационный рецепторный потенциал, наблюдаемый в области низких боковых (по отношению к характеристической) частот, вносит определенный вклад в эффекты двухтонового латерального

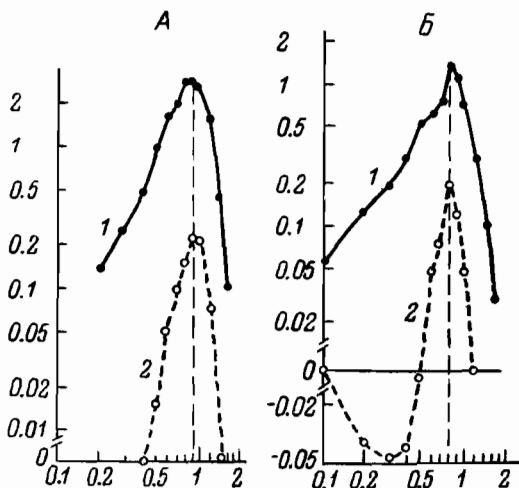


Рис. 87. Зависимость амплитуды переменного (1) и постоянного (2) рецепторных потенциалов внутренней (А) и наружной (Б) волосковых клеток из апикальной области улитки морской свинки от частоты тональных сигналов (по: Dallos, 1986).

По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — амплитуда рецепторного потенциала, мВ; интенсивность звука 15 дБ УЗД (А) и 30 дБ УЗД (Б). Обе клетки из одной и той же улитки.

подавления (см. раздел 4.1.1), которые регистрируются уже на уровне рецепторных потенциалов, суммарных микрофонных потенциалов улитки, а также в реакциях волокон слухового нерва и в центральных отделах слуховой системы (см. обзоры: Вартанян, 1978; Радионова, 1987).

Кривые зависимости амплитуды ответа от частоты (рис. 87) ограничивают площадь, называемую частотной зоной ответа. Частотные зоны рецепторных потенциалов расширяются с увеличением интенсивности звука, особенно в сторону частот, лежащих ниже характеристической (рис. 88; Dallos, 1985, 1986). Это явление свойственно как внутренним, так и наружным волосковым клеткам и наблюдается при регистрации и постоянного, и переменного рецепторных потенциалов. Частотные зоны рецепторных потенциалов, снятые при разных уровнях интенсивности тональных сигналов, обнаруживают крутой спад в сторону высоких частот и значительно более пологий в сторону низких частот (рис. 88).

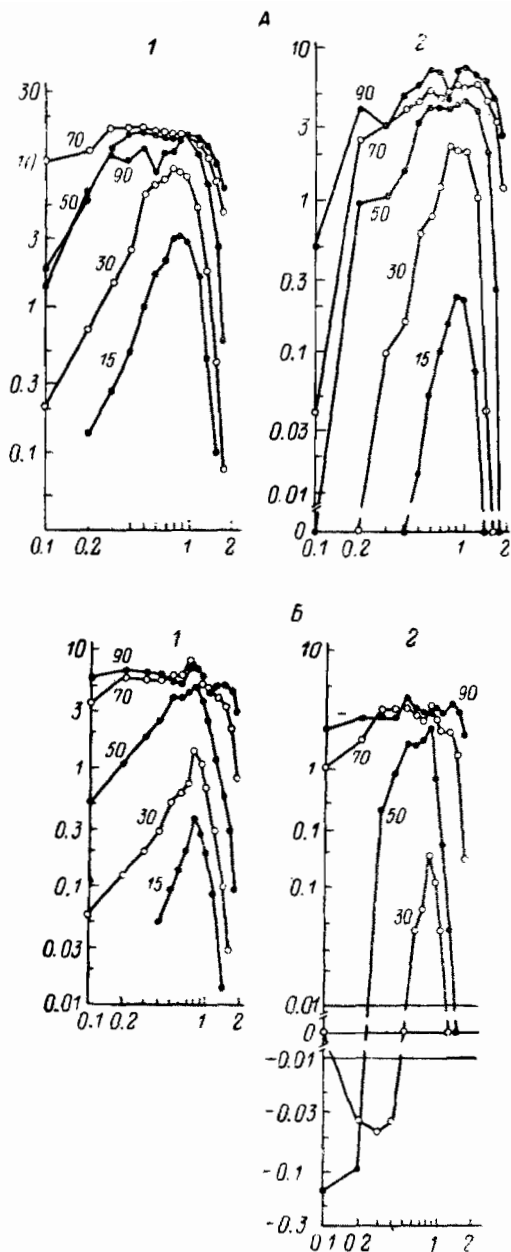


Рис. 88. Зависимость амплитуды переменного (1) и постоянного (2) рецепторных потенциалов внутренней (А) и наружной (Б) волосковых клеток из апикальной области улитки морской свинки от частоты тональных сигналов разной интенсивности (по: Dallos, 1985).

По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — амплитуда рецепторного потенциала, мВ. Цифры у кривых — интенсивность звука, дБ УЗД.

Степень частотной избирательности (острота настройки) слуховых рецепторов может быть оценена по величине добротности ($Q_{10\text{ дБ}}$) изоамплитудных кривых рецепторных потенциалов (рис. 89). Как принято, $Q_{10\text{ дБ}} = F_0/\Delta F$, где F_0 — характеристическая частота, ΔF — ширина полосы частот в пределах амплитудной кривой на расстоянии 10 дБ от пика этой кривой. Для кривых, соответствующих низким значениям амплитуды рецепторных потенциалов (подобно приведенным на рис. 89), острота настройки оказалась высокой: по данным для внутренних волосковых клеток (Russell, Sellick, 1978) величина $Q_{10\text{ дБ}}$ лежала в пределах 6—11,3, т. е. могла превышать добротность, измеренную для высоко-частотной области механической колебательной системы улитки — улитковой перегородки (см. раздел 3.3.2). При повышении значений параметра изоамплитудных кривых (амплитуды рецепторного потенциала, которой со-

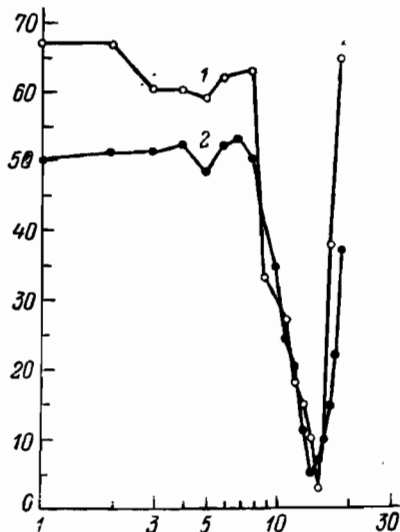


Рис. 89. Изоамплитудные кривые рецепторных потенциалов внутренней (1) и наружной (2) волосковых клеток из базальной области улитки морской свинки (по: Russell et al., 1986).

По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — интенсивность звука, дБ УЗД, при которой наблюдается ответ постоянной амплитуды. Параметр кривых — амплитуда рецепторных потенциалов: 1 — постоянного, 0,5 мВ, 2 — переменного, 0,3 мВ. Кривая 2 получена с учетом поправки на постоянную времени мембраны (6 дБ/окт., начиная с 1,2 кГц, и 12 дБ/окт., начиная с 3,5 кГц).

ответствует данная кривая) добротность значительно уменьшается (Russell, Sellick, 1978). Индивидуальные данные, приведенные на рис. 89, позволяют предполагать сходные величины добротности для внутренних и наружных волосковых клеток. В пользу такого заключения свидетельствует также значительное сходство частотных зон внутренних и наружных волосковых клеток (рис. 88). Острота частотной настройки рецепторных клеток предопределяет остроту настройки волокон слухового нерва: их нормализованные изоамплитудные кривые обнаруживают большое сходство (Dallos, 1985).

Рецепторные потенциалы обнаруживают высокую чувствительность волосковых клеток к тональному сигналу характеристической частоты: на частоте около 16—17 кГц ответы внутренних и наружных волосковых клеток могут быть зарегистрированы уже при интенсивности звукового сигнала около 3—5 дБ УЗД (рис. 88). Приведенный уровень интенсивности лишь немного выше абсолютного порога слышимости морской свинки, измеренной методом условных рефлексов (см. обзор: Бару, 1978). Этот уровень, по-видимому, был бы

еще ниже, если бы амплитуда рецепторных потенциалов не ограничивалась достаточно высоким уровнем шума (около 150 мкВ) при их внутриклеточной регистрации. При механической стимуляции цилиарного аппарата волосковых клеток в условиях культуры кортиева органа мыши (Russell et al., 1986) было показано, что уже при смещении стереоцилий на 2—3 нм у внутренних и наружных волосковых клеток возникает рецепторный потенциал, который составляет около 0.3—0.5 мВ.

Фаза переменного рецепторного потенциала была измерена по отношению к фазе микрофонных потенциалов, регистрируемых внеклеточно в кортиевом органе (Dallos, 1985). Для рецепторов из третьего завитка улитки морской свинки было установлено, что фаза ответа наружных волосковых клеток практически совпадала с фазой микрофонных потенциалов в пределах частот ниже характери-

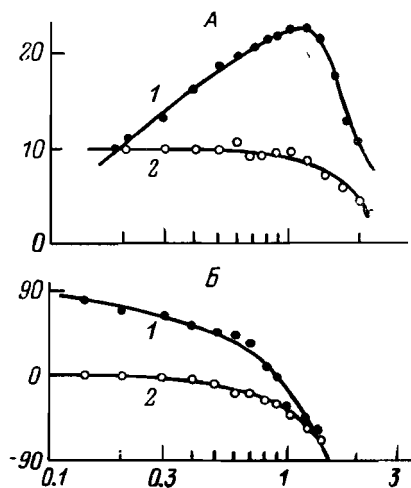


Рис. 90. Амплитудно-частотные (А) и фазо-частотные (Б) характеристики внутренней (1) и наружной (2) волосковых клеток из апикальной области улитки морской свинки (по: Dallos, 1985).

По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — изменение амплитуды (А, дБ) и фазы (Б, град) переменных рецепторных потенциалов при их внутриклеточной регистрации относительно внеклеточной регистрации вблизи этих же волосковых клеток (положительные значения фазы соответствуют опережению, отрицательные — задержке). Интенсивность звука относительно невелика.

стической; при более высоких частотах фаза внутриклеточного ответа обнаруживала задержку по отношению к внеклеточному ответу. В отличие от наружных рецепторные потенциалы внутренних волосковых клеток опережали по фазе суммарный внеклеточный ответ на 90° при действии самых низких частот; в области характеристической частоты разность фаз приближалась к нулю и при дальнейшем повышении частоты меняла знак, т. е. превращалась в фазовую задержку (рис. 90). Фазовые характеристики переменных рецепторных потенциалов волосковых клеток, отражающие свойства клеточной мембраны как фильтра пропускания низких частот, указывают на различие свойств мембраны этих двух типов рецепторов.

В соответствии с этим находится соотношение фаз рецепторных потенциалов внутренней и наружной волосковых клеток. При регистрации из одной и той же частотной области кортиева органа на одном и том же препарате (рис. 91) в области самых низких частот (около 100 Гц) внутриклеточный рецепторный потенциал внутренней волосковой клетки опережает по фазе ответ наружной волосковой клетки примерно на 90° . С увеличением частоты звука разность фаз уменьшается и превращается в фазовую задержку. Частота,

при которой разность фаз ответов обеих волосковых клеток достигает нуля, лежит вблизи их характеристической частоты (около 0.8 кГц). Приведенное описание, по-видимому, носит в некоторой

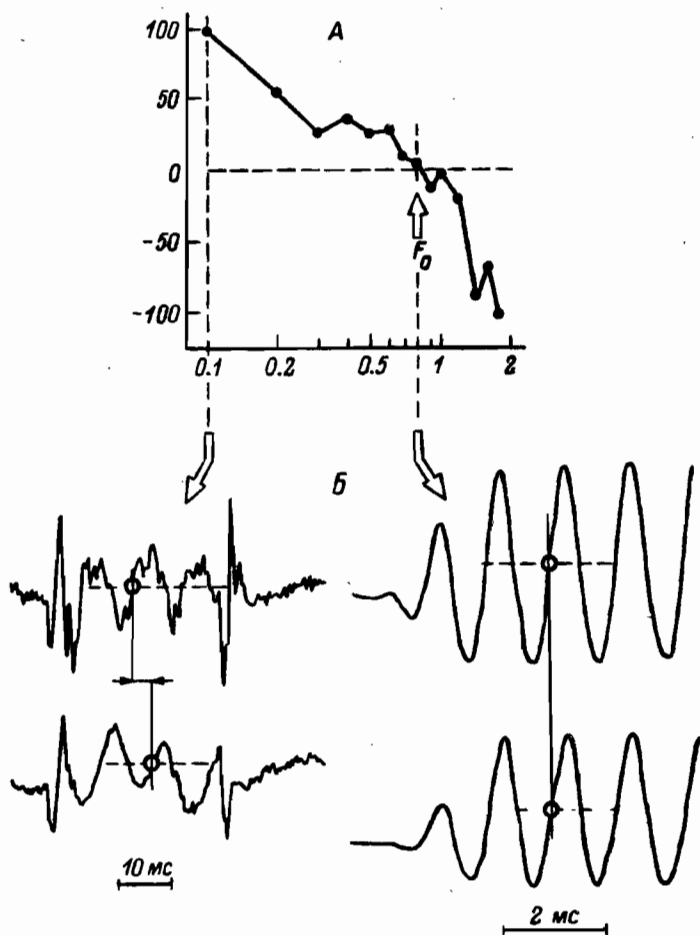


Рис. 91. Фазовые различия между переменными рецепторными потенциалами одной внутренней и одной наружной волосковых клеток из апикального (третьего) завитка улитки морской свинки (по: Dallos, 1986).

На А по оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — разность фаз переменного рецепторного потенциала внутренней и наружной волосковых клеток, град (положительные значения — опережение по фазе для внутренней волосковой клетки). F_0 — характеристическая частота. Усредненные данные для интенсивностей 15, 30, 50 и 70 дБ УЗД. На Б — ответы внутренней волосковой клетки (вверху) и наружной (внизу) на сигналы 0.1 кГц (слева) и 0.8 кГц (справа; характеристическая частота).

степени частный характер, поскольку в еще более низкочастотной области улитки (четвертом завитке) опережение по фазе наблюдается за пределами характеристической частоты таких клеток. Существенно также, что фаза рецепторного потенциала зависит от ин-

тенсивности звука (Dallos, 1986). При этом для внутренних и наружных волосковых клеток наблюдаются принципиально те же закономерности, что и для механической колебательной системы улитки: с возрастанием интенсивности фаза почти не меняется в области характеристической частоты и обнаруживает противонаправленные сдвиги (в сторону опережения или задержки относительно фазы рецепторного потенциала при действии звукового сигнала характеристической частоты) в области более высоких или более низких частот.

Максимум ответа внутренней волосковой клетки соответствует нулевому значению фазы (рис. 90, 1), когда скорость колебательного процесса максимальна. На основании амплитудно- и фазо-частотных характеристик делается заключение о зависимости реакции внутренних волосковых клеток от скорости колебания улитковой перегородки (по крайней мере в области низких частот). Реакция наружных волосковых клеток, по-видимому, в основном определяется величиной смещения улитковой перегородки от положения покоя.

Амплитуда рецепторных потенциалов зависит от направления колебания улитковой перегородки. Для базальной области улитки было показано, что при действии низкочастотных сигналов в фазу разрежения переменный деполяризационный рецепторный потенциал внутренних волосковых клеток значительно больше по амплитуде, чем гиперполяризационный потенциал в фазу сжатия. У наружных волосковых клеток такой резкой асимметрии не наблюдалось (Russell et al., 1986). Можно думать, что степень асимметрии зависит от соотношения частоты действующих сигналов и характеристической частоты волосковых клеток, а также от области отведения (низко- или высокочастотной).

Нелинейный характер многих свойств волосковых клеток проявляется не только при действии однотоновых сигналов, как это описано выше, но тем более — в условиях двухтонового взаимодействия, когда реакция на один тональный сигнал подавляется в присутствии другого. Этот эффект проявляется при регистрации суммарных микрофонных потенциалов и рецепторных потенциалов одиночных волосковых клеток (см. обзор: Радионова, 1987). При этом ответ на тон характеристической частоты подавляется под влиянием как более низких, так и более высоких боковых частот (явление бокового или латерального подавления, рис. 92). Нелинейность при действии двухтоновых сигналов проявляется также в подавлении реакции на один из сигналов в условиях варьирования фазы второго сигнала (рис. 93).

Сравнительная оценка свойств внутренних и наружных волосковых клеток в их реакции на звуковые сигналы указывает на их значительное сходство в отношении частотной избирательности как при оценке по частотным зонам ответа (рис. 88), так и по изоамплитудным кривым (рис. 89). При этом чувствительность внутренних волосковых клеток в генерации переменного рецепторного потенциала оказалась несколько более высокой, чем чувствительность наружных волосковых клеток (см. выше). Роль наружных волосковых

клеток вызывает особый интерес, поскольку их число в несколько раз превосходит число внутренних волосковых клеток; при этом около 90—95 % афферентных слуховых волокон идут от внутренних волосковых клеток, а основная масса эфферентных волокон оканчивается на наружных волосковых клетках. Таким образом, наружные волосковые клетки находятся под мощным эфферентным кон-

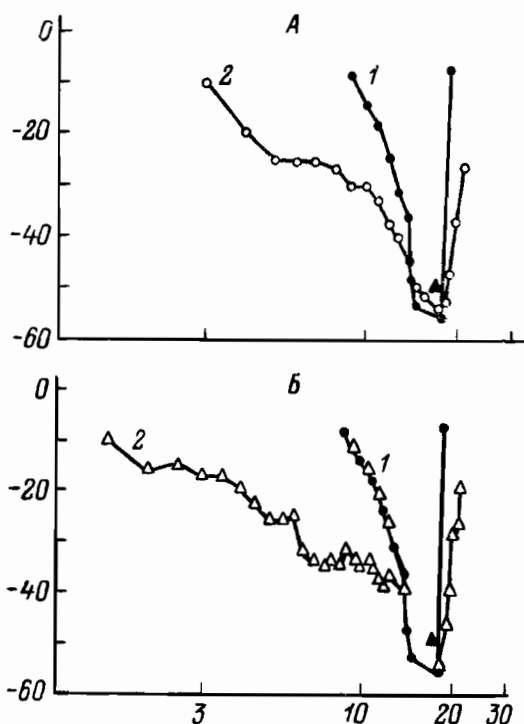


Рис. 92. Латеральное подавление переменного (А) и постоянного (В) компонентов рецепторного потенциала предполагаемой внутренней волосковой клетки улитки морской свинки (по: Sellick, Russell, 1979, цит. по: Радионова, 1987).

По оси абсцисс — частота звука, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ, затухания. 1 — изоамплитудные кривые для постоянного рецепторного потенциала; черный треугольник соответствует интенсивности и частоте тест-тона. 2 — кривые эффекта подавления, определяемые по интенсивности звука, необходимой для подавления ответа на тест-тон на 20 %.

тролем. Этот контроль может оказаться достаточно срочным, поскольку скрытый период реакции эфферентных волокон на ипсилатеральную и контралатеральную звуковую стимуляцию составляет несколько (порядка 10) миллисекунд.

Предполагается, что активность наружных волосковых клеток оказывает регулирующее влияние на внутренние волосковые клетки (см. обзор: Pickles, 1985). При избирательном повреждении наружных волосковых клеток под влиянием ототоксических препаратов (в частности под влиянием канамицина, антибиотика группы аминогликозидов) повышается порог реакции волокон слухового нерва

в области пика их частотно-пороговой кривой, которая при этом расширяется (Kiang et al., 1986). Следовательно, целостность наружных волосковых клеток необходима для нормальной частотной избирательности слуховых волокон и внутренних волосковых клеток. Каким способом наружные волосковые клетки могут оказывать регулирующее влияние на внутренние, остается неясным.

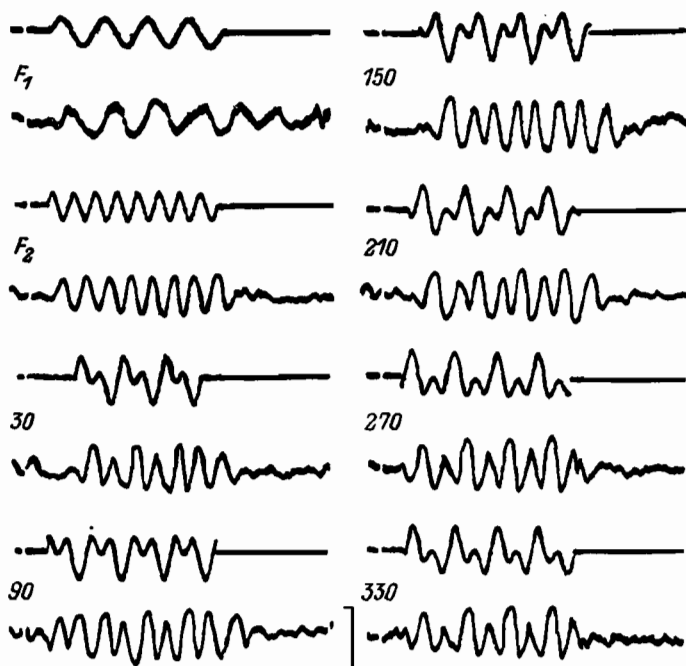


Рис. 93. Микрофонный эффект улитки кошки при действии двухтонового сигнала ($F_1 + F_2$) с различной фазовой структурой (по: Альтман, Радионова, 1974, цит. по: Радионова, 1987).

Верхний луч — сигнал, нижний луч — микрофонный эффект (отведение от круглого окна улитки). Сигнал подается на фоне маскирующего шума интенсивностью 40 дБ для подавления нервных компонентов ответа. $F_1 = 600$ Гц, $F_2 = 1200$ Гц. Цифры — начальная фаза второй гармоники, град; начальная фаза первой гармоники равна нулю. Интенсивность гармоник 80 дБ. Калибровка 100 мкВ.

Высказывается предположение о влиянии через ток жидкости, возникающей в субтекториальном пространстве при звуковой стимуляции.

В фокусе внимания продолжает оставаться вопрос о механо-электрическом преобразовании энергии, происходящем при колебании улитковой перегородки в ответ на звук и возбуждении слуховых рецепторов (Brownell, 1982; Pickles, 1982). В общем виде представляется, что при звуковой стимуляции и колебаниях структур улитки изменяется нагрузка на стереоцилии волосковых клеток. В результате этого стереоцилии деформируются или смещаются от положения покоя, что приводит через систему плазматических цистерн к от-

крыванию ионных каналов и падению сопротивления клеточной мембраны. Падение сопротивления в свою очередь приводит к разряду батареи (которой по существу является сосудистая полоска), создающей разность потенциалов до 160 мВ на участке средняя лестница — волосковые клетки (Davis, 1965, 1983). Возникающий электрический ток через клеточную мембрану по своему направлению является

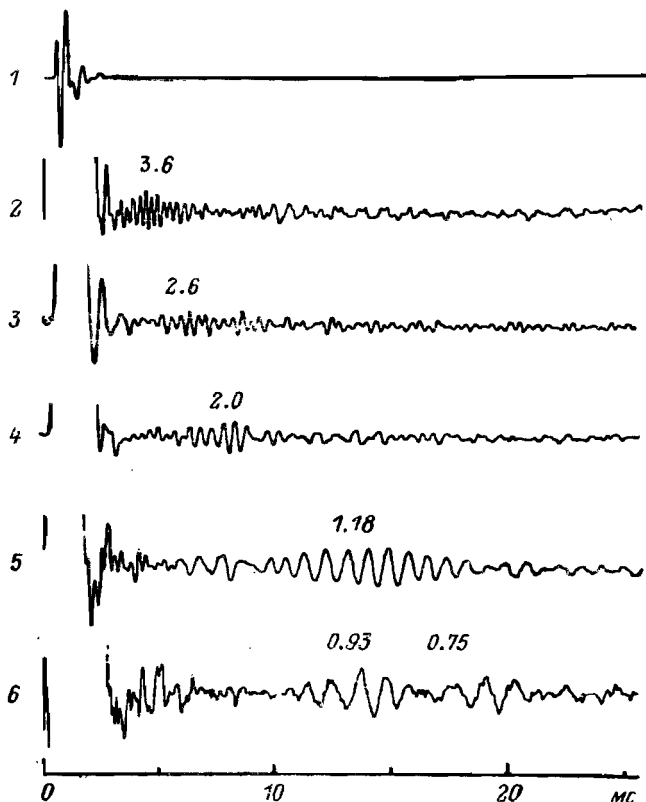


Рис. 94. Явление ото-акустической эмиссии у пяти испытуемых в ответ на короткий щелчок (по: Wilson, 1980, цит. по: Pickles, 1985).

1 — акустический щелчок, 2—6 — ото-эмиссионные ответы различных испытуемых. Цифры у кривых — частота эмиссионного сигнала, кГц. Начальная часть записи вне рисунка ввиду высокого усиления.

деполяризующим и, возможно, определяет реакцию волосковых клеток в виде постоянного рецепторного потенциала. Переменный рецепторный потенциал модулирует его в соответствии с частотой звуковых колебаний.

В последние годы внимание исследователей привлекает к себе явление ото-акустической эмиссии, открытое в 1978 г. (Kemp, 1978, цит. по: Pickles, 1985). Это явление состоит в возникновении акустического сигнала (предположительно отраженного) в микроструктурах улитки, который может быть зарегистрирован с помощью

миниатюрного микрофона в наружном слуховом проходе у человека и различных животных. Ото-акустические эмиссионные сигналы различны по частоте и форме волны у разных испытуемых (рис. 94), при этом более высокочастотные сигналы регистрируются с меньшим скрытым периодом, чем более низкочастотные (в соответствии с представлением разных частот вдоль улитки). Индивидуальная картина ото-акустической эмиссии соответствует индивидуальным особенностям аудиограммы в виде отчетливых неравномерностей на ней в области определенных частот. Сигнал акустической эмиссии подвержен влиянию шума и ототоксических препаратов. При патологии внутреннего уха меняется «порог» ото-акустической эмиссии. Ото-акустическая эмиссия может быть спонтанной, т. е. не связанной с акустической стимуляцией. Это послужило основанием для предположения о ее связи с активным процессом в улитке, который должен играть существенную роль в реализации острой частотной настройки. Ряд косвенных данных указывает на связь ото-акустической эмиссии с активностью слуховых рецепторов, в целом роль этого процесса остается не вполне ясной (см. обзор: Pickles, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

- Бару А. В. Слуховые центры и опознавание звуковых сигналов. Л.: Наука, 1978. 192 с.
- Богословская Л. С., Солнцева Г. Н. Слуховая система млекопитающих: сравнительно-морфологический очерк. М.: Наука, 1979. 239 с.
- Вартанян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л.: Наука, 1978. 151 с.
- Васильев А. Г. Слуховая эхолокационная система летучих мышей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 205 с.
- Винников Я. А., Титова Л. К. Кортиев орган. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 260 с.
- Лабутин В. К., Молчанов А. П. Слух и анализ сигналов. М.: Энергия, 1967. 79 с.
- Лабутин В. К., Молчанов А. П. Модели механизмов слуха. М.: Энергия, 1973. 200 с.
- Молчанов А. П., Бабкина Л. Н. Электрические модели механизмов улитки органа слуха. Л.: Наука, 1978. 181 с.
- Радионова Е. А. Первичные процессы в рецепторах органа слуха млекопитающих // Первичные процессы в рецепторных элементах органов чувств. М.; Л.: Наука, 1966. С. 130—143.
- Радионова Е. А. Анализ звуковых сигналов в слуховой системе. Нейрофизиологические механизмы. Л.: Наука, 1987. 272 с.
- Суцзинский М. М. Курс физики. М.: Наука, 1973. Т. 1. 353 с.
- Физиология речи. Восприятие речи человеком / Под ред. Л. А. Чистович. Л.: Наука, 1976. 386 с.
- Шупляков В. С. Колебательные свойства структур улитки внутреннего уха // Анализ сигналов на периферии слуховой системы. Л.: Наука, 1981. С. 5—35.
- Шупляков В. С. Математические модели гидродинамики улитки внутреннего уха // Сенсорные системы. Слух. Л.: Наука, 1982. С. 3—17.
- Шупляков В. С. Активный механизм слуховой частотной избирательности. Материалы Всесоюзной школы-семинара АРСО-13. Новосибирск, 1984. С. 61—62.
- Шупляков В. С. Нелинейность периферического отдела органа слуха и явление маскировки // Proceedings XIth ICPhS. Tallinn, 1987. Vol. 5. P. 338—341.
- Шупляков В. С., Лесогор Л. В., Долмазон Ж. М. Анализ речевых сигналов и нелинейность периферического отдела органа слуха // Материалы Всесоюз. семинара АРСО-14. Каунас, 1986. С. 48—49.
- Шупляков В. С., Лесогор Л. В., Долмазон Ж. М. Модель периферического

Anniko M., Wróblewski R. Ionic environment of cochlear hair cells // *Hear. Res.* 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 279—293.

Aran J. M., Cazals Y., Erre J.-P., Guilhaume A. Conflicting electrophysiological and anatomical data from drug impaired guinea pig cochlea // *Acta Otolaryngol.* 1979. Vol. 87, N 2. P. 300—309.

Art J. J., Crawford A. C., Fettiplace R. Electrical resonance and membrane currents in turtle cochlear hair cells // *Hear. Res.* 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 31—36.

Ashmore J. F., Brownell W. E. Kilohertz movements induced by electrical stimulation in outer hair cells isolated from the guinea pig cochlea // *J. Physiol.* 1986. Vol. 377. P. 41—53.

Békésy G. von. The variation of phase along the basilar membrane with sinusoidal vibrations // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1947. Vol. 19, N 2. P. 452—460.

Békésy G. von. DC resting potentials inside the cochlear partition // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1952. Vol. 24, N 1. P. 72—76.

Békésy G. von. Experiments in hearing. New York: McGraw-Hill, 1960. 745 p. (Békésy G. von, Rosenblith W. A. 1951) Бекеш Г., Розенблит В. А. Механические свойства уха // Экспериментальная психология. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. Т. 2. С. 682—724.

Bredberg G. Cellular pattern and nerve supply of the human organ of Corti // *Acta Otolaryngol.* 1968. Suppl. 236. 135 p.

Brownell W. E. Cochlear transduction: an integrative model and review // *Hear. Res.* 1982. Vol. 6, N 3. P. 335—360.

Brownell W. E. Observation on a motile response in isolated outer hair cell // *Mechanisms of Hearing.* Clayton, Australia: Monash university press, 1983. P. 5—10.

Brownell W. E., Bader G. E., Bertrand E., Ribaupierre Y. Evoked mechanical responses of isolated cochlear outer hair cells // *Science.* 1985. Vol. 227, N 2. P. 194—196.

Bruns V. Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1976a. Vol. 106, N 1. P. 77—87.

Bruns V. Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. II. Frequency mapping in the cochlea // *J. Comp. Physiol.* 1976b. Vol. 106, N 1. P. 87—97.

Burnett C. H. Untersuchungen über den Mechanismus der Gehörknöchelchen und der Membran des runden Fensters // *Arch. f. Ohren.* 1872. Vol. 2. P. 64—74.

Caerou J. C., Dolmazon J. M., Shupljakov V. S. Auditory nonlinearities: A new approach in light of an active Model // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 79. P. 51—55.

Caerou J. C., Dolmazon J. M., Shupljakov V. S. Modele actif du systeme auditif peripherique // *Bull. du Lab. de la Communication Pavleé.* 1987. Vol. 1. P. 211—235.

Cellular mechanisms in hearing / Eds. Å. Flock, J. Wersall. Amsterdam: Elsevier Sci. Publishers B. V., 1986. 326 p. (Hear. Res. 1986. Vol. 22. N. 1—3).

Cody A. R., Russell I. J. Outer hair cells in the mammalian cochlea and noise-induced hearing loss // *Nature.* 1985. Vol. 315, N. 6021. P. 662—665.

Comparative studies of hearing in vertebrates / Eds. A. N. Popper, R. R. Fay. New York etc.: Springer-Verlag, 1980. 437 p.

Crawford A. C., Fettiplace R. The frequency selectivity of auditory nerve fibers and hair cells in the cochlea of the turtle // *J. Physiol. (London).* 1980. Vol. 306. P. 79—125.

Dallos P. The auditory periphery (biophysics and physiology). New York; London: Acad. Press, 1973. 458 p.

Dallos P. Cochlear physiology // *Ann. Rev. Psychol.* 1981. Vol. 32. P. 153—190.

Dallos P. Response characteristics of mammalian cochlear hair cells // *J. Neuroscience.* 1985. Vol. 5, N 6. P. 1591—1608.

Dallos P. Neurobiology of cochlear inner and outer hair cells: intracellular recordings // *Hear. Res.* 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 185—198.

- Dancer A., Franke R.** Intracochlear sound pressure measurements in guinea pigs // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2, N 3—4. P. 191—205.
- Davis H.** Biophysics and physiology of the inner ear // *Physiol. Rev.* 1957. Vol. 37. P. 1—49.
- (Davis H.) Дэвис Г.** Периферическое кодирование слуховой информации // Теория связи в сенсорных системах. М.: Мир, 1964. С. 232—250.
- Davis H.** A model for transducer action in the cochlea // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1965. Vol. 30. P. 181—190.
- Davis H.** Mechanisms of the inner ear // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1968. Vol. 77, N 4. P. 644—655.
- Davis H.** An active process in cochlear mechanics // *Hear. Res.* 1983. Vol. 9, N 1. P. 79—90.
- De Boer E.** No sharpening? A challenge for cochlear mechanics // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 2. P. 567—576.
- Evans E. F.** Does frequency sharpening occur in the cochlea? // *Hearing theory.* IPO: Eindhoven, 1972. P. 27—34.
- Evans E. F.** The sharpening of cochlear frequency selectivity in the normal and abnormal cochlea // *Audiology.* 1975. Vol. 14. P. 419—442.
- Fischler H., Frei E. H., Spira D.** Dynamic response of middle ear structures // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1967. Vol. 41, N 5. P. 1220—1231.
- (Flanagan J. L. 1965) Фланеган Д. Л.** Анализ, синтез и восприятие речи. М.: Связь, 1968. 391 с.
- Fleischer G.** Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschliesslich des Menschen // *Säugetierk. Mitt.* 1973. Vol. 21, N 2—3. P. 131—239.
- Fletcher H.** Speech and hearing. New York, 1929. 225 p.
- Fletcher H.** The mechanism of hearing as revealed through experiment on masking effect of thermal noise // *Proc. Nation. Acad. of Sc. (Washington)*, 1938. Vol. 24, N 7. P. 265—274.
- Flock A.** Contractile proteins in hair cells // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2, N 3—4. P. 411—412.
- Flock A.** Review paper: hair cells, receptors with a motor capacity? // *Hearing-Physiology bases and psychophysics. Proc. 6th symp. hearing: Bad Nauheim, Apr. 5—9, 1983.* 1983. P. 2—7.
- Flock A., Cheung H. C.** Actin filaments in sensory hairs of inner ear receptor cells // *J. Cell Biol.* 1977. Vol. 75. P. 339—343.
- Flock A., Flock B., Murray E.** Studies of the sensory hairs of receptor cells in the inner ear // *Acta Otolaryngol.* 1977. Vol. 83, N 1. P. 85—91.
- Flock A., Strelioff D.** Studies of hair cells in isolated coils from the guinea pig cochlea // *Hear. Res.* 1984. Vol. 15, N 1. P. 11—18.
- Frishkopf L. S., De Roisier D. J.** Mechanical tuning of free-standing stereociliary bundles and frequency analysis in the alligator lizard cochlea // *Hear. Res.* 1983. Vol. 12, N 3. P. 393—404.
- Furness D. N., Hackney C. M.** Cytoskeletal organisation in the apex of cochlear hair cells // *Auditory pathway — structure and function. Prague: Acad. Sci., 1987.* P. 23.
- Gitter A. H., Frömter E., Zenner H. P.** Membrane potential and ion channels in isolated mammalian outer hair cells // *Hear. Res.* 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 29.
- Grandori F.** Nonlinear phenomena in click and tone-burst evoked otoacoustic emissions from human ears // *Audiology.* 1985. Vol. 24, N 1. P. 71—80.
- Guinan J. J., Peake W. T.** Middle ear characteristics of anesthetized cats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1967. Vol. 41, N 6. P. 1237—1261.
- Guinan J. J., Warr W. B., Norris B. E.** Differential olivocochlear projections from lateral versus medial zones of the superior olivary complex // *J. Comp. Neurol.* 1983. Vol. 221. P. 358—370.
- Gummer A. W., Johnstone B. M., Armstrong N. J.** Direct measurement of basilar membrane stiffness in the guinea pig // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1981. Vol. 70, N 5. P. 1298—1309.
- Hackney C. M., Furness D. N.** Intercellular cross-linkage between the stereociliary bundles of adjacent hair cells in the guinea pig cochlea // *Cell a. Tissue Res.* 1986. Vol. 245, N 3. P. 685—688.

Hall J. L. Two-tone suppression in a nonlinear model of the basilar membrane // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 61. P. 802—810.

Held H. Untersuchungen über den feineren Bau des Gehörorgans der Wirbeltiere. I. Zur Kenntnis des Cortischen Organs und der übrigen Sinnesapparate des Labyrinthes bei Säugetieren // Abhandlungen der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. 1904. Bd 49. S. 1—100.

(Helmholtz H. L. F. 1863) Гельмгольц Г. Учение о слуховых ощущениях как физиологическая основа для теории музыки. СПб., 1875. 736 с.

Høgmoen K., Gundersen T. Holographic investigation of stapes footplate movements // Acustica. 1977. Vol. 37. P. 198—202.

Hüde H. Measurement of the eardrum impedance of human ears // J. Acoust. Soc. Amer. 1983. Vol. 73, N 1. P. 242—247.

Hudspeth A. J. The ionic channels of a vertebrate hair cell // Hear. Res. 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 21—27.

Johansen P. A. Measurement of the human ear canal // Acustica. 1975. Vol. 33, N 5. P. 349—351.

Johnstone B. M., Boyle A. J. F. Basilar membrane vibrations examined with the Mössbauer technique // Science. 1967. Vol. 158, N 6. P. 389—390.

Kemp D. T. Stimulated acoustic emissions from the human auditory system // J. Acoust. Soc. Amer. 1978. Vol. 64, N 5. P. 1386—1391.

Kemp D. T. Evidence of mechanical nonlinearity and frequency selective wave amplification in the cochlea // Arch. Otorhinolaryngol. 1979. Vol. 224, N 1. P. 37—45.

Kemp D. T., Chum R. Properties of the generator of stimulated acoustic emissions // Hear. Res. 1980. Vol. 2, N 3—4. P. 213—232.

Khanna S. M., Leonard D. G. B. Basilar membrane tuning in the cat cochlea // Science. 1982. Vol. 215, N 4530. P. 305—306.

Kiang N. Y. S., Liberman M. C., Swell W. F., Guinan J. J. Single unit clues to cochlear mechanics // Hear. Res. 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 171—182.

Kiang N. Y. S., Sachs M. B., Peake W. T. Shapes of tuning curves for single auditory nerve fibers // J. Acoust. Soc. Amer. 1967. Vol. 42, N 6. P. 1341—1342.

Kiang N. Y. S., Watanabe T., Thomas E. C., Clark L. F. Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve. Cambridge: MIT Press, 1965. 154 p.

Klinke R. Neurotransmission in the inner ear // Hear. Res. 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 235—244.

(Kobrak G. G., 1958) Кобрак Г. Г. Среднее ухо. М.: Медиздат, 1963. 455 с.

Kohlöffel L. U. E. A study of basilar membrane vibrations. II. The vibratory amplitude and phase pattern along the basilar membrane (post-mortem) // Acustica. 1972. Vol. 27, N 2. P. 66—81.

Kohlöffel L. U. E. Observations of the mechanical disturbances along the basilar membrane with laser illumination // Basic mechanisms in hearing. New York; London: Acad. Press, 1973. P. 95—117.

Kohlrausch A. Mithörschwellenmuster harmonischer Tonkomplex Maskierer: Vergleich zwischen Messungen und Modellrechnungen // Fortschritte der Akustik-DAGA'87, 1987. S. 545—548.

Kringleboth M., Gundersen T. Frequency characteristics of the middle ear // J. Acoust. Soc. Amer. 1985. Vol. 77, N 1. P. 159—164.

Le Page E. L., Johnstone B. M. Basilar membrane mechanics in the guinea pig cochlea. Details of nonlinear frequency response characteristics // J. Acoust. Soc. Amer. 1980a. Vol. 67, N 12. P. S45.

Le Page E. L., Johnstone B. M. Nonlinear mechanical behaviour of the basilar membrane in the basal turn of the guinea pig cochlea // Hear. Res. 1980b. Vol. 2, N 3—4. P. 183—189.

Lewis R. S., Hudspeth A. J. Voltage- and ion-dependent conductances in solitary vertebrate hair cells // Nature. 1983. Vol. 304, N 5926. P. 538—541.

Liberman M. C. The cochlear frequency map for the cat: labeling auditory nerve fibers of known characteristic frequency // J. Acoust. Soc. Amer. 1982. Vol. 72, N 6. P. 1441—1449.

Licklider J. C. R. On the mechanism of auditory frequency selectivity // J. Acoust. Soc. Amer. 1950. Vol. 22, N 1. P. 83—84.

- Lim D. J. Cochlear anatomy related to cochlear micromechanics. A review // J. Acoust. Soc. Amer. 1980. Vol. 67, N 5. P. 1686—1695.
- Lim D. J. Functional structure of the organ of Corti: a review // Hear. Res. 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 117—146.
- Lim D. J., Anniko M. Developmental morphology of the mouse inner ear. A scanning electron microscopic observation // Acta Otolaryngol. 1985. Suppl. 422. P. 1—69.
- Løkberg O. J., Høgmoen K., Gundersen T. Vibration measurement in the human tympanic membrane — in vivo // Acta Otolaryngol. 1980. Vol. 89, N 1. P. 37—42.
- Maiwald D. Beziehungen zwischen Schall-spectrum Mithörschwelle und der Erregung des Gehörs // Acustica. 1967. Bd 18, N 2. S. 69—80.
- Manley G. A. A review of the auditory physiology of the reptiles // Progress Sensory Physiol. 1981. Vol. 2. P. 49—134.
- Manley G. A. New aspects of comparative peripheral auditory physiology // Auditory pathway: structure and function. Prague: Acad. Sci., 1987. P. 41.
- McRobert H., Bryan M. E., Tempest W. The acoustic stimulation of the middle ear muscles // J. Sound Vib. 1968. Vol. 7, N 1. P. 129—142.
- Møller A. R. Network model of the middle ear // J. Acoust. Soc. Amer. 1961. Vol. 33, N 1. P. 168—176.
- Møller A. R. Transfer function of the middle ear // J. Acoust. Soc. Amer. 1963. Vol. 35, N 7. P. 1526—1534.
- Møller A. R. The acoustic middle ear muscle reflex // Handbook of sensory physiology. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1974. Vol. 1. P. 519—548.
- Neely S. T., Kim D. O. A model for active elements in cochlear biomechanics // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 79, N 5. P. 1472—1480.
- Nilsson H. G. A comparison of models for sharpening of the frequency selectivity in the cochlea // Biol. Cybern. 1978. Vol. 28. P. 177—181.
- Oesterle E., Dallos P. Intracellular recordings from supporting cells in the organ of Corti // Hearing Res. 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 229—232.
- Osborne M. P., Comis C. D., Pickles J. O. Morphology and crosslinkage of stereocilia in the guinea-pig labyrinth examined without the use of osmium as a fixative // Cell Tissue Res. 1984. Vol. 237, N 1. P. 43—48.
- Palmer A. R., Russell I. J. Phase-locking in the cochlear nerve of the guinea-pig and its relation to the receptor potential of inner hair-cells // Hear. Res. 1986. Vol. 24, N 1. P. 1—16.
- Peterson J. L., Liden G. Some static characteristics of the stapedial muscle reflex // Audiology. 1972. Vol. 11, N 1. P. 97—114.
- Pickles J. O. An introduction to the physiology of hearing. London etc.: Acad. Press, 1982. 341 p.
- Pickles J. O. Recent advances in cochlear physiology // Progr. Neurobiol. 1985. Vol. 24, N 1. P. 1—42.
- Pierson M., Møller A. R. Effect of modulation of basilar membrane position on the cochlear microphonic // Hear. Res. 1980. Vol. 2, N 2. P. 151—162.
- Psychophysics and physiology of hearing / Eds E. F. Evans, J. P. Wilson. London etc.: Acad. Press, 1977. 525 p.
- Pujol R. Morphology, synaptology and electrophysiology of the developing cochlea // Acta Otolaryngol. 1985. Suppl. 421. P. 5—9.
- Pujol R. Synapses in the organ of Corti: development, morphology and putative neurotransmitters // Auditory pathway — structure and function. Prague: Acad. Sci., 1987. P. 55.
- Pujol R., Carlier E., Lenoir M. Ontogenetic approach to inner and outer hair cell function // Hear. Res. 1980. Vol. 2, N 3—4. P. 423—430.
- Retzius G. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Bd II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere. Stockholm: Samson u. Wallin, 1884. 368 S.
- Rhode W. S. Observations of the vibration of the basilar membrane in squirrel monkeys using the Mössbauer technique // J. Acoust. Soc. Amer. 1971. Vol. 49, N 4 (2). P. 1218—1231.
- Rhode W. An investigation of post-mortem cochlear mechanics using the Mössbauer effect // Basic mechanisms in hearing. New York: Acad. Press, 1973. P. 49—63.

Rhode W. S. Some observations on cochlear mechanics // J. Acoust. Soc. Amer. 1978. Vol. 64, N 1. P. 158—176.

Robles L., Ruggero M. A., Rich N. C. Basilar membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea. I. Input-output functions, tuning curves and response phases // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 80, N 5. P. 1364—1374.

Rose J. E. Discharges of single fibers in the mammalian auditory nerve // Frequency analysis and periodicity detection in hearing. Leiden: A. W. Sijthoff, 1970. Sec. 4. P. 176—192.

Rose J. E., Brugge J. F., Anderson D. J., Hind J. E. Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey // J. Neurophysiol. 1967. Vol. 30, N 4. P. 769—793.

Rose J. E., Brugge J. F., Anderson D. J., Hind J. E. Patterns of activity in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey // Hearing mechanisms in vertebrates. London, 1968. P. 144—157.

Ruggero M. A., Robles L., Rich N. C. Basilar membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea. II. Responses to lowfrequency tones and relationship to microphonics and spike initiation in the VIII nerve // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 80, N 5. P. 1375—1383.

Runhaar G., Manley E. A. Potassium concentration in the inner sulcus in perilymph-like // Hear. Res. 1987. Vol. 29, N 1. P. 93—103.

Russell I. J. Origin of the receptor potential in inner hair cells of the mammalian cochlea — evidence for Davis' theory // Nature. 1983. Vol. 301, N 5898. P. 334—336.

Russell I. J., Cody A. R., Richardson G. P. The responses of inner and outer hair cells in the basal turn of the guinea-pig cochlea and in the mouse cochlea grown in vitro // Hear. Res. 1986. Vol. 22, N 1—3. P. 199—216.

Russell I. J., Sellick P. M. Tuning properties of cochlear hair cells // Nature. 1977. Vol. 267, N 5614. P. 858—860.

Russell I. J., Sellick P. M. Intracellular studies of hair cells in the mammalian cochlea // J. Physiol. (London). 1978. Vol. 284. P. 261—290.

Rutten W. L. C., Peters M. J., Brenkman C. J. et al. The use of a SQUID magnetometer for middle ear research // Cryogenics. 1982. Vol. 22, N 9. P. 457.

Santos-Sacchi J., Dallos P. Intercellular communication in the supporting cells of the organ of Corti // Hear. Res. 1983. Vol. 9, N 3. P. 317—326.

Schmidt R. S., Fernandez C. Labyrinthine DC potentials in representative vertebrates // J. Cell. Comp. Physiol. 1962. Vol. 59, N 3. P. 311—322.

Schouten J. F., Ritsma R. J., Cardoso B. L. Pitch of the residue // J. Acoust. Soc. Amer. 1962. Vol. 34, N 8. P. 1418—1424.

Schupljakov V., Murray Th., Liljencrants J. Phase dependent pitch sensation // Speech transmission Lab. KTH, Stockholm, Quart. progr. speech rep. 1968. N 4. P. 7—14.

Sellick P. M., Patuzzi R., Johnstone B. M. Measurement of basilar membrane motion in the guinea pig using the Mössbauer technique // J. Acoust. Soc. Amer. 1982. Vol. 72, N 1. P. 131—141.

Sellick P. M., Yates G. K., Patuzzi R. The influence of Mössbauer source size and position on phase and amplitude measurements of the guinea pig basilar membrane // Hear. Res. 1983. Vol. 10, N 1. P. 101—108.

Shaw E. A. G. Performance of external ear as sound collector // J. Acoust. Soc. Amer. 1979. Vol. 65. Suppl 1. P. S9.

Shaw E. A. G., Stinson M. R. The human external and middle ear: models and concepts // Mechanics of hearing. Delft: Martinus Nijhoff, 1983. P. 3—10.

(Skudrzyk E., 1971) Скудрик Е. Основы акустики. М.: Мир, 1976. Т. 1. 520 с.

Smith C. A. Structure of the cochlear duct // Evoked electrical activity in the auditory nervous system. New York; London: Acad. Press, 1978. P. 3—19.

Spoendlin H. Ultrastructure and peripheral innervation pattern in relation to the first coding of the acoustic message // Hearing mechanisms in vertebrates. London: Churchill, 1968. P. 89—119.

Spoendlin H. Innervation patterns in the organ of Corti of the cat // Acta Otolaryngol. 1969. Vol. 67, N 2—3. P. 239—254.

Stevens K. N., Berkovitz R., Green D. M. Calibration of ear canals for audiometry of high frequencies // J. Acoust. Soc. Amer. 1987. Vol. 81, N 2. P. 470—484.

- Strelieff D., Flock Å. Stiffness of sensory-cell hair bundles in the isolated guinea pig cochlea // *Hear. Res.* 1984. Vol. 15, N 1. P. 19—28.
- Tasaki I. Hearing // *Ann. Rev. Psychol.* 1957. Vol. 19. P. 417—435.
- Tasaki I. Afferent impulses in auditory nerve fibres and mechanism of impulse initiation in the cochlea // *Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems*. Springfield, Ill.: C. C. Thomas, 1960. P. 40—47.
- Tasaki I., Davis H., Eldredge D. H. Exploration of cochlear potentials in guinea pig with a microelectrode // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1954. Vol. 26, N 5. P. 765—773.
- Tasaki I., Davis H., Legoux J. P. The space-time pattern of the cochlear microphonic (guinea pig) as recorded by differential electrodes // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1952. Vol. 24, N 5. P. 502—518.
- Tilney L. G., Tilney M. S. Functional organization of the cytoskeleton // *Hear. Res.* 1986. Vol. 22, N 1—3, P. 55—77.
- Tonndorf J., Khanna S. M. Tympanic membrane vibrations in human cadaver ears studied by time average holography // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1972. Vol. 52, N 4 (2). P. 1221—1233.
- Tröger J. Die Schallaufnahme durch das aussere Ohr. // *Physik. Ztschr.* 1930, Bd 31. S. 26—47.
- Tumarkin E. Evolution of the auditory conducting apparatus in terrestrial vertebrates // *Hearing mechanisms in vertebrates*. London: J. a. A. Churchill Ltd, 1968. P. 18—40.
- Vogten L. L. M. Pure tone masking of a phase-locked tone burst // *Ann. Progr. Rep.* 1972 (Eindhoven, Holland), N 7. P. 5—16.
- Vogten L. L. M. Pure tone masking: a new result from a new method // *Psychophysical models and physiological facts in hearing*. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1974. P. 142—155.
- Warr W. B. The olivocochlear bundle: the origins and terminations in the cat // *Evoked electrical activity in the auditory nervous system*. New York: Acad. Press, 1978. P. 43—63.
- Wegel R. L., Lane C. E. The auditory masking of one pure tone by another and its probable relation to the dynamics of the inner ear // *The physical. Rev.* 1924. Vol. 23, N 2. P. 266—285.
- Wever E. G. The reptile ear. Princeton: Princeton University, 1978. 1024 p.
- Wever E. G., Bray C. W. Action currents in the auditory nerve in response to acoustic stimulation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1930. Vol. 16, N 5. P. 344—350.
- Wiener F. M., Ross D. A. The pressure distribution in the auditory canal in a progressive sound field. // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1946. Vol. 18, N 3. P. 401—408.
- Wilson J. P. Evidence for a cochlear origin of acoustic reemissions, threshold fine-structure and tonal tinnitus // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2, N 3—4. P. 233—252.
- Wilson J. P., Johnstone J. R. Basilar membrane and middle ear vibration in guinea pig measured by capacitive probe // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1975. Vol. 57, N 3. P. 705—723.
- Zemplenyi J., Gilman S., Dirks D. Optical method for measurement of ear canal length // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 78, N 6. P. 2146—2148.
- Zwicker E. A hard ward cochlear nonlinear preprocessing model with active feedback // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 80, N 1. P. 146—153.
- (Zwicker E., Feltkeller R., 1967) Цвикер Э., Фельдкеллер Р. Ухо как приемник информации. М.: Связь, 1971. 255 с.
- Zwislocki J. Review of recent mathematical theories of cochlear dynamics // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1953. Vol. 25, N 4. P. 743—751.
- Zwislocki J. Electrical model of the middle ear // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1961. Vol. 34, N 1. P. 168—175.
- Zwislocki J. Analysis of some auditory characteristics // *Handbook of mathematical psychology*. New York, 1965. Vol. 3. P. 1—97.
- Zwislocki J., Kletsy E. L. Micromechanics in the theory of cochlear mechanics // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2, N 3—4. P. 505—512.
- Zwislocki-Moscicki J. Theorie der Schneckenmechanik // *Acta Otolaryngol.* 1948. Suppl. 72. P. 1—76.

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ ПУТЕЙ И ЦЕНТРОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

4.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

4.1.1. СЛУХОВОЙ НЕРВ

Строение

Число волокон в слуховом нерве различно у различных представителей млекопитающих: так, у человека это число составляет около 30 000, у кошки — около 50 000. Миелинизированные афферентные волокна слухового нерва представляют собой центральные отростки (аксоны) биполярных нейронов спирального ганглия (нейроны I порядка в слуховой системе). Тела биполярных нейронов, образующие спиральный ганглий, расположены в модиолусе улитки, т. е. в ее внутреннем костном спиральном канале (канал Розенталя). Периферические отростки (дендриты) биполярных нейронов контактируют с волосковыми клетками Кортиева органа.

Дендриты биполярных нейронов, идущие от наружных волосковых клеток проходят в составе наружного спирального пучка под волосковыми клетками, причем каждое волокно дает коллатерали к большому числу волосковых клеток — примерно на расстоянии 0.6 мм по длине кортиева органа (Spoendlin, 1968, 1969). Таким образом, одно волокно наружного спирального пучка получает возбуждение от большого числа рецепторов. Основная масса дендритных волокон (90—95 %), называемых радиальными, идет от внутренних волосковых клеток, причем каждое волокно дает, как правило, лишь одно окончание, не образуя концевых разветвлений. На одной внутренней волосковой клетке оканчиваются 10—20 радиальных волокон (Spoendlin, 1968, 1969).

В соответствии с существованием двух групп афферентных волокон (спиральных и радиальных), с их различным способом иннервации наружных и внутренних волосковых клеток (диффузным в первом случае и точечным во втором) в спиральном ганглии описаны также биполярные нейроны двух различных морфологических типов. Однако их соотношение с волокнами, иннервирующими внутренние и наружные волосковые клетки, остается проблематичным (Ruggero et al., 1982).

Центральные отростки биполярных нейронов образуют слуховой нерв. Волокна слухового нерва у различных представителей млекопитающих имеют диаметр примерно от 1 до 8 мкм, что соответствует скорости проведения импульса в 5—40 м/с (Радионова, 1971). Все волокна слухового нерва оканчиваются на нейронах первого центрального отдела слуховой системы — кохлеарных ядер (нейроны II порядка в слуховой системе).

Эфферентные волокна, идущие в составе слухового нерва из ядер верхне-оливарного комплекса к волосковым клеткам, относительно немногочисленны — у кошки они составляют около 1700—1800 (Warr, 1975). Их функция рассмотрена отдельно (раздел 4.3.2).

Функциональные свойства

В условиях наркоза и острого эксперимента подавляющее большинство волокон слухового нерва обнаруживает спонтанную активность. При этом на одном и том же животном частота спонтанной активности может быть резко различной для разных волокон, даже имеющих близкие характеристические частоты (Kiang, 1965). Характеристики спонтанной активности оказались близкими у разных представителей млекопитающих. Временная последовательность импульсов спонтанной активности является нерегулярной. Максимальная частота спонтанной активности импульсации достигает 100 имп./с и более (Nomoto et al., 1964, цит. по: Радионова, 1971; Kiang, 1965; Pickles, 1982). В целом распределение волокон по уровню спонтанной активности является бимодальным: около четверти всех волокон имеют частоту импульсации до 20/с, остальные волокна имеют частоту спонтанной импульсации в среднем около 60—80 имп./с. Распределение межимпульсных интервалов близко к пуассоновскому, отличаясь от него лишь в своей крайней левой части, где число самых коротких интервалов ограничивается за счет рефрактерности волокон. Величина рефрактерности слуховых волокон прямо не измерялась, однако кратчайшие значения межимпульсных интервалов составляют 1 мс и менее, что, по-видимому, близко к величине абсолютной рефрактерности. Сходные данные были получены также в экспериментах по исследованию времени восстановления при регистрации суммарных ответов слухового нерва: менее 1 мс для абсолютной рефрактерности и около 20 мс для относительной, как при отведении от круглого окна улитки, так и при входе в кохлеарные ядра (см. обзор данных: Радионова, 1971).

В соответствии с величиной рефрактерности находится способность слуховых волокон к воспроизведению ритма стимуляции. Одиночные слуховые волокна, как правило, не полностью воспроизводят частоту тонального стимула даже в пределах до 100 Гц. Максимальная частота тона, при которой наблюдалась полная синхронизация импульсации со звуком, достигала 800 Гц на бодрствующем животном. Однако в суммарной активности слуховых волокон может воспроизводиться значительно более высокая ча-

стота звука — по крайней мере до 4—5 кГц, в основе чего, как было постулировано, должна лежать достаточно жесткая привязка момента возникновения импульса к определенной фазе тонального сигнала (принцип «залпов»: Wever, 1949; рис. 95). Это положение было подтверждено при регистрации периодограмм активности одиночных слуховых волокон (рис. 96; см. обзоры литературы: Радионова, 1971; Pickles, 1982). Достаточно четкая привязка ответа

к определенной фазе сигнала может наблюдаться до частоты 5 кГц и даже выше.

Метод периодограмм (рис. 96 и далее) оказался весьма продуктивным для анализа тонкой временной структуры ответа. Этот метод основан на суммации ответов за каждый последовательный период тонального сигнала при наложении последовательных периодов друг на друга, начиная с одной и той же фазы. Благодаря накоплению ответов за большое число периодов сигнала в периодограмме статистически могут находить отражение различные изменения величины ответа, связанные с колебаниями в форме волны сигнала на протяжении периода (рис. 97).

В периодограммах (рис. 96, 97) обнаруживается характерная

особенность: импульсная активность возникает лишь в ответ на полуволну сигнала, т. е. на те колебания в форме волны, которые лежат по одну сторону от нулевой линии. В этом проявляется так называемое детектирующее (выпрямляющее) свойство улитки (и, по-видимому, клеточной мембраны самих нервных волокон), когда эффективным для возбуждения является лишь одно направление колебания улитковой перегородки — либо в сторону барабанной, либо в сторону вестибулярной лестницы. Вопрос о том, какое именно направление оказывается более эффективным, остается спорным, поскольку эффективность того или иного направления колебания зависит от параметров стимуляции и частотной области отведения (см. обзор: Радионова, 1987).

Узор разряда волокон слухового нерва на тональный сигнал или шум, как правило, представляет собой тоническую пачку импульсов, длящуюся в течение времени действия звука, а иногда, при высоком уровне интенсивности, — и в последствии звукового сигнала. Частота импульсации максимальна в начальный момент времени и постепенно уменьшается до некоторого стационарного уровня (процесс адаптации, рис. 98, А). Длительность процесса

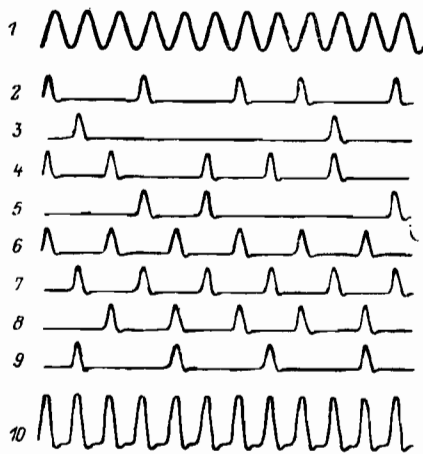


Рис. 95. Иллюстрация принципа залпов (по: Wever, 1949).

1 — звуковой сигнал, 2—9 — активность одиночных волокон, 10 — их суммарная активность.

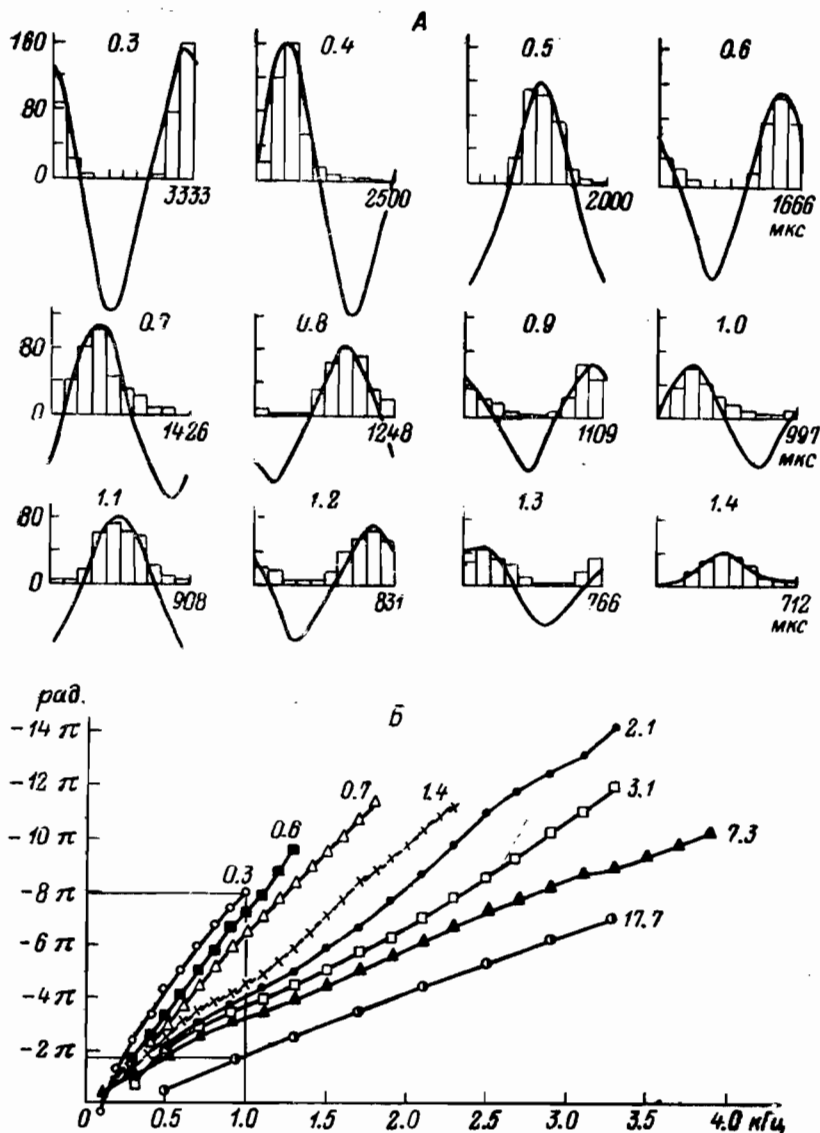


Рис. 96. Зависимость реакции волокон слухового нерва обезьяны от фазы тонального сигнала.

А — периодограммы импульсной реакции волокна при действии тональных сигналов разной частоты (цифры у гистограмм, кГц). Длина оси абсцисс соответствует периоду тона, мкс; начало оси абсцисс для каждой частоты соответствует нулевой фазе сигнала на входе телефона. По оси ординат — число импульсов в канале. Кривые, проведенные по максимумам гистограмм, соответствуют форме колебаний действующего сигнала (по: Anderson et al., 1971). Б — зависимость величины фазового сдвига, рад., максимума импульсного ответа от частоты тонального сигнала, кГц, для волокон с различными характеристическими частотами (цифры у кривых, кГц) (по: Geisler et al., 1974, цит. по: Радионова, 1982).

адаптации может быть различной — от нескольких десятков и сотен миллисекунд до нескольких минут, в зависимости от свойств индивидуального волокна и параметров стимула (см. обзор: Радионова, 1974). Метод постстимульных (перистимульных) гистограмм (рис. 98) позволяет дать статистическую оценку узора импульсного разряда на протяжении достаточно длительного времени как до, так и во время и после действия стимула. В этом случае суммируется импульсация за несколько (от единиц до десятков) предъявлений стимула, причем начальные моменты каждой суммируемой реализации отстоят от начала стимула на одинаковое время (или совпадают с началом стимула).

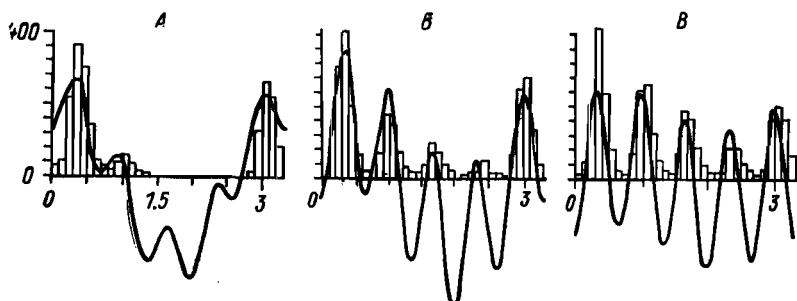


Рис. 97. Периодограммы ответов волокон слухового нерва на комплексный сигнал (300 и 1500 Гц) при разных значениях интенсивности верхней гармоники (А—В) (по: Rose et al., 1967, цит. по: Радионова, 1987).

По оси абсцисс — время, мс; по оси ординат — число импульсов в канале. Интенсивность нижней гармоники (300 Гц) постоянна и равна 80 дБ, интенсивность верхней гармоники (1500 Гц) 60, 70, 80 дБ на А, Б, В соответственно. Длина оси абсцисс соответствует периоду (около 3.33 мс) основной частоты (300 Гц). Кривые соответствуют форме колебания действующего сигнала.

Постстимульные гистограммы рис. 98 показывают, что при взаимодействии двух тональных сигналов возможно подавление ответа на фоновый сигнал, которое носит тонический характер, т. е. длится, постепенно ослабевая, в течение времени действия подавляющего сигнала (отмечено чертой под гистограммами). Выраженность эффекта подавления нелинейно зависит от интенсивности фонового звука характеристической частоты (рис. 98, Б). При низких уровнях его интенсивности (40 и 30 дБ) подавляющий сигнал вызывает фазные оп- и off-ответы. Эффект двухтонового подавления может наблюдаться со скрытым периодом до 2 мс и сохраняться после интракраниальной перерезки слухового нерва, что указывает на периферическое происхождение этого эффекта. В его основе, по-видимому, лежат процессы, наблюдаемые на уровне слуховых рецепторов (см. раздел 3.3.4, рис. 92). Подавление ответов слухового нерва, связанное со стимуляцией эфферентного оливо-кохлеарного пути и имеющее рефлекторную природу, требует значительно большего скрытого периода (см. раздел 4.3.2).

В постстимульных гистограммах реакции на короткий звуковой щелчок, имеющий широкий частотный спектр, слуховые волокна

обнаруживают ряд периодических затухающих пиков (рис. 99), частота следования которых совпадает с характеристической частотой данного волокна, определенной при действии тонального сигнала. Эти периодограммы, очевидно, отражают переходный колеба-

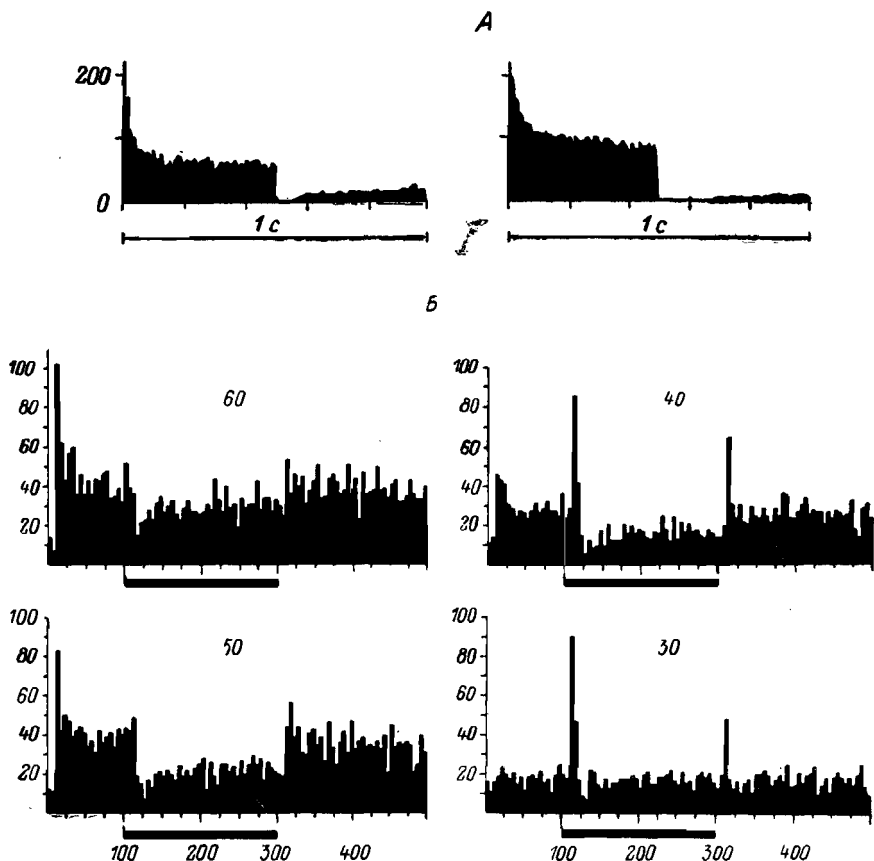


Рис. 98. Постстимульные гистограммы ответов волокон слухового нерва на звуковые сигналы.

А — типичный тонический узор разряда при действии тона характерической частоты (1.82 кГц слева и 10.34 кГц справа) длительностью 0.5 с (по: Kiang, 1965); Б — эффекты подавления ответа на тон характерической частоты (1200 Гц, длительностью 500 мс) различной интенсивности (цифры на гистограммах) под влиянием тонального сигнала 1900 Гц, 90 дБ, длительностью 200 мс (отмечено чертой под гистограммами) (по: Hind et al., 1967). По оси абсцисс — время, мс; по оси ординат — число импульсов в канале.

тельный процесс на улитковой перегородке, возникающий при действии короткого звука и протекающий в режиме собственных затухающих колебаний. Раздельные пики в периодограммах регистрируются только у волокон с характерической частотой до 5 кГц. Рис. 99 показывает, что ответы на разрежение и сжатие возникают с разным скрытым периодом и протекают в противофазе. При этом величина ответов на щелчки противоположной полярности

не одинакова. Длительность колебательного процесса в реакции слуховых волокон на щелчок может быть различной. У подавляющего большинства волокон (93 %) в постстимульных гистограммах наблюдается до 5—10 колебаний, у 7 % волокон — до 15—25 колебаний. Такое численное соотношение этих двух групп дает некоторое основание рассматривать первую, многочисленную, группу волокон как радиальные, идущие от внутренних волосковых клеток, а вторую, малочисленную, — как спиральные волокна, идущие от на-

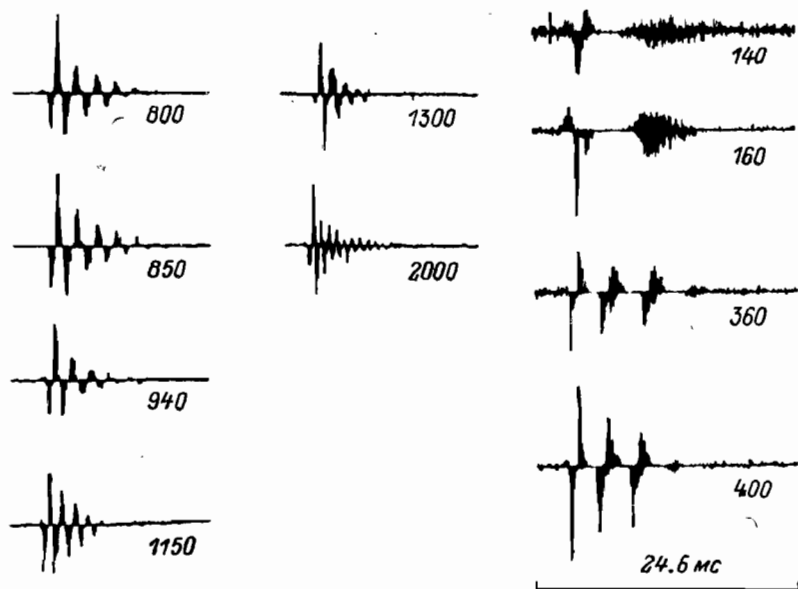


Рис. 99. Сдвоенные постстимульные гистограммы для 10 волокон слухового нерва кошки при действии звуковых щелчков (по: Pfeiffer, Kim, 1972, цит. по: Радионова, 1987).

Верхние гистограммы в каждой паре — ответ на щелчок, создающий разрежение у барабанной перепонки, нижние гистограммы (даны в перевернутом виде, для удобства сравнения) — ответ на сжатие. Цифры у гистограмм — характеристические частоты волокон, Гц.

ружных волосковых клеток. В таком случае меньшее число колебаний (т. е. более быстрый процесс их затухания) в первой группе волокон по сравнению со второй указывало бы на меньшую частотную избирательность внутренних волосковых клеток по сравнению с наружными. Однако имеющиеся в настоящее время данные (раздел 3.3.4) не согласуются с таким заключением.

Скрытый период реакции волокон слухового нерва на звуковой сигнал зависит от их характеристической частоты (рис. 100). При характеристической частоте выше 5 кГц величина скрытого периода приближается к 1 мс, при более низкой характеристической частоте скрытый период возрастает до 6—7 мс. Это явление, очевидно, связано с временем задержки звуковой волны при ее распространении

вдоль улитковой перегородки, от ее базального конца (высокочастотного) к апикальному (низкочастотному). Сходные данные получены на разных животных при действии тональных сигналов и щелчков (Kiang, 1965; Anderson et al., 1971; Evans, 1972).

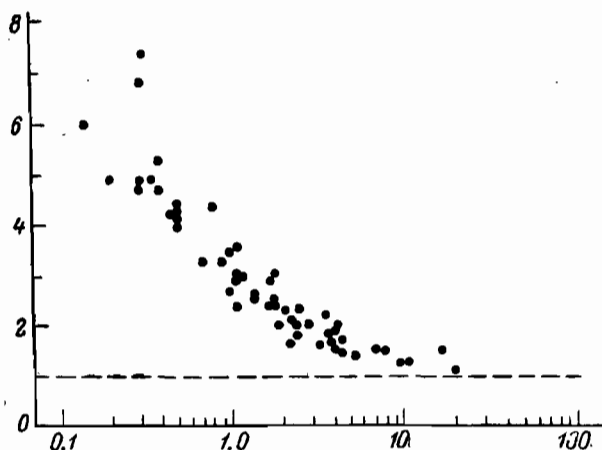


Рис. 100. Зависимость скрытого периода импульсной реакции 58 волокон слухового нерва обезьяны от их характеристической частоты (по: Anderson et al., 1971).

По оси абсцисс — характеристические частоты, нГц; по оси ординат — скрытый период, мс.

4.1.2. КОМПЛЕКС КОХЛЕАРНЫХ ЯДЕР

В связи с последующим рассмотрением основных особенностей электрических реакций нейронов кохлеарного комплекса ядер рассмотрим цитоархитектонику этого ядра. Относительно цитоархитектонического деления кохлеарных ядер на отделы нет единой точки зрения. Так, при окраске по Нисслию на основе цитоархитектоники Озен (Osen, 1969) был выделен ряд отделов, в которых расположены клеточные элементы определенных типов. Деление, предложенное Озен, представлено на рис. 101, Б и является самым простым из существующих делений. Использование метода Гольджи позволило Лоренте де Но (Lorente de No, 1933) выделить 13 областей и 50 видов клеток, в то время как в одном из сравнительно недавних исследований, выполненных Брауэром и соавт. (Brawer et al., 1974), комплекс кохлеарных ядер разделен на 18 областей, в которых описаны 20 типов клеток (часть из этих областей представлена на рис. 101, А). Помимо типов клеток, описанных Озен (рис. 101, Б), в работе Брауэра и соавт. представлены также описания кустистых и звездчатых клеток. При сопоставлении данных этих работ можно указать на определенные корреляции анатомических описаний разных типов клеток (табл. 1), которые были проведены Айткин и соавт. (Aitkin et al., 1984).

Задневертальное ядро обычно делят на ряд участков. Так, Озен (Osen, 1969) выделяет в нем область, содержащую мультиполярные клетки, и область, состоящую из октопусных клеток — так наз. клетки-осьминоги (рис. 101, Б). В цитированной уже работе Брауэра и соавт. (Brawer et al., 1974) в этом ядре выделяются 7 областей и описывается значительно более сложная цитоархитектоническая картина, чем в работе Озен. Особенностью этого ядра является наличие в разных его областях звездчатых клеток и в одной из областей — только октопусных клеток, обильно покрытых синаптическими окончаниями (до 70 % поверхности клетки), получающих ипсилатер-

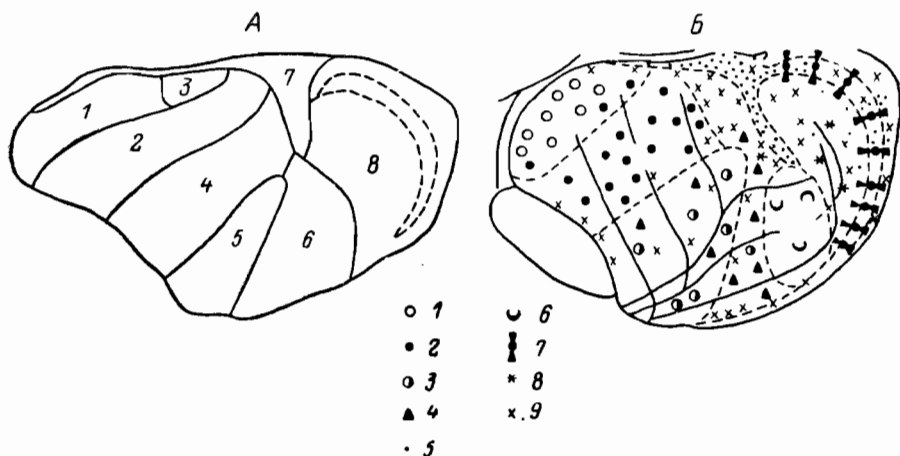


Рис. 101. Схематическое изображение частей кохлеарного ядра (А) и его цитоархитектоники (Б). Сагиттальный разрез.

На А: 1 — передняя, 2 — задняя, 3 — дорсальная части антеровентрального ядра, 4 и 5 — постеродорсальная и постеровентральная области, 6 — постеровентральное ядро, 7 — гранулярный слой клеток, 8 — дорсальное кохлеарное ядро, замкнутой прерывистой линией обозначена область веретенообразных клеток (по: Brawer et al., 1974). На Б: 1, 2 — большие и малые сферические клетки, 3 — глобулярные клетки, 4 — мультиполярные клетки, 5 — гранулярные клетки, 6 — октопусные клетки, 7 — веретенообразные клетки, 8 — гигантские клетки, 9 — малые клетки (по: Osen, 1969).

ральную иннервацию от слухового нерва (Кане, 1973, 1974b). Синаптические окончания клеток ядра имеют своим происхождением волокна слухового нерва, ядра комплекса верхней оливы, т. е. волокна, дающие эти окончания, принадлежат, по-видимому, к эфферентному слуховому пути, в то время как происхождение третьего источника терминалей в настоящее время неизвестно (Кане, 1973).

Особенностью цитоархитектоники дорсального кохлеарного ядра является его слоистая структура (рис. 101, Б). Выделяют следующие слои в этом ядре: а) верхний слой, состоящий из эпендимальных клеток, образующих дно IV желудочка; б) молекулярный слой, содержащий маленькие нейроны и гранулярные клетки; в) выраженный слой веретенообразных (иначе пирамидальных) клеток, наряду с которыми имеются малые нейроны и гранулярные клетки; г) слой полиморфных клеток, или глубокий слой, содержащий разного типа

Сопоставление описаний клеточного состава типов ответа и проекций кохлеарных ядер у различных авторов

Lorente de No, 1933	Brawer et al., 1974	Osen, 1969	Тип синаптического окончания	Тип ответа	Проекция
Передне вентральное ядро					
Тип S	Кустистые	Большие сферические	Одна большая чашечка	Первичноподобный	Медиальное ядро
	»	Малые сферические	Одна-две чашечки	То же	Верхней оливы
	Измененные кустистые	Глобулярные	Три-четыре чашечки	Первичноподобный с паузой (notch) или без	Латеральное ядро
Тип M (мультиполярные кустистые)	Звездчатые	Мультиполярные	Множественные бутоны	Чоппер и оп-ответы	Верхней оливы
Тип M	Гигантские	То же	То же	Паузер	Медиальное ядро
Тип G	Малые	Малые	—	—	Трапециевидного тела
Постеро вентральное ядро					
—	Октопусные	Октопусные	Бутоны	оп-ответ	Задний холм
Дорсальное ядро					
—	Пирамидные	Веретенообразные	Бутоны, гломерулы, синаптические гнезда	Паузер, чоппер, build up	Задний холм, ядра латерального лемниска

Примечание. Названия типов ответа см. ниже в тексте.

гигантские клетки, а также малые нейроны и гранулярные клетки (Brawer et al., 1974). В ядре обнаружено 6 типов синаптических окончаний, из них только 2 типа являются установленного улиткового происхождения. Так, первичные волокна слухового нерва оканчиваются большими бутонами на веретенообразных клетках и на других клеточных элементах, которые в свою очередь отдают аксоны, контактирующие с веретенообразными клетками. Волокна слухового нерва могут оканчиваться на клеточных элементах этого ядра окончаниями, напоминающими мшистые волокна мозжечка. При этом могут возникать гломерулы или синаптические гнезда, отличающиеся от гломерул отсутствием глиальных оболочек (Kane, 1974a). Описаны также окончания на веретенообразных клетках от короткоаксонных клеток самого дорсального ядра (Osen, Mugnaini, 1981).

Ауторадиографические исследования в дорсальном кохлеарном ядре обнаружили, что инъекции радиоактивных аминокислот в улитку приводят к метке максимальной плотности в базальных дендритах веретенообразных клеток (Jones, Casseday, 1979). Особенности синаптических окончаний на разных видах клеток приведены в табл. 1. Дополнительную литературу по цитоархитектонике кохлеарных ядер можно найти в обзорах (Радионова, 1971; Harrison, Howe, 1974; Богословская, Солнцева, 1979; Aitkin et al., 1984).

Переходя к изложению данных об электрической активности одиночных нейронов кохлеарного ядра, в первую очередь необходимо отметить наличие у нейронов определенного отдела кохлеарного комплекса сложной формы одиночного импульса. Так, при внеклеточном отведении только от кустистых нейронов антеровентрального ядра была обнаружена трехфазная форма импульса, состоящего из начального позитивного колебания длительностью примерно 0.5 мс, за которым следует негативно-позитивное колебание (Pfeiffer, 1966). Дальнейший анализ показал, что начальный позитивный компонент отражает пресинаптические процессы, в то время как последующие колебания потенциала — постсинаптические (Bourk, 1976). Пресинаптическая позитивная волна может быть большей или меньшей величины, в зависимости от окончания на кустистых клетках одной или нескольких чашечек Хельда.

Спонтанная активность нейронов кохлеарных ядер менее выражена, чем у волокон слухового нерва. Это относится как к числу спонтанно активных нейронов, так и к частоте спонтанной импульсации. При исследовании одиночных нейронов кохлеарного ядра кошки в условиях барбитурового наркоза было установлено, что примерно половина нейронов кохлеарного ядра обладает спонтанной активностью, характеризующейся частотой 40—50 имп./с (диапазон 0—150 имп./с). Было показано, что в антеровентральном ядре спонтанная активность нейронов (в среднем 29 имп./с; см.: Evans, Nelson, 1973a) отражает спонтанную активность проецирующихся в это ядро волокон слухового нерва; при разрушении улитки внутреннего уха спонтанная активность исчезает. Вместе с тем в дорсальном кохлеар-

ном ядре (в среднем частота спонтанной активности 20 имп./с) после такого разрушения спонтанная активность сохраняется, что позволяет допустить ее происхождение в этом ядре от других источников (Koeber et al., 1966). Можно предположить, что этим источником являются нейроны эфферентного пути. Недавно возможность таких связей была показана в физиологических экспериментах.

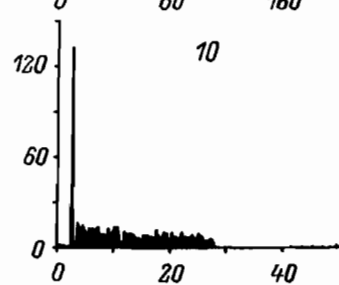
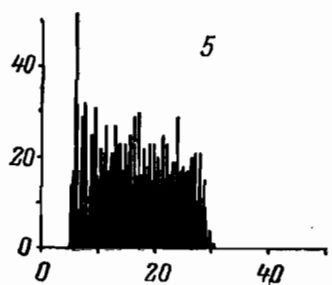
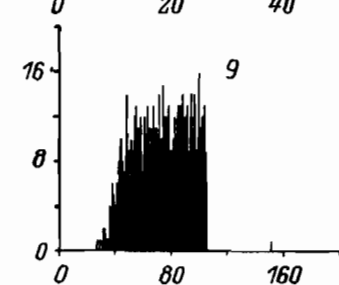
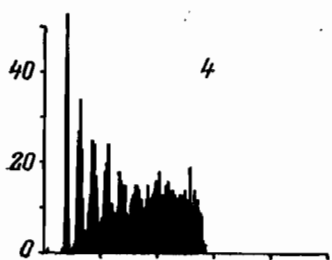
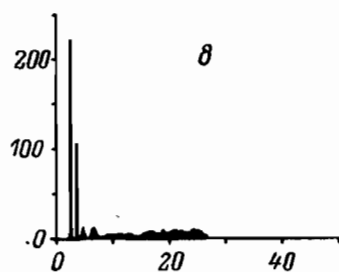
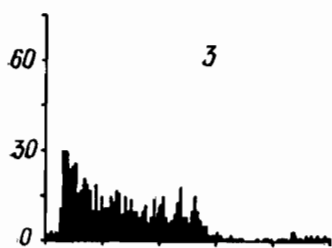
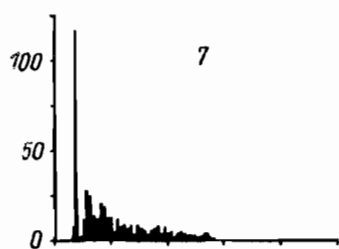
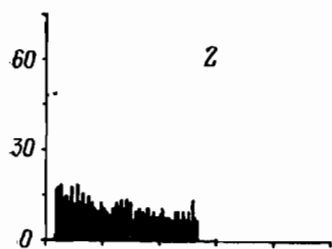
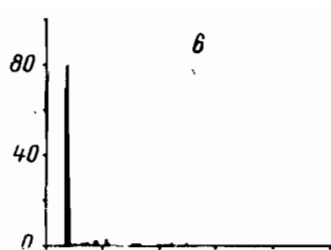
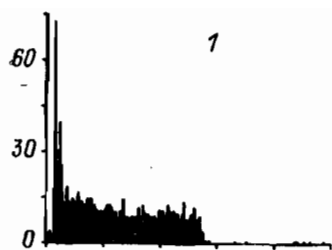
Некоторые отличия спонтанной активности антеровентрального ядра от дорсального ядра кохлеарного комплекса обнаруживаются при регистрации гистограмм межимпульсных интервалов. В дорсальном кохлеарном ядре обнаруживается более симметричная и узкая форма этих распределений, чем у нейронов антеровентрального ядра, для которых характерны квази-пуассоновские распределения. Это указывает на большую регулярность спонтанной активности дорсального ядра (Pfeiffer, Kiang, 1965). Наличие большей регулярности спонтанной активности в дорсальном ядре подтверждает предположение о возможном эфферентном пути, для которого также характерна регулярная спонтанная активность.

Переходим к рассмотрению узора разряда клеток кохлеарного комплекса. В отличие от реакции волокон слухового нерва узоры разряда клеток кохлеарного ядра при действии звуковых сигналов отличаются большим разнообразием. Классификации этих узоров или типов разряда посвящена значительная литература (Радионова, 1971; Альтман и др., 1972; Evans, 1975; Aitkin et al., 1984; Rhode, Smith, 1986a, 1986b).

Однако, прежде чем перейти к изложению этой важной характеристики реакции нейронов, составляющих кохлеарное ядро, необходимо сделать ряд вводных замечаний, свидетельствующих об определенных ограничениях при попытках классификации узоров импульсного разряда как в кохлеарном комплексе ядер, так и в других центрах слуховой системы.

В первую очередь необходимо отметить, что узор разряда существенно зависит от параметров звуковой стимуляции. Так, при изменении частоты, интенсивности, длительности, ритма следования звуковых сигналов узоры разрядов центральных отделов слуховой системы (в том числе и кохлеарного ядра) могут существенно изменяться. Другими словами, как правило, тот или иной узор разряда (тип реакции) не является только свойством, присущим данной нервной клетке с учетом ее системы связей как афферентных, так и эфферентных, а зависит от условий стимуляции. Еще большая изменчивость типа реакции нейронов центральных отделов слуховой системы в зависимости от параметров сигнала наблюдается при действии звуковых стимулов, обладающих сложными параметрами (например, амплитудная или частотная модуляция тонального сигнала).

Вторым методическим условием, который существенно влияет на узор разряда нейронов, является характер использованных наркотических веществ и глубина наркоза в эксперименте. Так, например, примечательно то обстоятельство, что барбитуровый наркоз по-разному влияет на узор разряда нейронов дорсального и антеро-



вентрального ядер кохлеарного комплекса (Evans, Nelson, 1973a, и др.).

Наконец, существенным является характер отводящего электрода. С помощью электрода с высоким входным сопротивлением имеется полная возможность зарегистрировать активность мелких клеток кохлеарного комплекса. Однако, с другой стороны, использование таких электродов имеет и определенный недостаток: их высокое сопротивление способствует регистрации реакций тонких афферентных волокон слухового нерва, что может привести к ошибке при оценке соотношения разных типов узора разряда. Помимо того, электрод с низким входным сопротивлением не позволит зарегистрировать реакции большого числа мелких клеток, что приведет к другой систематической ошибке при оценке количественного соотношения типов реакций нейронов.

При классификации нейронов комплекса кохлеарных ядер обычно в качестве стимулов используются короткие тональные послышки характеристичной частоты, а реакции нейронов регистрируются в виде перистимульных гистограмм (ПСТ). Именно при таком подходе несколько типов узоров разряда (типов реакции) было описано в работе Пфейффера (Pfeiffer, 1966).

К первому типу реакции относятся первично-подобные реакции (иногда в английской литературе их обозначают PRI или PL — «primary-like»), т. е. реакции, напоминающие реакции волокна слухового нерва (отсюда и приведенное выше название). Особенностью этих реакций является наличие импульсации (тонического разряда) во все время действия стимула с умеренно проявляющейся адаптацией (рис. 102, 1—3). Близким к этому типу реакции является разряд первично-подобного типа, имеющий небольшое по времени западение в ПСТ (меньше 5 мс) при реакции на тоны характеристичной частоты (рис. 102, 10). Эту модификацию иногда обозначают PL_N (N — от английского «notch» — выемка).

Второй тип реакции, уже отличающийся от реакций волокон слухового нерва, характеризуется периодическим усилением и ослаблением импульсации при действии тонального сигнала (рис. 102, 4, 5; английское название «шоррег»). Необходимо отметить, что эта периодичность может быть не связана (рис. 102, 4) или связана (рис. 102, 5) с характеристичной частотой. Частое английское обозначение «чопперов» — C.

Следующим типом реакции является обычный ответ на включение (оп-ответ, или фазический ответ), который характеризуется наличием импульсации при включении источника звука и практически

Рис. 102. Перистимульные реакции нейронов кохлеарного ядра различных типов (по: Rhode, Smith, 1986a (1—8, 10); Rhode, Smith, 1986b (9)).

1—3 — первично-подобные реакции, 4, 5 — периодически изменяющаяся импульсация, 6—8 — реакция на включение (в 8 действует характеристическая низкая частота), 9 — нарастающая реакция, 10 — первично-подобная реакция с западением. По оси абсцисс — время, мс; по оси ординат — число импульсов в реакции. Длительность действия тонального сигнала — 25 мс.

отсутствием активности, несмотря на длящийся звуковой сигнал (рис. 102, 6—8).

Четвертый тип реакции характеризуется реакцией на включение с большой (более 5 мс) паузой и последующим возникновением им-

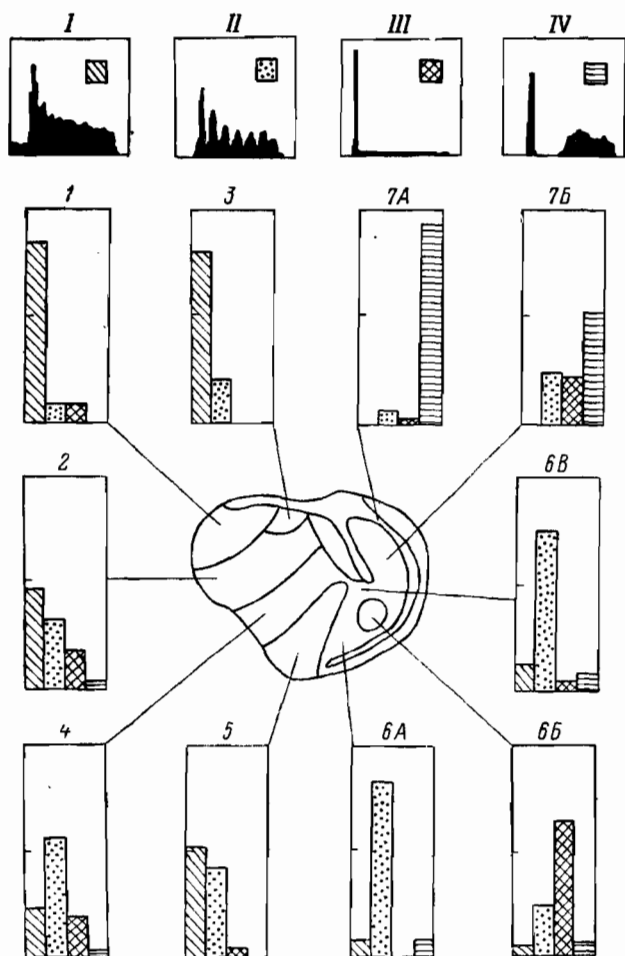


Рис. 103. Соотношение реакции нейронов кохлеарного ядра основных 4 типов (I—IV) в разных отделах кохлеарного комплекса ядер (по: Tsuchitani, 1978).

По оси ординат — количество нейронов в обследованных выборках, %. Отделы кохлеарного ядра в соответствии со схемой рис. 101: 6A, 6B, 6B — передний, центральный и задний отделы заднего вентрального кохлеарного ядра соответственно; 7A, 7B — фузиформный слой дорсального кохлеарного ядра, глубокий слой дорсального кохлеарного ядра соответственно.

пульсации, достигающей стационарного уровня после этой паузы — «паузер» (рис. 103, IV).

Помимо указанных 4 основных типов узора разряда, представленных на рис. 102, выделяют еще один тип реакции, характеризующийся

появлением импульсации без начального разряда с постепенным возрастанием активности до достижения импульсации определенного постоянного уровня. Этот тип реакции обозначается как «build up» или «В» (рис. 102, 9).

Следует указать, что приведенное деление является весьма схематичным. Многократно делались попытки выделить в приведенных выше классах реакции подклассы, тем или иным параметром реакции отличающиеся между собой. Одна из таких попыток выделения подклассов представлена на рис. 102 (1—10).

Можно привести еще одну классификацию, касающуюся типов реакции нейронов только дорсального кохлеарного ядра. Так, выделяют клетки типа II/III, реагирующие выраженной импульсацией на тоны характеристичной частоты и практически не реагирующие на шумовые сигналы, в то время как реакция типа IV характеризуется ответом на тоны характеристичной частоты при интенсивности 20—30 дБ над порогом и резким торможением импульсации при более высоких интенсивностях стимула, характеристичной или близкой к характеристичной частоте. В свою очередь реакции типа II/III делят на две группы в зависимости от наличия или отсутствия спонтанной активности (Evans, Nelson, 1973a, 1973b). Эта классификация приведена, во-первых, потому, что обозначения типов реакции II/III и IV встречаются в литературе. Во-вторых, она показывает, что изменения критерия разделения (особенности реакции на тон и шум и на разную интенсивность этих стимулов) определяют отношение ответа нейрона к тому или иному классу (или типу) реакции.

Имеются еще другие формы реагирования нейронов кохлеарных ядер на звук: торможение спонтанной активности во время действия звуковых сигналов, наличие выраженного тормозного последствия, наличие пачечного (из нескольких импульсов) разряда и др. (см. обзор: Альтман и др., 1972).

Кратчайший скрытый период реакции нейронов кохлеарного ядра при действии тонов и щелчков большой интенсивности больше скрытого периода волокон слухового нерва. Так, для нейронов вентральных кохлеарных ядер они колеблются от 2 до 5 мс (Радионова, Попов, 1965; Evans, Nelson, 1973b). В работах этих авторов было показано, что нейроны дорсального кохлеарного ядра обладают большими скрытыми периодами, чем вентральных ядер: этот показатель находится в диапазоне значений 4—12 мс.

Распределение нейронов, обладающих основными типами реакции, отличается в разных отделах кохлеарных ядер. Наибольшее число первично-подобных нейронов без или при наличии западения обнаружено в антеровентральном кохлеарном ядре (около 90 % из обследованных нейронов в наиболее передней части этого ядра). Лишь в задней части этого ядра преобладающими типами реакции является «чоппер» — тип реакции с периодическим увеличением и уменьшением импульсации. В отличие от антеровентрального ядра в постеровентральном основным типом наблюдаемой реакции является именно этот последний тип реакции (периодическое усиление

импульсации). Исключение представляет собой область, где находятся октопусные клетки, обнаруживающие в основном оп-ответ.

В дорсальном кохлеарном ядре веретенообразные клетки обнаруживают преимущественно реакции типа паузер и лишь небольшое число нейронов реагирует на звук периодическими изменениями импульсации и оп-ответами. В полиморфном слое дорсального ядра наблюдаются нейроны с выраженной паузой после включения звука наряду с большим количеством оп-ответов и нейронов с реакциями типа чоппер. Соотношение распределения реакций нейронов основных 4 типов в разных отделах комплекса кохлеарных ядер представлено на рис. 103.

Рассмотрение общих свойств импульсной активности нейронов кохлеарного комплекса ядер позволяет сделать следующие основные выводы.

1. В отличие от волокон слухового нерва уменьшается количество нервных элементов, обладающих спонтанной активностью; спонтанная активность становится реже.

2. По сравнению со слуховым нервом возникает значительно большее разнообразие узоров разряда, временная структура которых может свидетельствовать о выраженных процессах торможения в нервной сети кохлеарного комплекса ядер.*

3. Имеется относительная корреляция между отделами кохлеарного комплекса ядер (типами нервных клеток) и характером узора разряда.

4.1.3. КОМПЛЕКС ЯДЕР ВЕРХНЕЙ ОЛИВЫ

Как указывалось выше (см. раздел 2.1), ядра верхней оливы составляют комплекс клеточных образований, главными из которых являются медиальное (акцессорное) и латеральное (S-образное) ядра. Особенностью афферентации этих ядер является то, что на их уровне проходит впервые бинауральная конвергенция афферентации от правого и левого уха животного. Естественно, что это обстоятельство определяет значительную роль комплекса ядер верхней оливы в процессах, связанных с локализацией источника звука. Поэтому данные, связанные с бинауральной конвергенцией афферентации, с особенностью реакций на мон- и бинауральные раздражения, будут представлены ниже, в разделе, посвященном нейрофизиологическим механизмам локализации источника звука (раздел 5.4).

Вопросы citoархитектоники и особенности синаптических окончаний на нейронах медиального и латерального ядер верхней оливы разработаны значительно меньше, чем на уровне кохлеарных ядер. Кратко напомним, что из области антеровентрального ядра кохлеар-

* Наряду с многочисленными косвенными доказательствами проявления в реакциях клеток ядра тормозных процессов (см. раздел 4.2.2), получены прямые доказательства наличия тормозных постсинаптических потенциалов полисинаптической природы (Wu, Oertel, 1986). Кроме того, взаимодействие возбуждения и торможения в формировании реакций веретенообразных клеток показано при внутриклеточном отведении (Rhode et al., 1983; Smith, Rhode, 1985).

ного комплекса аксоны больших и малых глобулярных клеток направляются к клеткам медиального и латерального ядер верхней оливы ипсилатеральной стороны соответственно. Кроме того, от антеровентрального ядра аксоны от больших глобулярных клеток направляются и к контралатеральному медиальному ядру (рис. 53). Медиальное ядро верхней оливы состоит из ряда продолговатых веретенообразных клеток, дендриты которых ориентированы в медиальном и латеральном направлениях (Stotler, 1953; Clark, 1969; Noort van, 1969; Ратникова, 1972; Harrison, Howe, 1974; Warr, 1975). В цитированных работах имеются данные о том, что синаптические окончания формируются бутонами двух типов, оканчивающихся соответственно на соме клетки и на ее дендритах.

Клетки латерального (S-образного) ядра верхней оливы также имеют продолговатую форму, поперечно ориентированы по ходу ядра своими дендритами. Аксоны, приходящие в ядро, дают синаптические окончания типа бутонов на соме клетки и ее дендритах.

При исследовании спонтанной активности нейронов верхней оливы было установлено, что по количеству спонтанно-активных нейронов отдельные ядра оливарного комплекса существенно различаются между собой. Так, по данным Кларка и Данлопа (Clark, Dunlop, 1969), наибольшее число нейронов, обладающих спонтанной активностью, зарегистрировано в ядре трапецевидного тела (рис. 104) — 39 % от общего числа обследованных нейронов. Как видно из этого рисунка, узоры разряда нейронов комплекса весьма разнообразны. Вместе с тем классификация типов разрядов нейронов, представленная при описании кохлеарного комплекса ядер (рис. 102), в целом может быть использована и при рассмотрении узоров разряда нейронов верхней оливы. Так, первично-подобный тип реакции с адаптацией или без нее может быть отнесен к типам реакции 1—7, реакция типа чоппер — к реакциям, представленным на схеме рис. 104, 8 и 9, паузер — на рис. 104, 10, оп-ответ — 13. Новой особенностью реакций нейронов верхнеоливарного комплекса является появление реакций типа off-ответ (рис. 104, 15, 16). Кроме того, в ряде работ проведено дополнительное подразделение реакций типа чоппер (Guinan et al., 1972a, 1972b; Tsuchitani, 1977).

Необходимо отметить, что в приведенных работах имеются определенные различия между соотношением разного типа реакций нейронов. Так, в отличие от данных, приведенных на рис. 104, согласно результатам исследования цитированных выше исследований (Guinan et al., 1972a, 1972b), нейроны трапецевидного тела в большинстве случаев отвечают разрядами, напоминающими первично-подобные типы реакций, в то время как у нейронов латерального ядра основным типом реакции являются ответы типа чоппер (рис. 104, 8, 9). По данным этих же исследований, периоливарные ядра характеризуются большим разнообразием узоров разряда при действии звукового раздражения, чем результаты опытов, приведенных на рис. 104.

В этом же разделе нами же излагаются немногочисленные данные об активности нейронов латерального лемниска. Как уже указыва-

лось выше, основным входом двух ядер (вентрального и дорсального) латерального лемниска являются аксоны клеток дорсального кохлеарного ядра противоположной стороны, проходящие через дорсальную акустическую полосу. Кроме того, афферентация и от антеро- и постеровентрального ядра кохлеарного комплекса

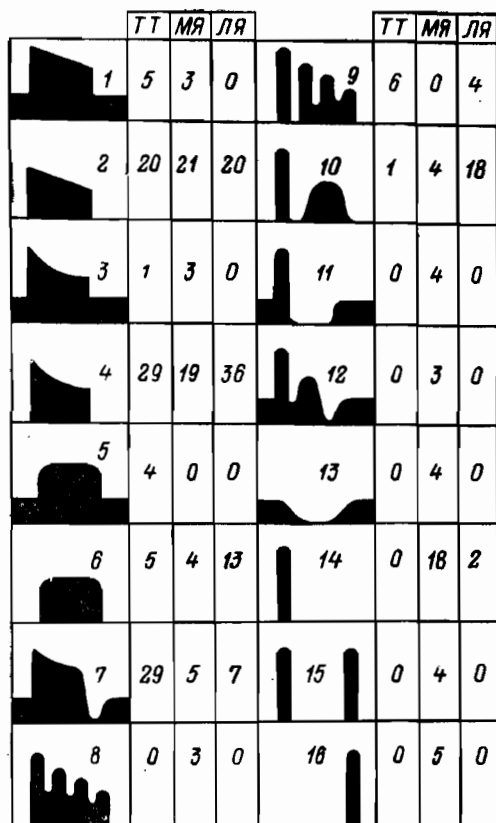


Рис. 104. Схематическое изображение узоров разряда (1—16) нейронов основных ядер верхнотелиарного комплекса кошки при действии тональной посылки (по: Clark, Dunlop, 1969).

ТТ — ядро трапециевидного тела, МЯ — медиальное, ЛЯ — латеральное ядра верхней оливы. Цифры — количество нейронов, %, у которых наблюдается тот или иной тип разряда.

приходит в эти ядра лемниска как с ипси-, так и с контралатеральной стороны.

Клетки ядер латерального лемниска расположены среди волокон этого мощного афферентного коллектора, идущих от нижележащих отделов слуховой системы к ее среднемозговому центру — заднему холму.

Относительно узора разряда клеток ядер латерального лемниска известно немного. По данным Айткина и соавт. (Aitkin et al., 1970;

Brugge et al., 1970), нейроны этих ядер отвечают уже известными узорами разряда — длящимся тоническим, on- и off-ответами, а также разрядом с временным структурированием реакции. Соотношение отдельных типов узора разряда в проведенных исследованиях не оценивалось, поэтому вопрос о преобладающих типах реакции в этих ядрах слуховой системы остается открытым.

Согласно имеющимся данным, в цитированных выше работах скрытый период реакции зависит от частоты стимула: при оптимальных характеристических частотах он короче, чем при действии неоптимальных частот. Абсолютные значения скрытых периодов колеблются от 5 до 25 мс, хотя подавляющая часть нейронов, реакции которых приведены в цитированных выше работах, характеризуется скрытыми периодами в диапазоне 7—12 мс. Особенностью ядер латерального лемниска является их существенное различие при действии мон- и бинаурального раздражения. Если вентральное ядро латерального лемниска реагирует в основном на моноауральную и контралатеральную стимуляцию, то нейроны дорсального ядра реагируют как на ипси-, так и на контралатеральную стимуляцию. Результаты бинаурального взаимодействия на этом уровне слуховой системы будут также рассмотрены при изложении нейрофизиологических механизмов пространственного слуха (см. главу 5).

4.1.4. НИЖНЕЕ ДВУХОЛМИЕ (INFERIOR COLLICULUS)

Нижнее, или заднее, двухолмие расположено в дорсальной части среднего мозга. Согласно электрофизиологическим данным, нижнее двухолмие играет важную роль в слуховой функции, принимает участие в механизмах локализации звука в пространстве. Морфологической основой перечисленных функций является наличие мощных ипсилатеральных проекций из различных отделов слуховой системы и комиссуральных волокон, обеспечивающих взаимодействие симметричных половин слуховой системы, начиная с уровня комплекса верхней оливы. Вместе с тем главным образом в корковых отделах нижнего двухолмия осуществляется конвергенция афферентации не только из слуховых, но также и из зрительных и соматических отделов мозга, что позволяет рассматривать нижнее двухолмие как интегративный центр слухомоторного поведения.

Структурная организация

В соответствии с данными литературы, в каждой половине нижнего двухолмия выделяют центральное ядро и окружающую его кору (Cajal, 1952; Geniec, Morest, 1971; Rockel, Jones, 1973a, 1973b; Harrison, Howe, 1974; FitzPatrick, 1975; Casseday et al., 1976; Adams, 1979; Kudo, Niimi, 1980; Aitkin et al., 1981b; Schweizer, 1981; Kudo et al., 1983; Druga, Syka, 1984; Faye-Lund, Osen, 1985) (рис. 105). В коре различают периполярное и наружное ядра (Rockel, Jones, 1973a; Casseday et al., 1976; FitzPatrick, 1975) или дорсальную и наружную кору — рис. 105 (Faye-Lund, Osen, 1985). В отдельных ис-

следованиях перипентральное и наружное ядра вместе с межколликулярным ядром, расположенным между нижними и верхними

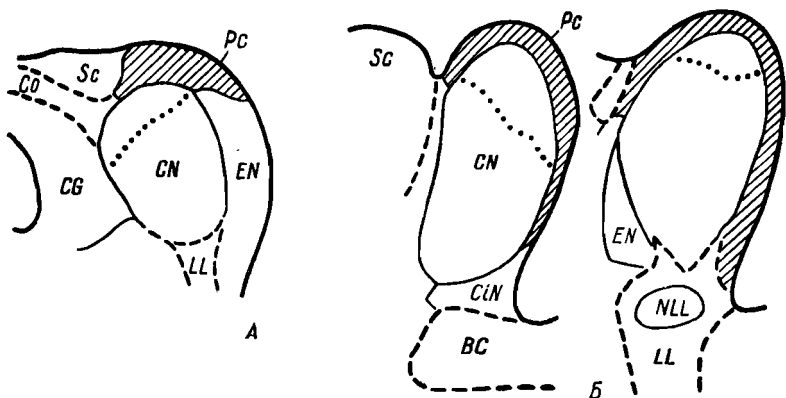


Рис. 105. Схема фронтального (А) и сагиттального (Б) срезов нижнего холма кошки (по: Rockel, Jones, 1973a).

CN — центральное, Pc — перипентральное, EN — наружное ядра нижнего холма; Sc — верхний холм, Co — комиссура нижнего холма, CG — центральное серое вещество, LL — латеральная петля, NLL — дорсальное ядро латеральной петли, CiN — клиновидное ядро, BC — ручка нижнего холма. Точечной линией обозначена граница дорсомедиального и вентрального отделов центрального ядра.

холмами, относят к межколликулярной области или терминальной зоне (Geniec, Morest, 1974; Schroeder, Jane, 1976; Roberts et al., 1976; Iton et al., 1984).

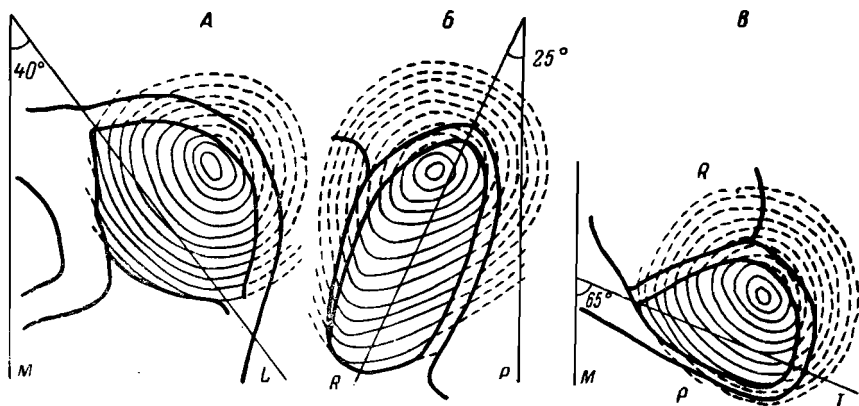


Рис. 106. Схематическое изображение ориентации слоев в центральном ядре нижнего холма кошки на фронтальном (А), сагиттальном (Б) и горизонтальном (Б') планах (по: Rockel, Jones, 1973a).

М — медиальный, L — латеральный, R — ростральный, P — каудальный полюса.

Наиболее массивным образованием нижнего холма является центральное ядро. В большинстве исследований, выполненных на раз-

личных животных, в центральном ядре выделяют небольшой дорсомедиальный отдел и вентролатеральный отдел, занимающий большую часть центрального ядра — рис. 105 (Rockel, Jones, 1973a; FitzPatrick, 1975; Adams, 1979; Schweizer, 1981; Ribak, Roberts, 1986).

Дорсомедиальный отдел центрального ядра состоит в основном из крупных мультиполярных нейронов (Rockel, Jones, 1973a; FitzPatrick, 1975; Schweizer, 1981; Faye-Lund, Osen, 1985; Faye-Lund, 1986; Ribak, Roberts, 1986). В вентролатеральном отделе центрального ядра представлены главным образом два типа клеток: основные (веретеновидные, двухпучковые) нейроны (Rockel, Jones, 1973a), или дисковидные (Geniec, Morest, 1971; FitzPatrick, 1975; Faye-Lund, Osen, 1985), или веретеновидные (Schweizer, 1981) нейроны, которые составляют 60 % всей клеточной популяции центрального ядра (Rockel, Jones, 1973a), и мультиполярные нейроны (Geniec, Morest, 1971; Rockel, Jones, 1973a; FitzPatrick, 1975). Характерной особенностью вентролатерального отдела центрального ядра нижнего холма является организация составляющих его клеток, их дендритов и волокон, входящих в центральное ядро в составе латеральной петли, в систему параллельных слоев (Morest, 1964a; Geniec, Morest, 1971; Rockel, Jones, 1973a; FitzPatrick, 1975). Слои ориентированы

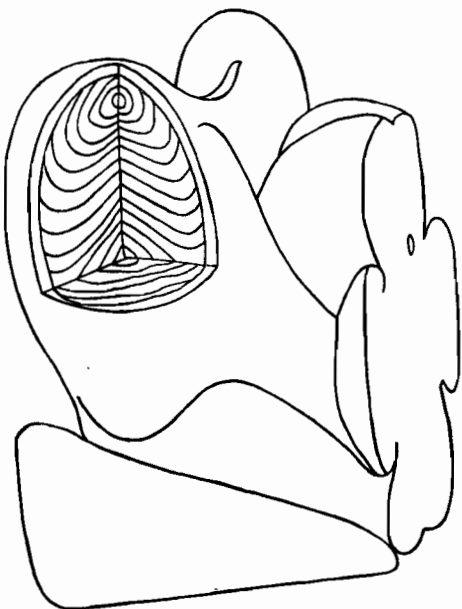


Рис. 107. Объемное изображение нижнего холма кошки (вырезать клин, чтобы показать направление контуров слоев в 3 планах).

на сагиттальных срезах от вентролатерального к дорсокаудальному краю ядра (рис. 106, 107) и от дорсомедиального к вентролатеральному краю ядра на фронтальных срезах.

Каудально и дорсально центральное ядро покрывает слой примерно 0.75 мм (у кошки) плотно расположенных клеток различного размера, составляющих перичесентральное ядро. Наиболее распространенными в перичесентральном ядре являются маленькие веретеновидные клетки с шипиками на дендритах. Реже встречаются крупные клетки с шипиками на дендритах и некоторые крупные мультиполярные и веретеновидные нейроны, дендриты которых свободны от шипиков (Rockel, Jones, 1973b).

Наружное ядро латерально и рострально окружает центральное ядро слоем клеток примерно 1.5 мм у кошки. В состав наружного

ядра входят разнообразные по форме и по размеру клетки и более свободно расположенные в ядре, чем нейроны периферического ядра (Rockel, Jones, 1973a).

Функциональная организация

Тонотопическая организация нижнего холма многократно продемонстрирована в исследованиях на различных представителях животного мира: мышах (Harnischfeger, 1978), крысах (Вартанян, Ратникова, 1967; Clopton, Winfield, 1973; Вартанян, 1978), кроликах (Aitkin et al., 1972), макаках-резусах (Ryan, Miller, 1978), беличьих обезьянах (FitzPatrick, 1975), различных видах летучих мышей (Schuller, Pollack, 1979; Vater et al., 1979; Васильев, 1983) и других. Основная часть нейрофизиологических исследований выполнена на кошках (Rose et al., 1963; Roth et al., 1978; Aitkin et al., 1970, 1975; Merzenich, Ried, 1974; Semple, Aitkin, 1979, и др.).

Общая характеристика частотной локализации оказалась сходной у всех изученных животных. Установленная в первом, посвященном этому вопросу исследовании Роуза и соавт. (Rose et al., 1963), локализация частот в различных ядрах была подтверждена и уточнена в последующих работах (рис. 108). При перемещении микроэлектрода в дорсовентральном направлении встречались нейроны с различными характеристическими частотами. В поверхностных областях их последовательность — от высоких к низким, в центральных — от низких к высоким, в глубоких, ближе к входу латеральной петли, — от более низких к высоким (рис. 108, А). Низкие частоты более представлены в дорсальных и латеральных областях. Если рассмотреть представительство частот в переднезаднем направлении на сагитальном срезе нижнего холма (рис. 108, Б), видно, что в передних отделах локализованы элементы с низкими, сзади — с высокими частотами. Интересно отметить, что такая же последовательность представительства частот в переднезаднем направлении была обнаружена у крыс при отведении микроэлектродом суммарных электрических ответов (Вартанян, Ратникова, 1967).

Функциональное картирование с помощью 2-[^{14}C] дезокситглюкозы показывает сходную с представленной на рис. 106, 108 картину изочастотных слоев в вертикальной проекции (Webster et al., 1978), как и в случаях рассмотрения основного направления ориентации дендритов в препаратах, окрашенных по Гольджи (Rockel, Jones, 1973a). Тонотопическая организация периферического и наружного ядер менее отчетлива, чем центрального ядра, что, возможно, в большей мере связано с трудностями регистрации нейрональных реакций от этих зон в силу чисто топографических отношений, с одной стороны, и с явлением привыкания, характерного для нейронов этих зон, — с другой. Известные к настоящему времени данные о частотной локализации свидетельствуют о том, что определенные части улитки представлены в пространстве (объеме) слухового центра

среднего ядра как минимум в трех направлениях: медиолатеральном, каудоростральном и дорсовентральном.

Тонотопическая организация нижнего холма имеет определенные особенности у животных со специализированными слуховыми функциями, в частности у летучих мышей. У большого подковоноса,

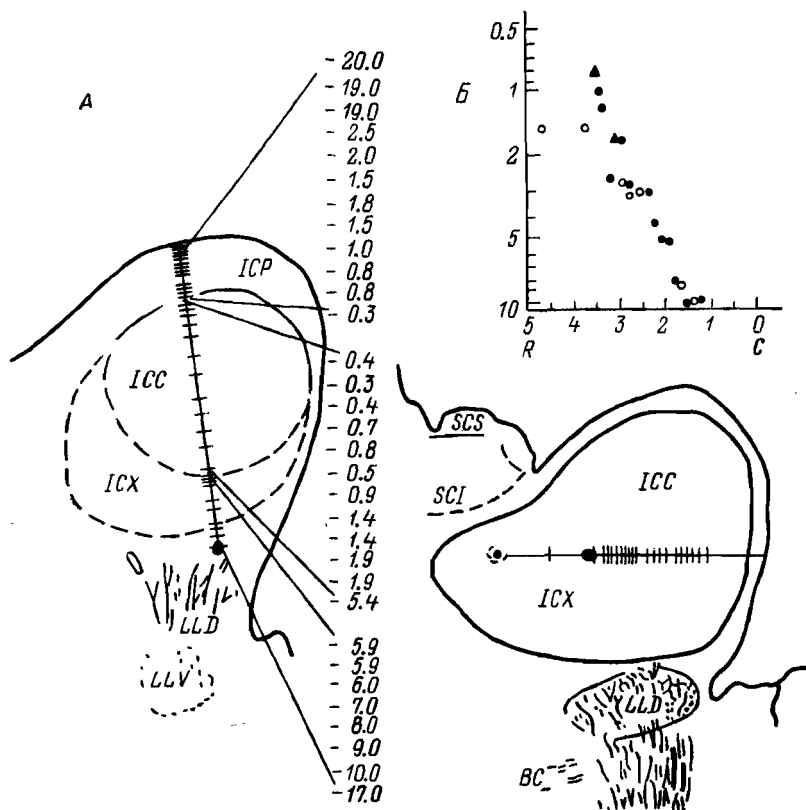


Рис. 108. Частотная локализация в нижнем холме кошки (по: Aitkin et al., 1984).

А — дорсовентральная, Б — ростокаудальная оси холма. На А цифры справа — характеристические частоты, кГц. На Б: над схемой сагитального среза на уровне центра нижнего холма по оси абсцисс — расстояние, мм, от каудального (С) к ростральному (R) полюсу; по оси ординат — шкала частот, кГц. Символами обозначены нейроны с разными характеристическими частотами, ICC — центральное ядро, ICP — периферическое ядро, ICX — наружное ядро, LLD — дорсальное ядро, LLV — вентральное ядро латеральной петли, SCS — поверхностный слой, SCI — глубокий слой верхнего холма, BC — ручка нижнего холма.

например, при погружении микроэлектрода от поверхности нижнего холма повышение характеристических частот наблюдается лишь до середины центрального ядра (Pollack, Schuller, 1981).

Нижняя часть ядра занята клетками, настроенными на частоты спектра излучаемых эхосигналов, причем ширина области частот, возбуждающих нейрон, составляет 100—200 Гц при характеристических частотах 80—90 кГц. Диспропорция в частотном представлении

тельстве наблюдается и у усатой летучей мыши (Zook et al., 1985): более половины объема центрального ядра занимают нейроны, настроенные на вторую гармонику эхолокационного сигнала. Следует отметить, что диспропорция частотного представительства отмечалась и у других животных (Clopton et al., 1974).

Частотно-пороговые кривые нейронов нижних холмов различны по форме и остроте (Альтман и др., 1972): узкие, широкие, мультипиковые; в подавляющем большинстве случаев они несимметричны, редко — симметричны. Острота частотно-пороговых

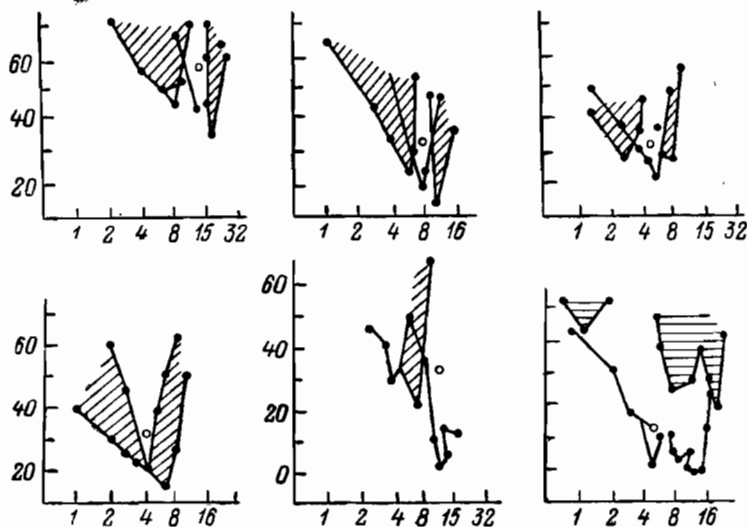


Рис. 109. Частотно-пороговые кривые и боковые тормозные зоны нейронов нижних холмов; различные типы ответов (по: Вартанян, 1978).

По оси абсцисс — частота тонов, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ, относительно уровня 0.00002 Па. Боковые тормозные зоны заштрихованы. Крестик — уровень интенсивности характеристической частоты, при которой определялись боковые тормозные зоны.

кривых связана с величиной характеристической частоты (ХЧ): чем выше ХЧ, тем уже частотно-пороговые кривые. В то же время нейроны с одинаковыми или близкими характеристическими частотами имеют очень различные формы частотно-пороговых кривых (рис. 109). Поскольку величина характеристической частоты является показателем связи с определенной областью периферического рецепторного отдела — улитки, то центральное среднее мозговое представительство содержит практически все возможные варианты частотного анализа — от узкополосного фильтра до интеграции в широкой частотной полосе. Величина порога не обнаруживает корреляции с шириной частотной области ответа.

Следует отметить, однако, что широкие частотно-пороговые кривые никогда не имели такого низкого порога, как узкополосные. Широко настроенные нейроны, возможно, являются мультиполярными клетками с широкими дендритными полями. Известно, что

мультиполярные клетки являются тормозными интернейронами, поскольку в них регистрируется локальное постсинаптическое торможение при действии звуковых щелчков (Nelson et al., 1966).

Боковые тормозные зоны располагаются несимметрично по обеим сторонам от характеристической частоты (Вартанян, 1971, 1978). Обычно высокочастотная зона более эффективна по интенсивности тонов, оказывающих тормозное действие на ответ, вызванный характеристической частотой. В редких случаях отмечаются симметричные тормозные зоны, а также тормозные зоны сложной формы (рис. 109, внизу). Максимальным тормозным эффектом обладают тоны, отличающиеся от характеристической частоты на 1—2 кГц, редко — до одной октавы. Минимальная интенсивность, вызывающая эффект, ниже на 5—15 дБ для высокочастотного тормозного тона (78 % нейронов). В 12 % случаев минимальная интенсивность, вызывающая тормозной эффект, была меньше для тормозных частот низкочастотной области. Результаты количественной оценки ширины частотно-пороговых кривых в условиях действия двух тонов показали, что эти кривые суживаются в 2—2.5 раза (Вартанян, 1978). Подобное ограничение частотной зоны ответа является одной из форм обострения частотных характеристик нейронов, существенным механизмом которого является пространственное торможение.

Для импульсных реакций нейронов нижних холмов тормозные явления, скорее, являются правилом, чем исключением. Чаще всего торможение ограничивает начальную ответную реакцию (Вартанян, 1973), а также проявляется в виде паузы, в течение которой импульсация прекращается даже на фоне действия сигнала. Обычно тормозная пауза возникает через 10—30 мс после начального разряда (Ryan, Miller, 1978). В нижних холмах встречаются нейроны со сложными узорами ответов на сигналы, в том числе с явлениями последействия, соотносимыми с электрографическими коррелятами памяти (Вартанян, 1978). Функциональные характеристики нейронов, входящих в состав изочастотных цепочек и настроенных на одну и ту же частоту, весьма различны.

Обнаружено, что различные области нижнего холма содержат нейроны с различными функциональными свойствами, отражающими связи со слуховыми ядрами ствола мозга — рис. 110 (Roth et al., 1978; Aitkin et al., 1981). Фактически они представляют собой ряд параллельных каналов. Показано также, что имеются области, где конвергируют аксоны нескольких стволовых ядер (Semple, Aitkin, 1981b), обеспечивая тем самым интеграцию информации, поступающей со стволового уровня.

Особенно отчетливо результат разделения восходящих слуховых путей в заднем холме выступает в концентрации нейронов в различных секторах заднего холма, специфически реагирующих на моно- и бинауральную стимуляцию (Aitkin, Webster, 1984). В частности, элементы, чувствительные к интерауральной фазовой и временной задержке, располагаются в дорсальном, латеральном и ростральном квадрантах заднего холма, причем по свойствам они сходны с низко-

A

Б

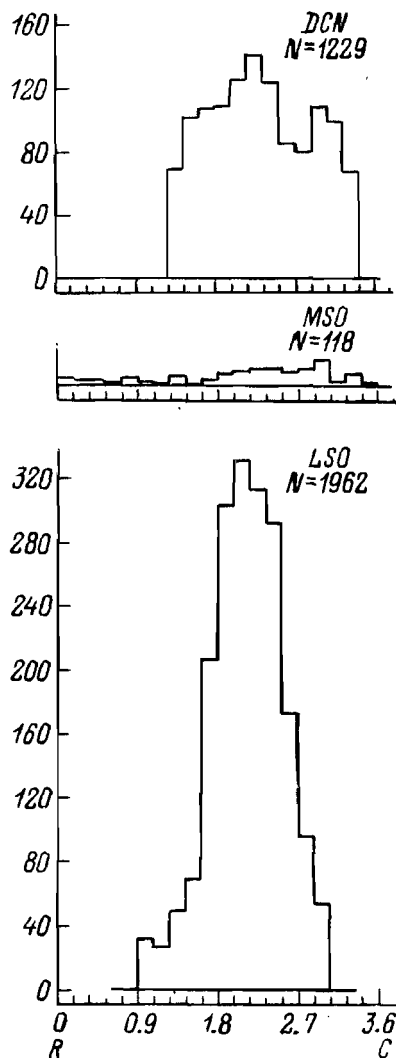
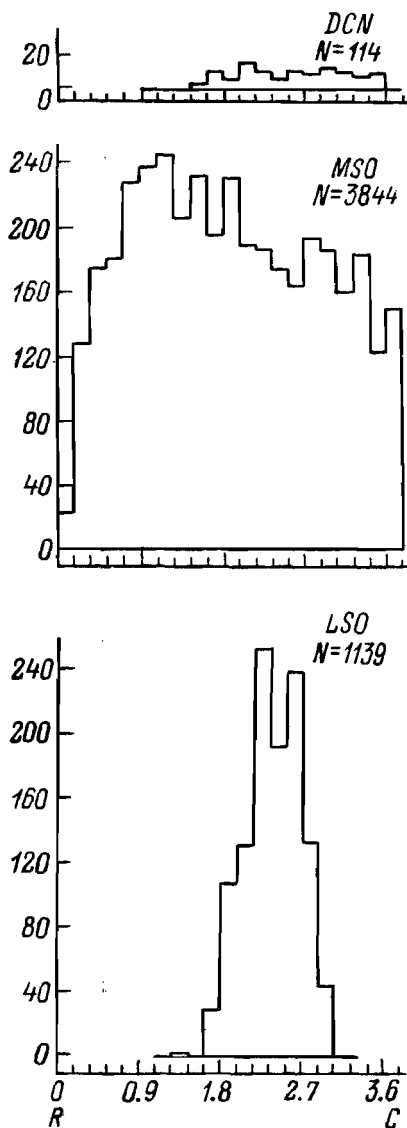


Рис. 110. Плотность проекций к центральному ядру нижнего холма из ипсилатеральных (А) и контралатеральных (Б) слуховых ядер ствола мозга (по: Aitkin et al., 1984).

По оси абсцисс — расстояние от рострального (R) к каудальному (C) полюсу, мм; по оси ординат — число маркированных клеток. MSO, LSO, DCN — медиальное, латеральное ядра комплекса верхней оливы и дорсальное кохлеарное ядро соответственно.

частотными по характеристической частоте нейронами медиальной верхней оливы и дорсального ядра латерального лемниска. Считается, что элементы такого типа обеспечивают передачу информации о локализации в пространстве низкочастотных источников звука (Альтман, 1983; Радионова, 1987).

Изучение представительства от двух ушей важно не только для выявления структурно-функциональных особенностей бинаурального слуха, но и для формирования представлений об организации

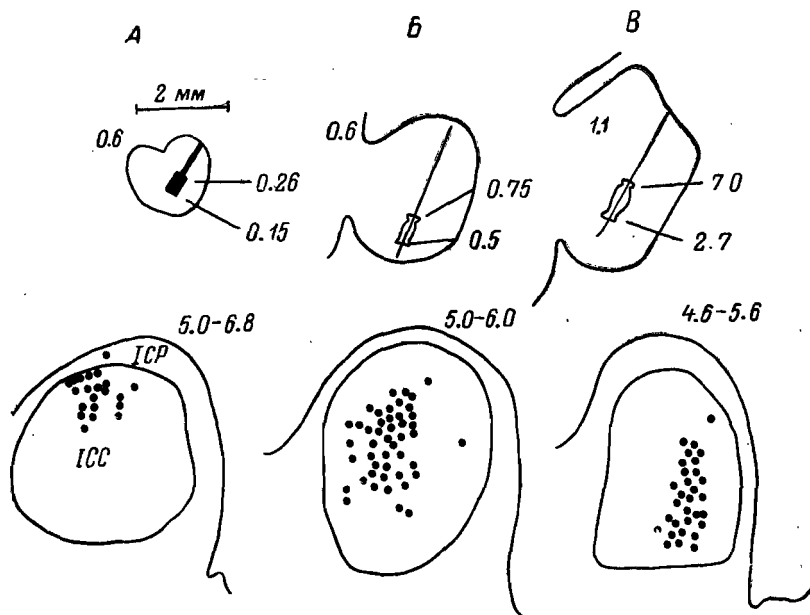


Рис. 111. Схема сагиттальных срезов ВКТ (сверху) с прорисовкой места инъекции пероксидазы хрена и нижнего холма (внизу) с локализацией маркированных клеток в 3 различных экспериментах (А, Б, В) (по: Aitkin et al., 1984).

У верхних срезов цифры слева — расстояние от латеральной поверхности ВКТ, мм; справа — частота, кГц; цифры у нижних срезов — расстояние от средней линии, мм. ICC — центральное, ICP — периферическое ядро нижнего холма.

различных аспектов частотного и временного анализа, необходимого для адекватного описания звукового мира. Обычно организацию входов изучают при массивном или микроионофоретическом введении в нижний холм фермента пероксидазы хрена. На рис. 110 продемонстрированы проекции в центральное ядро заднего холма отдельно ипсилатерального (слева) и контралатерального (справа) представительства слуховых ядер ствола. Показано, что элементы, возбуждаемые контралатеральными и тормозящиеся ипсилатеральными слуховыми стимулами, расположены в латеральном, центральном и ростральном квадрантах заднего холма. Именно они отвечают избирательно на интерауральные различия в интенсивности (Stillman, 1972) и, по-видимому, играют важную роль в локализации высокочастотных звуков (Rose et al., 1966; Альтман и др., 1972). Эти зоны

связаны с контралатеральными ядрами латеральной оливы — рис. 111 (по данным пероксидазного метода), а электрическая стимуляция дорсальной акустической полосы свидетельствует о моносинаптических связях ВТ нейронов с дорсальным кохлеарным ядром (Semple, Aitkin, 1979).

Айткин и соавт. (Aitkin, Webster, 1984) считают, что проекции от ипсилатерального латерального ядра верхней оливы связаны и с теми элементами, которые возбуждаются ипси- и тормозятся контралатеральными связями: у таких нейронов возбуждающий эффект идет от контралатеральных кохлеарных ядер (рис. 110). Наличие нейронов, обеспеченных конвергентными связями только возбуждающего типа, требует экспериментальной проверки с морфологической идентификацией. Вообще нейроны, возбуждаемые и при ипси-, и при контралатеральном раздражении, обнаружены в медиальном квадранте заднего холма; источники афферентного снабжения нейронов этого типа не установлены.

Имеется группа нейронов, чувствительных только к контралатеральному раздражению, расположенная в вентральном каудальном и латеральном квадрантах заднего холма (Roth et al., 1978), по-видимому, связанная с контралатеральными кохлеарными ядрами (Osen, 1972).

Сама по себе сложность связей нижнего холма предусматривает богатую мозаику узоров ответов нейронов, описанную во многих исследованиях 60—70-х годов (см. обзор: Варганиян, 1978). Многие особенности структурно-функциональной организации нижних холмов, обнаруженные в этих работах, — томотопическая организация, отражение различных физических признаков сигналов в импульсной активности нейронов, выделение определенных сочетаний признаков и высокая специализация нейронов, подчеркивание изменений сигналов во времени в условиях действия второго (мешающего) звука, сужение частотных областей ответов при действии двух тонов, особенности бинаурального действия сигналов, выделение признаков движения источников звуков — в дальнейшем подтверждались, уточнялись и расширялись.

Именно эти данные и подходы использовались в модельных представлениях об организации и функции центральных слуховых нейронов (Бибиков, 1987).

Ясно, однако, что картина взаимоотношений между этими пестрыми группами нейронов может быть установлена только на основе выяснения источников и химической природы афферентных и эфферентных связей в конкретных зонах центрального ядра заднего холма, которое, как показали работы 70—80-х годов (см. обзор: Aitkin, Webster, 1984), является исключительно разнородным по связям с нижележащими отделами, далеко не гомогенным образованием. Очевидно также, что дальнейшее продвижение в понимании роли важнейшего среднемозгового слухового ядра возможно лишь при использовании комплексных подходов к его исследованию.

Нейроны наружного и перицентрального ядер в ответ на акустическое раздражение дают менее стабильный разряд. Почти все ней-

роны перипентрального ядра отвечают только на включение, независимо от спектральных характеристик сигналов. Поэтому в функциональном отношении такие нейроны являются, скорее, детекторами наличия звука, но не спектральными анализаторами.

Элементы наружного ядра отвечают не только на слуховые, но и на соматические раздражители, а некоторые имеют оба входа — слуховой и соматический (Aitkin et al., 1978). Широкие рецептивные поля обеспечивают осуществление акустико-моторного поведения, а также взаимодействие с другими сенсорными системами, в частности со зрительной. Так, глубокие слои переднего (верхнего) холма получают афферентацию от наружного ядра нижнего холма (Henkel, Edwards, 1978).

4.1.5. ВНУТРЕННЕЕ КОЛЕНЧАТОЕ ТЕЛО

Структурная организация

Внутреннее коленчатое тело (ВКТ) расположено в межуточном мозге, кнаружи и кзади от зрительного бугра, вентральнее и каудальнее латерального коленчатого тела (ЛКТ). Оно состоит из мелкоклеточной, или основной (*pars principales*), и крупноклеточной (*pars magnocellularis*), или медиальной, частей. На основе цитоархитектонических исследований в основной части ВКТ различают дорсальный и вентральный отделы (Morest, 1964b, 1965; Majorossy, Rethelyi, 1968; Jones, Rockel, 1971; Casseday et al., 1976; Niimi, Matsuoka, 1979).

Детальное исследование строения клеток, типов дендритных ветвлений, а также распределения афферентных волокон в ВКТ позволило выделить в каждом из названных отделов ряд ядер — рис. 112 (Morest, 1964b, 1965; Casseday et al., 1976; Niimi, Matsuoka, 1979). В вентральном отделе, расположенном в ростральных 2/3 ВКТ, наиболее крупным является вентральное ядро. Оно сформировано из вентролатеральной и овоидной частей, характерной особенностью которых является организация составляющих их клеток, дендритов и аксонов в расположенные параллельно друг другу слои. При этом в вентролатеральной части слои повторяют изгибы латеральной поверхности ВКТ; слои овоидной части, расположенной вентрально, принимают кольцеобразную форму и латерально продолжают в слои вентролатеральной части ВКТ (Morest, 1964b, 1965). Для обеих частей вентрального ядра типичными являются нейроны с пучковидными или кустовидными ветвлениями дендритов.

Кнаружи от вентрального ядра расположена маргинальная зона ВКТ. Обычно дендриты клеток этой области слабо ветвятся, как правило, они ориентированы параллельно поверхности ВКТ, а их аксоны направляются в капсулу ВКТ (Morest, 1964b).

В вентральном отделе также выделяют маленькую группу клеток, расположенную ниже вентролатеральной части, — вентролатеральное ядро. Нейроны, составляющие это ядро, относятся к тому же

типу клеток, что и нейроны вентролатеральной и овоидной частей (Morest, 1964b, 1965).

Дорсальный отдел, самый крупный в ВКТ, представлен дорсальным ядром, которое расположено в каудальной части ВКТ, поверхностным дорсальным ядром в роstralной половине дорсального отдела и глубоким дорсальным ядром, находящимся между дорсаль-

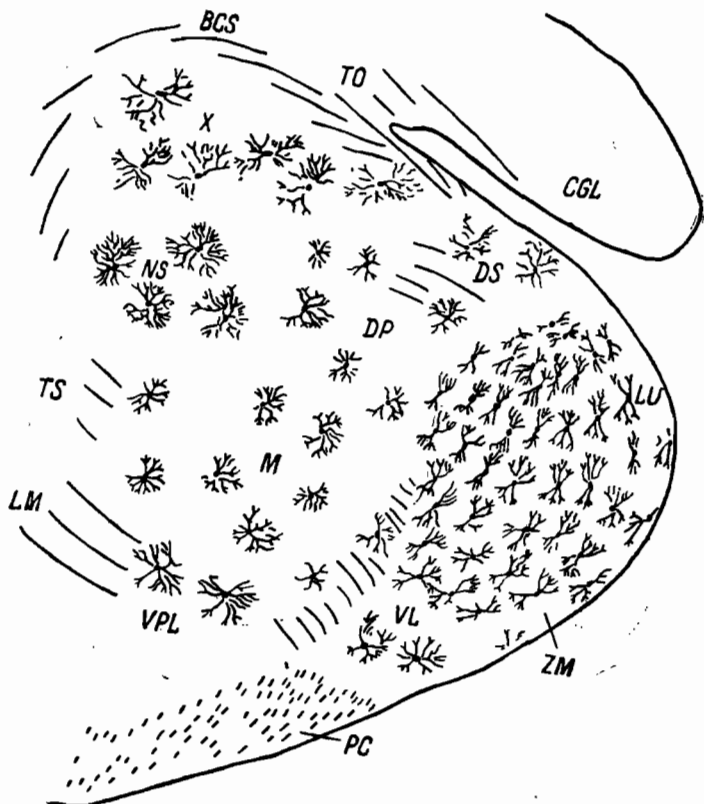


Рис. 112. Фронтальный срез ВКТ. Метод Colgi—Cox (Morest, 1964b).

BCS — ручка Дверного холма; *CGL* — латеральное коленчатое тело; *TO* — оптический тракт; *DP* — глубокое, *DS* — поверхностное дорсальные ядра ВКТ; *LM* — медиальная петля; *LV* — латеральная часть вентрального отдела ВКТ; *M* — медиальный отдел ВКТ; *NS* — надколеничатое ядро; *PC* — ножка мозга; *TS* — спиноталамический тракт; *VL* — вентролатеральное ядро ВКТ; *VPL* — таламическое вентральное заднее латеральное ядро; *X* — таламическое латеральное заднее ядро; *ZM* — маргинальная зона ВКТ.

ным и вентральным ядрами — рис. 112 (Morest, 1964b, 1965). По сравнению с вентральным ядром нейроны дорсального отдела несколько крупнее и более свободно лежат среди диффузно расположенных тонких афферентных волокон (Morest, 1964b, 1965). Дендриты нейронов дорсального ядра радиально отходят от сомы, формируя сферическое поле. К дорсальному отделу относят и надколеничатое ядро, которое занимает вентромедиальную часть дорсального отдела. Нейроны надколеничатого ядра также снабжены радиаль-

ными дендритами, но по сравнению с другими ядрами дорсального отдела нейроны надколенчатого ядра имеют больший размер сомы (Morest, 1964b).

Следует отметить, что наряду с основными клетками с пучковидным и радиальным ветвлением дендритов в вентральном и дорсальном отделах ВКТ выделяют также клетки типа Гольджи II с короткими

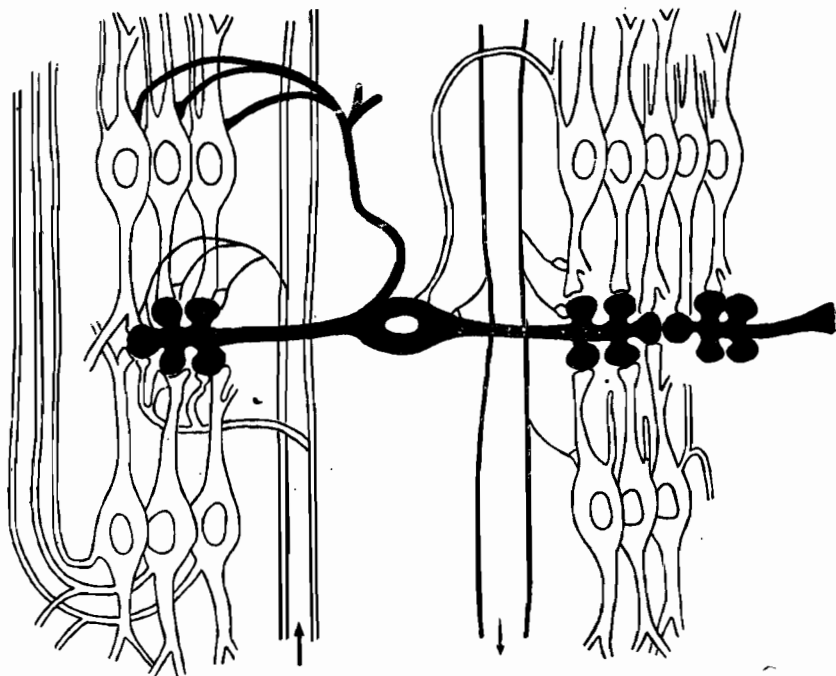


Рис. 113. Схема взаимоотношений релейных клеток, интернейронов Гольджи II, восходящих и нисходящих афферентов в вентральном (слоистом) ядре ВКТ (по: Majorossy, Kiss, 1976b).

Темная клетка с шипиками на дендритах — интернейрон типа Гольджи II, светлые клетки — релейные нейроны ВКТ; стрелками указаны направления восходящих афферентов из нижнего холма и нисходящих афферентов из слуховой коры.

аксонами, более крупные клетки этого же типа со средними размерами аксонов и паукообразные короткоаксонные нейроны — рис. 113 (Majorossy, Kiss, 1976a, 1976b).

Медиальный, или крупноклеточный, отдел ВКТ занимает его вентромедиальную часть. В этом отделе обнаружены нейроны как с радиальным, так и с пучковидным ветвлением дендритов. Нейроны с радиальным расположением дендритов наиболее многочисленны в каудальной части крупноклеточного отдела, нейроны с пучковидным ветвлением дендритов заполняют ростральную часть крупноклеточного отдела, небольшое их количество представлено среди нейронов с радиальным ветвлением дендритов каудальной части

крупноклеточного отдела ВКТ. От нейронов вентрального отдела их отличает больший размер сомы и более свободное расположение клеток в отделе (Morest, 1964b).

Функциональная организация

Связи между слуховыми ядрами таламуса и среднемозговым уровнем слуховой системы стали детально исследоваться только после введения в экспериментальную морфофизиологию методов аксонного транспорта. В исследованиях были выявлены четкие связи каждой таламической зоны с определенными ограниченными областями заднего холма (рис. 111). Важно отметить, что представленные на рисунке данные демонстрируют ипсилатеральные связи, контралатеральные имеют ту же пространственную структуру распределения, но меньшую плотность.

Анестетики значительно меняют активность высших отделов, стволовых и среднемозговых уровней мозга (Whitfield, Purser, 1972; Aitkin, Brain, 1973; Aitkin et al., 1981a). Сложная организация ядра, его кольцевые связи с корой и другими отделами мозга, фузальные влияния (Etholm, 1975), пост- и пресинаптическое торможение (Sanerland et al., 1972) затрудняют получение данных и интерпретацию результатов.

Медиальное коленчатое тело, как отмечалось, делится на три главные части: вентральную, дорсальную и медиальную.

Тонотопическая организация латеральной части ядра была впервые установлена Роузом и Вулси (Rose, Woolsey, 1949) на основании оценки вызванных потенциалов при электрической стимуляции улитки. Стимуляция базального завитка вызвала наиболее выраженные потенциалы в медиальной части ВКТ, стимуляция апикального завитка — в латеральной части. Эти результаты многократно подтверждены в дальнейших микроэлектродных исследованиях (Aitkin, Webster, 1971; Calford, Webster, 1981, и др.).

Проходя микроэлектродом через ВКТ от дорсокаудальной к вентроростральной зоне, можно зарегистрировать последовательность характеристических частот, которая позволяет говорить о многократном частотном представительстве.

В части работ подчеркивается латеромедиальная шкала частот (Aitkin et al., 1981a; Calford, Webster, 1981). Однако в тех же работах показано, что в каудальной части расположены клетки с низкими частотами, но в вентральных частях частоты еще более снижаются (рис. 114, I).

В ростральных областях характеристические частоты выше, причем в вентральном направлении частоты снижаются (рис. 114).

Можно думать, что такая пространственная организация представительства имеет в своей основе определенную ориентацию дендритных полей латеральной части медиального коленчатого тела (Morest, 1965). Относительно других областей ВКТ в отношении тонотопики известно гораздо меньше. Есть основания считать (Calford, Webster, 1981), что в овоидальной части нейроны также тоно-

топически организованы, причем направление частот противоположно тому, которое характерно для латеральной части вентрального ВКТ (рис. 114). Следует отметить, что овоидальная часть имеет очень сложную структуру, и вряд ли можно ожидать, что будет установлено

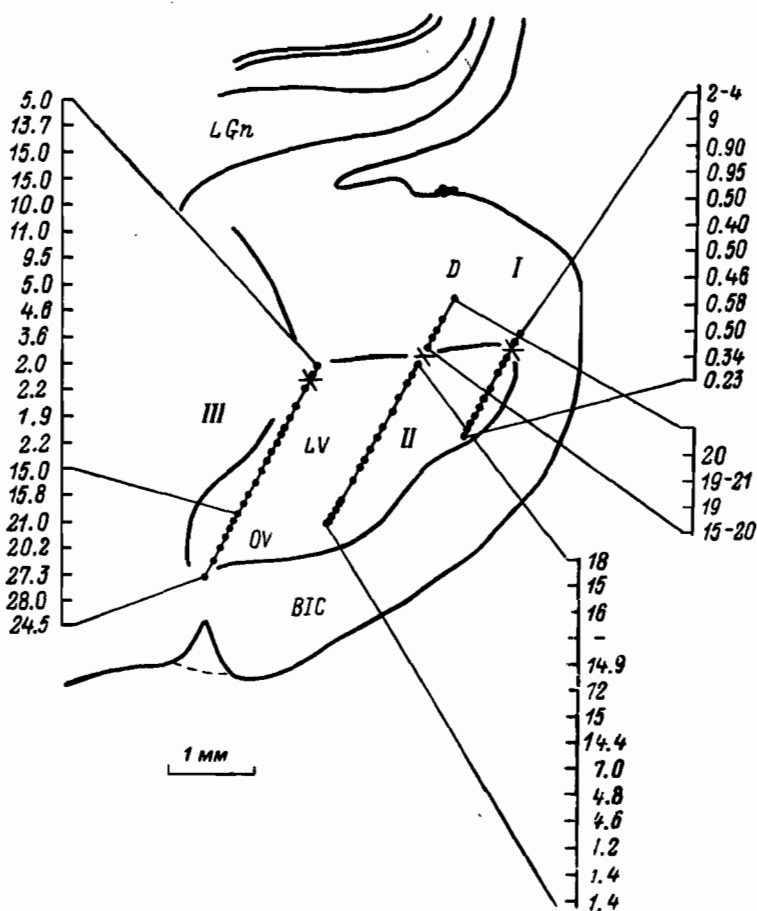


Рис. 114. Частотная локализация в ВКТ (по: Aitkin et al., 1984).

На схеме сагиттального среза через каудальный таламус в 2.5 мм от латерального края ВКТ показаны 3 электродных тракта (I—III). Точки на трактах — места отведения импульсной активности. Цифры на проекциях справа и слева — величины характеристических частот, кГц. BIC — ручка нижнего холма, D — дорсальное ядро, LV — вентральное ядро, OV — овоидное ядро ВКТ, LGn — латеральное колленчатое тело.

пространственное представление частот при анализе одиночных проходов микроэлектродов.

В медиальном и дорсальном отделах ВКТ тонотопическая организация неотчетливая, и поэтому нет оснований с уверенностью утверждать, что наличие частотной избирательности индивидуальных нейронов является достаточным свидетельством и основанием пространственной упорядоченности.

Ч а с т о т н о - п о р о г о в ы е к р и в ы е нейронов латеральной и овоидальной частей очень остро настроены, что было многократно показано (см. обзор: Чистович, Бару, 1984), но серьезных свидетельств в пользу обострения частотных характеристик нейронов ВКТ (Katsuki et al., 1959) по сравнению с нижележащими отделами до настоящего времени не получено. В медиальной части МКТ нейроны имеют широкие частотно-пороговые кривые. Наши данные, полученные при регистрации одиночных нейронов МКТ крысы, показали, что принципиальных отличий в частотно-пороговых кривых и расположении боковых тормозных зон по сравнению с нижним холмом не отмечается. Одиночные наблюдения свидетельствуют лишь о более выраженных проявлениях тормозных процессов. Процессы торможения в этом отделе мозга и его нейрофизиологическая организация рассмотрены в специальной работе (Серков, Казаков, 1980).

И м п у л ь с н а я а к т и в н о с т ь нейронов существенно подвержена влиянию наркоза, используемого при регистрации. Спонтанная активность различна по частоте и ритму у разных нейронов: от 0 до 40 имп./с, причем распределение ее имеет сложную полимодальную форму (Aitkin, Brain, 1973). Узоры разрядов на сигнал разнообразны (Альтман и др., 1972; Aitkin et al., 1981a), причем число импульсов в зависимости от уровня интенсивности звука меняется немонотонно (Calford, 1983).

Связь реакций с параметрами стимула почти полностью утрачена: длительные сигналы, как правило, вызывают лишь начальный разряд, а короткие щелчки — длительные реакции, продолжающиеся много секунд (Котеленко, 1985). Такая длительность импульсных реакций (следовые процессы, реакции последствия) сочетается с длительным торможением. Так, даже через 1 с после окончания действия тона характеристической частоты ответ на тот же тон может оказаться заторможенным (Nogner et al., 1983), а при чередовании отрезков тона и шума можно наблюдать взаимное подавление импульсации, вызванной каждым из этих раздражителей (Schreiner, 1980).

Последовательность щелчков вызывает ответы нейронов ВКТ с разной вероятностью. По данным Руалле (Rouiller et al., 1981), всего 0.25 % клеток ВКТ способны реагировать синхронно с щелчками, ритм которых составлял до 500 Гц.

Небольшая популяция нейронов была чувствительна к ограниченному диапазону ритмов (Rouiller et al., 1981), подобно нейронам нижних холмов (Вартанян, 1978). Реакции на низкочастотные тоны, зарегистрированные в 2 % нейронов, повторяют форму волны до 1000 Гц. Большинство таких фазовочувствительных нейронов располагается в латеральной и овоидальной частях МКТ, редко — в медиальной.

Крупноклеточная, или медиальная, часть ВКТ является мультисенсорной, что впервые было показано Пожо и Маунткастлом (Poggio, Mountcastle, 1960) и в дальнейшем многократно подтверждено электрофизиологическими методами (Huang, Lindsey, 1973; Phillips, Irvine, 1979). Около $1/3$ популяции нейронов этой области активи-

руется стимулами более чем одной модальности (Blum et al., 1979), в том числе и вестибулярной.

Наиболее загадочны слуховые нейроны дорсальной области МКТ. Они имеют огромные скрытые периоды (100—250 мс) на тональные стимулы (Calford, Webster, 1981), очень чувствительны к анестезии; поздние ответы этих нейронов на щелчок сочетаются с первичным торможением (Aitkin, Dunlop, 1968). Более сложные многокомпонентные стимулы активируют нейроны этой области. Вообще для клеток всех подразделений ВКТ применяющиеся во времени сигналы являются более эффективным раздражителем, чем просто чистые тоны или даже щелчки (Allon et al., 1981). Речь идет о коммуникационных сигналах, а также о речеподобных стимулах (Møller, 1983).

4.1.6. СЛУХОВАЯ КОРА

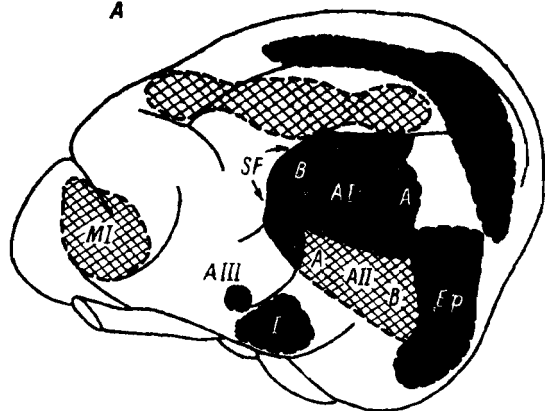
Структурная организация

Современные представления об организации слуховой коры основаны на физиологических и морфологических исследованиях. Согласно этим исследованиям, слуховая кора кошки расположена на передней, средней, задней эктосильвиевой извилине, дорсально занимает вентральный край и борозду супрасильвиевой извилины, вентрально простирается на переднюю и заднюю сильвиевую извилины. В соответствии с цитоархитектоническими исследованиями и исследованиями тонотопической организации слуховой коры выделяют ряд полей, в каждом из которых воспроизводится пространственно упорядоченное представительство органа Корти (Rose, 1949; Rose, Woolsey, 1949; Woolsey, 1961; Merzenich et al., 1975; Knight, 1977; Imig, Reale, 1980; Reale, Imig, 1980).

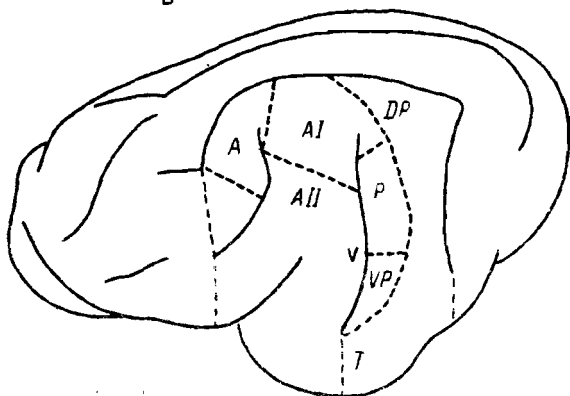
Первичное слуховое поле (AI), расположенное на средней эктосильвиевой извилине, представляет собой основную проекционную зону восходящего слухового пути. Рострально к полю AI примыкает переднее слуховое поле (A), каудально — заднее поле (P) и вентральное заднее поле (VP), занимающие каудальный валик задней эктосильвиевой извилины (Reale, Imig, 1980). Окружающий эти поля периферический пояс слуховой коры представлен вторичным слуховым полем (AII), расположенным вентрально к полю AI, полем Ер, находящимся в вентральной части задней эктосильвиевой извилины, супрасильвиевой краевой зоной (SF), дорсально прилегающей к полю AI, инсуло-темпоральной областью (I-T), расположенной вентрально к полю AII, дорсальной каудальной областью (DP), занимающей дорсальную часть задней эктосильвиевой извилины, вентральной областью (V) и др. — рис. 115 (Reale, Imig, 1980).

Слуховая область коры, так же как все поля сенсорной коры, относится к гранулярному типу неокортекса, в котором наибольшего развития достигают II и IV слои коры (наружный и внутренний гранулярный слой), так как все специфические и неспецифические таламокортикальные волокна оканчиваются на нейронах именно этих слоев коры. Вместе с тем в слуховой области коры представлено

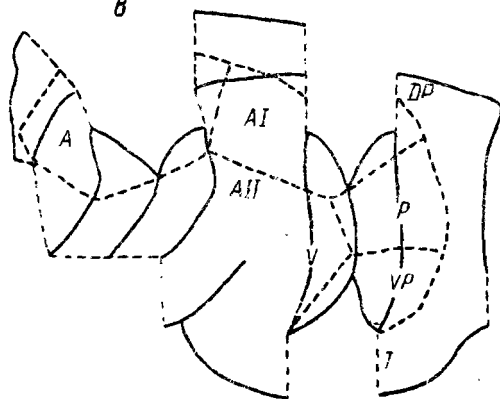
A



B



B



большое количество ассоциативных и комиссуральных волокон, наличие которых определило развитие III (пирамидного) слоя коры.

В поле AI специфические и неспецифические таламические волокна, ассоциативные и комиссуральные связи представлены в наибольшем количестве, поэтому четко выделить в нем все слои достаточно трудно. На основании цитоархитектонического критерия Роуза (Rose, 1949) в поле AI, в I, III, IV и V слоях выделены два подслоя. Первый слой разделен на наружный (Ia), содержащий много толстых миэлинизированных аксонов и немного восходящих ветвей дендритов, и внутренний (Iб), составленный из апикальных дендритов более глубоких слоев коры (Sousa-Pinto et al., 1975). В третьем слое выделяют подслой IIIa с пирамидами малого и среднего размера и подслоем IIIб с большими пирамидными клетками и пучковыми нейронами (Winer, 1984a, 1984b). В IV слое, представленном узкой полоской гранулярных клеток, также различают два подслоя: IVa с маленькими непиримидными клетками и IVб с клетками более крупного размера (Winer, 1984). Пятый пирамидный слой состоит из наружного Va слоя с редкими клетками и большим количеством волокон и внутреннего Vб слоя, в котором преобладают пирамидные клетки (Winer, 1984a, 1984b). Второй слой представлен большим количеством мелких, округлых, плотно расположенных клеток и мелкими пирамидами (Winguth, Winer, 1986). Шестой слой характеризуется более свободно расположенными группами пирамидных клеток, модифицированными пирамидными и горизонтально ориентированными непиримидными клетками и миэлинизированными восходящими и нисходящими аксонами (Winer, 1984b).

В отдельных полях слуховой коры, так же как и в полях коры других сенсорных систем (Lorento de No, 1949; Colonier, 1964; Woolsey, Van der Loos, 1970), было показано группирование нейронов в вертикальные колонки (Антонова, 1973; Sousa-Pinto, 1973b; Winer, 1984a, 1984b). Клеточные колонки могут быть образованы нейронами IV и частично V слоев коры (Sousa-Pinto, 1973b), только нейронами IV слоя (Winer, 1984), или колонки могут объединять нейроны всех слоев коры (Антонова, 1973).

Количественная оценка одной такой вертикальной колонки через все слои коры была проведена у различных животных в моторной, соматосенсорной, фронтальной, темпоральной, париетальной и зрительной областях коры (Rockel et al., 1980). Как оказалось, количество нейронов, входящих в колонку, одинаково во всех исследованных областях коры и составляет ~110 клеток, за исключением зри-

Рис. 115. Поля слуховой коры кошки (по: Woolsey, 1960 — А; по: Reale, Imig, 1980 — Б, В).

На А: AI — первичное слуховое поле, AII — вторичное слуховое поле, Ep — каудальная эктосильбиевая извилина, SF — краевая супрасильбиевая извилина, I — инсультное поле, AIII — поле на ростральной эктосильбиевой извилине. Представительство улитки в каждом поле обозначено символами: А — верх, В — основание улитки. На Б, В: А — переднее слуховое поле, DP — дорсальное поле, P — каудальное поле, VP — вентральное каудальное поле, V — вентральное поле, T — темпоральное поле. Остальные обозначения такие же, как на А.

тельной коры приматов и человека, у которых число нейронов в колонке в два раза больше. Подсчет количества звездчатых и пирамидных клеток, входящих в состав колонки, показал, что функциональные отличия полей будут определяться их связями, различными по происхождению и окончанию, а также специфическими взаимоотношениями корковых нейронов.

Функциональная организация

Картирование коры мозга в связи с представительством в ней периферических отделов сенсорных систем было и остается одним из центральных вопросов, к которому привлечено внимание анатомов и физиологов уже более 100 лет. Ферее обнаружил, что электрическая стимуляция ограниченных участков коры вызывает определенные формы поведения. Так, раздражение средней и задней эктосильвиевой извилины у кошек вызвало «настораживание» ушей и поворот головы и глаз в сторону, контралатеральную стимулируемой коре. Аналогичные данные были получены в 1881 г. Мунком (Munk, 1881) на собаке: после удаления слуховой области в эктосильвиевой извилине собака переставала понимать речевые команды.

Первое электрофизиологическое исследование центрального коркового представительства внутреннего уха (улитки) у собак проведено В. Ларионовым в 1899 г. (цит. по: Goldstein, Knight, 1980). В дальнейшем идентификация корковых зон шла на основе цитоархитектоники (Campbell, 1905; Winkler, Potter, 1914; Kornmüller, 1937). Кэмпбел предложил концепцию «первичной» (слухо-сенсорной) и «высшей» (слухо-психической) коры (Campbell, 1905).

Корнмюллер (Kornmüller, 1937) впервые установил карту распределения вызванных потенциалов, ограничив слуховую область средней эктосильвиевой извилиной. Бремер и Доу (Bremer, Dow, 1938) картировали кору на звуки, но помимо области, обозначенной Корнмюллером, они картировали центральные и периферические слуховые зоны.

Вулси и Волш (Woölsey, Walzl, 1942) были первыми, кто показал топографическое представительство ограниченных участков улитки в слуховой коре кошки. Они рассекали улитку и электрически стимулировали участки восьмого нерва в спиральной пластинке и регистрировали вызванные потенциалы в передней, задней и средней эктосильвиевой извилинах. Они описали помимо зоны AI вторую слуховую зону AII, расположенную вентральнее AI в задней эктосильвиевой извилине.

Эйдеес (Ades, 1943) показал, что существует в задней эктосильвиевой извилине еще одна зона, связанная проекциями с AI и названная Ер.

Роуз (Rose, 1949) разделил слуховую кору на основании цитоархитектонических различий на 4 зоны: дорсальную — AI; вентральную — AII, расположенную в задней эктосильвиевой извилине — Ер; расположенную у края супрасильвиевой извилины (SF). На основании ретроградной дегенерации элементов ВКТ после уда-

ления участков коры было показано (Rose, Woolsey, 1949), что только AI является первичной; все остальные [зоны вызывали дегенерацию в МКТ только при совместном удалении с AI. Были установлены зоны, помимо перечисленных четырех, которые также стали рассматриваться как слуховые — рис. 115 (Woolsey, 1960).

В результате можно сказать, что практически вся височная область коры у кошки имеет отношение к слуховым функциям.

Тонотопическая организация, установленная на основе регистрации суммарных ответов, подтверждена и расширена при регистрации стрихнинных спайков (Tunturi 1945, 1950, 1971).

В зоне AI собаки обнаружено полное порядковое представительство улитковой перегородки, причем апикальная часть улитки проецируется каудально, а базальная — рострально. В зоне AIII Тунтури также обнаружил представительство улитки. Вулси (Woolsey, 1960) на основе анализа различных работ представил карту слуховой коры кошки (рис. 115) с представительством различных участков улитки (А — верхушка, В — основание улитки).

В дальнейшем ранние исследования тонотопической организации слуховой коры развивались в микроэлектродных исследованиях с последующим контролем места расположения микроэлектрода. Наиболее подробные исследования проведены Мерсенихом и соавт. (Merzenich et al., 1975, 1979; Merzenich, Kaas, 1980, и др.), в результате чего были составлены карты порядкового представительства пространства улитки в нейронах корковых зон (рис. 116). Оказалось, что частотное представительство в коре очень четкое в отличие от обнаруженного в ранних микроэлектродных исследованиях (Goldstein et al., 1970; Альтман и др., 1972; Вартанян, Котеленко, 1976). Расхождение в данных по частотной локализации в коре можно объяснить рядом причин: различием в уровнях бодрствования и применяемого наркоза; индивидуальной вариабельностью корковых слуховых зон, особенно в области их границы. Последнее обстоятельство, следует подчеркнуть, было отмечено еще в 1949 г. (Rose, 1949), но долгое время оставалось вне поля зрения исследователей.

Помимо AI установлена локализация частот еще в четырех корковых зонах (Knight 1977; Reale, Imig 1980) и описано множество нетонотопически организованных слуховых полей (Merzenich et al., 1980). Ростральнее AI в передней и средней эктосильвиевых извилинах и на границе передней эктосильвиевой извилины находится тонотопически организованное поле (рис. 115). Его высокочастотный край ориентирован дорсовентрально, а частотная последовательность в этой зоне обратна той, которая установлена в AI (Knight, 1977).

Кзади и вентропостериорально по отношению к зоне AI расположены соответственно два тонотопически организованных поля — Р и VP (Merzenich et al., 1979), причем каждое из них имеет зеркальное представительство частот по сравнению с рядом расположенным полем.

У ростральной границы задней эктосильвиевой извилины находится поле (V), которое тоже тонотопически организовано. Вентрально и дорсопостериорально относительно AI имеются поля AII и DP,

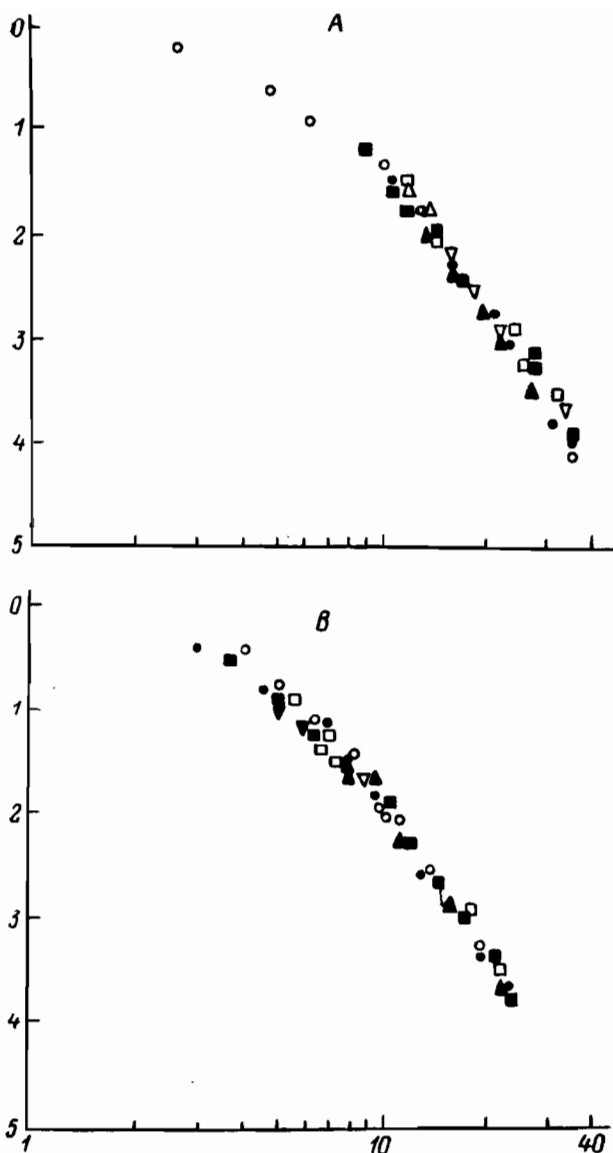


Рис. 116. Графическое изображение частотной локализации в слуховой зоне AI кошки (по: Merzenich et al., 1975).

На А — данные, полученные в точках вдоль шести параллельных линий в поле AI; на Б и В — то же по пяти параллельным линиям; на Г — 1 и 2 — то же по четырем параллельным линиям.

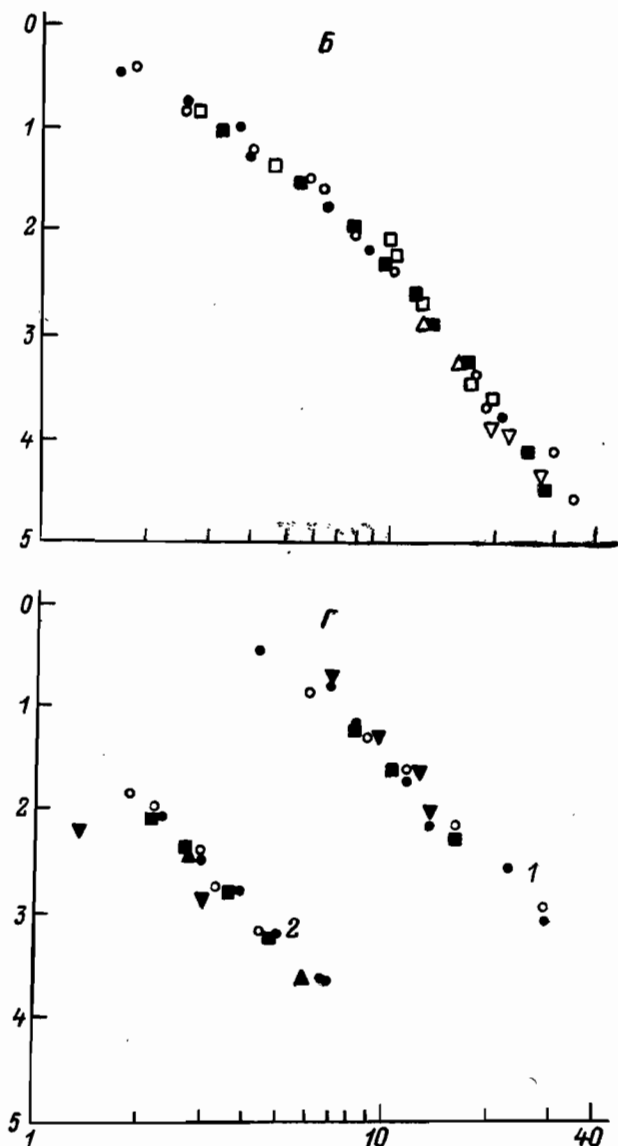


Рис. 116 (продолжение).

По оси абсцисс — величина характеристической частоты, кГц; по оси ординат — расстояние на поверхности коры по оси, перпендикулярной к кортикальным изочастотным контурам, мм. Данные суммируют материалы индивидуальных корковых карт, обозначенных различными символами (кружки, квадраты, треугольники).

содержащие широко настроенные на разные частоты нейроны. Все эти зоны имеют четкие цитоархитектонические особенности. В последнее время установлено, что зона АII коры кошки имеет четкую тонотоническую организацию, причем 74 % нейронов этой зоны имеют острую настройку на определенную характеристическую частоту (Галазюк, Волков, 1988).

Ч а с т о т н о - п о р о г о в ы е к р и в ы е з о н ы АI обычно соотносятся с тремя типами: узкие, широкие и мультипиковые (см. обзоры: Альтман и др., 1972; Вартанян, 1978). По данным Филлипса и Ирвина (Phillips, Irvine, 1981), почти все нейроны зоны AI имеют узко настроенные частотно-пороговые кривые, по остроте сравнимые с нижележащими уровнями. Разноречивость данных о частотной избирательности корковых нейронов может быть обусловлена множеством причин, подробно проанализированных Айткиным и соавт. (Aitkin et al., 1981a). Большинство нейронов зон P и VP имеет четкие характеристические частоты (Knight, 1977). Нейроны зоны AII и P широко настроены и лабильны (Merzenich et al., 1975). В инсулярной коре (I—T) кошки нейроны мультимодальны и имеют частотно-пороговые кривые для торможения (Fallon et al., 1978).

У з о р р а з р я д о в нейронов весьма подвержен различным влияниям. Как и в других отделах слуховой системы, в слуховых зонах коры зарегистрированы тонические, пачковые, фазные, тормозные реакции, длительные послеразряды (Вартанян, 1978).

У наркотизированной кошки типичным является тормозное последствие после раздражения (Серков, Волков, 1984); у многих нейронов характер импульсации меняется при смене частоты (Вартанян, Шмигидина, 1972; Shamma, Symmes, 1985). Роль торможения в организации узора разряда, в немонотонной зависимости числа импульсов от интенсивности, в послеразрядах и относительных следовых реакциях очень велика (Серков, 1986). Наиболее эффективными для корковых нейронов являются изменяющиеся во времени по амплитуде, или часовые, стимулы (Вартанян, 1978). Хотя во многих случаях реакция определялась начальной частотой и направлением ее изменения (Phillips et al., 1985), ряд нейронов обнаруживал резко отличные реакции на восходящее и нисходящее направление частотной модуляции (Mendelson, Cynander, 1985).

В некоторых исследованиях отсутствие реакции на стационарные сигналы типа чистых тонов, щелчки, шумы объяснялось тем, что корковые клетки являются системами, специализированными для детекции видоспецифических сигналов. Дополнительным аргументом в пользу такой возможности являлась плохая предсказуемость реакции на сложный стимул на основе ответов на его отдельные компоненты. Анализ материалов, посвященных поиску специализированных детекторов видоспецифических звуков, давно привел к выводу о бесперспективности подробного методологического подхода (Вартанян, 1978). Действительно, серия работ не подтвердила специализации входов центральных корковых нейронов к видоспецифическим звукам (Manley, Muller-Preus, 1978; Glass, Wollberg, 1979). Наиболее

специализированными свойствами, по-видимому, обладают корковые нейроны летучей мыши (Suga et al., 1981; Suga, Tsuzuku, 1985).

Ответы на акустические раздражители регистрируются также в ассоциативной зоне, расположенной в передней латеральной извилине и перикруциатной сенсомоторной коре. Кроме того, полисенсорные области, включающие и слуховую модальность, имеются и в париетальной и фронтальной коре (Irvine, Phillips, 1982). Непрямые данные свидетельствуют о том, что эти корковые области связаны с ретикулярной формацией и медиальными и интралиминарными ядрами таламуса; есть основания считать, что в ассоциативные поля проецируется зона Р (Heath, Jones, 1971). Нейроны ассоциативных зон имеют широкие частотно-пороговые кривые, малую чувствительность к чистым тонам, но при этом низкие пороги на шумы (Irvine, Phillips, 1982); они возбуждаются из срединного центра таламуса, парафасцикулярного комплекса и мезэнцефальной ретикулярной формации.

4.2. ОТРАЖЕНИЕ СВОЙСТВ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ В РЕАКЦИЯХ НЕЙРОНОВ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

4.2.1. СЛУХОВОЙ НЕРВ

Интенсивность звукового сигнала находит отражение в частоте импульсации слуховых волокон. С увеличением интенсивности стимула частота следования импульсов в разряде возрастает в диапазоне 20—40 дБ над порогом, после чего нередко вновь уменьшается (Kiang, 1965). Однако в ряде случаев были описаны волокна, динамический диапазон которых на характеристической частоте составлял не менее 100 дБ (см. обзор: Радионова, 1971). По достижении максимальной частоты разряда волокна, как правило, переходят в режим насыщения (рис. 117). На характеристической и более низких частотах функции зависимости частоты импульсации от интенсивности звука являются более крутыми, чем на более высоких частотах (рис. 117), причем в последнем случае насыщение достигается на более низком уровне импульсации.

Максимальная частота импульсации в установившемся разряде на длящийся звуковой сигнал достигает 200—400 имп./с, хотя в единичном наблюдении приводится цифра 800 имп./с, при высоком уровне интенсивности тона (см. обзор данных: Радионова, 1971). Характерно, что максимальная частота импульсации в ответе на тон обнаруживает корреляцию с частотой спонтанной активности волокна: большинство элементов с высокой спонтанной активностью отвечает на тональный сигнал разрядом с высокой частотой импульсации.

Несмотря на то что в отдельных волокнах изменение частоты импульсации с изменением интенсивности стимула происходит, как правило, в ограниченном диапазоне интенсивности, суммарная активность слуховых волокон, выражающаяся в амплитуде суммарного

ответа (рис. 118), возрастает с возрастанием интенсивности звука в широком диапазоне — до 120 дБ. Ограниченный диапазон интенсивности звука, в пределах которого могут происходить изменения частоты импульсации большей части слуховых волокон (рис. 117), очевидно, недостаточен, чтобы обеспечить тот широкий диапазон анализа звуков по интенсивности, в котором работает слуховая система в целом: как известно, слуховая система способна различать

громкость звука в диапазоне свыше 100 дБ. В литературе неоднократно высказывалась точка зрения, согласно которой интенсивность звука кодируется в слуховой системе не только частотой импульсации в отдельных элементах, но и числом синхронно срабатывающих элементов. При этом предполагается, что с увеличением интенсивности звука возрастает число вовлекаемых в реакцию нейронов, что (наряду с увеличением частоты импульсации отдельных нейронов в пределах относительно более узкого диапазона интенсивности) и обеспечивает в конечном счете ощущение возрастания громкости. Очевидно, для того чтобы включение дополнительных нервных элементов в реакцию могло происходить в широком диапазоне интенсивности, порог реакции этих элементов должен быть распределен во всем

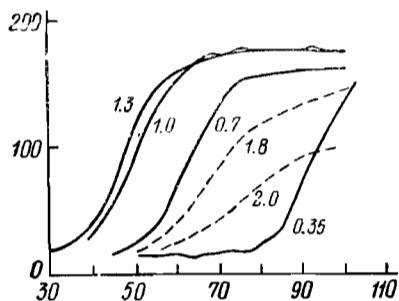


Рис. 117. Зависимость частоты импульсации слухового волокна от интенсивности тональных сигналов разной частоты (по: Sachs, Abbas, 1974, цит. по: Pickles, 1982).

По оси абсцисс — интенсивность звуковых сигналов, дБ УЗД; по оси ординат — частота импульсации, имп./с. Параметр кривых — частота звука, кГц. Прерывистой линией показаны функции для частот выше характеристической (1.3 кГц).

этом диапазоне. Как оказалось в дальнейшем, приведенное рассуждение целиком относится к волокнам слухового нерва.

Первые исследования, направленные на выяснение характера распределения слуховых волокон по порогу, были проведены на основе анализа амплитуды и дисперсии амплитуды суммарного нервного ответа (N_1), регистрируемого от круглого окна улитки при действии щелчков разной интенсивности (см. обзор: Радионова, 1974). Был сделан вывод, что волокна слухового нерва распределены по порогу реакции в две группы — более низкопороговую и более высокопороговую (рис. 118, А, Б). Аналогичный вывод был сделан на основании анализа микрофонных потенциалов улитки при их отведении дифференциальными электродами (Pierson, Møller, 1980). Можно предполагать, что более высокопороговая и более многочисленная популяция слуховых волокон связана с внутренними волосковыми клетками, а более низкопороговая и меньшая по объему связана с наружными волосковыми клетками.

Таким образом, именно различная чувствительность внутренних и наружных волосковых клеток могла бы определить различие в порогах двух групп афферентных слуховых волокон. В свою очередь

различную чувствительность к звуку внутренних и наружных волосковых клеток можно было бы объяснить градиентом механических свойств улитковой перегородки в радиальном направлении. Однако, как было описано в разделе 3.3.4, более высокая чувствительность наружных волосковых клеток по сравнению с внутренними прямыми

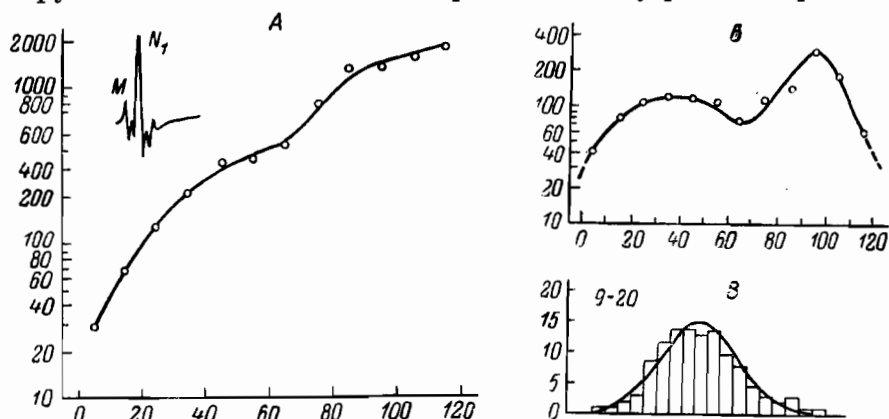


Рис. 118. Распределение волокон слухового нерва по порогу реакции для суммарного нервного ответа (А, В) и одиночных нейронов (В).

А — немонотонная зависимость амплитуды (ордината, мВ) суммарного нервного ответа (N_1 , на осциллограмме, отведение от круглого окна улитки) от интенсивности щелчка (абсцисса, дБ), указывающая на наличие двух популяций элементов; М — микрофонный компонент ответа на щелчок (по: Радионова, 1962, цит. по: Радионова, 1971). В — распределение элементов двух популяций по порогу реакции, полученное на основе анализа дисперсий амплитуды N_1 . По оси абсцисс — интенсивность щелчка, дБ над порогом обнаружения N_1 ; по оси ординат — относительное число элементов (по: Радионова, 1971). В — три распределения по порогу реакции для слуховых волокон обезьяны с различными характеристическими частотами (цифры у гистограмм, кГц). По оси абсцисс — порог реакции на тон характеристической частоты, дБ затухания; по оси ординат — число волокон (по: Katsuki et al., 1962, цит. по: Радионова, 1971).

методами не была показана. Прямое определение порогов чувствительности слуховых волокон при действии тонов характеристической частоты показало наличие двух популяций, резко различных по объему, в области низких и средних частот (рис. 118, В).

Однородность распределения по порогу волокон с высокими характеристическими частотами (рис. 118, В) может быть связана с незначительным различием механических свойств улитковой перегородки в области наружных и внутренних волосковых клеток в базальной части улитки, где вся ширина улитковой перегородки на порядок меньше, чем в ее апикальной части. В более поздних работах (Liberman, Kiang, 1978, и др., цит. по: Pickles, 1982) было

показано, что хотя пороги слуховых волокон действительно распределены в широком диапазоне интенсивности (до 80 дБ), однако 70 % волокон пороги лежат в пределах 10 дБ относительно самых низких значений. При этом значения порогов коррелируют с уровнем спонтанной активности: высокопороговые волокна имеют низкий уровень спонтанной активности.

Сам факт распределения порогов слуховых волокон в широком диапазоне (рис. 118; Kiang, 1965) обеспечивает возможность включения в реакцию все новых элементов при увеличении интенсивности звука и тем самым возможность оценки интенсивности звука числом одновременно работающих элементов. Таким образом, в целом волокна слухового нерва могут передавать сведения об интенсивности как частотой разряда отдельных элементов, так и числом одновременно работающих элементов. Оба эти механизма не только присущи слуховой системе, они свойственны сенсорным системам вообще.

С изменением интенсивности звука меняется также величина скрытого периода реакции волокон слухового нерва. Скрытый период суммарного нервного ответа, N_1 , регистрируемого от круглого окна улитки, меняется примерно от 1.4 мс на пороге реакции до 0.5 мс при больших уровнях интенсивности стимула. Скрытый период реакции одиночных волокон на щелчок меняется в зависимости от интенсивности примерно в тех же пределах, если их характеристические частоты достаточно высоки. При низких характеристических частотах значения скрытого периода для пороговой и максимальной интенсивности щелчка оказываются на 4—5 мс больше, чем при высоких характеристических частотах, что соответствует разнице во времени проведения низко- и высокочастотных волн вдоль улитковой перегородки (Kiang, 1965; Pickles, 1982).

Интенсивность звука может существенно сказываться на «привязке» импульсных разрядов к определенной фазе тонального сигнала. При увеличении интенсивности звука в диапазоне 30—60 дБ над порогом фаза звукового сигнала, к которой «привязан» импульсный ответ, остается постоянной, однако дальнейшее увеличение интенсивности может приводить либо к плавному сдвигу фазы, либо к ее скачкообразному изменению на 180° (Kiang, 1984). При высоких уровнях интенсивности может также наблюдаться как бы расщепление узора разряда слуховых волокон, когда в пределах каждого периода тонального сигнала наблюдаются два пика ответа вместо одного, как это вообще характерно для умеренных уровней интенсивности. Кроме того, с увеличением интенсивности звука меняется степень синхронизации разрядов волокон с определенной фазой тонального сигнала. При подпороговых и близких к порогу уровнях интенсивности, когда средний уровень импульсации практически еще не отличается от спонтанного уровня, наблюдается лишь синхронизация спонтанной активности, которая приобретает определенную временную структуру в соответствии с частотой действующего сигнала. Дальнейшее увеличение интенсивности приводит вначале к повышению степени синхронизации ответов с определенной фазой сигнала (пики в периодограммах возрастают), а затем к уменьшению.

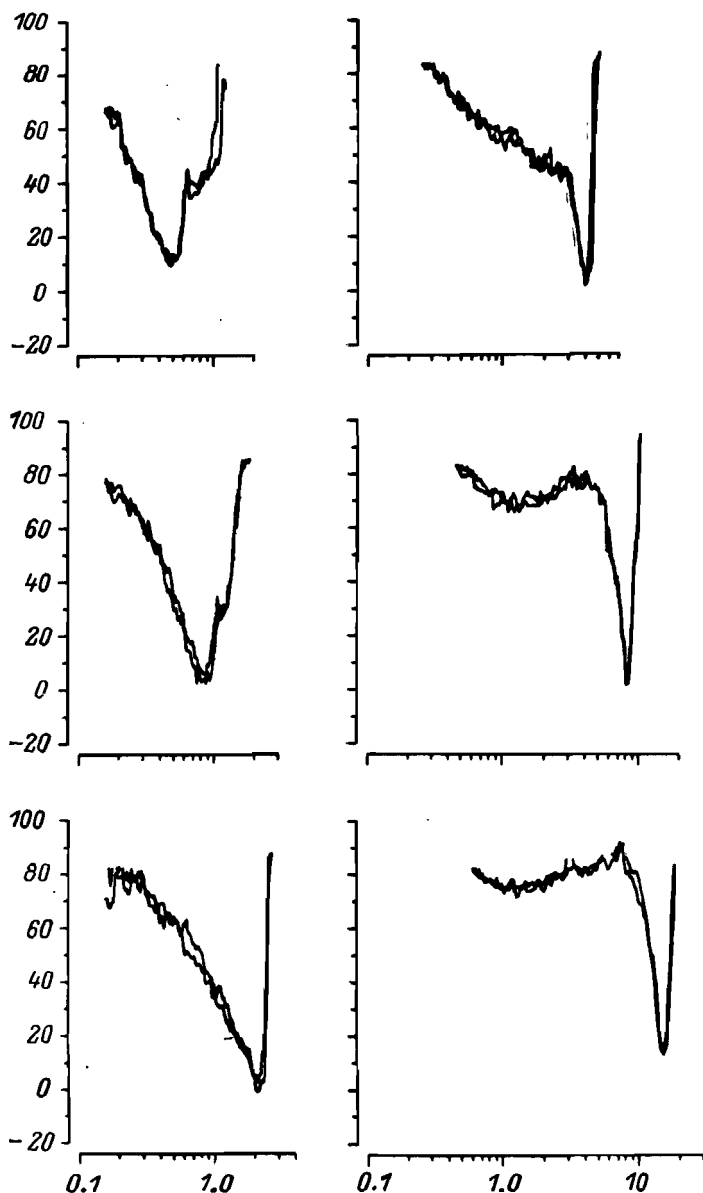


Рис. 119. Частотно-пороговые кривые слуховых волокон кошки, характерные для разных частотных областей (по: Liberman, Kiang, 1978, цит. по: Pickles, 1982).

По оси абсцисс — частота тональных сигналов, кГц; по оси ординат — пороговый уровень звукового давления у барабанной перепонки, дБ УЗД. На каждом графике — данные для двух волокон с близкими характеристическими частотами. Данные, полученные на одном и том же животном.

Максимальная синхронизация, как правило, наблюдается при частотах тональных сигналов до 1 кГц.

Частота тональных сигналов характерным образом отражается в частотно-пороговых кривых слуховых волокон (рис. 119). В низкочастотной области, при характеристических частотах ниже 1 кГц, частотно-пороговые кривые имеют относительно симметричный вид. В области более высоких характеристических частот резко возрастает крутизна высокочастотной ветви частотно-пороговых кривых. При этом выделяются две различные зоны частотно-пороговых кривых:

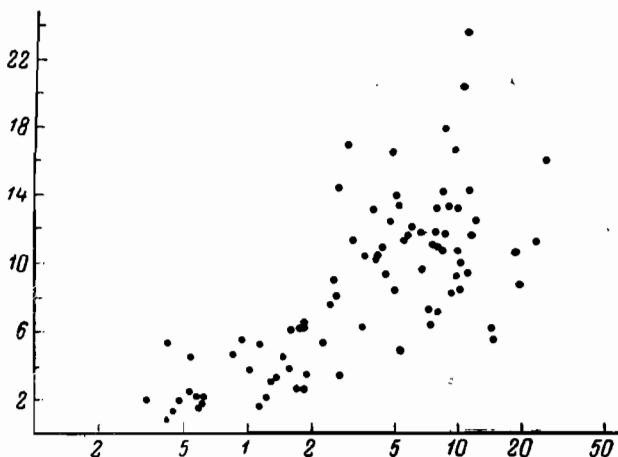


Рис. 120. Зависимость остроты настройки ($Q_{10 \text{ дБ}}$) частотно-пороговых кривых слуховых волокон кошки от характеристической частоты (по: Kiang, 1965).

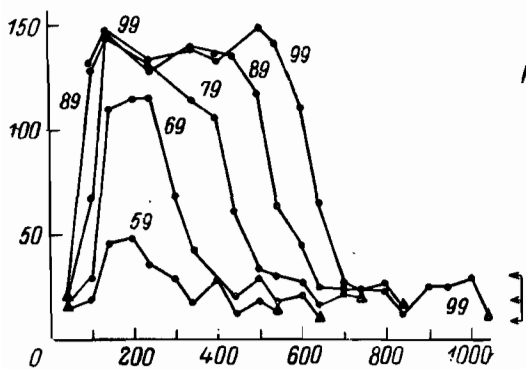
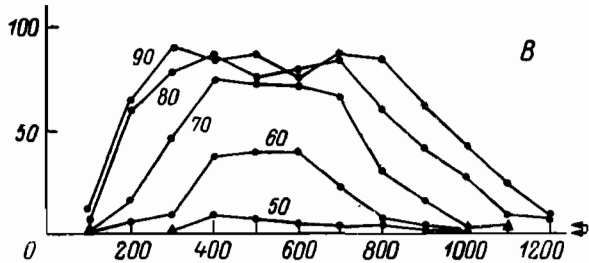
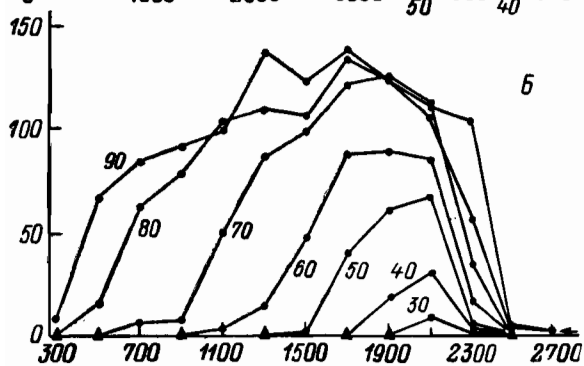
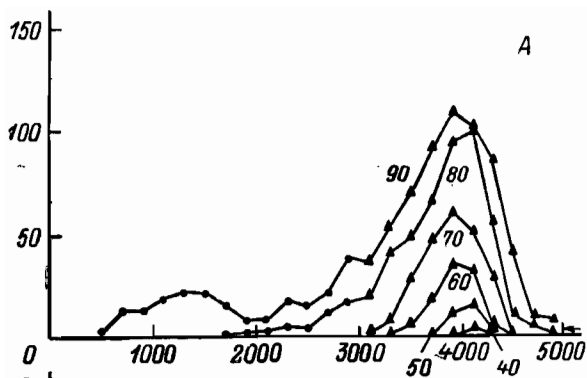
По оси абсцисс — характеристическая частота волокон, кГц; по оси ординат — $Q_{10 \text{ дБ}} = F_0 \Delta F$, где F_0 — характеристическая частота, ΔF — полоса частот, ограниченная частотно-пороговой кривой на уровне 10 дБ над порогом для характеристической частоты. Каждая точка — данные для одного волокна.

область наибольшей чувствительности с высокой частотной избирательностью и низкочастотный «хвост» с широкой частотной областью реагирования. Небольшое дополнительное понижение кривых в области 1 кГц, по-видимому, связано с характеристиками среднего уха, поскольку оно исчезает, если частотно-пороговые кривые построить по отношению к постоянной скорости смещения стремечка (Kiang et al., 1967, цит. по: Pickles, 1982). Наклон низко- и высокочастотных ветвей частотно-пороговых кривых зависит от характеристической частоты слухового волокна (рис. 119) и иногда достигает 1000 дБ/окт. в области высоких частот. В целом слуховые волокна по своим частотно-пороговым характеристикам сходны с широкополосными фильтрами асимметричной формы. Частотная избирательность слуховых волокон по критерию $Q_{10 \text{ дБ}}$ (рис. 120) соответствует частотной избирательности рецепторных клеток (см. раздел 3.3.4) и, возможно, целиком ею определяется. У разных представителей млекопитающих частотно-пороговые кривые слуховых волокон носят сходный характер, различаясь лишь в деталях.

При оценке остроты частотной избирательности на надпороговых уровнях интенсивности по критерию равной величины (или частоты) импульсации кривые равных ответов оказываются сходными с частотно-пороговыми кривыми, но лежат в области более высоких интенсивностей (Evans, 1975, цит. по: Pickles, 1982). С возрастанием значения критерия (параметра) кривых равного ответа острота их частотной настройки вначале несколько возрастает, но затем, по мере приближения к уровню насыщения, существенно падает.

Частотные зоны ответа для волокон слухового нерва, характеризующие зависимость уровня импульсации от частоты тональных сигналов при их различной интенсивности (рис. 121), зависят от характеристической частоты волокна. С возрастанием уровня интенсивности частотные зоны ответа значительно расширяются, причем максимум импульсации смещается в сторону от характеристической частоты. При характеристических частотах выше 1 кГц расширение зоны ответа с увеличением интенсивности звуковых сигналов идет преимущественно в сторону частот более низких, чем характеристическая (рис. 121, А, Б). При низких характеристических частотах (ниже 1 кГц) увеличение интенсивности звука приводит к расширению зоны ответа в сторону более высоких частот (рис. 121, В, Г). Частотные зоны ответов слуховых волокон показывают, что между частотой стимула и частотой импульсации нет однозначного соответствия и что, следовательно, частота импульсации не может быть фактором передачи информации о частоте звука. Кроме того, волокна с одинаковыми характеристическими частотами могут отвечать на один и тот же сигнал резко различной частотой импульсации. Более того, для каждого данного волокна одна и та же частота разряда может быть вызвана большим числом сигналов разных частот, если их интенсивность подобрана соответствующим образом. Наконец, на уровне насыщения звуковые сигналы могут в широкой полосе частот вызывать импульсацию примерно одинаковой частоты при одном и том же уровне интенсивности.

Фактор времени играет тем не менее существенную роль в передаче информации об относительно низкочастотных сигналах одиночными слуховыми волокнами. Благодаря привязке импульсных разрядов к определенной фазе сигнала величины межимпульсных интервалов оказываются кратными периоду действующего тона. В результате распределение межимпульсных интервалов имеет резко выраженный полимодальный вид (рис. 122), причем величины интервалов с правильной периодичностью группируются вокруг значений, равных целому числу периодов тонального сигнала. Таким образом, периодичность в распределении межимпульсных интервалов зависит только от частоты сигнала и, возможно, каким-то образом используется нервными центрами при анализе информации о частоте тональных сигналов в пределах до нескольких килогерц (Rose et al., 1967, 1969). Нельзя исключить такую возможность и для более высокочастотных сигналов (Радионова, 1987), имея в виду частотные ограничения, накладываемые существующими в настоящее время методами регистрации импульсной активности.



Вместе с тем в гистограммах межимпульсных интервалов утрачивается информация о реальной последовательности во времени интервалов той или иной величины, в результате чего по картине распределения межимпульсных интервалов оказывается невозможным однозначно установить, какой именно тональный сигнал был предъявлен. В частности, сходная картина распределений межимпульсных интервалов может быть получена при действии однотонного сигнала F_1 и двухтонового сигнала, состоящего из первой и второй гармоник $F_1 + F_2$ при определенном соотношении фаз этих гармоник (Rose et al., 1969; рис. 123, внизу). В этом отношении более последовательными представляются периодограммы, особенно для анализа комплексных звуковых сигналов, поскольку в периодограммах находит отражение форма волны звуковых колебаний в относительно широком частотном диапазоне.

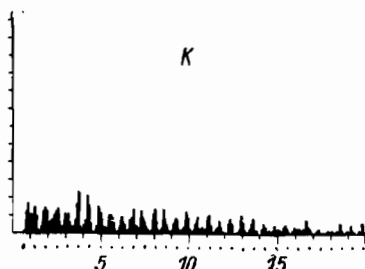
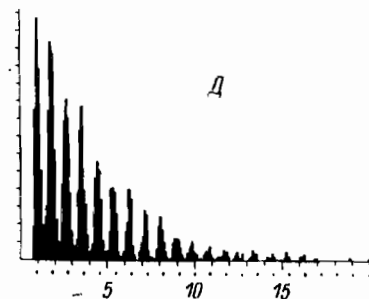
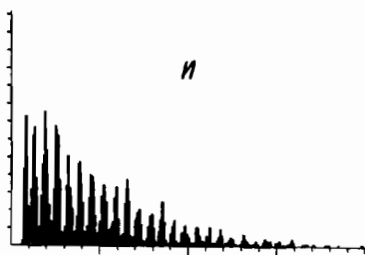
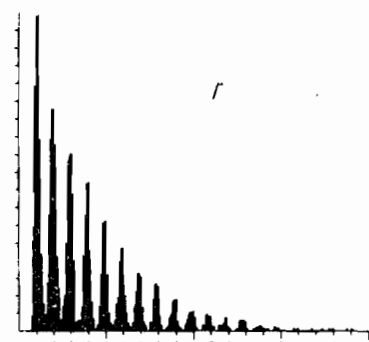
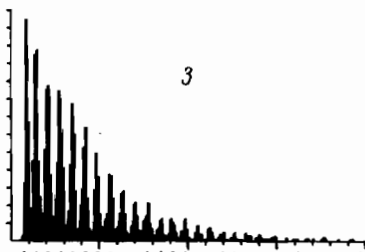
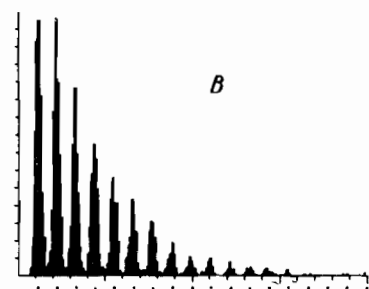
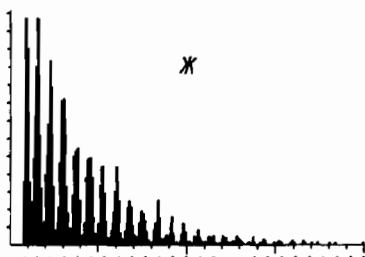
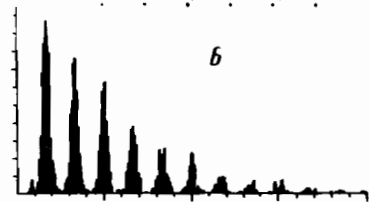
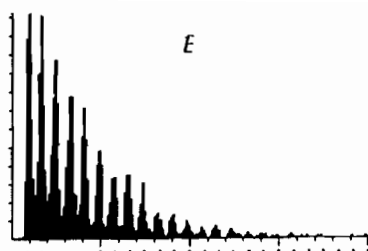
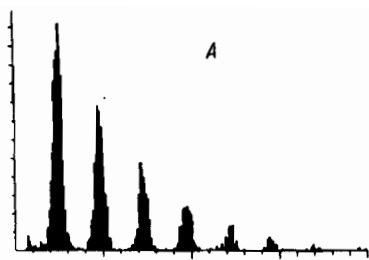
Форма волны сложных звуковых колебаний может меняться при изменении любого из параметров (частоты, интенсивности, фазы) любого из частотных компонентов, входящих в состав сложного сигнала. Все эти изменения находят отражение в периодограммах (см. раздел 4.1.1, рис. 97; раздел 4.2.1, рис. 123) в пределах динамического диапазона активности слуховых волокон. Интересно отметить, что периодограммы активности слуховых волокон, снятые во время ее подавления под влиянием дополнительного тона, могут не соответствовать форме волны огибающей комплексного сигнала, обнаруживая тем самым нелинейные свойства нервных волокон (Arthur et al., 1971, цит. по: Радионова, 1982).

В силу того, что при действии низкочастотных сигналов возбуждение слуховых волокон происходит при смещении улитковой перегородки только в одном направлении (в зависимости от параметров сигнала и области отведения — либо в сторону вестибулярной, либо в сторону барабанной лестницы), в периодограмме отражается лишь та часть колебания улитковой перегородки, которая соответствует ее смещению в этом направлении (выше оси абсцисс на рис. 123). В этом проявляется так называемое детектирующее свойство улитки. В результате форма волны сигнала может передаваться в активности одного слухового волокна лишь частично, как бы наполовину. Можно предположить, что вторая половина (ниже оси абсцисс на рис. 123) окажется эффективной для других волокон, и тогда система активных слуховых волокон в совокупности передаст полную информацию о форме волны действующего звукового сигнала.

Периодограммы импульсной активности слуховых волокон показывают, что отражение в них формы волны звукового колебания реа-

Рис. 121. Частотные зоны ответа четырех ($A - \Gamma$) слуховых волокон обезьяны (по: Rose et al., 1974).

По оси абсцисс — частота тональных сигналов, кГц; по оси ординат — число импульсных разрядов за 1 с. Параметр кривых — уровень интенсивности, дБ. Точки — наличие явной синхронизации разрядов с периодом тона, треугольники — отсутствие значимой синхронизации. Стрелки справа отмечают уровень спонтанной активности. Характеристические частоты для $A - \Gamma$ соответственно: 4.1, 2.1, 0.4 и 0.2 кГц.



лизуется лишь статистически — при накоплении значительного числа реализаций. Можно предположить, что в слуховой системе такое накопление происходит не только во времени (как это имеет место в эксперименте, когда в периодограмме накапливаются реакции одиночного волокна на последовательные периоды стимула), но и в пространстве — за счет конвергенции на одном нейроне достаточно большой группы волокон, связанных с одной и той же ограниченной областью улитковой перегородки, вплоть до одной волосковой клетки.

Изменение периодограммы в связи с изменением формы волны комплексного звукового сигнала может сопровождаться или не сопровождаться существенными изменениями в распределении межимпульсных интервалов (рис. 123), что еще раз указывает на недостаточность информации о межимпульсных интервалах для суждения о характере действующего звука.

Воспроизведение формы волны комплексного периодического колебания в периодограмме возможно лишь на основе достаточно жесткой привязки каждого импульса, возникающего в слуховых волокнах, к определенной фазе сигнала. В этой связи важно отметить, что точность привязки зависит от частоты звука. С увеличением частоты звука временная дисперсия импульсов уменьшается по своей абсолютной величине (рис. 122), однако по относительной величине (по отношению к периоду звукового колебания) возрастает. Это явление может быть существенным при организации тех или иных нейронных процессов в микроинтервалах времени при восприятии звуков.

Например, при анализе периодичности комплексных гармонических звуков, содержащих несколько гармоник, наблюдается так называемый резидуальный эффект, когда воспринимаемая высота звучания соответствует основной частоте комплексного сигнала (или разностной частоте составляющих его гармоник), даже если она отсутствует в спектре предъявляемого комплекса. В подобных случаях воспринимаемая высота звучания определяется периодической структурой огибающей комплексного гармонического сигнала, которая в свою очередь определяется отсутствующей в спектре основной (или разностной) частотой. Очевидно, что периодическая структура таких сигналов может оцениваться при условии достаточно точной временной картины импульсной активности слуховых волокон. Возможность построения периодограммы импульсной активности за период отсутствующей в сигнале основной частоты, достаточно точно описывающей форму волны комплексных сигналов (Brugge et al., 1969;

Рис. 122. Распределения межимпульсных интервалов в реакции слухового волокна на тональные сигналы разной частоты (по: Rose et al., 1967).

По оси абсцисс — величина межимпульсных интервалов, мс; по оси ординат — число импульсов в канале. Точки под осью абсцисс отмечают последовательные периоды тональных сигналов. Длительность сигналов 1 с, число их предъявлений 10. Частота сигналов от А до К соответственно: 412, 600, 900, 1000, 1100, 1200, 1300, 1400, 1500, 1600 Гц. Характеристическая частота около 1100 Гц.

цит. по: Радионова, 1987), указывает на выраженность периодичности в импульсной активности, соответствующей периоду основной частоты. Точность описания и в этих случаях будет зависеть от точности привязки импульсации к той или иной определенной фазе комплексного сигнала.

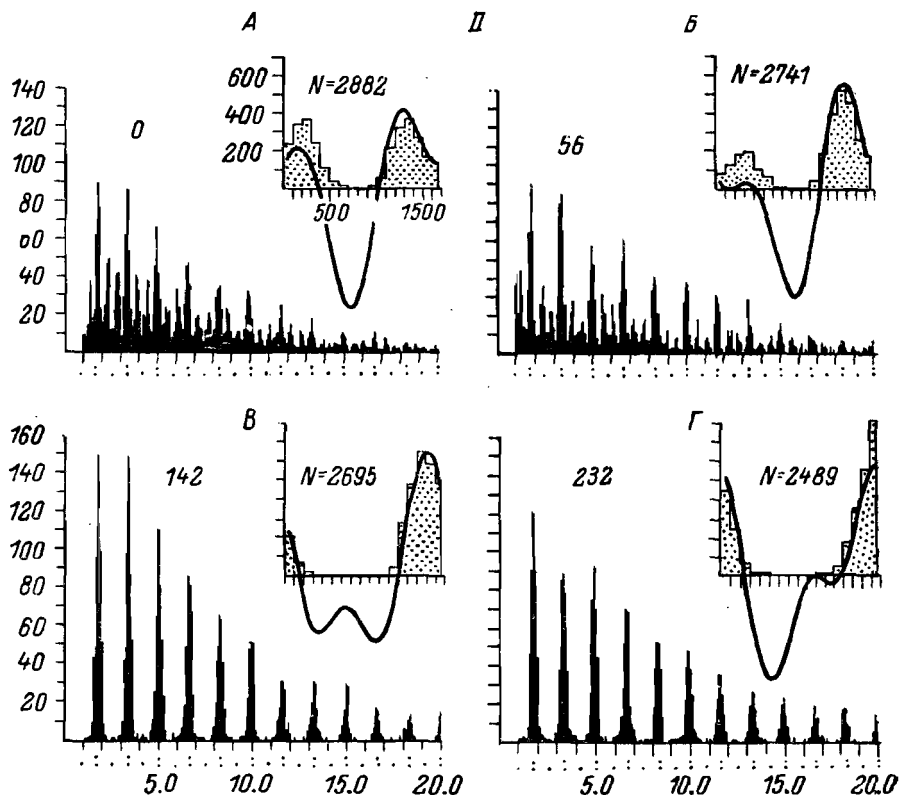


Рис. 123. Периодограммы и гистограммы межимпульсных интервалов волокна слухового нерва обезьяны при действии двухтоновых сигналов с различной формой волны, определяемой значением фазы верхней гармоники (по: Rose et al., 1969).

Сигналы: $600 + 1200$ Гц. На периодограммах длина оси абсцисс соответствует периоду нижней гармоники (1.667 мс); по оси ординат — число импульсов в канале; N — общее число импульсов. На гистограммах по оси абсцисс — величина межимпульсных интервалов, мс; по оси ординат — число импульсов в канале; точки под осью абсцисс отмечают последовательные периоды обеих гармоник. Цифры у гистограмм — начальная фаза верхней гармоники. Начальная фаза нижней гармоники постоянна.

На примере периодограмм отчетливо выступает значение временного механизма анализа звуковых сигналов, т. е. анализа временной структуры звукового потока. Этот механизм дополняет спектральный механизм анализа, постулированный для слуховой системы уже Гельмгольцем в середине XIX в. Спектральный механизм анализа на уровне волокон слухового нерва проявляется в наборе

частотно-пороговых кривых (фильтров) большого числа нервных волокон (рис. 119). Интересно отметить, что благодаря наличию механизма спектрального анализа оказалось возможным разработать продуктивный метод определения частотной избирательности слуховых волокон — метод обратной корреляции (De Voer, 1969, цит. по: Pickles, 1982), основанный на спектральном анализе (Фурье-преобразований) усредненного по многим реализациям того участка широкополосного шумового сигнала, который непосредственно предшествует появлению нервного импульса в слуховом волокне.

Комплексные звуковые сигналы могут быть воспроизведены в периодограммах активности слуховых волокон, если частоты составляющих комплекса не превышают 4—5 кГц. При этом выраженность того или иного компонента комплексного сигнала в периодограмме зависит от его интенсивности. При умеренных уровнях интенсивности каждого из компонентов комплексного сигнала в периодограмме может находить отражение каждый из компонентов комплекса — в соответствии с формой волны действующего сигнала (рис. 123, 97). Необходимым условием этого является возможность полной суммации возбуждений, вызываемых каждым из компонентов комплекса при их раздельном предъявлении.

Если же при одновременном действии двух тонов в реакции слухового волокна проявляются нелинейные эффекты, например неполная суммация, двухтоновое подавление или гармонические искажения, то форма периодограммы не будет соответствовать форме волны комплексного сигнала. Вообще в силу нелинейности характеристик реакции волокон слухового нерва на однотонные сигналы трудно предсказать их реакцию на комплексные сигналы, даже если полностью известны характеристики ответов на отдельные составляющие.

Пример эффекта двухтонового подавления представлен на рис. 124. Из приведенных осциллограмм видно, что с увеличением интенсивности тональных сигналов эффект подавления реакции, вызванной тоном характеристической частоты, усиливается, причем зона частот, вызывающих этот эффект, расширяется. Следует отметить, что эффект двухтонового подавления имеет такой же скрытый период, как и возбуждение слуховых волокон, и не требует для своей реализации интактного эфферентного нервного обеспечения рецепторного аппарата (Kiang, 1984). На этом основании можно предполагать, что двухтоновое подавление, наблюдаемое в активности слуховых волокон, отражает процесс, происходящий уже на уровне рецепторного аппарата улитки и не связанный с нервным контролем (рис. 92). Поскольку эффект двухтонового подавления наблюдается по краям частотно-пороговых кривых, его связывают с остротой частотной настройки рецепторных и нервных элементов.

Еще одно характерное проявление нелинейности в активности слуховых волокон состоит в возникновении ответов на различные комбинационные тоны (продукты частотных искажений). Этот эффект особенно хорошо выражен для комбинационного тона $2f_1 - f_2$ и состоит в следующем. При одновременном действии двух тонов

f_1 и f_2 ($f_2 > f_1$), подобранных так, чтобы частота $2f_1 - f_2$ была вблизи характеристической частоты волокна, возникает хорошо выраженный импульсный ответ, даже если компоненты комплексного сигнала f_1 и f_2 в отдельности не вызывают реакции. Частоты $2f_1 - f_2$ и $f_2 - f_1$ являются наиболее эффективными комбинационными тонами, они

находят отражение в периодограммах активности волокон, как если бы они реально присутствовали в звуковом сигнале (Goldstein, Kiang, 1968; рис. 125).

Эффекты комбинационных тонов могут быть скомпенсированы путем введения третьего тона соответствующей частоты (например, $2f_1 - f_2$). Компенсация очень чувствительна к точному значению уровня и фазы этого третьего тона. Место возникновения комбинационных тонов не установлено. Существует предположение, что продукты искажения генерируются в той области улитки, где оба первичных тона, f_1 и f_2 , вызывают большие резонансы, и затем механически распространяются в апикальном направлении тем же способом, что и предъявляемые извне сигналы. Однако до настоящего времени не найдены продукты частотного искажения в механических

Рис. 124. Явление двухтонового подавления активности волокна слухового нерва кошки (по: Sachs, Kiang, 1968).

Постстимульные гистограммы. Слева — при действии только тона скользящей частоты различной интенсивности. Справа — то же, но при добавлении длительно действующего тона характеристической частоты 22.2 кГц. По оси абсцисс — значения скользящей частоты тона, кГц. По оси ординат — число импульсов в канале. Цифры между гистограммами — дБ затухания. Цена канала 400 мс.

колебаниях улитковой перегородки и микрофонных потенциалах (см. обзор: Kiang, 1984).

Можно предположить, что значение этих нелинейных эффектов окажется сильно уменьшенным и даже несущественным при действии широкополосных сигналов, когда нелинейные эффекты от разных частотных составляющих взаимно скомпенсируются. Так, было показано (Kiang, Мохон, 1974), что волокна с разными характеристическими частотами по-разному отражают в своей активности

сложный звуковой сигнал (в частности — речевой), однако неизменно сохраняют в ней некоторые особенности его временной структуры даже на фоне интенсивного маскирующего шума. Это характерно не только для волокон с относительно низкими характеристическими частотами (0.2—1.5 кГц), но и для волокон с высокими ха-

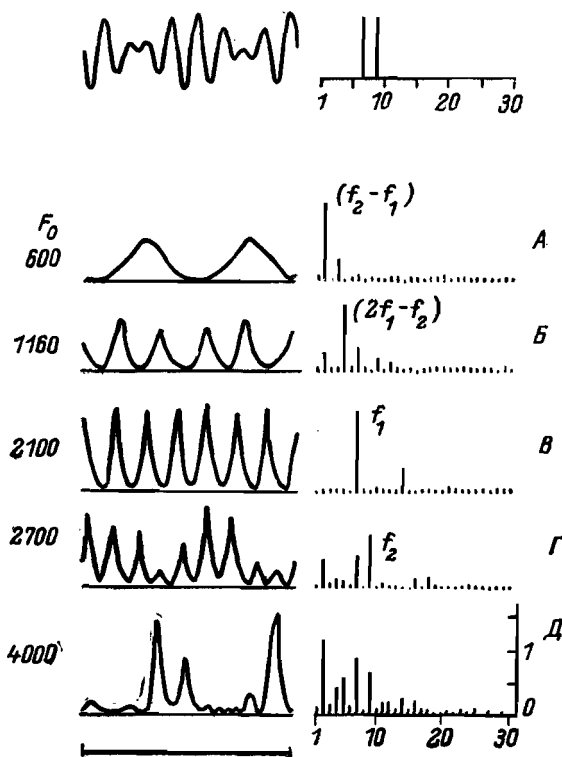


Рис. 125. Периодограммы реакции пяти волокон слухового нерва кошки (А—Д) с различными характеристическими частотами (F_0 , Гц) на двухтоновый сигнал (по: Kim et al., 1980).

Вверху слева — форма волны двухтонового сигнала $f_1=2100$ Гц, $f_2=2700$ Гц; справа — спектр сигнала. Внизу слева — периодограммы, справа — их спектры. Длина оси абсцисс на периодограммах равна периоду отсутствующей в сигнале основной частоты $T_0=1/f_0$, $f_0=300$ Гц. По оси абсцисс спектров — частота f , отнесенная к f_0 ; по оси ординат — амплитуда, относительные единицы.

рактеристическими частотами (16, 30 кГц), несмотря на относительно низкочастотный спектр воздействующего речевого сигнала.

Что касается спектральных свойств сложных звуковых колебаний, то они, по-видимому, практически полностью описываются совокупной активностью слуховых волокон, каждое из которых работает в ограниченном диапазоне частот, связанном с его характеристической частотой. Как было показано в работе на кошках (Voigt et al., 1982), при адекватном способе анализа импульсной реакции большого числа волокон в их совокупной активности довольно

хорошо отражается спектр звонких и шепотных гласных звуков, с выделением их формантного состава. Следует отметить, что вопросы отражения физических параметров речевых сигналов в активности волокон слухового нерва в последние годы исследуются все более интенсивно (см., например: Sachs, 1984; Sinex, Geisler, 1984, и др.).

Для вопросов анализа сложных звуков существенным является понятие маскировки. Явление маскировки в слуховой системе состоит в ухудшении слышимости одного звука под влиянием другого. Электрофизиологически — по исследованию активности одиночных нейронов или их совокупностей — явление маскировки может быть определено как искажение (вплоть до полного подавления) афферентного потока импульсов, возникающих в ответ на один сигнал, при действии другого. Очевидно, что при одновременном действии двух звуковых сигналов каждый из них по отношению к другому может рассматриваться как маскирующий или маскируемый, поскольку эффект, вызываемый одним звуком, деформируется в присутствии другого (см. раздел 4.1.1; рис. 97, рис. 124). В основе явления маскировки может лежать как механизм рефрактерности (эффект занятой линии), так и механизм торможения при одновременном действии двух звуков.

Характерно, что при маскировке шумом суммарного ответа слухового нерва обнаруживается явление, аналогичное так называемому выравниванию громкости (recruitment), которое наблюдается на людях с нормальным слухом в условиях слуховой адаптации и маскировки, а также при нарушениях слуха вследствие патологии звуковоспринимающего аппарата улитки (см. обзор данных: Лян Чжи-ань, Радионова, 1960). Это явление состоит в резком повышении порога реакции (или порога обнаружения) под влиянием шума или патологического процесса при слабом изменении максимальной амплитуды (или максимальной громкости). При значительном влиянии на нервный ответ шум не оказывает маскирующего действия на микрофонный компонент ответа, регистрируемого от круглого окна (Лян Чжи-ань, Радионова, 1960). Интересно отметить, что при слабых уровнях интенсивности шума он вызывает не подавление, а фасилитацию суммарного нервного ответа.

В целом можно заключить, что различные аспекты отражения свойств звуковых сигналов в активности волокон слухового нерва оставляют широкое поле деятельности для исследования.

4.2.2. КОМПЛЕКС КОХЛЕАРНЫХ ЯДЕР

Как уже указывалось выше, волокна слухового нерва расположены упорядоченно по его ходу, т. е. их реакции отражают пространственную организацию частотного анализа в улитковой перегородке. Эта упорядоченность в свою очередь предполагает наличие также пространственной упорядоченности расположения нейронов, обладающих максимальной чувствительностью к разным частотам (т. е. наличие в них тонотопической организации) в ядрах кохлеарного комплекса. Первое описание тонотопической организации в кох-

леарных ядрах было представлено Розе и соавт. (Rose et al., 1959). Впоследствии исследования этой тонотопической организации кохлеарного ядра многократно повторялись. Пример опыта, демонстрирующего тонотопическую организацию ядер кохлеарного комплекса, представлен на рис. 126. Как видно из рисунка, продвижение электрода от дорсального ядра к вентральному обнаруживает нейроны с постепенно убывающими значениями характеристичной частоты, определенной по порогам возникновения реакции нейрона при внеклеточном отведении активности.

Дальнейшие детальные исследования тонотопической организации комплекса кохлеарных ядер кошки (Goldberg, Brownell, 1973; Bourk et al., 1981) позволили установить более дифференцированную картину частотного представительства в антеровентральном кохлеарном ядре. Так, в его передней части (рис. 126) содержатся нейроны, обладающие оптимальными частотами не выше 12.0 кГц, в задней части — нейроны, обладающие характеристическими частотами выше 10—12 кГц. Постеродорсальные и постероventральные области переднего ядра имеют полное представительство частот, анализируемых улитковой перегородкой. При этом нужно отметить

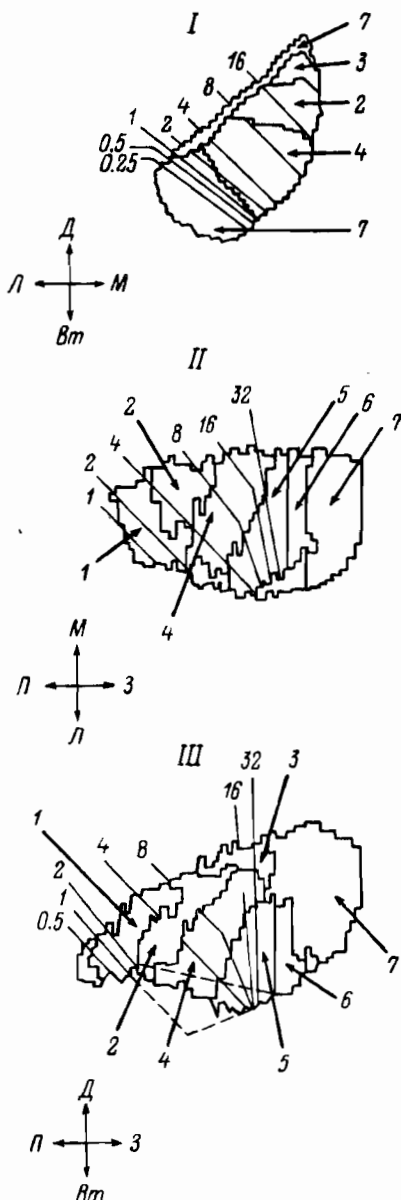


Рис. 126. Граница изохарактеристичных частотных областей в антеровентральном кохлеарном ядре в поперечной (I), горизонтальной (II) и сагиттальной (III) плоскостях (по: Aitkin et al., 1984).

Стрелки (1—8) как на рис. 101, глава 4.1.2. На крестиках указано переднее (II), заднее (З), дорсальное (Д), латеральное (Л), медиальное (М) и вентральное (Вм) направления. Цифры — характеристические частоты, кГц.

сложность тонотопической организации, проявляющуюся в определенных перерывах упорядоченного расположения оптимальных частот в ядре. Таким образом, рассмотренный выше принцип тонотопической организации, или, другими словами, принцип «места»,

находит свое полное отражение в частотных проекциях нейронов кохлеарного ядра млекопитающих, где частотная проекция улитки в целом упорядоченно повторяется в пространстве ядра многократно.

Первоначально считалось, что частотно-пороговые кривые нейронов всех основных отделов кохлеарных ядер практически не отличаются от частотно-пороговых кривых волокон слухового нерва, что могло свидетельствовать об отсутствии на уровне кохлеарных ядер обострения частотной избирательности нервных элементов по сравнению с волокнами слухового нерва. На частотно-пороговых кривых нейронов кохлеарных ядер в ряде случаев отмечался дополнительный пик повышенной чувствительности, как правило в области частот более низких, чем характеристичная (Радионова, 1971). Впоследствии были обнаружены некоторые отличия частотно-пороговых кривых в разных отделах кохлеарного комплекса. Так, оказалось, что в антеровентральном ядре частотно-пороговые кривые нейронов действительно мало отличаются от таковых в волокнах слухового нерва и передают сведения о частоте сигнала в соответствии со своей областью ответа в вышележащие отделы слуховой системы (Bourk et al., 1981; Aitkin et al., 1984). Как указывалось выше, в этом отделе кохлеарного комплекса в основном располагаются сферические и, реже, глобулярные клетки.

В отличие от антеровентрального в постеровентральном ядре частотно-пороговые кривые несут значительно более пологий характер, т. е. обладают меньшей частотной избирательностью. Такой характер частотно-пороговых кривых может свидетельствовать о суммации сведений о спектре сигнала от ряда волокон слухового нерва или ряда первично реагирующих клеток кохлеарного ядра. Напомним (рис. 101, раздел 4.1.2), что в этом отделе кохлеарного комплекса довольно часто встречаются мультиполярные клетки.

Характерной особенностью частотно-пороговых кривых нейронов дорсального кохлеарного ядра является выраженность тормозных влияний, проявляющихся в тормозных зонах со стороны низко- и высокочастотной ветви частотно-пороговой кривой. Эти тормозные зоны проявляются в подавлении спонтанной активности во время действия сигналов разных частот и могут принимать достаточно сложную форму. Одна из таких форм тормозных зон представлена на рис. 127. Выше при рассмотрении классификации нейронов дорсального кохлеарного ядра упоминались клетки, относимые к типу IV (Evans, Nelson, 1973a, 1973b). Эти нейроны (скорее всего, пирамидные клетки дорсального кохлеарного ядра) обладают свойством реагировать на звук лишь при надпороговых интенсивностях стимула порядка 10—20 дБ над порогом реакции. При этом частотно-пороговые кривые обладают весьма острой настройкой (рис. 127). Повышение интенсивности стимула приводит к исчезновению реакции на звук и подавлению спонтанной активности нейронов (Rhode, Kettner, 1987), что свидетельствует о выраженных тормозных влияниях, по всей вероятности исходящих от других (II, III типы) клеток этого ядра (Young, Voigt, 1982). Эта группа нейронов дорсального кохлеарного ядра, очевидно, действует как узкие спектральные фильтры.

Импульсная активность нейронов кохлеарных ядер обнаруживает изменения импульсации при увеличении интенсивности звукового стимула. Она проявляется в монотонном увеличении числа импульсов в реакции и укорочении скрытого периода. Обычно ди-

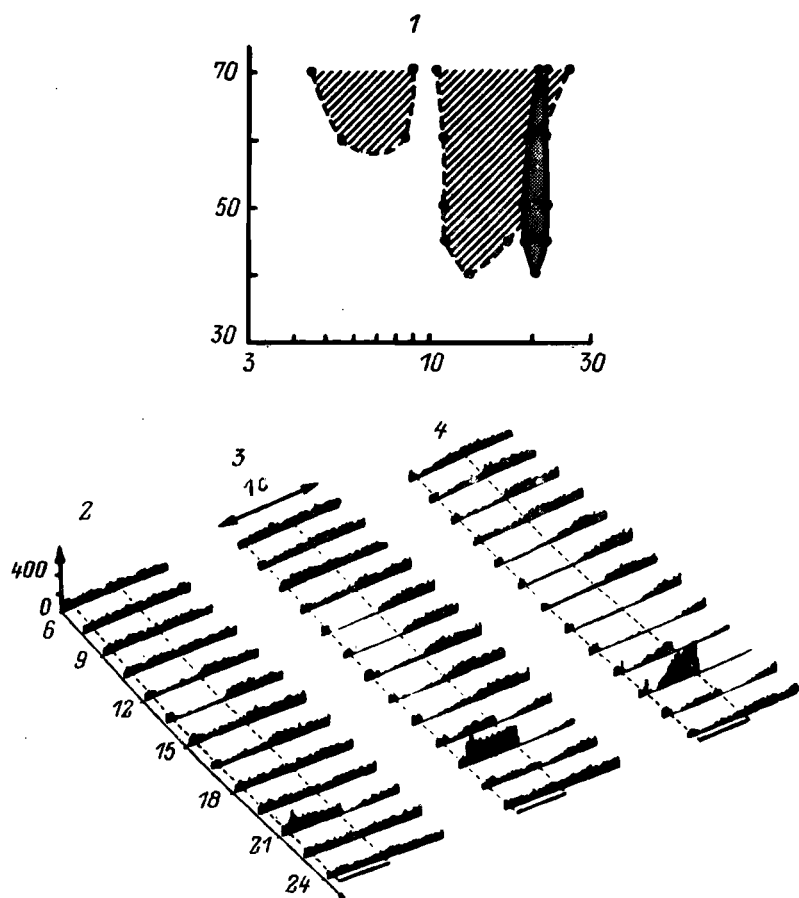


Рис. 127. Тормозные зоны и частотно-пороговая кривая нейрона заднедорсального кохлеарного ядра (по: Evans, Nelson, 1973a).

На 1 по оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ УЗД. 2—4 — серия перистимульных гистограмм; по оси абсцисс — время (черта указывает время раздражения тональной посылкой длительностью 0,4 с); по оси ординат — частота стимуляции, кГц; по вертикальной оси — число импульсов в канале. 2, 3, 4 — интенсивность стимуляции 10, 20, 30 дБ над порогом реакции.

намический диапазон увеличения импульсации у нейронов антеровентрального ядра кохлеарного комплекса составляет, как правило, 20—50 дБ над порогом реакции. Однако этот диапазон отличается у разных нейронов между собой и обеспечивает перекрытие воспринимаемого диапазона звуков. В постериовентральном ядре установлено наличие значительно большего динамического диапазона изме-

нения импульсации при увеличении интенсивности стимула. Причем это относится в основном к клеткам, реагирующим на включение стимула (оп-ответ) с недолго продолжающейся импульсацией, напоминающей периодические изменения активности у нейронов типа чоппер (Rhode, Smith, 1986a, 1986b). По начальным буквам такие нейроны обозначают иногда О_с («оп», «chopper»).

Наряду с нейронами, реагирующими монотонно при увеличении интенсивности звука в узком или широком диапазоне интенсивностей, описанных выше, довольно часто (до 50 % случаев) в дорсаль-

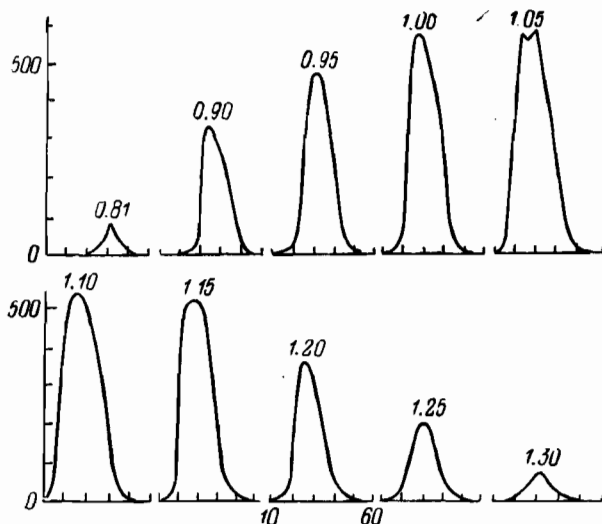


Рис. 128. Немонотонные изменения импульсации нейрона дорсального кохлеарного ядра при разных интенсивностях и частоте звука (по: Greenwood, Maruyama, 1965).

По оси абсцисс — интенсивность, дБ УЗД; по оси ординат — число импульсов. Цифры над кривыми — частота звука, кГц

ном кохлеарном ядре наблюдаются нейроны, которые обладают немонотонным типом реакции. Этот тип реакции проявляется в увеличении импульсации до определенного уровня интенсивности, после чего по мере дальнейшего возрастания интенсивности звука следует подавление числа импульсов в реакции. Такой тип зависимости величины реакции от интенсивности звука был описан Гринвудом и Маруямой (Greenwood, Maruyama, 1965), пример из работы которых мы и приводим (рис. 128). В недавнем исследовании было подтверждено наличие в дорсальном кохлеарном ядре до 50 % «немонотонных» нейронов. При этом из обследованных выборок нейронов разных типов реакции немонотонным типом зависимости обладали 34 % нейронов с узором разряда паузер, 52 % нейронов типа «build up» и 89 % нейронов с оп-реакцией (Rhode, Smith, 1986b). Отметим малый динамический диапазон реагирования нейронов дорсального

кохлеарного ядра, о чем уже упоминалось при рассмотрении особенностей реакции нейронов IV типа.

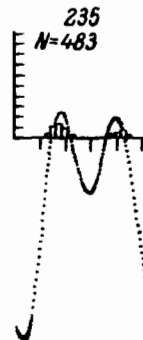
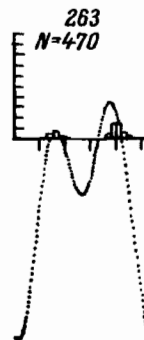
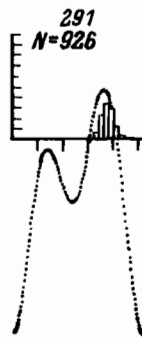
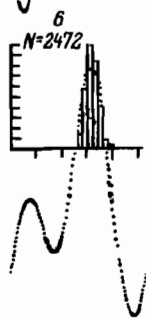
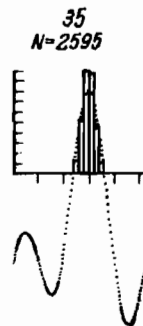
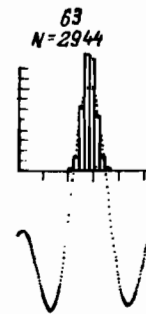
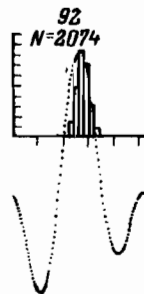
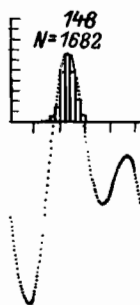
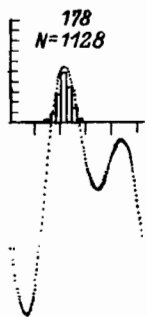
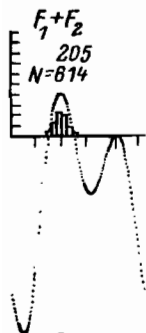
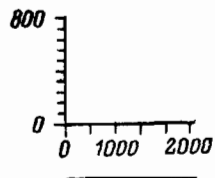
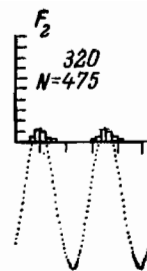
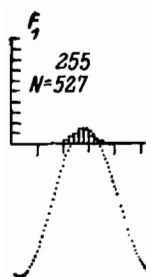
Приведенный пример изменений импульсации на рис. 128 показал возможность характеризовать частотную избирательность нейронов кохлеарных ядер на надпороговых интенсивностях стимула. Такого рода характеристика реакции нейронов получила название области ответа. Иногда эту область изображают при равной интенсивности стимула на разных частотах тонального сигнала. В других случаях вычисляют контуры равного количества импульсов в зависимости от интенсивности и частоты стимула.

Заканчивая рассмотрение влияния интенсивности на реакцию нейронов кохлеарного ядра, необходимо отметить, что изменение этого параметра звука может существенно изменить не только число импульсов, но и форму ответа нейрона (появление и исчезновение тормозных пауз, группировка импульсов в пачки, временные изменения расположения в узоре разряда тех или иных составляющих реакции и т. д.). Отметим также, что, по имеющимся данным, при достаточной интенсивности средняя частота импульсации нейронов кохлеарного ядра может достигать 200—300 имп./с. Считавшаяся раньше предельная цифра частоты импульсации нейронов кохлеарного ядра 600 имп./с (Альтман и др., 1972) в последующих исследованиях была превышена. Так, по некоторым данным (Rhode, Smith, 1986a, 1986b), эта частота может достигать 800 имп./с, что практически сравнивает ее с импульсной активностью волокон слухового нерва.

Кратко остановимся на особенностях реакции нейронов кохлеарного ядра на щелчки. Реакция первично-подобных клеток в этом случае аналогична реакции волокон слухового нерва. Поэтому неудивительно, что в антеровентральном кохлеарном ядре при характеристичных частотах нейронов ниже 4 кГц и указанном типе реакции, а также при первично-подобных типах реакции с небольшой паузой подавления импульсации при действии короткого звукового щелчка в пристимульной гистограмме обнаруживается периодический разряд, разделенный интервалами, равными периоду характеристической частоты (Bourk, 1976). Хотя необходимо отметить, что некоторые нейроны кохлеарного комплекса, также обладающие низкими характеристическими частотами, не обнаруживают такой периодический разряд при действии щелчка.

Помимо подробно описанного выше пространственного принципа организации частотного анализа звуковых сигналов в кохлеарном ядре (наличие тонотопической, многократно в пространстве ядра повторенной организации, наличие частотной избирательности отдельных нейронов, отличающейся у разных нейронов, но перекрывающейся в целом диапазон слышимых частот) рассмотрим второй механизм анализа частоты, а именно ее временной анализ.

Как уже указывалось при рассмотрении реакций волокон слухового нерва, одним из доказательств временного анализа частоты являлась «привязка» к фазе периодического (тонального) сигнала.



Импульсации волокон, аналогичные данным, получены и при исследовании нейронов кохлеарных ядер.

Начиная с первых микроэлектродных исследований слуховой системы была показана возможность привязки к фазе тонального сигнала до частоты примерно 4 кГц (Galambos, Davis, 1943). Впоследствии возможность привязки активности нейронов кохлеарного ядра различных животных к периоду низкочастотного тонального сигнала была продемонстрирована в ряде работ (Rupert, Moushegian, 1970; Levine, 1971). В детальных исследованиях Розе и соавт. (Rose et al., 1974) было показано, что активность нейронов кохлеарного ядра обнаруживает привязку к фазе не только при действии однотоновых сигналов, но и при стимуляции сигналами, состоящими из двух частот. Было установлено, что такие нейроны отчетливо реагируют на сложные временные параметры сигнала, обнаруживая реакцию, соответствующую форме волны (рис. 129). Приведенные на рис. 129 данные получены с помощью оценки активности нейронов по периодограмме (приурочивание перистимульной гистограммы к одному периоду сигнала при многократном повторении этого периода). Вместе с тем временная структура сигнала также сказывается на реакции нейронов кохлеарных ядер, если оценивать эту реакцию не по периодограмме, а по суммарной постстимульной гистограмме, приуроченной ко всему времени действия тональной посылки. Приведенные данные позволили поставить в целом вопрос о фазовой чувствительности нейронов слуховой системы, который был систематически исследован и детально рассмотрен Е. А. Радионой (1987).

Естественно, что привязка импульсной активности отдельных нейронов кохлеарного ядра к фазовой структуре сигнала должна была найти отражение и в суммарных реакциях нейронов, а именно в их суммарном синхронизированном ответе. Эти данные будут рассмотрены в разделе, излагающем результаты исследований вызванных потенциалов животных и человека (см. раздел 4.4).

В заключение укажем, что приведенные выше исследования свидетельствуют о том, что способностью временного описания частоты стимула в своей реакции (т. е. проявление привязки к фазе тонального сигнала) обладают в основном нейроны антеровентрального и постероventрального ядер. В то же время нейроны, активность которых была зарегистрирована в дорсальном кохлеарном ядре, обладают крайне слабой выраженностью такого описания низкочастотных сигналов (Evans, 1975; Aitkin et al., 1984; Rhode, Kettner, 1987).

Рис. 129. Периодограммы ответов нейронов кохлеарных ядер на двухтоновый сигнал ($F_1 + F_2$) с различной формой волны, определяемой фазой верхней гармоники относительно нижней (цифры над гистограммами) (по: Rose et al., 1974).

$F_1=380$ Гц, 45 дБ; $F_2=760$ Гц, 65 дБ. Обе частоты не оказывают взаимного подавляющего действия. Длина оси абсцисс соответствует периоду F_1 , мкс. Вверху справа показан уровень центральной линии (ниже оси абсцисс), выбранный для соотнесения синтезированного комплексного колебания с периодограммой. На графиках по оси абсцисс — время, мкс; по оси ординат — число импульсов. Нижние цифры над графиками (N) — число импульсов в реакции; верхние — фаза верхней гармоники относительно нижней (град).

Рассмотрим отражение других временных параметров стимула на реакции нейронов кохлеарных ядер. В этом аспекте весьма характерными являются реакции нейронов кохлеарных ядер при разной длительности стимула. Было установлено, что нейроны, обладающие реакцией в виде он-ответа (рис. 130) или он-офф-ответа при низких уровнях интенсивности стимула (при больших уровнях узор разряда может оказаться иным), имеют короткий скрытый период реакции на звук (не более 10 мс). Дисперсия скрытого периода таких

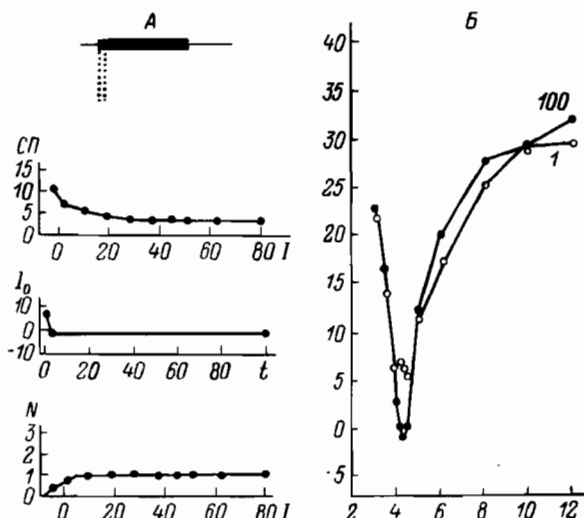


Рис. 130. Характеристики нейронов коротколатентного типа в кохлеарном ядре кошки (по: Альтман и др., 1972).

А — реакции на сигнал оптимальной частоты; Б — частотно-пороговые кривые при длительности звука 100 и 1 мс. На А сверху вниз: узор импульсного разряда в ответ на сигнал интенсивностью около 10 дБ над порогом реакции, длительностью 100 мс, регистрация методом точек, вверху отметка действия сигнала; зависимость скрытого периода (СП, мс) от интенсивности звука (I , дБ); зависимость порога реакции (I_0 , дБ) от длительности звука (t , мс); зависимость числа импульсов в ответе (N) от уровня интенсивности звука (I , дБ). На Б: по оси абсцисс — частота звука (f , кГц); по оси ординат — пороговая интенсивность звука (I_0 , дБ).

нейронов также мала (не более 10 мс) даже при околопороговых уровнях интенсивности. Пороги обнаружения реакции этих нейронов практически не зависят от длительности стимула, т. е. они обнаруживают отсутствие способности к временной суммации. Отсутствие у нейрона суммирующих возможностей во времени определяет формирование их частотно-пороговой кривой даже при малых длительностях (1—2 мс) звукового сигнала (рис. 130). Эта группа нейронов получила название коротколатентных, малосуммирующих нейронов с фазным характером реакции при пороговых интенсивностях стимула. В кохлеарных ядрах кошки эти нейроны составляют около 20 % (Радионова, 1974). Насколько можно судить по распределению типов реакций, представленных на рис. 130 (см. раздел 4.1.2), основная масса этих нейронов должна находиться в постероventраль-

ном ядре и зоне расположения октопусных клеток, хотя наблюдаются они и в других ядрах кохлеарного комплекса. Эти нейроны быстро передают сведения о сигнале в вышележащие центры, причем важна, по всей вероятности, их роль в передаче времени включения сигнала (мало меняющийся скрытый период первого импульса в реакции). В последнее время такого же типа нейроны подробно исследованы в вентральных отделах кохлеарного ядра (Rhode, Smith, 1986a).

Другая группа нейронов, значительно большая в процентном отношении (до 80 %), характеризуется различными разновидностями тонического узора разряда (Радионова, 1971). Эти нейроны существенно изменяют число импульсов в реакции в зависимости от интенсивности стимула. Помимо этого, выраженным их свойством является способность изменять в значительном диапазоне скрытый период реакции при изменении интенсивности стимула. Естественно, что это свойство нейронов определяет их возможность существенно изменять форму частотно-пороговой кривой при разных длительностях стимула (рис. 131, Б). Как видно из этого рисунка, на характеристичной частоте нейрона порог реакции при увеличении длительности стимула от 1 до 100 мс снижается примерно на 35 дБ, в отдельных случаях такое снижение может достигать 50 дБ. Другими словами, эти нейроны в отличие от описанной выше первой группы обладают способностью к выраженной временной суммации, т. е. к накоплению во времени сведений о звуковом сигнале. Необходимо, однако, указать, что эти суммационные свойства нейроны обнаруживают лишь при действии тонов оптимальной (характеристичной) частоты. Переход к стимуляции неоптимальной частотой может привести к изменению типа реакции нейрона и приобретению этой реакцией всех свойств ответа фазического типа (рис. 131, В). Более всего свойства этой второй группы нейронов характерны для первично-подобных нейронов с дрящимся разрядом. Они расположены, как правило, в антеровентральном ядре и некоторых областях постеро-вентрального ядра кохлеарного комплекса.

Изложенный выше материал касался в основном реакции нейронов на стационарные сигналы, т. е. на сигналы, амплитуда или частота которых не изменяется во время действия стимула. Между тем хорошо известно, что как для коммуникативных сигналов животных, так и для сигналов человеческой речи весьма типичным является не только многокомпонентный состав звуковых сигналов, но и изменения их частоты и амплитуды во времени. Поэтому за последние годы значительное внимание было уделено исследованию реакций нервных клеток на сигналы, моделирующие коммуникативные, а именно амплитудно- и частотно-модулированные сигналы.

При исследовании реакций нейронов кохлеарных ядер на амплитудно-модулированные тональные сигналы в серии работ Мёллера (Møller, 1983; см. также: Вартанян, 1978) была установлена выраженная избирательность нейронов кохлеарного ядра к определенной частоте амплитудно-модулированного сигнала.

Такая избирательность к частоте амплитудной модуляции может свидетельствовать о появлении на уровне кохлеарных ядер нейро-

нов, могущих выделить определенные признаки сложных коммуникативных сигналов, а не только такие простые их свойства, как частота, длительность и интенсивность. Данные, указывающие на подобную избирательность при использовании частотно-модулированных сигналов, также были описаны в ряде работ. Было установлено, что основным способом реагирования нейронов кохлеарных ядер на частотно-модулированные сигналы является появление импульсной

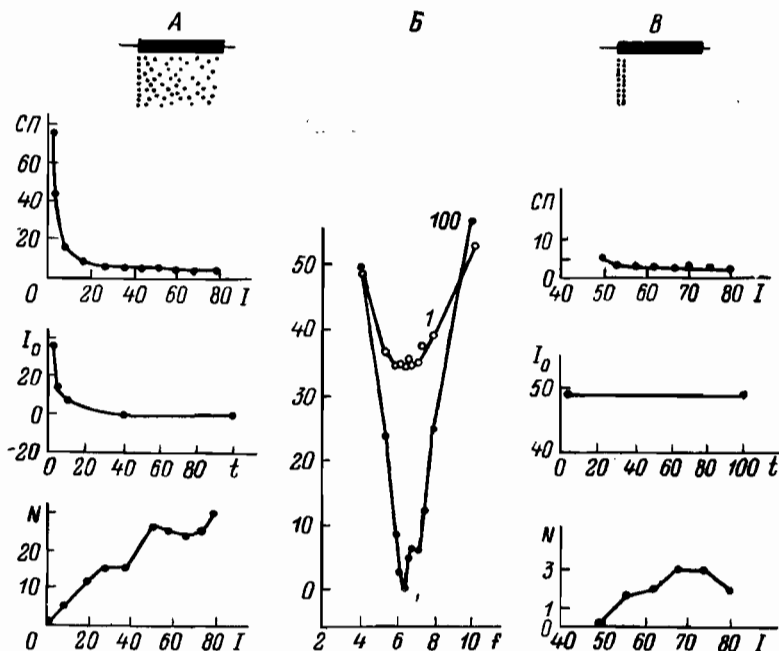


Рис. 131. Характеристики нейронов длиннотентного типа в кохлеарном ядре кошки (по: Альтман и др., 1972).

На А, Б — то же, что и на рис. 130. На В — те же характеристики, что и на А, но при действии звука неоптимальной частоты.

активности в диапазоне частот, характеризующих частотную область ответа нейронов при данной интенсивности звукового сигнала. Другими словами, при изменении частоты тона как от высоких частот к низким, так и от низких к высоким наблюдается симметричная реакция (рис. 132, А). Вместе с тем были обнаружены в небольшом числе нейроны, реакция которых была асимметричной (рис. 132, Б). Это означает, что такой нейрон выделяет лишь одно направление изменения частоты, в то время как реакция на обратное направление изменения частоты практически отсутствует.

В этой связи необходимо подчеркнуть более общую значимость такого способа асимметричного реагирования нейрона, который не обусловлен особенностями реакции нервной клетки на определенный диапазон частот, интенсивностей или длительностей стимула.

В этом случае реакция нервной клетки на частотно-модулированный сигнал была бы симметричной, или, говоря другими словами, — предсказуемой. Между тем несимметричный характер реакции является непредсказуемым, т. е. не зависит от частотной области ответа нейрона, как это видно из рис. 132, Б. Такой ответ определяется, по-видимому, особой организацией возбуждающих и тормозных связей нейрона, позволяющей выделить определенный сложный признак в воздействующем стимуле. Выделение этих сложных признаков в сигнале позволяет, при наличии описанной асимметричной реакции, отнести такой нейрон к нейронам-детекторам определенных

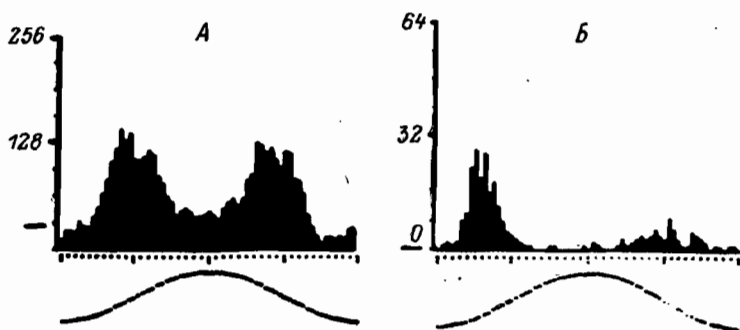


Рис. 132. Симметричные (А) и несимметричные (Б) реакции двух нейронов кохлеарного ядра кошки при частотной модуляции сигнала (по: Evans, 1975).

А — перистимульная гистограмма реакции нейрона на изменение частоты (закон изменения частоты — под гистограммой) в диапазоне области ответа (13—15 кГц) 1 раз в 1 с. По оси абсцисс — время (2 с); по оси ординат — число импульсов, интенсивность сигнала — 20 дБ над порогом реакции. Б — то же, что и на А, диапазон изменения частот 0.5—2.5 кГц. А — нейрон постероventрального, Б — антероventрального кохлеарного ядра.

признаков стимула.* В последующей работе, где использовалось внутриклеточное отведение, было показано, что часть нейронов, по типу реакции могущая быть отнесенной к паузерам, нейронам типа «build up» и нейронам с оп-ответом, обнаруживает асимметричную реакцию на частотно-модулированный сигнал, причем эта асимметричная детекторная реакция определяется соотношением возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов (Britt, Starr, 1976).

Наряду с использованием в качестве стимулов рассмотренных выше синтезированных сложных звуков в ряде работ были использованы и речевые сигналы. При этом была показана определенная специализация реакций нейронов кохлеарных ядер на эти сигналы, даже если основная часть энергии и спектра попадала в область частотной настройки нейронов (Moore, Cashin, 1974). Было также показано, что реакция нейронов кохлеарных ядер на речевые сиг-

* Следует указать, что использование термина «нейрон-детектор» не предполагает за ним единственную функцию, а именно выделение какого-либо признака стимула. Такой нейрон может функционировать и в других операциях по различению звуковых сигналов.

налы в значительной мере определяется положением гласного звука в последовательности других гласных звуков (Rupert et al., 1977). Кроме того, в этой же работе было показано, что основная частота гласного звука может не отражаться на активности нейронов, хотя эта частота и соответствует частотной области ответа нейрона. Иначе, из этого следует, что предсказать полностью характер ответа нейронов кохлеарного ядра на основе его реакции на чистые тоны вряд ли возможно. Следует, однако, отметить, что в ряде работ утверждается обратное: возможность предсказать ответ нейрона на речевые сигналы при наличии данных об их спектральном составе и об особенностях реакций нейронов на чистые тоны (Smolders et al., 1979). Рассмотрение такой возможности проведено Е. А. Радионовой (1987). Однако в целом вопрос об особенностях реакций нейронов на сложные звуки изучен недостаточно и нуждается в дальнейшем исследовании.

В ряде работ приведены данные о передаточных характеристиках клеток кохлеарных ядер при ритмической стимуляции разной частоты. Кроме того, передаточные характеристики этих клеток вычислены при действии амплитудной модуляции тона шумовым сигналом (Møller, 1983). Имеются также данные о параметрах маскировки реакции на тональный сигнал шумами разного спектрального состава. В основном в этих случаях наблюдается подавление импульсной активности, возникающей при действии тонального сигнала. Вместе с тем обнаруживается определенное своеобразие такого подавления, определяемое типом реакции нейронов кохлеарных ядер, соотношением уровней интенсивности и спектрального состава маскирующего и маскируемого сигналов.

Ссылки на работы, посвященные этим вопросам, а также дополнительные данные о физиологии кохлеарных ядер можно найти в ряде обзоров и монографий (Радионова, 1971, 1987; Альтман и др., 1972; Evans, 1975; Варганян, 1978; Møller, 1983; Aitkin et al., 1984; см. также последние работы: Бибиков, 1987; Rhode, Kettner, 1987).

Изложение данных о структуре и функции комплекса кохлеарных ядер позволяет сделать следующие выводы. Нейроны кохлеарных ядер различаются как морфологически, так и по типу электрической реакции при действии звуковых стимулов. В формировании многих из этих типов реакций в ряде случаев существенную роль играют тормозные процессы.

Нейроны кохлеарных ядер выступают как измерители частоты, интенсивности и длительности звуковых сигналов, при этом нейроны разных отделов кохлеарных ядер обнаруживают определенную специализацию к этим простым свойствам звуковых сигналов. Так, нейроны антеровентрального ядра в основном характеризуются полным описанием свойств звуковых сигналов в пределах частотной области настройки, динамического диапазона реагирования на интенсивность звуков воспроизведения длительности стимула. Нейроны постероventрального ядра характеризуются в основном точной отметкой времени включения стимула и большим динамическим диапазоном воспроизведения его интенсивности. Нейроны дорсального кохлеар-

ного ядра, в деятельности которых особенно хорошо проявляются тормозные процессы, выступают как узкополосные частотные фильтры.

Нейроны кохлеарных ядер отчетливо демонстрируют оба принципа частотного анализа: временной (привязка к фазе колебаний звуковых сигналов) и пространственный (топотописическая организация).

На уровне кохлеарных ядер впервые появляются нейроны, отвечающие специализированной реакцией (так называемые нейроны-детекторы) на определенные признаки сложных звуковых сигналов (например, на диапазоны амплитудной или направление частотной модуляции).

4.2.3. КОМПЛЕКС ЯДЕР ВЕРХНЕЙ ОЛИВЫ

Описанные выше упорядоченные входы афферентных путей в ядра верхнеоливарного комплекса от кохлеарных ядер предполагают наличие пространственного отображения частоты в ядрах верхней оливы. Действительно, проведенные исследования позволили установить, что ядра верхнеоливарного комплекса обладают выраженной топотописической организацией. На рис. 133 представлена топотописическая организация латерального ядра верхней оливы кошки. Как видно из рисунка, низкие частоты располагаются в дорсолатеральном конце ядра, а высокие — в вентромедиальном. Обращает на себя внимание также то обстоятельство, что низкие характеристичные частоты занимают очень небольшую часть латерального ядра, что, по-видимому, подтверждает проекцию в этот отдел соответствующего участка антеровентрального кохлеарного ядра.

Медиальное ядро верхней оливы также обладает топотописической организацией. Было установлено, что в этом ядре в основном представлены более низкие характеристичные частоты, чем в латеральном ядре комплекса. При этом нейроны с более высокими частотами расположены в вентролатеральной части ядра, в то время как с самыми низкими частотами — в дорсомедиальной. Более низкие характеристичные частоты, преобладающие в нейронах медиального

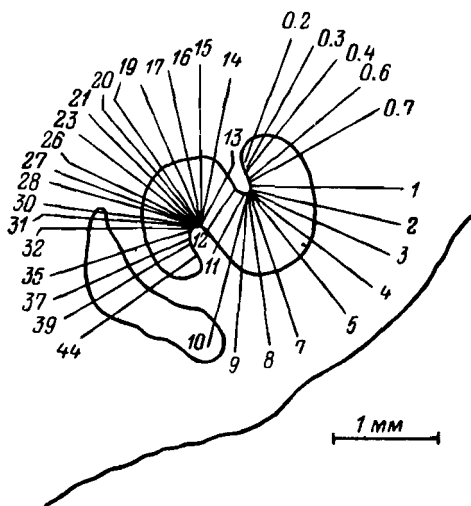


Рис. 133. Топотописическая организация S-образного ядра верхней оливы (по: Tsuchitani, Boudreau, 1966).

Цифры — частота, кГц.

ядра верхней оливы, по всей вероятности, свидетельствуют о справедливости предположений о том, что проекции в эти ядра нейронов расположены в низкочастотной области кохлеарных ядер у передней части антеровентрального ядра.

В последние годы тонотопическая организация была установлена в периоливарных ядрах: обнаружен градиент от высоких частот

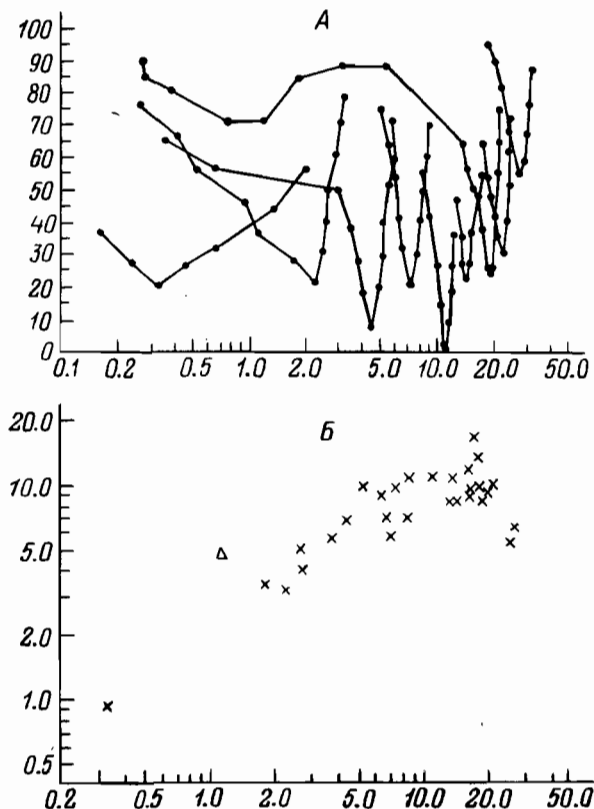


Рис. 134. Частотная избирательность нейронов верхне-оливарного комплекса (по: Goldberg, 1975).

А — частотно-пороговые кривые. По оси абсцисс — част та, кГц; по оси ординат — порог, дБ УЗД; Б — зависимость добротности по критерию Q_{10} дБ (ось ординат) от характеристичной частоты нейронов (ось абсцисс, кГц).

к более низким в медиолатеральном направлении (Tsuchitani, 1977). Тонотопическая организация была также продемонстрирована как в медиальном, так и в латеральном ядре трапециевидного тела (Aitkin et al., 1984).

Как правило, нейроны верхнеоливарного комплекса, обладающие характеристической частотой выше 3 кГц, имеют V-образную форму частотно-пороговой кривой и настроены острее, чем нейроны кохлеарного комплекса (рис. 134). При этом, чем выше частота, тем

больше добротность частотной настройки, измеряемая по критерию $Q_{\text{дб}}$ (Clark, Dunlop, 1969; Boudreau, Tsuchitani, 1970; Guinan et al., 1972b; Tsuchitani, 1977). Необходимо отметить, что в пери- и преоливарных ядрах комплекса преобладают нейроны с более широкими и несимметричными частотно-пороговыми кривыми, чем нейроны основных ядер комплекса (Guinan et al., 1972b). Нейроны верхнеоливарного комплекса проявляют также способность к временному анализу частоты сигнала, обнаруживая привязку импульсации к периоду тонального сигнала до 2 кГц (рис. 135).

Таким образом, и в следующем после кохлеарных ядер слуховом

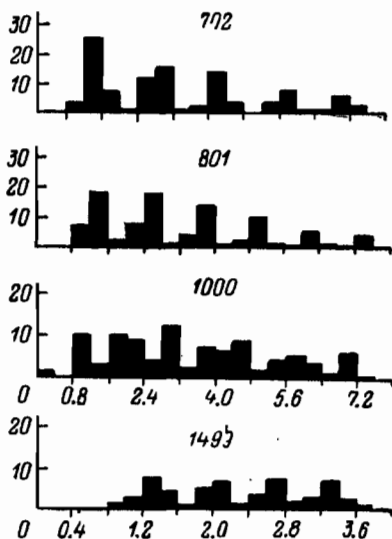
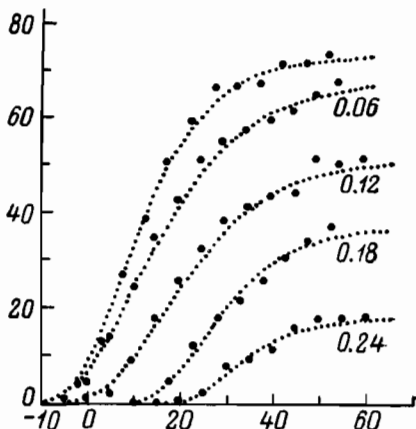


Рис. 135. Гистограммы межимпульсных интервалов нейрона верхнеоливарного комплекса (по: Moushegian et al., 1964).

По оси абсцисс — интервал, мс; по оси ординат — количество интервалов, %. Цифры над гистограммами — частота тонального сигнала, Гц, использованного в качестве раздражителя.

Рис. 136. Зависимость числа импульсов в реакции от интенсивности звука у нейрона латерального ядра верхней оливы (по: Boudreau, Tsuchitani, 1970).

По оси абсцисс — интенсивность звука, дБ УЗД (длительность тональной послышки 200 мс); по оси ординат — число импульсов в реакции. Верхняя кривая — стимул характерной частоты, остальные кривые — частота выше характерной (цифры — доли октавы от носителя характерной частоты).



центре продолговатого мозга представлен как пространственный, так и временной принцип анализа частоты звука.

Что касается зависимости числа импульсов в реакции от интенсивности звуковых сигналов, то нейроны верхней оливы обнаруживают, как правило, его монотонное возрастание при увеличении интенсивности звуковых сигналов (рис. 136). Лишь в отдельных случаях выявлен немонотонный ход кривой зависимости количества импульсов от интенсивности стимула.

Так же как и при исследовании нейронов нижележащих отделов слуховой системы, увеличение интенсивности стимула приводит к уменьшению значений скрытых периодов. Скрытые периоды при

действии тональных сигналов в медиальном ядре верхней оливы при средних интенсивностях стимула имеют значения 4.5—8.0 мс (Guinan et al., 1972a, 1972b), в то время как скрытые периоды нейронов латерального ядра оливарного комплекса несколько больше — 6.0—10.0 мс (Tsuchitani, 1977).

Относительно тормозных влияний в формировании на уровне верхней оливы имеются лишь косвенные данные — временное структурирование реакций, подавление спонтанной активности, наличие пауз подавления активности после выключения стимула (рис. 104, 7—13). Кроме того, в исследовании Чанга и Ву (Chang, Wu, 1964) было показано, что характерный для ряда нейронов трапецевидного ядра длительный скрытый период связан с развитием тормозных влияний и начальной гиперполяризацией нейронов.

При действии коротких звуковых щелчков разряд нейронов верхней оливы характеризуется 1—3 импульсами и лишь у отдельных нейронов наблюдается непрерывный, длящийся несколько десятков миллисекунд разряд (Watanabe et al., 1968). При средних интенсивностях щелчков скрытый период варьирует у нейронов верхней оливы от 3 до 12 мс. Если рассматривать первично-подобные типы реакций на уровне нейронов верхней оливы, то их скрытые периоды на 1.0—2.0 мс больше у такого же типа реакций при регистрации активности нейронов кохлеарных ядер (Goldberg, Brown, 1968).

Следует отметить, что у ряда нейронов верхней оливы, обладающих низкой характеристической частотой (до 3 кГц), обнаружена реакция, наблюдавшаяся при исследовании нижележащих отделов слуховой системы: при действии звукового щелчка разряд характеризовался последовательностью импульсов, интервал между которыми был равен периоду характеристической частоты. Большинство таких нейронов было обнаружено в медиальном ядре трапецевидного тела, причем необходимо отметить, что у этих нейронов регистрировалась сложная многофазная форма отдельного импульса (Guinan et al., 1972a, 1972b).

Что касается исследования импульсной активности нейронов верхней оливы при изменении длительности сигнала, то такие данные в литературе отсутствуют. Поэтому разделение нейронов на две группы, как это было сделано при рассмотрении реакций нейронов кохлеарных ядер, в настоящее время не представляется возможным.

Относительно специализированных реакций нейронов верхней оливы при действии сложных сигналов в литературе представлены лишь единичные наблюдения. Так, имеющиеся данные свидетельствуют о том, что нейроны верхнеоливарного комплекса усиливают свою активность при частотной модуляции тонального сигнала лишь в одном направлении, в то время как при противоположном изменении частоты звука импульсация подавляется (Watanabe et al., 1968).

В целом верхнеоливарный комплекс по сравнению с другими отделами слуховой системы изучен явно недостаточно, с точки зрения характеристики реакции его нейронов на основные физические параметры стимулов. По всей вероятности, это определялось значительными методическими трудностями (небольшие размеры самих ядер

и очень малые размеры клеток), а также тем, что при исследовании нейронов верхней оливы, ввиду их особого положения в бинауральной конвергенции афферентации, основное внимание уделялось их реакциям при бинауральном раздражении и исследованию механизмов пространственного слуха (см. раздел 5).

В этом же разделе изложения кратко (из-за их крайней малочисленности) рассмотрим данные об активности нейронов ядер латерального лемниска. Основные результаты в этом направлении получены Айткиным и соавт. (Aitkin et al., 1970; Brugge et al., 1970). Ими было установлено наличие четкой томотопической организации в этих ядрах: в их более дорсальной части расположены нейроны с более низкими характеристическими частотами, в то время как в вентральных отделах расположены нейроны с высокими характеристическими частотами.

В нейронах этих двух небольших ядер обнаружена также связь реакции по времени с периодом низкочастотных звуковых сигналов. Таким образом, пространственный и временной принципы отображения данных о частоте звуковых стимулов представлены и на этом уровне слуховой системы.

Имеются также данные о монотонной (в основном) зависимости числа импульсов в реакции от интенсивности стимула и соответствующем сокращении при увеличении интенсивности звука значений скрытого периода реакции.

4.2.4. НИЖНИЙ ХОЛМ

Пространственно упорядоченная проекция улитки и кохлеарных ядер в нижних холмах является основой многократного отражения частотной шкалы на этом уровне слуховой системы. Величины характеристических частот являются основанием для объединения нейронов в функциональные группировки, представляющие собой единые частотные слуховые каналы. В пределах каждого частотного канала оценивается сигнал от одного макрорецептивного поля, границы которого определяются резонансными свойствами улитки и реакцией рецепторных клеток. Слоистая организация нижних холмов (рис. 106, 107) подтверждена и в функциональных исследованиях (рис. 108), показавших наличие изочастотных цепочек. В пределах каждого частотного канала данного уровня слуховой системы происходит полное описание различных свойств сигнала в определенной частотной полосе (Вартанян, 1978; Чистович, Бару, 1984).

Объем частотного представительства и особенности частотной локализации в нижних холмах связаны с особенностями слуха каждого вида животных (см. главу 8). Наиболее обильно представлены нейроны, для которых оптимальными стимулами являются экологически значимые звуковые частоты (Батуев, Куликов, 1983; Константинов, Мовчан, 1985). В качестве примера неравномерного представительства частот в нижнем холме можно привести акустически специализированное животное — летучую мышь большого подковоноса

(Васильев, 1983). Всю нижнюю часть холмов занимают нейроны, чувствительные к спектру излучаемого животным зондирующего импульса и отраженного эхосигнала. Это узкий диапазон частот 80—90 кГц, причем ширина области ответа составляет 100—200 Гц и практически не зависит от уровня интенсивности тона.

Если частотно-пороговая кривая отражает частотную избирательность нейронов при минимальной интенсивности звуков, то увеличение интенсивности находит различное выражение в импульсации нейронов в зависимости от частоты. Только в редких случаях, преимущественно при узких частотно-пороговых кривых, ширина полосы частот сохраняется не только при околопороговых, но и при высоких интенсивностях, а острота частотного анализа не меняется во всем диапазоне (Вартанян, 1978; Бибиков, 1987). Обычно для нейронов с тоническим разрядом на характеристической частоте правилом является увеличение числа импульсов в разряде в некотором диапазоне околопороговых интенсивностей (20—40 дБ). Дальнейшее увеличение уровня звука не оказывает существенного влияния на количество импульсов в разряде нейронов. Ответ на высоких уровнях интенсивности звуков стабилизируется. Поскольку динамический диапазон интенсивностей достаточно ограничен, то отражение этого параметра звука возможно только за счет распределения по порогам, которое, как известно, достаточно широкое — порядка 80 дБ (Вартанян, 1978).

Преобладающим способом реагирования нейронов нижних холмов является уменьшение количества импульсов в реакции после достижения характерного для каждого нейрона уровня интенсивности звука, в ответ на которую разряд максимален. Значительная часть нейронов характеризуется появлением максимального разряда в определенных, ограниченных диапазонах интенсивностей звука. Причем этот диапазон может быть различным при действии характеристических и боковых частот, и, кроме того, он не определяется величиной порога реакции. Нейроны, дающие фазный разряд на включение звука, как правило, сохраняют его не только в околопороговом диапазоне, но и при увеличении интенсивности. В некоторых случаях нейроны такого типа отвечают на изменение интенсивности звука изменением вероятности разряда, которое может носить монотонный и немонотонный характер (Радионова, Вартанян, 1971; Вартанян, 1982). Описанные формы реакций нейронов нижних холмов на интенсивность звуков были впервые обнаружены при исследовании нейронов дорсального кохлеарного ядра (Greenwood, McGuana, 1965), а затем в вышележащих слуховых центрах (Альтман и др., 1972).

Спектральное объединение пространственно упорядоченных нейронов может рассматриваться также в качестве функциональной единицы, анализирующей различные временные параметры звукового потока в ограниченной частотной полосе (Радионова, 1987). Так же как и на нижележащих уровнях слуховой системы, нейроны нижних холмов характеризуются широким спектром реакций — от одного импульса на включение до длительной реакции, содержа-

щей большое число импульсов, соответствующее продолжительности акустического раздражителя (Гершуни и др., 1969). Уже сам факт широкого спектра реакций нейронов нижнего холма на длительный звук говорит о возможности комбинированного описания временных параметров акустического потока. «Соответствие» параметров ответа параметрам воздействующего стимула весьма относительное и реализуется преимущественно на характеристической частоте. Например, даже при полном соответствии длительности стимула и реакции нейрона на характеристической частоте переход к нехарактеристической частоте, расположенной как в низко-, так и в высокочастотной зоне, приводит к укорочению длительности ответа вплоть до 1—2 импульсов на включение и к нарушению соответствия длительности воздействующих тонов (Радионова, Вартанян, 1971).

Ритмические сигналы вызывают синхронизированные с частотой модуляции ответы нейронов до определенных, характерных для каждого нейрона, предельных ритмов — 30—100 Гц (Вартанян, 1978; Васильев, 1983; Радионова, 1987). Весьма значительная часть нейронов этого уровня слуховой системы начинает выделять определенные ограниченные сочетания параметров амплитудной синусоидальной модуляции — узкий диапазон ритмов в сочетании с некоторым значением несущей частоты. Это несомненно свидетельствует об особенностях организации входного афферентного потока, эффективность которого связана в первую очередь с крутизной передних фронтов в последовательности ритмических раздражителей (Вартанян, 1978).

Наиболее интересным представляется факт резкого возрастания избирательности к сочетанию признаков (Гершуни, Вартанян, 1973), впервые выявленный именно на уровне нижнехолмовых нейронов слуховой системы. Именно такое избирательное выделение признаков звука, характерное для нейрофизиологической организации соответствующих каналов передачи афферентной импульсации, является основой детекторных возможностей центральных слуховых нейронов.

Реакции нейронов нижних холмов на многокомпонентные сигналы с изменяющимися во времени параметрами, как правило, не могут быть предсказаны на основе изучения их характеристик на стационарные стимулы. В нижних холмах преобладают нейроны, реагирующие преимущественно или исключительно на одно направление частотной модуляции. Значительно меньше нейронов, равнозначно отвечающих на оба направления частотной модуляции. Обнаружены также нейроны, реагирующие только на частотно-модулированные звуки, не отвечающие стабильно на постоянные тоны (Вартанян, 1978).

Большинство работ, выполненных с применением двух сигналов, посвящено изучению феномена, «двухтонового подавления» импульсной активности одиночных нейронов нижних холмов. Кроме тормозных эффектов, зарегистрированных при определенных сочетаниях частот двухтонового комплекса, у нейронов нижних холмов обнаружены явления облегчения и неполной суммации. Обычно явления

суммации и облегчения возникают при взаимодействии близких по частоте тонов, а также при одновременном действии двух частот, находящихся в октавных отношениях, если обе они входят в возбуждающую ответы частотную зону нейронов. При отдалении одной из двух частот от характеристической более чем на 1—2 кГц отмечается неполная суммация эффектов действия каждой из частот в отдельности.

Неполная суммация отражает переход к чисто тормозному эффекту, который наиболее полно проявляется в виде боковых частотных тормозных зон ответов (рис. 109).

В работе Ватанабе и Катсуки (Watanabe, Katsuki, 1974) изучались реакции нейронов нижнего холма кошки на естественный биоакустический голосовой сигнал данного вида. Спектр сигнала простирался до 3 кГц, звуки подавались через полосовые фильтры разной ширины с определенной центральной частотой. Оказалось, что нейроны нижнего холма с одинаковым узором ответа на характеристическую частоту дают различные узоры разряда на идентичные отфильтрованные частотные составляющие. Ни одна из постстимульных гистограмм не имела ничего общего по форме своей огибающей с огибающей предъявляемого звука. Некоторые нейроны вообще не реагировали на голос животного, но отвечали на отдельные отфильтрованные компоненты. Авторы рассматривают полученные ими данные как проявление выделения признаков сложного звука — процесс, который обусловлен механизмом торможения, отфильтровывающим отдельные спектральные компоненты в афферентном приходе.

Материалы, полученные в результате изучения реакций нейронов при действии двух тонов, можно также рассматривать как электрофизиологическое проявление маскировки в слуховой системе. Последнее предполагает рассмотрение слуховой функции в условиях действия по крайней мере двух звуков — полезного сигнала и маскирующего (помехи).

Следует различать биологическое и экспериментальное понятия «сигнал» и «помеха». Так, если в условиях изучения поведения животного полезным можно считать сигнал, вызывающий биологически целесообразное поведение, то в электрофизиологическом исследовании полезным можно считать любой из двух действующих стимулов, а другой при этом рассматривать как помеху. Обычно в электрофизиологических исследованиях исходят из концепции центра и периферии рецептивного поля. Тогда сигнал, раздражающий центр рецептивного поля, будет нести функцию полезного, а действующие на боковые зоны поля — маскирующего, мешающего.

Принципиально важным представляется факт возрастания избирательности реакций нижнехолмовых нейронов в условиях действия двух стимулов (Вартанян, 1978). Так, введение ритмической амплитудной модуляции как в сигнал, так и в помеху увеличивало уровень импульсной активности нейронов на сигнал и подчеркивало ритмическую структуру каждого из двух раздражителей.

При отведении суммарного синхронизированного ответа нижних холмов на двухтоновые комплексы было показано, что периодичность ответа соответствует периодической структуре сигнала, а не его спектральному составу (Радионова, 1987).

Таким образом, последовательность акустических компонент в реакциях нейронов нижних холмов представлена совершенно иначе, нежели на предшествующих уровнях слуховой системы. Многие специфические свойства нейронов выявляются только при оценке их реакций на звуковые последовательности. В частности, такое свойство нижнехолмовых нейронов, как выделение определенного направления изменения амплитуды ритмического сигнала (ее увеличение или уменьшение) в ограниченном диапазоне скоростей, никак не следует из оценки реакций на стационарные тоны, одиночные короткие тоны и шумы и даже на последовательность коротких шумов, не изменяющихся по амплитуде во времени. Специфическая организация рецептивных полей подобных нейронов проявляется, таким образом, только при действии адекватных для данного рецептивного поля звуковых сигналов.

Существование последовательности акустических раздражителей подразумевает, что каждый входящий в состав этой последовательности раздражитель имеет свое место в определенном звуковом контексте. Вся последовательность может быть оценена системой только путем сравнения действующего раздражителя с тем материалом, который сохраняется в памяти. Хотя такая задача лежит вне области элементарных сенсорных процессов, некоторые электрофизиологические проявления слуховой памяти были обнаружены на уровне нижнехолмовых нейронов именно при действии ритмических, достаточно длительных (порядка 1 с) стимулов (Вартанян, 1978). Интересно отметить, что ритмические продолжительные разряды последствия на звуки были зарегистрированы также в среднемозговом центральном сером околотоводопроводном веществе, объединенном с нижним холмом ипсилатеральными прямыми связями (Вартанян, Жарская, 1985).

В ответ на слитную речь большинство нейронов нижнего холма реагирует периодическими разрядами, соответствующими текущему значению частоты основного тона речевого потока (Watanabe, Sakai, 1978). Периодичность реакции нейронов не зависит от величины характеристических частот узоров разряда, чувствительности к направлению и скорости частотной модуляции. Иногда встречались реакции типа «удвоенной периодичности»: в этих случаях частота разрядов была в 2 раза больше, чем частота основного тона речи. Ответы нейронов на отрезки из речевого потока отличались от таковых в слитной речи.

Уолкер и Халас (Walker, Halas, 1972) показали, что определенные компоненты узора мультиклеточной активности нижних холмов у разных животных одинаковы при произнесении одного и того же слова разными дикторами. Следует подчеркнуть, что авторы проанализировали преимущества методов оценки электрических реакций

нейронных популяций, позволяющих выявлять особенности перестроек этих популяций в процессе применения речевого стимула, а также постоянный компонент реакции, не зависящий от особенностей голоса диктора.

Несмотря на большое количество исследований, посвященных проблеме функциональной организации слухового анализа на среднемозговом уровне, морфологические и функциональные характеристики нейронов этого уровня одновременно не изучались. По-видимому, идентификация нейронов, электрофизиологические реакции которых интенсивно изучаются, могла бы дать ценный материал о реальной организации слуховой системы и ее морфофункциональных особенностях.

4.2.5. ВНУТРЕННЕЕ КОЛЕНЧАТОЕ ТЕЛО

Если, рассматривая данные, полученные при изучении среднемозгового уровня слуховой системы, еще можно говорить об отражении свойств стимулов в реакциях нейронов, то таламокортикальные центры слуха в большей мере отражают собственные процессы интеграции и взаимодействия, нежели параметры стимуляции.

Частотные шкалы во внутреннем коленчатом теле, как уже отмечалось раньше (рис. 114), упорядочены в соответствии со структурной организацией этого отдела слуховой системы. Частотно-пороговые кривые по остроте мало отличаются от таковых, зарегистрированных в нижних холмах: встречаются узкие, сложные, широкие и мультипиковые зоны ответов. Можно сказать, что в этом отделе ограниченные и сложные области ответов, равно как и сложные временные характеристики торможения, скорее являются правилом, чем исключением (Серков, 1977; Бибилов, 1987).

Зависимости импульсации нейронов внутреннего коленчатого тела от уровня интенсивности могут быть как монотонными, так и немонотонными, причем последние преобладают (Aitkin et al., 1984). В качественном отношении они сходны с зависимостями, полученными для нейронов задних холмов; в количественном отношении таких немонотонных и мультипиковых зависимостей, очевидно, значительно больше, чем в нижележащих отделах.

Временные параметры стимуляции находят отражение в активности лишь ограниченной группы нейронов. В основном реакция не соответствует длительности раздражителя. Так, после воздействия коротких сигналов типа щелчков ответ возникает не только в связи с включением звука. Импульсация продолжается в течение многих секунд и представляет собой сложную мозаику возбуждения и торможения (Котеленко, 1985). На длительные тоны наиболее характерной является реакция на включение и (или) выключение, и лишь малая часть нейронов дает продолжительный разряд, соответствующий длительности стимула (Aitkin, Webster, 1972).

Ритмическая амплитудная модуляция вызывает синхронизированный ответ вплоть до частоты 100 Гц (Greutzfeld et al., 1980). Однако ряд нейронов оказывается неспособным к воспроизведению ритма 1—2 периода в секунду.

Частотная модуляция вызывает реакции нейронов, которые не могут быть предсказаны на основе изучения их свойств на другие стимулы (Allon et al., 1981). Даже небольшое изменение параметров звука может вызвать резкое изменение всех характеристик ответов нейронов. Например, Ватанабе и Катуки (Watanabe, Katsuki, 1974), исследуя наряду с нижнехолмовыми таламическими нейронами, отмечали, что во внутреннем коленчатом теле около половины нейронов давали на отфильтрованный звук голоса кошки реакцию заметно большую, чем на голосовой сигнал в целом, без фильтрации.

Речевые стимулы могут вызывать избирательные ответы нейронов, определенная специализация отмечается и на видоспецифические звуки, в частности у обезьян (Ploog, 1984). Однако это не значит, что в ВКТ происходят перцептивные процессы, связанные с анализом звуков речи или видоспецифических сигналов. Более вероятным является предположение о том, что специфика реакций в большей мере связана с особенностями активации центрипетальных и центрифугальных влияний, реализующихся на клетках этого уровня слуховой системы (Серков, 1977; Вартанян, Хачунц, 1987).

При внутриклеточной регистрации активности нейронов внутреннего коленчатого тела в условиях предъявления звуковых щелчков и электрической стимуляции афферентов было показано, что нейроны этого отдела слуховой системы могут активироваться различными способами (Серков, 1977). Из нижележащих отделов слуховой системы активация осуществляется через аксоны нижнехолмовых нейронов, из вышележащих — через аксоны нейронов первичной слуховой зоны коры. Кроме того, возбуждающие влияния поступают из неспецифических ядер таламуса, а также реализуются на аксонах внутриядерных звездчатых нейронов внутреннего коленчатого тела. Источники торможения идентичны источникам возбуждения, однако короткоаксонных внутриядерных тормозных связей больше, чем возбуждающих, причем торможение бывает как прямым, так и возвратным — от нейронов шестого и седьмого слоев слуховой зоны (Серков, 1986).

4.2.6. СЛУХОВАЯ ЗОНА КОРЫ

Частотные шкалы, как уже отмечалось ранее, наиболее отчетливо представлены в первичной передней и задней слуховых зонах височной коры. В коре имеется по крайней мере четыре полных представительства улитки: в AI, AII, Ер и супрасильвиевой извилине (Woolsey, 1960). Пространственное представительство частот в слуховых зонах сочетается с колончатой организацией слуховой коры, особенно выраженной в первичной слуховой коре. Структурно-функциональная организация клеток в виде вертикальных столбов как характерное свойство слуховой коры описывалась Лоренте де Но

(Lorento de No, 1933) и анализировалась в экспериментальных исследованиях функциональных свойств нейронов коры (Abeles, Goldstein, 1970; Альтман и др., 1972). Рассматривались также значение и функциональная роль ламинарных структур коры (Альтман и др., 1972). В связи с вопросом о кодировании частоты звуков важно отметить, что синхронизация реакций корковых нейронов с частотой тонов не описана в литературе.

Интенсивность сигнала практически не отражается в количестве импульсов и ответов нейронов слуховой коры: реакции чаще возникают на включение и (или) выключение сигналов и крайне редко продолжаются более 100 мс (Серков, 1977). Немонотонные зависимости числа импульсов от интенсивности в корковом отделе обнаружены, так же как и в нижележащих структурах слуховой системы, однако чаще подобные зависимости регистрируются в околопороговом диапазоне интенсивностей звука (Вартанян, Шмигидина, 1972). Функция вероятности ответа на звук в зависимости от интенсивности, как правило, носит немонотонный характер (Вартанян, 1978).

Длительность стационарного раздражителя, превышающая 50—100 мс, не находит отражения в длительности импульсной активности, вызванной звуком. Частотно-модулированные стимулы вызывают избирательные в отношении направления частотной модуляции реакции нейронов слуховой коры, причем некоторая часть нейронов возбуждается только частотно-модулированными сигналами (Вартанян, 1978). Амплитудная модуляция эффективна только в узком диапазоне низких частот — 5—30 Гц (Вартанян, Шмигидина, 1972). В то же время щелчки воспроизводятся вплоть до ритмов порядка 1 кГц (Rouiller et al., 1984). Это значит, что крутизна фронта стимуляции должна быть очень большой, чтобы раздражитель был эффективным. Амплитудно-импульсная модуляция вызывает избирательные к направлению изменения амплитуды реакции нейронов слуховой коры (Вартанян, 1978), причем ответы возникают только на одно направление изменения амплитуды.

Видеоспецифические биоакустические сигналы приводят к возникновению корковых реакций, не предсказуемых на основе исследования с помощью простых, частотно- или амплитудно-модулированных звуков, а также фрагментов биоакустических сигналов (Wolberg, Newman, 1972). Вольберг и Ньюмен считают, что участие корковой слуховой зоны является несомненным и необходимым для обеспечения процессов интерпретации сложных стимулов. И все же анализ литературных данных (Бибиков, 1987) показывает, что специализация клеток коры даже у животных с богатым звуковым репертуаром (птицы) к воздействию видоспецифических сигналов явно недостаточна, несмотря на известную степень функциональной избирательности.

По данным Уолкера и Халаса (Walker, Halas, 1972), в коре при действии речевых стимулов не удалось обнаружить таких компонент электрических реакций нейронов, которые можно было бы рассматривать как «идентифицирующие слово».

Можно полагать, что сам подход к вопросу о возможности детек-

ции определенных биоакустических сигналов, звуков речи, а тем более слов является непродуктивным. Действительно, почти 20-летний период, отделяющий первые исследования подобного рода от сегодняшних представлений, показал, что поиск сложных детекторов не увенчался успехом. Несомненно то, что прямого соответствия и предсказуемости реакций медиального коленчатого тела и слуховой коры на сложные звуки, а тем более на видоспецифические сигналы не обнаружено ни у одного из известных видов млекопитающих. Сложность корково-подкорковых взаимодействий, а также межнейронных отношений внутри каждого из высших отделов слуховой системы является основой организации аналитических и интегративных функций в пределах классического слухового пути, однако конкретные пути реализации высших сенсорных и сенсомоторных функций в настоящее время неизвестны и нуждаются в дальнейшем исследовании.

Внутриклеточная регистрация потенциалов нейронов первичной слуховой коры показала, что имеются моносинаптические входы из внутреннего коленчатого тела: от быстрых волокон к четвертому слою коры (Серков, 1977). Кроме того, медленные волокна из таламического отдела оказывают моносинаптические влияния на горизонтальные клетки первого слоя. Аналогичные влияния реализуются также из соседних зон ипсилатеральной коры и из первичной контралатеральной слуховой зоны. Если нейрон коры не получает моносинаптического возбуждения, то первым реализуется тормозный потенциал (Серков, 1986).

Исследований с идентификацией нейронов, специфически реагирующих на сложные, биоакустические сигналы или их модели, до настоящего времени не проводилось. Важность и перспективность подобных исследований очевидны. Каждый отдел слуховой системы представляет собой функционально и морфологически гетерогенное образование, которое может быть включено в выполнение самых различных функций. Наиболее подробно исследован с этой точки зрения нижний холм, как один из ведущих центров слухо-моторной координации. О преобразованиях афферентного потока, выделении тех или иных признаков звуков, степени функциональной специализации нейронов разных отделов слуховой системы можно судить только на основе сопоставления разных отделов, сравнительной характеристики реакций нейронов на определенные параметры сигналов или их сочетания.

В табл. 2 и 3 представлены данные о реакциях нейронов разных отделов слуховой системы на различные параметры звуков. Табл. 4 показывает изменение соотношений нейронов, выделяющих сложные признаки звуков. В нижних холмах уже обнаруживаются нейроны, отвечающие исключительно на изменяющиеся параметры сигналов. В слуховой коре число подобных нейронов значительно увеличивается. В качестве обязательного условия выявления специализированных функций центральных слуховых нейронов выступает наличие звуковой последовательности. По мере повышения уровня слуховой системы значение последовательности изменений отдель-

Выделение признаков звукового сигнала нейронами слухового центра среднего мозга

(по: Бибииков, 1987)

Признак	Характеристика реакции нейронной популяции	Объект
Частота тона	Высокая добротность реакции без расширения зоны ответов на высоких уровнях звука	Крыса, бурая летучая мышь, подковонос
Уровень тона	Резкая немонотонность зависимости реакции от уровня	Крыса, бурая летучая мышь
Периодичность сигнала	Оптимум реакции при высокой частоте следования щелчков	Цесарка
Длительность сигнала	Реакция только в определенном диапазоне частот следования щелчков или тональных отрезков	Травяная лягушка
	Оптимальная реакция при малой длительности сигнала; реакции только на сигналы, длительность которых превышает заданную	Крыса, озерная лягушка
Сквозность	Оптимальная реакция при фиксированном значении сквозности	Озерная лягушка, травяная лягушка
Частота амплитудной модуляции	Резкая немонотонность зависимости реакции от частоты модуляции	Озерная лягушка, американская жаба, крыса, летучая мышь
Направление частотной модуляции	Реакция только на уменьшение частоты	Летучая мышь, крыса
Существование слабого сигнала вслед за сильным	Реакция на пару тонов, второй из которых имеет большую частоту, но меньший уровень	Мексиканская летучая мышь
Интерауральная разность уровня	Максимум при фиксированной разности уровней	Кошка
Интерауральная задержка	Максимум при фиксированной задержке	Кошка, кенгуровая крыса, озерная лягушка
Пространственная локализация источника	Узкая рецептивная зона в свободном поле	Сова
Направление движения звука	Избирательная реакция на серию щелчков при движении в заданном направлении	Кошка

ных составляющих стимуляции для понимания организации рецептивных полей возрастает. Эта особенность проявляется не только в увеличении количества специализированных реакций в период непосредственного воздействия подобных стимулов. Она наблюдается

Выделение признаков звукового сигнала нейронами высших отделов
слухового пути

(по: Бибилов, 1987)

Признак	Характеристика нейронной популяции	Объект
Частота тона	Высокая добротность реакции без расширения зоны ответов на высоких уровнях звука	ВКТ кошки, кора усатой летучей мыши
Уровень тона	Резкая немонокотонность зависимости реакции от уровня	Задняя СЗК кошки, кора усатой летучей мыши
Периодичность сигнала	Реакция только в узком диапазоне частот следования щелчков	ВКТ кошки
Наличие и направление частотной модуляции	Реакция только на увеличение или только на уменьшение частоты	Первичная СЗК кошки
Временный интервал между короткими сигналами с определенными соотношениями уровней	Реакция только при определенной задержке третьей гармоники эха относительно первой гармоники импульса	Кора усатой летучей мыши
Наличие двух спектральных максимумов	Нелинейная суммация ответов на два тона	Таламус лягушки, кора усатой летучей мыши
	Реакция на синтезированные двухформатные гласные	Передний мозг скворца
Интрауральная разность уровней	Оптимальная реакция при нулевой разности уровней	Задняя СЗК кошки, СЗК кошки
Интрауральная разность фаз	Оптимум реакции при фиксированном значении задержки	СЗК кошки
Направление движения звука	Реакция на серию щелчков в определенном секторе пространства и при движении в определенном направлении	» »
Невыясненные признаки сложных звуков	Реакция на один из вариантов крика «ямбус» Реакция на «странные звуки», звон ключей и т. п. Реакция только на один из видовых коммуникционных сигналов	Передний мозг цесарки СЗК кошки Кора белчьей обезьяны

Примечание. СЗК — слуховая зона коры.

также после прекращения раздражения — в следовых электрических явлениях (послеразрядах). Увеличение избирательности, длительности и устойчивости послеразрядов высших отделов слуховой системы позволяет думать об участии средне мозговых и корковых структур в формировании кратковременной памяти, как необходи-

**Количественное соотношение (в %) функционально специализированных
нейронов в разных отделах слуховой системы**

(по: Вартанян, 1978)

Параметр стимула	Реакция нейронов	Отдел слуховой системы		
		кохлеар- ные ядра	задние холмы	слуховая кора
Синусоидальная рит- мическая амплитуд- ная модуляция шума, или f_x	Во всем диапазоне ритмов (2—100 Гц)	71	8	Нет
	В ограниченном диа- пазоне низких ритмов (до 20 Гц)	29	43	50
	В узком ограничен- ном сверху и снизу диапазоне ритмов	Нет	47.5	35
	Только на АМ-сиг- налы	»	1.5	15
Линейная амплитудно- импульсная модуля- ция шума	Одинаковые при лю- бом направлении изме- нения амплитуды	91	40	5
	На начальное на- правление изменения амплитуды	9	42	18
	На определенное на- правление и скорость изменений амплитуды	Нет	17	25
	Только на АИМ-сиг- налы	»	1	52
Линейная частотная модуляция вверх и вниз от начальной ча- стоты	Одинаковые при лю- бом направлении ЧМ	80	13	8
	Преимущественно на одно направление ЧМ	20	69	41
	Исключительно на одно направление ЧМ	Нет	15	44
	Только на ЧМ-сиг- налы	»	3	7

Примечания. АИМ — амплитудно-импульсная модуляция, ЧМ — частотная модуляция. Данные таблицы основываются на результатах исследования 974 нейронов.

мого звена отбора и хранения акустической информации о временной последовательности элементов звукового потока.

Достаточно узкая функциональная специализация нейронов центральных отделов слуховой системы ставит вопрос о том, каким образом происходит объединение частичной акустической информации, содержащейся в активности одиночных нейронов, в единый образ источника звука. Поскольку имеются нейроны, которые реагируют только при наличии по крайней мере двух частотных составляющих, можно говорить об интеграции некоторых свойств раздражителя уже на уровне отдельных нервных клеток. Ввиду четкой пространственно-частотной организации слуховых центров интеграция представляется особенно эффективной на уровне популяций

нейронов, образующих единое структурно-функциональное объединение макрорецептивного уровня.

В самом общем виде трансформация слухового сенсорного потока состоит из двух видов преобразований. Первичная слуховая обработка информации не требует опознания значения сигнала. Она, по-видимому, осуществляется по ходу классического слухового пути, обеспечивая обнаружение и предварительное выделение некоторых свойств сигнала и их сочетаний в соответствии со структурно-функциональной организацией рецептивных полей микро- или макрорецептивного уровня. Особенности механизма выделения сочетаний акустических свойств (признаков) стимулов отчетливо выявляются на наркотизированных животных.

Вторичная обработка подразумевает определенную степень опознания сигнала на основе объединения и использования результатов первичной акустической обработки. По существу на этом этапе происходит подготовка к принятию решения и организации сигнала, управляющего поведением. Вторичная обработка должна изучаться в принципиально иных условиях — на ненаркотизированных объектах при выполнении ими целенаправленных поведенческих актов.

Вопрос о механизмах мозга, связанных с объединением частичной акустической информации в образ, с проблемой выбора и принятия решения о стимуле и об определенной форме поведения, пока остается открытым.

4.3. РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИЙ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

Первые экспериментальные исследования эфферентной иннервации слуховых рецепторов были выполнены более 40 лет назад (Rasmussen, 1942, 1946), когда представление о негативном обратном контроле как важнейшем механизме сенсорных информационных процессов (Eccles, 1964) еще не обсуждалось в биологической литературе. Конец 50-х и 60-е годы были наиболее продуктивными с точки зрения получения множества новых фактов о нейроанатомической структуре эфферентных слуховых путей (Desmedt, 1960) и их влиянии на восходящий эфферентный поток. Было показано, что эфферентные слуховые пути и центры расположены в непосредственной близости от классической слуховой системы. Стало очевидным, что специфическая система слуховой обратной афферентации представляет собой иерархически организованное, анатомически четко ограниченное образование, которое обеспечивает влияние высших отделов слуховой системы на нижележащие как за счет длинных мультисинаптических путей, так и за счет коротких двухнейронных цепей. Были описаны также система регуляции дорецепторных образований среднего уха (Borg, 1971) и неспецифическая система обратной афферентации, активные зоны которой расположены в ретикулярной формации ствола мозга (Hernandez-Peón, 1961).

4.3.1. ЭФФЕРЕНТНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДОРЕЦЕПТОРНОГО ЗВЕНА СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

Нейронная организация рефлексов мышц среднего уха

Первый синапс афферентного звена рефлексов *m. stapedius* и *m. tensor tympani* находится в вентральном кохлеарном ядре (Lorento de No, 1933). Тонкие волокна трапецевидного тела, которые начинаются в антериовентральном кохлеарном ядре, а именно в его зоне III (по: Harrison, Irving, 1965), получающей афферентные волокна от всей длины улитки, представляют собой волокна второго порядка и идут к ядру черепномозгового нерва VII ипсилатеральной стороны, преимущественно к его медиальной части. Пересекающиеся волокна трапецевидного тела идут к вентральной части ядра VII нерва после переключения в ядрах медиальной верхней оливы. Поскольку повреждение медиальной части верхнеоливарного комплекса влияет как на ипси-, так и на контралатеральный относительно места повреждения ответ *m. stapedius*, а выраженная дегенерация клеточных структур ядер черепномозговых нервов V и VII наблюдается после повреждения медиальной верхней оливы, можно предполагать наличие синапса в ипси- и контралатеральном верхнеоливарном комплексе (Borg, 1972, 1973).

Пути рефлекса мышц, натягивающих барабанную перепонку (*m. tensor tympani*), отличаются от описанных выше для стапедияльного рефлекса. Так, прямые связи от трапецевидного тела к ядру V нерва не обнаружены; показано, что связей с этим ядром от верхнеоливарного комплекса очень мало. В осуществлении афферентного снабжения тимпанального рефлекса оказались существенными вентральные ядра латеральной петли, связанные с ядром нерва V (Shaw, Baker, 1983).

Четвертый нейрон рефлекторного пути — эффекторный мотонейрон. Локализация мотонейронов, иннервирующих стапедияльный мускул, — в медиальной зоне ядра нерва VII, в непосредственной близости к телам мотонейронов мышц наружного уха. Локализация мотонейронов, иннервирующих мускул, натягивающий барабанную перепонку, — в латероventральной зоне ядра нерва V, его моторной части. На схеме (рис. 137), составленной на основании различных литературных источников, показаны известные к настоящему времени рефлекторные пути, регулирующие активность мышц среднего уха.

Параллельно описанным выше путям идут более медленные мультисинаптические, чувствительные к барбитуратам, пути активации рефлексов *m. stapedium* и *m. tensor tympani* (Borg, 1973). Они морфологически не идентифицированы. Возможно, эти пути связаны с экстрапирамидной системой: например, клетки красного ядра получают слуховую афферентацию (Massion, 1967; Irvine, 1980b) и проецируются к ядрам нерва VII (Borg, 1973). Ретробульбарный тракт может также быть включен в активацию мышц среднего уха, так как участвует в обеспечении нескольких слухомоторных реак-

ций, например в повороте туловища и головы в сторону источника звука (Альтман, 1983), и вокализации.

Известно, что слуховые зоны коры головного мозга связаны с нижележащими слуховыми центрами системой эфферентных связей. Периферическая часть эфферентной цепи — перекрещенные и неперекрещенные оливокохлеарные пучки. Экспериментально показано, что ипсилатеральный стапедальный рефлекс не меняется при повреждении центра акустической полоски, где проходит пересекающийся оливокохлеарный пучок (Borg, 1973). Это дает основание

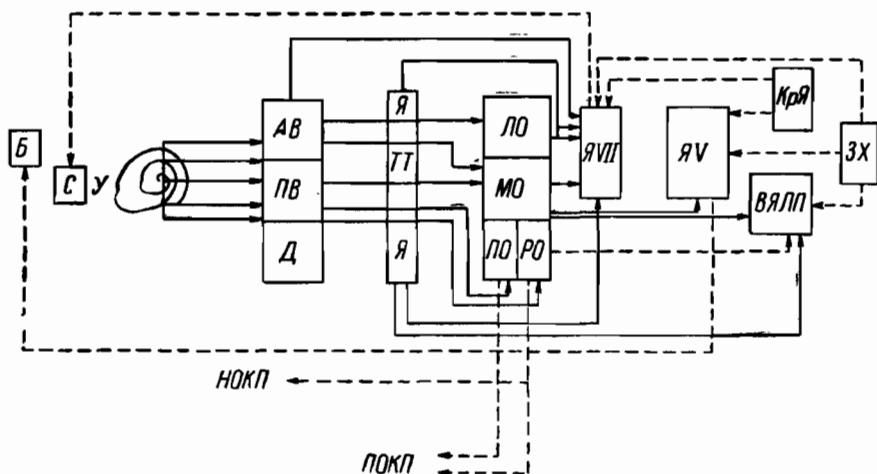


Рис. 137. Нейронная организация рефлексов мышц среднего уха.

С — стремная мышца; Б — мышца, натягивающая барабанную перепонку; У — улитка; АВ, ПВ, Д — антериовентральное, постериовентральное и дорсальное подразделения кохлеарных ядер; ТТ — трапециевидное тело; Я — ядра ТТ; ЛО, МО — латеральная и медиальная группы ядер верхнеоливарного комплекса; ПО — преоливарная, РО — ретрооливарная зоны; ЯВ и ЯВП — ядра пятого и седьмого черепно-мозгового нервов; КрЯ — красное ядро; ВЯЛП — вентральные ядра латеральной петли; ЗХ — задний холм; ПОКП, НОКП — перекрещенный и неперекрещенный оливокохлеарные пучки. Сплошные линии — восходящие, прерывистые — нисходящие связи различных зон.

предполагать, что клетки, от которых начинается пересекающийся оливокохлеарный тракт, не принимают участия в регуляции рефлекторной активности мышц среднего уха.

Наиболее распространенной точкой зрения на роль мышц среднего уха является представление об их защитной функции при воздействии звуков высокой интенсивности. В то же время известно, что порог активации стапедального мускула при фонации на 36 дБ ниже, чем в условиях воздухопроводимых звуков от посторонних источников (Djupesland et al., 1973). При костном проведении активация m. stapedius происходит при действиях интенсивностей, на 5—25 дБ меньших, чем при воздушном проведении. По данным Бекешы (Békésy, 1960), энергия голоса, проводимая по кости и достигающая внутреннего уха, равна энергии, проводимой по воздуху. Эти проти-

воречивые данные не дают возможности объяснить низкие пороги стапедиального рефлекса в условиях фонации и позволяют предполагать, что он является интегральной частью механизма вокализации.

Центрифугальный контроль среднего уха во время вокализации

Известно, что низкочастотные компоненты собственной речи человека являются особенно сильными раздражителями, поскольку их интенсивность у входа в слуховой канал такая же, как и на расстоянии 15—20 см от рта (Borg, 1973). Низкочастотные компоненты речи оказывают значительное действие на перцепцию всех звуков, включая высокочастотные, что особенно важно для разборчивости речи (Licklider, Miller, 1951). Сокращение *m. stapedius* во время вокализации ослабляет низкочастотные компоненты на 20 дБ и редуцирует их маскирующее действие на высокочастотные звуки почти на 50 дБ (Fletcher, 1953). Этому соответствуют данные о том, что маскировка низкочастотными шумами звуков речи более значительна, когда *m. stapedius* парализован (Borg, Zakrisson, 1975). По-видимому, активность этой мышцы во время вокализации контролирует звукопроводение к внутреннему уху, поэтому маскирующий эффект собственного голоса на одновременно воспринимаемые речевые и другие звуки из различных источников уменьшается, а разборчивость посторонних звуков возрастает. Таким образом, стапедиальный рефлекс выполняет антимакирующую функцию.

Как реализуется активация стапедиального мускула при вокализации? Результаты исследований, проведенных на людях (Borg, Zakrisson, 1973, 1975), летучих мышах (Henson, 1965), кошках (Carmel, Starr, 1963), говорят о неакустическом способе активации *m. stapedius* при собственном звукоизлучении. Патологические изменения звукопроводящих путей приводят к повышению порога рефлекса *m. stapedius* только при звуковой стимуляции внешними источниками, в то время как порог этого рефлекса при собственном звукоизлучении не изменяется по сравнению с нормой. Например, снижение слуха на 15 дБ при измерении по воздушному способу проведения звуков, которое зарегистрировано в условиях кондуктивной патологии, сопровождается повышением порога стапедиального рефлекса до 130 дБ, а при вокализации его величина составляет 65 дБ (Borg, Zakrisson, 1975). Это значит, что звуки, проводящиеся по воздуху, играют не слишком значительную роль в активации стапедиального рефлекса, по крайней мере при малых и средних интенсивностях собственного звукоизлучения. Такую точку зрения подтверждают работы по изучению разборчивости речи больных с полным унилатеральным параличом *m. stapedius*.

Оказалось, что сохранность стапедиального мускула необходима для разборчивого восприятия речи только при ее интенсивностях более 90 дБ, когда энергия низких частот велика (Fletcher, 1953), и достаточна для маскировки более слабых высокочастотных компонентов речи, особенно важных для ее разборчивости (Licklider, Miller, 1954).

В соответствии с полученными данными при включении стапедального рефлекса уменьшается маскировка низкочастотным шумом высоких частот почти на 50 дБ (Kryter, 1970). Есть основания предполагать, что прямая маскировка имеет более существенное влияние на разборчивость речи, чем последовательная и обратная, и реализация такой маскировки в значительной мере определяется активностью стапедального мускула. Так, при вокализации гласного звука а: моторная активность мускула возникает при очень малых интенсивностях вокализуемого звука (Borg, Zakrisson, 1975). Электромиограмма и вокализуемый звук появляются не одновременно, тесная корреляция между этими двумя показателями отсутствует: максимальная амплитуда электромиограммы (интегрированной) достигается всегда через 200 мс после появления первых электромиографических проявлений, но начало электромиограммы опережает начало вокализации на 150 мс.

Пути осуществления стапедального рефлекса как интегрального звена механизма вокализации до настоящего времени не изучены. Можно думать, что структуры, принимающие участие в инициации голоса, имеют прямые выходы на ядра черепномозгового нерва VII. Интересный аналог центрифугального контроля стапедального мускула обнаружен в латеральном органе рыб (Roberts, Russel, 1972). Эффективные нервные волокна, подходящие к волосковым клеткам органа латеральной линии, чувствительного к перемещениям воды, активируются при собственных движениях животного. Таким образом блокируется афферентная импульсация от сенсорных рецепторных клеток и тем самым обеспечивается высокая чувствительность за счет уменьшения перераздражения сенсорных клеток.

Известны влияния затухающих осцилляций мышц среднего уха на акустическую стимуляцию (Møller, 1970, 1974; Borg, Zakrisson, 1973), которые объяснялись проприоцептивными механизмами, а также ролью ревербирующих цепей активности в кохлеарных ядрах и вышележащих центрах (Borg, 1971). Поскольку осцилляции в контралатеральном *m. stapedius* исчезают после денервации аналогичного мускула, стимулируемого звуком уха, можно считать, что осцилляции осуществляются в системе обратной связи стапедального рефлекса, что служит для регуляции передачи звука в среднем ухе как на стимулируемой, так и на противоположной стороне.

Хорошо известно, что чистые тоны в диапазоне 0.5—8.0 кГц аттенюируются рефлексами мышц среднего уха, хотя и при высоких уровнях интенсивности воздействующих раздражителей (более 90 дБ). Низкие частоты (порядка 0.5 кГц) аттенюируются при всех уровнях активности мышц, начиная с пороговых, высокие частоты — только при уровнях интенсивности, значительно более высоких, чем пороговые, для возникновения рефлекса. Показано, что если звуковое давление в наружном слуховом проходе увеличивается на 1 дБ, мышцы аттенюируют его на 0.7 дБ, а кохлеарное возбуждение увеличивается всего на 0.3 дБ (Borg, 1971).

При анализе соотношений рефлекторной активности мышц среднего уха (методами электромиографии и импедансометрии) и микро-

фонных потенциалов улитки (Simmons, 1962; Borg, 1972) было показано, что существует нелинейность в системе активность мышц — звукопроводение. Значение динамических качеств такой системы, роль ее нелинейности в совокупности с количественными величинами резонансных частот для *m. stapedius*, *m. tensor tympani* и периодическими колебаниями (с частотой 5 Гц) активности стапедияльного мускула до настоящего времени не выяснены, хотя именно они могут внести определенный вклад и во временное течение психоакустических процессов, и в развитие поврежденной улитки при действии звуков высоких интенсивностей. В то же время можно соотнести функциональное значение рефлексов мышц среднего уха с определенными известными в физиологии слуха явлениями: динамическим диапазоном восприятия, тормозным действием одних частот на другие типа латерального торможения и феноменом адаптации.

4.3.2. СИСТЕМА РЕГУЛЯЦИИ РЕЦЕПТОРНОГО АППАРАТА ВНУТРЕННЕГО УХА

Деятельность детекторов внутреннего уха — чувствительных волосковых клеток — может модулироваться разными способами, например, благодаря изменению ионного состава эндолимфы, омывающей волосковые клетки и, следовательно, влияющей на их возбудимость. В регуляции ионного состава эндолимфы велика роль сосудистой полоски, которая содержит густую сеть капилляров и структурно согласуется с секреторной и абсорбционной функциями (Lawrence, 1973). По-видимому, имеет значение также флюктуация активности автономных нервов внутреннего уха. Поскольку этот механизм регуляции мало динамичен и избирателен, а его влияние на все рецепторные клетки внутреннего уха одинаково, в дальнейшем он рассматриваться не будет.

Эфферентная регуляция волосковых клеток внутреннего уха

Оливокохлеарный пучок Рассмуссена состоит из двух групп волокон: перекрещенных и неперекрещенных (Rasmussen, 1946; Iurato, Bari, 1974). Обе группы волокон берут начало в зоне, соответствующей верхнеоливарному комплексу (рис. 138). Перекрещенные волокна начинаются от мелких мультиполярных нейронов, которые образуют ретрооливарную область, расположенную дорсальнее ядер трапецевидного тела и медиальнее добавочной оливы. Ламинарная структура афферентного сплетения в ретрооливарной области позволила высказать предположение о тонотопической организации перекрещенных волокон оливокохлеарного пучка (Morest, 1968). Исследования на кошках показали, что перекрещенный оливокохлеарный пучок состоит из 500 волокон диаметром 3—5 мкм (Gacek, Rasmussen, 1961). Волокна следуют ко дну IV желудочка, пересекают среднюю линию и покидают ствол мозга вместе с неперекрещенными волокнами оливокохлеарного пучка в составе вестибулярного нерва (Rasmussen, 1960).

Неперекрещенные волокна пучка берут начало от нейронов, расположенных дорсальнее S-образного сегмента верхнеоливарного комплекса и на уровне преоливарных ядер, расположенных наиболее латерально относительно средней линии мозга (Guinan et al., 1984) и по морфологическим характеристикам напоминающих клетки ретрооливарной группы ядер (Rasmussen, 1960). Соотношение миелинизированных и немиелинизированных волокон оливокохлеарного пучка составляет 3 : 2 (Terayama et al., 1969). На пути к улитке от пучка Расмуссена отходят волокна, следующие к вентральному кохлеарному ядру.

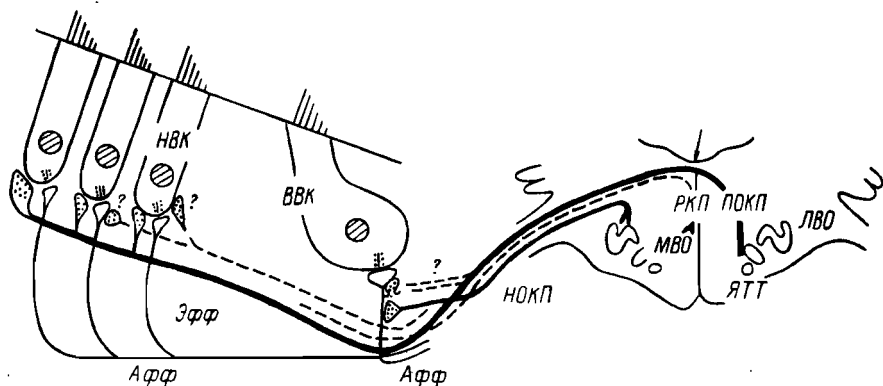


Рис. 138. Схема иннервации кортиева органа, изображающая место генерации, ход и окончание эфферентных волокон (по: Klinke, Galley, 1974).

НВК — наружные волосковые клетки, ВВК — внутренние волосковые клетки, МВО — медиальная верхняя олива, ЛВО — латеральная верхняя олива, ЯТТ — ядро трапециевидного тела, РВП — ретикулоокулярный пучок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 137. Афф и Эфф — соответственно афферентные и эфферентные волокна. Стрелка показывает место раздражения волокон перекрещенного оливокохлеарного пучка. Прерывистые линии, вопросительные знаки — гипотетические пути и контакты.

От вестибулярного нерва оливокохлеарный пучок направляется к кохлеарному нерву, формируя вестибулокохлеарный пучок (анастомоз Орта), и далее, вступая в канал Розенталя, образует внутриганглионарный пучок (Smith, Rasmussen, 1963; Spoendlin, Gacek, 1963).

Волокна, иннервирующие базальную часть улитки, не участвуют в формировании внутриганглионарного пучка (Nomura, Schuknecht, 1965). Эфферентные волокна пенетрируют foramina nervosa афферентными волокнами (дендритами клеток спирального ганглия) и, принимая спиральный ход, образуют внутренний спиральный пучок (Smith, 1967). Часть волокон формирует туннельный спиральный пучок, а остальная пересекает туннель (туннельные радиальные волокна) и направляется к наружным волосковым клеткам (НВК).

Прямые контакты между эфферентными волокнами и внутренними волосковыми клетками (ВВК) являются редким исключением. Как правило, эфференты образуют синаптические контакты с аффе-

рентными волокнами, подходящими к ВВК — аксодендритические синапсы (Smith, 1961; Rasmussen, 1964; Spoendlin, 1966, 1975). Таким образом, в этом случае имеет место постсинаптическое воздействие на восходящий афферентный поток. Противоположная картина наблюдается в синаптической организации контактов эфферентных волокон с НВК. Для НВК типичен прямой синаптический контакт с эфферентными терминалями (Smith, Rasmussen, 1965; Spoendlin, 1966). Следовательно, в этом случае складываются условия для пресинаптического влияния эфферентного пучка на афферентную импульсацию. Распределение эфферентных нервных окончаний на НВК неравномерное: их больше на НВК базальной части улитки, ответственной за рецепцию высокочастотных звуковых волн. Нужно отметить, что в направлении к верхушке улитки количество эфферентов убывает (Spoendlin, 1966; Ishii, Balogh, 1968). Более того, первый ряд НВК получает больше эфферентных окончаний, чем второй ряд и тем более третий. Показано, что у кошек около 85 % эфферентных окончаний на НВК принадлежит контралатеральным волокнам оливокохлеарного пучка и лишь 15 % — ипсилатеральным (Spoendlin, 1970, 1975).

Следует, однако, подчеркнуть, что даже при полной перерезке обоих оливокохлеарных пучков несколько больших эфферентов, располагающихся на НВК, остаются интактными. Это позволяет считать, что оливокохлеарные пучки не исчерпывают все источники эфферентного снабжения рецепторных клеток улитки. Возможно, эти интактные волокна — афференты ретикулокохлеарного пучка, описанного у крыс (Brown, Howlett, 1972). Он начинается от ретикулярной формации моста и продолговатого мозга и направляется к улитке ипсилатеральной стороны. После перерезки перекрещенного оливокохлеарного пучка у шиншилл не было выявлено изменений в аксодендритных синапсах в зоне ВВК (Iurato et al., 1968). Это свидетельствует о том, что большинство волокон перекрещенного оливокохлеарного пучка, вероятно, снабжает главным образом область ВВК. Однако перерезка перекрещенного оливокохлеарного пучка у кошек сопровождалась некоторым уменьшением числа интактных волокон во внутреннем спиральном пучке (Spoendlin, 1970).

Эфферентные терминали характеризуются относительно большими размерами (до 3.5 мкм в диаметре у шиншилл: Smith, Rasmussen, 1965) и большим количеством синаптических пузырьков (до 375 Å в диаметре: Smith, 1967). Это позволяет четко отличать их от более мелких афферентных синапсов, лишенных везикул. Вместе с тем до настоящего времени вопрос о природе медиатора, высвобождающегося из синаптических пузырьков эфферентных терминалей все еще окончательно не решен. Так, с одной стороны, показана ацетилхолинэстеразная активность в области пресинаптических утолщений эфферентных терминалей, а также в аксолемах волокон (Uchizono et al., 1967; Iurato et al., 1971), с другой — введение во внутреннее ухо искусственной перилимфы, содержащей D-тубокуранин, приводит к снижению эффекта стимуляции перекрещенных оливокохлеарных пучков (Fex, 1968).

По сравнению с числом афферентных волокон слухового нерва количество эфферентных волокон, которые берут начало примерно от 600 нейронов, мало. Так, у кошек, соотношение афферентов и эфферентов составляет 100 : 1, и нет основания считать, что у других животных эти соотношения будут принципиально иными. В этой ситуации эффективность влияния центрифугальных волокон усиливается многократным ветвлением эфферентных волокон и образованием многочисленных синаптических контактов. Общее число эфферентных окончаний только на НВК составляет около 40 000 (Sprengel, 1966). Однако такой путь повышения эффективности влияния должен сопровождаться в определенной мере снижением их селективности.

Функциональные эффекты раздражения оливокохлеарного пучка

При раздражении перекрещенного оливокохлеарного пучка отмечаются снижение амплитуды суммарного потенциала действия (СПД) слухового нерва (Galambos, 1956), а также увеличение микрофонного потенциала (МП) улитки (Fex, 1959) в ответ на щелчки и тональные послышки (рис. 139). Эти данные, полученные на начальном этапе исследований функциональных эффектов, реализуемых оливокохлеарным пучком, были в дальнейшем многократно подтверждены (Desmedt, Monaco, 1961; Desmedt, 1962; Fex, 1962; Wiederhold, Peake, 1965; Sohmer, 1966). Эффект наступает через 15—30 мс после начала электрической стимуляции и отличается значительным последствием, проявляясь даже спустя 100—150 мс после прекращения раздражения. Снижение амплитуды СПД отражается главным образом на первом негативном компоненте, причем это явление лучше выражено при низких интенсивностях тестирующего звукового стимула. Снижение амплитуды эквивалентно уменьшению звукового давления на 20 дБ. С повышением уровня звукового давления тестирующего стимула эффект снижается, прекращаясь выше уровня 90 дБ. При предъявлении тональных послышек он зависит также от частоты заполнения и максимален при частотах 5—10 Гц (Konishi, Slepian, 1971). Как выяснилось в исследованиях на морских свинках (Nieder, Nieder, 1970a; Nieder, Nieder, 1970b) и кошках (Klinke, Galley, 1974), в условиях маскирующего шума стимуляция перекрещенного оливокохлеарного пучка приводит к изменению СПД слухового нерва, направленность изменения амплитуды зависит от величины отношения сигнал/шум.

Подавление СПД при раздражении перекрещенного оливокохлеарного пучка сопровождается снижением слуховых вызванных потенциалов на высших уровнях слухового пути (Desmedt, 1962). Тормозное влияние перекрещенного оливокохлеарного пучка на эфферентную активность показано и при регистрации активности отдельных нервных волокон слухового нерва (Fex, 1962; Wiederhold, 1970; Wiederhold, Kiang, 1970). Начинаясь с 5—10-й миллисекунды после раздражения перекрещенного оливокохлеарного пучка, эффект достигает максимума через 45—100 мс и продолжается еще 100—

400 мс после прекращения стимуляции. Наибольшая выраженность тормозного влияния проявляется в области частот 6—10 кГц, с максимумом на характеристической частоте данного волокна. При этом уменьшается величина частотной настройки волокна на 10—30 % (Wiederhold, 1970), т. е. имеет место сглаживание частотно-пороговой кривой. Следовательно, перекрещенный оливокохлеарный пучок может влиять на внутриулитковый механизм обострения, изменяя

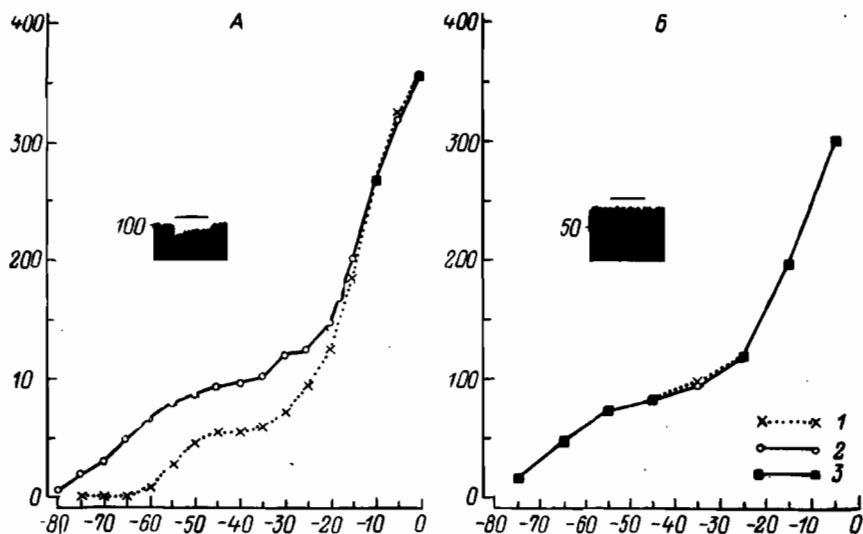


Рис. 139. Эффект стимуляции перекрещенного оливокохлеарного пучка на ответ слухового нерва (по: Kiang, 1984).

А — функция зависимости величины ответа (ось ординат, мВ) от интенсивности щелчка (ось абсцисс, дБ) при (1) и без (2) электрической стимуляции оливокохлеарного пучка на середине дна четвертого желудочка. На вставке — постстимульная гистограмма скорости разряда одиночного волокна слухового нерва, раздражитель — тон оптимальной частоты 0.6 кГц, продолжительность экспозиции 20 с. 100 — количество импульсов. Серия электрических раздражителей — 400 в 1 с. Линия над гистограммой соответствует длительности серии электрических импульсов. На гистограмме представлены данные по 20 сериям щелчков. Б — в отличие от А перекрещенный оливокохлеарный пучок перерезан латерально к колену лицевого нерва на стороне отведения (3). Вставка — гистограмма для другого одиночного волокна слухового нерва (оптимальная частота 2 кГц; 50 — количество импульсов). Кроме частоты, параметры стимула те же самые, что и для А.

степень настроенности отдельных афферентных волокон на характеристическую частоту, в частности за счет гиперполяризации волосковых клеток (White, Warr, 1983).

Прирост амплитуды МП улитки в ответ на раздражение перекрещенного оливокохлеарного пучка эквивалентен повышению уровня звукового давления на 2—3 дБ (Fex, 1959, 1962; Desmedt, Monako, 1961; Desmedt, 1962). В отличие от СПД слухового нерва МП нарастает даже при высоких уровнях звукового давления. Изменения МП также носят частотно-зависимый характер: у кошек эффект максимален при частоте тона 1 кГц, ниже и выше этой частоты он снижается, исчезая на частотах выше 13 кГц (Klinke, Galley, 1974).

Раздражение непрекращенного оливокохлеарного пучка также вызывает снижение амплитуды СПД слухового нерва, которое эквивалентно снижению интенсивности звука на 6—7 дБ (Desmedt, La Grutta, 1963; Sohmer, 1966; Fex, 1967). МП в этих условиях не изменяется.

Приведенные данные свидетельствуют о выраженном влиянии активности оливокохлеарного пучка на формирование слухового афферентного потока на уровне рецепторов внутреннего уха. Естественно, встает вопрос о том, имеет ли место тоническое воздействие эфферентов на рецепторы. Эксперименты с выключением волокон оливокохлеарного пучка дают положительный ответ. Полная перерезка эфферентов у бодрствующих морских свинок сопровождается понижением амплитуды МП на 14 %, а при перерезке прекращенного оливокохлеарного пучка — на 5 % (Rossi et al., 1964); одновременно отмечается повышение СПД. Кроме того, на возможность тонического влияния указывает и наличие фоновой активности эфферентных волокон, отличающейся выраженной регулярностью разрядов (Fex, 1965).

Волокна оливокохлеарного пучка могут активизироваться звуковыми стимулами (Fex, 1962, 1965). Имеется некоторая частотная избирательность: пороги реакции зависят от частоты заполнения звукового сигнала. Характерные величины скрытых периодов составляют 5—40 мс для прекращенных и 5—20 мс для непрекращенных волокон, пороги реакций высокие и составляют 50—60 дБ. Это позволяет думать, что петля обратной связи включает не только стволовые, но и ряд слуховых структур высших уровней центральной нервной системы. Высокие пороги возбуждения оливокохлеарного пучка при акустической стимуляции и эффективность влияний волокон пучка только при слабых надпороговых стимулах дают основание предполагать, что гиперполяризация волосковых клеток, возникающая при активации волокон пучка, может являться выражением механизма снятия остаточных перегрузочных явлений в рецепторах.

Некоторые факты свидетельствуют о возможном участии оливокохлеарного пучка в механизмах внимания и привыкания (Kingsley, Barnes, 1973; Klinke, Galley, 1974), а также в ограничении критических полос слуха (Pickles, 1976). Тем не менее вопрос об участии оливокохлеарного пучка в этих функциях требует дальнейшего изучения.

Отсутствие синаптических контактов между афферентами, иннервирующими НВК и ВВК (Sproendlin, 1975), позволяет предполагать, что НВК управляют током, текущим через ВВК (Чистович, 1981). Согласно имеющимся данным, можно ожидать, что этот ток модулирует частоту импульсации нервного афферентного волокна, иннервирующего соответствующую ВВК (Strelioff, Nonrubia, 1978). Вместе с тем, как упоминалось ранее, большая часть афферентов подходит к НВК, причем их плотность максимальна на клетках базального завитка улитки, ответственного за восприятие высокочастотных звуков. Это обстоятельство дает возможность не соглашаться с точкой зрения ряда авторов о том, что эфферентные волокна вообще не вовле-

чены в процесс обострения и двухтонового подавления (Kiang, 1968; Sachs, Kiang, 1968). Возможно, волокна оливокохлеарного пучка не участвуют непосредственно в этих процессах, но поддерживают оптимальный уровень функциональной активности НВК, необходимый для их осуществления. Это предположение требует, конечно, экспериментального подтверждения.

О существенном значении эфферентов, идущих в составе оливокохлеарного пучка, в анализе звуковых сигналов за счет регуляции рецепторной активности свидетельствует и его развитие в филогенетическом ряде позвоночных. У низкоорганизованных позвоночных выявляются зачатки оливокохлеарного пучка, он четко прослеживается у рептилий, количество волокон резко увеличивается у птиц и особенно у млекопитающих (см. обзор: Klinke, Galley, 1974). Развитие и усложнение эфферентной регуляции идут параллельно с совершенствованием центрального представительства слуховой функции (Вартанян, 1979).

4.3.3. СИСТЕМА РЕГУЛЯЦИИ ЦЕНТРАЛЬНЫХ УРОВНЕЙ СЛУХОВОГО ПУТИ

Рассмотренная в предыдущем разделе структурно-функциональная организация оливокохлеарного тракта свидетельствует о сложности общего конечного пути центрифугальных воздействий на рецепторные структуры внутреннего уха. Целостная система центробежных путей, регулирующих слуховой афферентный поток, складывается из множества отдельных уровней, интегрирующих периферические афферентные сигналы и центральные эфферентные влияния.

Эфферентная регуляция слуховых центров

Фугальные проекции различных зон слуховой коры организованы таким образом, что в межклеточный отдел внутреннего колеччатого тела (ВКТ) проецируются преимущественно волокна из зоны АII, но обнаруживаются также волокна из зон AI и EP (Diamond et al., 1969; Ионтов и др., 1972), а в крупноклеточной части ВКТ обнаруживаются проекции из зон AI, AII и в меньшей степени из AIV, EP.

В электрофизиологических экспериментах при раздражении слуховой коры (зона AI) в релейных нейронах ВКТ регистрируются тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП), которые, судя по величине скрытых периодов (2—10 мс), являются в основном дисинаптическими, возникающими, вероятно, при активации тормозного интернейрона ВКТ (Серков, 1977). Однако в 2 % случаев регистрировались и моносинаптические ТПСП (скрытые периоды около 1 мс), что указывает на возможность непосредственного влияния кортикальных тормозных нейронов на релейные плетки ВКТ. Помимо

синаптических контактов на тормозных нейронах кортикофугальные волокна формируют синапсы на дендритах релейных нейронов, через которые реализуются корковые облегчающие воздействия (Серков, Казаков, 1980).

Японским исследователям удалось показать и тормозные, и возбуждающие эффекты кортикофугальных волокон на клетки ВКТ (Watanabe et al., 1966). Раздражение зоны AI оказывало преимущественно тормозной эффект, а стимуляция AII — в основном облегчающий. Отмечен был также и частотно-зависимый характер этих воздействий. Так, передние отделы зоны AI оказывают существенное влияние на высокочастотную ветвь частотно-пороговой кривой нейронов ВКТ, а задние — на низкочастотную. Таким образом, кортикофугальные проекции способны достаточно четко изменять частотную избирательность клеток ВКТ.

Следует указать на то обстоятельство, что роль фугальных проекций слуховой коры не ограничивается на уровне таламуса только контролем восходящего афферентного потока. В ВКТ выявлены нейроны, которые отвечают антидромно на электрическое раздражение зон AII и AIII и ортодромно, а некоторые даже моносинаптически, при стимуляции AI (Серков, Шелест, 1975; Серков, 1977). Наличие подобных таламокортикальных отношений предполагает вовлеченность нейронов ВКТ в процесс интеграции активности различных зон слуховой коры. Вместе с тем такая организация связей являет собой частный случай линий задержки на таламокортикальном уровне, имеющих, как полагают Сентаготаи и Арбиб (1976), существенное значение в процессах частотного анализа.

Кроме кортико-таламических проекций от слуховой области коры обнаружены билатеральные проекции в задних буграх четверохолмия. Эти афферентные волокна оказывают как тормозное, так и облегчающее воздействие на нейроны задних бугров. Скрытые периоды реакции нейронов задних бугров при раздражении корковых зон продолжительнее (30—40 мс), а количество нейронов, которые испытывают афферентные влияния, в 1.7 раза больше, чем в ВКТ (Watanabe et al., 1966).

Помимо кортикофугальных путей к задним буграм и ядрам латеральной петли идут нисходящие связи от ВКТ. При исследовании реакции нейронов ВКТ на одиночное раздражение ручки задних бугров показано, что 9 % нейронов реагировало антидромными потенциалами действия, вслед за которыми у некоторых нейронов регистрировался и ортодромный ответ со скрытым периодом 2.1—4.6 мс (Серков, Казаков, 1980). Эти данные не только подтверждают наличие фугальных связей между ВКТ и задними буграми, но и указывают на возможность функционирования ВКТ как подкоркового рефлекторного центра.

Задние бугры также дают начало центрифугальным волокнам. Эти волокна следуют в составе латерального и медиального пучков. Первый оканчивается на ипсилатеральных преоливарных ядрах и частично — на контралатеральном преоливарном ядре и ипсилатеральном дорсальном кохлеарном ядре. Второй, начинаясь от задних буг-

ров, получает также волокна от дорсального ядра латеральной петли и оканчивается в преоливарных ядрах. Обнаружены нисходящие пути от вентрального ядра латеральной петли к дорсальному ядру латеральной петли противоположной стороны и от кохлеарных ядер к ипсилатеральной улитке.

Наличие прямых нисходящих волокон от соответствующих зон слуховой области коры к верхнеоливарному комплексу в тех его зонах, которые являются началом различных популяций волокон оливокохлеарного пучка (Ионтов и др., 1972), свидетельствует о существовании двухнейронного пути от коры к улитке. Последний, вероятно, способствует осуществлению быстрого и эффективного контроля рецепторных процессов.

Помимо волокон оливокохлеарного пучка, следующих к кохлеарным ядрам, последние снабжаются еще тремя основными группами центробежных волокон: от вентрального ядра латеральной петли, от S-образного сегмента верхнеоливарного комплекса и от ипсилатерального заднего бугра четверохолмия. Исследование влияния раздражения медиальной части S-сегмента верхнеоливарного комплекса на активность клеток кохлеарного ядра (Whitfield, Comis, 1968) показало возбуждающий характер воздействий. Имеются указания о наличии тормозных влияний на кохлеарные ядра центробежных путей от дорсального ядра латеральной петли (Comis, Whitfield, 1967). Необходимо отметить, что если возбуждающий эффект имеет холинергическую природу, то тормозной — адренергическую (Whitfield, 1967). Раздражение вентрального ядра латеральной петли в зависимости от локализации стимулирующих электродов вызывает или торможение дорсального кохлеарного ядра, или возбуждение вентрального кохлеарного ядра контралатеральной стороны (Comis, Whitfield, 1968).

Нейроанатомическая организация звукопродуцирующей системы

Анализ данных, полученных на различных представителях позвоночных, позволяет представить нейроанатомическую организацию структур мозга, участвующих в генерации звуковых сигналов (Jürgens, Ploog, 1976; Jürgens, Pratt, 1979a, 1979b; Ploog, 1981). На рис. 131 представлена схема системы управления специфической вокализации у обезьян. Это перечень структур, электрическое раздражение которых вызывало генерацию звуковых сигналов, характерных для животных и в естественных условиях. Раздражение зон, включающих переднюю лимбическую кору, вентромедиальную зону внутренней капсулы, каудальную часть сильвиева водопровода, а также парабрахияльную область, вызывает генерацию звуков, как правило не сопровождающуюся аффективно-эмоциональными реакциями животного. Все остальные зоны при электрическом раздражении также участвуют в генерации звуков, которая непременно сопровождается изменением аффективно-эмоционального состояния животных.

Авторадиографическое исследование связей между передней лимбической корой и всеми зонами, вызывающими голосовые реакции (Müller-Preuss, Jürgens, 1976; Jürgens, Müller-Preuss, 1977). дополненное изучением голосового поведения обезьян при разрушении различных участков, входящих в вокализационные области (Jürgens, Pratt, 1979b), позволило составить схему иерархической организации голосового поведения (Ploog, 1981), представленную на рис. 140. Следует отметить, что лимбическая кора у макак-резусов (передняя цингулярная и субкаллозальная извилины) инициирует звукогене-

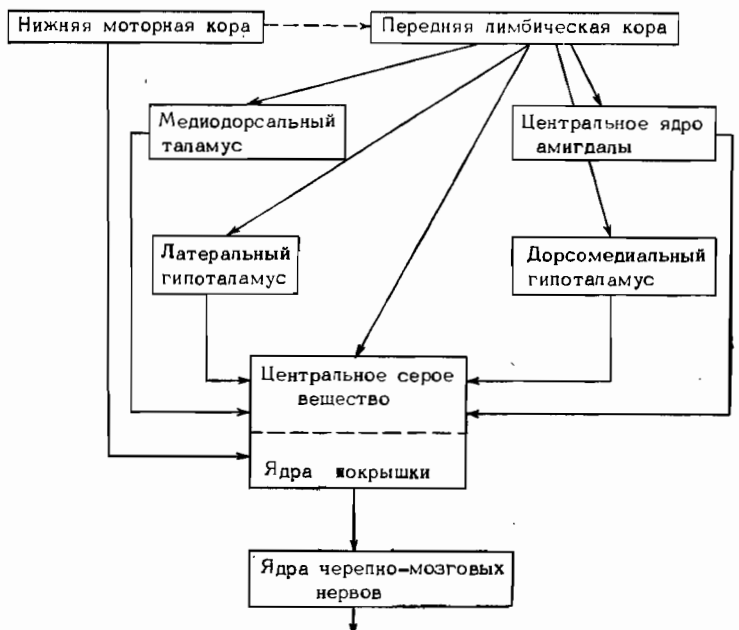


Рис. 140. Система управления голосовыми видоспецифическими сигналами у приматов (по: Ploog, 1981).

рацию в условнорефлекторном поведении и включена, таким образом, в «волевое» использование голоса (Sutton et al., 1974). Зон неокортекса, вызывающих при электрическом раздражении голосовую реакцию, у низших приматов не обнаружено (Hast et al., 1974; Jürgens, 1974). Стимуляция определенной зоны нижнемоторной коры у макак-резусов и белчих обезьян вызывает колебания голосовых связок без голосовой реакции в ее акустическом выражении. Авторадиографически показана мощная проекция от нижнемоторной кортикальной зоны к передней цингулярной извилине лимбической коры и к тегментуму, но ни к одной из других голосовых зон (Jürgens, 1976).

У человека в отличие от обезьян повреждение цингулярной извилины и примыкающей к ней дополнительной моторной коры приводит к нарушениям — от небольшой дизартрии до акинетического мутизма (Botez, Barbeau, 1971; Buge et al., 1975). Таким образом, нижнемотор-

ная кора, представленная в зачаточном состоянии у обезьян как регулирующая звукогенерацию, получает развитие у человека, располагаясь билатерально в неокортикальных зонах представительства лица, языка и гортани. Удаление этих зон, особенно в доминантном полушарии, вызывает нарушения в артикуляции, а их раздражение — вокализацию артикулированных звуков, чего никогда не наблюдается у приматов. Обе системы контроля звукоизлучением, как кортикальная (лимбическая и неокортикальная), так и таламическая (рис. 140), замыкаются на уровне среднего мозга — в области покрывки и центрального серого вещества.

Структурно-функциональное объединение слуховых и звукогенерирующих структур мозга

Данные о структурно-функциональной организации, взаимосвязи и взаимодействия слуховых и звукогенерирующих (моторных) областей мозга в литературе единичны. Ввиду исключительного положения центрального серого вещества в управлении видоспецифической вокализацией у разных видов позвоночных нами были изучены функциональные характеристики нейронов центрального серого вещества крыс на звуковые раздражители и нейроанатомические связи этого отдела с центральным ядром заднего бугра четверохолмия (Вартанян, Жарская, 1985а, 1985б). Было обнаружено, что большинство нейронов каудального отдела центрального серого вещества реагирует на сложные звуки с изменяющейся во времени амплитудой и частотой. Частотно-пороговые кривые отличаются более широкой настройкой, чем в центральном ядре заднего бугра, а также более высокими порогами. Скрытые периоды реакций нейронов центрального серого вещества достаточно коротки при больших интенсивностях звуков (5—12 мс) и сопоставимы с таковыми в центральном ядре нижнего бугра.

При введении фермента перидоксидазы хрена в центральное ядро были обнаружены прямые реципрокные связи центрального ядра заднего бугра и центрального серого вещества, подтвержденные также в исследовании с введением фермента в каудальные отделы центрального серого вещества. В центральном сером веществе описаны типы нейронов, морфологически и функционально характерные для классических слуховых центров. Полученные данные наряду с некоторыми литературными материалами (Le Moal, Olds, 1979b) являются подтверждением тесной морфофункциональной взаимосвязи слуховых, звукогенерирующих и мотивационных структур мозга, составляющих основу реципрокного принципа регуляции слуховых и вокализационных структур.

Такую возможность подтверждают и данные, полученные в исследованиях нейронной активности элементов среднего мозга, таламуса и коры, вызванной прослушиванием собственных сигналов, записанных на магнитофонную ленту, и таких же сигналов в период их звукогенерации, вызванной электрическим раздражением центрального серого вещества у обезьян (Müller-Preuss, 1979; Ploog, 1981). Оказа-

лось, что большинство клеточных популяций таламуса и коры в отличие от среднемозгового уровня получает полную информацию о всей нижележащей в анатомическом отношении слуховокальной системе: отсутствие ответа в период собственной звукогенерации на генерируемый стимул у большинства нейронов не нарушает афферентного притока из нижележащих отделов на другие внешние звуки, а сохранение ответов на генерируемый в данный момент сигнал является тем условием, которое позволяет сравнить генерируемые и поступающие извне звуки и соответственно модифицировать свое вокализационное поведение.

4.4. ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Как уже указывалось, один из методов изучения электрических проявлений деятельности слуховой системы при действии звуковых сигналов состоит в регистрации и последующей оценке активности больших совокупностей нервных элементов. Эти реакции получили в литературе ряд обозначений, употребляющихся (не вполне строго) как синонимы: «суммарные реакции», или «суммарные ответы», «вызванные потенциалы», или «первичные ответы». Эти обозначения характеризуют различные свойства указанного класса биоэлектрических явлений: участие суммы нервных элементов в их генерации, их «вызов», т. е. обусловленность их проявлений стимулом, более раннее («первичное») время их появления (по сравнению с другими, более поздними реакциями). Отметим, что последний термин в основном применялся к вызванным потенциалам слуховой области коры, где помимо регистрации в первичной проекционной области (зона AI) обнаруживались и более поздние по времени, регистрируемые во вторичных областях коры (например, зоны AII, Er, I-T) или в так называемых ассоциативных областях (например, в супрасильвиевой извилине) потенциалы, обладающие большими скрытыми периодами и большей длительностью.

В последние годы широкое распространение при регистрации суммарных ответов получили еще два класса таких электрических реакций. Один из них характеризуется тем, что повторяет в суммарной активности нейронов центральных отделов слуховой системы форму звуковой волны. Этот вид следующей реакции в переводе с английского обозначается как ответ, следующий за частотой сигнала (frequency-following response, см.: Tsuchitani, Bodreau, 1964). В русской литературе более распространенным является термин «суммарный синхронизированный ответ» (Радионова, 1987).

Второй класс биоэлектрических явлений, получивший широкое распространение в последние годы при исследовании и оценке деятельности слуховой системы, также обозначается как вызванные потенциалы головы. Регистрация этого класса реакций определяется возможностью неинвазивной (с поверхности черепа) регистрации суммарной электрической активности слуховых центров у человека и животных. Ввиду малой амплитуды реакций при таком способе регистрации и значительного уровня помех за счет других электриче-

ских процессов в мозгу неинвазивный способ регистрации требует многократного когерентного накопления отдельных реализаций этих ответов в усредненной форме.

В дальнейшем изложении представляется целесообразным рассматривать суммарные электрические реакции слуховой системы, возникающие при действии звука, в зависимости от способа их регистрации.

При инвазивном (т. е. связанном с разрушением целостности тканей черепа) способе регистрируются:

- а) вызванные (суммарные) потенциалы слуховой системы,
- б) суммарный синхронизированный (с частотой стимула) ответ.

При неинвазивном способе (с поверхности головы, без разрушения целостности ее тканей) регистрируются:

- а) кохлеограмма,
- б) суммарный синхронизированный ответ,
- в) коротколатентные слуховые вызванные потенциалы — КСВП (иногда — «вызванные потенциалы ствола мозга», «brainstem evoked potentials» или «responses», т. е. сокращенно BSEP или BSER.
- г) среднелатентные потенциалы,
- д) длиннелатентные, или вертексные, потенциалы,
- е) поздние потенциалы.

Необходимо указать, что в настоящее время существует ряд классификаций, в основном касающихся слуховых вызванных потенциалов человека. Так, одна из классификаций основана на разделении слуховых вызванных потенциалов человека по критерию отражения в реакции переходного процесса в стимуле, с одной стороны, или длящегося действия сигнала, с другой (Picton, Fitzgerald, 1983).

Согласно этой классификации, к первой группе (реакция на переходный процесс) относятся: потенциалы слухового нерва (компоненты N_1 и N_2), слуховые потенциалы мозгового ствола (BSER), среднелатентные слуховые потенциалы, медленные вертексные потенциалы и поздние позитивные потенциалы. Ко второй группе реакций (реакций на стационарную часть стимула) относят: микрофонный ответ и суммационный потенциал улитки, суммарный синхронизированный потенциал, длящийся корковый ответ, негативные волны, относящиеся к ориентации человека (О-волна, Е-волна, негативная волна CNV).

При всей кажущейся логичности такой классификации не очень понятно, как можно отнести к реакциям на переходный процесс ответы, возникающие через 200—300 мс и более после включения такого стимула, как одиночный щелчок (длиннелатентные вызванные потенциалы и поздний позитивный комплекс R_{300}), а к стационарным реакциям негативные поздние волны, обладающие по времени возникновения и длительности примерно тем же порядком величин (сотни миллисекунд).

Ряд классификаций (Picton, Fitzgerald, 1983; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985) основан на разделении вызванных потенциалов человека по критерию происхождения, скрытых периодов возникновения реакции или по предполагаемому источнику происхождения. Такие

классификации представляются более целесообразными, если речь идет о неинвазивном (с поверхности головы) способе регистрации реакций.

4.4.1. ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ЖИВОТНЫХ

Электрофизиологическое исследование реакций путей и центров слуховой системы было начато после открытия Уивером и Бреем (Wever, Bray, 1930) микрофонного эффекта улитки. Вскоре после этого описания, в начале 30-х годов, были зарегистрированы вызванные потенциалы основных слуховых центров (см. обзоры: Гершуни, 1940; Альтман и др., 1972; Davis, 1984). Вызванные потенциалы слуховой системы, зарегистрированные у животных при непосредственном помещении электрода в исследуемую структуру, представлены на рис. 141. Как видно из рисунка, эти потенциалы характеризуются, во-первых, многокомпонентностью реакций, т. е. чередованием положительных и отрицательных колебаний потенциала. Второй характерной особенностью реакций является увеличение скрытых периодов их возникновения от нижележащих отделов слуховой системы к вышележащим. При регистрации ответов слуховой области коры при медленной развертке (рис. 141, СК, внизу рисунка) видно проявление в ряде случаев крайне вариабельных вторичных (более поздних) реакций.

Следует указать, что данные, приведенные на рис. 141, не вполне однозначны для проводниковых (слуховой нерв, латеральная петля) и слуховых отделов мозга, обладающих клеточной организацией (кохлеарные ядра, верхняя олива, задние холмы, внутреннее коленчатое тело, слуховая область коры больших полушарий). В первом случае речь идет о суммарной импульсной реакции волокон аксонов клеток спирального ганглия или клеток слуховых центров продолговатого мозга, в то время как во втором случае мы имеем в виду суммарные реакции, включающие в себя как синаптическую, так и импульсную активность клеточных элементов ядра, а также реакцию волокон нижележащих уровней слуховой системы, афферентирующих исследуемое ядро (см. обзор: Альтман и др., 1972).

Исследование суммарных электрических реакций, проведенное в основном на наркотизированных животных, позволило изучить целый ряд существенных сторон в организации деятельности слуховой системы. Прежде всего были установлены те области мозга, в которых могут быть зарегистрированы суммарные ответы при действии звука. Были определены фокусы максимальной активности различных отделов слуховой системы в зависимости от частоты звукового сигнала и стороны (справа или слева), с которой предъявляют стимул. В частности, характеристики суммарных ответов при сопоставлении их с морфологическими данными позволили в общих чертах определить характер конвергенции билатерального потока импульсации в разных отделах слуховой системы. Кроме того, был выделен ряд функциональных зон слуховой области коры (рис. 56).

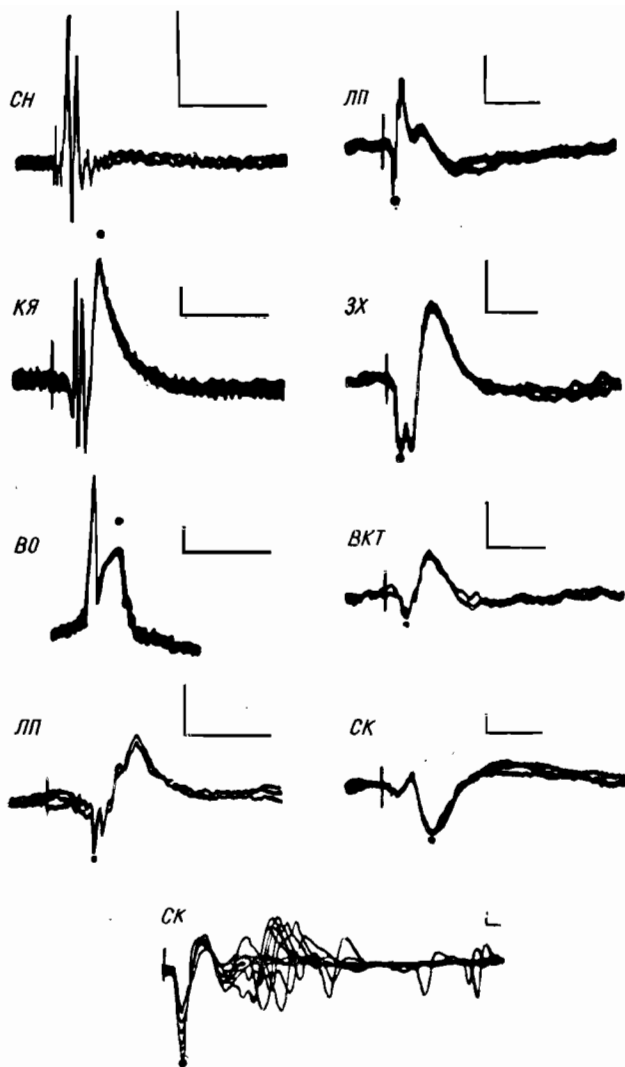


Рис. 141. Суммарные вызванные ответы различных отделов слуховой системы, возникающие при действии звукового щелчка (ориг.; данные для верхней оливы — реконструкция по: Альтман и др., 1972).

СН — слуховой нерв (регистрация от круглого окна улитки), КЯ — кохлеарные ядра, ВО — комплекс верхней оливы, ЛП — латеральная петля, ЗХ — задний холм; ВКТ — внутреннее коленчатое тело, СК — слуховая кора (зона А1, поверхностное отведение). Точкой отмечены компоненты суммарного ответа. Нижняя осциллограмма для СК, полученная в условиях хлоралозного наркоза, демонстрирует помимо первичного, также и поздние компоненты суммарного ответа. Калибровка амплитуды ответов: 100 мкВ (СН, КЯ, ВО) и 25 мкВ (ЛП, ЗХ, ВКТ, СК). Калибровка времени: 5 мс (левый столбец) и 20 мс (правый столбец и СК внизу). Негативность вверх. Момент подачи щелчка отмечен импульсом в случаях СН, КЯ, ЛП, ЗХ, ВКТ, СК или соответствует началу развертки луча в случае ВО.

Помимо изложенных данных были получены результаты, характеризующие определенные функциональные свойства слухового пути. Так, были определены время распространения возбуждения по ходу слухового пути при включении звукового сигнала по величинам скрытых периодов реакций и изменение этого времени распространения при разных интенсивностях звуковых сигналов (рис. 142, А). Были установлены также зависимости амплитуды звуковых сигналов от интенсивности звука (рис. 142, Б). В частности, оценка амплитудной зависимости первого нервного компонента

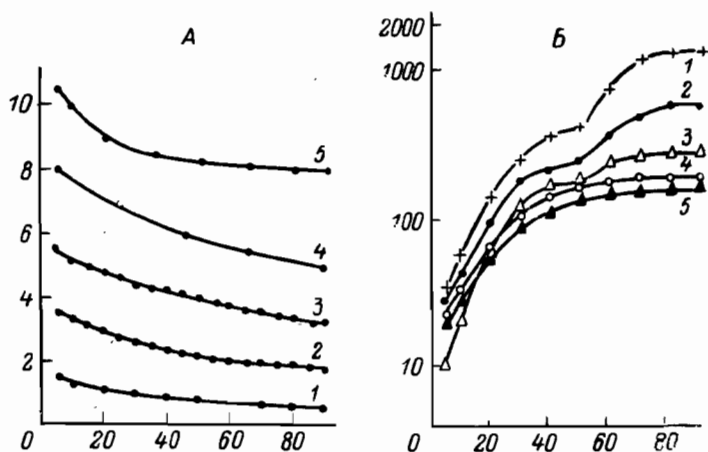


Рис. 142. Зависимость скрытых периодов (А) и амплитуд (Б) вызванных потенциалов разных отделов слуховой системы от интенсивности звуковых сигналов — щелчков (по: Альтман и др., 1972).

1 — улитка, 2 — кохлеарное ядро, 3 — задний холм, 4 — внутреннее коленчатое тело, 5 — слуховая зона коры. По оси абсцисс — интенсивность, дБ; по оси ординат на А — скрытый период, мс, на Б — амплитуда ответа, мкВ.

ответа круглого окна улитки позволила предположить наличие двух популяций элементов в периферическом отделе слуховой системы, реагирующих на разный диапазон интенсивностей звука. Впоследствии эти данные были подтверждены при исследовании отдельных элементов.

С помощью суммарных ответов был оценен ряд существенных временных характеристик центральных отделов слуховой системы. Представляется вероятным, что длительность суммарных реакций определяет степень синхронизации афферентного потока импульсации при его включении, поэтому возрастание длительности суммарных реакций слуховой системы от нижележащих ее отделов к вышележащим может быть вызвано все большей рассинхронизацией деятельности совокупностей нейронов, составляющих тот или иной отдел слуховой системы, от периферических ее отделов до уровня слуховой области коры.

Были установлены также уменьшение частоты воспроизведения ритмической стимуляции и возрастание времени восстановления

реакции при действии парных звуковых стимулов с различными временными интервалами между ними от нижележащих отделов слуховой системы к вышележащим (табл. 5). Эти данные могут рассматриваться как постепенное снижение разрешающей способности во времени при переходе от более низких отделов слуховой системы к ее таламическому и корковому уровням. Показано увеличение значений временной суммации (снижение порога обнаружения суммарных ответов при увеличении длительности звукового сигнала) от нижележащих уровней слухового пути к вышележащим (табл. 6), что, по-видимому, связано с возрастанием длительности суммарных реакций в высших отделах слуховой системы. Использование стимулов с разным временем нарастания показало, что для десинхронизации начального афферентного потока импульсации при включении звукового сигнала в вышележащих отделах слуховой системы требуется значительно большее время нарастания, чем в нижележащих, что может указывать на наличие усиливающих по ходу слухового пути синхронизирующих механизмов, наряду с уже отмеченной десинхронизацией афферентного потока (описанное возрастание длительности суммарных ответов, рис. 141).

Таким образом, перечисленные выше параметры суммарных электрических ответов слухового пути свидетельствуют о том, что с их помощью можно охарактеризовать ряд существенных сторон деятельности популяций нейронов, образующих центры слуховой системы или слуховые пути (слуховой нерв, латеральный лемниск). Вместе с тем следует указать на два существенных ограничения, которые сам метод накладывает на более широкое использование суммарных ответов при оценке деятельности слуховой системы: а) трудность трактовки происхождения различных компонентов суммарных электрических ответов, а следовательно трактовки обнаруженных изменений в них при изменениях параметров звуковых сигналов или при изменении состояния животного; б) отражение в этих реакциях лишь начального отрезка потока афферентной импульсации, возникающего в основном при включении (иногда выключении) звукового сигнала.

Перейдем теперь к рассмотрению длящейся реакции, а именно суммарного синхронизированного ответа (ССО), при регистрации непосредственно от различных отделов слуховой системы у животных, т. е. при регистрации также инвазивным методом. Эта реакция впервые была зарегистрирована в верхнеоливарном комплексе ядер наркотизированной кошки (Tsuchitani, Bodreau, 1964). Согласно существующим данным, она воспроизводит частоты тона до 2 кГц и отражает суммарную деятельность нейронов, синхронизированную с периодом тонального сигнала. По существу эта реакция не отличается от микрофонного компонента ответа улитки, в котором также регистрируется синхронизированная активность слуховых рецепторов и окончаний волокон слухового нерва при действии тонального сигнала. Необходимо отметить, что регистрация этого типа реакции обладает одним преимуществом перед регистрацией суммарных вызванных ответов: ССО позволяет анализировать длящуюся нервную

Таблица 5

Характеристики суммарных ответов слуховой системы в связи с временными параметрами звуковых сигналов

(по: Альтман и др., 1972)

Отдел слуховой системы	Время восстановления между щелчками, мс		Предел воспроизведения ритма раздражения, Гц	Суммационные свойства		Критическая постоянная времени сигнала, мс
	появление отдельного ответа на второй щелчок	полное восстановление		глубина суммации, дБ	критическое время суммации, мс	
Слуховой нерв	1.4	20—25	3000—4000**	0	0	10
Кохлеарные ядра	2	20—25*	4000—5000	—	—	160
Комплекс верхней оливы	—	—	4300	—	—	—
Латеральная петля	—	25—30	—	1.5	2	40
Задние холмы	2.2—3	40	1200—1500	—	—	—
Внутреннее коленчатое тело	10—14	75—110*	1200—1500	—	—	—
Слуховая зона коры	30—50	400*	100	10—12	8—10	268

Примечания. Суммационные свойства оценивались при изменении длительности звука от величин порядка 0.5 до 100 мс. Под глубиной суммации понимается величина изменения порога при увеличении длительности звука. Критическое время суммации характеризуется той максимальной длительностью сигнала, которая приводит к дальнейшему снижению порога. Критическая постоянная — время исчезновения суммарного ответа при нарастании амплитуды сигнала. * — восстановление до 85—90 %, после чего наблюдается цикличность процесса. ** — цифра, по-видимому, занижена, о чем свидетельствуют данные о синхронизации импульсов одиночных волнон слухового нерва с фазой звукового раздражения до 5000 Гц.

Т а б л и ц а 6

Количественные характеристики суммарных ответов основных отделов слуховой системы при действии звукового щелчка

(по: Альтман и др., 1972)

Отдел слуховой системы	Порог обнаружения ответа, дБ, относительно порога слышимости человека	Скрытый период, мс		Максимальная амплитуда, мкВ	Длительность, мс
		при пороговой интенсивности	при максимальной интенсивности		
Слуховой нерв	—5	1.2—1.4	0.45—0.5	2000	0.5
Кохлеарные ядра	—5	3.2—23.6	2.0—2.4	6000	3—5
Комплекс верхней оливы	—	—	3—4*	300—500	4—6
Латеральная петля	—	3.0—3.5	2.0—2.5	—	2.5—3.0
Задние холмы	—2	4.8—6.3	3.2—3.6	450	4.5—5.5
Внутреннее коленчатое тело	—6	8.0	5.0	200—300	5—6
Слуховая зона коры	—2	10.5—12.0	8.0—8.5	200—350	10

Примечания. Компоненты суммарных электрических ответов, для которых измерялись количественные характеристики, отмечены точками на рис. 141. Эти компоненты, согласно существующим представлениям, отражают либо суммарную активность волокон (слуховой нерв, латеральная петля), либо постсинаптическую реакцию клеточных элементов остальных отделов слуховой системы. * — скрытый период при средней интенсивности раздражения.

активность при длительном действии звуковых стимулов, а не только начальный поток импульсаций при включении стимула, как это имеет место в случае суммарных ответов. Укажем, что с чисто методической стороны существенным является наличие скрытого периода ответа возникновения ССО, значение которого возрастает при повышении уровня слуховой системы, от которого регистрируется ответ. Наличие такого скрытого периода свидетельствует о том, что в генерации ССО не отражается участие рецепторных элементов кортиева органа, т. е., другими словами, не регистрируется микрофонный потенциал ответа улитки.

Систематические исследования этой реакции у животных были проведены Е. А. Радионовой (1987). В цитированной монографии приведена также исчерпывающая литература по исследованию ССО.

Рассмотрим основные данные, полученные при исследовании ССО. В первую очередь необходимо отметить воспроизведение в ССО звуковой формы волны, даже достаточно сложной, состоящей из ряда составляющих (рис. 143).

В ССО стволовых центров слуховой системы находит отражение не только форма волны при сочетании двух частотных компонентов, как это следует из рис. 143. Заметные изменения формы волны в ССО вызывают и фазовые изменения в предъявляемом сигнале. Как видно на рис. 144, варьирование фазовой структуры сигнала существенно сказывается на форме ССО кохлеарных ядер кошки. Заметим, что изменения в сигнале во временном выражении составляют величину всего лишь порядка нескольких десятков микросекунд (при частоте тона 2,4 кГц длительность одного периода меньше 0,5 мс, а шаг 30 град в изменении фазы составляет $1/12$ от 0,5 мс, т. е. несколько более 40 мкс). Аналогичные изменения можно было наблюдать в ССО, зарегистрированном от нейронов заднего холма кошки (Радионова, 1987).

Исследование неинвазивными методами вызванных потенциалов у животных проведено в большом количестве работ (см. обзоры: Buchwald, 1983; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Новикова, Рыбалко, 1987). При этом были использованы самые разные виды животных: обезьяны, кошки, морские свинки, крысы, мыши. Эти исследования редко преследовали цель изучения механизмов деятельности собственно слуховой системы обследованных животных. В основном задача этих работ состояла в определении тех отделов слуховой системы, которые преимущественно или исключительно участвуют в генерации той или иной волны коротколатентных вызванных потенциалов.

Подытоживая представленные выше данные, касающиеся отдельных компонентов коротколатентных слуховых вызванных потенциалов, можно перечислить некоторые принятые гипотезы как относительно происхождения этих волн, так и локализации вызывающих их генераторов в слуховых центрах. Предполагается, что эти волны (за исключением волны II) представляют собой постсинаптические потенциалы клеточных элементов различных слуховых ядер мозгового ствола. Заметим при этом, что нельзя полностью исключить

участие в этих колебаниях потенциалов действия клеточных элементов или импульсной активности, распространяющейся по аксонам клеток, афферентирующих нейроны указанных центров. Что каса-

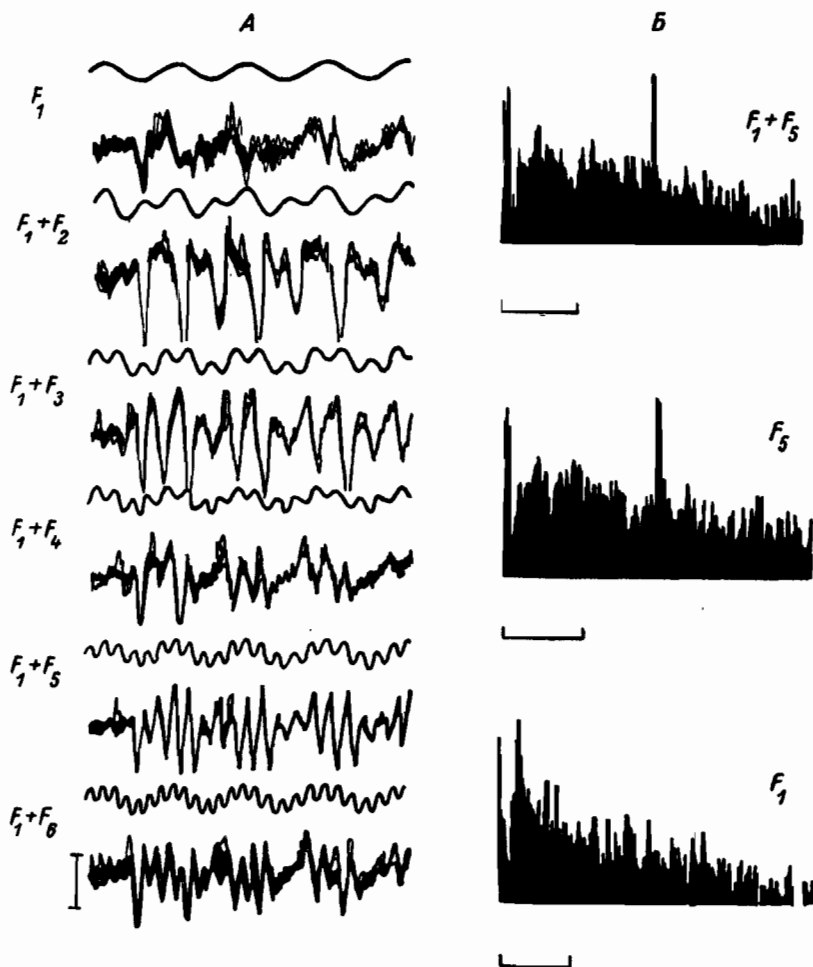


Рис. 143. Суммарные синхронизированные ответы кохлеарных ядер кошки при действии двухтоновых (F_1 — F_n) гармонических сигналов (по: Альтман, Радионова, 1974, 1975).

А — осциллограммы, снятые методом суперпозиции; $F_1 = 550$ Гц (первая гармоника); F_2 — F_6 — вторая-шестая гармоники. Калибровка: 100 мкВ. Б — спектрограммы, снизу вверх: $F_1 = 200$ Гц, $F_5 = 1000$ Гц и $F_1 + F_5$. Первый пик в спектрограммах (при $F = 0$) — артефакт анализатора спектров. Калибровка: 500 Гц.

ется локализации генераторов волн КСВП, то волна I закономерно соотносится с деятельностью волокон слухового нерва. Происхождение волн II и III соотносят с активностью волокон кохлеарных ядер (волна II) и активностью проекций переднеventрального кохлеарного ядра к клеточным элементам медиальной оливы (волна III).

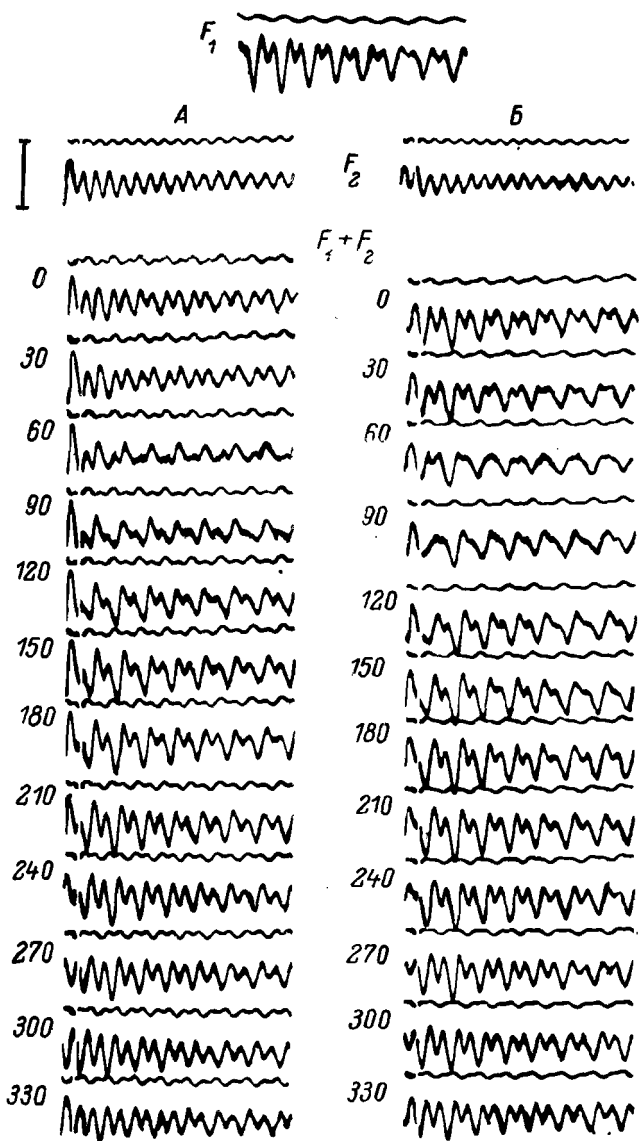


Рис. 144. Суммарный синхронизированный ответ кохлеарных ядер кошки при комбинации первой и второй гармоник в зависимости от фазы второй гармоники (по: Альтман, Радионова, 1974).

На А интенсивность F_2 на 6 дБ выше, чем на Б. $F_1 = 1.2$ кГц, $F_2 = 2.4$ кГц. Цифры слева — фаза F_2 относительно F_1 , град. Калибровка 250 мкВ.

Афферентация из этого же ядра кохлеарного комплекса в латеральный лемниск и его вентральные ядра с обеих сторон обеспечивает возникновение IV волны. Этот же источник совместно с результатом активации клеточных элементов заднего двухолмия приводит к возникновению волны V КСВП.

Таким образом, в целом КСВП представляет собой последовательность волн, возникающих в слуховых центрах продолговатого и среднего мозга, а их регистрация позволяет судить в общем виде о деятельности этих центров. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что трудности в трактовке данных, которые встречались при анализе вызванных потенциалов путей и центров слуховой системы при их инвазивной регистрации, полностью сказались и при анализе изменений отдельных компонентов КСВП, зарегистрированных не в самих генераторах вызванных потенциалов, а вдали от них, т. е. с поверхности черепа (*far-field potentials*). Поэтому представляются необходимыми дальнейшие исследования как происхождения отдельных волн в КСВП, так и попытки более точной локализации структур, генерирующих эти волны.

В заключение отметим, что отражение различных физических параметров звуковых сигналов в КСВП животных и в длиннolatентных их потенциалах сходно с теми изменениями вызванных потенциалов животных, которые были зарегистрированы инвазивным способом в различных отделах слуховой системы. Речь идет о возрастании амплитуды ответов и укорочении их скрытых периодов при увеличении интенсивности стимула, о наличии определенной верхней частоты воспроизведения ритма стимуляции, об изменении ответов при увеличении длительности сигнала и т. п. В настоящем разделе эти изменения не описываются, так как более подробно им будет уделено внимание при рассмотрении коротколатентных слуховых вызванных потенциалов человека, зарегистрированных неинвазивным способом.

4.4.2. ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ЧЕЛОВЕКА

Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы. В основном КСВП человека по своей форме совпадают с реакциями, описанными при рассмотрении КСВП животных. Следует, однако, отметить, что в КСВП человека выделяют одно, иногда два дополнительных колебания, которые были обозначены как волны VI и VII. Выделение этих дополнительных волн в КСВП человека в значительной мере определяется условиями отведения и стимуляции. Об этом свидетельствуют данные рис. 145, где представлены КСВП человека, зарегистрированные при разной частоте тональных посылок, от 0.5 до 8 кГц. Как видно из рис. 145, только при действии более высоких частот появляются компоненты VI и VII. Если учесть также изменение формы ряда компонентов при изменении частоты стимула, то можно сделать вывод об определенной зависимости КСВП от спектра звуковых сигналов. Возрастание интенсивности стимула увеличивает скрытые периоды и амплитуду наиболее выраженной волны V

КСВП (рис. 146). Недавно получены данные об отражении такой существенной характеристики частотного различия, как критические полосы в КСВП (Zerlin, 1986).

Изменение времени нарастания сигнала также сказывается на амплитуде и скрытых периодах отдельных компонентов КСВП. Увеличение времени нарастания стимула приводит, во-первых, к уменьшению амплитуды отдельных компонентов КСВП, во-вторых — к увеличению скрытых периодов компонентов, в частности волн I и V. Установлено также, что увеличение частоты повторения стимулов приводит к уменьшению амплитуды сигнала и к увеличению скрытого периода компонентов КСВП.

Что касается происхождения отдельных компонентов КСВП, то данные по этому вопросу еще более разноречивы, чем при рассмотрении генеза компонентов КСВП у животных. Возможность

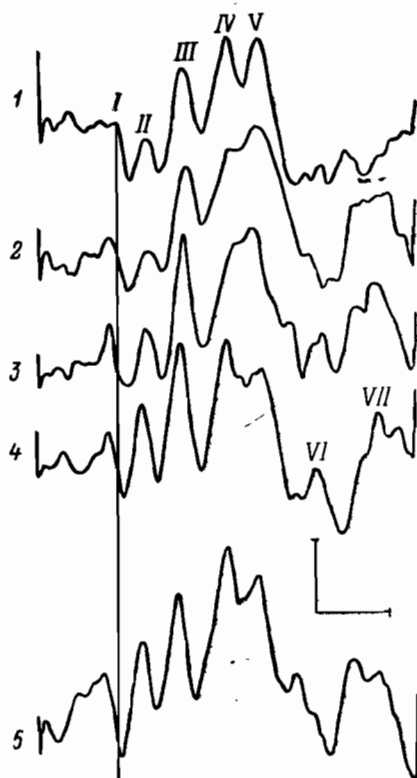


Рис. 145: Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы при действии стимулов разной частоты (по: Мооге, 1983).

1—5 — частота стимула 0.5, 1.0, 2.0, 4.0 и 8.0 кГц соответственно. I—VII — отдельные компоненты коротколатентных слуховых вызванных потенциалов. Длительность тональной послышки 3.0 мс, время нарастания—спадения 1 мс, усреднено 1024 реакции, частота повторения стимулов 9.2/с. Интенсивность стимула порядка 100 дБ (в 5 — 76.2 дБ). Позитивность вверх. Калибровка: 0.5 мкВ, 2 мс.

прямой экспериментальной проверки при инвазивном помещении электрода в определенные структуры слуховой системы, а также возможность экспериментального разрушения (рассечения) ряда центров и путей слуховой системы ствола мозга позволили высказать определенные гипотезы о происхождении отдельных компонентов КСВП у животных. Происхождение компонентов КСВП у человека в литературе в основном рассматривается по аналогии с тем, что получено при исследовании КСВП животных. Поэтому упоминавшиеся выше ограничения в трактовке данных при изменении параметров стимулов и регистрации КСВП у животных при анализе этих реакций у человека проявляются еще в большей степени. Вместе с тем имеющийся базовый материал об изменениях параметров КСВП при изменении спектральных, амплитудных и временных характеристик стимулов является существенным для их клиниче-

ского использования при различных нарушениях деятельности как периферических, так и центральных отделов слуховой системы человека.

Суммарный синхронизированный ответ. Так же как и при инвазивных методах регистрации электрических реакций у животных (Радионова, 1987), у человека при действии тональных сигналов с поверхности черепа можно зарегистрировать ответ, синхронизированный с частотой тонального сигнала. Эта реакция у человека впервые была описана в работе Мушегяна и соавт. (Moushegian et al., 1973). Суммарный синхронизированный ответ в данном случае не надо смешивать с микрофонным потенциалом, который также

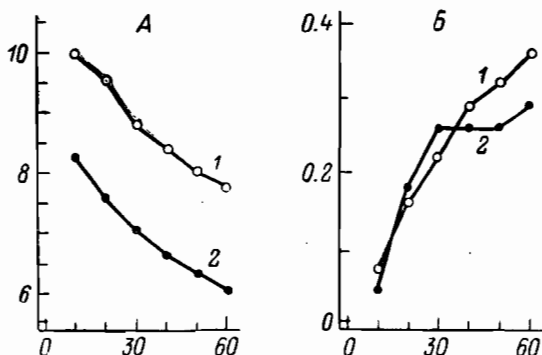


Рис. 146. Зависимость скрытого периода (А) и амплитуда (Б) волны V коротколатентных слуховых вызванных потенциалов от интенсивности стимула при действии сигналов разной частоты (по: Моог, 1983).

По оси абсцисс — интенсивность стимула над порогом слышимости, дБ; по оси ординат на А — скрытый период, мс, на Б — амплитуда, мВ. 1 — частота стимула 1 кГц, 2 — 4 кГц.

может быть зарегистрирован неинвазивным методом с поверхности черепа человека (рис. 147). Дело в том, что микрофонный потенциал, генерируемый рецепторными элементами кортиева органа, возникает практически без скрытого периода. Между тем при появлении суммарного синхронизированного ответа человека скрытый период составляет величину порядка 6 мс (см. обзоры: Picton, Fitzgerald, 1983; Новикова, Рыбалко, 1987). В отличие от микрофонного потенциала суммарный синхронизированный ответ значительно больше по амплитуде при низкочастотной стимуляции и обладает более высоким порогом: его не удастся выявить при интенсивности звука ниже 40 дБ.

Следует указать, что приведенной выше общепринятой схемы происхождения отдельных волн КСВП придерживаются не все исследователи (см., например: Хечинашвили, Кеванишвили, 1985). Вместе с тем работа по выявлению мест генерации КСВП продолжается (Wada, Starr, 1983a, 1983b, 1983c). В своей последней работе Мур (Moore, 1987) предлагает с учетом ряда новых данных считать генераторами последовательности негативных волн КСВП: I и

II волны — слуховой нерв (колебание потенциала в улитке и колебание у входа слухового нерва в кохлеарное ядро соответственно), III волна — трапецевидное тело, IV и V волны — латеральный лемниск и его дорсальное ядро, а волны VI (в работе приводится пример КСВП, имеющего 6 волн) — ручки заднего холма. Между тем позитивные колебания потенциала между волнами II и III, III и IV, V и VI предположительно имеют своими генераторами кохлеарные ядра, медиальное ядро верхней оливы и задний холм соответственно. Изложенное свидетельствует о настоящей необходимости дальнейшего уточнения места происхождения отдельных волн КСВП.

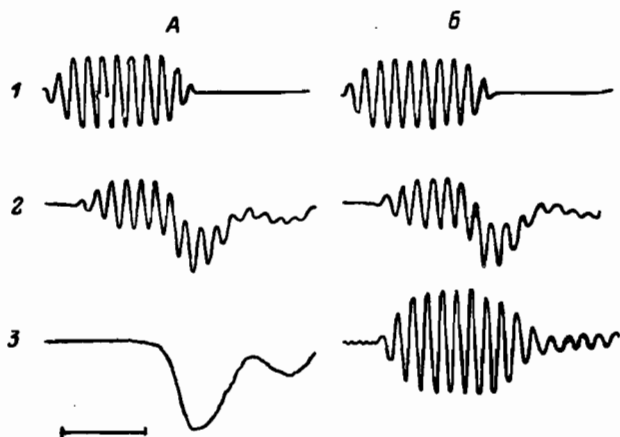


Рис. 147. Микрофонные и нервные компоненты ответа улитки человека (по: Eggermont et al., 1974).

А, 1, Б 1 — форма звуковой волны тональной послылки в противофазе; А, 2, Б, 2 — реакция на стимулы А, 1, Б, 1; А, 3 — нервный, Б, 3 — микрофонный ответы улитки. Калибровка: 1 мс.

Среднелатентные слуховые вызванные потенциалы (ССВП). Вслед за последовательностью положительных и отрицательных волн коротколатентных слуховых вызванных потенциалов следует ряд колебаний: которые развиваются примерно в течение 8—50 мс после действия звукового стимула. Вначале, при их первой регистрации (Geisler et al., 1958), они получили название «ранних» вызванных потенциалов, по сравнению с более поздними, длиннолатентными слуховыми вызванными потенциалами (см. ниже). Однако впоследствии, после регистрации КСВП, обладающих более короткими скрытыми периодами, чем «ранние» потенциалы, последние получили название ССВП, под которыми они в настоящее время и входят в комплекс вызванных потенциалов человека, регистрируемых с поверхности головы при звуковой стимуляции.

Приведем обычное обозначение отдельных волн ССВП с диапазонами значений скрытых периодов (см. также рис. 148, А):

N_0	—	8—10 мс
P_0	—	11—13 мс
N_a	—	16—25 мс
P_a	—	25—35 мс
N_b	—	35—45 мс

В ряде случаев регистрируются дополнительные колебания потенциала, получившие обозначения P_b и N_c .

В связи с тем что в течение длительного времени дискутировался вопрос о возможном и значительном участии в генерации ССВП мышечной активности черепа (особенно при больших интенсивностях звуковых сигналов), исследование возможных генераторов этих реакций было проведено в сравнительно небольшом числе работ (см. обзоры: Picton et al., 1974; Polish, Starr, 1983; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985). Тем не менее наиболее общепринятой точкой зрения в настоящее время является признание за мышечной активностью в основном роли помехи при

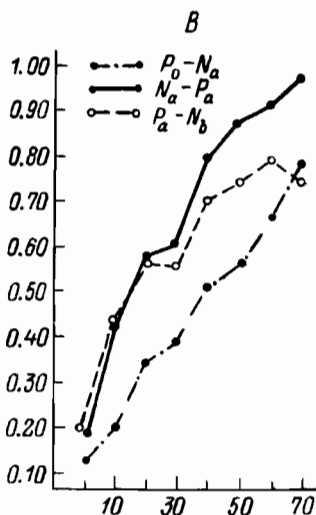
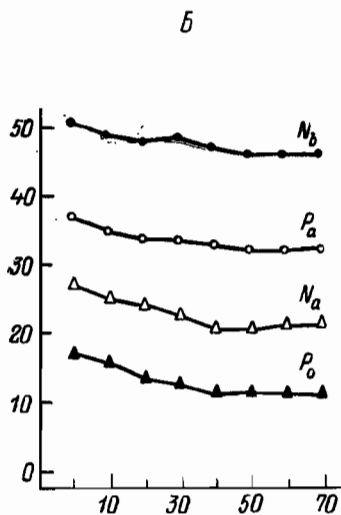
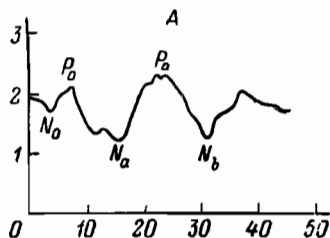


Рис. 148. Компоненты (N_0 , P_0 , N_a , P_a , N_b) среднелатентных слуховых вызванных потенциалов (А) и зависимость их скрытого периода (Б) и амплитуды (В) от интенсивности звуковых щелчков (по: Madell, Goldstein, 1972).

На А по оси абсцисс — время, мс; по оси ординат — амплитуда, мкВ. На Б и В по оси абсцисс — интенсивность над порогом слышимости, дБ; по оси ординат на Б — скрытый период, мс, на В — амплитуда, мкВ.

выявлении нейрогенных среднелатентных вызванных колебаний потенциала (Picton et al., 1974; Goff et al., 1977).

Предполагается, что компоненты N_0 , P_0 , N_a возникают в результате возбуждения таламического уровня слуховой системы — внут-

ренного коленчатого тела и ряда «неспецифических» ядер таламуса (Picton et al., 1974; Polish, Starr, 1983; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Woods et al., 1987). Более поздние волны ССВП связывают с деятельностью ряда ассоциативных областей коры больших полушарий головного мозга (Picton et al., 1974; Davis, 1976). Что касается волны P_n , то есть данные, свидетельствующие о совпадении ее скрытого периода с позитивной волной, зарегистрированной в височной области коры при операции у больных (Celesia, 1976). Однако вопрос этот нельзя считать окончательно решенным, так как было установлено, что при двустороннем разрушении слуховой области коры ССВП сохраняются (Parving et al., 1970).

Максимальная амплитуда ССВП наблюдается при регистрации от вертекса. Компоненты ССВП, как и другие суммарные электрические реакции, возрастают по амплитуде при увеличении интенсивности звуковых стимулов (рис. 148, Б). В то же время наблюдается обычное уменьшение скрытых периодов отдельных волн ССВП при возрастании интенсивности стимула. Возрастание частоты повторения стимула от 1/с до 10/с мало влияет на амплитуду отдельных компонентов ССВП, в то время как большие частоты стимуляции приводят к некоторому ее уменьшению (McFarland et al., 1975). Цикл восстановления ССВП также исследовался в ряде работ (Erwin, Buchwald, 1986). При больших интенсивностях звуковых стимулов обнаруживается выраженное бинауральное взаимодействие в ССВП (Dobie, Norton, 1980; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Ozdamar et al., 1986).

Длиннолатентные слуховые вызванные потенциалы (ДСВП). Наличие электрической реакции на звук (хотя и крайне небольшой амплитуды) еще с конца 30-х годов было замечено в ЭЭГ человека (см. обзор: Davis, 1976), однако минимальная амплитуда этой реакции не позволяла ее выделить для оценки параметров реакции и ее зависимости от физических характеристик звуковых стимулов. Вместе с тем следует отметить, что использование приема, позволяющего накопить и выявить вызванные потенциалы человека на звук, были впервые использованы в середине 50-х годов (Dawson, 1954; Пеймер, 1971). В этих исследованиях использовался принцип когерентного накопления стимулов (подробнее см.: Кожевников, Мещерский, 1963), который лежит в основе выделения всего комплекса вызванных (в том числе и слуховых) потенциалов человека, особенно при регистрации реакций, подвергающихся искажению такими электрическими процессами в мозгу, как электроэнцефалограмма (электрокортико- или электросубкортикограмма).

ДСВП (иногда их называют «потенциалы, вызванные событием» — event related potentials) по времени следуют за ССВП и начинают проявляться через несколько десятков миллисекунд после нанесения раздражения. На рис. 149 представлена типичная форма ДСВП. Особенностью ДСВП является их широкая распространенность по поверхности черепа, хотя максимальная их амплитуда регистрируется на вертексе (отсюда их название «вертексные» потенциалы). Длительность развития комплекса ДСВП примерно 50—250 мс

после нанесения звукового раздражения. У подавляющего большинства испытуемых регистрируются компоненты ДСВП, получившие обозначение P_1 , N_1 , P_2 , N_2 (рис. 149).

Диапазоны значений скрытых периодов указанных компонентов следующие:

P_1	—	40—70 мс
N_1	—	90—110 мс
P_2	—	180—220 мс
N_2	—	более 220 мс

Переходя к рассмотрению предположений о локализации генераторов ДСВП, необходимо указать, что большая (по сравнению с дру-

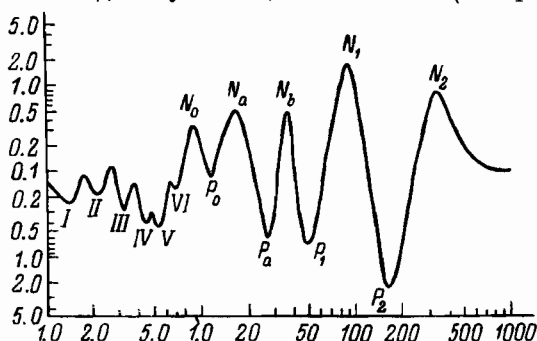


Рис. 149. Характеристика последовательности компонентов в коротколатентных слуховых вызванных потенциалах, среднелатентных слуховых вызванных потенциалах и длиннелатентных слуховых вызванных потенциалах при действии щелчков (по: Picton et al., 1974).

По оси абсцисс — время, мс (логарифмическая шкала); по оси ординат — амплитуда, мкВ (колебания потенциала книзу — положительное, вверх — отрицательное). Римскими цифрами и буквами обозначены отдельные компоненты вызванных потенциалов (см. текст).

гими классами слуховых вызванных потенциалов) амплитуда компонентов (см. рис. 149) уже изначально привела к представлению о том, что генератором ДСВП являются корковые отделы полушарий головного мозга.

Упомянувшееся ранее широкое распространение проявлений ДСВП по поверхности черепа позволило предположить, что они связаны с деятельностью не только слуховой проекционной зоны, но и с обширными «ассоциативными» структурами коры больших полушарий, а также с афферентной активностью подкорковых центров (см. обзоры: Picton et al., 1974; Moore 1983; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Новикова, Рыбалко, 1987). Другой точки зрения, основанной на установленной инверсии полярности ряда компонентов, что может указывать на происхождение ДСВП от слуховой области коры (сильвиевой извилины), придерживаются Воган и Риттер (Vaughan, Ritter, 1970). Однако сторонники «неспецифического», т. е. неслухового, происхождения ДСВП отмечают, что в цитированной выше работе размещение электродов могло сопровождаться инверсией за счет участия неслуховых структур больших полушарий (см. например: Picton et al., 1974).

Последние работы, выполненные в этом направлении, также свидетельствуют о наличии нескольких генераторов, обеспечивающих появление ДСВП. Так, расположение тангенциальных диполей в области супратемпоральной области было продемонстрировано как при регистрации ДСВП (Scherg, Cramon, 1986), так и при исследовании магнитных полей, образуемых при генерации ДСВП (Näätänen, Picton, 1987).

Отдельные компоненты ДСВП, уже упоминавшиеся выше, обнаруживают обычные для вызванных потенциалов зависимости от физических параметров стимула. Так, увеличение интенсивности стимула приводит к увеличению амплитуды отдельных компонентов ДСВП и уменьшению значений их скрытых периодов. При увеличении времени нарастания сигнала уменьшается амплитуда ответов, а увеличение длительности вызывает некоторое возрастание амплитуды и снижение порогов реакции. При увеличении времени нарастания сигнала также увеличиваются значения пиковых скрытых периодов отдельных компонентов ДСВП. Существенным оказывается значение межстимульного интервала для проявления амплитуды ДСВП. Так, сокращение межстимульного интервала приводит к уменьшению амплитуды реакции (рис. 150). По данным Л. А. Новиковой и Н. В. Рыбалко (1987), только при межстимульных интервалах больше 3 с амплитуда компонентов ДСВП приближается к своему максимальному значению.

Имеются также данные, свидетельствующие об определенной частотной зависимости скрытых периодов и амплитуды ДСВП (Beagley, Knight, 1967; Кеванишвили и др., 1974). Так, установлена подверженность ДСВП основным спектральным закономерностям маскировки: при действии маскируемого сигнала с частотой, близкой частоте маскирующего стимула, падение амплитуды значительно больше, чем при маскировке более далеко отстоящим по частоте стимулом (Butler, 1971).

Особое внимание ДСВП привлекли в связи с их изменениями при условиях эксперимента, имеющих отношение к элементам мнестической деятельности. Речь идет о привыкании к стимулу (habituation), об отвлечении от привыкания (dishabituation) и о направленном внимании к стимулу.

Что касается привыкания, то принято различать быстрое (short-term) и медленное (long-term) привыкание. Быстрое привыкание развивается в течение нескольких секунд при ритмическом следовании стимулов. Например, при следовании щелчков с частотой 1 раз в секунду в течение 10 с (т. е. при предъявлении серии из 10 щелчков) и повторении такой серии каждую минуту можно обнаружить, что при усреднении ДСВП на каждый 2-й, 4-й, 6-й и 8-й щелчок в серии наблюдается прогрессирующее от начала к концу действия се-

рии падение амплитуды ДСВП. Другими словами, это падение амплитуды отражает «быстрое» привыкание, которое развивается в течение 10 с (Picton et al., 1974; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985).

Для развития «медленного» привыкания требуется значительно большее время, исчисляемое десятками минут. Вместе с тем привле-

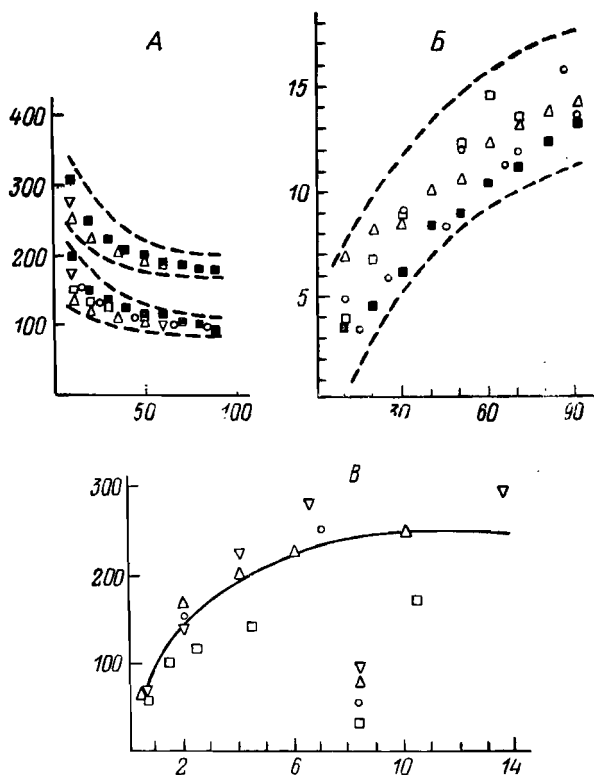


Рис. 150. Влияние интенсивности и межстимульного интервала на скрытый период (А) и амплитуду (Б, В) компонентов N_1 — P_2 длиннотентных слуховых вызванных потенциалов (по: Polich, Starr, 1983).

На А, Б по оси абсцисс — интенсивность, дБ; по оси ординат — скрытый период (А), мс, и амплитуда (Б), мВ. На В по оси абсцисс — межстимульный интервал, с; по оси ординат — амплитуда, отн. ед. Разные значки — разные испытуемые.

чение внимания к звуковым стимулам (предыдущее время стимуляции испытуемый читал книгу) приводит к увеличению амплитуды ответа, тогда как отсутствие этого отвлекающего фактора сохраняет уменьшившуюся амплитуду ДСВП (Picton et al., 1974).

Изложенный выше результат возможности «растормаживания», проявляющегося в амплитуде ДСВП, естественно, позволяет считать вероятным изменения ДСВП и при непосредственном внимании к стимулу. Рядом систематических исследований (см. обзор: Picton et al., 1974) было подробно охарактеризовано это явление.

Следует указать, что еще в работах 60-х годов, выполненных на животных, наблюдали изменение вызванных потенциалов при действии звуковых сигналов в рамках эксперимента по угасанию. При этом остался спорным вопрос об уровне, на котором уже наблюдается уменьшение вызванных потенциалов. Согласно ряду данных, такие изменения происходят в слуховом нерве и кохлеарном ядре. Причиной изменений в этом случае признавалась активация оливо-кохлеарного пути (Альтман, 1960; Marsh, Worden, 1964). Впоследствии возникли возражения по поводу возможности таких изменений в периферических отделах слуховой системы, и даже допускалось отсутствие этих изменений на уровне слуховой области коры животных (Wickelgren, 1968). При этом необходимо отметить, что более поздние вторичные корковые ответы претерпевали значительные изменения при привыкании (Cook et al., 1968). В настоящее время вопрос о механизмах привыкания окончательно не решен, а существующие противоречия могут быть вызваны рядом причин: временем воздействия стимулов, частотой их предъявления и интенсивностью звука.

Особый интерес представляет увеличение амплитуды ДСВП при направленном внимании. Дело в том, что вызванные потенциалы слуховой системы при привлечении внимания к неслуховому стимулу уменьшаются. По ряду обоснованных соображений это уменьшение рассматривалось не как блокирование слухового сенсорного потока у животных, а как десинхронизация афферентной импульсации, сопровождаемая повышением возбудимости слуховой системы (Марусева, 1961). Факт возрастания (а не уменьшения) ДСВП при направленном внимании к звуку может определяться другим, более поздним по времени этапом обработки сенсорной информации о сигнале. Дело в том, что исследованные вызванные потенциалы животных завершались в течение 20—30 мс, в то время как основной компонент, ДСВП человека, который возрастал при внимании (N_1 — P_2), развивается через 80—150 мс после включения звукового сигнала. Кроме того, внимание у испытуемых привлекалось именно к звуковому стимулу, а не к сигналу другой сенсорной модальности, как это имело место в экспериментах на животных (им предъявлялся зрительный стимул).

Один из феноменов, также относящихся к вниманию (этот феномен принято относить к пассивному вниманию), получил название «негативный потенциал рассогласования» (mismatch negativity). Феномен состоит в следующем: если при накоплении отдельных реализаций ДСВП на один и тот же стандартный стимул между отдельными стандартными сигналами появляется стимул, отличающийся от них, то в ответ на этот неподвижный стимул в ДСВП появляется негативность, которая по времени примерно совпадает с компонентом N_2 . При этом амплитуда этой негативности тем больше, чем больше по своим физическим параметрам отличается стимул, вносящий рассогласование (отсюда название феномена). От стандартного стимула, например, появление этой негативности может возникнуть при увеличении или уменьшении на несколько децибеллов стандарт-

ной тональной посылки, вызывающей ДСВП; негативность возникает также при изменении частоты стимула. В недавнем обзоре рассмотрены особенности проявления этой волны (Näätänen, Picton, 1987).

Кроме рассмотренных выше, следует указать еще на ряд колебаний потенциала, которые регистрируются при действии звуковых стимулов. Во-первых, это вызванный звуковой стимуляцией медлен-

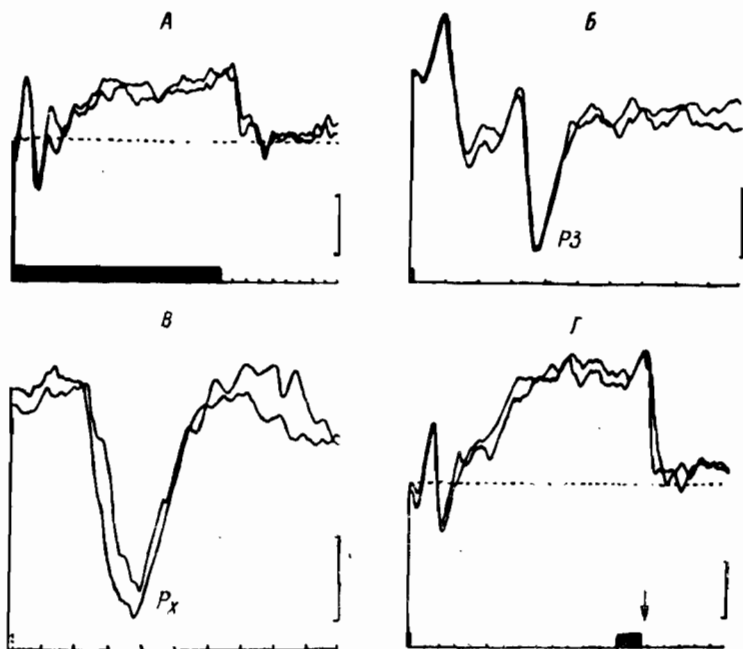


Рис. 151. Медленный сдвиг потенциала (А), волна P_3 (Б), волна P_x (Б), волна «ожидания» (Г) (по: Picton et al., 1974).

По оси абсцисс — время (А — 2,5 с; Б, В — 1 с; Г — 2 с); по оси ординат — амплитуда (калибровка А—Г: 5, 2, 5, 10 мкВ соответственно). Включение звукового стимула с началом оси ординат; его длительность отмечена черной чертой, на Г — вторая черта и стрелка — тон, который выключается двигательной реакцией испытуемого.

ный негативный сдвиг потенциала, возникающий при действии стационарного тона (рис. 151, А), в то время как ДСВП появляется уже при включении звукового сигнала (см.: Cluyes, 1969). Этот сдвиг потенциала подвержен выраженному угасанию. Относительно его происхождения считается, что генератором этой реакции являются корковые области полушарий (см. обзор: Keidel, 1971).

Следующим феноменом, привлекающим к себе внимание в последнее время, является волна P_3 (другое обозначение — P_{300} , принятое по величине скрытого периода реакции), которая возникает после компонента N_2 в ДСВП. Описанная Уолтером (Walter et al., 1964) волна P_3 (рис. 142) проявляется при новых стимулах, при обнаружении каких-либо сигналов в последовательности стимулов, при обна-

ружении сигналов порогового уровня и др. Амплитуда волны P_3 слабо связана параметрами звукового сигнала. Иногда волну P_3 на пропущенный стимул обозначают как P_x (рис. 151, В), тем не менее ее считают идентичной P_3 (см. обзор: Picton et al., 1974).

В заключение отметим еще одно колебание негативного потенциала, также описанное Уолтером (Walter, 1964), которое возникает у человека при ожидании после предупреждающего стимула, какой-либо сенсорной или двигательной задачи. Иногда это колебание называют «волной ожидания» (рис. 151, Г: expectancy wave или cognitive negative variation — CNV сокращенно). Источник происхождения волны ожидания неясен. Предполагается, что волна ожидания отражает подготовительную деятельность мозга (Hillyard, 1973). Необходимо отметить, что и волна P_3 , и волна ожидания возрастают по амплитуде при направленном внимании к стимулу, и тем больше, чем сильнее выражено это внимание.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Н. Ю. Значение двигательной активности для пространственного слуха // Сенсорные системы: Нейрофизиологические и биофизические исследования. Л.: Наука, 1978. С. 62.

Альтман Я. А. Электрофизиологическое исследование различных отделов слуховой системы кошки в условиях длительного ритмического раздражения // Физиол. журн. СССР. 1960. Т. 46, № 5. Р. 526—536.

Альтман Я. А. О соотношении классических центров слухового пути и некоторых «неспецифических» структур мозга в организации слуховой функции животных // Сенсорные системы. Нейрофизиологические и биофизические исследования. Л.: Наука, 1978. С. 3—17.

Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л.: Наука, 1983. 187 с.

Альтман Я. А., Вартамян И. А., Радионова Е. А. Электрические проявления активности путей и центров слуховой системы // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 210—260.

Альтман Я. А., Радионова Е. А. Суммарный синхронизированный ответ кохлеарных ядер на звуковые сигналы, состоящие из двух гармонических компонентов // Физиол. журн. СССР. 1974. Т. 60, № 12. С. 1796—1805.

Альтман Я. А., Радионова Е. А. Суммарные электрические реакции кохлеарных ядер кошки на многокомпонентные звуковые сигналы // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1975. Т. 11, № 5. С. 441—452.

Антонова А. М. Нейронная организация слуховой коры мозга кошки // Арх. анатомии, гистологии, эмбриологии. 1973. Т. 65, № 12. С. 21—32.

Батуев А. С., Куликов Г. А. Введение в физиологию сенсорных систем. М.: Наука, 1983. 246 с.

Бибииков Н. Г. Описание признаков звука нейронами слуховой системы наземных позвоночных. М.: Наука, 1987. 200 с.

Богословская Л. С., Солнцева Г. Н. Слуховая система млекопитающих. М.: Наука, 1979. 239 с.

Вартамян И. А. Возбуждающие и тормозные частотные зоны ответов нейронов задних холмов // Нейрофизиология. 1971. Т. 3. С. 368—376.

Вартамян И. А. Значение тормозного взаимодействия в формировании импульсной реакции центральных слуховых нейронов на звуковой сигнал // Физиол. журнал СССР. 1973. Т. 59. С. 1683—1691.

Вартамян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л.: Наука, 1978. 151 с.

Вартамян И. А. Эволюция слуховой системы у позвоночных животных // Эволюционная физиология. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 426—472.

Вартамян И. А. Основные направления изучения эволюции слуховой системы позвоночных животных — некоторые решенные и нерешенные проблемы //

Развитие научного наследия академика Л. А. Орбели. Л.: Наука, 1982. С. 261—278.

Вартанян И. А., Жарская В. Д. Морфофункциональные основы взаимодействия слуховой системы и неспецифических структур мозга животных // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1985а. Т. 21. С. 470—477.

Вартанян И. А., Жарская В. Д. Слуховые афферентные входы в центральное серое вещество среднего мозга крысы // ДАН СССР. 1985б. Т. 284. С. 1503—1505.

Вартанян И. А., Котеленко Л. М. Особенности реакции нейронов разных отделов слуховой системы на импульсные сигналы // Физиол. журн. СССР. 1976. Т. 62. С. 1786—1793.

Вартанян И. А., Ратникова Г. И. Локализация частот и временная суммация в слуховых центрах среднего мозга // Механизмы слуха. Л.: Наука, 1967. С. 62—76.

Вартанян И. А., Хачуц А. С. Регуляторные механизмы слуховой системы // Системы органов чувств. Морфофункциональные аспекты эволюции. Л.: Наука, 1987. С. 60—80.

Вартанян И. А., Шмигидина Г. Н. Импульсная активность нейронов слуховой зоны коры крыс при действии звуковых сигналов // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1972. Т. 8. С. 67—77.

Васильев А. Г. Слуховая эхолокационная система летучих мышей. Л.: Изд-во ЛГУ. 1983. 205 с.

Галазюк А. В., Волков И. О. Частотно-топическая организация дорсокаудальной зоны слуховой области АП коры мозга кошки // Нейрофизиология. 1988. Т. 20. С. 220—227.

Гершуни Г. В. Механизмы деятельности органа слуха и некоторых других рецепторов в свете современных электрофизиологических исследований // Успехи соврем. биологии. 1940. Т. 13, № 1. С. 1—40.

Гершуни Г. В., Я. А. Альтман, И. А. Вартанян, А. М. Марусева, Е. А. Радионова, Г. И. Ратникова. О функциональной классификации нейронов слухового отдела четверохолмия кошки по временным характеристикам // Нейрофизиология. 1969. Т. 1. С. 137—146.

(Гершуни Г. В., Вартанян И. А.) Gersuni G. V., Vartanian I. A. Time depended features of adequate sound stimuli and the functional organization of central auditory neurons // Basic Mechanisms in Hearing. New York; London: Plenum Press, 1973. P. 623—673.

Ионтов А. С., Отеллин В. А., Гранстрем Э. Э., Макаров Ф. И. Очерки по морфологии связей центральной нервной системы. Л.: Наука, 1972. 119 с.
(Кеванишвили З. Ш., Шпехт Х. фон, Кажда О. А.) Kevanishvili Z. Sh., Specht H. von, Kajaia O. A. Amplitude and latency studies of the human show auditory evoked responses to tones of different frequencies // Minerva Otol. 1974. Vol. 24. P. 230—243.

Кожевников В. А., Мещерский Р. М. Современные методы анализа электроэнцефалограммы. М.: Медгиз, 1963. 327 с.

Константинов А. И., Мовчан В. Н. Звуки в жизни зверей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 303 с.

Котеленко Л. М. Некоторые способы оценки структуры следовых реакций нейронов внутреннего коленчатого тела // Физиол. журн. СССР. 1985. Т. 71. С. 1531—1539.

Лян Чжи-ань, Радионова Е. А. Количественные характеристики маскировки щелчка шумом в периферическом отделе звукового анализатора кошки // Физиол. журн. СССР. 1960. Т. 46, № 12. С. 1439—1446.

Марусева А. М. Электрофизиологическое выражение изменений функции слуховой системы при осуществлении ориентировочной реакции // Физиол. журн. СССР. 1961. Т. 67, № 5. С. 542—550.

Новикова Л. А., Рыбалко Н. В. Нейросенсорные нарушения слуха у детей (электрофизиологическое исследование). М.: Педагогика, 1987. 127 с.

Пеймер И. А. Временное и пространственное распределение поля вызванных потенциалов и процессы переработки информации в мозгу человека // Механизмы вызванных потенциалов мозга. Л.: Наука, 1971. С. 21—28.

Радионова Е. А. Функциональная характеристика нейронов кохлеарных ядер и слуховая функция. Л.: Наука, 1971. 196 с.

Радионова Е. А. Отражение периодической структуры сложных звуковых сигналов в суммарной активности нейронов заднего холма кошки // Физиол. журн. СССР. 1981. Т. 67, № 11. С. 1628—1635.

Радионова Е. А. Нейрофизиологические проявления монауральной фазовой чувствительности слуховой системы // Сенсорные системы. Слух. Л.: Наука, 1982. С. 72—86.

Радионова Е. А. Анализ звуковых сигналов в слуховой системе. Нейрофизиологические механизмы. Л.: Наука, 1987. 272 с.

(Радионова Е. А., Вартанян И. А.) Radionova E. A., Vartanian I. A. Comparative description of some characteristics of the neuronal activity of different levels of the auditory system // J. Audit. Res. 1971. Vol. 11. P. 195—217.

Радионова Е. А., Попов А. В. Электрофизиологическое исследование нейронов кохлеарного ядра кошки // Физиол. журн. СССР. 1965. Т. 51, № 4. С. 441—448.

Ратникова Г. И. Строение путей и центров слуховой системы // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. С. 192—209.

Росси Д. Ф., Цанкетти А. Ретикулярная формация ствола мозга. М.: Изд-во иностранной литературы, 1960. 263 с.

Сентаготая Я., Арбиб М. Концептуальные модели нервной системы. М.: Мир, 1976. 198 с.

Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы. Киев: Наукова думка, 1977. 216 с.

Серков Ф. Н. Корковые торможения. Киев: Наукова думка, 1986. 246 с.

Серков Ф. Н., Волков И. О. Внутриклеточные реакции нейронов первой слуховой области коры мозга кошки на тоны разной частоты и электрическое раздражение нервных волокон спирального ганглия // Нейрофизиология. 1984а. Т. 16. С. 123—131.

Серков Ф. Н., Волков И. О. Характеристики постстимульного и латерального торможений в нейронах первой слуховой области коры кошки // Нейрофизиология. 1984б. Т. 16. С. 194—200.

Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса. Киев: Наукова думка, 1980. 258 с.

Серков Ф. Н., Шелест И. И. Связи второй слуховой коры с медиальным коленчатым телом и первой слуховой зоной // Нейрофизиология. 1975. Т. 7. С. 572—580.

Хачунц А. С. Электрофизиологическая характеристика представительства слуховой и соматосенсорной систем в среднем мозге черепах // Нейрофизиология. 1982. Т. 14. С. 260—269.

Хечинашвили С. Н., Кеванишвили З. Ш. Слуховые вызванные потенциалы человека. Тбилиси: Сабчота Сакартвело, 1985. 365 с.

Чистович Л. А. Феномены «обострения» и «двухтонового подавления» в периферической части слуховой системы // Анализ сигналов на периферии слуховой системы. Л.: Наука, 1981. С. 100—134.

Чистович Л. А., Бару А. В. Представление об обработке информации центральными отделами слуховой системы // Электродное протезирование слуха. Л.: Наука, 1984. С. 53—80.

Abeles M., Goldstein M. H. Functional architecture in cat primary auditory cortex: columnar organization and organization according to depth // J. Neurophysiol. 1970. Vol. 33. P. 172—187.

Adams J. C. Ascending projections to the inferior colliculus // J. Comp. Neurol. 1979. Vol. 183. P. 519—528.

Ades H. W. A secondary acoustic area in the cerebral cortex of the cat // J. Neurophysiol. 1943. Vol. 6. P. 59—63.

Aitkin L. M. Medial geniculate body of the cat: Responses to tonal stimuli of neurons in medial division // J. Neurophysiol. 1973. Vol. 36. P. 275—283.

Aitkin L. M. Tonotopic organization at higher levels of the auditory pathway // Neurophysiology. Baltimore MD: University Park, 1976. Vol. 10. P. 249—279.

- Aitkin L. M., Anderson D. J., Brugge J. F. Tonotopic organization and discharge characteristics of single neurons in nuclei of the lateral lemniscus of the cat // *J. Neurophysiol.* 1970. Vol. 33, N 3. P. 421—440.
- Aitkin L. M., Brain S. M. Medial geniculate body unit responses in the awake cat // *J. Neurophysiol.* 1973. Vol. 37. P. 512—521.
- Aitkin L. M., Calford M. B., Kenyon C. E., Webster W. R. Some facets of the organization of the principal division of the cat medial geniculate body // *Neuronal mechanisms of hearing*. New York: Plenum Press, 1981a. P. 163—181.
- Aitkin L. M., Dickhaus H., Schult W., Zimmerman M. External nucleus of inferior colliculus: Auditory and spinal somatosensory afferents and their interactions // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41. P. 837—847.
- Aitkin L. M., Dunlop C. W. Interplay of excitation and inhibition in the cat medial geniculate body // *J. Neurophysiol.* 1968. Vol. 31. P. 44—61.
- Aitkin L. M., Fryman S., Blake D. W., Webster W. R. Responses of neurons in the rabbit inferior colliculus I Frequency specificity and topographic arrangement // *Brain Res.* 1972. Vol. 47. P. 77—90.
- Aitkin L. M., Irvine D. R. F., Webster W. R. Central neural mechanisms of hearing // *Handbook of physiology. The nervous system*. Bethesda, Maryland: Amer. Physiol. Soc., 1984. Vol. 3/2. P. 676—737.
- Aitkin L. M., Kenyon C. E., Philpott P. The representation of the auditory and somatosensory systems in the external nucleus of the cat inferior colliculus // *J. Comp. Neurol.* 1981b. Vol. 196. P. 25—40.
- Aitkin L. M., Webster W. R. Tonotonic organization in the medial geniculate body of the cat // *Brain Res.* 1971. Vol. 26. P. 402—405.
- Aitkin L. M., Webster W. R. Medial geniculate body of the cat: organization and responses to tonal stimuli of neurons in ventral division // *J. Neurophysiol.* 1972. Vol. 35. P. 365—380.
- Allon N., Yeshurin J., Wollberg L. Responses of single cells in the medial geniculate body of awake squirrel monkeys // *Exp. Brain Res.* 1981. Vol. 41. P. 222—232.
- Anderson D. J., Rose J. E., Hind J. E., Brugge J. F. Temporal position of discharges in single auditory nerve fibers within the cycle of a sine-wave stimulus: frequency and intensity effects // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 49, N 4 (part 2). P. 1131—1139.
- Beagley H. A., Knight J. J. Changes in auditory evoked response with intensity // *J. Laryngol. Otol.* 1967. Vol. 81, N 9. P. 861—873.
- Békésy G. von. Experiments in hearing. New York etc.: McGraw-Hill, 1960. 745 p.
- Blum P. S., Abracham L. D., Gilman S. Vestibular, auditory and somatic input to the posterior thalamus of the cat // *Exp. Brain Res.* 1979. Vol. 34. P. 1—10.
- Borg E. Regulation of middle ear sound transmission in the non-anaesthetized rabbit // *Acta Physiol. Scand.* 1971. Vol. 80. P. 175—190.
- Borg E. Acoustic middle ear reflexes as a sensory control system // *Acta Otolaryngol.* 1972. Vol. 74. Suppl. 304. P. 1—153.
- Borg E. On the neuronal organization of the acoustic middle ear reflex: A physiological and anatomical study // *Brain Res.* 1973. Vol. 49. P. 101—123.
- Borg E., Zakrisson J. E. Stapedius reflex and speech features // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54, N 2. P. 525—527.
- Borg E., Zakrisson J. E. The stapedius muscle and speech perception // *Sound reception in mammals: Symp. Zool. soc. of London. London etc., 1975. N 37. P. 51—68.*
- Botez M. I., Barbeau S. Role of subcortical structures and particularly of the thalamus in mechanisms of speech and language // *Intern. J. Neurol.* 1971. Vol. 8. P. 300—320.
- Boudreau J. C., Tsuchitani C. Cat superior olive S-segment cell discharge to tonal stimulation // *Contrib. Sensory Physiol.* 1970. Vol. 4, N 2. P. 143—213.
- Bourk T. R. Electrical responses of neural units in the anteroventral cochlear nucleus of the cat. Cambridge: Massachusetts Inst. of Technol., 1976. PhD thesis.
- Bourk T. R., Mielcarz J. P., Nossis B. E. Tonotopic organization of the anteroventral cochlear nucleus of the cat // *Hear. Res.* 1981. Vol. 4, N 3—4. P. 215—241.

- Brawer J. R., Morest D. K., Kane E. C. The neuronal architecture of the cochlear nucleus of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1974. Vol. 155, N 3. P. 251—299.
- Bremer F., Dow R. S. The cerebral acoustic area of the cat. A combined oscillographic and cytoarchitectonic study // *J. Neurophysiol.* 1938. Vol. 2. P. 308—318.
- Brown J. C., Howlett B. The olivocochlear tract in the rat and its bearing on the homologies of some constituent cell groups of the mammalian superior olivary complex: A theocholine study // *Acta Anat.* 1972. Vol. 83. P. 505—526.
- Brugge J. F., Anderson D. J., Altkin L. M. Responses of neurons in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of cat to binaural tonal stimulation // *J. Neurophysiol.* 1970. Vol. 33, N 3. P. 441—458.
- Buchwald J. S. Generators // Bases of auditory brain-stem evoked responses. New York: Grune a. Stratton, 1983. P. 157—195.
- Buchwald J. S., Huang C. M. Far-field acoustic response: Origins in the cat // *Science*. 1975. Vol. 189. P. 382—384.
- Buge A., Escourolle R., Rancurel G., Poisson M. Mutisme akinetique et remolissement biculaire: 3 observations anatomo-cliniques // *Rev. Neurol.* 1975. Vol. 131. P. 121—137.
- Butler R. A. The effects of simultaneous presentation of different frequencies on the «V» potential // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 50, N 1. P. 119—120.
- Cajal R. S. Histologie de system nerveu de l'homme et des vertebres. Paris: Instituto Ramon y Cajal, 1952. Vol. 1. P. 774—838.
- Calford M. B. The parcellation of the medial geniculate body of the cat defined by the auditory response properties of single units // *J. Neurosci.* 1983. Vol. 3. P. 2350—2364.
- Calford M. B., Webster W. R. The auditory representation within the principal division of the cat medial geniculate body an electrophysiological study // *J. Neurophysiol.* 1981. Vol. 45. P. 1013—1028.
- Campbell A. W. Histological studies on the localization of Cerebral function. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1905. 360 p.
- Carmel P. W., Starr A. Acoustic and nonacoustic factors modifying middle ear activity in waking cats // *J. Neurophysiol.* 1963. Vol. 26. P. 598—616.
- Casseday J. H., Diamond I. T., Harting J. K. Auditory pathways to the cortex in Tupaia glis // *J. Comp. Neurol.* 1976. Vol. 166. P. 303—340.
- Celesia G. G. Organization of auditory cortical areas in man // *Brain*. 1976. Vol. 99, N 3. P. 403—414.
- Chang H. T., Wu C. P. Unit responses to sound stimulation and an inhibitory mechanism in nucleus corpus trapezoideum // *Sci. Sinica*. 1964. Vol. 13, N 6. P. 937—957.
- Clark G. M., Dunlop C. W. Post-stimulus time response patterns in the nuclei of the cat superior olivary complex // *Exp. Neurol.* 1969. Vol. 23. P. 226—230.
- Clopton B. M., Winfield J. A. Tonotopic organization in the inferior colliculus of the rat // *Brain Res.* 1973. Vol. 56. P. 355—358.
- Clopton B. M., Winfield J. A., Flammino F. J. Tonotopic organization: review and analysis // *Brain Res.* 1974. Vol. 76. P. 1—20.
- Clynes M. Dynamics of vertex evoked potentials: the R-M brain function // Average evoked potentials-methods, results and evaluations. Washington: D. C. NASA, 1969. P. 363—374.
- Colonnier M. The tangential organization of the visul cortex // *J. Anat. London*. 1964. Vol. 98. P. 327—344.
- Comis S. D., Whitfield I. C. Centrifugal excitation and inhibition in the cochlear nucleus // *J. Physiol.* 1967. Vol. 188. P. 34—35.
- Comis S. D., Whitfield I. C. Influence of centrifugal pathways on unit activity in the cochlear nucleus // *J. Neurophysiol.* 1968. Vol. 31. P. 62—68.
- Cook J. D., Ellinwood E. H., Wilson W. P. Auditory habituation at primary cortex as a function of stimulus rate // *Exp. Neurol.* 1968. Vol. 21, N 2. P. 167—175.
- Davis H. Principles of electric response audiometry // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1976. Vol. 28, N 1. P. 1—96.
- Davis H. The development of auditory neurophysiology // *Found Sensory Sci.* Berlin. 1984. P. 25—64.

Dawson G. D. A summation technique for the detection of small evoked potentials // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1954. Vol. 6, N 1. P. 65—84.

Desmedt J. E. Neurophysiological mechanisms controlling acoustic input // *Neural mechanisms of auditory and vestibular systems.* New York, 1960. P. 341—380.

Desmedt J. E. Auditory-evoked potentials from cochlea to cortex as influenced by activation of the efferent olivo-cochlear bundle // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1962. Vol. 34. P. 1478—1496.

Desmedt J. E., La Grutta V. Function of the uncrossed efferent olivocochlear fibres olivocochlear fibres in the cat // *Nature.* 1963. Vol. 200. P. 472—474.

Desmedt J. E., Monaco P. Mode of action of the efferent olivocochlear bundle on the inner ear // *Nature.* 1961. Vol. 192. P. 1263—1265.

Diamond I. T., Jones E. G., Powell T. P. S. The projection of the auditory cortex upon the diencephalon and brain stem in the cat // *Brain Res.* 1969. Vol. 15. P. 305—340.

Djupestrand G., Flottorp G., Sunby A., Szalay M. A comparison between middle ear muscle reflex thresholds for bone- and air-conducted pure tones // *Acta Otolaryngol.* 1973. Vol. 75. P. 178—183.

Dobie R. A., Norton S. J. Binaural interaction in human auditory evoked potentials // *EEG Clin Neurophysiol.* 1980. Vol. 49, N 3—4. P. 303—313.

Druga R., Syka J. Neurocortical projections to the inferior colliculus in the cat // *J. Physiol. Bohemosl.* 1984. Vol. 33. P. 251—253.

Eccles J. C. Inhibitory controls on the flow of sensory information in the nervous system // *Formation processing in the nervous system.* Amsterdam: Acad. Press, 1964. Vol. 3. P. 17—24.

Eggermont J. J. Electrocochleography // *Handbook of sensory physiology.* Berlin: Springer-Verlag, 1976. Vol. 5/3. P. 625—706.

Eggermont J. J., Odenthal D. W., Schmidt P. H., Spoor A. Electrocochleography. Basic principles and clinical application // *Acta Otolaryngol.* 1974. Suppl. 316. 84 p.

Erwin R. J., Buchwald J. S. Midlatency auditory evoked responses: differential recovery cycle characteristics // *EEG Clin Neurophysiol.* 1986. Vol. 64, N 5. P. 417—423.

Etholm B. Inhibitory processes in the medial geniculate body // *Acta Otolaryngol.* 1975. Vol. 80. P. 323—334.

Evans E. F. The frequency response and other properties of single fibres in the guinea pig cochlear nerve // *J. Physiol. (London).* 1972. Vol. 226. P. 263—287.

Evans E. F. Cochlear nerve and cochlear nucleus // *Handbook of sensory physiology.* Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 1—108.

Evans E. F., Nelson P. G. The responses of single neurones in the cochlear nucleus of the cat as a function of their location and the anaesthetic state // *Exp. Brain Res.* 1973a. Vol. 17, N 4. P. 402—427.

Evans E. F., Nelson P. G. On the functional relationship between the dorsal and ventral divisions of the cochlear nucleus of the cat // *Exp. Brain Res.* 1973b. Vol. 17, N 4. P. 428—442.

Fallon J. M., Nenevento L. A., Lol P. R. Frequency-dependent inhibition to tones in neurons of cat insular cortex (AIV) // *Brain Res.* 1978. Vol. 145. P. 161—167.

Faye-Lund H. Projection from the inferior colliculus to the superior olivary complex in the albino rat // *Anat. Embriol.* 1986. Vol. 175. P. 35—52.

Faye-Lund H., Osen K. K. Anatomy of the inferior colliculus in rat // *Anat. Embryol.* 1985. Vol. 171. P. 1—20.

Fex J. Augmentation of cochlear microphonic by stimulation of efferent fibres to the cochlea // *Acta Otolaryngol.* 1959. Vol. 50. P. 540—541.

Fex J. Auditory activity in centrifugal and centripetal cochlear fibres in cats // *Acta Physiol Scand.* 1962. Vol. 55. Suppl. 189. P. 5—68.

Fex J. Auditory activity in crossed centrifugal cochlear fibres in cat: A study of a feedback system II // *Acta Physiol. Scand.* 1965. Vol. 64. P. 43—57.

Fex J. Efferent inhibition in the cochlea related to hair-cell dc activity:

Study of postsynaptic activity of the crossed olivocochlear fibres in the cat // J. Acoust. Soc. Amer. 1967. Vol. 47. P. 666—675.

Fex J. Efferent inhibition in the cochlea by the olivocochlear bundle // Hearing mechanisms in vertebrates. Ciba found symp. London, 1968. P. 169—186.

FitzPatrick K. A. Cellular architecture and topographic organization of the inferior colliculus of the squirrel monkey // J. Comp. Neurol. 1975. Vol. 177. P. 537—556.

Fletcher H. Speech and hearing in communication. New York: Acad. Press, 1953. 441 p.

Gacek R. R., Rasmussen G. L. Fiber analysis of the statoacoustic nerve of guinea pig, cat and monkey // Anat. Res. 1961. Vol. 139. P. 455—463.

Galambos R., Davis H. The response of single auditory nerve fibres to acoustic stimulation // J. Neurophysiol. 1943. Vol. 6, N 1. P. 39—57.

Galambos R. Suppression of auditory nerve activity by stimulation of efferent fibres to cochlea // J. Neurophysiol. 1956. Vol. 19. P. 424—437.

Geisler C. D., Frishkopf L. S., Rosenblith W. A. Extracranial responses to acoustic clicks in man // Science. 1958. Vol. 128, N 3333. P. 1210—1211.

Geniec P., Morest D. K. The neuronal architecture of the human posterior colliculus // Acta Otolaryngol. 1971. Suppl. Vol. 295. P. 1—33.

Glass I., Wollberg L. Liability in the responses of cells in the auditory cortex of squirrel monkey to species-specific vocalization // Exp. Brain Res. 1979. Vol. 34. P. 489—498.

Goff G., Matsumiya Y., Allison T., Goff W. R. The scalp topography of human somatosensory and auditory evoked potentials // EEG Neurophysiol. 1977. Vol. 42, N 1. P. 57—76.

Goldberg J. M. Physiological studies of auditory nuclei of the pons // Handbook of sensory physiology. New York: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 109—144.

Goldberg J. M., Brown P. B. Functional organization of the dog superior olivary complex: an anatomical and electrophysiological study // J. Neurophysiol. 1968. Vol. 31, N 4. P. 639—656.

Goldberg J. M., Brownell W. E. Discharge characteristics of neurons in anteroventral and dorsal cochlear nuclei of cat // Brain Res. 1973. Vol. 64, N 1. P. 35—54.

Goldstein J. L., Kiang N. J. S. Neural correlates of the aural combination tone $2f_1 - f_2$ // Proc. IEEE. 1968. Vol. 56, N 6. P. 981—992.

Goldstein M. H., Jr., Abeles M., Daly R. L., McIntoch J. Functional architecture in cat primary auditory cortex: tonotopic auditory cortex: tonotopic organization // J. Neurophysiol. 1970. Vol. 33. P. 188—197.

Goldstein M. H., Knight P. L. Comparative organization of mammalian auditory cortex // Comparative studies of hearing in vertebrates. New York etc: Springer-Verlag, 1980. P. 375—398.

Greenwood D. D., Maruyama N. Excitatory and inhibitory response areas of auditory neurons in the cochlear nucleus // J. Neurophysiol. 1965. Vol. 28, N 5. P. 863—892.

Greutzfeld O. D., Hellweg F. C., Schreiner C. Thalamocortical transformation of responses to complex auditory stimuli // Exp. Brain Res. 1980. Vol. 39. P. 87—104.

Guinan J. J., Jr., Guinan S. S., Norris B. E. Single auditory units in the superior olivary complex. I. Responses to sound and classifications based on physiological properties // Int. J. Neurosci. 1972a. Vol. 4, N 2. P. 101—120.

Guinan J. J., Nokkiss B. E., Guinan S. S. Single auditory units in the superior olivary complex. II. Locations of unit categories and tonotopic organization // Int. J. Neurosci. 1972b. Vol. 4, N 3. P. 147—168.

Guinan J. J., Warr W. B., Norris B. E. Tonographic organization of the olivocochlear projections from the lateral and medial zones of the superior olivary complex // J. Comp. Neurol. 1984. Vol. 226. P. 21—27.

Hari R., Koila K., Katila T., Tuomisto T., Varpula T. Interstimulus interval dependence of the auditory vertex response and its magnetic counterpart: implication for their neural generation // EEG Clin. Neurophysiol. 1982. Vol. 54, N 5. P. 561—569.

- Harnischfeger G. Single unit study in the inferior colliculus of the house mouse (*Mus musculus*) // *Neurosci. Lett.* 1978. Vol. 9. P. 279—284.
- Harrison J. M., Howe M. E. Anatomy of the afferent auditory nervous system of mammals // *Handbook of sensory physiology. Auditory system.* Berlin: Springer-Verlag, 1974. Vol. 5/1. P. 283—336.
- Harrison J. M., Irving R. The anterior ventral cochlear nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1965. Vol. 124. P. 15—42.
- Hast M. H., Fischer J. M., Wetzel A. B., Thompson V. E. Cortical motor representation of the laryngeal muscles in *Macaca mulatta* // *Brain Res.* 1974. Vol. 73. P. 229—240.
- Heath C. J., Jones E. G. The anatomical organization of the suprasylvian gyrus of the cat // *Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch.* 1971. Vol. 45. P. 1—64.
- Henkel C. K., Edwards S. B. The superior colliculus control of pinna movements in the cat: possible anatomical connections // *J. Comp. Neurol.* 1978. Vol. 182. P. 763—776.
- Henson O. W., Jr. The activity and function of the middle ear muscles in echolocating bats // *J. Physiol.* 1965. Vol. 180. P. 871—887.
- Hernandez-Peon R. Reticular mechanisms of sensory control: Sensory communication. New York: Acad. Press, 1961. 234 p.
- Hillyard S. A. The CNS and human behaviour // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1973. Suppl. 33. P. 161—171.
- Hind J. E., Anderson D. J., Brugge J. F., Rose J. E. Coding of information pertaining to paired low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey // *J. Neurophysiol.* 1967. Vol. 30, N 4. P. 794—816.
- Horner K., Ribaupierre Y. de, Ribaupierre F. de. Neural correlates of cubic difference tones in the medial geniculate body of the cat // *Hear. Res.* 1983. Vol. 11. P. 343—357.
- Huang C. C., Lindsley D. B. Polysensory responses and sensory interaction in pulvinar and related postero-lateral thalamic nuclei in cat // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1973. Vol. 34. P. 265—280.
- Imig T. J., Reale R. A. Patterns of cortico-cortical connections related to tonotopic maps in cat auditory cortex // *J. Comp. Neurol.* 1980. Vol. 192. P. 293—332.
- Irvine D. R. F. Acoustic input to neurons in feline red nucleus // *Brain Res.* 1980. Vol. 200. P. 169—173.
- Irvine D. R. F., Phillips D. P. Polysensory «association» areas of the cerebral cortex: organization of acoustic input in the cat // *Cortical Sensory organization. Multiple auditory areas.* Clifton: Humana, 1982. Vol. 3. P. 111—156.
- Ishii D., Balogh K. Distributions of the efferent nerve endings in the organ of Corti // *Acta Otolaryngol.* 1968. Vol. 66. P. 282—288.
- Itoh K., Kaneno T., Kudo M., Mizuno N. The intercollicular region in the cat: a possible relay in the parallel somatosensory pathway from the dorsal column nuclei to the posterior complex of the thalamus // *Brain Res.* 1984. Vol. 308. P. 166—171.
- Iurato S., Bari M. D. Efferent innervation of the cochlea // *Handbook of sensory physiology. Auditory system.* Berlin; New York: Acad. Press, 1974. P. 261—283.
- Iurato S., Luciano L., Pannese E., Reale E. Histochemical localization of acetylcholinesterase (AChE) activity in the inner ear // *Acta Otolaryngol.* 1971. Vol. 73, Suppl. 275. P. 5—50.
- Iurato S., Smith C. A., Eldredge D. H., Henderson D. Electron microscopic observations and cochlear potentials after section of the crossed olivocochlear tract in the chinchilla // *Electron microscopy.* Roma, 1968. Vol. 2. P. 561—562.
- Jones D. R., Casseday J. H. Projections of auditory nerve in the cat as seen by anterograde transport methods // *Neurosci. Lett.* 1979. Vol. 4, N 9. P. 1299—1313.
- Jones E. G., Rockel A. J. The synaptic organization in the medial geniculate body of afferent fibres ascending from the inferior colliculus // *Z. Zellforsch.* 1971. Bd 113. S. 44—66.
- Jürgens U. On the elicibility of vocalization from the cortical larynx area // *Brain Res.* 1974. Vol. 81. P. 564—566.

Jürgens U. Projections from the cortical larynx area in the squirrel monkey // *Exp. Brain. Res.* 1976. Vol. 25. P. 401—411.

Jürgens U., Müller-Preuss P. Convergent projections of different limbic vocalization areas in the squirrel monkey // *Exp. Brain Res.* 1977. Vol. 29. P. 75—83.

Jürgens U., Ploog D. Zur Evolution der Stimme // *Arch. Psychiatr. Nervenkrht.* 1976. Vol. 222. P. 117—237.

Jürgens U., Pratt R. Role of the periaqueductal gray in vocal expression of emotion // *Brain Res.* 1979a. Vol. 167. P. 367—378.

Jürgens U., Pratt R. The singular vocalization pathway in the squirrel monkey // *Exp. Brain Res.* 1979b. Vol. 34. P. 499—510.

Kane E. C. Octopus cells in the cochlear nucleus of the cat: heterotypic synapses upon gomeotypic neurons // *Int. J. Neurosci.* 1973. Vol. 5, N 4. P. 251—279.

Kane E. C. Patterns of degeneration in the caudal cochlear nucleus of the cat after cochlear ablation // *Anat. Res.* 1974a. Vol. 179, N 1. P. 67—91.

Kane E. C. Synaptic organization in the dorsal cochlear nucleus of the cat: a light and electron microscopic study // *J. Comp. Neurol.* 1974b. Vol. 155, N 3. P. 301—329.

Katsuki Y., Watanabe T., Maruyama N. Activity of auditory neurons in upper levels of brain of cat // *J. Neurophysiol.* 1959. Vol. 22. P. 343—359.

Keidel W. D. What do we know about the human cortical evoked potential after all? // *Arch. klin. exp. Ohr. Nas. Kehlk. Heilk.* 1971. Vol. 198, N 1. P. 9—37.

Kiang N. Y. S. Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve. Cambridge; Massachusetts: MIT Press, 1965. 154 p.

Kiang N. Y. S. A survey of recent developments in the study of auditory physiology // *Ann. Otol. Rhinol. Laringol.* 1968. Vol. 77. P. 656—676.

Kiang N. Y. S. Peripheral neural processing of auditory information // *Handbook of Physiology. Section I. The Nervous System. Vol. III. Sensory Processes.* Bethesda, Maryland: Amer. Physiol. Soc., 1984. Pt 2. P. 639—674.

Kim D. O., Molnar C. E., Matthews J. W. Cochlear mechanics: nonlinear behaviour in two-tone responses as reflected in cochlear nerve-fiber responses and in ear-canal sound pressure // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 67, N 5. P. 1704—1721.

Kingsley R. E., Barnes C. D. Olivo-cochlear inhibition during physostigmine induced activity in the pontine reticular formation in the decerebrate cat // *Exp. Neurol.* 1973. Vol. 40. P. 43—51.

Klinke R., Galley N. Efferent innervation of vestibular and auditory receptor // *Physiol. Rev.* 1974. Vol. 54. P. 316—357.

Knight P. L. Representation of the cochlea within the anterior auditory field (AAF) of the cat // *Brain Res.* 1977. Vol. 130. P. 447—467.

Koerber K. C., Pfeiffer R. R., Warr W. B., Kiang N. J. S. Spontaneous spike discharges from single units in the cochlear nucleus after destruction of the cochlea // *Exp. Neurol.* 1966. Vol. 16, N 2. P. 119—130.

Konishi T., Slepian J. Effects of the electrical stimulation of the crossed olivocochlear bundle on cochlear potentials recorded with intracochlear electrodes in quinea pigs // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 49. P. 1762—1769.

Kornmüller A. E. Die bioelektrischen Erscheinungen der Hirnrindfelder. Leipzig: G. Thieme, 1937. S. 188.

Kryter K. D. The effects of noise on man. New York; London: Acad. Press, 1970. 271 p.

Kudo M., Itoh K., Kawamura S., Mizuno N. Direct projections to the pretectum and the midbrain reticular formation from auditory relay nuclei in the lower brainstem of the cat // *Brain Res.* 1983. Vol. 288. P. 13—19.

Kudo M., Niimi K. Ascending projections of the inferior colliculus in the cat: an autoradiographic study // *J. Comp. Neurol.* 1980. Vol. 191. P. 545—556.

Lawrence M. Inner ear physiology // *Otolaryngology.* 1973. P. 275—298.

Le Moal M., Olds M. E. Peripheral auditory input to the midbrain limbic area and related structures // *Brain Res.* 1979a. Vol. 167, N 1. P. 1—17.

Le Moal M., Olds M. E. Unit responses to auditory input in the dorsal and medial raphe nuclei of the rat // *Physiol. Behav.* 1979b. Vol. 22. P. 11—15.

- Levine R. A. Phase locking in response of single neuron in cat cochlear nucleus to low-frequency tonal stimuli // *J. Neurophysiol.* 1971. Vol. 34, N 3. P. 467—483.
- Licklider J. C. R., Miller G. A. Perception of speech // *Handbook of experimental psychology*. New York, 1951. P. 1040—1074.
- Lorente de No R. Anatomy of the eighth nerve. III. General plan of structure of the primary cochlear nuclei // *Laryngoscope*. 1933. Vol. 43, N 2. P. 237—350.
- Lorente de No R. The cerebral cortex: architecture, intracortical connections, motor projections // *Physiology of the nervous system*. New York: Oxford Univ. Press, 1949. P. 288—330.
- Madell J. R., Goldstein R. Relation between loudness and the amplitude of the early components of the average electroencephalic response // *J. Speech Hear. Res.* 1972. Vol. 15, N 1. P. 134—141.
- Majorossy K., Kiss A. Specific patterns of neuron arrangement and of synaptic architecture in the medial geniculate body // *Exp. Brain Res.* 1976a. Vol. 26. P. 1—17.
- Majorossy K., Kiss A. Types of interneurons and their participation in the neuronal network of the medial geniculate body // *Exp. Brain Res.* 1976b. Vol. 26. P. 19—37.
- Majorossy K., Rethelyi M. Synaptic architecture in the medial geniculate body (ventral division) // *Exp. Brain Res.* 1968. Vol. 16. P. 306—323.
- Manley J. A., Muller-Peuss P. Response variability in the mammalian auditory cortex: an objection to feature detection? // *Fed. Proc.* 1978. Vol. 37. P. 2355—2359.
- Marsh J. T., Worden F. G. Auditory potentials during acoustic habituation: cochlear nucleus, cerebellum and auditory cortex // *EEG Clin Neurophysiol.* 1964. Vol. 17, N 6. P. 685—692.
- Massion J. The mammalian red nucleus // *Physiol. Rev.* 1967. Vol. 47. P. 383—435.
- McFarland W. H., Vivion M. C., Wolf K. E. et al. Reexamination of effects of stimulus rate and number on the middle components of the averaged electroencephalic response // *Audiology*. 1975. Vol. 14, N 5—6. P. 456—465.
- Mendelson J. R., Cynander M. S. Sensitivity of cat primary cortex (AI) neurons to the direction and rate of frequency modulation // *Brain Res.* 1985. Vol. 327. P. 331—335.
- Merzenich M. M., Andersen R. A., Middlebrooks J. H. Functional and topographic organization of the auditory cortex // *Hearing Mechanisms and Speech*. *Exp. Brain Res. Suppl. Ser. 2*. Berlin: Springer-Verlag, 1979. P. 61—75.
- Merzenich M. M., Kaas J. Principles of organization of sensory-perceptual system in mammals // *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*. New York: Acad. Press, 1980. Vol. 9. P. 1—42.
- Merzenich M. M., Knight P. L., Roth G. L. Representation of cochlea within primary auditory cortex in the cat // *J. Neurophysiol.* 1975. Vol. 38. P. 231—249.
- Merzenich M. M., Ried M. D. Representation of the cochlea within the inferior colliculus of the cat // *Brain Res.* 1974. Vol. 77. P. 397—415.
- Møller A. R. Middle ear // *Foundations of modern auditory theory*. New York: London, 1970. Vol. 2. P. 170—201.
- Møller A. R. Function of the middle ear // *Auditory system*. Berlin; New York: Acad. Press, 1974. P. 491—518.
- Møller A. R. Auditory physiology. New York: Acad. Press, 1983. 305 P.
- Moore J. K. The human auditory brain stem as a generator of auditory evoked potentials // *Hear. Res.* 1987. Vol. 29, N 1. P. 33—43.
- Moore E. J. Effects of stimulus parameters // *Bases of auditory brain-stem evoked responses*. New York: Grune & Stratton, 1983. P. 221—251.
- Moore T. J., Cashin J. L. Response patterns of cochlear nucleus neurons to excerpts from sustained vowels // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 56, N 5. P. 1565—1576.
- Moore R. Y., Goldberg J. M. Ascending projections of the inferior colliculus in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1963. Vol. 121. P. 109—136.
- Morest D. K. The laminar structure of the inferior colliculus of the cat // *Anat. Res.* 1964a. Vol. 148. P. 314.

- Morest D. K. The neuronal architecture of the medial geniculate body of the cat // *J. Anat.* (London). 1964b. Vol. 98. P. 614—630.
- Morest D. K. The laminar structure of the medial geniculate body of the cat // *J. Anat.* (London). 1965. Vol. 99. P. 143—160.
- Morest D. K. The collateral system of the medial nucleus of the trapezoid body of the cat, its neuronal architecture and relation to the olivocochlear bundle // *Brain Res.* 1968. Vol. 9. P. 288—311.
- Moushegian G., Rupert A., Stillman R. D. Scalp-recorded early responses in man to frequency in the speech range // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1973. Vol. 35, N 6. P. 665—667.
- Moushegian G., Rupert A., Whitcomb M. A. Brain-stem neuronal response patterns to monaural and binaural tones // *J. Neurophysiol.* 1964. Vol. 27, N 6. P. 1174—1191.
- Müller-Preuss P. Processing in the auditory cortex of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) // *Hearing mechanisms and speech.* Berlin, 1979. P. 146—151.
- Müller-Preuss P., Jürgens U. Projections from the singular vocalization area in the squirrel monkey // *Brain Res.* 1976. Vol. 103. P. 29—43.
- Munk H. On the function of the cerebral cortex // *Cerebral cortex.* Springfield, Ill.: Ch. Thomas, 1981. P. 107—108.
- Näätänen R., Picton T. The N_1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and analysis of the component structure // *Psychophysiol.* 1987. Vol. 24, N 4. P. 375—425.
- Nelson P. G., Erulkar S. D., Bryan J. S. Responses of units of the inferior colliculus to time-varying acoustic stimuli // *J. Neurophysiol.* 1966. Vol. 29. P. 834—860.
- Nieder P., Nieder I. Antimasking effect of crossed olivocochlear bundle stimulation with loud clicks in guinea pig // *Exp. Neurol.* 1970a. Vol. 28. P. 179—188.
- Nieder P., Nieder I. Stimulation of efferent olivocochlear bundle causes release from low level masking // *Nature.* 1970b. Vol. 227. P. 184—185.
- Niimi K., Matsuoka H. Talamocortical organization of auditory system in the cat studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase // *Advanc. Anat. Embryol. Cell. Biol.* 1979. Vol. 57. P. 1—56.
- Nomura L., Schubknecht H. F. The efferent fibres in the cochlea // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1965. Vol. 74. P. 289—302.
- Noort J. The structure and connections of the inferior colliculus // *An investigation of the lower auditory system;* Assen, Netherland: Van Gorcum, 1969. P. 1—118.
- Osen K. K. Cytoarchitecture of the cochlear nuclei in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1969. Vol. 136, N 4. P. 453—484.
- Osen K. K. Projection of the cochlear nuclei on the inferior colliculus in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1972. Vol. 144. P. 355—372.
- Osen K. K., Mugnaini E. Neural circuits in dorsal cochlear nucleus // *Neuronal mechanisms.* New York etc: Plenum Press, 1981. P. 119—125.
- Ozdamar Ö., Kraus N., Grossmann J. Binaural interaction in the auditory middle latency response of the guinea pig // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1986. Vol. 63, N5. P. 476—483.
- Parving A., Salomon G., Elberling C. et al. Middle components of the auditory evoked response in bilateral lobe lesions // *Audiology.* 1970. Vol. 9, N 3. P. 161—167.
- Pfeiffer R. R. Anteroventral cochlear nucleus: waveforms of extracellularly recorded spike potentials // *Science.* 1966. Vol. 154, N 3749. P. 667—668.
- Pfeiffer R. R., Kiang N. J. S. Spike discharge patterns of spontaneous and continuously stimulated activity in the cochlear nucleus of anesthetized cat // *Biophys.* 1965. Vol. 5, N 3. P. 301—316.
- Phillips D. P., Irvine D. R. F. Acoustic input to single neurons in pulvinar-posterior complex of cat thalamus // *J. Neurophysiol.* 1979. Vol. 42. P. 123—136.
- Phillips D. P., Irvine D. R. F. Responses of single neurons in physiologically-defined primary auditory cortex (AI) of the cat: frequency tuning and responses to intensity // *J. Neurophysiol.* 1981. Vol. 45. P. 48—58.

- Phillips D. P., Mendelson J. R., Cynander M. S., Douglas R. M. Responses of single neurons in cat auditory cortex to time-varying stimuli: frequency modulated tones of narrow excursion // *Exp. Brain Res.* 1985. Vol. 58. P. 443—454.
- Pickles J. O. Role of centrifugal pathways to cochlear nucleus in determination of critical band // *J. Neurophysiol.* 1976. Vol. 39. P. 394—400.
- Pickles J. O. An introduction to the physiology of hearing. London etc: Acad. Press, 1982. 341 p.
- Picton T. W., Fitzgerald P. G. A general description of the human auditory evoked potentials // *Bases of auditory brain-stem evoked responses*. New York: Grune a. Stratton, 1983. P. 141—156.
- Picton T. W., Hillyard S. A., Krausz H. I., Galambos R. Human auditory evoked potentials. I. Evaluation of components // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1974. Vol. 36, N 2. P. 179—190.
- Pierson M., Møller A. R. Some dualistic properties of the cochlear microphonics // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2, N 2. P. 135—149.
- Ploog D. Neurobiology of primate audio-vocal behavior // *Brain Res. Revs.* 1981. Vol. 3. P. 35—61.
- Poggio G. F., Mountcastle V. B. A study of the functional contributions of the lemniscal and spinothalamic systems to somatic sensibility // *Bull. Johns. Hopkins Hosp.* 1960. Vol. 106. P. 266—316.
- Polish J. M., Starr A. Middle-, late and long-latency auditory evoked potentials // *Bases of auditory brain-stem evoked responses*. New York: Grune a. Stratton, 1983. P. 345—362.
- Pollack G. D., Schuller G. Tonotopic organization and encoding features of single units in inferior colliculus of horseshoe bats: functional implications for prey identification // *J. Neurophysiol.* 1981. Vol. 45. P. 208—226.
- Rasmussen G. L. An efferent cochlear bundle // *Anat. Res.* 1942. Vol. 82. P. 441.
- Rasmussen G. L. The olivary peduncle and other fiber projections of the superior olivary complex // *J. Comp. Neurol.* 1946. Vol. 84. P. 141—219.
- Rasmussen G. L. Efferent fibers of the cochlear nerve and cochlear nucleus // *Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems*. Springfield, 1960. P. 105—115.
- Reale R. A., Imig T. J. Tonotopic organization in auditory cortex of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1980. Vol. 192. P. 265—291.
- Rhode W. S., Kettner R. E. Physiological study of neurons in the dorsal and posteroventral cochlear nucleus of the unanesthetized cat // *J. Neurophysiol.* 1987. Vol. 57, N 2. P. 414—442.
- Rhode W. S., Smith P. H. Encoding timing and intensity in the ventral cochlear nucleus of the cat // *J. Neurophysiol.* 1986a. Vol. 56, N 2. P. 261—286.
- Rhode W. S., Smith P. H. Physiological studies on neurons in the dorsal cochlear nucleus of cat // *J. Neurophysiol.* 1986b. Vol. 56, N 2. P. 287—307.
- Rhode W. S., Smith P. H., Oertel D. Physiological response properties of cells labeled intracellularly with horseradish peroxidase in cat dorsal cochlear nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1983. Vol. 213, N 4. P. 426—447.
- Ribak C. F., Roberts R. C. The ultrastructure of the central nucleus of the inferior colliculus // *J. Neurocytol.* 1986. Vol. 15. P. 421—438.
- Robards M. J., Watkins D. W., Masterton R. B. An anatomical study of some somesthetic afferents to the intercollicular terminal zone of the midbrain of the opossum // *J. Comp. Neurol.* 1976. Vol. 170. P. 499—524.
- Roberts B. L., Russell I. J. The activity of lateral-line efferent neurons in stationary and swimming goldfish // *J. Exp. Biol.* 1972. Vol. 57. P. 435—447.
- Rockel A. J., Hiorns R. W., Powell T. P. S. The basic uniformity in structure of the neocortex // *Brain*. 1980. Vol. 103. P. 221—244.
- Rockel A. J., Jones E. G. The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. I. The central nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1973a. Vol. 147. P. 1—60.
- Rockel A. J., Jones E. G. The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. II. The pericentral nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1973b. Vol. 19. P. 301—334.

- Rose J. E. The cellular structure of the auditory area of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1949. Vol. 91. P. 409—439.
- Rose J. E., Brugge J. F., Anderson D. J., Hind J. E. Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey // *J. Neurophysiol.* 1967. Vol. 30, N 4. P. 769—793.
- Rose J. E., Brugge J. F., Anderson D. J., Hind J. E. Some possible neural correlates of combination tones // *J. Neurophysiol.* 1969. Vol. 32, N 3. P. 402—423.
- Rose J. E., Galambos R., Hughes J. R. Microelectrode studies of the cochlear nuclei of the cat // *Bull. Johns Hopkins Hosp.* 1959. Vol. 104, N 2. P. 211—251.
- Rose J. E., Greenwood D. D., Goldberg J. M., Hind J. E. Some discharge characteristics of single neurons in the inferior colliculus of the cat. I. Tonotopical organization; relation of spike counts to tone intensity and firing patterns of single elements // *J. Neurophysiol.* 1963. Vol. 26. P. 294—320.
- Rose J. E., Gross N. B., Geisler C. D., Hind J. E. Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localisation of sound source // *J. Neurophysiol.* 1966. Vol. 29. P. 288—314.
- Rose J. E., Hind J. E., Anderson D. J., Brugge J. F. Some effects of stimulus intensity on response of auditory nerve fibers in the squirrel monkey // *J. Neurophysiol.* 1971. Vol. 34, N 4. P. 685—699.
- Rose J. E., Kitzes L. M., Gibson M. M., Hind J. E. Observation on phase sensitive neurons of anteroventral cochlear nucleus of the cat: nonlinearity of cochlear output // *J. Neurophysiol.* 1974. Vol. 37, N 1. P. 218—253.
- Rose J. E., Woolsey C. N. The relations of thalamic connections, cellular structure and evocable electrical activity in the auditory region of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1949. Vol. 91. P. 441—446.
- Rossi G., Cortesina G., Buongiovanni S. Changes in the cochlear microphonic potential due to resection of the efferent cochlear fibres // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1964. Vol. 36. P. 1845—1849.
- Roth G. L., Aitkin L. M., Andersen R. A., Merzenich M. M. Some feature of the spatial or ganization of the central nucleus of the inferior colliculus of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1978. Vol. 182. P. 661—680.
- Rouiller E. M., Colomb E., Capt M., Ribaupierre F. de. Projections of the reticular complex of the thalamus onto physiologically characterized regions of the medial geniculate body // *Neurosci. Lett.* 1985. Vol. 55. P. 227—232.
- Rouiller E. M., Ribaupierre Y. de, Toros-Morel A., Ribaupierre F. de. Neural coding of repetitive clicks in the medial geniculate body of cat // *Hear. Res.* 1981. Vol. 3. P. 81—100.
- Ryan A., Miller J. Single unit responses in the inferior colliculus of the awake and performing rhesus monkey // *Exp. Brain Res.* 1978. Vol. 32. P. 389—407.
- Ruggero M. A., Santi P. A., Rich N. C. Type II cochlear ganglion cells in the chinchilla // *Hear. Res.* 1982. Vol. 8, N 3. P. 339—356.
- Rupert A. L., Caspary D. M., Moushegian G. Response characteristics of cochlear nucleus neurons to vowel sounds // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1977. Vol. 86, N 1. P. 37—48.
- Rupert A., Moushegian G. Neuronal responses of kangaroo rat ventral cochlear nucleus to low frequency tones // *Exp. Neurol.* 1970. Vol. 26, N 1. P. 84—102.
- Sachs M. B. Neural coding of complex sounds: speech // *Ann. Rev. Physiol.* 1984. Vol. 46. P. 261—273.
- Sachs M. B., Kiang N. I. Two-tone inhibition in auditory-nerve fibres // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968. Vol. 43, N 5. P. 1120—1128.
- Saksi H., Woody C. D. Identifications of auditory responsive cells in coronal-pericruciate cortex of awake cats // *J. Neurophysiol.* 1980. Vol. 44, N 1. P. 223—231.
- Sanerland E. K., Velluti R. A., Harper R. M. Cortically-induced changes of presynaptic excitability in higher-order auditory afferents // *Exp. Neurol.* 1972. Vol. 36. P. 79—87.
- Scherg M., Cramon D. Evoked dipole source potentials of the human auditory cortex // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1986. Vol. 65, N 5. P. 344—360.
- Schreiner C. E. Encoding of alternating acoustical signals in the medial geniculate body of guinea pig // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2. P. 265—278.

- Schroeder D. M., Jane J. A. The intercollicular area of the inferior colliculus // *Brain Behav. Evolut.* 1976. Vol. 13, N 2-3. P. 125-141.
- Schuller G., Pollack G. Disproportional frequency representation in the inferior colliculus of Doppler-compensating greater horseshoe bats: evidence for an acoustic fovea // *J. Comp. Physiol.* 1979. Vol. 132. P. 47-54.
- Schweizer H. The connections of the inferior colliculus and the organization of the brainstem auditory system in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) // *J. Comp. Neurol.* 1981. Vol. 20. P. 25-49.
- Sample M. N., Aitkin L. M. Representation of sound frequency and laterality by units in central nucleus of cat inferior colliculus // *J. Neurophysiol.* 1979. Vol. 42. P. 1626-1639.
- Sample M. N., Aitkin L. M. Integration and segregation of input to the cat inferior colliculus // *Neural Mechanisms of hearing*. New York: Plenum Press, 1981. P. 155-161.
- Shamma S. A., Symmes D. Patterns of inhibition in auditory cortical cells in awake squirrel monkeys // *Hear. Res.* 1985. Vol. 19. P. 1-13.
- Shaw M. D., Baker R. The locations of stapedius and tensor tympany motoneurons in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1983. Vol. 216. P. 10-16.
- Simmons E. B. Simultaneous transtympanic and electrophysiological indices of the acoustic reflex activity in the cat // *Acta Otolaryngol.* 1962. Vol. 55. P. 309-316.
- Sinex D. G., Geisler C. D. Comparison of the responses of auditory nerve fibers to consonant-vowel syllables with predictions from linear models // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 76, N 1. P. 116-121.
- Smith C. A. Innervation pattern of the cochlea: The internal hair cell // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1961. Vol. 70. P. 504-527.
- Smith C. A. Innervation of the cochlea // *Rev. Panam. Otorinolaryngol.* 1967. Vol. 1. P. 77-91.
- Smith C. A., Rasmussen G. L. Recent observations on the olivocochlear bundle // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1963. Vol. 72. P. 489-506.
- Smith C. A., Rasmussen G. L. Degeneration in the efferent nerve endings in the cochlea after atonal section // *J. Cell Biol.* 1965. Vol. 26. P. 63-77.
- Smith P. H., Rhode W. S. Electron microscopic features of physiologically characterized HRP-labeled fusiform cells in cat dorsal cochlear nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1985. Vol. 237, N 1. P. 127-143.
- Smolders J. W., Aersten A. M., Johannesma P. I. M. Neural representation of acoustic biotope: a comparison of the response of auditory neurons to tonal and natural stimuli in the cat // *Biol. Cybernetics.* 1979. Vol. 35, N 1. P. 11-20.
- Sohmer H. A. Comparison of the efferent effects of the homolateral and contralateral olivo-cochlear bundles // *Acta Otolaryngol.* 1966. Vol. 62. P. 74-87.
- Sousa-Pinto A. Cortical projections of the medial geniculate body in the cat // *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 1973a. Vol. 48. P. 1-42.
- Sousa-Pinto A. The structure of the first auditory cortex (AI) in the cat. I. Light microscopic observations on its organization // *Sfrch. Ital. Biol.* 1973b. Vol. 111. P. 112-137.
- Sousa-Pinto A., Paulo-Barbosa M., Do Carmo Maros D. A Golgi and electron microscopic study of nerve cells in layer I of the cat auditory cortex // *Brain Res.* 1975. Vol. 95. P. 443-458.
- Spoendlin H. The organization of the cochlear receptor // *Fortschritte der Hals-Nasen-Ohrenheilkunde*. Basel, 1966. Bd 13. S. 5-37.
- Spoendlin H. Ultrastructure and peripheral innervation pattern of the receptor in relation to the first coding of acoustic message // *Hearing mechanisms in vertebrates*. London: Churchill, 1968. P. 89-118.
- Spoendlin H. Innervation patterns in the organ of Corti of the cat // *Acta Otolaryngol.* 1969. Vol. 67, N 2-3. P. 239-254.
- Spoendlin H. Structural basis of peripheral frequency analysis // *Frequency analysis and periodicity detection in hearing*. Leiden, 1970. P. 2-40.
- Spoendlin H. Innervation densities of the cochlea // *Acta Otolaryngol.* 1972. Vol. 73. P. 235-248.
- Spoendlin H. Neuroanatomical basis of cochlear coding mechanisms // *Audio-logy*. 1975. Vol. 14. P. 383-407.

Spoendlin H. H., Gacek R. R. Electronmicroscopic study of the efferent innervation of the organ of Corti in the cat // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1963. Vol. 72. P. 660—686.

Starr A. Regulatory mechanisms of the auditory pathway // *Modern Neurology*. Boston, Mass., USA: Little Brown, 1969. P. 101—114.

Stillman R. D. Responses of high-frequency inferior colliculus neurons to interaural intensity differences // *Exp. Neurol.* 1972. Vol. 36. P. 118—126.

Stotter W. A. An experimental study of the cells and connections of the superior olivary complex of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1953. Vol. 98, N 3. P. 401—431.

Strelioff D., Honrubia V. Neural transduction in *Xenopus laevis* lateral line system // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41. P. 432—444.

Suga N., Kuzirai K., O'Neill W. E. How biosonar information is represented in the bat cerebral cortex // *Neuronal mechanisms of hearing*. New York: Plenum Press, 1981. P. 197—219.

Suga N., Tsuzuki K. Inhibition and level-tolerant frequency turning in the auditory cortex of the mustached bat // *J. Neurophysiol.* 1985. Vol. 53. P. 1109—1145.

Sutton D., Larson C., Lindemann R. C. Neocortical and limbic lesion effects on primate phonation // *Brain Res.* 1974. Vol. 13. P. 61—75.

Teravama I., Iamamoto K., Sakamoto T. The efferent olivocochlear bundle in the guinea pig cochlea // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1969. Vol. 78. P. 1254—1268.

Tsuchitani C. Functional organization of lateral cell groups of cat superior olivary complex // *J. Neurophysiol.* 1977. Vol. 40, N 2. P. 296—313.

Tsuchitani C. Lower auditory brainstem structures of the cat // *Evoked electrical activity in the auditory nervous system*. New York: Acad. Press, 1978. P. 373—401.

Tsuchitani C., Boudreau J. C. Wave activity in the superior olivary complex of the cat // *J. Neurophysiol.* 1964. Vol. 27, N 5. P. 814—827.

Tsuchitani C., Boudreau J. C. Single unit analysis of cat superior olive S segment with tonal stimuli // *J. Neurophysiol.* 1966. Vol. 29, N 4. P. 684—697.

Tunturi A. R. Further afferent connections to the acoustic cortex of the dog // *J. Physiol.* 1945. Vol. 144. P. 389—394.

Tunturi A. R. Physiological determination of the arrangement of the afferent connections to the middle ectosylvian auditory area in the dog // *Amer. J. Physiol.* 1950. Vol. 162. P. 489—502.

Tunturi A. R. Classification of neurons in the ectosylvian auditory cortex of the dog // *J. Comp. Neurol.* 1971. Vol. 142. P. 153—166.

Uchizono K., Nomura I., Kosaka K. Localization of acetylcholinesterase activity in the efferent fiber of the human cochlea // *J. Physiol. Soc. Jap.* 1967. Vol. 29. P. 241—242.

Vater M., Schlegel P., Zöller H. Comparative auditory neurophysiology of the inferior colliculus of two molossid bats, *Molossus ater* and *Molossus molossus*. I. Gross evoked potential and single unit response to pure tone // *J. Comp. Physiol.* 1979. Vol. 134. P. 137—145.

Vaughan H. G., Ritter W. The sources of auditory evoked response recorded from the human scalp // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1970. Vol. 28, N 4. P. 360—367.

Voigt H. F., Sachs M. B., Young E. D. Representation of whispered vowels in discharge patterns of auditory-nerve fibers // *Hear. Res.* 1982. Vol. 8, N 1. P. 49—58.

Wada S. I., Starr A. Generation of auditory brain stem responses (ABRs). I. Effects of injecting a local anesthetic (procaine HCl) into the trapezoid body of guinea pigs and cat // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1983a. Vol. 56, N 4. P. 326—339.

Wada S. I., Starr A. Generation of auditory brain stem responses (ABRs). II. Effects of surgical section of the trapezoid body on the ABR in guinea pigs and cat // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1983b. Vol. 56, N 4. P. 340—351.

Wada S. I., Starr A. Generation of auditory brain stem responses (ABRs). III. Effects of lesions of the superior olive, lateral lemniscus and inferior colliculus on the ABR in guinea pig // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1983c. Vol. 56, N 4. P. 352—366.

- Walker J. L., Halas E. S. Neuronal coding at subcortical auditory nuclei // *Physiol. a. Behaviour*. 1972. Vol. 8. P. 1099—1106.
- Walter W. G., Cooper R., Aldredge V. J. et al. Contingent negative variation, an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain // *Nature*. 1964. Vol. 203, N 4943. P. 380—384.
- Warr W. B. Olivocochlear and vestibular efferent neurons of the Feline brain stem // *J. Comp. Neurol*. 1975. Vol. 161, N 2. P. 159—182.
- Watanabe T., Ianagisawa K., Kanzaki I., Katzaki I. Cortical efferent flow influencing unit responses of medial geniculate body to sound stimulation // *Exp. Brain Res*. 1966. Vol. 2. P. 302—317.
- Watanabe T., Katsuki Y. Response patterns of single auditory neurons of the cat to species-specific vocalization // *Jap. J. Physiol*. 1974. Vol. 24. P. 135—155.
- Watanabe T., Kawana E. Nigral projections to the inferior and the superior colliculus in the rat: A horseradish peroxidase study // *Okajima Folia Anat. Jap*. 1979. Vol. 56. P. 289—296.
- Watanabe T., Liao T. T., Katsuki Y. Neuronal response patterns in the superior olivary complex of the cat to sound stimulation // *Jap. J. Physiol*. 1968. Vol. 18, N 3. P. 267—287.
- Watanabe T., Sakai H. Responses of the cat's collicular auditory neurons to human speech // *J. Acoust. Soc. Amer*. 1978. Vol. 64. P. 333—337.
- Webster W. R., Serviere J., Batini C., Laplante S. Autoradiographic demonstration with [¹⁴C]-2-deoxyglucose of frequency selectivity in the auditory system of cats under conditions of functional activity // *Neurosci. Lett*. 1978. Vol. 10. P. 43—48.
- Wever E. G. Theory of hearing. New York: Wiley a. sons, 1949. 484 p.
- Wever E. G., Bray C. W. Auditory nerve impulses // *Science*. 1930. Vol. 71, N 1834. P. 215.
- White J., Warr W. The dual origins of the olivocochlear bundle in the albino rat // *J. Comp. Neurol*. 1983. Vol. 219. P. 203—214.
- Whitfield I. C. The auditory pathway. London, 1967. 261 p.
- Whitfield I. C., Comis S. D. A reciprocal gating mechanism in the auditory pathway // *Cybernetic problems in bionics*. New York: Acad. Press, 1968. P. 301—312.
- Whitfield I. C., Purser D. Microelectrode study of the medial geniculate body in unanesthetized free-moving cats // *Brain Behav. Evol*. 1972. Vol. 6. P. 311—322.
- Wickelgren W. O. Effects of walking and flash stimulation on click evoked responses in cat // *J. Neurophysiol*. 1968. Vol. 31, N 5. P. 777—784.
- Wiederhold M. L. Variations in the effects of electric stimulation of the crossed olivocochlear bundle on cat single auditory nerve fiber responses to bone burst // *J. Acoust. Soc. Amer*. 1970. Vol. 48. P. 966—977.
- Wiederhold M. L., Kiang N. I. S. Effects of electric stimulation of the crossed olivocochlear bundle in single auditory nerve fibers in the cat // *J. Acoust. Soc. Amer*. 1970. Vol. 48. P. 950—965.
- Wiederhold M. L., Peake W. T. Dependence of efferent inhibition of auditory nerve responses on intensity of acoustic stimuli // *Mass. Inst. Technol. Res. Lab. Electron. Techn. Rep*. 1965. Vol. 77. P. 347—353.
- Winer J. A. The pyramidal neurons in layer III of cat primary auditory cortex (AI) // *J. Comp. Neurol*. 1984a. Vol. 229. P. 476—496.
- Winer J. A. The Non-pyramidal cells in layer III of cat primary auditory cortex (AI) // *J. Comp. Neurol*. 1984b. Vol. 229. P. 512—530.
- Winguth S. D., Winer J. A. Corticocortical connections of cat primary auditory cortex (AI): laminar organization and identification of supragranular neurons projecting to area AII // *J. Comp. Neurol*. 1986. Vol. 248. P. 36—56.
- Winkler C., Potter A. An anatomical guide to experimental research on the cat's // *Brain*. Amsterdam, 1914. 286 p.
- Wolberg Z., Newman J. D. Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalization // *Science*. 1972. Vol. 175. P. 212—214.
- Woods D. L., Clayworth C. C., Knight R. T., Simpson G. V., Naeser M. A. Generators of middle and long-latency auditory evoked potentials: implications from studies of patients with bitemporal lesions // *EEG Clin. Neurophysiol*. 1987. Vol. 68, N 2. P. 132—148.

Woolsey C. N. Organization of the cortical auditory system: a review and a synthesis // Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems. Springfield, Ill. Thomas. 1960. P. 165—180.

Woolsey C. N. Organization of the cortical auditory system // Sensory communication. Cambridge: The MIT Press, 1961. P. 235—257.

Woolsey C. N., Van der Loos. The structural organization of layer IV in the somatosensory region (SI) of mouse cerebral cortex. The description of a cortical field composed of discrete cytoarchitectonic units // Brain Res. 1970. Vol. 17. P. 205—242.

Woolsey C. N., Walzl E. M. Topical projection of nerve fibers from local regions of the cochlea to the cerebral cortex of the cat // Bull. Johns Hopkins Hosp. 1942. Vol. 71. P. 315—344.

Wu S. H., Oertel D. Inhibitory circuitry in the ventral cochlear nucleus is probably mediated by glycine // J. Neurosci. 1986. Vol. 6, N 9. P. 2691—2706.

Young E. D., Voigt H. F. Response properties of type II and type III units in dorsal cochlear nucleus // Hear. Res. 1982. Vol. 6, N 2. P. 153—169.

Zerlin S. Electrophysiological evidence for the critical band in humans // J. Acoust. Soc. Amer. 1986. Vol. 79, N 5. P. 1612—1616.

Zook J. M., Winer J., Pollack G. D., Bodenhamer R. D. Topology of the central nucleus of the mustache bat's inferior colliculus: correlation of single unit properties and neuronal architecture // J. Comp. Neurol. 1985. Vol. 231. P. 530—546.

ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ СЛУХ

5.1. ЛОКАЛИЗАЦИЯ НЕПОДВИЖНОГО ИСТОЧНИКА ЗВУКА ЧЕЛОВЕКОМ

Локализация неподвижного источника звука предполагает определение координат этого источника в трехмерном пространстве, т. е. в горизонтальной и вертикальной плоскостях относительно головы наблюдателя (иначе это обозначается как определение азимутального и элевационного углов), и степень удаленности источника звука от наблюдателя. В связи с таким делением для аналитических целей на первых этапах рассмотрения вопроса целесообразно изложение данных о локализации источника звука раздельно в каждой из трех упомянутых плоскостей.

Очевидно, что наиболее адекватным способом исследования пространственного слуха является изучение закономерностей локализации при различном положении источника звука в свободном звуковом поле. Однако такая постановка эксперимента наталкивается на значительные трудности: опыты в обычных помещениях приводят к появлению отраженных звуковых волн, что может существенно влиять на результаты эксперимента. Поэтому измерение локализационных возможностей человека требует проведения опытов либо на больших открытых пространствах (например, в поле), и как следствие этого комплекс автономной аппаратуры, либо в дорогостоящей анехоидной (исключающей отражения) камере. Именно поэтому тщательно выполненные измерения локализации источника звука в свободном звуковом поле не столь многочисленны (данные по истории исследования пространственного слуха см.: Альтман, 1972).

5.1.1. ЛОКАЛИЗАЦИЯ В ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ ПЛОСКОСТИ

Одной из первых фундаментальных работ в этом направлении было исследование Стивенса и Ньюмена (Stevens, Newman, 1936). Испытуемые помещались в кресле примерно на 3 м над крышей здания (на выходе вентиляционной шахты) и на расстоянии нескольких десятков метров от ближайшей вертикальной поверхности, что исключало действия отраженных звуковых сигналов. Тональные сигналы (частота от 1 до 10 кГц) подавались при смещении источника звука в горизонтальной плоскости по периметру с шагом

в 15° в диапазоне $0-180^\circ$ (0° — средняя линия головы). Оценка разрешающей способности локализационного механизма осуществлялась по речевым отчетам, при этом оценивалось среднее отклонение от положения источника звука. Оказалось, что наиболее высокая разрешающая способность локализации наблюдается при помещении источника звука по средней линии головы, а наименьшая — при его смещении к уху.

В этой же работе была установлена частотная зависимость средней ошибки локализации, которая представлена на рис. 152. Приведенная зависимость свидетельствует о наличии выраженного снижения разрешающей способности локализации на частотах в диапазоне 2—3 кГц. Эти данные позволили подтвердить важное предположение о тех физических параметрах звуковых сигналов, которые

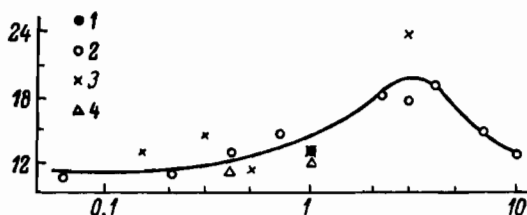


Рис. 152. Средняя ошибка локализации как функция частоты стимула (по: Stevens, Newman, 1936).

По оси абсцисс — частота стимула, кГц; по оси ординат — порог локализации, град. 1—4 — данные по разным испытуемым.

позволяют человеку локализовать источник звука в пространстве: при низкочастотных сигналах (примерно до 1.5 кГц) длина волны оказывается меньше межушного расстояния (иначе интерауральной базы), у человека равного в среднем 21 см (константа Хорнбостеля—Верхтеймера). В этом случае локализация источников звука происходит благодаря разному времени прихода звуковой волны на каждое ухо в зависимости от азимута (рис. 153, А). В противоположность этому при частотах тона больше 3 кГц длина волны тонального сигнала заведомо меньше межушного расстояния, и в этом случае локализация источника звука осуществляется в основном за счет межушных различий стимуляции по интенсивности. Эти различия создаются благодаря «экранирующему» эффекту головы (рис. 153, Б).

Таким образом, в области частот 1.5 кГц происходит смена временного механизма локализации источника звука на механизм интенсивности, а область перехода оказывается неблагоприятной для высокой разрешающей способности локализационного механизма, что и находит свое отражение в приведенной выше (рис. 152) зависимости.

В тщательно выполненной методической работе Миллса (Mills, 1972) в анехойдной камере исследовались минимально различимые углы при действии парных звуковых сигналов, источники которых разносились на разные углы по периметру в горизонтальной плоскости. Помимо изменений частоты тона (абсцисса на рис. 154)

в этой работе варьировались также азимутальные углы, на которых осуществлялись измерения минимально различимого угла (параметр кривых на рис. 154). Как видно, эти данные подтверждают цитиро-

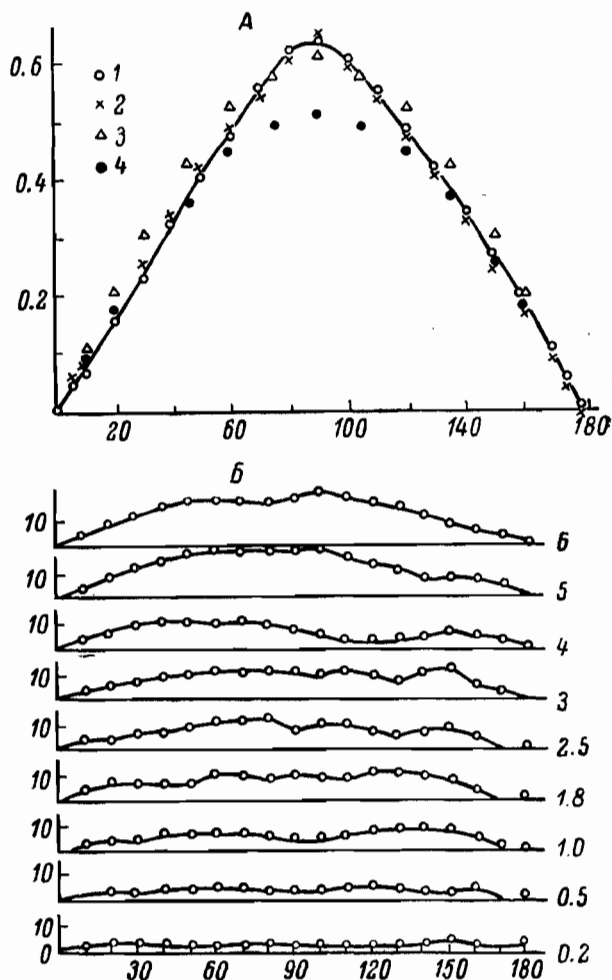


Рис. 153. Интерауральные различия стимуляции по времени (А) и интенсивности (Б) при разных азимутальных углах (по: Альтман, Дубровский, 1972).

По оси абсцисс — азимутальный угол, град; по оси ординат — интерауральная задержка, мс на А, дБ на Б. 1 — опытные данные, 2 — расчетные данные (учтена дифракция); 3 и 4 — расчетные данные для интераурального расстояния, равного соответственно 17.5 и 21 см. Цифры справа на Б — частота сигнала, кГц.

ванные выше результаты Стивенсона и Уайта (рис. 152) о частотной зависимости локализационного разрешающего механизма локализации, причем именно на частотах в диапазоне 1.5—2.5 кГц минимально различимый угол оказался наибольшим. Кроме того, именно

по средней линии головы разрешающая способность локализации оказалась наиболее высокой (рис. 154, нижняя кривая).

В табл. 1 суммируются данные по минимально различимому углу при локализации источника звука.

Приведенные данные помимо уже отмечавшихся закономерностей разрешающей способности локализации в свободном звуковом поле указывают также на такую дополнительную особенность рассматриваемого механизма, как лучшую разрешающую способность при определении положения в горизонтальной плоскости широкополос-

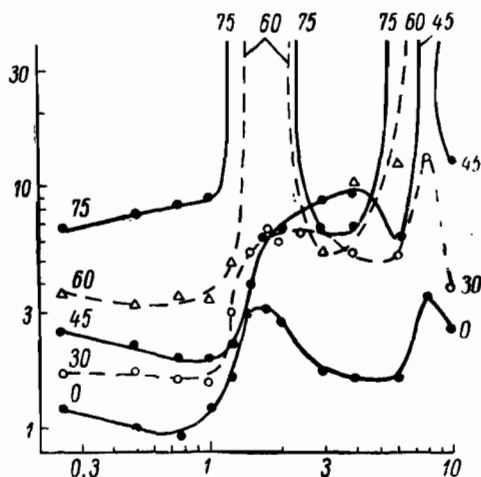


Рис. 154. Зависимость минимального различимого угла от частоты тона (по: Mills, 1972).

По оси абсцисс — частота тона, кГц; по оси ординат — минимальный различимый угол, град. Цифры у кривых — азимут источника звука, град.

ных сигналов (шум, щелчки, речь). Кроме того, известно, что лучше локализуются сигналы с крутым фронтом нарастания, нежели с плавным (см. обзор: Альтман, Дубровский, 1972).

В последние годы значительное внимание стало уделяться роли ушной раковины в процессах локализации. В частности, определение роли ушной раковины в локализации звука в горизонтальной плоскости позволило установить, что в условиях нормально функционирующих ушных раковин ошибки локализации при расположении источников звука по периметру несколько меньше, чем при их заклеивании — рис. 155 (Butler, 1975).

Выше были изложены основные закономерности локализации человеком источника звука в свободном звуковом поле в горизонтальной плоскости. Вместе с тем уже в течение длительного времени внимание исследователей привлекала возможность локализации с помощью одного уха. Уже в первых исследованиях пространственного слуха (см. обзор: Rosenzweig, 1961) было установлено, что монауральная локализация осуществима при достаточной длительности зву-

кового сигнала и при возможности наблюдателя осуществлять движения головой. Очевидно, что в этих условиях монураульная локализация осуществляется за счет выявления направления, с которого происходит максимальная по амплитуде стимуляция лоцирующего уха. Вместе с тем локализация источника звука с помощью одного уха и при неподвижной голове наблюдателя оказывается весьма

Т а б л и ц а 1

Минимально различимый угол
при локализации различных звуковых
сигналов

(по: Альтман, 1983)

Вид звукового сигнала	Диапазон минимального различимого угла
Непрерывные тоны	1.0—4.4°
Тональные импульсы с различной частотой и фронтом нарастания амплитуды сигнала	0.8—11.8°
Шумовые сигналы	1.0—3.2°
Короткие звуковые щелчки	0.75—2.0°
Речь	0.9—1.5°

Т а б л и ц а 2

Разрешающая способность
локализации в вертикальной
плоскости

(по: Альтман, 1983)

Вид звукового сигнала, громкость	Минимально различимый угол
Непрерывно говоря- щий незнакомый диктор (20 фон)	17°
Знакомый диктор (65 фон)	9°
Белый шум (60 фон)	Менее 4°
Шум (20—30 фон)	4°

затрудненной (см. обзоры: Walsh, 1957; Альтман, 1972). В последних работах по этому вопросу представлены данные о спектральных признаках сигналов, обеспечивающих монураульную локализацию источника звука (Альтман, 1983; Musicant, Butler, 1984, 1985).

Показана существенная роль так называемой первичной ориентации движения головы и глазных яблок по направлению к источнику звука для окончательной оценки положения источника звука в горизонтальной плоскости. При этом было установлено, что роль ушной раковины в локализации тем больше, чем выше частота сигналов; при локализации использовались шумы с центральными частотами 2.3 и 8.3 кГц (Noble, Gates, 1985).

5.1.2. ЛОКАЛИЗАЦИЯ В ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПЛОСКОСТИ

Второй координатой, существенной для локализации источника звука в пространстве, является степень его подъема в вертикальной плоскости относительно межушной линии головы (определение элевационного угла). Следует отметить, что изучению локализации источника звука при его различных положениях в вертикальной плоскости уделено значительно меньше внимания, чем определению его положения в горизонтальной плоскости. Так, в более старых работах, как правило, лишь указывалось наличие самой возможности локализовать источник звука в вертикальной плоско-

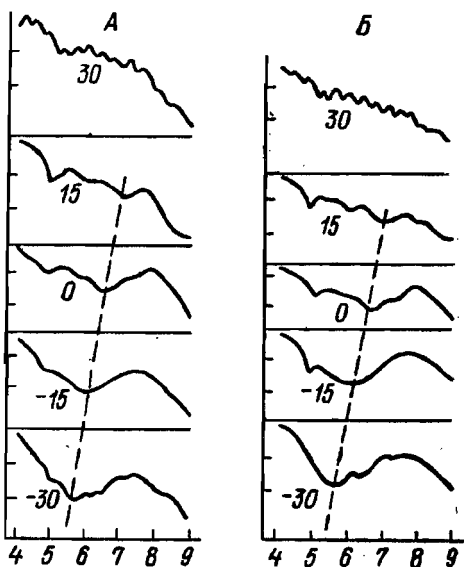
сти. В последние годы проведенные систематические исследования позволили установить разрешающую способность слуховой системы человека при локализации звука по вертикали. Полученные в этом направлении данные приводятся в табл. 2.

Таким образом, приведенные в табл. 2 данные свидетельствуют о том, что локализация источника звука в вертикальной плоскости происходит несколько грубее по абсолютным значениям порога, чем локализация звука в горизонтальной плоскости, хотя разрешающая способность в первом случае, особенно для знакомых звуков, остается достаточно высокой.

В последние годы дальнейшие исследования механизмов локализации в вертикальной плоскости убедительно показали, что на точность локализации в свободном звуковом поле источников звука в вер-

Рис. 155. Изменение частоты западения спектра звукового сигнала в наружном слуховом проходе (прерывистая линия) левого (А) и правого (Б) уха испытуемого при изменении элевационного угла (по: Butler, Belendiuk, 1977).

По оси абсцисс — частота звукового сигнала, кГц; по оси ординат — амплитуда спектра, усл. ед. Цифры у кривых — значения элевационного угла, град.



тикальной плоскости кардинально влияет их спектральный состав. Исследования Роффлера и Батлера (Roffler, Butler, 1968a, 1968b) убедительно показали, что точность локализации (определение положения 4 громкоговорителей, расположенных по периметру в вертикальной плоскости по средней линии головы в положении $+9$, $+20$, -2 и -13° относительно горизонтальной плоскости) существенно зависит от частоты сигналов: широкополосные шумовые сигналы, содержащие высокочастотные компоненты, локализуются со значительно большей точностью, чем сигналы, не содержащие высоких частот. Авторы приходят к выводу, что точность локализации в вертикальной плоскости определяется: а) многокомпонентным составом сигналов; б) наличием в спектре сигналов частот выше 7 кГц. Сходные данные были получены впоследствии М. и Р. Гарднерами (Gardner, Gardner, 1973), установившими, что локализация в вертикальной плоскости полосовых шумов, содержащих частоты в диапазоне 8—10 кГц, приближается по точности к значениям, полученным при локализации широкополосных шумов.

Важную роль в локализации источника звука в вертикальной плоскости играют не только спектр, но и изменения спектрального

состава сигналов, связанные определенным образом с значениями элевационного угла.

Однако в дальнейшем было установлено, что кроме повышения энергии высоких частот весьма значительную роль при изменении элевационного угла играет появление «западения» в спектре многокомпонентных сигналов, обнаруженного при анализе звуков в наружном слуховом проходе испытуемых. Оказалось, что это «западение» смещается от более высоких частот к более низким при опускании в вертикальной плоскости источника звука — рис. 155 (Gardner,

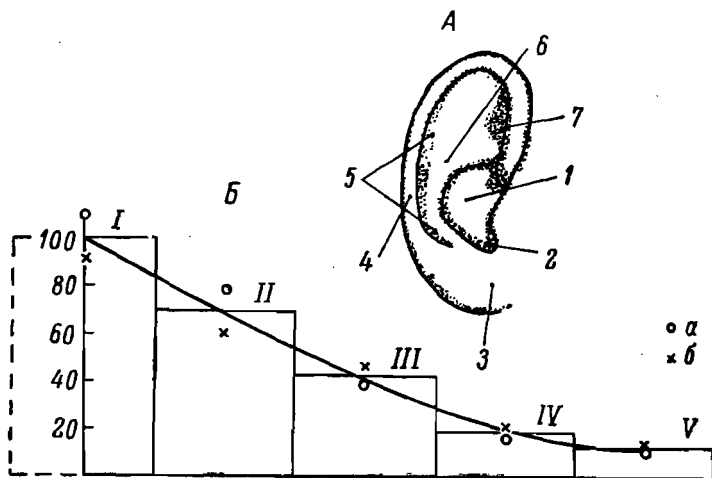


Рис. 156. Влияние выключения различных частей ушной раковины на локализацию источника звука в вертикальной плоскости (по: Gardner, Gardner, 1973).

А — изображение ушной раковины: 1 — собственно раковина, 2 — межжелзковая вырезка, 3 — мочка, 4 — завиток, 5 — ладья, 6 — противозавиток, 7 — ямка. Б — ошибки при локализации, % (по оси ординат): I — раковина полностью закрыта, II — закрыты 1, 5, 7, III — 5, 7, IV — только 5, V — вся раковина открыта; а и б — разные испытуемые. Широкополосный шум предъявляется по средней линии головы.

1973; Hebrank, Wright, 1974; Searle et al., 1975; Butler, Belendiuk, 1977). Область частот, в которой наблюдается это «западение», выше 5 кГц: 5—11 кГц (Hebrank, Wright, 1974), 5—9 кГц (Butler, Belendiuk, 1977). Кроме того, было показано, что расположение источника звука сверху над головой приводит к появлению пика в спектре сигнала (измерение в наружном слуховом проходе) в диапазоне частот 7—9 кГц, а расположение его сзади — к небольшому возрастанию энергии сигнала в диапазоне частот 10—12 кГц с некоторым уменьшением энергии сигнала на частотах выше и ниже этого пика (Hebrank, Wright, 1974).

Следует указать также, что уже давно была отмечена существенная роль ушных раковин при локализации источника звука в вертикальной плоскости (Gardner, 1973). Было установлено, что при прохождении звуковых волн (как позволили установить прямые измерения) прикрытие различных частей ушной раковины приводит

к резкому ухудшению локализации источника звука в вертикальной плоскости — рис. 156 (Butler, 1975).

Значение ушной раковины в локализации источника звука подтверждается последними исследованиями, в частности при определении элевации звукового сигнала (Hiranaka, Yamasaki, 1983; Muscant, Butler, 1984).

5.1.3. ОПРЕДЕЛЕНИЕ УДАЛЕННОСТИ ИСТОЧНИКА ЗВУКА

Закономерности определения расстояния до источника звука оказались наименее изученными по сравнению с локализацией звука по другим двум координатам пространства (см. обзоры: Coleman, 1963; Blauert, 1979). Разрешающая способность слуховой системы при оценке удаленности источника звука изучена мало. Так, минимально отмеченное наблюдателем изменение расстояния до источника излучения составляет по разным данным 6.5—30 см на расстояния от 1 до 8 м при действии таких звуковых сигналов, как тиканье часов, щелчки и речевые сигналы. В одной из работ (Cochran et al., 1968) исследовали оценку удаленности источника звука на расстояниях 1, 8, 15, 22 и 29 м (предъявлялись отдельные слова, записанные на магнитофонную ленту). Расстояние 15 м принималось за стандартное (100 баллов). Было установлено, что по мере возрастания расстояния средняя ошибка по группе испытуемых (20 человек) возрастает от 2—3 до 30—40 баллов при изменении расстояния до источника звука от 1 до 29 м.

Какие же параметры звуковых сигналов обеспечивают оценку человеком удаленности источника звука? В первую очередь, и это очевидно, интенсивность звука должна играть существенную роль в оценке удаленности источника звука от наблюдателя: при постоянной интенсивности излучения удаление источника от организма приводит к уменьшению воспринимаемой интенсивности (на 6 дБ при удвоении расстояния источника звука от наблюдателя), эти изменения несомненно позволяют оценить степень удаления. Действительно, при измерении в интервале расстояний 3—15 м было установлено, что фактор интенсивности играет основную роль при определении удаленности источника звука (см. обзоры: Coleman, 1963; Blauert, 1979). Данные, приведенные в обзоре Колемана (Coleman, 1963), свидетельствуют о том, что разрешающая способность слуховой системы при определении удаленности источника звука только на основании его интенсивности грубее, чем это можно было бы ожидать на основании дифференциальных порогов по интенсивности. При исследовании роли интенсивности в оценке удаленности был описан эффект ближайшего источника, который состоит в том, что испытуемый в анехоидной камере воспринимает звук от разноудаленных от него источников как идущий от ближайшего к нему излучателя (Gardner, 1968).

Изложенное выше касалось расстояний порядка 3—15 м. Между тем при более близких (меньше 3 м) и при более далеких (больше

15 м) расстояниях в оценке удаленности начинают играть роль факторы, связанные со спектральным составом звуковых сигналов. При очень близких расстояниях наблюдаются изменения определенной части спектра звуковых сигналов за счет искажения фронта звуковой волны головой и ушными раковинами, а при более далеких расстояниях на оценку удаленности влияет затухание звука с увеличением расстояния.

Одним из факторов, существенно облегчающих оценку удаленности источника звука от организма, является реверберация прямого звукового сигнала от отражающих поверхностей. На роль этого фактора обратил внимание еще Бекеши в 1960 г. в исследовании, где частота и интенсивность звука была постоянной, а изменялись лишь параметры реверберации. Относительно роли реверберации в локализации источника звука по глубине было известно давно из практики радиовещания (Blauert, 1979). Мерсон и Кинг (Mer-shon, King, 1975) исследовали оценку удаленности у большой группы испытуемых при расположении излучателей на расстоянии примерно 2.7 и 5.5 м и предъявлении шумовых сигналов. Было установлено, что интенсивность звука в диапазоне 20 дБ не может быть «абсолютным» признаком удаленности (оценка расстояния в футах и дюймах), хотя на определении расстояния фактор интенсивности, естественно, сказывается. Авторы считают, что именно реверберация (опыты проводились в анехоидной и отражающей звуку камере) является «абсолютным» признаком оценки удаленности источника звука от наблюдателя (Gotoh et al., 1977; см. также: Mer-shon et al., 1980).

Все изложенное касалось монауральной оценки удаленности источника звука. Вместе с тем в настоящее время недостаточно изучен вопрос относительно роли бинаурального слуха в оценке удаленности. В работе Кохран и соавт. (Cohran et al., 1968) использовались разные азимуты расположения источника звука, при этом авторы не обнаружили изменений в оценке дальности у испытуемых, что может служить косвенным свидетельством отсутствия признаков, используемых бинауральным слухом при определении этой координаты расположения источника звука в пространстве. Между тем имеются указания на то, что интерауральные различия стимуляции существенны для оценки удаленности (Holt, Thurlow, 1969; Molino, 1974).

Из дополнительных факторов, влияющих на возможность локализации источника звука по его удаленности, можно указать на его тембр (последний «тускнеет» при приближении источника звука; см.: Blauert, 1979), а также возможную роль ушной раковины как акустической линии задержки, которая Батто (Batteau, 1967) рассматривается как важный фактор локализации вообще и оценки удаленности источника звука в частности.

Существенным также является предварительное знакомство наблюдателя с источником звука, что значительно облегчает точность определения его удаленности (Blauert, 1979).

5.2. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ НЕПОДВИЖНОГО ЗВУКОВОГО ОБРАЗА

Наряду со значительным количеством работ, посвященных локализации источника звука в свободном звуковом поле, огромное количество исследований пространственного слуха было выполнено при использовании весьма интересного явления, а именно феномена латерализации. Это явление состоит в следующем: если через два головных телефона одновременно подаются два одинаковых звуковых сигнала равной амплитуды, то у испытуемого возникает субъективное ощущение слитного звукового образа (СЗО), расположенного внутри головы по ее средней линии. Если же на одном ухе звуковое раздражение подается раньше или усиливается по сравнению со стимуляцией противоположного уха, то СЗО смещается (латерализуется) в сторону более раннего или более сильного раздражения. Такой способ предъявления звуковых сигналов при межушных различиях стимуляции получил название дихотического, а при отсутствии этих различий — диотического.

По всей вероятности, этот феномен не стал бы так широко использоваться, если бы он не имел ряда преимуществ перед стимуляцией в свободном звуковом поле с точки зрения исследования закономерностей пространственного слуха.

Во-первых, было показано, что латерализация вызывается теми же физическими особенностями бинаурального раздражения, которые определяют локализацию источника звука в свободном звуковом поле в горизонтальной плоскости, а именно межушными различиями стимуляции по времени и интенсивности. Это позволило предположить наличие тесного сродства процессов локализации источника звука в свободном звуковом поле и его латерализацию при дихотическом раздражении. Проведенные исследования подтвердили это предположение. В этом смысле очень показательна работа Жеффрисса и Тейлора (Jeffress, Taylor, 1961), установившая, что имеется практически полное совпадение между точками периметра, куда испытуемых просили проецировать СЗО, латерализованный за счет межушных различий стимуляции по времени и точками периметра, в которых локализуется источник звука при тех же межушных различиях стимуляции по времени, в случае, если звуковой сигнал предъявляется в свободном звуковом поле.

Во-вторых, дихотический способ предъявления звуковых сигналов с учетом тесного сродства процессов локализации и латерализации открывает широкие возможности отдельного исследования роли тех или иных параметров звуковых сигналов в локализации источника звука.

Кроме того, использование дихотической стимуляции при исследовании закономерностей локализации источника звука исключает необходимость учитывать отраженные звуковые сигналы, что требует при исследовании локализации источника звука использования либо больших открытых пространств, либо анехоидных камер.

5.2.1. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ПРИ ВАРЬИРОВАНИИ МЕЖУШНЫХ РАЗЛИЧИЙ СТИМУЛЯЦИИ ПО ВРЕМЕНИ

При варьировании интерауральных различий стимуляцией по времени (ΔT) была установлена очень высокая разрешающая способность слуховой системы в определении этой междушной задержки. Оказалось, что слуховая система в этих условиях эксперимента способна различать значения ΔT порядка нескольких микросекунд. В табл. 3 представлены пороговые значения ΔT для разных классов звуковых сигналов.

Кроме того, установлено, что при использовании в качестве стимулов низкочастотных сигналов имеются частотно-зависимые зна-

Таблица 3

**Пороговые значения ΔT ,
вызывающие латерализацию
СЗО**

(по: Альтман, 1983)

Вид звукового сигнала	Пороговое значение ΔT , мкс
Тоны	6—16
Шумы	9—20
Одиночные щелчки	20—50
Серии щелчков	11

Таблица 4

**Пороговые значения ΔT ,
вызывающие латерализацию
СЗО**

(по: Альтман, 1983)

Вид звукового сигнала	ΔT , дБ
Тоны	0.5—1.5
Шумы	1.5
Одиночные щелчки	2.0—3.0

Примечание. Громкость сигналов 40—80 фон.

чения минимально различимого фазового угла при междушных различиях стимуляции, а именно его возрастание от 3 до 5 градусов при увеличении частоты звукового сигнала от 0.25 до 1.0 кГц. Интересно отметить, что при частотах выше 1.5 кГц сдвиг по фазе интераурального фазового угла не вызывает латерализацию даже при очень его больших значениях (рис. 157). Сходные данные были получены в недавних исследованиях роли междушных различий стимуляции по фазе при латерализации тональных сигналов разной частоты и интенсивности (Abel, Kunov, 1983; Ayres, Clark, 1984).

Укажем еще на некоторые особенности пороговой латерализации при изменениях ΔT . Так, пороговые значения ΔT уменьшаются от 24 до 6 мкс при увеличении длительности сигнала от 1 до 700 мс (Mills, 1972). Существенно влияет на пороговое значение ΔT время нарастания сигнала: увеличение этого времени от 10 до 250 мс увеличивает порог латерализации от 6 до 38 мс.

Изложенные выше данные касались только пороговых значений ΔT при различных условиях стимуляции. Последующее увеличение ΔT выше его пороговых значений приводит к все большему смещению СЗО от средней линии в сторону уха, на которое подается опережающий стимул. Как видно из рис. 158, зависимость субъективного ощущения смещения СЗО прямо пропорциональна значению ΔT в диапазоне 0—630 мкс (данные получены при действии не только коротких

звуковых щелчков, как на рисунке, но и при латерализации шумовых посылок и коротких речевых сигналов (Blauert, 1979). Начиная с значений ΔT , равных 630 мкс и выше, СЗО полностью латерализован, т. е. находится у уха, на которое подается опережающее раздражение. Если значение ΔT продолжает увеличиваться и превышает 2.0—2.2 мс, то ощущение слитности СЗО исчезает и испытуемый воспринимает два отдельных звуковых события — последовательность щелчков, существующих раздельно у каждого из ушей.

В последние годы была проведена серия работ, показавших, что пороговые значения ΔT различаются в зависимости от значения ΔT , на котором проводятся измерения (т. е. в зависимости от того, насколько смещен СЗО от средней линии головы). Так, в работе Домница и Колбурна (Domnitz, Colburn, 1977) было установлено, что наименьшие пороговые значения ΔT для появления смещения СЗО наблюдаются при ΔT , близких к 0, в то время как при смещении СЗО ближе к уху (т. е. при

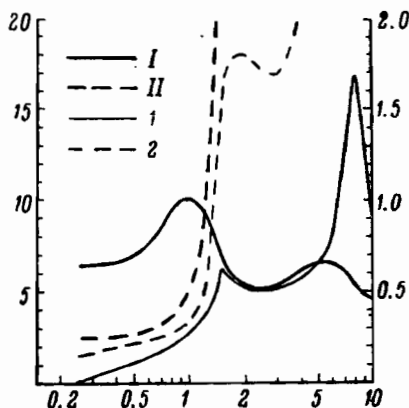


Рис. 157. Разрешающая способность латерализации при интерауральных различиях стимуляции по интенсивности (I) и фазе (2) (по: Mills, 1972).

По оси абсцисс — частота звукового сигнала, кГц; по оси ординат — порог латерализации по интенсивности (справа, дБ) и фазе (слева, град). I — измерение в свободном звуковом поле, II — при дихотической стимуляции.

наблюдаются при ΔT , близких к 0, в то время как при смещении СЗО ближе к уху (т. е. при

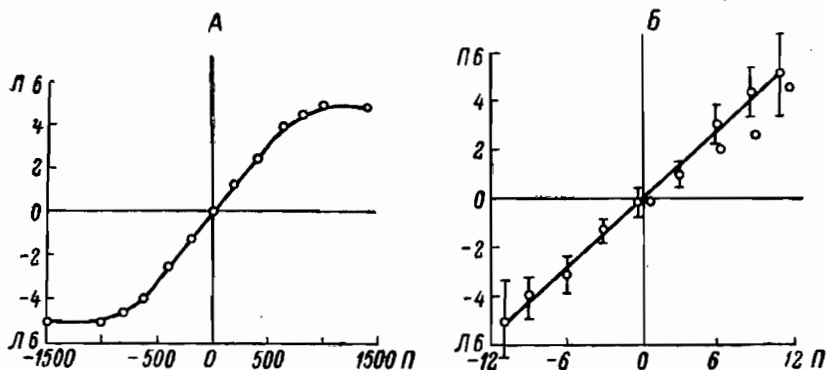


Рис. 158. Латерализация СЗО при варьировании интерауральных различий стимуляции по времени (А) и интенсивности (Б) (по: Blauert, 1979).

По оси абсцисс на А — ΔT , мкс; на Б — ΔI , дБ; по оси ординат — условная оценка смещения СЗО. Л — сигнал опережает (А) или усиливается (Б) на левом ухе; П — то же на правом.

увеличении абсолютных значений ΔT) порог латерализации возрастает.

В настоящее время исследование латерализации при варьировании ΔT продолжается, при этом тенденция, которая может считаться перспективной, состоит в изучении латерализации сложных, многокомпонентных по спектру сигналов. Примером этому может служить работа Блума и Джонса (Bloom, Jones, 1978), в которой приведена также литература предыдущих работ этого направления. Такого рода исследования были продолжены в последние годы Трахиотисом и сотр. (Bernstein, Trachiotis, 1985a, 1985b; Shiano et al., 1986; Smoski, Trachiotis, 1986), установившими особенности латерализации амплитудно-модулированных сигналов разной частоты несущей и разной частоты модуляции, а также латерализации полосовых шумов разного спектра.

5.2.2. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ПРИ ВАРЬИРОВАНИИ МЕЖУШНЫХ РАЗЛИЧИЙ СТИМУЛЯЦИИ ПО ИНТЕНСИВНОСТИ

Как уже указывалось, помимо междушных различий стимуляций по времени, латерализацию СЗО вызывает также варьирование междушных различий стимуляции по интенсивности (ΔI). Работ, характеризующих пороговые значения ΔI для латерализации, несколько меньше, чем данных о пороговых значениях ΔT . Вместе с тем в настоящее время установлено, что пороговые значения ΔI близки к дифференциальному порогу по интенсивности, который определен при моноауральном прослушивании звуков. Это видно из табл. 4, где представлены пороговые значения ΔI , полученные для разных классов сигналов разными авторами.

Имеется и частотная зависимость пороговых значений ΔI при латерализации СЗО. Она представлена на рис. 158, из которого видно, что в разных частотных диапазонах имеются выраженные оптимумы. Известно также, что пороговые значения ΔI уменьшаются при увеличении интенсивности звука. Так, увеличение интенсивности щелчка от 10 до 20 дБ приводит к уменьшению ΔI от 3 до 2 дБ (Blauert, 1979). Аналогичные данные о роли расположения СЗО для пороговых значений его смещения при варьировании ΔI получены в уже цитировавшейся работе (Domnitz, Colburn, 1977). Было показано, что наименьшие пороговые значения ΔI наблюдаются при расположении СЗО по средней линии головы, а наибольшие — если СЗО располагается у уха испытуемого.

В предыдущем изложении были рассмотрены отдельно роль междушных различий стимуляции по времени и интенсивности факторов, вызывающих латерализацию СЗО. Однако следует отметить, что наряду с отдельным изучением роли ΔT и ΔI в течение длительного времени исследуется вопрос о соотношении этих двух факторов при латерализации. Это рассмотрение основано на возможности «заменить» один из двух основных параметров локализации (ΔT и ΔI) другим параметром. Эта замена ΔT на ΔI (или наоборот) получила название явления компенсации. Эксперименты с использованием явления компенсации для изучения соотношения ΔT и ΔI при латерализации СЗО, как правило, строятся следующим образом:

СЗО, латерализованный введением интерауральных различий стимуляции по времени (или по интенсивности), возвращают к средней линии головы испытуемого созданием латерализации противоположного знака (усиление ΔI или увеличение ΔT) в сторону, противоположную первичной латерализации СЗО.

Этим способом, так называемого центрирования, были получены основные факты, характеризующие явление компенсации, в частности значения коэффициента компенсации, или «обмен» времени на интенсивность (английский термин — «time-intensity trade»), — количество микросекунд на количество децибелов, необходимых для приведения СЗО к средней линии головы наблюдателя. В большом числе работ, посвященных исследованию коэффициента компенсации, было установлено, что его значение варьирует в очень широких пределах — от 2 до 200 мкс/дБ. Наиболее естественно предположить, что столь большие различия (на два порядка) значения коэффициента компенсации могут определяться только условиями постановки эксперимента, в частности характером использованных звуковых сигналов.

В интересно поставленной работе Гафтера и Карьера (Hafter, Carrier, 1972) было показано, что полного «обмена» времени на интенсивность в слуховой системе не происходит. Данные этой работы предполагают наличие раздельных, не полностью перекрывающихся каналов при локализации источника звука с помощью межушных различий стимуляции по времени и по интенсивности.

5.2.3. ПОМЕХОУСТОЙЧИВОСТЬ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ПРИ ЛОКАЛИЗАЦИИ

Эффект предшествования. Одним из существенных механизмов, определяющих помехоустойчивость слуховой системы, является феномен, получивший ряд названий: «эффект предшествования» (precedence effect) — наиболее распространенный термин в психофизике пространственного слуха; «эффект Хааса» (историю открытия эффекта см: Gardner, 1968), или закон «первой волны» (Blauert, 1979), — названия, чаще используемые в инженерной акустике. Рассматриваемый эффект состоит в следующем: если в свободном звуковом поле перед испытуемым расположить два излучателя под одинаковыми углами к средней линии головы и на равном расстоянии от наблюдателя один из излучателей включить раньше другого, то последующее включение второго излучателя в определенных временных пределах запаздывания не воспринимается, а слышится только звук, исходящий от ранее включенного излучателя.

Феномен может быть получен не только в свободном звуковом поле, но и при дихотической стимуляции. На рис. 159 представлена типичная характеристика эффекта предшествования. Как видно из рис. 159, при интервалах задержки между сигналами до 1 мс эффект предшествования не проявляется, а испытуемым воспринимается некоторое среднее положение источника звука. Подавление восприятия звукового сигнала от второго излучателя («эхового» сигнала)

начинается после интервала, равного 1 мс, и продолжается несколько десятков миллисекунд, после чего «эховый» сигнал становится слышным как отдельное звуковое событие.

Значение этого эффекта при локализации источника звука чрезвычайно велико. С его помощью слуховая система не воспринимает множества отраженных звуковых сигналов от обычных имеющихся отражающих поверхностей. Тем самым представляется возможность точно локализовать более ранний по времени включения источника звук. С локализационной точки зрения без существования эффекта предшествования звуковая среда представляла бы собой хаос. Обширная литература, посвященная разным аспектам эффекта предше-

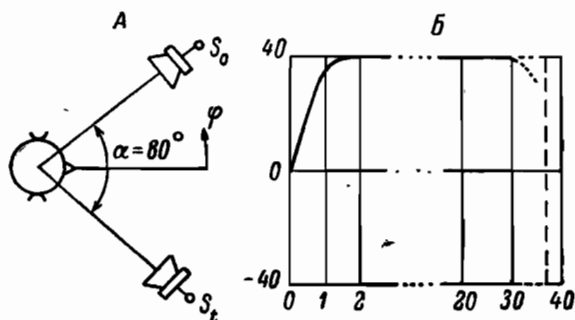


Рис. 159. Временные характеристики эффекта предшествования (по: Blauert, 1979).

А — схема расположения излучателей: S_0 — прямой сигнал, S_t — задержанный сигнал, α — угол между излучателями. **Б** — локализация воспринимаемого звука; по оси абсцисс — время между включением S_0 и S_t , мс; по оси ординат — воспринимаемый угол локализации источника звука φ , град. Вертикальная штриховая линия — порог появления отдельного ощущения от задержанного сигнала.

ствования, представлена в обзоре (Blauert, 1979). Вопрос этот продолжает рассматриваться (Zurek, 1980).

Бинауральное освобождение от маскировки. Феномен бинаурального освобождения от маскировки (бинауральная разность уровня маскировки — «binaural masking level difference», или BMLD) относится сейчас к наиболее интенсивно разрабатываемым в круге вопросов, связанных с пространственным слухом. Достаточно сказать, что за последние 15 лет опубликовано около 200 работ, посвященных этому вопросу. Феноменология явления чрезвычайно подробно исследована, и рассмотрение этого огромного материала проведено в ряде фундаментальных обзоров последних лет (Durlach, 1972; Green, Yost, 1975; Blauert, 1979; Durlach, Colburn, 1978a).

Основной эксперимент состоит в следующем. Хорошо известно, что при предъявлении через головные телефоны испытуемому тонального полезного сигнала и маскирующего шума в зависимости от соотношения амплитуд полезного и маскирующего сигналов возникает определенный уровень маскировки (полезный сигнал перестает восприниматься испытуемым на фоне шума). Если же либо полезный сигнал, либо маскирующий шум при том же соотношении их ампли-

туд подается бинаурально в противофазе, то полезный сигнал вновь становится слышимым и требуется повышение уровня шума, для того чтобы полезный сигнал вновь перестал восприниматься. Разность в уровнях маскировки между второй и первой экспериментальной ситуацией получила название «бинауральная разность уровня маскировки».

Возможность предъявления и сигнала, и помехи в разных сочетаниях — моноаурально и бинаурально — привела к обозначениям, которые стандартно используются в литературе. Так, полезный сигнал обозначается как S, а маскирующий звук (помеха) как N. Далее индексами к этим обозначениям указываются условия предъявления

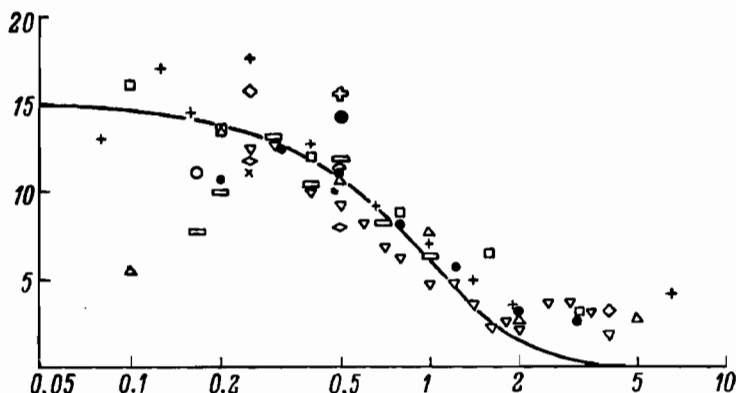


Рис. 160. Бинауральное освобождение от маскировки в зависимости от частоты полезного сигнала (по: Durlach, 1972).

По оси абсцисс — частота сигнала, кГц; по оси ординат — разность уровня маскировки, дБ.
Разные значки — данные различных авторов.

этих сигналов: m — моноауральная стимуляция, 0 и π — дихотическое предъявление стимулов со сдвигом по фазе (от 0 до 180°), τ — интерауральная задержка по времени. В работе Блаурта (Blauert, 1979) приводятся следующие данные бинаурального освобождения от маскировки по данным разных работ:

$$N_0 S_m - 6-9 \text{ дБ}$$

$$N_\pi S_0 - 9-12 \text{ дБ}$$

$$N_0 S_\pi - 12-15 \text{ дБ}.$$

Бинауральное освобождение от маскировки обнаруживает выраженную частотную зависимость. Наибольшие значения освобождения от маскировки наблюдаются на низких частотах, постепенно уменьшаясь до 2—3 дБ при частотах 2—5 кГц (рис. 160). Освобождение от маскировки зависит еще от ряда факторов: от межушных фазовых различий стимуляции — оно максимально при противофазном предъявлении сигнала; от межушной задержки по времени — в зависимости от значения частоты максимальное освобождение от маскировки наблюдается при задержках, равных примерно 0.5—3.0 мс; от степени коррелированности маскирующего шума — осво-

«бождение от маскировки возрастает с повышением его корреляции в ситуациях N_0S_x , N_xS_m от 1—3 до 8—15 дБ; от интенсивности маскирующего стимула — возрастает на 10—12 дБ при увеличении интенсивности N от 30 до 70 дБ (см. также: Durlach et al., 1986).

Сходное освобождение от маскировки, проявляющееся в возрастании разборчивости, получено при исследовании в указанных условиях речевых сигналов. Так, в зависимости от условий эксперимента разборчивость речевых сигналов может сохраняться при повышении маскирующего шума до 4—9 дБ. В одной из недавних работ были показаны более широкие возможности феномена, а именно его приложимость к прямой и обратной маскировке (Yost, Walton, 1977).

Для объяснения феномена предложен ряд моделей. Наиболее общепринятые: векторная модель и модель выравнивания и погашения, так называемая ЕС-модель (Colburn, Durlach, 1978). Работы по исследованию этого феномена продолжаются, в частности по оценке соответствия экспериментальных данных модели (Gilkey et al., 1985).

Эффект «партии коктейля». Последний из феноменов, характеризующий помехоустойчивость слуховой системы, связан не только с особенностями бинаурального слуха, но и с мнестической деятельностью человека, а именно с его вниманием (поэтому указанное явление не всегда рассматривается при изложении вопросов пространственного слуха). Состоит он в следующем: в свободном звуковом поле человек способен выделять и воспринимать голос одного из собеседников в присутствии нескольких говорящих лиц (отсюда английское название — «cocktail party effect»). Однако при закрытии одного из ушей такая возможность резко ухудшается или исчезает (Альтман, 1983).

В заключение отметим, что приведенный материал с несомненностью свидетельствует о том, что различные аспекты локализации источника звука слуховой системы изучаются как в свободном звуковом поле, так и с помощью дихотической стимуляции. Вместе с тем отмечается значительная неравномерность в разработке этих вопросов. Так, наиболее исследована локализация источника звука в горизонтальной плоскости. В последние годы значительные успехи достигнуты и в изучении параметров звукового сигнала, а также особенностей их преобразования в наружном ухе, что обеспечивает слуховой системе возможность локализовать источник звука в свободном звуковом поле по вертикали. Наименее изученными и, по-видимому, достаточно сложными являются вопросы оценки удаленности источника звука от наблюдателя. Для такого исследования, по всей вероятности, потребуется синтез на ЦВМ сигналов с достаточно сложными параметрами.

Наряду с этими проблемами необходимо подчеркнуть одно важное, с нашей точки зрения, обстоятельство.

В подавляющем числе работ локализация неподвижных источников звука изучается изолированно в соответствии с каждой из 3 координат трехмерного пространства, в котором и происходит локализация источника звука. Это оправдано с точки зрения аналитического

подхода при изучении особенностей локализации источников в горизонтальной и вертикальной плоскости, а также при оценке степени удаленности источника звука от организма. Совершенно очевидно, что в условиях естественной жизнедеятельности оценка пространственного положения источника звука происходит одновременно по его трем координатам и, следовательно, при взаимодействии механизмов, обеспечивающих эту локализацию в каждой из 3 координат. Поэтому представляется, что к настоящему времени назрел этап одновременного исследования роли всех этих механизмов с учетом их взаимодействия. По-видимому, это явится перспективой исследования локализации неподвижных источников звука в ближайшие годы.

5.3. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ДВИЖУЩЕГОСЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА ЧЕЛОВЕКОМ

5.3.1. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА В ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ ПЛОСКОСТИ

Практически первым наблюдением за восприятием движения источника звука в свободном звуковом поле с количественной оценкой этого восприятия была работа Харриса и Сержанта (Harris, Sergeant, 1971). Затем появляется ряд исследований, посвященных закономерностям локализации движения источника звука в горизонтальной плоскости. Так, в работе Перротта и Музиканта (Perrott, Musicant, 1977b) излучатель располагался на штанге в анехойдной камере, бесшумно передвигался в диапазоне скоростей от 30 до 180 град/с. В диапазоне скоростей 180—360 град/с был слышен шум воздуха, возникающий при движении штанги, а при скоростях выше 360 град/с становился слышимым и шум двигателя, приводящего в движение штангу с излучателем. При измерении минимального угла, проходимого излучателем и необходимого для возникновения ощущения движения, было установлено, что его пороговые значения возрастают с увеличением скорости движения источника звука от 8.3 град/с при скорости 90 град/с до 21.2 град/с при скорости движения источника звука, равной 360 град/с.

В последующей работе (Waugh et al., 1979) исследовался не минимально воспринимаемый угол при движении источника звука, а сама скорость в абсолютной оценке по аналогии с движением транспорта (например, в км/ч). Для опытов использовали громкоговоритель, вращающийся по окружности, звуковым сигналом служил шум с интенсивностью 70 дБ над уровнем звукового давления, при этом использовались 7 скоростей движения источника звука, от 15 до 360 град/с. На рис. 161 представлена зависимость между абсолютной и оцениваемой скоростью движения источника звука, которая является прямо пропорциональной. Из рис. 161, А также видно, что в этих условиях эксперимента наблюдается значительная переоценка воспринимаемой скорости движения по сравнению с реальной. Так, скорость, равная примерно 3 км/ч, оценивается испытуемыми как равная 16 км/ч.

В работе этих же авторов (Waugh et al., 1979) исследовалась зависимость воспринимаемой скорости движения источника звука в анехоидной камере от длительности тональной посылки. Было установлено, что оценка скорости движения источника звука при длительности стимула, равной 0.03 и 0.1 с, меньше, чем при больших значениях длительности сигнала. На рис. 161, *Б* эти данные суммированы как зависимость отношения воспринимаемой скорости к реальной; отчетливо видно, что после длительности стимула,

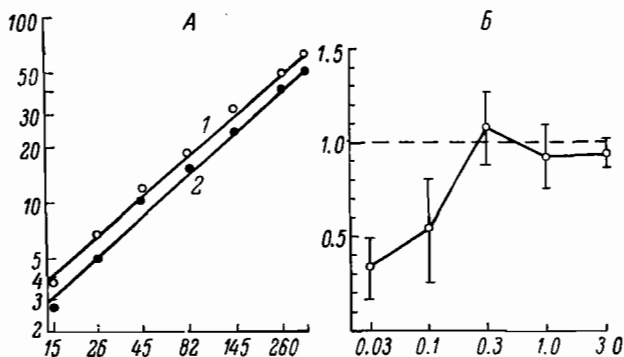


Рис. 161. Зависимость соотношений реальной и воспринимаемой скоростей (по: Waugh et al., 1979).

По оси абсцисс на *А* — скорость движения источника звука, град/с; на *Б* — длительность сигнала, с; по оси ординат на *А* — оцениваемая скорость, отн. ед.; на *Б* — отношение воспринимаемой и реальной скоростей. 1 — для светового стимула, 2 — для звукового. Штриховая линия — уровень совпадения реальной и воспринимаемой скоростей движения.

равной 100 мс, реальная и воспринимаемая скорости движения источника звука практически совпадают. Кроме того, было установлено, что дифференциальный порог на одной скорости движения источника звука (100 град/с) равен 5.3 град/с.

Исследование количества ошибок при движении источника звука по окружности (по и против часовой стрелки) в диапазоне 45—135° было проведено в работе Фарлоу (Thurlow, 1976).

5.3.2. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА В ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПЛОСКОСТИ

Всего лишь две работы посвящены исследованию восприятия движения источника звука в вертикальной плоскости. В одной из этих работ (Bloom, 1977) определялось «западение» в спектре звуковых сигналов для испытуемого при различных углах элевации источника звука (от -45° до $+45^\circ$ относительно горизонтальной плоскости, проходящей через межушную ось). В дальнейшем с помощью фильтра в спектре сигнала это западение создавалось искусственно и принимало различные значения по оси частот. Испытуемые ощущали плавное перемещение звукового образа в соот-

ветствии со значениями западения спектра (соответственно углами элевации).

Во второй работе (Watkins, 1978) испытуемым предъявлялись синтезированные на ЭВМ звуки в диапазоне частот 0.8—20.0 кГц с задержками, стимулирующими эховые сигналы, которые создает ушная раковина при прохождении звукового стимула. Было установлено, что постепенное увеличение задержки одного из двух эховых сигналов от примерно 100 до 300 мкс за время действия сигнала (около 26 с, т. е. 8.13 мкс/с) и при изменении в обратном направлении соответствует перемещению источника звука в медиальной плоскости от -90° до $+90^\circ$. Оказалось, что при такой стимуляции испытуемые воспринимают перемещение по вертикали источника звука. Таким образом, и изменение в спектре в виде «западения», и изменение значений эховых задержек приводят к появлению не только того или иного неподвижного элевационного угла, но и движущегося источника звука в вертикальной плоскости.

5.3.3. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ПРИБЛИЖЕНИЯ И УДАЛЕНИЯ ЗВУКОВОГО ОБРАЗА

В имеющихся двух исследованиях, выполненных на эту тему, использовались как стимуляция в свободном звуковом поле, так и предъявление звуковых сигналов через головные телефоны.

Граничные условия формирования движения звукового образа при его приближении и удалении. В одной из работ, посвященных изучению граничных условий формирования движения источника звука при его приближении и удалении (Вартанян, Черниговская, 1980), в качестве звуковых сигналов, излучаемых через динамик, расположенный в 50 см от испытуемого под углом 45° к средней линии головы, использовали серии коротких шумовых или тональных посылок (длительность 5 мс).

Сводные результаты работы приведены на рис. 162, в котором могут быть определены граничные условия формирования различных ощущений при оценке приближения и удаления звукового образа.

Аналогичная работа по исследованию граничных условий формирования была проведена одновременно с предыдущей работой Е. В. Кожевниковой (1980). В отличие от предыдущей работы в качестве стимулов использовались не посылки шума или тона, а серии щелчков, изменявшихся по амплитуде пропорционально квадрату времени. Было установлено, что при частоте повторения щелчков в серии, равной 4 Гц, сигнал, как правило, не связывается с ощущением движения источника звука. При увеличении частоты повторения щелчков в стимуле возникало ощущение движения.

В другой серии экспериментов было проведено исследование параметров звука (серии щелчков указанной выше частоты повторения), вызывающих ощущение движения звукового образа. При этом (по критерию 50 % правильных ответов) в среднем частота

повторения щелчков в серии, вызывающая ощущение приближения источника звука, равна примерно 10 Гц.

Дифференциальные пороги по скорости движения звукового образа при его приближении. Данные, характеризующие дифференциальные пороги по скорости движения звукового образа при его приближении, были получены Е. В. Кожевниковой (1985). Было установлено, что значения дифференциальных порогов по скорости движения (приближения) СЗО возрастают при увеличении абсолютной скорости изменения амплитуды сигнала (рис. 163).

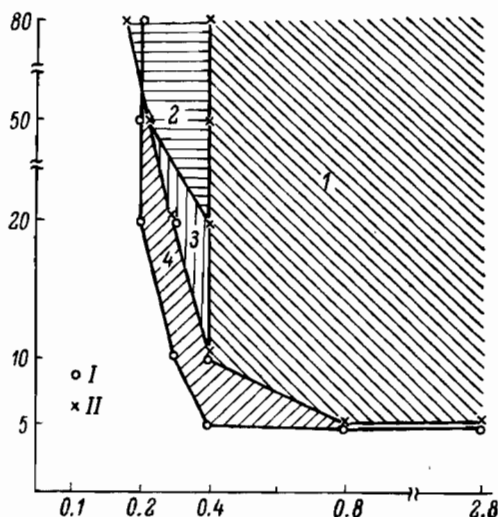


Рис. 162. Сочетания параметров стимулов, соответствующих различным критериям оценки качества серии посылок при изменении амплитуды (по: Вартанян, Черниговская, 1980).

По оси абсцисс — длительность сигнала, с; по оси ординат — частота следования посылок, 1 с. I — тональная несущая, II — шумовая несущая. 1—4 — критерии: 1 — приближения или удаления звукового образа, 2 — по сходству звуков, 3 и 4 — звукоударности соответственно при шумовой и тональной несущих.

В последующей работе Е. В. Кожевниковой (1989) были исследованы закономерности восприятия звуковой последовательности, сформированной из звуков шагов после их преобразования в ЭВМ. Это преобразование позволяло менять как спектр, так и интенсивность звуковых сигналов в последовательности для оценки роли этих физических факторов в восприятии сигналов как приближающихся или удаляющихся шагов. Было установлено, что (помимо изменения интенсивности звуковых сигналов в последовательности) большое значение для опознания приближения и удаления шагов играют вариации спектра.

Таким образом, даже небольшой материал, полученный при исследовании восприятия движения приближающегося и удаляющегося источника звука, позволяет сделать ряд существенных выводов, касающихся этого восприятия,

Во-первых, было подтверждено, что изменение интенсивности звукового сигнала может служить достаточно важным параметром, определяющим возникновение ощущения приближения (или удаления) источника звука. Причем, как это предполагалось при исследовании оценки удаленности неподвижного источника звука от организма, изменения интенсивности звукового сигнала определяют относительную оценку изменения удаленности источника и при его движении.

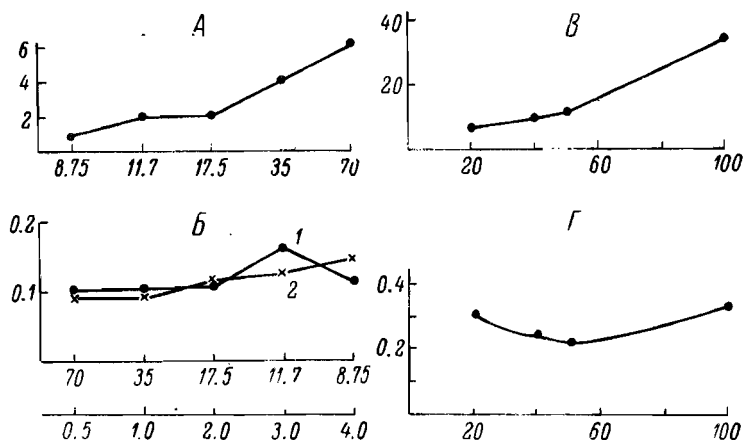


Рис. 163. Абсолютные (А, В) и относительные (В, Г) дифференциальные пороги по скорости движения звукового образа при его приближении (Кожевников, 1985).

По оси абсцисс — скорость изменения амплитуды щелчков, дБ/с (нижняя ось — длительность сигнала, с); по оси ординат — значения порогов, А, В — дБ/с, В, Г — отн. ед. 1 — данные одной испытуемой, 2 — средние данные 15 испытуемых.

Во-вторых, был выявлен тот критический интервал, когда в условиях изменения амплитуды звукового сигнала при предъявлении ритмических звуковых импульсов формируется ощущение движения звукового образа, который оказался близок к величине порядка 10 Гц.

Отметим, что имеются работы, задача которых состояла в доказательстве самого существования системы, воспринимающей движения источника звука. Так, Эренштейн (Ehrnstein, 1984) показал, что при вращении источника звука (тон с частотой 1 кГц и с интенсивностью, равной 53 дБ) по и против часовой стрелки в течение 2.5 мин и тестировании локализации в точках периметра 70, 80, 90, 100 и 110° (90° — средняя линия головы) наблюдаются достоверные изменения локализации справа и слева от средней линии головы, что подтверждает уже приводившиеся выше данные о кажущемся смещении точки начала движения (Perrott, Musicant, 1977a).

Отметим также исследование (McFarland, Weber, 1969), в котором было показано, что вращение источника (шум) вызывает движение глазных яблок (регистрация окулограммы). Эти движения суще-

ственно отличаются при контрольных измерениях (обычный нистагм) и сопровождают перемещение источника звука даже при наличии инструкции испытуемым удерживать глазные яблоки неподвижными.

5.3.4. ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ДВИЖЕНИЯ ЗВУКОВОГО ОБРАЗА ПРИ ДИХОТИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ

При рассмотрении закономерностей восприятия движения источника звука представляется очевидным, что оно должно основываться на тех же физических параметрах звука, которые обеспечивают и локализацию неподвижного источника излучения. Так, например, движение источника звука в горизонтальной плоскости должно обеспечиваться тремя основными параметрами:

- а) изменениями во времени межушных различий стимуляции по времени (фазе),
- б) изменениями во времени межушных различий стимуляции по интенсивности,
- в) изменениями во времени межушных различий стимуляции по спектру.

Для раздельного анализа каждого из этих межушных различий раздражения адекватным методом может оказаться дихотическое предъявление стимулов, которое в аналитических целях имеет очевидные преимущества перед исследованием перемещения источника звука в свободном звуковом поле. Действительно, в свободном звуковом поле при движении источника звука во времени изменяются все указанные выше параметры и вычленить роль и диапазон воздействия каждого из них представляется затруднительным.

«Вращающиеся тоны». Несмотря на то что работы, посвященные изучению движения слухового образа, возникающего при дихотической стимуляции, стали появляться лишь в самое последнее время, уже давно был известен психоакустический феномен, несомненно имеющий непосредственное отношение к процессам, формирующим ощущение движения источника звука. Этот феномен состоит в следующем. Если испытуемому предъявлять через головные телефоны одновременно два идентичных по амплитуде и частоте тональных сигнала, то возникает ощущение слитного звукового образа (СЗО), расположенного по средней линии головы (см. раздел 5.2). Если же частоты сигналов, подаваемых на каждое ухо, несколько отличаются, то возникает класс неоднородных субъективных явлений, обозначаемых как «бинауральные биения». Ликлайдер и Вебстер (Licklider, Webster, 1950) предложили этот класс явлений разделить на три группы. Так, при значительных межушных различиях стимуляции по частоте испытуемые воспринимают сигнал как хриплый (дальнейшее увеличение разности частоты тонов вызывает плавный переход к битональному ощущению). Уменьшение различий по частоте стимуляции каждого уха приводит к периодическим изменениям громкости стимула. Это периодическое изменение ощущается с частотой, равной межушной разности по частоте тонов, т. е. в этом случае и наблюдаются собственно бинауральные биения.

При дальнейшем уменьшении межушных различий стимуляции по частоте тонов возникает новое качество ощущения: испытуемые воспринимают СЗО как движущийся. Последний перемещается от одного уха к другому и обратно с частотой перемещения, равной частотной разности тонов, подаваемых на каждое ухо испытуемого.

Очевидно, что именно это явление имеет самое непосредственное отношение к восприятию движения источника звука, так как при нем возникает отчетливое движение СЗО, обусловленное непрерывным изменением во времени межушных различий стимуляции по фазе двух близких по частоте тонов. Такое ощущение движения СЗО, вызванное дихотической стимуляцией тонами, получило название «вращающихся тонов».

Каковы же характеристики появления ощущения «вращающихся тонов»? Было установлено (см. обзор: Perrott, Mu-

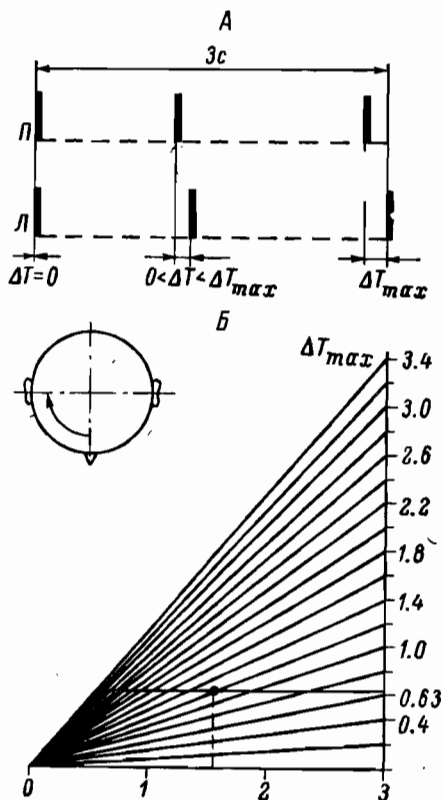


Рис. 164. Схематическое представление сигнала (А) и график, позволяющий определить время движения СЗО (Б) (по: Альтман, 1983).

На А: П и Л — левое и правое ухо, T — длительность сигнала, ΔT — межушная, ΔT_{max} — максимальная межушная задержка. На Б на схеме головы стрелкой показано направление траектории движения СЗО при предъявлении схематически изображенного сигнала. По оси абсцисс — длительность сигнала, с; по оси ординат — ΔT_{max} , мс; радиальные линии указывают на возрастание ΔT до различных значений ΔT_{max} во время действия сигнала; длительность движения СЗО ограничена прямой, параллельной оси абсцисс ($\Delta T_{max} = 0.63$ мс), и определяется проекцией точки на оси абсцисс.

sicant, 1977b), что «вращающиеся тоны» возникают при межушных различиях стимуляции по частоте в диапазоне от 0.01 до 1.0 Гц при частотах порядка от ста до нескольких сот герц.

Движение звукового образа при дихотическом предъявлении серии щелчков с интерауральными различиями по времени. При исследовании нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих восприятие движения источника звука, нами был предложен сигнал, с помощью которого оказалось возможным создавать направленное движение СЗО у человека и который состоял из серий звуковых щелчков (Альтман, 1968).

Для получения такого сигнала использовались бинаурально предъявляемые серии щелчков. Между первыми щелчками в сериях,

предъявляемых отдельно на правое и левое ухо испытуемых, создавалось отставление (ΔT), которое по мере ритмического повторения щелчков в серии линейно возрастало, достигая определенной, максимальной величины ($\Delta T_{\max}$). В этом случае испытуемые ощущали отчетливое движение СЗО от средней линии головы к уху, на которое подавалась опережающая серия щелчков (рис. 164, Б). Если опережающая серия щелчков подавалась на противоположное ухо, то движение СЗО происходило в обратном направлении по сравнению с траекторией, обозначенной на рис. 164. Было установлено,

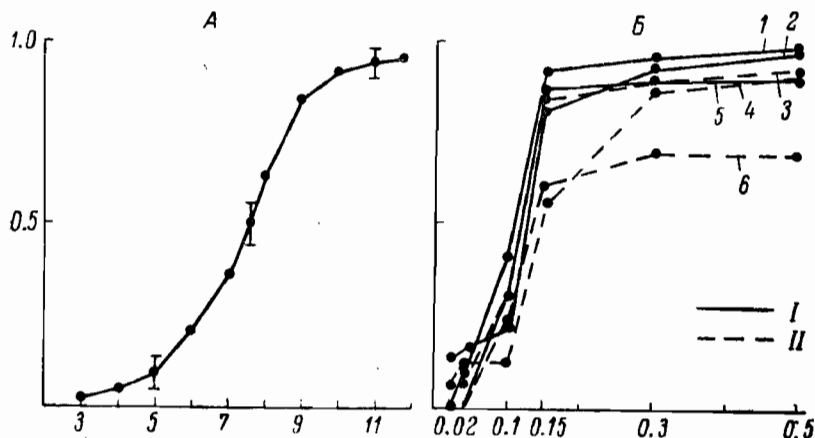


Рис. 165. Вероятность возникновения движения СЗО как функция частоты повторения щелчков (А), длительности серии (Б, I) и минимального количества щелчков в серии (Б, II) (по: Висков, 1975).

По оси абсцисс на А — частота повторения щелчков, с; на Б — интервал между щелчками, с; по оси ординат — вероятность восприятия движения звукового образа. А — усреднение по трем испытуемым, 1—6 — разные испытуемые.

что при постепенном увеличении частоты следования щелчков у всех испытуемых появлялось отчетливое ощущение движения СЗО. При этом пороговое значение частоты, вызывающей это ощущение, отличалось у разных испытуемых от 4.8 до 9.2 Гц при очень небольшом разбросе у каждого испытуемого ($\sigma=0.3-1.0$ Гц).

На рис. 165, А представлена кривая появления ощущения движения СЗО, которая, как видно, представляет собой типичную психометрическую функцию при среднем значении порога появления ощущения движения СЗО, равном 7.6 Гц (Висков, 1975). Вероятность появления ощущения движения СЗО при изменении длительности серии щелчков также имеет вид психометрической функции. При возрастании длительности серии щелчков также больше 0.1 с количество ответов, указывающих на наличие ощущения движения СЗО, превышает вероятность 0.5 даже при наличии только 2 пар щелчков (рис. 165, Б, I).

Граничные условия движения СЗО были исследованы в работе Блаурта (Blauert, 1972). Им также использовался сигнал, состоящий из серий бинаурально предъявленных щелчков, однако особен-

ностью этого сигнала, по сравнению с использованным в нашей работе, был другой закон изменения интерауральных задержек, а именно синусоидальный закон.

Близкой методикой пользовались для определения граничных условий возникновения ощущения движения СЗО Грантхем и Вайтман (Grantham, Wightman, 1978). В этой работе был использован сложный звуковой сигнал, синтезированный с помощью ЭВМ шум, состоящий из большого числа частотно-модулированных тонов, фаза модуляции которых отличалась на 180° при стимуляции правого и левого уха. Было установлено, что наилучшие пороговые восприя-

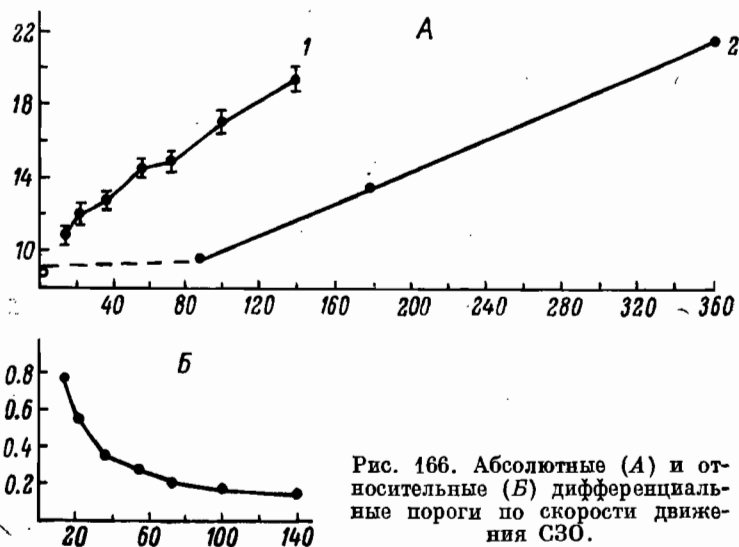


Рис. 166. Абсолютные (А) и относительные (Б) дифференциальные пороги по скорости движения СЗО.

По оси абсцисс — скорость движения СЗО, град/с; по оси ординат на А — абсолютный дифференциальный порог $\Delta\omega$, град/с; на Б — относительный порог $\Delta\omega/\omega$. 1 — по результатам дихотической стимуляции (по: Альтман, Висков, 1977); 2 — по результатам стимуляции в свободном звуковом поле (по: Perrott, Musicant, 1977b).

тия движения СЗО наблюдаются при частотах модуляции порядка 2.5—10.0 Гц. Следует указать, что после значительного ухудшения восприятия движения СЗО на частотах модуляции, более высоких чем 2.5—10.0 Гц, наблюдалось повторное улучшение восприятия движения СЗО (например, при частоте модуляции порядка 50 Гц), однако восприятие такой высокой скорости движения СЗО (сотни град/с) самими авторами работы представляется «загадочным».

Дифференциальные пороги по скорости движения слитного звукового образа при интерауральных различиях стимуляции по времени. Существенным показателем разрешающей способности слуховой системы при локализации движения СЗО являются дифференциальные пороги по скорости этого движения. На рис. 166, А представлены абсолютные дифференциальные пороги скорости движения СЗО ($\Delta\omega$) как функция абсолютной скорости этого движения. Отчетливо видно возрастание значений дифференциальных порогов при

увеличении скорости движения СЗО. Это увеличение носит практически линейный характер, и соседние точки различаются также с высокой степенью достоверности ($p < 0.001-0.05$). На рис. 166, Б приведены значения относительных дифференциальных порогов по скорости движения СЗО ($\Delta\omega/\omega$).

В заключение отметим, что и дихотическая стимуляция выявила значительно большую инерционность слуховой системы при латерализации движения СЗО, чем при латерализации неподвижных СЗО. В этом отношении приведенные данные оказались абсолютно сходны с тем, что было получено при исследовании разрешающей способности локализации слуховой системы в свободном звуковом поле для неподвижных и для движущихся источников звука.

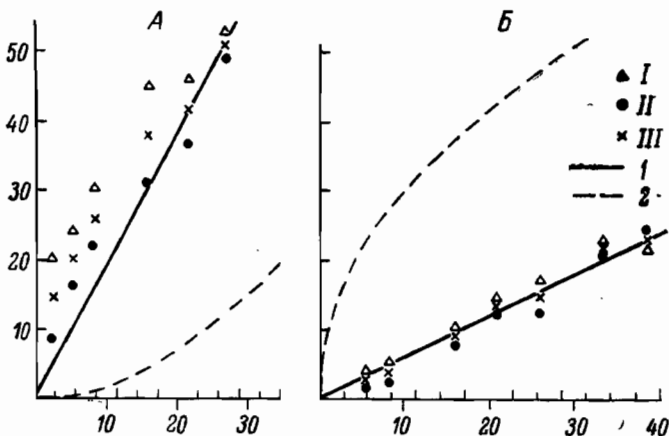


Рис. 167. Зависимость скорости устанавливаемого испытуемыми стимула при мультипликации (А) и фракционировании (Б) от скорости эталонного стимула (по: Романов, 1980б).

По оси абсцисс — значения $\omega_э = S/T$, град/с; по оси ординат — значение $\omega_т$, воспринимаемого как вдвое больший, чем $\omega_э$. I и II — разные испытуемые, III — среднее значение. На А: 1 — $\omega_т = 2\omega_э$, 2 — $\omega_т = \omega_э^2$; на Б: 1 — $\omega_т = 0.5\omega_э$, 2 — $\omega_т = \omega_э^{0.5}$. 1 — экспериментальные данные, 2 — расчетные.

Субъективные шкалы восприятия скорости движения звукового образа. Еще одной характеристикой восприятия человеком скорости движения СЗО может явиться построение субъективной шкалы. Как известно, построение субъективной шкалы восприятия в общем виде есть установление зависимости величины ощущения Y от величины раздражителя: $Y = F(X)$. Это исследование было проведено В. П. Романовым (1980б). При этом учтены два способа шкалирования: мультипликация (увеличение субъективной величины стимула вдвое) и фракционирование (такое же уменьшение субъективной величины стимула).

На рис. 167 приведены данные для мультипликации. Они свидетельствуют о том, что для этой процедуры выполняется неравенство $\omega_т > 2\omega_э$. В случае степенной зависимости между субъективным значением стимула и его физической величиной это соот-

ветствует показателю степени $n < 1$. Для фракционирования были получены данные, представленные на рис. 157, Б. Такая зависимость хорошо аппроксимируется формулой $\omega_\phi = 0.5\omega_s$, что свидетельствует о наличии линейной зависимости между субъективным и физическим значениями стимула. Логарифмическая зависимость вида $Y = A \log X$ не соответствует полученным экспериментальным данным, поэтому шкалу $Y = A \log X$ можно отвергнуть.

Оказалось, что для опытов с фракционированием показатель степени ближе к единице и, следовательно, функция мало отличается от линейной, в то время как для мультипликации имеется значительное отклонение от линейности в сторону показателей степени меньше 1.

На основании проведенной работы В. П. Романов приходит к выводу, что шкала восприятия скорости движения СЗО может быть описана, скорее всего, соотношением $Y = K \cdot \omega$, т. е. линейным соотношением, где Y — величина ощущения, ω — угловая скорость движения СЗО, K — свободный параметр, значения которого зависят от выбора единиц физической шкалы и шкалы ощущений.

Бинауральное освобождение от маскировки при движении звукового образа, вызванного интерауральной задержкой. В предыдущем изложении (см. раздел 5.2.3) рассматривался феномен, свидетельствующий о помехоустойчивости механизма локализации, проявляющегося при наличии интерауральных различий стимуляции в условиях маскировки. Между тем к настоящему времени данные, характеризующие этот феномен при локализации движущихся источников звука, крайне немногочисленны.

Было показано, что при бинауральных биениях, созданных низкочастотными сигналами (500 и 500.6 Гц), и при предъявлении шума (либо синфазно, либо противофазно с противофазным или синфазным предъявлением тонов соответственно) с увеличением интенсивности маскера диапазон обнаружения пульсации слухового восприятия сужался, однако сохранялся дольше всего при значении интерауральных фазовых различий, равном 180° (Schreiner et al., 1977). В работе Грентхема и Вайтмана (Grantham, Wightman, 1978) уровень бинаурального освобождения от маскировки зависел от значения коэффициента корреляции при противофазно предъявленных тональных сигналах (максимальное освобождение при значении коэффициента корреляции равно +1) и от скорости изменения этого коэффициента (постепенное уменьшение освобождения от маскировки до его исчезновения наблюдалось при увеличении скорости изменения коэффициента корреляции до 4 Гц).

При использовании сигнала с меняющимися интерауральными различиями во времени, создающими при пересчете разные скорости движения звукового образа (рис. 168), было установлено, что при движении слухового образа, вызванного описанным выше сигналом, наблюдается статистически достоверное освобождение от маскировки порядка 3—4 дБ. Кроме того, этот эффект не зависит от скорости движения слухового образа (имеющиеся различия в кривой при разных скоростях движения слухового образа статистически недо-

стоверны). При использовании сигналов более низкого спектра уровень освобождения от маскировки существенно возрастает (до 6 дБ).

Полученный экспериментальный материал, касающийся восприятия движущихся источников звука движения СЗО, создаваемого изменениями межшумных различий стимуляции по времени, позволяет сделать некоторые выводы, представляющиеся нам существенными.

В первую очередь полученный экспериментальный материал позволяет выявить четкий временной механизм формирования ощущения движения источника звука. Несмотря на различия исполь-

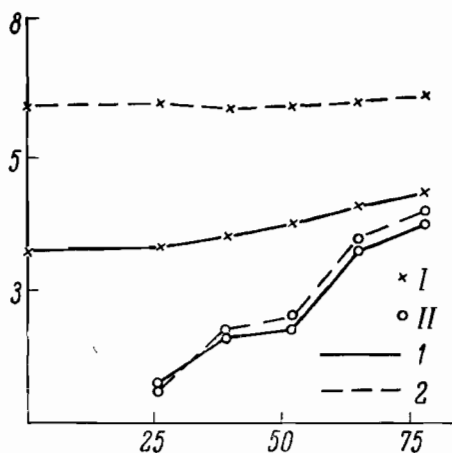


Рис. 168. Величина бинаурального освобождения от маскировки при разной угловой скорости движения звукового образа (по: Альтман и др., 1982).

По оси абсцисс — угловая скорость движения, град/с; по оси ординат — величина эффекта, дБ. I — противофазное предъявление сигнала, II — синфазное; 1 и 2 — длительность импульса соответственно 0.1 и 1 мс.

зованных методов предъявления стимула — свободное звуковое поле (Perrott, Musicant, 1977a), дихотическая стимуляция сериями щелчков с изменением ΔT по линейному (Альтман, 1983) и по синусоидальному (Blauert, 1972) законам, — измеряемые пороговые параметры ощущения движения СЗО — пороговая частота повторения щелчков в серии (Висков, 1975), длительность сигнала (Висков, 1975; Perrott, Musicant, 1977a), верхняя граничная частота модуляции ΔT (Blauert, 1972) — имеют критический интервал, который в основном группируется вокруг значений 0.1—0.2 с. Приведенные значения критического интервала указывают на достаточную инерционность слуховой системы при локализации движущихся источников звука. Естественным следствием такой инерционности должна быть более грубая разрешающая способность слуховой системы при локализации движущихся источников звука по сравнению с неподвижными звуковыми сигналами. Полученный материал подтверж-

дает этот вывод, так как и при стимуляции в свободном звуковом поле, и при дихотической стимуляции дифференциальные пороги по скорости движения и минимально различимые углы (межушные различия стимуляции по времени) намного больше, чем эти же характеристики при локализации неподвижных источников звука.

Простейшим предположением относительно механизмов слуховой системы, действующих при обработке данных о движущихся источниках звука, является наличие временной суммации, обладающей постоянной времени, близкой к указанному критическому интервалу. Однако можно предположить наличие и другого механизма, а именно связь критического интервала с временным окном формирования мгновенного сенсорного отпечатка локализации неподвижного источника звука. Если это предположение справедливо, то возникает представление о том, что формирование ощущения движения звукового образа обусловлено стиранием этого отпечатка. Такое стирание лишает слуховую систему возможности поточечной локализации источника звука, однако вместо этого возникает новое качество ощущения — ощущение движения звукового образа.

5.3.5. ДВИЖЕНИЕ СЛИТНОГО ЗВУКОВОГО ОБРАЗА ПРИ ИНТЕРАУРАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЯХ СТИМУЛЯЦИИ ПО ИНТЕНСИВНОСТИ

Пороговые характеристики. Как уже указывалось, вторым фактором (наряду с междушными различиями стимуляции по времени), обеспечивающим локализацию неподвижного источника звука, являются междушные различия стимуляции по интенсивности (ΔI). Совершенно очевидно, что изменения междушных различий стимуляций по интенсивности во времени также должны вызывать ощущение движения СЗО при дихотическом предъявлении звукового сигнала (рис. 169).

Было установлено, что у всех испытуемых граничная частота связана со всеми использованными параметрами сигнала, причем наличие зависимости граничной частоты от некоторых из этих параметров определяется значениями других параметров, т. е. зависимость является нелинейной.

Усредненное по всем параметрам и по всем испытуемым пороговое значение граничной частоты составляло 9.7 Гц. Это значение, с учетом варьирования данных по разным испытуемым, достаточно хорошо согласуется с приведенным выше значением пороговой частоты возникновения ощущения движения СЗО при изменении ΔT , хотя и частота эта несколько больше пороговой частоты, полученной при варьировании ΔT , т. е. 7.6 Гц (Висков, 1975).

В этой же работе исследовалась пороговая конечная интерауральная разность интенсивностей, вызывающая ощущение движения СЗО. При этом испытуемые изменяли во времени скорость приращения амплитуды щелчков в серии. Было установлено, что в среднем эта величина равна 5.15 дБ и она оказалась зависимой от интенсивности стимула.

В работе Грентхема (Grantham, 1984) в качестве звуковых сигналов были использованы амплитудно-модулированные шумы, в которых модулирующая синусоида была при бинауральном раздражении противофазной. При этом возникают синусоидальные изменения межшумных различий стимуляции по интенсивности, которые зависят от глубины и частоты амплитудной модуляции. Было установлено, что испытуемые могут воспринимать большую частоту амплитудной модуляции, более быстрые изменения межшумных различий интенсивности при движении СЗО, т. е. большую частоту амплитудной модуляции, чем при меняющейся временной задержке (Grantham, Wightman, 1979).

Дифференциальные пороги по скорости движения звукового образа при интерауральных различиях стимуляции по интенсивности.

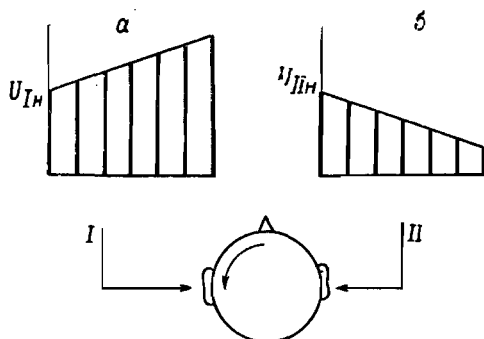


Рис. 169. Схема дихотического предъявления сигнала, вызывающего движение СЗО при варьировании межшумных различий по интенсивности стимуляции (по: Романов, 1980а).

По оси абсцисс — длительность стимула, с; по оси ординат — амплитуда сигнала: для серии щелчков, подаваемых на левое (а, I) и на правое (б, II) ухо. $U_{IH} = U_{I\bar{H}}$ — начальная амплитуда сигнала. Стрелкой на схеме головы показано направление траектории движения СЗО при использованном сигнале.

При исследовании дифференциальных порогов по скорости движения СЗО применялся тот же сигнал, который описан в предыдущем разделе главы. Из приведенных на рис. 170 данных видно, что значения дифференциальных порогов монотонно увеличиваются с увеличением абсолютной скорости движения СЗО. Кроме того, проведенный анализ позволил установить, что величина дифференциального порога зависит от длительности звукового сигнала: увеличение длительности стимула приводит к уменьшению значений дифференциального порога. Это различие значений дифференциального порога статистически достоверно для всех испытуемых.

Субъективные шкалы восприятия скорости движения звукового образа при интерауральных различиях стимуляции по интенсивности. При определении субъективных шкал восприятия скорости движения СЗО, вызываемой изменением во времени межшумных различий по интенсивности (Романов, 1981), показано, что наиболее приемлемыми для субъективных шкал при фракционировании и мульти-

пликации являются линейные шкалы вида $Y=A(X-X_0)$ — рис. 171. Величина A в этой зависимости связана с выбором единиц измерения физической шкалы и шкалы ощущений, а параметр X_0 оказался равным приблизительно 7 град/с.

Бинауральное освобождение от маскировки при движении звукового образа, вызванного межшумными различиями стимуляции по

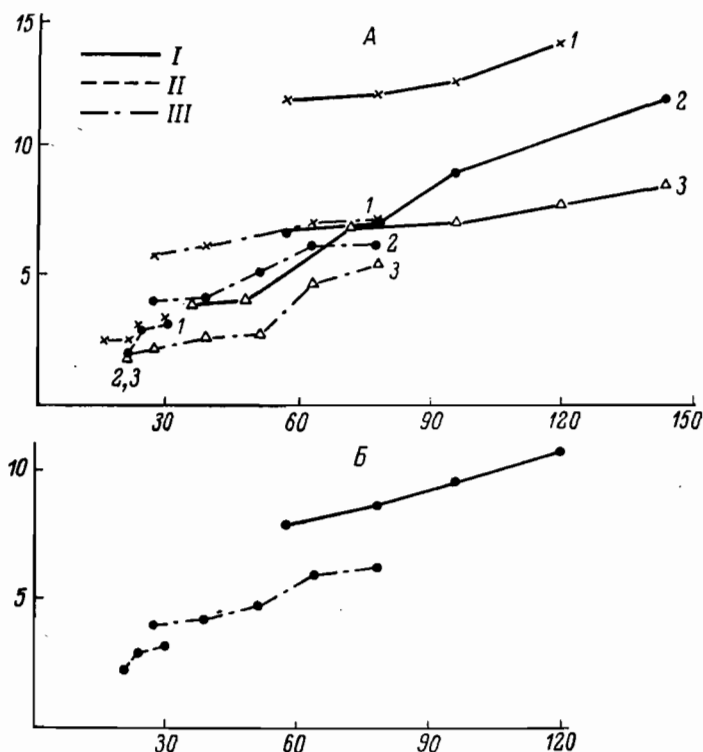


Рис. 170. Зависимость величины дифференциального порога по скорости движения СЗО от абсолютной скорости (по: Романов, 1981).

По оси абсцисс — величина угловой скорости движения СЗО, град/с; по оси ординат — величина дифференциального порога восприятия угловой скорости, град/с. I, II, III — длительности соответственно 0,8, 4, 1,5 с. 1—3 — разные испытуемые.

интенсивности. Исследованию этой важной характеристики помехоустойчивости локализационной функции слуховой системы при движении СЗО была посвящена работа В. П. Романова (1980а). В экспериментах использовался звуковой сигнал, описанный выше, с набором 5 скоростей движения СЗО. На рис. 172 представлена зависимость величины бинаурального освобождения от маскировки (средние данные по 5 испытуемым) при изменении скорости движения СЗО. При синфазном предъявлении серии, во-первых, отчетливо видно, что явление освобождения от маскировки наблюдается

и при движении СЗО, вызванного интерауральными различиями стимуляции по интенсивности, а не только при неподвижных зву-

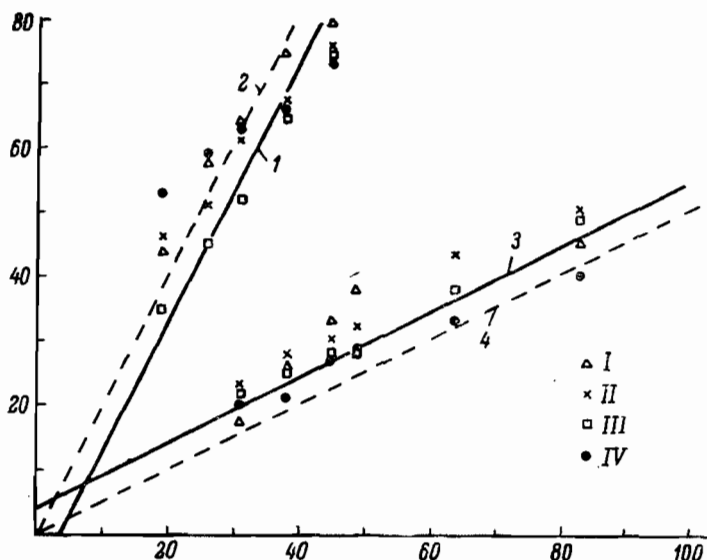


Рис. 171. Зависимость угловой скорости устанавливаемого испытуемыми стимула при мультипликации (1, 2) и фракционировании (3, 4) от скорости движения СЗО при действии эталонного стимула (по: Романов, 1980а, 1980б).

По оси абсцисс — величина угловой скорости ω_p , град/с; по оси ординат — величина угловой скорости стимула, град/с, воспринимаемой в два раза больше (1, 2) и в два раза меньше (3, 4). 1 — зависимость ω_m от ω_p , 3 — зависимость ω_f от ω_p , найденные методом нелинейного программирования; 2, 4 — данные рис. 67. I—IV — разные испытуемые.

ковых сигналах. Особенностью бинаурального освобождения от маскировки при движении СЗО является то обстоятельство, что оно происходит не только при противофазном предъявлении сигнала (шум в наших экспериментах всегда предъявлялся диотиче-

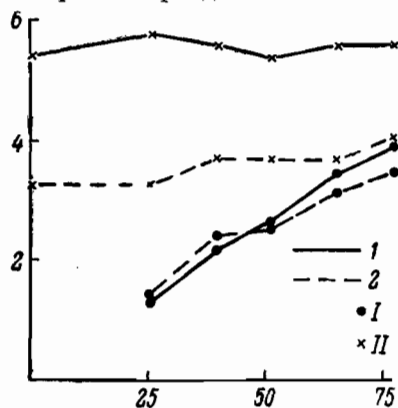


Рис. 172. Величина бинаурального освобождения от маскировки при разной скорости движения СЗО (по: Альтман и др., 1982).

По оси абсцисс — скорость движения СЗО, град/с; по оси ординат — освобождение от маскировки, дБ. I — синфазное предъявление сигнала $N_0 S_0$, II — противофазное $N_0 S_0^\pi$ (в том числе и при скорости движения СЗО, равной нулю). Средние данные по 5 испытуемым. 1 — длительность щелчка в серии 1.2 мс, 2 — 0.4 мс.

ски), но и при их синфазном предъявлении. Вместе с тем между обоими этими случаями имеется некоторое различие. Как и можно было ожидать, бинауральное освобождение от маскировки при противо-

фазном предъявлении сигнала несколько более выражено (более 3 дБ при скорости 25 град/с), чем при синфазном предъявлении стимула (менее 2 дБ при той же скорости) — рис. 172.

Наряду с этим имеется еще одна особенность бинаурального освобождения от маскировки при движении СЗО. Она состоит в том, что при увеличении скорости движения СЗО освобождение от маскировки возрастает. Это возрастание более выражено в случае синфазного предъявления стимула, чем при противфазном его предъявлении.

5.4. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА ПРИ ПОРАЖЕНИЯХ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ МОЗГА

Выше указывалось (см. главу 2), что одним из методов, позволяющих осуществить анализ нейрофизиологических механизмов деятельности слуховой системы, является исследование поведения (в данном случае локализационного) животных и человека в норме и при нарушениях деятельности различных отделов слуховой системы.

5.4.1. ЛОКАЛИЗАЦИЯ НЕПОДВИЖНОГО И ДВИЖУЩЕГОСЯ ЗВУКОВОГО ОБРАЗА ПРИ ПОВРЕЖДЕНИЯХ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ У ЖИВОТНЫХ

Нарушения локализации неподвижного источника звука у животных при повреждениях различных отделов слуховой системы исследованы достаточно широко. Сводки литературы по этим вопросам представлены в ряде руководств, обзоров и монографий последних лет (Альтман, 1972; Erulkar, 1972; Neff et al., 1975; Бару, Калмыкова, 1982; Phillips, Brugge, 1985). Поэтому в настоящем изложении мы ограничимся рассмотрением основных закономерностей проявлений нарушения локализационной функции, вызванной экспериментальным разрушением различных отделов слуховой системы.

Хотя разрушения отделов слуховой системы, расположенных ниже уровня бинауральной конвергенции афферентации, также вызывают нарушения локализации источников звука (см. обзор: Бару, Калмыкова, 1982), будут изложены только те нарушения, которые связаны с повреждением отделов слуховой системы начиная с уровня бинауральной конвергенции афферентации от правого и левого уха. Следует также отметить, что исследование роли разрушения различных отделов слуховой системы проведено в целом неравномерно, наибольшее количество работ посвящено изучению роли слуховой области коры в локализации источника звука, в то время как центры продолговатого мозга (комплекс ядер верхней оливы) и среднемозговой центр слуховой системы (задние холмы) изучены в значительно меньшем количестве работ.

При полном разрушении верхнеоливарного комплекса или при перерезке выходного коллектора волокон из комплекса ядер верхней

оливы (латеральная петля) установлена невозможность локализации тонального сигнала (Калинина, Меринг, 1971) или своеобразный дефицит локализационной функции — отсутствие способности использовать локализационные параметры стимула при различении звуковых сигналов (дихотическое предъявление щелчков с интерауральными различиями стимуляции по времени) (Casseday, Neff, 1975).

Как было показано недавно (Jenkins, Masterton, 1982), разрушения, проведенные ниже уровня бинауральной конвергенции аф-

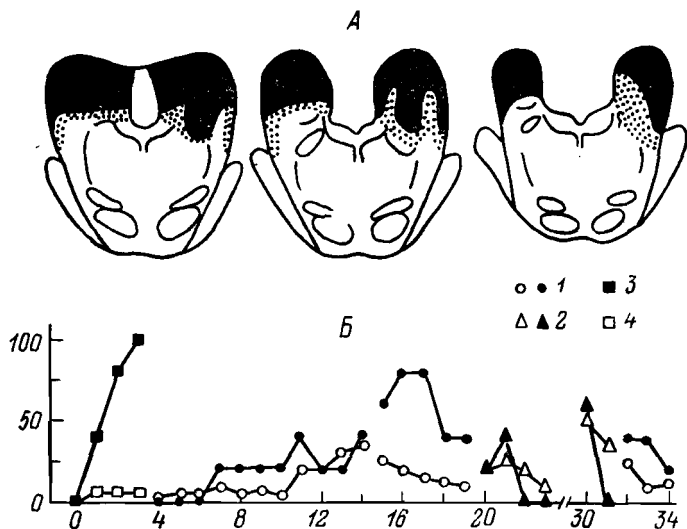


Рис. 173. Латерализация при разрушении задних холмов у кошек (по: Masterton et al., 1968).

А — область экстирпации (зачернена); Б — различение животными серии щелчков. По оси абсцисс — число испытаний (каждое испытание 5 проб); по оси ординат — процент правильных ответов. 1 — различение переключения сигнала с одного уха на другое, 2 — различение опережения (0.5 мс) между дихотически предъявленными сериями щелчков справа и слева, 3 — различение при стимуляции одного уха, 4 — звук не подается.

ферентации (улитка, трапецевидное тело) у кошки или на этом уровне (комплекс ядер верхней оливы), приводят к дефициту локализации источника звука в свободном звуковом поле билатерально или на стороне, контралатеральной разрушению.

Что касается исследования задних холмов, то данные по этому вопросу достаточно противоречивы, хотя очевидно, что их двустороннее разрушение приводит к дефициту (даже очень значительному) локализационной функции (рис. 173) как при предъявлении звуковых сигналов в свободном звуковом поле, так и при дихотической стимуляции (см. обзоры: Neff et al., 1975; Бару, Калмыкова, 1982; Phillips, Brugge, 1985). Одностороннее разрушение заднего холма кошки приводит к нарушению локализации только на стороне, контралатеральной разрушению (Jenkins, Masterton, 1982).

В последние годы была детализирована роль среднего мозгового центра слуховой системы — задних холмов — при исследовании такого элемента локализационного поведения, как ориентировочная реакция на звук.

Перерезка комиссуральных связей (мозолистого тела) между полушариями, согласно данным К. М. Быкова (1926), приводит к невозможности локализовать источник звука. Однако впоследствии эти данные подтверждены не были (Neff, 1968), хотя небольшое (на 2°) повышение порогового угла все же обнаруживается (Naumann, 1958, цит. по: Wegener, 1965). Систематические исследования способностей к локализации при перерезке комиссуральных связей между полушариями у рыб и амфибий обнаружили отсутствие каких-либо нарушений, в то время как у собак подобная перерезка вызывает лишь периодическое ухудшение локализационных возможностей (Бянки, 1967). При перерезке комиссуры между задними холмами наблюдается увеличение угла различения на 7° (Naumann, 1958).

Все приведенные выше данные не касались одного важного компонента локализационного поведения — ориентировочной реакции на звук. Согласно данным многих авторов, двустороннее разрушение слуховой зоны коры не нарушает ориентировочную реакцию (поворот головы, движение ушных раковин) на звук в момент его включения или даже усиливает ее (Walsh, 1957; Виноградова, 1961). Однако в ряде работ при этом отмечаются расстройства от незначительного ухудшения до полного отсутствия ориентировочной реакции на звук (см. обзор: Neff, 1968). Что касается подкорковых структур, то было установлено, что разрушение заднего двуххолмия вызывает полное исчезновение двигательного компонента ориентировочного рефлекса на звук (Беленков, Горева, 1969). Было установлено, что одностороннее разрушение латеральной петли и ряда прилежащих структур (дорсальная акустическая полоска, латеральная и дорсальная покрывки и клиновидное ядро) вызывают при стимуляции на стороне, контралатеральной повреждению, резкое нарушение точности и увеличение скрытых периодов поворота головы и невозможность локализовать звук, что проявлялось в повороте головы в противоположную от звука сторону (Thompson, Masterton, 1978). Разрушение одного лемниска без прилежащих структур значительно нарушает только точность поворота головы. Рассмотрение этих данных и сопоставление их с другими разрушениями стволовых структур позволило высказать предположение о разных путях, определяющих обеспечение реализации различных компонентов ориентировочной реакции на звук (Бару, Калмыкова, 1982).

Что касается слуховой области коры обычных экспериментальных животных (кошки, собаки, обезьяны, крысы), то после одностороннего удаления наблюдается некоторое ухудшение локализации. Как было отмечено, эти нарушения наблюдаются на стороне, контралатеральной повреждению (Jenkins, Masterton, 1982; Phillips, Brugge, 1985). В недавней работе были получены существенные

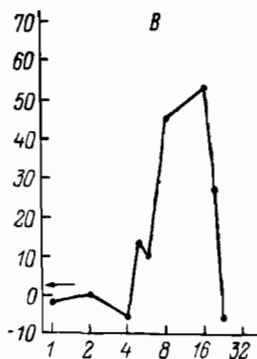
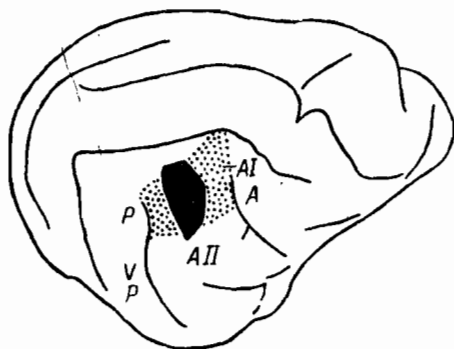
данные о связи между томотопической организацией зоны AI слуховой области коры кошки и локализацией источника звука в свободном звуковом поле (Jenkins, Merzenich, 1984).

Вначале интактные животные обучались (пищевое подкрепление) локализовать источник звука в горизонтальной плоскости по периметру при разрешении, равном 30° . В дальнейшем под барбитуровым наркозом электрофизиологически, путем обследования характеристичных частот отдельных нейронов, определялись границы изочастотных полосок на поверхности зоны AI слуховой области коры, после чего одна такая полоска удалялась. Через 20 дней после операции была установлена невозможность локализовать источник звука, если частота звукового сигнала соответствует преобладающей характеристичной частоте нейронов удаленной корковой полоски (рис. 174). Отметим, что удаления проводились односторонние и нарушения локализации также наблюдались на стороне, контралатеральной стороне повреждения.

Двухстороннее удаление коры приводит к выраженным расстройствам локализационной функции. Степень этого расстройства связана с размерами удаления слуховых областей коры. Так, удаление AI, AII и Ер кошки приводит к повышению порогового угла различения положения источника звука примерно в 1.5—3 раза (Neff et al., 1975; Бару, Калмыкова, 1982; Phillips, Brugge, 1985; Kelly, Kavanagh, 1986), в то время как расширение зон экстирпации с включением в них областей I—T, SII и SS вызывает возможность локализации источника звука в свободном звуковом поле только при разнесении источников звука на 90° (Neff et al., 1975). Один из примеров нарушения локализации звукового образа при двухстороннем разрушении слуховой области коры приведен на рис. 175.

При рассмотрении роли слуховой области коры в локализации источника звука необходимо отметить еще два обстоятельства. Во-первых, ориентировочная реакция на звук после удаления слуховой области коры практически не страдает (Альтман, 1972; Бару, Калмыкова, 1982) в отличие от изменений этого элемента локализационного поведения при разрушении среднемозгового слухового центра, т. е. заднего холма (Thompson, Masterton, 1978). Во-вторых, и это обстоятельство представляется существенным, в последнее время нашла достаточное подтверждение гипотеза о том, что нарушение локализации при удалении слуховой области коры (а следовательно, и обязательной ретроградной дегенерации клеточных элементов нижележащего отдела слуховой системы внутреннего коленчатого тела) в значительной мере определяется нарушением систем локализационной краткосрочной памяти, формирующихся в высших центрах слуховой системы (Альтман, 1972). В выполненных тщательно методически работах (см., например: Heffner, Masterton, 1978) было установлено, что животные (обезьяны) не могут локализовать источник звука при его прекращении до выхода со стартовой площадки и хорошо различают его положение, если звуковой сигнал длится во время движения животного.

A



6

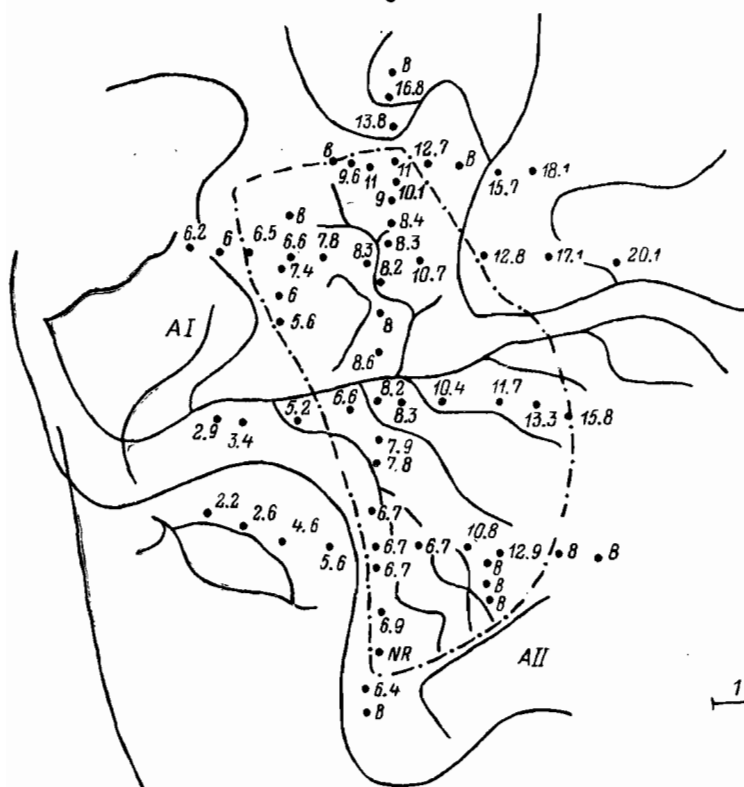


Рис. 174. Частотно-специфичное глубокое нарушение локализации звука при ограниченной экстирпации участка коры параллельной изочастотной оси в зоне AI (по: Jenkins, Merzenich, 1984).

A — боковая поверхность коры. Зона AI заштрихована; черным обозначена область удаления. A, AI, P, VP — зоны коры. На B удаленный участок коры обозначен штрих-пунктирной линией; цифры — оптимальные частоты нейронов, определенные до экстирпации. На B — зависимость правильных ответов (разность между ипси- и контралатеральной стимуляцией — ось ординат, %) от частоты сигнала (ось абсцисс, кГц). Стрелка — предъявление шума.

Следует также отметить, что при удалении слуховой области коры в опытах с дихотической стимуляцией (см. обзор: Бару, Калмыкова, 1982) было установлено, что по-разному изменяется локализационная функция при различении отдельных локализационных параметров звуковых сигналов. Так, резко повышается пороговое значение межшумных различий стимуляции по времени при латерализации, в то время как их пороговые значения по интенсивности существенно не изменяются.

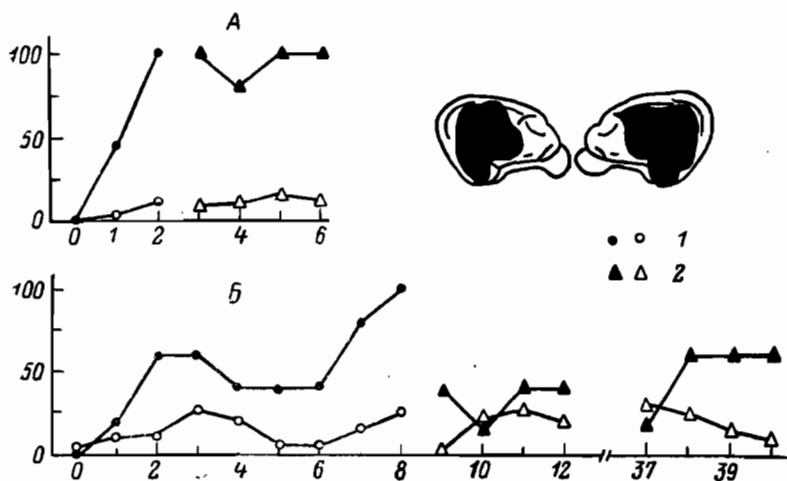


Рис. 175. Латерализация серии звуковых щелчков у intactной (А) и оперированной (Б) кошек (по: Axelrod, Diamond, 1965).

По оси абсцисс — число испытаний (каждое испытание 5 проб); по оси ординат — процент правильных ответов. 1 — различение переключения сигнала с одного уха на другое; 2 — различение опережения (0.5 мс) между дихотически предъявленными сериями щелчков справа и слева. Справа сверху показана область экстирпации коры (зачернена).

В заключение укажем, что нарушения локализационной функции после удаления слуховой области коры помимо их связи с нарушениями систем краткосрочной (а возможно, и долгосрочной) памяти, абсолютно необходимой при условнорефлекторном тестировании локализационного поведения, исследователи связывают также с нарушением отображения субъективного сенсорного пространства на моторное пространство. Такое нарушение неизбежно должно привести к невозможности формирования адекватных локализационных команд, реализующих локализационное поведение. Заметим, что эти две причины нарушения локализационного поведения вполне могут оказаться связанными между собой или по крайней мере существовать параллельно.

Все изложенное выше касалось дефицита локализации неподвижного источника звука (или звукового образа) при разрушениях центров слуховой системы. Относительно дефицита при различении движущегося звукового образа имеется работа, выполненная на собаках (Калмыкова, 1981; Альтман, Калмыкова, 1986). В этой

работе было установлено, что одностороннее разрушение слуховой области коры повышает пороговое значение междушумных различий стимуляции по времени, достаточного для различения направления «движения» с 125—135 мкс в норме до 450—500 мкс, а при междушумных различиях стимуляции по интенсивности — с 4.5—5.5 дБ до 6.6—7.4 дБ. При этом нарушение больше выражено на стороне, контралатеральной стороне операции. Двухстороннее разрушение слуховой области коры лишает животных возможности различать направление «движения» источника звука за счет междушумных различий стимуляции по времени, в то время как такое различие движения, вызванного междушумными различиями стимуляции по интенсивности, еще больше возрастает. Отметим также возрастание ми-

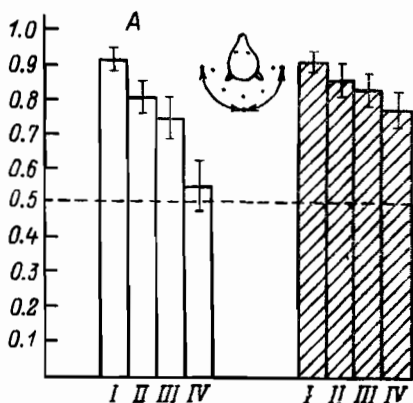
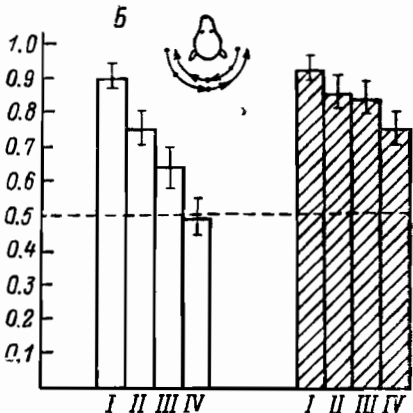


Рис. 176. Вероятность различения собаками движущегося и стационарного звуковых образов (А), а также различение разных направлений движения звукового образа (В) (по: Альтман, Калмыкова, 1986).

По оси ординат — вероятность правильных ответов; горизонтальная прерывистая линия — вероятность, равная 0.5; I — интактное животное, II — движение звукового образа с ипсилатеральной стороны после односторонней экстирпации слуховой коры, III — то же при контралатеральном движении звукового образа, IV — после двухстороннего удаления слуховой коры. Белые столбики — движение создается междушумной задержкой по времени, заштрихованные — по интенсивности.



нимальной длительности стимула, необходимой для указанного различения, которое увеличивается от 0.13—0.15 до 0.42—0.48 с при одностороннем удалении слуховой области коры и до 0.46—0.54 с при двухстороннем удалении. Пример различения животными этих сигналов представлен на рис. 176.

5.4.2. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА БОЛЬНЫМИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ПОРАЖЕНИЯХ МОЗГА

Рассмотрение данных, посвященных нарушениям локализационных способностей человека при поражениях центральных отделов слуховой системы и других образований головного мозга, сопряжено с определенными трудностями. Дело в том, что имеющиеся по этому вопросу данные весьма разнородны (Альтман, 1972,

1983). Это касается как способа предъявления и характера звуковых сигналов, так и этиологии и локализации патологического очага в мозгу. Следует также отметить, что во многих работах отсутствует точная топическая локализация очага поражения.

Систематическое исследование локализационных возможностей у больных с травматическими повреждениями головного мозга было выполнено С. М. Блинковым и соавт. (1945) и Н. Ю. Алексеенко и соавт. (1949). Определение способностей больных локализовать источник звука проводилось также с помощью латерометра. Было установлено, что наибольшие нарушения (невозможность определить сторону нанесения удара на трубку, расширение зоны ответов) наблюдаются при поражении теменной области и особенно выражены при повреждении передних отделов нижнетеменной доли. Наиболее выраженные нарушения при поражении височной области наблюдались, если патологический очаг располагался в ее задних отделах. Одностороннее поражение первичной слуховой области — извилины Гешля — не сказывалось на локализационных возможностях больных. При этом авторы отмечают, что нарушения пространственного слуха у больных не были связаны с нарушением слуховой чувствительности. Уолшем (Walsh, 1957) исследовались способности больных локализовать звук с помощью латерализации при дихотическом предъявлении щелчков. При варьировании временных интервалов между бинаурально предъявленными щелчками оказалось, что лишь у 4 больных при интерауральной задержке, равной 70—380 мкс, латерализация отсутствовала. Однако увеличение задержки позволяло и этим больным правильно определить сторону опережения. Следует указать, что у большинства больных задержки заводо больше, чем задержки, различаемые в этой работе здоровыми испытуемыми (100 мкс), поэтому окончательное суждение о наличии нарушений латерализации у обследованной группы больных представляется затруднительным. Наибольшие нарушения пространственного слуха у больных в работе Уолша были обнаружены при исследовании локализации источника звука в вертикальной плоскости (дихотическое предъявление звука). При этом следует указать, что больные, не обладавшие возможностью локализовать звук по вертикали, хорошо локализовали его в горизонтальной плоскости.

В работе Санчес-Лонго и соавт. (Sanchez-Longo et al., 1957; Sanchez-Longo, Foster, 1958) звуковой сигнал подавался за ширмой в разных точках периметра, расположенного в 33 см от испытуемого, который указкой определял его положение. В контрольной группе (здоровые испытуемые) средняя ошибка локализации источника звука была 7°. Установлено, что при поражениях височной области (опухоль, травма, кровоизлияние) у 18 больных из 21 происходило увеличение ошибки при локализации звука в среднем на 17° и лишь у 3 больных эта ошибка не превышала ошибки здоровых испытуемых. Следует подчеркнуть, что это повышение порога наблюдалось всегда в квадранте (90° по периметру), контралатеральном месту поражения.

По методике, сходной с методикой предыдущей работы, на больных с различными поражениями мозга провел исследование Шанквайлер (Schankweiler, 1961). В полную противоположность работе Санчес-Лонго и соавторов им было установлено, что возрастание ошибки локализации у больных по сравнению с локализацией здоровыми испытуемыми ничтожно и статистически недостоверно. Шанквайлер не обнаружил связи между стороной повреждения и квадрантом, в котором совершается большая ошибка при локализации. Нарушения пространственного слуха у больных были обнаружены лишь при использовании метода постоянных стимулов. Эти нарушения Шанквайлер связывает с расстройством краткосрочной памяти у больных. Следует также указать, что, по данным Шанквайлера, ухудшение в различении положения звука может наблюдаться независимо от локализации патологического очага.

И. А. Склют (1961) на большой группе больных (более 70 человек) с опухолями мозга различной локализации, верифицированной на операции, обнаружил нарушение локализационных способностей чаще всего при расположении опухоли в теменной или височной области (нарушения у 21 больного из 27), хотя определенные нарушения наблюдались и при локализации опухолей в лобной, затылочной и других областях мозга.

В ряде работ последние годы уже с помощью хорошо калиброванной электроакустической аппаратуры исследовались нарушения латерализации при изменении межушных различий стимуляции по времени и по интенсивности. Однако эти данные не позволили получить достаточно четких результатов относительно нарушений латерализации, которые характеризуют центральные поражения слуховой системы. В одной из работ (Nilsson, Liden, 1976) было установлено значительное возрастание порогового значения межушных различий стимуляции по времени для обнаружения латерализации (в среднем 48 мкс в контрольной группе и 380 мкс при ретрокохлеарной патологии). В другой работе (Bosatra, Russolo, 1976a, 1976b) в контрольной группе здоровых испытуемых пороговые значения межушных различий стимуляции по времени оказались равны 50—150 мкс, а по интенсивности 1—4 дБ, в то время как при стволовых поражениях, односторонних таламокортикальных поражениях и диффузных поражениях мозга эти значения возрастали максимально до 10 000 мкс и 10 дБ. Увеличение этих пороговых значений было обнаружено и в ряде других работ (Hausler, Levine, 1980; Zerlin, Mowry, 1980).

Ухудшение локализационной различительной способности больных с центральными поражениями было установлено в ряде исследований как при дихотической стимуляции, так и в свободном звуковом поле при тестировании локализации в горизонтальной (Pinheiro, Tobin, 1971; Abel et al., 1978) и вертикальной (Butler, 1970a) плоскостях.

Значительное число работ в последние годы было посвящено исследованию феномена бинаурального освобождения от маскировки (см. обзор: Durlach et al., 1981), хотя в основном эти работы про-

ведены на больных с периферическими поражениями слуховой системы (нейросенсорная тугоухость).

Обнаружено также (Efron et al., 1983) значительное ухудшение помехоустойчивости слуховой системы, оцениваемое по описанному выше эффекту «партии коктейля», которая была тестирована на больных после удаления височной доли. Это нарушение было более выражено на стороне, контралатеральной операции.

Что касается движущихся источников звука, то к настоящему времени имеются указания на то, что нарушение деятельности больших полушарий головного мозга существенно нарушает локализацию движущегося звукового образа. Так, после односторонних электросудорожных припадков, проводимых в терапевтических целях у некоторых групп больных, было обнаружено резкое нарушение локализации движущегося звукового образа при нарушении деятельности правого полушария, в то время как нарушение деятельности полушария слева не вызывает существенных изменений траектории движения звукового образа (Альтман и др., 1981а).

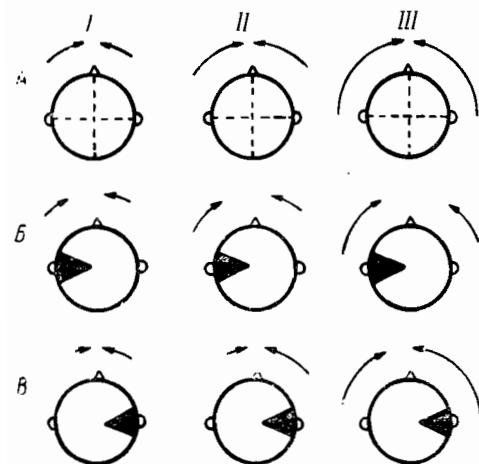


Рис. 177. Средние значения и положение траектории движения звукового образа у здоровых испытуемых (А), у больных с левосторонним поражением (Б) и правосторонним поражением (Б) полушария (по: Альтман и др., 1987).

I—III — различные скорости движения звукового образа (начальная задержка — 200, 400 и 800 мкс соответственно).

При обследовании группы больных с очаговыми поражениями, локализованными в височной области больших полушарий, было установлено, что как левосторонняя, так и правосторонняя локализация очага вызывает укорочение длины траектории движения звукового образа. Вместе с тем правостороннее поражение височной области полушарий ведет к более выраженным изменениям траектории, чем левостороннее (рис. 177).

Таким образом, проведенное рассмотрение материала позволяет считать, что интактность центральных отделов слуховой системы, и особенно ее корковых отделов, как у человека, так и у животных является решающим фактором, определяющим локализацию источника звука. Кроме того, при исследовании на собаках было показано, что локализация движущегося источника звука за счет межушных различий стимуляции по времени невозможна при двустороннем удалении слуховой области коры полушарий, в то время как локализация этого движения за счет межушных различий стимуляции по интенсивности при такой же экстирпации сохра-

няются. По всей вероятности, это свидетельствует о различных механизмах локализации при действии указанных основных параметров, т. е. междушумных различий стимуляции по времени и по интенсивности, обеспечивающих локализацию источника звука в горизонтальной плоскости. Особый интерес вызывает большая выраженность дефицита локализации движения звукового образа у человека при поражении правого полушария. Как известно, именно правое полушарие считается доминантным при определении пространственных отношений зрительной системой. Проведенным исследованием установлено, что правое полушарие оказывается доминантным и при оценке внешнего акустического пространства.

5.5. ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ ЛОКАЛИЗАЦИИ ИСТОЧНИКА ЗВУКА

Известно, что наряду с исследованием сенсорной функции мозга при поражении его центральных отделов у человека или при их экспериментальном разрушении у животных одним из весьма эффективных способов исследования нейрофизиологических механизмов этой функции является изучение электрических реакций одиночных нейронов центральных отделов слуховой системы при действии звуковых раздражений. В первой части настоящей главы будут представлены основные данные, касающиеся реакций нейронов центральных отделов слуховой системы при действии звуковых сигналов, характеризующихся свойствами разного пространственного положения неподвижных источников звука. Основная часть работ, выполненных в этом направлении, приведена в подробных сводках (Альтман, 1972, 1983; Erulkar, 1972; Aitkin, 1984; Master-ton, Imig, 1984; Yin, Kuwada, 1984; Phillips, Brugge, 1985; Irvine, 1986). Во втором разделе будут рассмотрены имеющиеся к настоящему времени данные, связанные с особенностями отражения в реакциях нейронов слуховой системы движения источника звука или звукового образа.

Заключительный раздел содержит данные об отражениях в слуховых вызванных потенциалах человека пространственных характеристик источника звука.

5.5.1. РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВЫХ ЦЕНТРОВ ПРИ ЛОКАЛИЗАЦИИ НЕПОДВИЖНОГО ИСТОЧНИКА ЗВУКА

Совершенно очевидно, что наибольший интерес при исследовании нейрофизиологических механизмов локализации источника звука в горизонтальной плоскости представляют те отделы слуховой системы, в которых впервые осуществляется бинауральная конвергенция афферентации и те отделы, которые расположены выше этого уровня. Другими словами, речь идет о верхней оливе, заднем двухолмии, внутреннем коленчатом теле и слуховой области коры.

Кроме того, при исследовании волокон слухового нерва было установлено, что предъявление контралатерального стимула может

существенно изменять активность, вызванную инсультальным местом отведения раздражением (Виño, 1978). Ряд косвенных данных может свидетельствовать о том, что на уровне кохлеарных ядер совы уже могут формироваться различные каналы оценки пространственного положения источника звука за счет межушных различий стимуляции по времени и по интенсивности (Konishi et al., 1985). Данные цитированной работы были недавно подтверждены при исследовании около 200 волокон слухового нерва кошки. Было показано (с тщательным учетом возможного переслушивания), что около 5 % обследованной популяции испытывает влияние при контралатеральной стимуляции (Murata et al., 1980).

В ряде работ (см. обзор: Mast, 1973) была показана возможность изменения реакции нейронов кохлеарного ядра (в частности, дорсального ядра этого комплекса), вызванной ипсилатеральным раздражением при предъявлении контралатерально месту отведения стимула.

Таким образом, самое общее рассмотрение особенностей обработки сигнала на низших уровнях слуховой системы, расположенных ниже уровня бинауральной конвергенции афферентации, позволяет прийти к выводу, что эта обработка применительно к локализационным механизмам в основном сводится к сохранению и подчеркиванию асимметрии рисунков возбуждения в симметричных половинах слуховой системы при смещении источника звука от средней линии головы.

Ядра верхней оливы. Первый уровень бинауральной конвергенции афферентации — комплекс ядер верхней оливы, как указывалось, представляет собой достаточно сложное образование по структуре и по связям. Однако основными ядрами комплекса являются медиальное (акцессорное) и латеральное (S-образное) ядра, клетки которых собственно и получают двухстороннюю афферентацию от правого и левого кохлеарных ядер (правого и левого уха соответственно). Поэтому исследованию именно этих ядер и посвящены основные работы по изучению реакций нейронов верхней оливы при изменении пространственного положения источника звука.

При изучении особенностей реакций нейронов указанных двух основных ядер верхней оливы было установлено своеобразное различие их функциональной организации. Оказалось, что большая часть нейронов медиального ядра верхней оливы возбуждается контралатеральной стимуляцией и тормозится ипсилатеральным раздражением. Между тем большинство нейронов латерального ядра верхней оливы обнаруживает обратное соотношение возбуждающих и тормозящих входов: они возбуждаются ипсилатеральной стимуляцией, а тормозятся контралатеральной. Наряду с такого рода организацией бинаурального входа у ряда нейронов как медиального, так и латерального ядер обнаружено возбуждающее влияние как ипси-, так и контралатеральной стимуляции. С учетом этих свойств нейронов Гольдберг и Браун (Goldberg, Brown, 1968, 1969), систематически исследовавшие реакции нейронов верхней оливы (ее медиального ядра) при мон- и бинауральной стимуляции, предложили

разделять по функциональным свойствам такие нейроны на две основные группы в зависимости от влияния их входов: на возбуждающе-возбуждающие нейроны, обладающие двумя возбуждающими (В) входами — ВВ-нейроны, или ЕЕ-нейроны (excitatory-excitatory), и нейроны, у которых один из входов является возбуждающим (В), а второй тормозным (Т) — ВТ-нейроны, или ЕІ-нейроны (excitatory-inhibitory). Следует указать, что именно ВТ-нейроны обладают максимальной чувствительностью к изменениям интерауральных различий стимуляции. Помимо этих групп выделяют также нейроны, возбуждаемые (В) одним из монауральных входов при отсутствии реакции на стимуляцию второго уха — V_0 , или E_0 нейроны.

Работы, в которых исследовалась реакция нейронов верхнеоливарного комплекса при разном пространственном положении источника звука в свободном звуковом поле, единичны. Так, были проанализированы характеристики одного из компонентов вызванных потенциалов латерального ядра верхней оливы, а также импульсные реакции одиночных нейронов этого ядра при различных азимутальных углах источника звука от -60 до $+60^\circ$ от средней линии головы летучей мыши *Myotis lucifugus* по периметру (Jen, 1980). Было установлено, что изменение азимутального ядра приводит к монотонному изменению амплитуды ответа и количества импульсов реакции одиночных нейронов. При этом наибольшая пороговая чувствительность как по критерию вызванного потенциала, так и по импульсной реакции обнаружена в диапазонах 20° контра- и ипсилатерально месту отведения, а также по средней линии головы (0°). Разрешающая способность по углу была весьма высокой. Так, у 70 % нейронов обнаруживается достоверное изменение величины реакции при изменении азимутального угла на 5° , а у $2/3$ из указанной популяции нейронов это значение достигает всего 3° , приближаясь к разрешающей способности по углу, измеренной в поведенческих экспериментах.

Основная часть работ по исследованию реакций нейронов верхнеоливарного комплекса выполнена на различных видах животных при дихотической стимуляции (см. обзоры: Альтман, 1972, 1983; Masterton, Imig, 1984; Irvine, 1986). основополагающая работа при исследовании нейронов медиального ядра верхней оливы в условиях дихотической стимуляции одиночными щелчками была выполнена Холлом (Hall, 1965). В цитированной работе при изменении межушных различий стимуляции по времени (ΔT) и по интенсивности (ΔI) был установлен основной тип реакции, характеризующий нейроны этого отдела слуховой системы: монотонные реципрокные изменения или ΔI величины реакции во всем диапазоне варьирования ΔT (рис. 178). При этом существенно подчеркнуть, что варьирование ΔT , осуществленное Холлом, соответствовало тем максимальным значениям межушных задержек, которые могут наблюдаться у использованных в работе экспериментальных животных (т. е. кошек) с учетом размера их головы. Отметим также, что представленные на рис. 168 данные иллюстрируют и значение тормозных

ипсилатеральных влияний: подавление активности нейрона наблюдается именно при опережении ипсилатерального раздражения.

Аналогичные изменения реакции нейронов медиального ядра оливы были получены и при дихотическом предъявлении не только одиночных щелчков, но и тональных сигналов. В работах Гольдберга и Брауна (Goldberg, Brown, 1969), выполненных на собаках, было показано, что монотонные реципрокные изменения наблюдаются и при варьировании фазы между дихотически предъявленными длительными тонами. В диапазоне интерауральных задержек по времени, равных ± 500 мкс и заведомо превышающих максимально возможные межушные задержки у собаки, изменения носят столь же

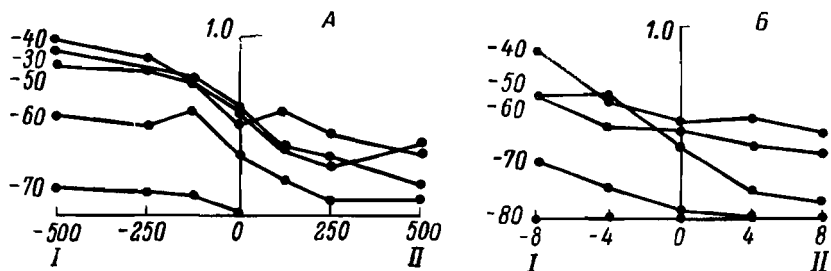


Рис. 178. Реакции нейрона медиального ядра верхней оливы кошки при варьировании межушных различий стимуляции по времени (А) и интенсивности (Б) (по: Hall, 1965).

По оси абсцисс на А — время опережения раздражения слева (I) и справа (II), мкс; на Б — усиление раздражения слева (I) и справа (II), дБ; по оси ординат — вероятность реакции. Цифры у кривых — интенсивность сигнала, дБ затухания.

монотонный и реципрокный характер, как в данных, полученных Холлом при действии одиночных щелчков (рис. 178). Как было показано Гольдбергом и Брауном в этой же работе, периодические изменения связаны с различной привязкой импульсации к определенной фазе сигнала, которая различается при ипси- и контралатеральном раздражениях. Поэтому наличие временного сдвига между раздражением контра- и ипсилатерального места отведения уха смещает максимум импульсации на каждом из соответствующих клеточных входов, в связи с чем и происходит монотонное изменение величины реакции. При этом как в условиях с изменением межушных задержек, так и при варьировании межушных различий стимуляции по интенсивности большие изменения реакции претерпевали при наличии у нейрона ВТ-входов по сравнению с ВВ организацией входов.

Следует указать, что описанный тип изменения активности при варьировании межушных различий стимуляции по времени и по интенсивности носит достаточно универсальный характер. Так, у тех животных, которые характеризуются первым появлением верхнеоливарного комплекса (лягушки и жабы), также обнаруживают уже описанный тип реакции. В работе Фенга и Капраника (Feng, Capranica, 1978) было установлено при исследовании нейронно оливарного комплекса зеленой травяной лягушки (*Hyla cinerea*),

что примерно половина обследованных нейронов отвечает на бинауральное раздражение; при этом 80 % из этой популяции обнаруживает организацию входов ВТ-типа. При этом основной тип реакции оказался идентичным тому, что уже описывался у млекопитающих: монотонные реципрокные изменения активности во всем диапазоне варьирования межшумных различий стимуляции по времени и по интенсивности.

Основной вывод, который можно сделать из приведенных данных, состоит в том, что при варьировании межшумных различий стимуляции в диапазоне, которые сопровождают перемещение источника звука в пространстве в условиях естественной жизнедеятельности организма при действии самых различных сигналов (щелчки, шумы, тоны), преобладающим и основным типом реакции являются реципрокные монотонные изменения величины реакции во всем диапазоне указанного варьирования. По всей вероятности, этот преобладающий тип реакции характеризует ту первичную обработку сведений о сигнале, которая позволяет слуховой системе определить как сторону, так и степень опережения (усиления) стимула на одной из сторон (справа или слева).

Заключая рассмотрение данных, характеризующих ядра верхнеоливарного комплекса, представляется необходимым отметить две гипотезы относительно возможной роли различных ядер верхнеоливарного комплекса в процессах, обеспечивающих локализацию неподвижного источника звука. Согласно одной из них (см. обзор: Harrison, Howe, 1974), у различных видов млекопитающих существует положительная корреляция между количеством нейронов медиального ядра верхней оливы и количеством нейронов в ядре отводящего нерва (nucleus p. abducens), что может свидетельствовать о тесной связи деятельности оливарного комплекса со зрительной функцией.

Вторая гипотеза представляется более правдоподобной. Речь идет о специализации медиального и латерального ядер верхней оливы к различению и кодированию двух основных признаков, обеспечивающих локализацию источника звука в пространстве (Masterton, 1974). Согласно этой гипотезе, кодирование межшумных различий стимуляции по времени связано с деятельностью медиального ядра верхней оливы, в то время как кодирование межшумных различий стимуляций по интенсивности и спектру связано с деятельностью нейронов латерального ядра верхней оливы (см. обзор: Masterton, Imig, 1984).

Заднее двухолмие. Среднемозговой центр слуховой системы — заднее двухолмие — относится к наиболее разработанным в электрофизиологическом плане отделам слуховой системы при изучении механизмов пространственного слуха.

При исследовании реакций в условиях бинауральной конвергенции на нейронах центрального ядра заднего холма при действии щелчков установлено наличие ВВ-, ВТ- и ВО-нейронов с фасилитацией и неполной или полной суммацией (Альтман, 1972). В многочисленных работах, проведенных при стимуляции тональными

сигналами (см. обзор: Irvine, 1986), указывается на те же типы реакций нейронов (ВВ-, ВТ-, ВО-, ТВ- и т. д.). Кроме того, прослеживается определенная тенденция связи между тонотопической организацией центрального ядра заднего холма («высоко»- и «пизкочастотные» области) и типами реакции на бинауральную стимуляцию. Вопрос об этой связи продолжает решаться (Wentstrup et al., 1986). Вначале исследования нейрональной активности при локализации в свободном звуковом поле был использован такой вид животных, как летучие мыши. Было установлено как по критерию изменения амплитуды суммарных ответов, так и по изучению реакций одиночных нейронов, что элементы этого уровня слуховой системы характеризуются определенной угловой настройкой (Альтман, 1972, 1979; Айрапетьянц и Константинов, 1974; Irvine, Wise, 1983; Aitkin, 1984; Irvine, 1986).

В дальнейшем появилось исследование, в котором изучались в свободном звуковом поле характеристики импульсных реакций нейронов бодрствующей кошки (Bock, Webster, 1974). В отличие от нейронов верхнеоливарного комплекса, обнаруживающих в подавляющем большинстве случаев монотонные реципрокные изменения импульсации при изменении интерауральных различий стимуляции, в том числе и при изменении пространственного положения источника звука в свободном звуковом поле, нейроны заднего холма, согласно данным рассматриваемой работы, обнаружили немонотонные изменения импульсации лишь при определенном пространственном расположении источника звука.

Существенный материал для понимания организации локализационной функции был получен в свободном звуковом поле в работе Кнудсена и Кониши (Knudsen, Konishi, 1978). На нейронах среднего мозгового слухового центра совы *Tyto alba* — мезенцефалического латерального дорсального ядра (гомолога заднего двуххолмия млекопитающих) — показано, что в пространстве нервных элементов ядра имеется топическая организация нейронов, настроенных на разное пространственное положение источника звука (рис. 179).

По сходной методике были исследованы рецептивные поля нейронов заднего двуххолмия кошки (рис. 180). Было установлено, что в среднемозговом центре слуховой системы имеются нейроны нескольких типов: а) реагирующие на любое положение источника звука в фронтальной плоскости (омнидирекциональные нейроны); б) реагирующие только на расположение источника звука в одной полусфере; в) имеющие ограниченное рецептивное поле (Semple et al., 1983; Moore et al., 1984). Процентное соотношение нейронов различных типов чувствительности к пространственному положению источника звука с учетом роли ушной раковины и периферических отделов слуховой системы представлено в работе Келфорда и соавт. (Calford et al., 1986). Сходные типы пространственной чувствительности, отличающиеся лишь существенным значением для их формирования частотной настройки, приведены при исследовании нейронов заднего холма летучей мыши (Fuzessery, Pollak, 1985).

Следует отметить, что в среднемозговом центре не только птиц,

но и млекопитающих (кошек) наблюдается тенденция к топической организации нейронов, обладающих максимальной реакцией к определенному азимуту источника звука.

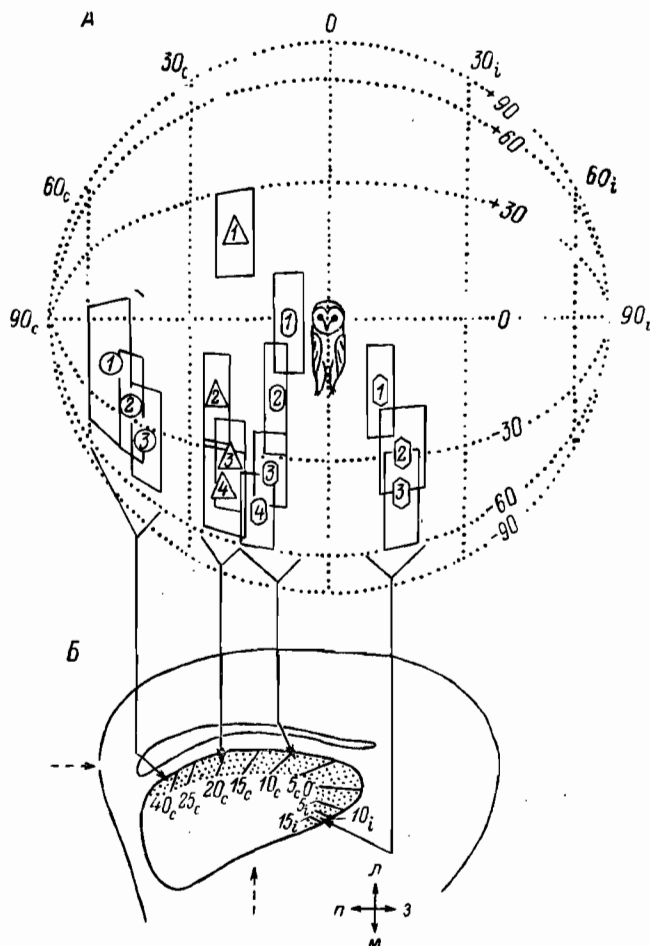


Рис. 179. Представление внешнего акустического пространства в среднемозговом слуховом центре совы (по: Aitkin, 1984).

А — полусфера представления звука и оптимальное пространственное положение источника звука (прямоугольники) для нейронов при 4 прохождениях электрода (разные фигуры в прямоугольниках). Цифры в фигурах — порядковые номера нейрона при проколе, цифры на полусфере слева — предъявление стимула с контралатеральной стороны (с), справа — с ипсилатеральной (i) стороны. Б — соотношение расположения нейронов в А на горизонтальный срез среднемозгового слухового ядра. Цифры — азимут с контра- (с) и ипсилатеральной (i) стороны. Прерывистая стрелка слева — саггитальное, снизу — поперечное направление. Крестик со стрелками: латеральное, переднее, медиальное и заднее направления.

В условиях варьирования временных интервалов между бинаурально предъявленными щелчками (Альтман, 1972) при исследовании активности нейронов заднего холма было установлено наличие немонотонных реципрокных изменений или немонотонных пере-

цифровых изменений в определенном диапазоне варьирования ΔT (рис. 181), в то время как монотонные изменения импульсации, столь характерные для нейронов верхней оливы (рис. 181), всего у 5 % нейронов обследованной выборки.

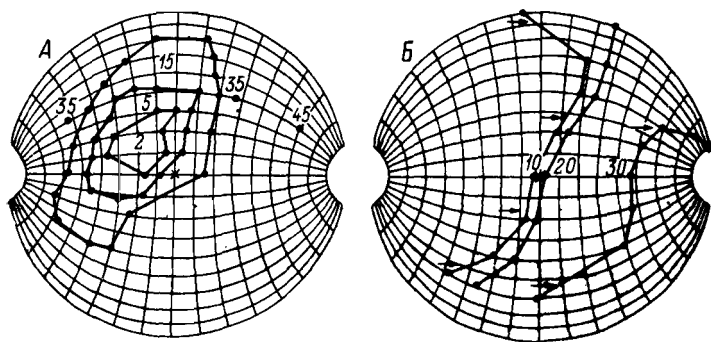


Рис. 180. Пространственные рецептивные поля двух нейронов (А и Б) заднего холма кошки (по: Aitkin, 1984).

А — ограниченное рецептивное поле; Б — рецептивное поле, занимающее контралатеральную полусферу. Рецептивные поля нанесены на полярные координаты. Цифры у кривых и стрелки — разная интенсивность звука (дБ).

При использовании тональных сигналов в активности нейронов заднего холма была обнаружена своеобразная закономерность, которая позволила ввести понятие «характеристической задержки»,

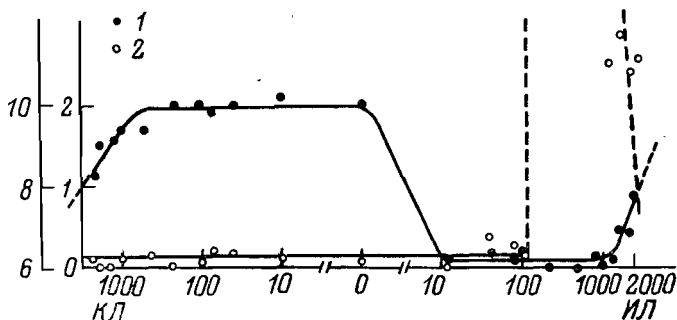


Рис. 181. Изменение реакций при варьировании ΔT между дихотически предъявленными щелчками (по: Альтман, 1972).

По оси абсцисс — опережение контралатерального (КЛ) или ипсилатерального (ИЛ) раздражений, мс; по первой оси ординат слева — скрытый период реакции, мс (2), вторая ось ординат — число импульсов в реакции (1).

впоследствии часто используемое при исследовании нейрональной активности слуховой системы применительно к механизмам пространственного слуха (Rose et al., 1966). Оказалось, что немонотонное изменение импульсации, наблюдающееся в определенном диапазоне варьирования ΔT , является характерным для данного нейрона и не зависит от частоты тонального сигнала, возрастание импульса-

ции наблюдается только при интервале, определенном для данного нейрона (например, 140 мкс для нейрона, изменения активности которого представлены на рис. 182). Впоследствии было показано, что у некоторых нейронов может наблюдаться и изменение значения характеристической задержки при изменении частоты сигнала, однако такие нейроны встречаются в незначительном количестве (см. обзор: Альтман, 1972; Yin, Kuwada, 1984).

Указанные особенности реакции продолжают прослеживаться и в работах, где в качестве объектов исследования были использованы и другие животные: морские свинки, летучие мыши, кролики (см. обзор: Aitkin, 1984; Phillips, Brugge, 1985). Эти циклические

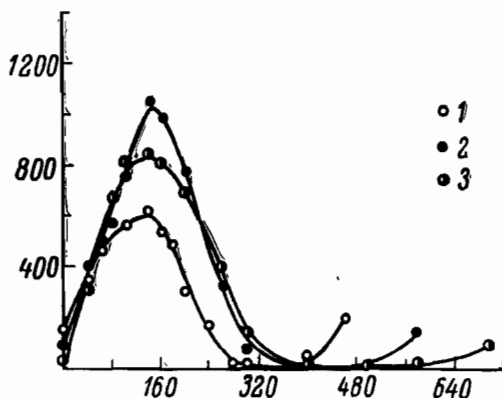


Рис. 182. Изменение активности нейрона заднего двуххолмия кошки при варьировании временного интервала между бинаурально предъявляемыми тонами различной частоты (по: Rose et al., 1966).

По оси абсцисс — время опережения контралатерального раздражения, мкс; по оси ординат — количество импульсов в реакции (длительность стимула 10 с). 1 — 2100, 2 — 1710 (оптимальная частота), 3 — 1400 Гц.

изменения импульсации кошек наблюдаются при частоте бинаурально предъявленных тонов не выше 3.1 кГц (как правило, до 2.5 кГц) и характерны для нейронов, обладающих низкими характеристическими частотами. Кроме того, недавно было показано, что введение межушных задержек при стимуляции полосовым шумом (60—4000 Гц) также может вызвать циклические изменения активности «низкочастотных» нейронов заднего холма кошки (Yin et al., 1986).

Как было показано (Yin et al., 1984), у половины нейронов заднего двуххолмия с высокими характеристическими частотами, при бинауральном предъявлении амплитудно-модулированных высокочастотных тонов (более 3.5) возникают циклические изменения активности с периодом, равным периоду амплитудной модуляции. Отметим также, что в последние годы привлечено внимание к тому факту, что чисто визуальное определение характеристической задержки не всегда может дать ее точное количественное значение.

При варьировании межушных различий стимуляции щелчками по интенсивности была обнаружена закономерность, сходная с той,

что была получена при варьировании ΔT . Было установлено, что нейроны заднего двуххолмия отвечают лишь в определенных диапазонах изменения интенсивности стимула немонотонными реципрокными либо нереципрокными реакциями. Так, было установлено, что эти два типа реакций наблюдаются примерно у 60 % обследованной выборки, в то время как монотонные реципрокные изменения — лишь у 8 % нейронов (Альтман, 1972). Наличие таких же типов реакций было установлено на нейронах заднего двуххолмия кроликов, крыс, песчанки, летучей мыши, сумчатых крыс (Альтман, 1983; Aitkin, 1984; Phillips, Brugge, 1985; Irvine, 1986). При исследовании влияния ΔI на активность нейронов центрального ядра заднего двуххолмия были использованы недавно два метода стимуляции: при интенсивности стимула постоянной на возбуждающем входе у ВТ-нейронов и изменяющейся ($\pm$) на тормозном (как правило, ипсилатеральном) входе или же при увеличении интенсивности раздражения одного из ушей и уменьшении интенсивности раздражения контралатерального уха, а также при обратном порядке варьирования интенсивностей (рис. 181). В этих исследованиях было показано примерно одинаковое направление изменений импульсной активности при обоих видах тестирования ΔI (Irvine, 1987; Semple, Kitzes, 1987). Кроме того, укажем, что в основном чувствительными к меж-ушным различиям стимуляции по интенсивности оказываются нейроны типа ВТ (Aitkin, 1984; Irvine, 1986).

Существенными представляются возникающие у ряда нейронов заднего холма реакции, фиксирующие те или иные меж-ушные различия стимуляции не только в начальном разряде нейронов на стимул, но и в их длительней активности.

В дополнение к данным, полученным при стимуляции в свободном звуковом поле, установлено также пространственное распределение в структуре заднего двуххолмия нейронов, обладающих определенными свойствами с точки зрения отражения в них параметров расположения источника в пространстве (Semple, Aitkin, 1979). Так, нейроны, отвечающие на раздражение только одного уха, расположены в основном каудально, вентрально или латерально в центральном ядре заднего холма, в то время как нейроны, отчетливо реагирующие на меж-ушное различие стимуляции по фазе, сконцентрированы латерально, дорсально и рострально, будучи пространственно отделены от других типов нейронов. Авторы считают, что имеется определенная сегрегация афферентов, идущих в центральное ядро заднего двуххолмия при сохранении общей томотопической организации (см. также: Oliver, 1987).

Заключая данные о нейрофизиологических механизмах обработки данных в нейронах заднего холма, отметим некоторое сходство с такой обработкой в ядрах верхнеоливарного комплекса: наличие «низко-» и «высокочастотных» нейронов, реагирующих в основном на меж-ушные различия стимуляции по времени (фазе) и интенсивности соответственно; определенная сегрегация путей обработки меж-ушных различий стимуляции по ΔI и ΔT , выявленная на уровне нейронов комплекса верхней оливы, имеет аналогичную тенденцию

и в заднем двухолмий. Вместе с тем четкое пространственное разделение тонотопической организации и топической организации локализационных процессов в заднем двухолмий к настоящему времени установлено только у птиц (совы).

Внутреннее коленчатое тело. Таламический уровень слуховой системы наименее изучен с точки зрения участия его элементов в реализации локализационной функции (см. обзоры: Альтман, 1972; Egulkar, 1972). Значительное число нейронов этого отдела обнару-

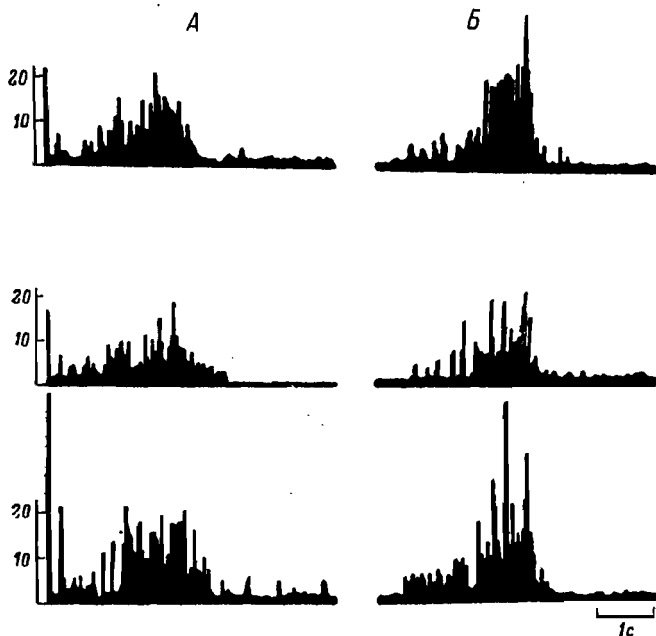


Рис. 183. ПСТ гистограммы послеразрядов двух нейронов (А, Б) внутреннего коленчатого тела кошки при действии одиночных щелчков (по: Альтман, 1972).

По оси ординат: количество импульсов.

живает поздний (реверберирующий) разряд (послеразряд), который, как и начальный, существенно изменяется в зависимости от характера раздражения (монауральное, бинауральное) (рис. 183), а также от величины межшумных различий стимуляции. Эти изменения характеризуются реципрокными или нереципрокными изменениями величины в определенном, характерном для каждого нейрона диапазоне межшумных различий стимуляции по времени или интенсивности. Необходимо отметить, что тип реакции, преобладающий на уровне верхней оливы, — монотонные нереципрокные изменения активности во всем диапазоне варьирования межшумных различий стимуляции — наблюдается у нейронов внутреннего коленчатого тела крайне редко (Альтман, 1972).

Слуховая область коры. При исследовании в свободном звуковом поле установлено, что уровень импульсации нейронов существенно

изменяется при разном пространственном положении источника звука. При этом показано, что значительная часть нейронов лучше всего отвечала при контралатеральном положении источника звука (Eisenman, 1974; Benson et al., 1984). В ряде работ (см., например: Middlebrooks, Pettigrew, 1981) приведена классификация нейронов по их чувствительности к различным положениям источника звука в пространстве: выделены нейроны, не обладающие избирательностью к пространственному положению источника звука, нейроны с избирательной реакцией на все контралатеральное поле (как правило, высокочастотные) и нейроны с высокой избирательностью к пространственному положению источника звука (низкочастотные нейроны).

При дихотическом предъявлении звуковых сигналов получены сходные результаты (Brugge et al., 1969; Альтман, 1972; Phillips, Irvine, 1979, 1980, 1981). Следует подчеркнуть, что в цитированных работах, проведенных на кошках или обезьянах, не наблюдали типов реакции, характерных для нейронов верхней оливы, т. е. монотонных реципрокных изменений импульсации во всем диапазоне варьирования межшумных различий стимуляции по времени или интенсивности. Лишь при исследовании грызунов, животных со слабо развитой лисэнцефалической корой (Benson, Teas, 1976), при изменении межшумных различий стимуляции по интенсивности (но не по времени) обнаружена значительная группа нейронов, которая отвечала монотонными реципрокными изменениями величины реакции во всем диапазоне варьирования интенсивности.

Так же как и для нейронов внутреннего коленчатого тела, для части корковых нейронов крайне характерно появление длительного послеразряда в определенном диапазоне варьирования межшумных различий стимуляции по времени и интенсивности, который длится секунды после выключения раздражения (Альтман, 1972) и отражает пространственные характеристики стимула. Интересно отметить, что привлечение внимания к локализуемому источнику звука может существенно изменять поздние компоненты реакции корковых нейронов (Benson, Hiens, 1978).

Исследования конца 70-х—начала 80-х годов обнаружили определенную пространственную упорядоченность корковых элементов с различным типом бинаурального взаимодействия (Imig, Adrian, 1977; Phillips, Irvine, 1979; Middlebrooks et al., 1980; Middlebrooks, Pettigrew, 1981). Так, при погружении электрода вдоль радиальных «колонок», состоящих из нейронов с близкими характеристическими частотами, показано, что нейроны, сходные по типу бинаурального взаимодействия, расположены ортогонально по отношению к изочастотным колонкам.

Установленные ранее закономерности преобразования информации о пространственном положении неподвижного источника звука на последовательных уровнях слуховой системы (Альтман, 1972) подтверждаются и в более поздних работах, посвященных изучению условий свободного звукового поля: переход от неспециализированных «монотонных» реакций на уровне верхних олив к специализи-

рованным «нмонотонным» в верхних отделах слуховой системы; перекрытие набором нейронов с такими реакциями широкого диапазона пространственных характеристик звуковых сигналов; появление послеразряда у нейронов верхних отделов слуховой системы, в котором отражается информация о пространственном положении источника звука и который можно рассматривать как коррелят краткосрочной слуховой памяти. Вместе с тем принципиально новые данные получены в интенсивно развивающихся исследованиях топической организации нейронной системы пространственного слуха.

5.5.2. РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВЫХ ЦЕНТРОВ ПРИ ЛОКАЛИЗАЦИИ ДВИЖУЩЕГОСЯ ЗВУКОВОГО ОБРАЗА

Исследованию реакций нейронов различных отделов слуховой системы при локализации движущихся источников звука уделено значительно меньшее внимание по сравнению с неподвижными. В последние годы в ряде работ рассматривали особенности реакций нейронов различных отделов слуховой системы при действии сигналов, имитирующих движение источника звука. Подробно способ формирования таких сигналов был описан выше (см. раздел 5.3); здесь же вкратце отметим, что эти сигналы моделировали движение источника звука в горизонтальной плоскости за счет изменения во времени межушных задержек (ΔT). Прежде чем перейти к изложению электрофизиологических данных, характеризующих локализацию движущегося звукового образа, необходимо остановиться на некоторых общих принципах описания нейронов, реагирующих на движение стимула.

Существенным становится вопрос о критериях выделения нейронов-детекторов тех или иных свойств движущегося источника звука. В общем виде можно представить два основных типа реакции нейронов слуховой системы при использовании движения источника звука. Во-первых, при увеличении и последующем уменьшении межушных различий стимуляции по времени (т. е. при движении звукового образа от уха к средней линии головы и в обратном направлении) можно наблюдать изменение узора импульсации, ее усиление или подавление при определенных положениях звукового образа по отношению к средней линии головы независимо от направления его движения. В этом случае нейрон можно отнести к тем нейронам, которые фиксируют своей реакцией определенный диапазон смещения источника звука от средней линии головы, так как он отвечает сходными изменениями импульсации независимо от того, в каком направлении варьируют межушные различия стимуляции по времени, т. е. независимо от того, в каком направлении движется звук. При этом в отдельных случаях нейрон может даже не реагировать на стационарное смещение звукового образа от средней линии головы, а отвечать только на движущийся звуковой образ. В любом случае нервные элементы с таким типом реакции можно отнести к детекторам движения источника звука, хотя они «не различают» направление этого движения. Перистимульные (ПСТ) гистограммы

реакции таких нейронов на сигнал, движущийся от уха к средней линии головы и обратно, симметричны моменту межушной задержки, т. е. моменту расположения звукового образа по средней линии головы, поэтому для краткости такие нейроны будем называть нейронами с симметричной реакцией.

Второй (противоположный) тип реакции на движение звукового образа проявляется в изменении импульсной реакции нейрона при

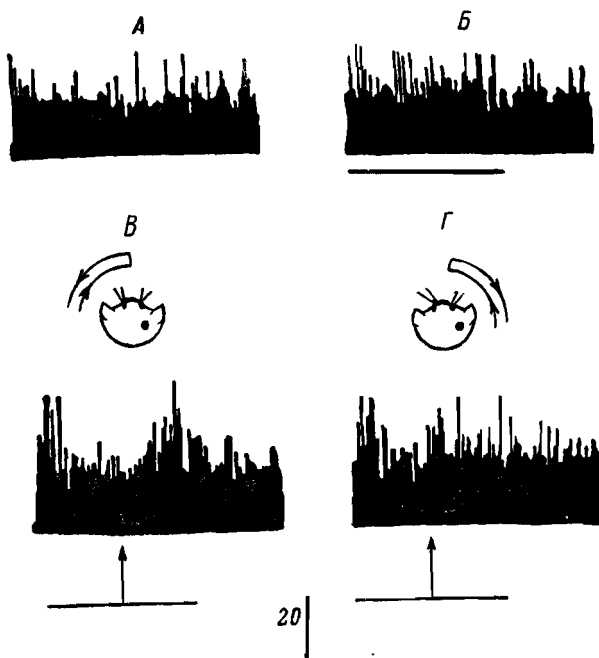


Рис. 184. ПСТ гистограммы симметричных изменений импульсации нейрона верхней оливы кошки при движении источника звука.

А — спонтанная активность нейрона, Б — реакция на одновременное бинауральное раздражение серий щелчков, В и Г — изменения ΔT при ипси- и контралатеральном опережении соответственно. Стрелки у схемы головы — направления движения звукового образа, точка — сторона отведения, стрелки под гистограммами — момент ΔT_{min} . Линии под гистограммами Б—Г — время раздражения 1.8 с. Вертикальная черта — количество импульсов.

варьировании направления движения звукового образа. Такие нейроны можно отнести к нейронам-детекторам направления движения звука. По характеру ПСТ-гистограмм их можно назвать нейронами с асимметричной реакцией. В свою очередь обе группы нейронов (и детекторы движения, и детекторы направления движения) могут включать в себя нейроны-детекторы скорости движения.

Ядра верхней оливы. Нейроны ядер верхней оливы исследовали при действии дихотической серии щелчков, в которых постепенно уменьшалась, а затем увеличивалась межушная задержка (Альтман, 1972).

При движении источника звука только 8 нейронов из 21 реагировали изменениями импульсной активности, отличными от реакции на одновременную бинауральную стимуляцию серией щелчков (детекторы движения). Один из таких нейронов медиального ядра верхней оливы, обладавший выраженной спонтанной активностью (рис. 184, А), при одновременном бинауральном предъявлении серии щелчков усиливал импульсацию с неполным воспроизведением ритма щелчков в серии (рис. 184, Б). При движении источника звука в квадранте, контралатеральном месту отведения (рис. 184, В), отмечали симметричную реакцию — примерно одинаковое усиление импульсации в одних и тех же диапазонах изменения ΔT как при уменьшении задержки (движение источника звука от уха к средней линии головы), так и при постепенном увеличении ее (движение источника звука от средней линии головы к уху). В то же время при движении источника звука в квадранте, ипсилатеральном месту отведения (рис. 184, Г), не наблюдали заметных изменений импульсации по сравнению с контрольным уровнем (одновременное бинауральное раздражение) (рис. 184, Б). Проведенные контрольные регистрации показали, что данный нейрон не реагировал на широкий диапазон стационарных межушных задержек, поэтому его, скорее, можно отнести к нейронам-детекторам движения источника звука (но не направления движения).

Заднее двухолмие. В отличие от других центральных отделов слуховой системы, исследованных электрофизиологическим методом при движении источника звука, реакции этого отдела изучали при регистрации активности не только одиночных нейронов, но и суммарных вызванных потенциалов (ВП) (Альтман и др., 1983). Использовали движение источника звука в двух направлениях: первая половина стимула вызывала движение СЗО от уха к средней линии головы, а вторая — движение в обратном направлении. При действии такого сигнала ВП заднего двухолмия в 82 % случаев обнаруживали закономерное изменение амплитуды и (или) формы (рис. 185).

Наличие симметричных и асимметричных реакций говорит о том, что в ВП заднего двухолмия, являющихся суммарной реакцией больших совокупностей нейронов, отражается активность как элементов, реагирующих на само движение (реакция, симметричная нулевой задержке), так и достаточно больших групп нейронов, реагирующих на направление движения источника звука (асимметричная реакция).

Наличие двух таких групп нейронов (детекторов движения и направления движения) подтверждается исследованиями одиночных нейронов заднего двухолмия при движении источника звука (Альтман, 1972). Действительно, на уровне заднего двухолмия обнаруживается значительная группа нейронов, реагирующих на направление движения источника звука (асимметричная реакция).

Характерно также, что во время движения звукового образа практически симметричное подавление активности наблюдали при разных значениях максимальной задержки, т. е. при разных скоростях движения звукового образа.

Наряду с нейронами-детекторами движения, отвечающими изменениями активности, симметричными минимальной задержке (момент изменения направления движения), в заднем двуххолмии обнаружена значительная часть нейронов, свойства которых позволили

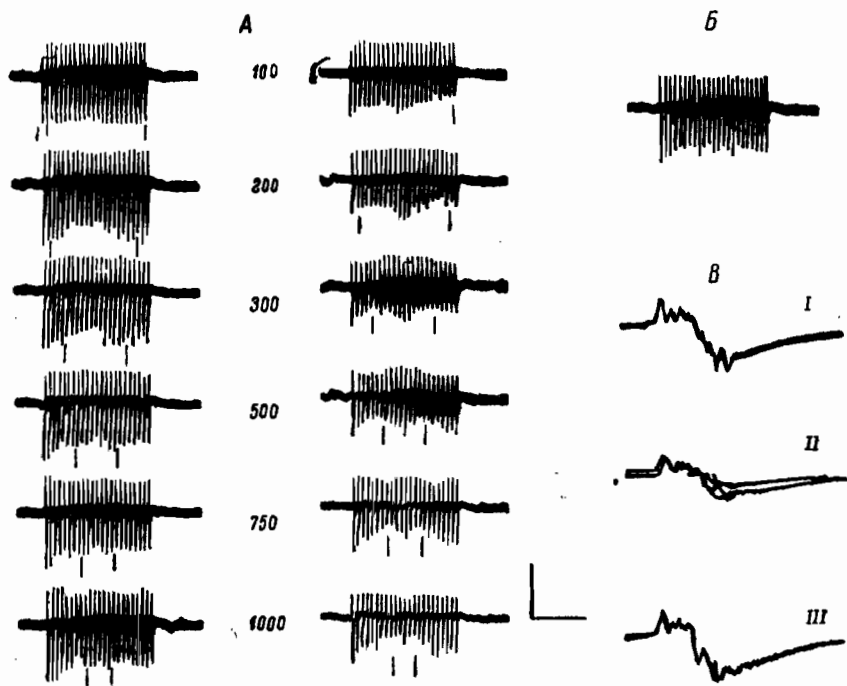


Рис. 185. Изменения ВП заднего двуххолмия кошки при движении источника звукового образа от уха к средней линии головы и обратно (по: Альтман и др., 1983).

На *А* слева — контра-, справа — ипсилатеральное движение звука по отношению к области отведения ВП при различных скоростях движения (цифры, град/с, расчетные значения); вертикальные черточки — диапазон движения звука (± 350 мкс), соответствующий реальному движению его источника. *Б* — реакция на бинауральную одновременную стимуляцию по средней линии головы. *В* — форма волны ВП при контра- (*I*), ипсилатеральной (*II*) и бинауральной (*III*) стимуляции щелчками. Калибровка: 0,5 с (*А*, *Б*) и 5 мс (*В*); 500 мкВ.

причислить их к нейронам-детекторам направления движения источника звука. К этой группе в соответствии с принятой выше классификацией отнесли 13 % из обследованной выборки в 79 нейронов (Альтман, 1968). Эти нейроны обнаруживали асимметрию реакции при изменении направления движения источника звука. На примере одного из нейронов (рис. 186, *А*, *Б*) отчетливо видно, что реакция нейрона на движение источника звука возникает только при движении от уха к средней линии головы, в то время как при движении в обратном направлении реакция на сигнал резко подавляется.

Более поздняя работа (Никитин, Попеларж, 1981) подтвердила данные предыдущего исследования о том, что значительная часть нейронов (в данном случае 30 из 61) реагирует выраженными изменениями активности при движении источника звука. При этом изменения активности были как симметричными (рис. 187, I—IV), так и асимметричными (рис. 187, IV). Как видно, асимметрия проявляется не только в диапазоне междушумных задержек, наблюдаемых при движении источника звука в естественных условиях, но и за их пределами.

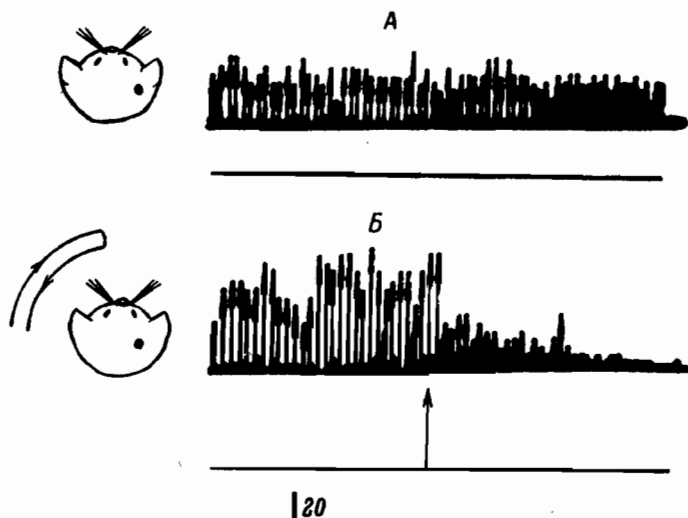


Рис. 186. ПСТ гистограммы асимметричной реакции нейрона заднего двухолмия кошки при движении звукового образа.

А — одновременное бинауральное раздражение, Б — движение звукового образа (стрелка у схемы головы кошки показывают направление движения). Длительность (черта под осциллограммой) серии щелчков 1.68 с. Стрелка — момент изменения направления движения. Точка на голове кошки — место отведения. Калибровка — 20 имп.

Активность нейронов при варьировании разности фаз между дихотически предъявляемыми тональными сигналами подробно исследовали Кувада с соавт. (Kuwada et al., 1979). Они использовали низкочастотные сигналы с расстройкой по частоте, которые вызывали у испытуемых ощущение вращающихся тонов за счет периодического изменения интераурального сдвига по фазе (см. раздел 5.3.4). Нулевой фазовый сдвиг приводит к расположению звукового образа по средней линии головы: по мере нарастания опережения по фазе на каком-либо одном ухе звуковой образ постепенно передвигается к «ведущему» уху. При предъявлении низкочастотных тональных сигналов с расстройкой по частоте между тонами, подаваемыми на правое и левое ухо кошки, зарегистрированы как изменения импульсации, близкие к симметричным, так и резко выраженные асимметричные изменения активности (рис. 188).

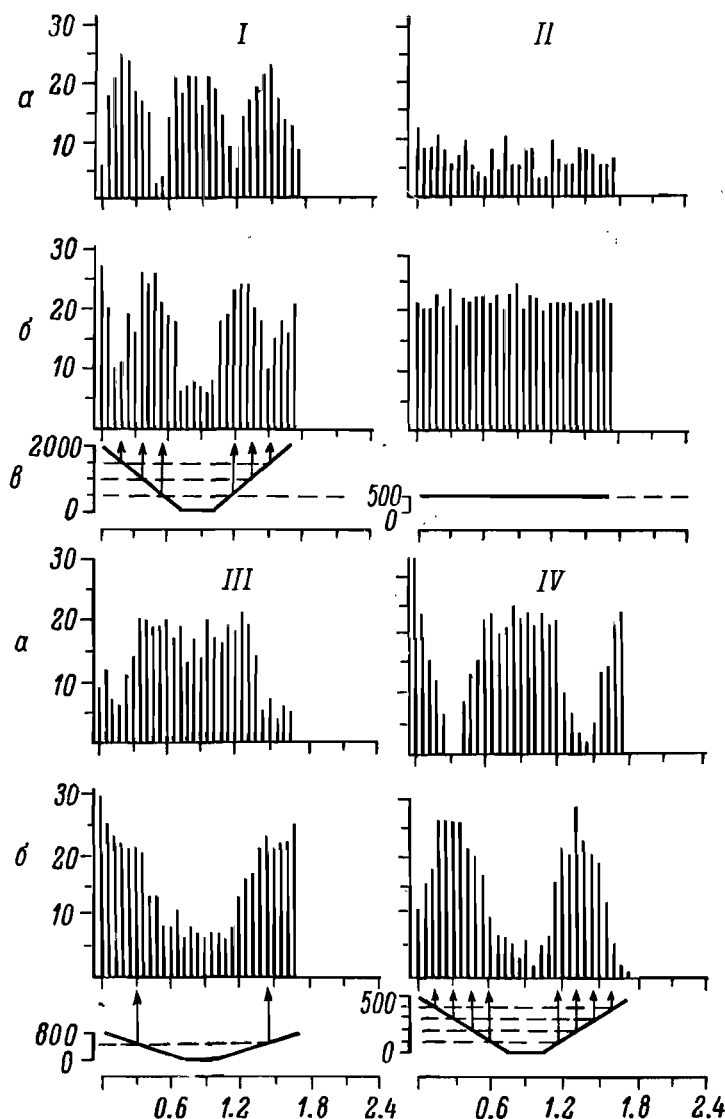


Рис. 187. ПСТ гистограммы реакции нейрона заднего двухолмия кошки на серии синфазных (а) и противофазных (б) щелчков при изменении междушовой задержки (в) (по: Никитин, Попеларж, 1984).

По оси абсцисс — время, с; по оси ординат на а, б — количество импульсов, на в — ΔT , мкс. I, III — симметричная реакция, IV — асимметричная, II — контроль. Стрелками отмечены моменты ΔT , мкс: I — 500, 1000, 1500, II — 500, III — 800, IV — 150, 300, 450 и 600.

В последующей работе этих же авторов (Kuwada et al., 1980) сообщены первые результаты внутриклеточной регистрации активности нейронов заднего двухолмия при действии дихотически предъявляемых тональных сигналов с расстройкой по частоте, показано наличие нейронов, чувствительных к межушным фазовым различиям, у которых привязка импульсного разряда к фазе сигнала осуществ-

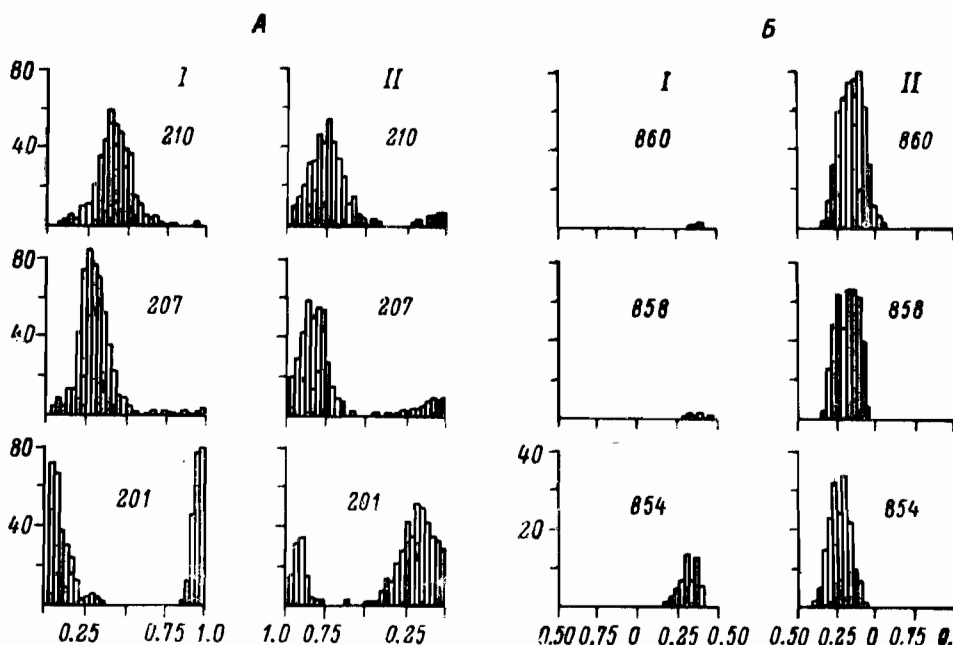


Рис. 188. Периодограммы активности двух нейронов (А, Б) заднего двухолмия кошки при варьировании межушных различий стимуляции по фазе (по: Kuwada et al., 1979).

По оси абсцисс — интерауральные различия по фазе (0 и 1.0 — звуковой образ находится по средней линии головы, 0.50 — у уха); по оси ординат — количество импульсов в реакции. I и II — опережает контра- и ипсилатеральное раздражения. Движение звукового образа проходит траекторию от правого уха к левому через среднюю линию головы (I) или в обратном направлении (II). Фиксированная частота ипси- и контралатерального раздражений 200 (А) и 850 (Б) Гц. Цифры над гистограммами — частота раздражения противоположного уха, Гц.

лялась за счет периодических изменений гиперполяризации. Кроме того, зарегистрирован нейрон, нечувствительный к межушным различиям по фазе, отвечавший импульсным разрядом только на включение стимула, после чего следовала выраженная гиперполяризация. Данные о симметричных и асимметричных изменениях активности нейронов заднего двухолмия при действии сигналов, моделирующих приближение и удаление источника звука, представлены И. А. Вар- таяном (1978).

Внутреннее коленчатое тело. Как отмечалось выше, реакции нейронов внутреннего коленчатого тела на звуковые сигналы, как

правило, состоят из двух компонентов: начального разряда, возникающего при действии звукового сигнала, и послеразряда, который может возникать через секунды и длиться в течение нескольких секунд после выключения звукового стимула. Из 50 нейронов внутреннего коленного тела (Альтман, 1972) выделили 11 нейронов (22 %)

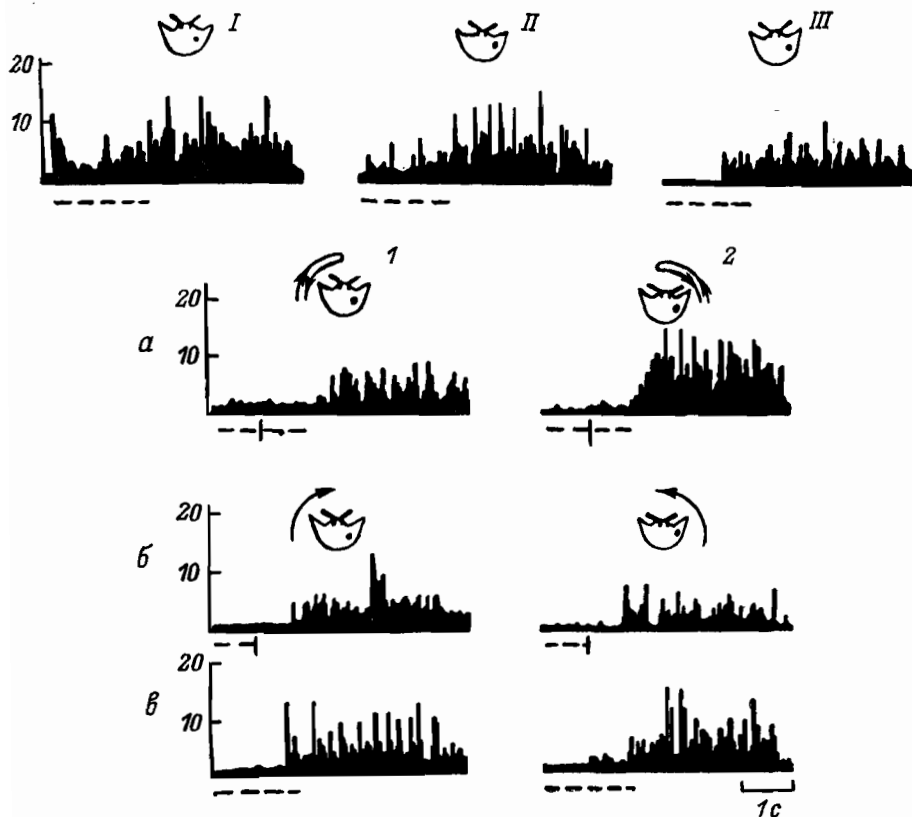


Рис. 189. ПСТ гистограммы послеразряда нейрона внутреннего коленного тела кошки по направлению движения источника звука при контра- (I), ипсилатеральном (II) и одновременном бинауральном (III) раздражениях (по: Альтман, 1972).

По оси ординат — количество импульсов в реакции. а и б — реакция на направление движения, указанное стрелками у схемы головы; в — реакция при постоянном ΔT (300 мкс). 1 — опережает контра-, 2 — ипсилатеральное раздражения. Прерывистая линия под гистограммами — время раздражения (1.68 с); вертикальная черточка — момент изменения направления движения $\Delta T_{\min}$ ($\Delta T_{\max} = 300$ мкс).

с асимметричной реакцией при движении источника звука в разных направлениях (детекторы направления движения).

Детекторное свойство нейронов фиксировать определенное направление движения источника звука выявляется также и в их послеразряде (рис. 189). В данном случае послеразряд резко усиливается в условиях движения источника звука от уха к средней линии и обратно, но только при ипсилатеральном опережении стимула. Учитывая,

что усиление послеразряда не возникало ни при движении звукового образа от уха к средней линии, ни при опережении ипсилатеральной серии щелчков на стационарную величину (рис. 189, б), можно предполагать, что усиление послеразряда — результат движения источника звука только от средней линии головы к правому уху.

На нейронах внутреннего коленчатого тела кошки начальный разряд реакции систематически исследовали при дихотическом предъявлении серии щелчков с различной максимальной задержкой, т. е. при различных скоростях движения звукового образа (Альтман и др., 1981б).

У всех нейронов, реагирующих изменением импульсации на движение звукового образа, обнаружили избирательность этой реакции в отношении скорости движения: лишь определенный диапазон скоростей движения источника звука фиксировался в реакции. Этот диапазон скоростей был специфичен для каждого нейрона, но различался у разных нейронов.

Систематические исследования реакции при действии звуковых сигналов, вызывающих движение звукового образа с разными скоростями, установили, что 33 из 90 обследованных нейронов внутреннего коленчатого тела (т. е. около 37 %) обнаруживают выраженный послеразряд при действии сигналов, имитирующих движение источника звука (Альтман и др., 1981б). Примерно у трети из них послеразряд имеет выраженную периодическую структуру. Как и начальный разряд, послеразряд проявляет избирательность к скорости движения источника звука. Диапазон скоростей, при которых наблюдаются изменения послеразряда (так же как и начального разряда), специфичен для каждого нейрона и различен у разных нейронов; в совокупности (у группы нейронов) эти диапазоны перекрывают весь использованный в работе диапазон скоростей (30—180 град/с).

Слуховая область коры. Нам известно всего несколько работ, посвященных исследованию нейронов слуховой области коры. Одна из них (Sovijärvi, 1973) проведена в условиях перемещения источника звука (тоны) в свободном звуковом поле. Источник звука (динамик) перемещали вручную в различных секторах пространства в течение 1—4 с, что не обеспечивало равномерности движения. Нейроны-детекторы направления движения источника звука были определены как при элевации, так и при перемещении источника звука в горизонтальной плоскости.

В работе Я. А. Альтмана и Н. И. Никитина (1985), проведенной при внутриклеточном отведении от нейронов слуховой области коры, показано наличие активного тормозного процесса, формирующего реакцию нейрона-детектора направления источника звука (рис. 190). И. А. Вартамян (1978) получены данные, свидетельствующие о специфической реакции нейронов слуховой области коры крысы на сигналы, моделирующие приближение и удаление источника звука.

Приведенный материал, характеризующий реакции нейронов слуховой системы при движении источника звука, свидетельствует о том, что в каждом из обследованных отделов слуховой системы

существуют значительные группы нервных элементов, фиксирующих в своей реакции различные параметры движущегося источника звука. Так, показано, что существуют нейроны, реагирующие на само движение как таковое, нейроны, реагирующие на определенное направление движения, и нейроны, выделяющие определенную скорость движения источника звукового образа. Наличие измерителей этих основных параметров движения с источника звука установлено

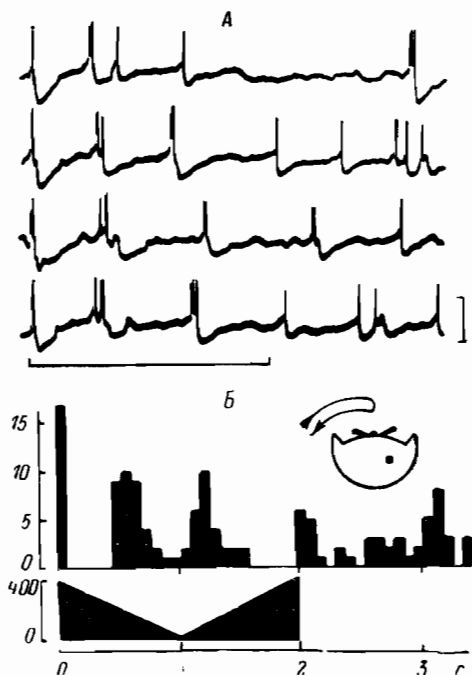


Рис. 190. Внутриклеточные реакции нейрона при движении звукового образа (по данным Н. И. Никитина).

А — осциллограммы отдельных внутриклеточных реакций, черта под осциллограммами — длительность звукового сигнала, с; Б — ПСТ гистограммы реакций нейрона (по оси ординат — число импульсов). На схеме голубая стрелка — траектория движения звукового образа. Под гистограммами — характер изменения ΔT во времени (0—400 мкс). Калибровка — 15 мВ.

при действии различных по спектру звуковых сигналов (щелчки, тоны, шумовые сигналы), что может свидетельствовать о важности такой специализации локализационной функции, поскольку она реализуется в достаточно большом пространстве нервных элементов слуховой системы.

Полученный к настоящему времени материал позволяет в самом общем виде представить характер преобразований информации о движении источника звука в последовательных отделах слуховой системы. На первом уровне бинауральной конвергенции афферентации (верхние оливы) обнаружены только нейроны, реагирующие на само движение источника звука независимо от его направления.

Можно предполагать, что эта реакция возникает за счет свойства нейрона не только изменять импульсацию в широком диапазоне смещения стационарного (неподвижного) источника звука от средней линии головы, но и отражать именно само движение. Нейроны, отвечающие специализированной реакцией на определенное направление движения источника звука, на уровне верхней оливы не были обнаружены.

В отличие от нейронов верхней оливы нейроны заднего двухолмия способны реагировать специализированной реакцией на определенное направление движения источника звука. Эту реакцию можно наблюдать как во всем диапазоне движения звукового образа, так и в определенных границах этого диапазона. Отмечены также нейроны, отвечающие специализированной реакцией и на определенное направление движения источника звука, и на скорость движения. Вместе с тем помимо детекторов направления движения на уровне заднего двухолмия имеется значительное количество нейронов, реагирующих только на само движение независимо от его направления, т. е. нейронов такого типа, которые обнаружены на уровне верхней оливы. Следует отметить, что значения наиболее эффективных скоростей движения (вызывающих максимальную реакцию) ниже для импульсной активности отдельных нейронов (порядка 100 град/с), чем для ВП (в подавляющем большинстве случаев выше 400 град/с). Причина этого расхождения в настоящее время неясна.

На последующем уровне слуховой системы — уровне внутреннего коленчатого тела — зарегистрировано значительно большее количество нейронов-детекторов направления движения звука, чем на уровне заднего двухолмия. При этом наблюдается тенденция к возрастанию количества детекторов, реагирующих на движение звукового образа только в определенном участке периметра (меньше одного квадранта). Кроме того, значительная часть нейронов этого уровня слуховой системы выделяет определенный диапазон скоростей (иногда до нескольких градусов в 1 с), реагируя максимальной активностью именно в пределах этого диапазона. Большое количество нейронов-детекторов сохраняется и на уровне слуховой области коры.

Еще одна особенность высших отделов слуховой системы проявляется в том, что не только начальная, но и следовая реакция нейронов (послеразряд) отражает параметры движения звукового образа. Это обстоятельство позволяет считать, что в активности нейронов высших уровней слуховой системы (внутреннего коленчатого тела в слуховой области коры) отражаются сведения как о текущем движении источника звука, так и о том, каким это движение было несколько секунд назад. Такую реакцию можно рассматривать как основу формирования краткосрочной памяти о движущемся источнике звука (возможную роль систем краткосрочной слуховой памяти при локализации движущегося источника звука мы отмечали, описывая дефицит локализационных способностей у животных при экспериментальном разрушении высших отделов слуховой системы).

5.5.3. РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ НЕКОТОРЫХ ИНТЕГРАТИВНЫХ СТРУКТУР МОЗГА В УСЛОВИЯХ ЛОКАЛИЗАЦИИ НЕПОДВИЖНОГО И ДВИЖУЩЕГОСЯ ЗВУКОВОГО ОБРАЗА

Слуховая область коры мозжечка. При исследовании реакций нейронов коры VI и VII долек червя мозжечка на звуковые сигналы было установлено, что эти нейроны, не обнаруживая значительной чувствительности к изменениям частоты, интенсивности и длительности сигнала, обладают выраженной чувствительностью к пространственным характеристикам дихотически предъявляемых звуковых сигналов (Альтман, Радионова, 1973; Альтман и др., 1976; Бехтерев, 1980). Это нашло свое проявление в асимметрии характе-

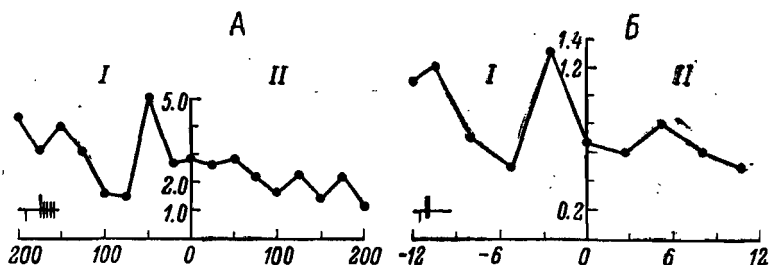


Рис. 191. Зависимость реакций нейронов коры червя мозжечка кошки от интерауральных различий стимуляции по времени (А) и интенсивности (Б) (по: Альтман и др., 1976).

По оси абсцисс на А — межухная задержка между щелчками, мкс, слева (I) и справа (II), на Б — ослабление (I) и усиление (II) сигнала, дБ; по оси ординат — средняя величина реакции. Внизу слева на графиках — схематическое изображение узора разряда.

ристик импульсной реакции нейронов (минимальный и пороговый скрытые периоды, среднее число импульсов, пороги возникновения реакции) при право- и левосторонней стимуляции, что, как показано для нейронов классической слуховой системы, создает основу для эффективного бинаурального взаимодействия афферентации при межухных различиях стимуляции.

При варьировании межухных различий стимуляции по интенсивности 81 % обследованных нейронов мозжечка отвечали выраженными изменениями активности (рис. 191). При этом примерно половина (46 %) этих нейронов реагировала изменениями активности при относительно небольших межухных различиях по интенсивности (в пределах ± 3 дБ), что соответствовало пространственному положению источника звука, сравнительно близкому к средней линии головы: остальные нейроны изменяли свою активность также в узком диапазоне, однако при бóльших значениях межухных различий стимуляции по интенсивности.

Было установлено, что при варьировании межухных различий стимуляции по времени в условиях дихотического предъявления щелчков значительное количество нейронов коры мозжечка (78 %) реагирует изменениями активности в ограниченном диапазоне меж-

ушных задержек. Как и при действии щелчков, более 70 % обследованных нейронов реагировало на варьирование междушумных различий стимуляции по времени при действии тональных сигналов (см. также: Aitkin, Boyd, 1975), причем около половины из них (44 %) изменяло свою активность при небольших междушумных задержках (до 20 мкс). При дихотическом предъявлении тональных сигналов нейроны коры червя мозжечка обнаруживали те же изменения, что и нейроны классических центров слуховой системы (см. раздел 5.2): циклические изменения активности при варьировании междушумных различий стимуляции по времени. Особо следует подчеркнуть, что максимальные изменения активности у нейронов коры мозжечка наблюдали при определенной («характеристичной») междушумной задержке независимо от частоты стимула, что может быть естественным отражением отсутствия выраженной частотной избирательности у нейронов коры мозжечка. Это позволяет считать, что именно локализационные параметры звуковых сигналов утилизируются нейронными структурами коры червя мозжечка.

В исследовании Н. Н. Бехтерева (1980) изучались также реакции нейронов коры червя мозжечка при действии звуковых сигналов на движение источника звука. Было установлено, что 52 % полностью обследованных нейронов реагировали на движение звукового образа, причем 31 % нейронов — только на определенное направление этого движения. Полученная величина значительно превосходит величины, приведенные для классических центров слуховой системы. Пример активности нейрона коры червя мозжечка, реагирующего на определенное направление движения источника звука, представлен на рис. 192. Отметим также, что описанными изменениями активности, т. е. выраженной чувствительностью к пространственным свойствам стимула, обладали нейроны, идентифицированные электрофизиологически и морфологически как клетки Пуркиньи (Альтман и др., 1976). Учитывая, что эти клетки являются единственными выходными клетками коры червя мозжечка, естественно было предположить, что информация о пространственном положении источника звука передается в структуры мозга, получающие афферентацию от слуховой области коры червя мозжечка.

Подкорковые ядра мозжечка. При обследовании популяции нейронов, расположенных в области фастигиального и промежуточного ядер мозжечка, т. е. в области именно тех ядер, на которых оканчиваются эфферентные пути, идущие из слуховой области коры червя мозжечка (Фанарджян, 1975), установлено, что часть из них реагирует на звуковые сигналы с определенными локализационными параметрами. Так же как и в коре червя мозжечка, в этих ядрах были найдены элементы, обнаруживающие специфическую реакцию при движении источника звука вообще и при определенной скорости этого движения в частности.

Таким образом, информация о пространственных характеристиках как неподвижного, так и движущегося источника звука передается в нейроны подкорковых ядер мозжечка в достаточно «обо-

стренном» виде. Поэтому ее дальнейшую передачу следует искать в структурах мозга, получающих афферентацию от ядер мозжечка.

Красное ядро. В этой связи значительный интерес для исследования закономерностей распространения слуховой информации о пространственных характеристиках источника звука представляет собой красное ядро. При этом отражение сведений о пространственном положении источника звука в активности нейронов красного ядра представляется существенным, так как красное ядро принадлежит

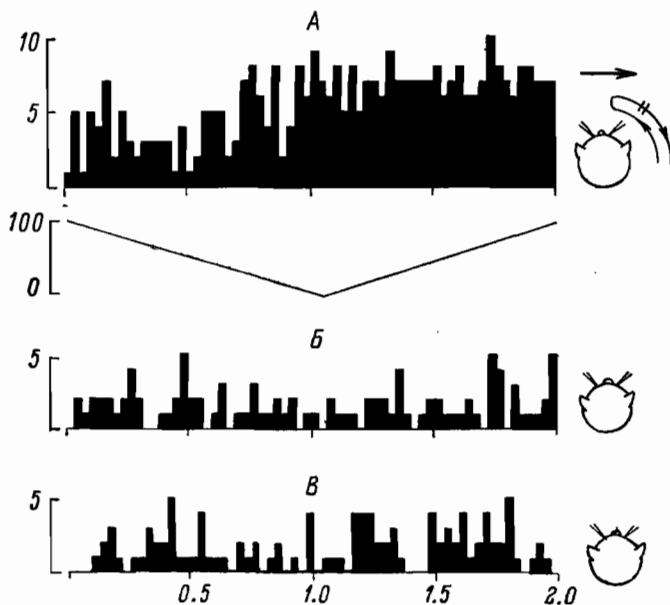


Рис. 192. ПСТ гистограммы реакции нейрона коры червя мозжечка кошки на направление движения разномодальных раздражений (по: Бехтерев и др., 1975).

По оси абсцисс — время анализа, с; по оси ординат — количество импульсов. А — движение источника звука в соответствии со стрелкой у схемы головы (под гистограммой — изменение ΔT от 0 до 100 мкс); Б — реакция на предъявление неподвижного источника звука при $\Delta T=0$; В — спонтанная активность. Стрелка над верхней схемой — предпочтительное (для реакции нейрона) направление движения светового стимула во фронтальной плоскости.

к числу надсегментарных структур, которые могут осуществлять прямой контроль на сегментарном уровне, т. е. на уровне мотонейронов спинного мозга, непосредственно реализующих двигательную активность животного (Massion, 1967). Проведенное С. А. Шинкаренко (1984) исследование активности одиночных нейронов красного ядра кошки позволило обнаружить, во-первых, выраженную асимметрию активности при монауральных раздражениях и явление бинаурального взаимодействия; во-вторых, изменения активности, фиксирующие межшумные различия стимуляции по времени и интенсивности; в-третьих, наличие нейронов-детекторов направления движения источника звука.

Таким образом, отчетливое отражение в активности нейронов красного ядра сведений о пространственном положении и неподвиж-

ного, и движущегося звукового образа позволяет уже с уверенностью утверждать, что эти сведения передаются непосредственно на эффекторные структуры спинного мозга и без сомнения играют существенную роль в организации локализационного поведения животного.

Сенсомоторная область коры больших полушарий мозга. Двигательной структурой, получающей слуховую афферентацию (Альтман, 1978), является также сенсомоторная область коры. Было установлено, что нейроны сенсомоторной коры отвечают асимметричной реакцией на монауральные раздражения и обнаруживают эффект бинаурального взаимодействия. Естественно, что в условиях асимметрии активности в большинстве случаев (примерно 70—90 %) отчетливо выявилась избирательность реакции нейронов на варьирование межшумных различий стимуляции по времени и интенсивности. Были зарегистрированы те же типы реакции, что и при обследовании других двигательных структур. При этом обнаружено в несколько раз большее число нейронов (почти 90 %), реагирующих избирательной реакцией на движение источника звука, чем в классических центрах слуховой системы.

Другой интегративной структурой, имеющей непосредственное отношение к формированию движения глаз (Подвигин и др., 1986) — существенной частью ориентировочного рефлекса на звук (т. е. одной из форм локализационного поведения), — является переднее двухолмие. Этот центр содержит нейроны, реагирующие на внешние стимулы разной модальности, в том числе и на акустическое раздражение (см. обзоры: Gordon, 1975; Irvine, 1986).

В свободном звуковом поле нейроны, чувствительные к пространственному положению источнику звука, реагируют на это положение, как правило, в квадранте, контралатеральном месту отведения (рис. 193). Вопросы размеров акустических пространственных рецептивных полей нейронов переднего двухолмия продолжают разрабатываться (King, Hutchings, 1987). В многочисленных исследованиях при дихотической стимуляции в переднем двухолмии было установлено значительно большее количество ВТ-нейронов, чем в среднемозговом центре слуховой системы — заднем холме. При этом была обнаружена очень острая характеристика реакции на меж-ушные различия стимуляции по интенсивности. Кроме того, ВТ-ней-

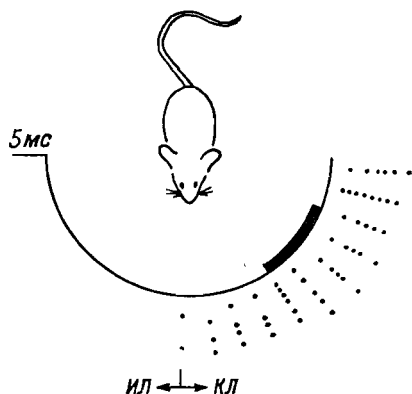


Рис. 193. Реакция клетки глубоких слоев правого верхнего холма мыши на раздражение щелчками как функция азимута (по: Irvine, 1986).

Отдельные точки — импульсные реакции нейрона при разных азимутах. Большой сегмент внутри полукруга — зрительное рецептивное поле той же клетки. ИЛ — ипси-, КЛ — контралатеральная сторона месту отведения.

роны, как правило, характеризовались подавлением активности при превышении интенсивности контралатеральной стимуляции над ипсилатеральной, а нейроны, у которых отсутствовала реакция на монауральные раздражения при ее появлении на бинауральное, в основном характеризовались фиксацией положения источника звука по средней линии головы.

Таким образом, рассмотрение структур мозга, совершенно различных по организации, функции и иерархическому положению, обнаруживает значительную идентичность их свойства в отношении информации о пространственном положении и перемещении источников звука. В целом участие обследованных двигательных структур в процессах локализации источника звука можно представить следующим образом. Для локализации источника звука, в том числе для оценки параметров его перемещения, необходимо создание в структурах мозга модели внешнего звукового пространства. В ряде современных работ для обозначения внешней ситуации, воспринимаемой сенсорными системами, принят термин «экстраперсональное пространство». Созданию модели экстраперсонального акустического пространства, по-видимому, служат те сложные описанные выше преобразования нервной импульсации, которые происходят в классических центрах слуховой системы при локализации источника звука. Однако для определения пространственного положения источника звука одних этих преобразований и создаваемой в мозгу модели экстраперсонального пространства недостаточно: для этого необходим также определенный исходный уровень отсчета, с которым можно было бы соотнести положение источника звука при оценке его пространственных координат.

Таким уровнем отсчета, по всей вероятности, может служить схема тела, модель которой также должна быть представлена в структурах мозга. В настоящее время само понятие «схема тела» стало привлекать все большее внимание исследователей, в частности при разработке проблем сенсорного обеспечения организации движения (Гурфинкель, Левик, 1979). Несмотря на сложность этого понятия, его несколько различную трактовку в клинике, психологии и физиологии, с учетом всего многообразия ощущений, которые обеспечивают формирование в структурах мозга схемы тела (или нескольких таких схем), кажется очевидным, что именно она может служить инвариантным уровнем отсчета для оценки мозгом пространственного положения внешних стимулов. Этот уровень отсчета необходим организму для ориентации в пространстве как при восприятии по разным сенсорным каналам взаимного положения частей тела, так и при различении характеристик пространственного положения объектов во внешней среде. В этой связи представляет большой интерес модель организации движений, предложенная В. С. Гурфинкелем и Ю. С. Левиком (1979), в которой для двигательной активности предусмотрено соответствующее мультимодальное сенсорное обеспечение, соотносимое с имеющейся в мозгу моделью (схемой) тела. В дополнение к этим представлениям и для некоторой их конкретизации мы хотим предложить ряд соображений о соотношении в центральных струк-

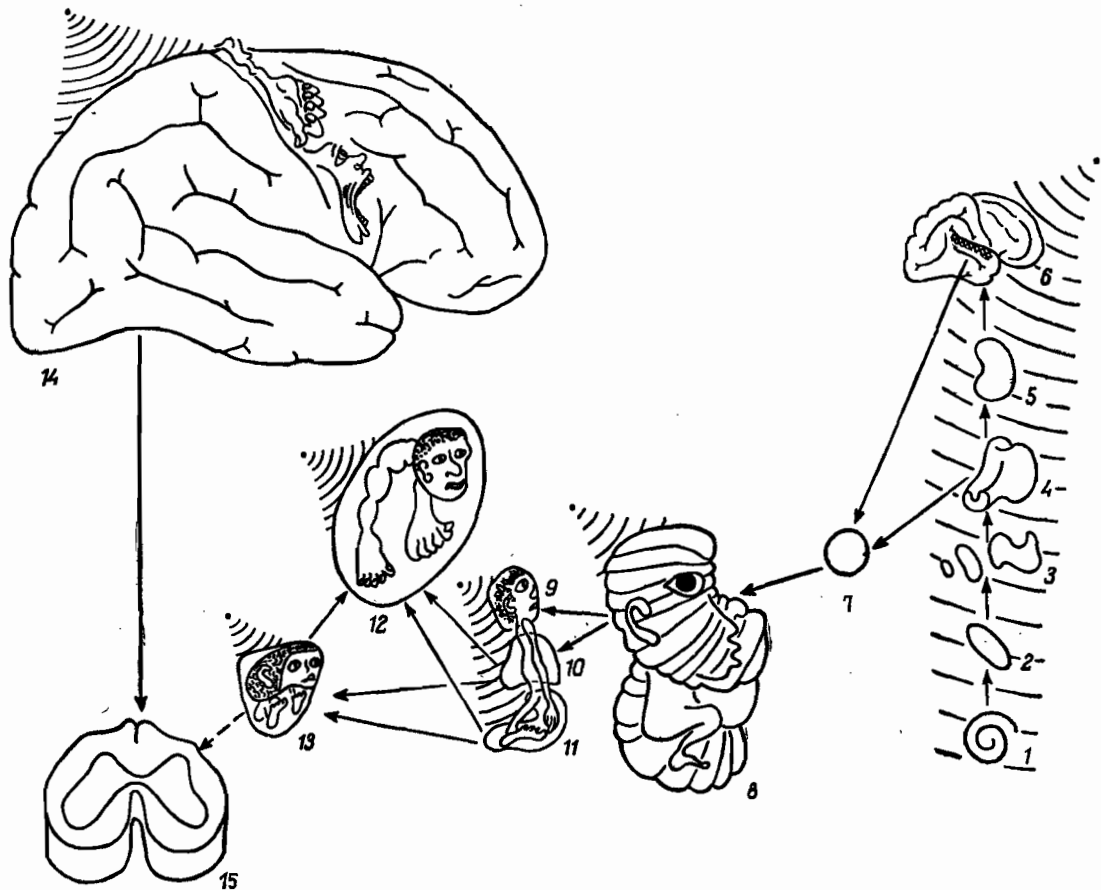


Рис. 194. Схема связей основных отделов слуховой системы с некоторыми структурами мозга, включающими в себя проекции схемы тела (Альтман, 1983).

1—6 — отделы классической слуховой системы: 1 — улитка, 2 — кохлеарное ядро, 3 — верхняя олива, 4 — заднее двукольмие, 5 — внутреннее колеччатое тело, 6 — слуховая область коры, 7 — ядра моста, 8 — червь мозжечка, 9—11 — подкорковые ядра мозжечка, 12 — вентролатеральное ядро таламуса, 13 — красное ядро, 14 — моторная область коры, 15 — спинной мозг.

турах мозга модели экстраперсонального (в данном случае акустического) пространства и схемы тела.

Если считать справедливым, что правильная оценка (опознание) пространственного положения источника звука возможна лишь при наличии в структурах мозга как отображения (модели) внешнего звукового пространства, так и модели (схемы) тела, то необходимо предположить, что дальнейшим этапом опознания должно быть сопоставление этих двух моделей (отображений) в мозговых структурах. Очевидно, что обширность и многообразие связей между самими различными структурами мозга могут легко обеспечить такое сопоставление. Однако наиболее экономичным, точным и быстроедействующим способом сопоставления этих моделей в мозгу представляется совмещение в одних и тех же мозговых структурах и модели внешнего звукового пространства, и схемы тела.

В этой связи важно подчеркнуть, что обследованные двигательные структуры являются именно теми структурами, где такое совмещение вполне возможно. Так, представление схемы тела в структурах мозжечка, красного ядра, сенсомоторной коры — хорошо известный факт. Показательно, что именно на слуховую область коры червя мозжечка приходит афферентация от мышц шеи и головы (Григорьян, Фанарджян, 1969), т. е. от тех частей тела, которые играют основную роль в организации двигательных компонентов такого элемента локализационного поведения, как ориентировочная реакция на звук. Поэтому представляется вероятным, что мозжечок наряду с другими обследованными двигательными центрами является одной из мозговых структур, где могут реализоваться некоторые конечные этапы опознания пространственного положения источника звука, и на этой основе происходит коррекция двигательной активности, связанной с локализационным поведением животного.

Итак, результаты обработки данных о внешнем акустическом пространстве в центрах классического слухового пути широко и многократно отображаются в самых различных мозговых структурах (рис. 194), в которых находят отражение также результаты деятельности других сенсорных систем, в частности тех, которые обеспечивают формирование схемы тела. Взаимодействие этих отображений на разных уровнях, с разной полнотой, с различными особенностями и обеспечивает возможность опознания пространственного положения источника звука, т. е. его локализации в пространстве. На основе такого опознания определенные структуры мозга, обладающие описанными выше свойствами, обеспечивают формирование адекватного ситуации опознания локализационного поведения, что и должно быть конечным результатом опознания сенсорного стимула.

5.5.4. СЛУХОВЫЕ ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ ЧЕЛОВЕКА И ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА

При рассмотрении различных классов вызванных потенциалов (см. раздел 4.5) были приведены данные о проявлении бинауральной конвергенции афферентации в ряде компонентов КСВП,

ССВП и ДСВП. Напомним, что основная форма обработки состояла в следующем: после регистрации ответов на мон- и бинауральное раздражение производилось вычитание реакции на ипсилатеральное раздражение из реакции на контралатеральное либо на бинауральное раздражения. Эффективность мон- и бинауральной стимуляции оценивалась сравнением амплитуд ВП при этих раздражениях. Кроме того, вычитание из суммы реакции на оба монауральных раздражения реакции на бинауральную стимуляцию могло указывать на наличие бинаурального взаимодействия. Основным вывод, сделанный при регистрации КСВП, ССВП и ДСВП, состоял в том, что реакция на контралатеральное раздражение больше, чем на ипсилатеральное, на величину порядка 10—15 % (см. обзоры: Альтман и др., 1985; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Näätänen, Picton, 1987). При этом необходимо отметить, что эта асимметрия амплитуды ответов при ипси- и контралатеральном отведениях относительно стороны стимуляции более выражена при расположении отводящих электродов в височной области по сравнению с центральным положением электродов (Perrault, Picton, 1984). При исследовании тангенциального диполя, участвующего в генерации компонентов ДСВП, также установлена большая эффективность (на 11 %) контралатерального раздражения по сравнению с ипсилатеральным (Scherg, Grahn, 1986).

Совершенно очевидно, что эти исследования не обнаруживают возможных проявлений в ВП локализации источника звука. Они, скорее, относятся к проявлению в вызванных потенциалах процессов бинаурального взаимодействия двух симметричных половин слуховой системы. Единственное известное нам исследование, посвященное изучению изменений ДСВП (компонент N_1) при различном пространственном положении неподвижного источника звука, свидетельствует о возрастании исследованного компонента при увеличении расстояния по периметру между звучащими динамиками (Butler, 1970b).

Использование сигнала, моделирующего направленное движение источника звука при дихотической стимуляции, позволило получить данные, свидетельствующие о несомненном отражении в ДСВП локализационных процессов. Так, было установлено, что при различных частотах повторения звуковых щелчков в серии, позволяющей моделировать направленное движение источника звука, наблюдается отчетливое и достоверное возрастание пиковой амплитуды N_1 — P_2 в ДСВП по сравнению с неподвижным звуковым образом.

Помимо этих исследований имеются данные, также относящиеся к отражению в ДСВП механизмов помехоустойчивости слуховой системы при локализации, тестированной с помощью феномена бинаурального освобождения от маскировки. Работы, проведенные при противофазном предъявлении стимула (Edwards et al., 1974; Tanis, Teas, 1974; Кеванишвили, Лагидзе, 1987) или при наличии межушной задержки между ипсилатеральным и контралатеральным сигналом (Вайтулевич, Мальцева, 1987), показали как увеличение амплитуды

ДСВП, так и снижение порога его обнаружения при маскировке шумом от одного источника. При использовании сигнала, моделирующего направленное движение источника звука, также было обнару-

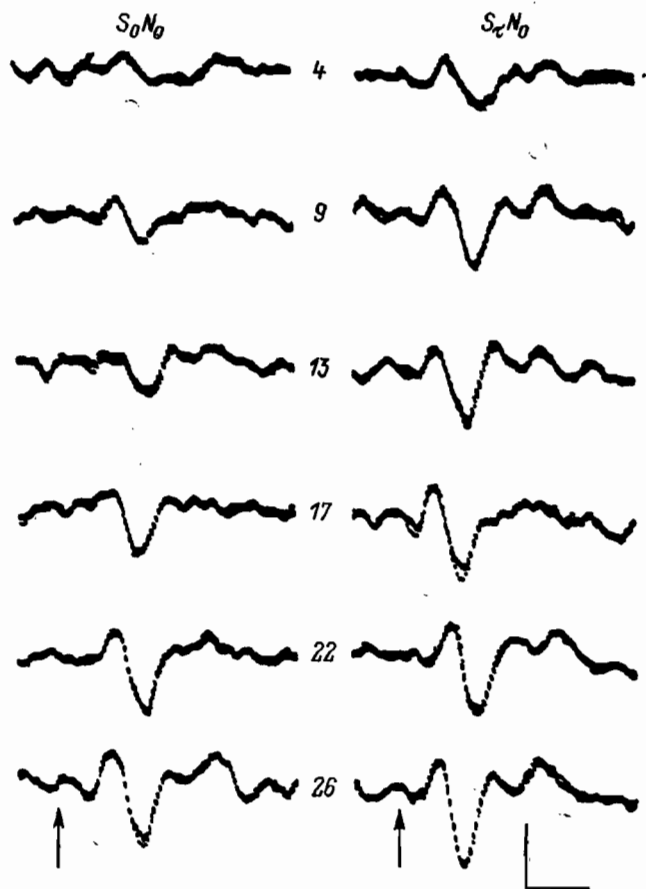


Рис. 195. Вызванные потенциалы одного из испытуемых при неподвижном и движущемся звуковом образе в условиях маскировки (по данным: Альтман и др., 1988).

Цифры — уровень интенсивности сигнала относительно психофизического порога слышимости, дБ. S_0N_0 — сигнал и шум на оба уха синфазно; S_cN_0 — шум подается синфазно, а сигнал с меняющейся межушной временной задержкой. Стрелки внизу — начало предъявления «полезного» сигнала. ДСВП регистрируются от правого и левого полушарий. Калибровка — 190 мс, 18 мкВ.

жено возрастание амплитуды и снижение порога ДСВП (рис. 195). Очевидно, что исследования ВП человека при локализации источника звука несомненно нуждаются в продолжении.

- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л.: Наука, 1974. 512 с.
- Алексеевко Н. Ю. Влияние неакустических раздражений на восприятие направления звука // Пробл. физиол. акустики. 1949. Т. 1. С. 74—83.
- Алексеевко Н. Ю., Бляков С. М., Гершуни Г. В. Расстройство восприятия и направления звука как симптом очагового поражения большого мозга человека // Пробл. физиол. акустики. 1949. Т. 1, № 1. С. 93—104.
- Альтман Я. А. Реакции нейронов заднего двухолмия кошки при изменении интенсивности одного из бинаурально предъявленных сигналов // Физиол. журн. СССР. 1967. Т. 53. С. 1098—1107.
- (Альтман Я. А.) Altman J. A. Are there neurons detecting direction of sound source motion? // Exp. Neurol. 1968. Vol. 22, N 1. P. 13—25.
- Альтман Я. А. Локализация звука. Л.: Наука, 1972. 214 с.
- Альтман Я. А. О соотношении классических центров слухового пути и некоторых «неспецифических» структур мозга в организации слуховой функции животных // Сенсорные системы. Л.: Наука, 1978. С. 3—17.
- Альтман Я. А. Эхолокация у млекопитающих // Экологическая физиология животных. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 352—370.
- Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л.: Наука, 1983. 176 с.
- Альтман Я. А., Балонов Л. Я., Деглин В. Л., Меншуткин В. В. О роли доминантного и недоминантного полушария в организации пространственного слуха // Физиол. человека. 1981а. Т. 7, № 1. С. 12—19.
- Альтман Я. А., Бехтерев Н. Н., Котеленко Л. М., Кудрявцева И. Н. Реакции нейронов ВКТ кошки на скорость имитируемого движения источника звука // Физиол. журн. СССР. 1981б. Т. 67, № 5. С. 665—671.
- (Альтман Я. А., Бехтерев Н. Н., Радионова Е. А. и др.) Altman J. A., Bechterev N. N., Radionova E. A. et al. Electrical responses of the auditory area of the cerebellar cortex to acoustic stimulation // Exp. Brain. Res. 1976. Vol. 23, N 3. P. 285—296.
- Альтман Я. А., Вайтулевич С. Ф. Длиннолатентные слуховые вызванные потенциалы человека и локализация звукового образа // Физиол. журн. СССР. 1987. Т. 73, № 2. P. 260—268.
- Альтман Я. А., Вайтулевич С. Ф., Пак С. П. Межполушарная асимметрия слуховых вызванных потенциалов человека и локализация источника звука // Сенсорные системы. Слух. Л.: Наука, 1985. С. 83—89.
- (Альтман Я. А., Висков О. В.) Altman J. A., Viskov O. V. Discrimination of perceived movement velocity for fused auditory image in dichotic stimulation // J. Acoust. Soc. Amer. 1977. Vol. 61, N 3. P. 816—819.
- Альтман Я. А., Дубровский Н. А. Пространственный слух // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 398—426.
- (Альтман Я. А., Калмыкова И. В.) Altman J. A., Kalmykova I. V. Role of the dog's auditory cortex in discrimination of sound signals simulating sound source movement // Hear. Res. 1986. Vol. 24, N 3. P. 243—253.
- Альтман Я. А., Кудрявцева И. Н., Радионова Е. А. К изучению закономерностей реакций задних холмов кошки на движение источника звука // Физиол. журн. СССР. 1983. Т. 69, № 2. С. 182—189.
- Альтман Я. А., Никитин Н. И. Тормозные процессы в реакциях нейронов слуховой области коры кошки при дихотической стимуляции // Журн. эволюц. биологии и физиологии. 1985. Т. 21, № 5. P. 463—469.
- Альтман Я. А., Радионова Е. А. Реакции нейронов слуховой области коры червя мозжечка на моноауральную и бинауральную стимуляцию // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1973. № 4. С. 11—15.
- (Альтман Я. А., Розенблюм А. С., Львова В. Г.) Altman J. A., Rosenblum A. S., Lvova V. G. Lateralization of a moving auditory image in patients with focal damage of the brain hemispheres // J. Neuropsychol. 1987. Vol. 25, N 2. P. 435—442.

Альтман Я. А., Романов В. П., Шахпаев С. А. Особенности бинаурального освобождения от маскировки при движении звукового образа // Физиология человека. 1982. Т. 8, № 4. С. 537—541.

Бару А. В., Калмыкова И. В. Роль различных отделов слуховой системы илекопитающих в локализации источника звука // Сенсорные системы. Слух. Л.: Наука, 1982. С. 170—189.

Беленков Н. Ю., Горева О. А. Роль задних бугров в осуществлении ориентировочного рефлекса // Журн. высш. нерв. деятельности. 1969. Т. 19, вып. 3. С. 453—461.

Бехтерев Н. Н. Электрофизиологическое исследование слуховой зоны коры нервя мозжечка при звуковой стимуляции: Дис. . . канд. биол. наук. Л., ЛГУ, 1980.

(Бехтерев Н. Н., Сыка И., Альтман Я. А.) Bechterev N. N., Syka J., Altman J. A. Responses of cerebellar units to stimuli simulating sound source movement and visual moving stimuli // Experientia. 1975. Vol. 31, N 7. P. 819—821.

Бизанки В. Л. Эволюция парной функции мозговых полушарий. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 260 с.

Блинков С. М., Гершуни Г. В., Клаас Ю. А., Марусева А. М. О нарушениях бинаурального слуха и слуховой чувствительности при черепномозговых ранениях // Тр. Физиол. ин-та им. И. П. Павлова. 1945. Т. 1. С. 129—147.

Быков К. М. Условные рефлексы на собаках с перерезанными corpus callosum // Тр. II Всесоюз. съезда физиологов. Л., 1926. С. 182—183.

Вайтулевич С. Ф., Мальцева Н. Ф. Отражение эффекта бинаурального освобождения от маскировки в длиннолатентных слуховых вызванных потенциалах человека // Физиология человека. 1987. Т. 13, № 2. С. 196—200.

Вартаван И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л.: Наука, 1978. 151 с.

Вартаван И. А., Черниговская Т. В. Влияние параметров акустической стимуляции на оценку человеком изменения расстояния от источника звука // Физиол. журн. СССР. 1980. Т. 66, № 1. С. 101—108.

Виноградова О. С. Ориентировочный рефлекс и его нейрофизиологические механизмы. М.: Изд-во АПН СССР, 1961. 208 с.

Висков О. В. О восприятии движения слитного слухового образа // Физиология человека. 1975. Т. 1, № 2. С. 371—376.

Григорьян Р. А., Фанарджян В. А. Мозжечок // Общая и частная физиология нервной системы. Л.: Наука, 1969. С. 288—312.

Гурфинкель В. С., Левик Ю. С. Сенсорные комплексы и сенсорно-моторная интеграция // Физиология человека. 1979. Т. 5, № 3. С. 399—414.

Калинина Т. Е., Меринг Т. А. О роли верхних олив в анализе звуковых раздражений // Журн. высш. нерв. деятельности. 1971. Т. 21, вып. 2. С. 479—487.

Калмыкова И. В. Распознавание характеристик звуковых сигналов, моделирующих движение источника звука // Журн. высш. нерв. деятельности. 1981. Т. 31, вып. 6. С. 1157—1163.

(Кеванишвили З., Лагидзе Л.) Kevanishvili Z., Lagidze L. Masking level difference: an electrophysiological approach // Scand. Audiol. 1987. Vol. 16, № 1. P. 3—11.

Кожевникова Е. В. Некоторые характеристики восприятия человеком приближающегося звукового образа // Физиол. журн. СССР. 1980. Т. 66, № 1. С. 109—113.

Кожевникова Е. В. Оценка человеком скорости приближения источника звука // Физиол. человека. 1985. Т. 11, № 3. С. 368—373.

Кожевникова Е. В. Восприятие приближения и удаления источника звука (звука шагов) // Сенсорные системы. 1989. Т. 3, вып. 1. С. 93—100.

Никитин Н. И., Попеларж И. Реакции нейронов заднего холма кошки при интерауральных временных различиях стимуляции // Физиол. журн. СССР. 1981. Т. 67, № 5. С. 672—679.

Подвигин Н. Ф., Макаров Ф. Н., Шелепин Ю. Е. Элементы структурно-функциональной организации зрительно-глазодвигательной системы // Л.: Наука, 1986. 252 с.

Романов В. П. Граничные условия формирования движущегося звукового образа при изменяющейся интерауральной разнице по интенсивности // Физиол. журн. СССР. 1980а. Т. 66, № 1. С. 113—118.

Романов В. П. О шкалировании восприятия скорости движения слухового образа при дихотическом предъявлении стимула // Физиология человека. 1980б. Т. 6, № 4. С. 712—716.

Романов В. П. О восприятии угловой скорости движения слухового образа при изменении интерауральных различий по интенсивности // Физиол. журн. СССР. 1981. Т. 67, № 6. С. 844—848.

Склюк И. А. К вопросу о диагностическом значении нарушений бинаурального слуха при супратенториальных опухолях головного мозга // Вопр. нейрохирургии. 1961. Т. 2, № 1. С. 34—36.

Фанарджян В. В. О нейронной организации эфферентных систем мозжечка. Л.: Наука, 1975. 75 с.

Хечинашвили С. Н., Кеванишвили З. Ш. Слуховые вызванные потенциалы человека. Тбилиси: Сабчота Сакартвело, 1985. 365 с.

Шинаренко С. А. Влияние интерауральных различий звуковой стимуляции на активность нейронов красного ядра кошки // Физиол. журн. СССР. 1984. Т. 70, № 3. С. 291—297.

Abel S., Birt B., McLean J. Sound localization: value in localizing lesions of the auditory pathway // J. Otolaryngol. 1978. Vol. 7, N 2. P. 132—140.

Abel S. M., Kunov H. Lateralization based on interaural phase differences effects of frequency, amplitude, duration and shape of rise decay // J. Acoust. Soc. Amer. 1983. Vol. 73, N 3. P. 955—960.

Aitkin L. M. The auditory midbrain. Clifton, New Jersey: Humana Press, 1984. 246 p.

Aitkin L. M., Boyd J. Responses of single units in cerebellar vermis of the cat to monaural and binaural stimuli // J. Neurophysiol. 1975. Vol. 38, N 2. P. 418—429.

Anton G. Über die Selbstwahrnehmung der Herderkrankungen des Gehirns durch den Kranken bei Rindenblindheit und Rindentaubheit // Arch. Psychol. Nervenkrank. 1899. Bd 32, N 1. S. 86—127.

Axelrod S., Diamond I. T. Effects of auditory cortex ablation on ability to discriminate between stimuli presented to the two ears // J. Comp. Physiol. Psychol. 1965. Vol. 59, N 1. P. 79—89.

Ayres T. J., Clark T. D. Interaural octave phaseshift detection and aural harmonic distortion // J. Acoust. Soc. Amer. 1984. Vol. 76, N 2. P. 414—418.

Batteen D. W. The role of the pinna in human localization // Proc. Roy. Soc. Ser. B. London, 1967. Vol. 168, N 1011. P. 158—180.

Benson D. A., Hiens R. D. Single-unit activity in the auditory cortex of monkeys selectively attending left vs right ear stimuli // Brain Res. 1978. Vol. 159, N 2. P. 307—320.

Benson D. A., Hiens R. D., Goldstein M. H., Jr. Single-unit activity in the auditory cortex of monkeys activity localizing sound sources, spatial tuning and behavioral dependency // Brain Res. 1981. Vol. 219, N 2. P. 249—267.

Benson D. A., Teas D. C. Single-unit study of binaural interaction in the auditory cortex of the chinchilla // Brain Res. 1976. Vol. 103, N 2. P. 313—338.

Bernstein L. R., Trachiotis S. Lateralization of sinusoidally amplitude-modulated tones: effects of spectral locus and temporal variation // J. Acoust. Soc. Amer. 1985a. Vol. 78, N 2. P. 514—523.

Bernstein L. R., Trachiotis C. Lateralization of low-frequency complex waveforms: the use of envelope-based temporal disparities // J. Acoust. Soc. Amer. 1985b. Vol. 77, N 5. P. 1868—1880.

Blauert J. On the lag of lateralization caused by interaural time and intensity differences // Audiology. 1972. Vol. 11, N 2. P. 265—270.

(Blauert J.) Блауэрт И. Пространственный слух. М.: Энергия, 1979. 224 с.

Bloom P. J. Creating source elevation illusions by spectral manipulation // Audio Eng. Soc. 1977. Vol. 25, N 6. P. 560—565.

Bloom P. J., Jones P. J. Lateralization thresholds based on interaural time differences for middle and high-frequency three-tone harmonic complexes // Acustica. 1978. Vol. 39, N 5. P. 283—291.

Bock G. R., Webster W. R. Coding of spatial location by single units in the inferior colliculus of the alert cat // *Exp. Brain Res.* 1974. Vol. 21, N 4. P. 387—398.

Bosatra A., Russolo M. Directional hearing, temporal order and auditory pattern in peripheral and brain stem lesions // *Audiology.* 1976a. Vol. 15, N 1. P. 141—151.

Bosatra A., Russolo M. The diagnostic value of tonal tests in peripheral and central auditory lesions // *Stephens, Disorders of auditory function.* London: Acad. Press, 1976b. Part 2. P. 243—252.

Brugge J. F., Dubrovsky N., Andersen D. J., Aitkin L. M. Sensitivity of single neurons in auditory cortex of cat to binaural tonal stimulation // *J. Neurophysiol.* 1969. Vol. 52, N 6. P. 1005—1024.

Buño W. Auditory nerve fiber activity influenced by contralateral ear sound stimulation // *Exp. Neurol.* 1978. Vol. 59, N 1. P. 62—74.

Butler R. The effect of hearing impairment on locating sound in the vertical plane // *Int. Audiology.* 1970a. Vol. 1, N 2. P. 117—126.

Butler R. A. The influence of spatial separation of sound sources on the auditory evoked potentials // *J. Neuropsychol.* 1970b. Vol. 10, N 2. P. 219—225.

Butler R. A. The influence of the external and middle ear on auditory discrimination // *Handbook of sensory physiology.* Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 247—260.

Butler R. A., Belendiuk K. Spectral cues utilized in the localization of sound in the medial sagittal plane // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1977. Vol. 61, N 5. P. 1264—1269.

Calford T. B., Moore D. R., Hutchings T. E. Central and peripheral contributions to coding of acoustic space by neurons in inferior colliculus of cat // *J. Neurophysiol.* 1986. Vol. 55, N 3. P. 587—603.

Casseday J. H., Neff W. D. Auditory localization: role of auditory pathways in brainstem of the cat // *J. Neurophysiol.* 1975. Vol. 38, N 4. P. 842—858.

Cochran P., Throop J., Simpson W. E. Estimation of distance of a sound source // *Amer. J. Psychol.* 1968. Vol. 81, N 2. P. 198—205.

Colburn H. S., Durlach N. I. Models of binaural interaction // *Handbook of perception.* New York: Acad. Press, 1978. Vol. 4. P. 467—518.

Coleman P. D. An analysis of cues to auditory depth perception in free space // *Psychol. Bull.* 1963. Vol. 60, N 2. P. 302—315.

Coleman P. D. Dual role of frequency spectrum in determination of auditory distance // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968. Vol. 44, N 2. P. 631—632.

Domnitz R. H., Colburn H. S. Lateral position and interaural discrimination // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1977. Vol. 61, N 6. P. 1586—1598.

Durlach N. I. Binaural signal detection: Equalization and cancellation theory // *Foundations of modern auditory theory.* New York: Acad. Press, 1972. Vol. 2. P. 369—462.

Durlach N. I., Colburn H. S. Binaural phenomena // *Handbook of perception. Hearing.* New York: Acad. Press, 1978a. Vol. 4. P. 365—467.

Durlach N. I., Colburn H. S. Models of binaural interaction // *Handbook of perception. Hearing.* New York: Acad. Press, 1978b. Vol. 4. P. 467—518.

Durlach N. I., Gabriel K. J., Colburn H. S., Trahiotis C. Interaural correlation discrimination. II. Relation to binaural unmasking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 79, N 5. P. 1548—1557.

Durlach N. I., Thompson C. L., Colburn H. S. Binaural interaction in impaired listeners. A review of past research // *Audiology.* 1981. Vol. 20, N 3. P. 181—211.

Edwards J. D., Henderson D., Nodar R. H. The averaged evoked response threshold for monaural and binaural masking signals // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 49, N 1. P. 112.

Efron R., Crandall P. H., Koss B., Divenyi P. L., Yund E. W. Central auditory processing. III. The «Cocktail party» effect and anterior temporal lobectomy // *Brain Language.* 1983. Vol. 19, N 2. P. 254—263.

Ehrenstein W. H. Richtungspezifische Adaptation des Raumhör- und Bewegungshörens // *Sensory experience, adaptation and perception.* London: Lawrence Erlbaum Associates, 1984. P. 401—419.

— Eisenman L. M. Neural encoding of sound localization: an electrophysiological study in auditory cortex (A1) of the cat using free field stimuli // *Brain Res.* 1974. Vol. 75, N 2. P. 203—214.

Erulkar S. D. Comparative aspects of spatial localization of sound // *Physiol. Rev.* 1972. Vol. 52, N 1. P. 237—360.

Feng A. S., Capranica R. R. Sound localization in anurans. II. Binaural interaction in superior olivary nucleus of the green tree frog (*Hyla cinerea*) // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41, N 1. P. 43—54.

Fuzessery Z. M., Pollak G. D. Determinants of sound location sensitivity in bat inferior colliculus // *J. Neurophysiol.* 1985. Vol. 54, N 4. P. 757—781.

Gardner M. B. Historical background of the Haas and/or precedence effect // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968. Vol. 43, N 6. P. 1243—1248.

Gardner M. B. Some monaural and binaural factors of median plane localization // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54, N 6. P. 1489—1495.

Gardner M. B., Gardner R. S. Problem of localization in the median plane: effect of pinna cavity occlusion // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 53, N 2. P. 400—408.

Gilkey R. H., Robinson D. E., Hanna T. E. Effects of masker waveform and signal-to-masker phase relation on diotic and dichotic masking by reproducible noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 78, N 4. P. 1207—1219.

Goldberg J. M., Brown P. B. Functional organization of the dog superior olivary complex: an anatomical and electrophysiological study // *J. Neurophysiol.* 1968. Vol. 31, N 4. P. 649—656.

Goldberg J. M., Brown P. B. Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: some physiological mechanisms of sound localization // *J. Neurophysiol.* 1969. Vol. 32, N 4. P. 613—636.

Gordon B. Superior colliculus: structure, physiology and possible functions // *Physiology. Neurophysiology.* London: Batterworths, 1975. Vol. 3. Ser. 1. P. 185—230.

Gotoh T., Kimura Y., Kurahashi A., Jamad A. Consideration of distance perception in binaural hearing // *J. Acoust. Soc. Jap.* 1977. Vol. 33, N 12. P. 667—671.

Grantham D. W. Discrimination of dynamic interaural intensity differences // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1984. Vol. 76, N 1. P. 71—76.

Grantham D. W., Wightman F. L. Detectability of varying interaural temporal differences // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 63, N 2. P. 511—523.

Grantham D. W., Wightman F. L. Auditory motion aftereffects // *Percept. Psychophys.* 1979. Vol. 26, N 5. P. 403—408.

Green D. M., Yost W. A. Binaural analysis // *Handbook of sensory physiology.* Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 461—480.

Haft E. R., Carrier S. C. Binaural interaction in low-frequency stimuli. The inability to trade time and intensity completely // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1972. Vol. 51, N 6. P. 1852—1862.

Hall J. L. Binaural interaction in the accessory superior olivary nucleus of the cat // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1965. Vol. 37, N 5. P. 814—823.

Harrison J. M., Howe H. E. Anatomy of the afferent auditory nervous system of mammals // *Handbook of sensory physiology.* New York: Springer-Verlag, 1974. Vol. 5/1. P. 284—388.

Hausler R., Levine R. Brain stem auditory evoked potentials are related to interaural time discrimination in patients with multiple sclerosis // *Brain Res.* 1980. Vol. 191, N 2. P. 589—594.

Hebrank J., Wright D. Spectral cues used in the localization of sound sources in the median plane // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 56, N 6. P. 1829—1834.

Heffner H., Masterton B. Contribution of auditory cortex to hearing in the monkey (*Macaca mulatta*) // Recent advances in primatology. New York: Acad. Press, 1978. Vol. 1. P. 735—754.

Hironaka J., Yamasaki H. Envelope representations of pinna impulse responses relating to three-dimensional localization of sound sources // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1983. Vol. 73, N 1. P. 281—296.

- Holt R. E., Thurlow W. R. Subject orientation and judgment of a sound source // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1969. Vol. 46, N 6. P. 1584—1585.
- Imig T. J., Adrian H. O. Binaural columns in the primary field (AI) of cat auditory cortex // *Brain Res.* 1977. Vol. 138, N 2. P. 241—257.
- Irvine D. R. F. The auditory brainstem // *Progress in Sensory physiology.* Berlin etc.: Springer-Verlag, 1986. Vol. 7. P. 1—279.
- Irvine D. R. F. A comparison of two methods for the measurement of neural sensitivity to interaural intensity differences // *Hear. Res.* 1987. Vol. 30, N 2/3. P. 169—180.
- Irvine D. R. F., Wise L. Z. The neural representation of auditory space // *Proc. Austr. Physiol. Pharmacol. Sci.* 1983. Vol. 14, N 2. P. 84—96.
- Jeffress L. A., Taylor R. W. Lateralization vs localization // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1961. Vol. 33, N 4. P. 482—483.
- Jen P. H.-S. Coding of directional information by single neurones in the S-segment of the FM bat. *Myotis lucifugus* // *J. Exp. Biol.* 1980. Vol. 87, N 1. P. 203—214.
- Jenkins W. M., Merzenich M. M. Role of cat primary auditory cortex for sound-localization behavior // *J. Neurophysiol.* 1984. Vol. 52, N 5. P. 819—847.
- Jenkins W. M., Masterton R. B. Sound localization: effects of unilateral lesions in central auditory system // *J. Neurophysiol.* 1982. Vol. 47, N 6. P. 987—1016.
- Kelly J. B., Kavanagh G. L. Effects of auditory cortical lesions on pure-tone sound localization by the albino rat // *Behav. Neurosci.* 1986. Vol. 100, N 4. P. 569—575.
- King A. J., Hutchings M. E. Spatial properties of acoustically responsive neurons in the superior colliculus of the ferret: a map of auditory space // *J. Neurophysiology.* 1987. Vol. 57, N 2. P. 596—624.
- Knudsen E. J., Konishi M. Space and frequency are represented separately in auditory midbrain of the owl // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41, N 4. P. 870.
- Konishi M., Sullivan W. E., Takahashi T. The owl's cochlear nuclei process different sound localization cues // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 78, N 1. P. 360—364.
- Kuwada S., Jin T. C. T., Haberly L. B., Wickesberg R. E. Binaural interaction in the cat inferior colliculus: physiology and anatomy // *Psychophysical, physiological and behavioral studies in hearing.* Delft, 1980. P. 111—118.
- Kuwada S., Jin T. C. T., Wickesberg R. E. Response of cat inferior colliculus neurons to binaural beat stimuli: possible mechanisms for sound source localization // *Science.* 1979. Vol. 206, N 4418. P. 586—588.
- Licklider J. C. R., Webster J. C. On the frequency limits of binaural beats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1950. Vol. 22, N 4. P. 468—473.
- Massion J. The mammalian red nucleus // *Physiol. Rev.* 1967. Vol. 47, N 3. P. 383—435.
- Mast T. E. Dorsal cochlear nucleus of the chinchilla: excitation by contralateral sound // *Brain Res.* 1973. Vol. 62, N 1. P. 61—70.
- Masterton R. B. Adaptation for sound localization in the ear and brainstem of mammals // *Federat. Proc.* 1974. Vol. 33, N 8. P. 1904—1910.
- Masterton R. B., Imig T. J. Neural mechanisms for sound localization // *Ann. Rev. Physiol.* 1984. Vol. 46, N 2. P. 275—287.
- Masterton R. B., Jane J. A., Diamond I. T. Role of brainstem auditory structures in sound localization. II. Inferior colliculus and its brachium // *J. Neurophysiol.* 1968. Vol. 31, N 1. P. 96—108.
- McFarland W. H., Weber B. A. An investigation of ocular response to various forms of sound field auditory stimulation // *J. Aud. Res.* 1969. Vol. 9, N 3—4. P. 236—239.
- Mereshon D. H., Desaulniers D. H., Amerson T. L., Kiefer S. A. Visual capture in auditory distance perception: proximity image effect reconsidered // *J. Aud. Res.* 1980. Vol. 20, N 2. P. 129—136.
- Mereshon D. H., King L. E. Intensity and reverberation as factors in the auditory perception of egocentric distance // *Percept. Psychophys.* 1975. Vol. 18, N 6. P. 409—415.
- Middlebrooks J. C., Dykes R. W., Merzenich H. H. Binaural response specific

bands in primary auditory cortex (AI) of the cat: topographical organization orthogonal to isofrequency contours // *Brain Res.* 1980. Vol. 181, N 1. P. 31—48.

Middlebrooks J. C., Pettigrew J. D. Functional classes of neurons in primary auditory cortex of the cat distinguished by sensitivity to sound location // *J. Neurosci.* 1981. Vol. 1, N 1. P. 107—120.

Mills A. W. Auditory localization // *Foundation of modern auditory theory.* New York: Acad. Press, 1972. Vol. 2. P. 301—345.

Molino J. A. Psychophysical verification of predicted interaural differences in localizing distant sound sources // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 55, N 1. P. 139—147.

Moore D. R., Semple M. N., Addison P., Aitkin L. M. Properties of spatial receptive fields in the central nucleus of the cat inferior colliculus // *Hear. Res.* 1984. Vol. 13, N 2. P. 159—174.

Murata K., Tanahashi T., Horikawa I., Funai H. Mechanical and neural interactions between binaurally applied sounds in cat cochlear nerve fibres // *Neurosci. Lett.* 1980. Vol. 18, N 3. P. 289—294.

Musicant A. D., Butler R. A. The psychophysical basis of monaural localization // *Hear. Res.* 1984. Vol. 14, N 2. P. 185—190.

Musicant A. D., Butler R. A. Influence of monaural spectral cues on binaural localization // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 77, N 1. P. 202—208.

Näätänen R., Pieton T. The N_1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and analysis of the components structure // *Psychophysiol.* 1987. Vol. 24, N 4. P. 375—425.

Neff W. D. Localization and lateralization of sound in space // *Hearing mechanisms in vertebrates.* London: Chirchill, 1968. P. 207—231.

Neff W. D., Diamond I. T., Casseday J. D. Behavioral studies of auditory discrimination. Central nervous system // *Handbook of sensory physiology.* Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5/2. P. 307—400.

Nilsson R., Liden G. Sound localization with phase audiometry // *Acta Otolaryngol.* 1976. Vol. 81, N 3—4. P. 291—299.

Noble W., Gates A. Accuracy, latency and listener-search behavior in localization in the horizontal and vertical planes // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1985. Vol. 78, N 6. P. 2005—2012.

Oliver D. L. Projections of the inferior colliculus from the anteroventral cochlear nucleus in the cat: possible substrates for binaural interaction // *J. Comp. Neurol.* 1987. Vol. 264, N 1. P. 24—46.

Perrault N., Picton T. W. Event-related potentials recorded from the scalp and nasopharynx. I. N_1 and P_2 // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1984. Vol. 59, N 1. P. 177—194.

Perrott D. E., Musicant A. D. A. Rotating tones and binaural beats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1977a. Vol. 61, N 5. P. 1288—1292.

Perrott D. R., Musicant A. D. Minimum auditory movement angle: binaural localization of moving sound sources // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1977b. Vol. 62, N 6. P. 1463—1466.

Phillips D. P., Brugge J. F. Progress in neurophysiology of sound localization // *Ann. Rev. Psychol.* 1985. Vol. 36, N 2. P. 245—274.

Phillips D. P., Irvine D. R. F. Methodological considerations in mapping auditory cortex: binaural columns in AI of cat // *Brain Res.* 1979. Vol. 161, N 2. P. 342—346.

Phillips D. P., Irvine D. R. F. Primary auditory cortex of the cat evidence on the representation of auditory azimuth by single neurons // *Proc. Austral. Physiol. Pharmacol. Soc.* 1980. Vol. 11, N 2. P. 200.

Phillips D. P., Irvine D. R. F. Responses of single neurons in physiologically defined area AI of cat cerebral cortex: sensitivity to interaural intensity differences // *Hear. Res.* 1981. Vol. 4, N 3—4. P. 299—307.

Pinheiro M., Tobin H. The interaural intensity difference as a diagnostic indicator // *Acta Otolaryngol.* 1971. Vol. 71, N 4. P. 326—328.

Roffler S. A., Butler R. A. Factors that influence the localization of sound in the vertical plane // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968a. Vol. 43, N 6. P. 1255—1260.

Roffler S. A., Butler R. A. Localization of tonal stimuli in the vertical plane // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1968b. Vol. 43, N 6. P. 1260—1266.

- Rose J. E., Greenwood D. D., Goldberg J. M., Hind J. E. Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localization of a sound source // *J. Neurophysiol.* 1966. Vol. 29, N 2. P. 288—314.
- Sanchez-Longo L. P., Forster F. M. Clinical significances of impairment of sound localization // *Neurology.* 1958. Vol. 8, N 2. P. 119—125.
- Sanchez-Longo L. P., Forster F. M., Auth T. L. Clinical test for sound localization in its applications // *Neurology.* 1957. Vol. 7, N 9. P. 655—663.
- Schankweiler D. P. Performance of brain damaged patients on two tests of sound localization // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1961. Vol. 54, P. 375—381.
- Scherg M., Cramon D. von. Evoked dipole source potentials of the human auditory cortex // *EEG. Clin. Neurophysiol.* 1986. Vol. 65, N 2. P. 344—360.
- Schreiner C., Gerlash R. E., Nasse H. Phase effects in binaural beats // IX Intern. Congr. on acoustics. Madrid, 1977. P. H50.
- Searle C. L., Braida L. D., Cuddy D. R., Davis M. F. Binaural pinna disparity: another auditory localization cue // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1975. Vol. 57, N 2. P. 448—455.
- Semple M. N., Aitkin L. M. Representation of sound frequency and laterality by units in central nucleus // *J. Neurophysiol.* 1979. Vol. 42, N 6. P. 1626—1639.
- Semple M. M., Aitkin L. M., Calford M. B. et al. Spatial receptive fields in the cat inferior colliculus // *Hear. Res.* 1983. Vol. 10, N 2. P. 203—215.
- Semple M. N., Kitzes L. M. Binaural processing of sound pressure level in the inferior colliculus // *J. Neurophysiol.* 1987. Vol. 57, N 6. P. 1130—1147.
- Shiano J. L., Trahiotis C., Bernstein L. R. Lateralization of low-frequency tones, a narrow bands of noise // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 79, N 5. P. 1563—1570.
- Smoski W. J., Trahiotis C. Discrimination of interaural temporal disparities by normal-hearing listeners and listeners with high frequency sensorineural hearing loss // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1986. Vol. 79, N 5. P. 1541—1547.
- Sovijärvi A. R. A. Single neuron responses to complex and moving sounds in primary auditory cortex of the cat. Helsinki: Acad. Diss., 1973. 102 p.
- Stevens S. S., Newman E. B. The localization of actual source of sound // *Amer. J. Psychol.* 1936. Vol. 48, N 2. P. 297—306.
- Tanis D. C., Teas D. C. Evoked potential correlates of interaural phase reversals // *Audiology.* 1974. Vol. 13, N 5. P. 357.
- Thompson G. C., Masterton R. B. Brain stem auditory pathways involved in reflexive head orientation to sound // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41, N 5. P. 1183—1202.
- Thurlow W. R. Effects of source motion and body motion on localization of noise sources // *Hearing and Davis: Essays honoring Hallowell Davis.* Saint Louis. Univ. 1976. P. 235—246.
- Walsh E. G. An investigation of sound localization in patients with neurological abnormalities // *Brain.* 1957. Vol. 80, N 2. P. 222—250.
- Watkins A. J. Psychoacoustical aspects of synthesized vertical local cues // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 63, N 4. P. 1152—1165.
- Waugh W., Strybel T. L., Perrott D. R. Perception of moving sounds, velocity discrimination // *J. Aud. Res.* 1979. Vol. 19, N 2. P. 103—110.
- Wenstrup J. J., Ross L. S., Pollan G. S. Binaural response organization within a frequency-band representation of the inferior colliculus: implications for sound localization // *J. Neuroscience.* 1986. Vol. 6, N 4. P. 962—973.
- Yin T. C. T., Chan C. K., Irvine D. R. F. Effect of interaural time delays of noise stimuli on low-frequency cells in the cat's inferior colliculus // *J. Neurophysiol.* 1986. Vol. 55, N 2. P. 280—300.
- Yin T. C. T., Kuwada S. Neuronal mechanisms of binaural interaction // *Dynamic aspects of Neocortical function.* New York: Wiley, 1984. P. 263—313.
- Yost W. A., Walton J. Hierarchy of masking-level differences obtained for temporal masking // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1977. Vol. 61, N 5. P. 1376—1378.
- Zerlin S., Mowry H. Click lateralization and the auditory brain stem response // *Audiology.* 1980. Vol. 19, N 4. P. 346—354.
- Zurek P. M. The precedence effect and its possible role in the avoidance of interaural ambiguities // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1980. Vol. 67, N 3. P. 952—964.

ЭХОЛОКАЦИЯ

В конце 30-х—начале 40-х годов нашего столетия было экспериментально установлено, что наряду с пассивной локализацией (см. главу 5) существует и вторая форма пространственного слуха — активная акустическая локация, или эхолокация, открытая у летучих мышей (Pierce, Griffin, 1938; Galambos, Griffin, 1940, 1942; Griffin, Galambos, 1941). Принцип эхолокации состоит в определении пространственного положения какого-либо объекта благодаря отражению этим объектом звуковых сигналов, излучаемых предварительно самим животным-наблюдателем. Полученные в последнее время данные свидетельствуют о том, что эхолоцирующие животные способны не только определять пространственное положение объектов, но и опознавать с помощью эхолокации размеры, форму, материал, характер движения объектов. Таким образом, эхолокационные системы помимо пространственных характеристик предоставляют животному сведения о других свойствах объекта, весьма существенных при ориентировке во внешнем мире.

Первоначально летучие мыши подотряда *Microchiroptera* считались единственными представителями, использующими эхолокацию в целях ориентировки в пространстве. Впоследствии было установлено, что ею пользуются некоторые птицы, обитающие в пещерах — гуахаро (Griffin, 1953, 1958), отдельные виды стрижей — саланган (Medway, 1959, 1967; Novick, 1958) и представители одного рода крыланов — *Megachiroptera* (Möhres, Kulzer, 1956; Novick, 1958). Среди водных животных эхолокация или гидролокация была открыта и достоверно доказана у многочисленных представителей подотряда зубатых китообразных — *Odontoceti* (Schevill, Lawrence, 1949, 1953; Kellogg, 1953; Kellogg et al., 1953).

Обобщающие сводки по описанию различных типов эхолокационных систем у животных можно найти в ряде монографий (Griffin, 1958; Айрапетьянц, Константинов, 1970, 1974; Белькович, Дубровский, 1976; Константинов и др., 1988).

Глава ограничивается описанием и анализом акустической локации только у наземных позвоночных, которые используют звук для ориентации в воздушной среде.

6.1. ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭХОЛОКАЦИИ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

6.1.1. ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗВУКОИЗЛУЧЕНИЯ

Параметры локационных сигналов. Сравнительный анализ локационных сигналов у представителей 13 изученных семейств летучих мышей приводит к заключению, что, несмотря на их большое разнообразие, все они могут быть разбиты на четыре группы (рис. 196):

I — короткие (порядка нескольких миллисекунд) шумоподобные сигналы без частотной модуляции с присутствием нескольких гармонических составляющих и низкой основной частотой (15—20 кГц), свойственные наиболее примитивным семействам рукокрылых;

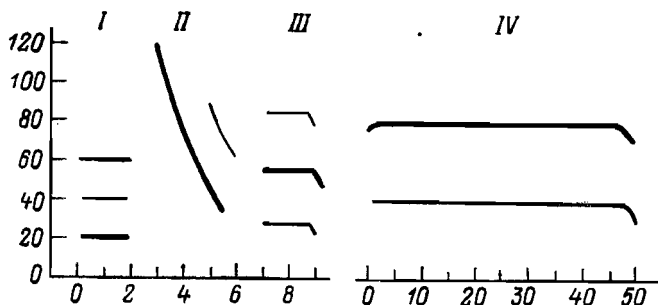


Рис. 196. Спектрограммы четырех основных групп эхолокационных сигналов летучих мышей (по: Константинов, 1982).

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

II — короткие частотно-модулированные (ЧМ) сигналы с разной степенью изменения частотных составляющих от высоких к низким и разным количеством гармоник;

III — короткие сигналы с постоянным частотным (ПЧ) составом в первой части импульса и падающей частотной модуляцией во второй части;

IV — сигналы средней и большой длительности (десятки миллисекунд) с постоянными частотными составляющими и короткой ЧМ-частью в терминальных участках.

Эволюционный процесс привел к возникновению двух основных функциональных типов сонарных систем — импульсно-частотных, основанных на использовании коротких ЧМ-сигналов, с огромным размахом девиации частоты (более 2 окт.) у представителей семейства гладконосых или кожановых (*Vespertilionidae*) и компенсационных доплеровских систем, с использованием сигналов большой длительности и постоянной частоты (за исключением терминальных ЧМ-участков), присущих подковоносым летучим мышам (*Rhinolophidae*). Типичными представителями этих двух функциональных типов в отечественной фауне могут служить остроухая ночница и большой подковонос соответственно.

Важной особенностью эхолокационных систем животных являются изменяющийся характер излучения зондирующих сигналов и способность к адаптации в зависимости от условий окружающей обстановки и конкретных задач, стоящих перед животным.

При обзорном режиме работы сонара частота следования импульсов невелика. Например, у ночницы она составляет 8—10 имп./с, у подковоноса — 5—6 имп./с, а длительность сигналов — 3—4 мс и 30—80 мс соответственно. Когда летучая мышь приближается к препятствию или обнаруживает насекомое, отмечается общая закономерность — увеличение частоты следования импульсов с единиц до нескольких десятков и даже сотен имп./с, одновременное

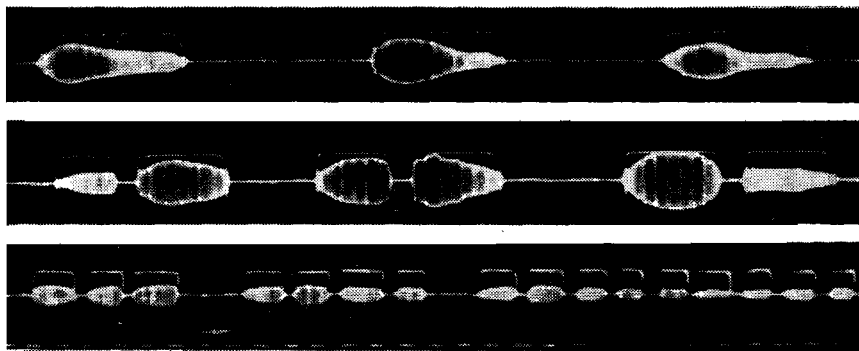


Рис. 197. Осциллограмма последовательности локационных сигналов большого подковоноса при подлете к цели (по: Айрапетьянц, Константинов, 1974).

Линия над импульсом показывает изменение частоты заполнения. Отметка времени 20 мс.

сокращение их длительности и уменьшение интенсивности. При этом подковоносы переходят на режим излучения пачек относительно коротких сигналов, разделенных между собой небольшими паузами (рис. 197). По-видимому, увеличение количества сигналов в единицу времени обеспечивает больший приток информации и становится необходимым условием для более точного определения пространственных координат цели и расстояния до нее. При очень высоком темпе излучения у многих видов сокращение длительности сигналов сопровождается снижением частоты заполнения за счет постепенного сокращения передней высокочастотной части импульса.

Характеристики направленности излучения. Направленность излучения, проявляющаяся в концентрации энергии излучаемых ультразвуковых волн в узкий пучок, является одной из важных характеристик эхолокатора и в значительной мере определяет его помехоустойчивость, дальность действия, угловое разрешение и эффективность при обнаружении цели. При оценке направленных свойств излучающей и приемной систем обычно пользуются понятием ширины диаграммы направленности, что представляет собой угол между двумя направлениями, в пределах которого звуковое давление или

чувствительность уменьшается до 0,7, а мощность — в 2 раза относительно своих максимальных значений. Важным показателем направленности является коэффициент направленного действия (КНД) — отношение максимального звукового давления, создаваемого данным излучателем, к звуковому давлению изотропного излучателя той же мощности.

Направленность излучения исследовалась в биоакустических и модельных опытах на различных представителях гладконосых и подковоносых летучих мышей (Schnitzler, 1968; Strother, Mogus, 1970; Соколов, Макаров, 1971; Добрачев, Симкин, 1972; Shimozawa et al., 1976; Макаров, 1975; Schnitzler, Grinnell, 1977; Горлинский, Макаров, 1980). Ультразвуковой луч формируется за счет интерференции излучаемых волн, перетраженных от ее отдельных участков. Длина излучаемых волн в ЧМ-сигнале ночницы соизмерима с линейными размерами ее рта (8—10 мм) и изменяется в течение импульса от 2,8 до 17 мм. Уже это дает возможность ожидать определенную направленность излучаемого ультразвука.

В горизонтальной плоскости диаграмма направленности оказалась симметричной относительно акустической оси и ее ширина зависела от частоты излучения, изменяясь от 65° на частоте 100 кГц до 80° на частоте 30 кГц, КНД изменялся от 14 до 9. В вертикальной плоскости достоверной зависимости ширины диаграммы излучения от частоты не обнаружено. В среднем на всех частотах ее величина составляла 46°, а КНД — 25. Слабовыраженная изменчивость диаграммы излучения частоты и благоприятные соотношения размеров ротовой полости с длинами волн зондирующего сигнала позволяют рассматривать ротовую полость ночниц в качестве акустического рупора. Таким образом, широкополосная излучающая система ночниц обеспечивает формирование отраженных ЧМ-сигналов без искажений их спектральных характеристик при отклонении лоцируемой цели от «нулевого» направления.

Подковоносы излучают локационные сигналы не через рот, а через две ноздри, расположенные на расстоянии половины длины волны излучаемого ультразвука и окруженные сложно устроенными носовыми выростами.

Эксперименты показали, что в горизонтальной плоскости ширина диаграммы составляет 41° и близка к теоретической, при расчете которой излучающая система подковоноса рассматривалась как синфазный излучатель, состоящий из двух когерентных изотропных источников, расположенных на расстоянии половины длины волны. В вертикальной плоскости диаграмма оказалась резко асимметричной, с выделением основного лепестка шириной 30° и мощного дополнительного лепестка, направленного вниз от акустической оси. В обоих случаях КНД равен 23. Формирование направленности излучения как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях у подковоноса происходит в основном за счет интерференции от двух источников, в первом случае от двух ноздрей, во втором — от двух точек в каждой из них. Носовые выросты окончательно формируют направленность излучения. В упрощенном виде всю излу-

чающую систему подковоносов можно рассматривать как 4 синфазных когерентных источника, расположенных по углам трапеции, на расстояниях, близких к половине длины волны локационного сигнала.

Таким образом, из результатов проведенных экспериментов видно, что эхолокационные системы летучих мышей обладают высокой направленностью излучения, которая увеличивает звуковое давление зондирующих сигналов по сравнению с ненаправленными излучателями той же мощности в 10—25 раз.

6.1.2. ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗВУКОПРИЕМА

Направленность звукоприема. Учитывая, что дирекционная чувствительность слухового анализатора определяется прежде всего физическими предпосылками, которые обеспечиваются акустическими свойствами ушных раковин и головы животного, целесообразно на представителях двух типов эхолокационных систем рассмотреть характеристики направленности приема на уровне входа в наружный слуховой проход и затем сопоставить их с данными электрофизиологических и поведенческих исследований.

Сопоставление эхолокационных сигналов и морфологических особенностей ушных раковин летучих мышей позволяет выявить некоторые общие корреляты. Летучие мыши, излучающие ПЧ-ЧМ-сигналы, имеют свернутую в воронку ушную раковину с развитым антитрагусом. Такой тип ушной раковины можно выделить как «рупорный». Для летучих мышей, использующих широкополосные ЧМ или гармонические сигналы, характерна ушная раковина «рефлекторного» типа в виде листового расширения, играющего роль отражающей поверхности, и развитого трагуса, расположенного на пути звуковых волн по входу в слуховой проход.

Измерения диаграммы направленности приема ушной раковины ночниц показали, что их форма зависит как от частоты сигнала, так и от угла наклона плоскости, в которой проводилось измерение, относительно головы летучей мыши. Было установлено, что центры максимального приема расположены вблизи горизонтальной плоскости ипсилатерально относительно исследуемой раковины и при повышении частоты приближаются к средней линии головы. Формирование направленности приема происходит за счет звукоусиливающих и экранирующих свойств ушной раковины. Вблизи направления максимального приема на входе в слуховой проход обнаруживается усиление принимаемого сигнала по сравнению с интенсивностью падающей волны. Коэффициент усиления составляет 11—12 дБ в диапазоне 30—80 кГц и 7—8 дБ на частоте 100 кГц. При смещении направления прихода звука от области максимальной чувствительности (акустическая ось) звуковое давление на слуховом проходе постепенно уменьшается и вскоре становится меньше единицы, что свидетельствует о формировании направленности в этой зоне за счет экранирующих свойств ушной раковины. С увеличением частоты сигнала этот эффект усиливается. Отмеченные закономерности за-

зависимости характеристики направленности от частоты отражаются на диаграммах направленности в горизонтальной и вертикальной плоскостях (рис. 198). С увеличением частоты сигнала от 30 до 100 кГц ширина диаграммы направленности на уровне 0.7 уменьшается в среднем в два раза.

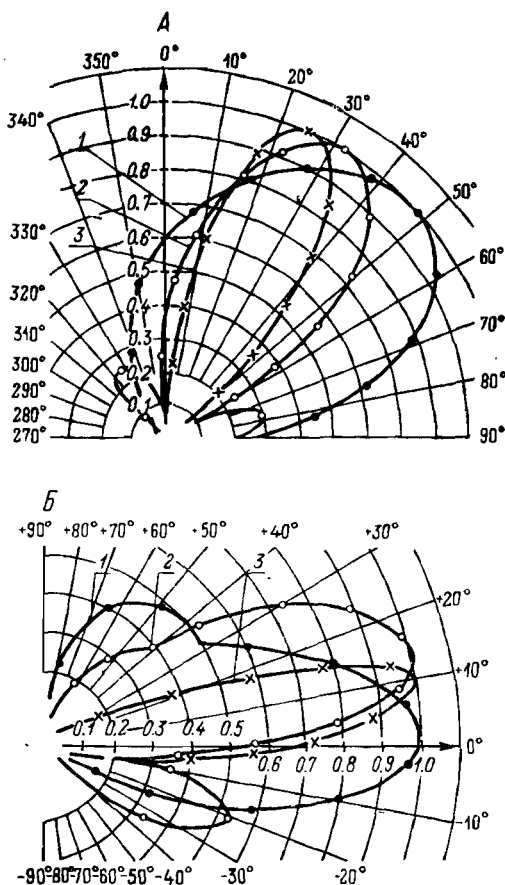


Рис. 198. Диаграммы направленности приема правой ушной раковины остроухой ночницы в горизонтальной (А) и вертикальной (Б) плоскостях (по: Горлинский, Макаров, 1980).

1 — 30, 2 — 50, 3 — 100 кГц.

Рассмотренные диаграммы направленности остроухой ночницы имеют на каждой исследованной частоте специфическую конфигурацию. Это приводит к тому, что при различных направлениях прихода эхосигнала отдельные участки его спектра будут трансформироваться ушной раковиной по-разному.

Существенная роль ушной раковины в формировании направленности приема была подтверждена после ее ампутации, приводящей

к расширению диаграмм направленности, особенно в вертикальной плоскости. При этом трансформация относительных частотных характеристик при изменении направления прихода сигнала заметно уменьшается. Кроме того, после удаления ушных раковин исчезает ее звукоусиливающее свойство.

Таким образом, пространственно-избирательные свойства ушной раковины гладконосовых характеризуются сильной частотной зависимостью дирекционной чувствительности. Это обеспечивается особенностями строения и акустических свойств их ушных раковин.

Отличительной особенностью ушных раковин подковоносов является большая подвижность, проявляющаяся в альтернированных движениях, синхронизированных с темпом излучения локационных импульсов (Schneider, Mohres, 1960; Griffin et al., 1962; Pye et al., 1963). В связи с этим направленные свойства приема звука у этих животных исследовались для различных положений ушных раковин (Горлинский, Макаров, 1980). Для среднего положения ушных раковин область максимального приема отклонена от средней линии головы на 30° ипсилатерально и на 40° вверх. При подаче ультразвука со стороны максимума диаграмм коэффициент усиления составляет 15–16 дБ, а при отклонении угла подачи сигнала коэффициент уменьшается, причем особенно быстро при передвижении излучателя вниз от максимума. При перемещении правой ушной раковины вперед направление максимального приема смещается вниз и влево, а при движении в противоположном направлении — вверх и вправо, что сопровождается изменением формы пространственной диаграммы.

Ширина диаграммы в обеих плоскостях примерно одинакова ($24-28^\circ$) и при движении ушных раковин варьирует незначительно. По сравнению с ночницами азимутальная направленность ушной раковины подковоносов выражена сильнее (крутизна диаграммы 0.73 дБ/град против 0.59 дБ/град), а по вертикали слабее.

Относительные частотные характеристики передачи ушной раковины подковоносов в отличие от ночниц характеризуются отсутствием выраженных максимумов и минимумов в локационном диапазоне частот 60–80 кГц и параллельным смещением при изменении угла подачи сигнала.

Полученные данные позволяют рассматривать воронкообразную ушную раковину подковоносовых летучих мышей как акустический рупор. Подсчеты показывают, что коэффициент направленного действия «оптимального рупора», имеющего площадь раскрыва, равную средней площади ушной раковины больших подковоносов (140 мм^2), на частоте 81 кГц составляет 63 и близок к экспериментально полученной величине. Это позволяет считать ушную раковину данного вида животных по своим направленным свойствам сходной с оптимальным рупором (Макаров, 1975).

Важность роли ушной раковины подковоносов проявляется при ее удалении, приводящем к уменьшению коэффициента усиления до 1 и резкому расширению диаграмм направленности в горизонтальной и вертикальной плоскостях.

Рассмотренные данные показывают, что приемная система подковоносовых и гладконосовых летучих мышей обладает высокой дирекционной избирательностью и согласованностью акустических свойств ушных раковин, как приемных антенн, с характеристиками локационных сигналов. Основная особенность направленных свойств у гладконосовых состоит в формировании пространственно-частотной избирательности приема широкополосных сигналов. Для подково-

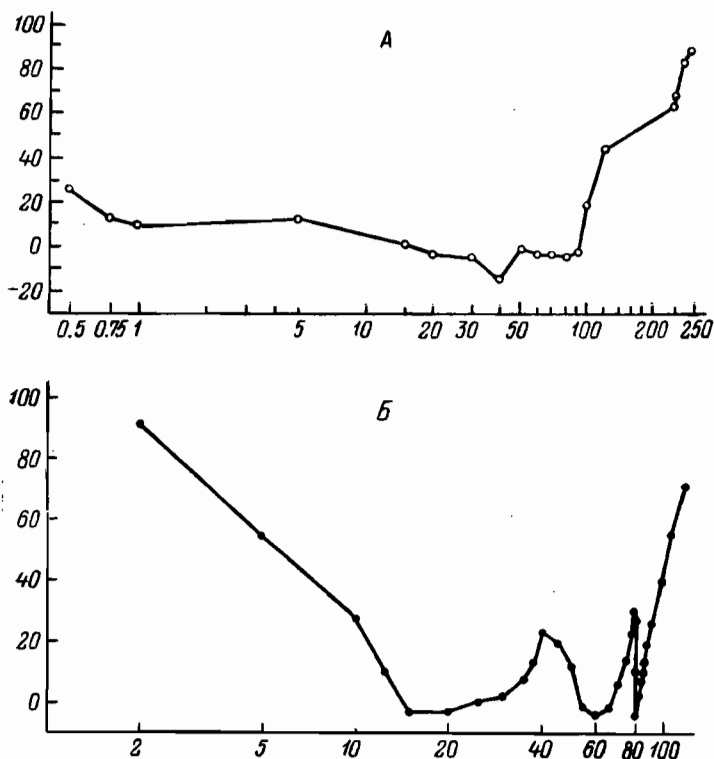


Рис. 199. Аудиограмма остроухой ночницы (А) (по: Айрапетьянц, Константинов, 1974) и большого подковоноса (Б) (по: Long, Schuller, 1975).

По оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — уровень интенсивности, дБ.

носов характерным является остронаправленный прием и сканирование диаграмм направленности за счет движения ушных раковин.

Частотные настройки слуховой системы. Существенные различия в параметрах сигналов, характерных для двух типов эхолокационных систем, находят свое отражение в частотной зависимости порога слышимости. Так, у представителя гладконосовых летучих мышей — остроухой ночницы — аудиограмма, снятая с использованием поведенческой методики, проявляет наилучшую чувствительность в диапазоне локационных частот 20–100 кГц —

рис. 199, А (Константинов и др., 1971). У больших подковоносов на аудиограмме имеются три низкочастотные области — рис. 199, Б.

Анализ параметров сложных сигналов. Летучие мыши получают различную информацию об объектах, анализируя отраженные сигналы. Зондирующие ультразвуковые импульсы, излученные животными, при распространении до цели и обратно, отражении от нее и прохождении через наружное ухо претерпевают существенные изменения своей структуры по спектральным, силовым и временным параметрам. У гладконосых летучих мышей подобные изменения в отраженном сигнале проявляются в первую очередь в изменениях структуры его спектра. Спектральный анализ сигналов слуховой системой этих животных, по-видимому, не отличается от такового у других животных при анализе сложных акустических сигналов.

У подковоносов помимо спектральных и силовых изменений эхосигнала длительная ПЧ-часть импульса при отражении от объектов охоты — летящих насекомых — приобретает сложный рисунок, в виде частотной и амплитудной модуляции, обусловленной осцилляциями отражающей поверхности лоцируемого объекта. Можно полагать, что слуховая система подковоносов приспособлена для анализа таких сигналов, что в конечном итоге позволяет животному надежно обнаруживать и распознавать цели, т. е. отличить живой объект от неживого, съедобный от несъедобного, выделить наиболее лакомую добычу. В связи с этим описание характеристик слуховой системы подковоносов при анализе параметров амплитудной и частотной модуляции натуральных сигналов представляет наибольший интерес, поскольку отражает специфику деятельности слухового анализатора как приемного звена эхолокационной системы.

Минимальная глубина частотной модуляции, разрешаемая слуховой системой подковоносов, составляет порядка 0.02 % от несущей частоты. По сравнению с другими млекопитающими эта величина чувствительности слуха к частотной модуляции является феноменальной. Диапазон частотной модуляции, анализируемой слуховой системой, перекрывает диапазон частот взмахов крыльями летающих насекомых, за которыми охотятся подковоносы (Schnitzler, 1978; Schnitzler, Flieger, 1983). Очевидно, это позволяет подковоносам эффективно использовать ПЧ-часть своего локационного сигнала, осуществляя посредством тонкого анализа ритмической амплитудной и частотной модуляции эхосигналов обнаружение среди окружающих предметов объектов охоты и их распознавание.

6.1.3. ПОКАЗАТЕЛИ ЭХОЛОКАЦИИ

Чувствительность и дальность действия. Чувствительность эхолокатора определяется минимальной интенсивностью эхосигнала, который животное может надежно обнаружить в условиях отсутствия внешних помех. Чувствительность сонара летучих мышей определяется либо оценкой способности животных преодолевать

барьеры вертикально натянутых тонких проволок, либо измерением порога обнаружения синтезированных эхосигналов.

В опытах с проволочными барьерами на 12 видах летучих мышей разных семейств было установлено, что минимальный размер препятствий для всех видов был примерно одинаков и составлял 0.05—0.12 мм (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Расчеты показали, что летучие мыши способны обнаружить препятствие, размер которого в среднем составляет $1/60$ длины волны излучаемого звука. При таких условиях происходит в основном дифракция падающей на препятствия волны и отраженный сигнал в силу диффузного рассеивания составляет чрезвычайно малую величину. Для определения пороговой чувствительности эхолокатора на основании локационной реакции увеличения темпа излучения зондирующих импульсов было проведено измерение дальности обнаружения препятствия и затем рассчитана интенсивность отраженных сигналов (Grinnell, Griffin, 1958; Голубков и др., 1969; Соколов, 1972). Было установлено, что в этих условиях чувствительность эхолокации у ночниц составляет в среднем 15—20 дБ, а у подковоносов 25—34 дБ.

На больших подковоносах оценка чувствительности эхолокации проводилась путем измерения порогов обнаружения синтезированных эхосигналов (Макаров, Горлинский, 1983). Было установлено, что пороговая чувствительность локации при предъявлении синтезированных эхоимпульсов, имитирующих отраженные сигналы от движущейся цели, составила —5 дБ. Поскольку эти опыты проводились в условиях звукозаглушенной камеры, можно считать, что полученная величина чувствительности близка к ее абсолютному порогу.

Дальность действия эхолокатора летучих мышей в реальных условиях зависит от множества факторов: интенсивности зондирующего импульса, чувствительности приемника, направленности излучения и приема, степени затухания ультразвука при его распространении в воздухе, отражательных свойств объектов, уровня шумов. На основании расчетов была проведена оценка предельной дальности эхолокации летучих мышей (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Установлено, что в случае идеальной отражающей поверхности для подковоносов эта величина может составлять 13 м, а для ночниц — в среднем 12.5 м. Очевидно, что в естественных условиях локации предельная дальность обнаружения реальных целей может оказаться существенно меньше. Так, дальность обнаружения таких целей, как проволоки диаметром 4 мм, составляет около 4 м, а дальность обнаружения насекомого в зависимости от размеров — 1.2—2.3 м (Константинов, 1969; Соколов, 1972).

Точность и разрешающая способность локации. Локализация цели в эхолокации представляет собой определение дальности и угловых координат цели по отношению к животному. Соответственно необходимо разделять точность и разрешающую способность локализации по дальности (дальнометрия) и угловым координатам (пеленгация). При этом под точностью локализации понимается зона неопределенности координат положения отдельной цели, в пределах

которой изменение положения цели не обнаруживается сонарной системой. Под разрешающей способностью понимается возможность сонара животных различать координаты двух или более близко-расположенных целей. Способность летучих мышей посредством эхолокации с большой точностью локализовать цели особенно наглядно проявляется при преодолении в полете различных преград, охоте за летающими насекомыми и при посадке на какую-либо поверхность.

Точность дальнометрии эхолокатора летучих мышей была определена с использованием поведенческой методики при предъявлении животным либо разнесенных по углу мишеней, расставленных на разные расстояния (Simmons, 1971, 1973; Simmons, Vernon, 1971; Айрапетьянц, Константинов, 1974), либо подачей через два разнесенных по углу, расположенных на одинаковом расстоянии излучателя синтезированных эхосигналов с разной временной задержкой (Simmons, 1971, 1973; Simmons, Lavender, 1976). Было установлено, что в обоих случаях точность определения дальности совпадает и составляет для отдельных видов гладконосых летучих мышей 8—14 мм и для подковоносов — 25—41 мм. Таким образом, слуховая система этих животных обладает предельной точностью измерения временных интервалов, соответственно 50—80 и 150—240 мкс. Важно отметить, что точность дальнометрии практически не менялась при увеличении расстояния от 30 до 240 см (Simmons, 1973). Это свидетельствует о том, что точность дальнометрии не зависит от интенсивности эха.

Сопоставление выявленной точности измерения временных интервалов с длительностью зондирующих импульсов летучих мышей показывает их несоответствие. Это позволило выдвинуть гипотезу об использовании при обработке в слуховой системе широкополосных сигналов способов, близких к оптимальным (Simmons, 1971). Симмонсом была рассчитана автокорреляционная функция зондирующего сигнала летучих мышей и на основании ее определена потенциальная точность дальнометрии оптимального приемника, которая совпала с экспериментальными данными, подтверждая, таким образом, справедливость предложенной гипотезы.

Разрешающая способность эхолокатора летучих мышей по дальности исследовалась в опытах с различением животными мишеней с одним и двумя волновыми фронтами — плоскими мишенями с отверстиями разной глубины (Simmons et al., 1974; Simmons, 1979; Noberssetser, Vogler, 1983). По данным экспериментов разрешающая способность по дальности составляет порядка 1 мм и менее. Такая высокая степень разрешающей способности также может быть объяснена возможной оптимальной обработкой широкополосных сигналов в приемнике. Известно, что в этом случае длительность отклика на выходе оптимального приемника обратно пропорциональна ширине спектра сигнала. В результате такого сжатия сигнала разрешающая способность дальнометрии увеличивается во много раз. Расчеты потенциальной разрешающей способности по дальнометрии в случае оптимальной обработки сигналов летучих мышей показали их

соответствие с экспериментальными данными (Simmons, 1971; Айрапетьянц, Константинов, 1974). Все это свидетельствует в пользу гипотезы об оптимальной обработке широкополосных сигналов в слуховой системе летучих мышей.

Важное значение для эхолокационной пространственной ориентации животных имеет способность с большой точностью определять угловые координаты целей. Оценка этой характеристики эхолокагора показала, что пороговый угол различения направления прихода ультразвуковых сигналов, совпадающих по своим параметрам с локационными импульсами, составляет 2° в горизонтальной и вертикальной плоскостях у представителей гладконосых — остроухой ночницы — и 4° в обеих плоскостях у больших подковоносов (Горлинский, 1975). Близкие данные точности пеленгации в горизонтальной плоскости были получены на других представителях гладконосых — *Eptesicus fuscus* и *Phyllostomus hastatus* — $6-8^\circ$ и $4-6^\circ$ соответственно (Peff, Simmons, 1972).

На точность пеленгации источника сигнала у ночниц большое влияние оказало изменение частотного состава предъявляемых стимулов (Горлинский, 1974, 1975). Было установлено, что для пеленгации источника ЧМ-сигналов наиболее значимыми являются высокочастотные составляющие стимулов (свыше 75 кГц), которые всегда имеются в реальных зондирующих сигналах ночниц. Исключение частотной девиации в стимулах приводит к заметному ухудшению точности пеленгации в горизонтальной плоскости (пороговый угол различения увеличился до 4°), и полностью пропала способность к пеленгации в вертикальной плоскости. Таким образом, наличие частотной модуляции в сигналах гладконосых летучих мышей является совершенно необходимым условием для эффективной пеленгации их источника в трехмерном пространстве.

Исследование точности пеленгации источника ультразвуковых стимулов подковоносов показало, что для этих животных большое значение имеет длительность сигналов. Наибольшая точность пеленгации проявляется при приеме длительных ПЧ-импульсов, близких по параметрам к локационным сигналам подковоносов. Укорочение ПЧ-стимулов или предъявление коротких ЧМ-сигналов приводило к ухудшению точности пеленгации в обеих плоскостях (Горлинский, 1975, 1976).

Способность к точной пеленгации целей летучими мышами во многом определяется структурами ушных раковин. Показано, что двусторонняя ампутация ушных раковин у ночниц приводит к резкому ухудшению точности пеленгации в вертикальной плоскости (пороговый угол 20°), а у подковоносов при этом полностью утрачивается способность к определению направления прихода сигналов в вертикальной плоскости (Горлинский, 1975, 1976; Горлинский, Константинов, 1978).

У летучих мышей, как и у других млекопитающих, анализ направления прихода акустических сигналов основан на их бинауральном восприятии. Однако конкретное значение последнего для пространственного слуха у разных видов различно и связано с особен-

ностями присущего им функционального типа эхолокатора. Установлено, что у подковоносов бинауральное восприятие совершенно необходимо для пеленгации адекватных тональных стимулов, а у ночниц наличие в принимаемых сигналах частотной модуляции позволяет сохранить способность к пеленгации, правда в более грубой форме, и при моноуральном восприятии сигналов (Горлинский, 1975). Показано также, что характерные для подковоносов движения ушных раковин являются важным механизмом, обеспечивающим однозначную и точную пеленгацию в трехмерном пространстве.

Оценка разрешающей способности по углу эхолокатора летучих мышей была проведена на больших подковоносах с использованием методики дифференцировки 2 сплошных мишеней, каждая из которых состояла из 2 цилиндров, разнесенных по углу (Айрапетянц, Константинов, 1974). Эксперименты показали, что минимальный угол между цилиндрами, когда они еще воспринимаются раздельно по направлению, составляет $4^{\circ}30'$. Таким образом, величина разрешающей способности по углу у подковоносов близка к точности пеленгации ими источника тональных стимулов.

Оценка скорости движения целей. В естественных условиях в процессе пространственной ориентации одной из основных функций сонарной системы животных, обеспечивающих их адекватное поведение, является восприятие движения относительно окружающих объектов, определение скорости и динамики изменения их пространственных координат. Скорость относительного движения окружающих объектов можно определить либо координатным методом, т. е. по величине изменения их дальности за промежуток времени между моментами локализации целей, либо непосредственным восприятием движения объектов и оценки их скорости через измерение доплеровского сдвига частоты отраженного сигнала. В эхолокации доплеровский сдвиг частоты прямо пропорционален удвоенной радиальной скорости, причем при сближении с целью частота принимаемого эхосигнала увеличивается, а при расхождении — уменьшается. Величина доплеровского сдвига определяется выражением: $F_x = f_{\text{пр}} - f_{\text{вл}} = f_{\text{вл}} 2v/C$, где v — радиальная скорость, C — скорость распространения звука, $f_{\text{пр}}$ — частота принимаемого эха, $f_{\text{вл}}$ — частота излученного зондирующего сигнала.

Доплеровский сдвиг в диапазоне локационных частот летучих мышей при реальных скоростях движения может составлять величину от сотен герц до нескольких килогерц. Короткие широкополосные сигналы гладконосых летучих мышей теоретически не обладают высокой точностью измерения скорости по доплеровскому сдвигу частоты. Оценка скорости движения целей у этих животных, вероятно, осуществляется координатным методом, тем более, что их чрезвычайно высокая точность измерения дальности может обеспечить высокую точность измерения скорости движения. Способность летучих мышей к определению относительной скорости движения посредством слежения за изменением расстояния экспериментально не определялась. Расчетная оценка показывает, что при темпе излучения 3—4 имп./с, характерном для обзорной локации летучих

мышей, потенциальная точность измерения скорости координатным методом может составлять 2—3 см/с.

Использование подковоносам при локации длительных сигналов с постоянной частотой обеспечивает оценку скорости движения доплеровским методом. Точность измерения доплеровского частотного сдвига определяется стабильностью частоты и длительностью юндирующего импульса. Расчеты показывают, что при характерной для подковоносов длительности локационного сигнала 50 мс точность измерения доплеровской частоты составляет 20 Гц, что при частоте излучения 83 кГц дает точность измерения скорости около 4 см/с. Зеличина, как видно, близка к теоретически ожидаемой точности измерения координатным методом у гладконосых. Экспериментальных исследований по оценке точности определения частоты у подковоносов не проводилось.

Распознавание целей. Экспериментальные исследования способности летучих мышей к различению фигур показали, что они могут распознавать по размеру цилиндры (Константинов, 1968; Айрапетьянц, Константинов, 1974), шары (Константинов, Мовчан, 1977), плоские мишени квадратной (Константинов, Ахмарова, 1968), треугольной (Simmons, 1968) и круглой формы (Fleissner, 1974); по форме — плоские и объемные фигуры (Dijkgraaf, 1957; Константинов, 1968; Айрапетьянц, Константинов, 1970; Bradbury, 1970); по материалу — плоские и сферические мишени (Константинов и др., 1973); регулярные решетки по частоте элементов (Константинов и др., 1973). Важно отметить, что в этих опытах во всех случаях подковоносы проявляют гораздо меньшую способность к распознаванию целей, чем представители гладконосых летучих мышей. Объясняется это, вероятно, тем, что при распознавании целей важное значение имеет ширина спектра локационного сигнала, которая у гладконосых несколько раз больше, чем у подковоносых летучих мышей.

В естественных условиях способность летучих мышей к эхолокационному распознаванию целей проявляется в отличении имидеобных объектов от других целей (Griffin, 1967; Webster, 1967; Griffin et al., 1965). Как и при распознавании искусственных мишеней, вероятно, информация о различных свойствах целей содержится в спектре отраженного эхосигнала. Экспериментальное исследование сигналов, отраженных от различных целей, показывает, что в зависимости от размеров и конфигурации целей спектр отраженного широкополосного сигнала с частотной модуляцией оказывается сильно изрезанным. При этом предполагается, что частотное аспределение и амплитуда спектральных пиков отражают свойства цели (Константинов и др., 1973; Simmons et al., 1974).

Для подковоносов, локационный сигнал которых помимо ЧМ-частот содержит длительный ПЧ-участок, имеется дополнительная возможность распознавания объектов охоты — летающих насекомых — среди окружающих предметов и для выбора более предпочтительной добычи. Информация, необходимая для распознавания таких эциллирующих целей, как порхающие насекомые, заключена амплитудной и частотной модуляциях ПЧ-частот эха, которые

вызываются ритмическими биениями крыльев объекта локации. Наблюдения в естественных условиях показали, что подковоносы обнаруживают и преследуют только летающих насекомых, не реагируя на неподвижных (Айрапетьянц, Константинов, 1970; Vogler, Neuweiler, 1983; Schnitzler, Ostwald, 1981; Trappe, 1982). Имеются свидетельства, что подковоносы способны различать добычу (Schnitzler, Ostwald, 1981; Trappe, 1982). Анализ отраженных от насекомых локационных сигналов подковоносов свидетельствует о наличии определенных физических предпосылок для распознавания подковоносами объектов охоты на основе анализа структуры длительной ПЧ-части эхосигнала (Schnitzler, 1978; Schnitzler, Flieger, 1983; Menne, 1984). Исследование характеристик слуха подковоносов при восприятии амплитудной и частотной модуляции сигналов подтверждает возможность такого анализа (Schuller, 1979; Pollak, 1980; Pollak, Schuller, 1981; Васильев, 1983).

Помехоустойчивость эхолокации. Рукокрылые в процессе эхолокационной пространственной ориентации постоянно сталкиваются с необходимостью выделения полезного сигнала на фоне различных помех, которые складываются из акустических шумов среды обитания, собственных зондирующих импульсов и их отражений от окружающих предметов, не являющихся предметом локации. В зависимости от параметра, по которому может происходить такое выделение полезного сигнала, селекцию разделяют на пространственную, временную, частотную и амплитудную. Применительно к эхолокации действенность такого выделения полезного сигнала из помех во многом определяется характеристиками локационных систем: разрешающей способностью по дальности, углу, частоте, направленностью излучения и приема. Например, используя различия по направлению прихода сигнала и помехи, летучие мыши могут выделять сигнал на фоне шума, значительно превышающего сигнал по интенсивности (Grinnell, Schnitzler, 1977).

Наибольшие трудности для локации создают помехи, которые по своим параметрам существенно не отличаются от полезного сигнала, т. е. не позволяют осуществить селекцию последнего. К их числу относятся изотропные случайные помехи, которые перекрывают полезный сигнал по частотным, временным, силовым и пространственным характеристикам.

Экспериментальные исследования помехоустойчивости эхолокации при обнаружении цели — стального шара диаметром 21 мм — в условиях действия широкополосного диффузного шумового поля были проведены на остроухих ночницах и больших подковоносах (Макаров, 1974, 1975, 1980; Константинов и др., 1975). Было установлено, что в этих условиях величина помехоустойчивости локационной системы, определяемая как разница уровней интенсивности сигнала и помехи в точке приема, составляет для ночниц — 17 дБ, а для подковоносов 14 дБ. Использование в качестве помех полосовых шумов, перекрывающих по спектру отдельные участки локационных сигналов, показало, что для ночниц весь спектр частот локационных сигналов является информативным для обнаружения

цели, а для подковоносов — область частот 72—75 кГц, соответствующая ЧМ-части их локационных сигналов. Таким образом, у подковоносов в обнаружении неподвижной цели в шумах длительная ПЧ-часть сигнала, содержащая большую часть энергии, не используется.

6.1.4. ПРИНЦИПЫ ЭХОЛОКАЦИИ

Принципы измерения дальности. Измерение дальности до целей у эхолоцирующих животных осуществляется на основе анализа акустических параметров принимаемых отраженных сигналов. Конкретные принципы эхолокационного измерения дальности могут быть различными.

По представлениям Гриффина (Griffin, 1944, 1958) и Хартриджа (Hartridge, 1945), которых в настоящее время поддерживает большинство исследователей, измерение дальности у летучих мышей основано на истинном эхо-принципе, т. е. на оценке расстояния по величине временной задержки между моментом излучения зондирующего импульса и моментом приема отраженного сигнала. Временная задержка (T_s) для подобного импульсного метода измерения дальности (r) определяется так: $T_s = 2r/C$, где C — скорость распространения звука. Точками отсчета на зондирующем и отраженном импульсах могут быть максимумы амплитуды (вершины импульсов), передние или задние фронты. Очевидно, что чем меньше длительность импульсов, используемых в эхолокации, тем выше разрешающая способность по дальности и меньше ближняя «мертвая зона», в которой излученный и отраженный сигналы перекрываются. Другой особенностью эхо-принципа является обеспечение однозначности измерений дальности, которое выполняется при условии, когда очередной зондирующий импульс излучается только после приема эха от предыдущего сигнала.

Короткая длительность зондирующих импульсов гладконосых летучих мышей и изменения частоты следования импульсов и их длительности по мере сближения с объектом локации подтверждают справедливость выдвинутой гипотезы прежде всего для этих животных. Уменьшение длительности локационных импульсов до 0.5—0.1 мс в конечной фазе приближения к цели (Cahlander et al., 1964; Голубков и др., 1969; Константинов, 1969) определяет «мертвую зону» в пределах 8—1.7 см, т. е. в пределах, когда животное еще может успешно завершить маневр уклонения от препятствия или захват преследуемой добычи.

Для подковоносовых летучих мышей, использующих длительные локационные сигналы, также предполагается использование для измерения дальности эхо-принципа (Schnitzler, 1968; Константинов, Соколов, 1969; Айрапетьянц, Константинов, 1970, 1974; Simmons, 1973). В качестве меток для отсчета времени задержки эхосигнала для подковоносов могут являться конечные ЧМ-участки их импульсов, к тому же выделенные, как правило, амплитудными пиками.

Принципы пеленгации. По современным представлениям у эхолоцирующих животных в основе определения направления на окружаю-

щие объекты лежат механизмы бинауральной обработки принимаемых эхосигналов, свойственные всем неэхолацирующим животным. В случае эхолакации эти механизмы приобретают определенную специфику, связанную с задачами, стоящими перед эхолакационной системой, с типом используемых локационных импульсов, с различными формами эхолакационного поведения. Исходя из общих соображений, что кодирование направления источника эха в параметрах принимаемого сигнала происходит при взаимодействии проходящей акустической волны со структурами ушных раковин и головы животного, при рассмотрении возможных принципов пеленгации необходимо прежде всего исходить из определения физических предпосылок. Наиболее обоснованной, на наш взгляд, гипотезой о принципе пространственного слуха летучих мышей является предположение о ведущей роли в процессе пеленгации анализа слуховой системой животных интерауральных различий в интенсивности проходящих отражений сигналов (Айрапетьянц, Константинов, 1974; Горлинский, 1975, 1976, 1978; Schlegel, 1977).

У гладконосых летучих мышей на разных частотах, входящих в состав их широкополосных локационных сигналов, диаграммы направленности приема имеют различную конфигурацию, что демонстрирует работу ушной раковины в качестве пространственного частотного фильтра (Горлинский, Макаров, 1980). Это позволяет однозначно кодировать местоположение в трехмерном пространстве источника эхосигналов в спектре акустических колебаний, поступающих в наружный слуховой проход. В результате становится возможным осуществление моноауральной пеленгации ЧМ-сигналов и, кроме того, реализуется возможность бинаурального сравнения интерауральных спектральных различий при различных направлениях прихода эхосигналов. В отличие от пассивно лоцирующих животных, у которых ушная раковина также обладает некоторыми свойствами пространственно-частотного фильтра, эхолацирующие животные могут использовать принцип спектрального кодирования с гораздо большей эффективностью, так как имеют для оценки спектра проходящего эха опорный зондирующий сигнал.

Несмотря на свидетельство физических предпосылок и экспериментальных данных в пользу гипотезы о спектральном бинауральном механизме пеленгации, у гладконосых летучих мышей не исключается также определенная роль и временного бинаурального анализа при определении направления на цель в горизонтальной плоскости. Высокая точность пеленгации целей, которую демонстрируют гладконосые летучие мыши в случае действия временного механизма, требует высокой точности измерения бинауральных временных различий принимаемых сигналов, которая может быть обеспечена в случае оптимальной обработки ЧМ-сигналов (Glaser, 1974; Altes, 1976).

В отличие от гладконосых летучих мышей у подковоносов феномен пространственно-частотного кодирования не обнаруживается.

При утверждении ведущей роли в пространственном слухе у подковоносов анализа последовательности интерауральных различий по интенсивности, который обеспечивает этим животным высокую

точность и однозначность пеленгации целей в трехмерном пространстве, можно предположить, что для грубой оценки направления на цель в горизонтальной плоскости у подковоносов возможно использование интерауральной разницы по времени, основанное на анализе короткого ЧМ-компонента эхосигнала.

Принципы распознавания целей. Приведенные выше данные о высокой эффективности эхолокационной системы летучих мышей при распознавании целей, различающихся по размеру, форме, материалу, показывают, что информацию об объектах животные получают на основе анализа отраженных сигналов. В связи с этим при рассмотрении возможных принципов распознавания целей у рукокрылых необходимо оценить эхосигналы с физической точки зрения, для того чтобы выяснить, какие параметры эха несут информацию об объекте локации и насколько эта потенциальная информативная емкость эха реализуется при обработке сигналов в слуховой системе.

В случае широкополосного ЧМ-сигнала, свойственного эхолокатору гладконосых летучих мышей, огибающая отраженного сигнала имеет сложный многолепестковый характер, причем с увеличением внутриимпульсной девиации частоты и числа «блестящих точек» объекта основная часть энергии отраженного сигнала сосредоточивается в «главных» лепестках (Константинов и др., 1973; Малашин и др., 1980). Таким образом, такие признаки объекта, как размер и конфигурация, находят отражение в структуре ЧМ-эхосигналов, причем инвариантность такого кодирования, очевидно, увеличивается по мере расширения спектра локационных сигналов. На основании этого была предложена гипотеза о принципах распознавания целей у гладконосых летучих мышей, основанная на анализе этими животными тонкой структуры отраженного эхосигнала и сопоставлении ее с соответствующим звуковым образом цели, сформированным в долговременной памяти в процессе обучения (Griffin, 1967; Константинов и др., 1973; Simmons et al., 1974).

У подковоносовых летучих мышей, обладающих комбинированным ПЧ-ЧМ-локационным сигналом, формирование ЧМ-части отраженного эхосигнала принципиально не отличается от описанного выше. В то же время формирование ПЧ-части импульса имеет свои специфические особенности. При отражении от неподвижной цели ПЧ-часть эхосигнала не отличается от зондирующего импульса, за исключением амплитуды. При отражении от движущейся цели, например летящего насекомого, эхосигнал в соответствии с частотой взмахов крыльев насекомого приобретает периодическую амплитудную и частотную модуляцию. Анализ натуральных эхосигналов от насекомых и определение в них устойчивых информативных признаков цели показал, что для каждого насекомого имеется свой видоспецифичный «эталон» отраженного сигнала (Menpe, 1984), образованный определенным устойчивым сочетанием информативных признаков эхосигнала, на основании анализа которых возможна идентификация цели. В качестве таких информативных признаков могут быть частота осцилляции амплитуды, динамическая структура спектра, глубина АМ и ЧМ, интенсивность эхосигнала.

Механизмы помехоустойчивости эхолокации. Способность летучих мышей противостоять вредному воздействию помех на процесс эхолокации не определяется каким-либо одним механизмом. Высокая помехоустойчивость их складывается из действия целого ряда механизмов, каждый из которых оптимизирует работу эхолокатора при воздействии помех.

Важное значение для помехоустойчивости эхолокации имеют параметры зондирующих сигналов и их адаптивные свойства. У подковоносов использование длительных сигналов с постоянной частотой заполнений, с одной стороны, позволяет значительно увеличить энергию зондирующих сигналов, а с другой — довольно просто реализовать оптимальную фильтрацию, за счет использования согласованного по параметрам узкополосного фильтра, что имеет место в слуховой системе этих животных. У гладконосовых применение ЧМ-сигналов в случае их оптимальной обработки в приемнике позволяет получить помехоустойчивость, близкую к предельной при сохранении высокой разрешающей способности по дальности. К повышению помехоустойчивости эхолокации приводит и адаптивное увеличение интенсивности излучаемых сигналов при воздействии помех, которое наблюдается у подковоносовых и гладконосовых летучих мышей (Макаров, 1974; Константинов и др., 1975; Макаров, 1975).

Другим важным свойством, определяющим помехоустойчивость сонара, является направленность действия, которая проявляется в концентрации энергии излучаемых волн в узкий луч и в избирательной дирекционной чувствительности приемной системы. Высокая направленность действия увеличивает помехоустойчивость эхолокации и за счет возможности угловой отстройки от источников помех — окружающих предметов, не являющихся целью локации.

Важное значение для повышения помехоустойчивости эхолокации имеет бинауральность приема акустических сигналов. Исследование феномена «бинаурального освобождения от маскировки» на летучих мышах показало, что подавление шума, приходящего под углом 45° по отношению к сигналу, может составлять 10—20 дБ (Grinnell, 1963, 1967; Матюшкин, Васильев, 1968).

Помехоустойчивость эхолокации может дополнительно увеличиваться и за счет адаптивной настройки слуха на сигнал с заданными параметрами. Подобная сенсбилизация слуха к восприятию эха собственного сигнала носит частотный и временной характер и может достигать 20 дБ (Grinnell, 1963, 1967).

Таким образом, высокая помехоустойчивость эхолокации летучих мышей основана на оптимизации деятельности всех ее звеньев и определяется целым комплексом защитных механизмов, которые сходны у представителей различных типов эхолокации.

6.2. НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭХОЛОКАЦИИ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

Общая характеристика структурной организации слуховой системы летучих мышей. Задачам восприятия и обработки летучими мышами ультразвуковых эхолокационных сигналов соответствует

определенная организация их слуховой системы. Адаптивные преобразования слухового анализатора летучих мышей обнаруживаются уже на его периферии. По сравнению с неэхолоцирующими млекопитающими для летучих мышей характерны особенности строения и центральных его отделов (Poljak, 1926a, 1926b; Tamura, 1950; Зворыкин, 1959; Schober, 1959; Lütgemeier, 1962; Никитенко, 1969; Симкин, 1977; Каменева, 1980; Schweizer, 1981, и др.).

Общий план строения слуховых центров летучих мышей и неэхолоцирующих млекопитающих в основном совпадает, отличительной особенностью первых является гипертрофия всех слуховых образований мозга и иное соотношение различных клеточных групп в этих центрах. Так, например, заднее двуххолмие летучих мышей настолько велико, что видоизменяет общий вид мозга рукокрылых. Относительные величины заднего двуххолмия летучих мышей в 3 раза превышают соответствующие величины у грызунов (Фигурина и др., 1987).

Большие размеры сочетаются с увеличением количества в нем клеточных элементов и густотой их расположения. Обращает на себя внимание и тот факт, что в различных клеточных группах заднего холма летучих мышей, а особенно в центральном и дорсолатеральном отделах содержится большое количество звездчатых клеток, относящихся к типу ассоциативных нейронов (Суховская, 1966).

У летучих мышей крупными размерами отличается и внутреннее коленчатое тело (Papez, 1936; Lütgemeier, 1962; Schweizer, Radtke, 1980).

По степени неокортикации летучие мыши занимают одно из наиболее низких положений в ряду плацентарных млекопитающих. Площадь неокортекса у рукокрылых составляет 31—34 % по отношению к поверхности всей коры (Никитенко, 1969). Мозг этих животных относится к лиссэнцефалическому типу. Из всех формаций неокортекса выделяется височная (слуховая) область, относительные размеры которой у летучих мышей значительно больше, чем у всех других отрядов млекопитающих (Никитенко, 1969).

Участие различных отделов слуховой системы в эхолокационном процессе. При изучении нервных механизмов регуляции эхолокационной системы летучих мышей особый интерес представляют сведения о влиянии выключения слуховых центров на основные показатели эхолокации.

Выключение слуховой области коры у летучих мышей хотя и не приводит к полной потере способности ориентироваться в пространстве с помощью ультразвуковой локации (Suga, 1965; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Соколова, 1974), однако функциональные изменения, происходящие после операции, достаточно глубокие и отражаются на основных показателях работы эхолокатора (Suga, 1965; Мовчан, 1981; Мовчан, Бурикова, 1982; Константинов, Мовчан, 1984). Прежде всего это проявляется в ухудшении способности летучих мышей обнаруживать с помощью эхолокации преграды из тонких проволок (Suga, 1965), а также в уменьшении предельной дальности эхолокационного обнаружения неподвижных предметов (Мовчан,

1981), что, по-видимому, является следствием понижения чувствительности эхолокатора данных животных. Известно, что включение этого отдела мозга приводит также к достоверному повышению порогов восприятия коротких звуков (Соколова, 1973).

Выключение слуховой области коры приводит к существенным изменениям и режима работы доплеровской эхолокационной системы летучих мышей как в случае перемещения животного в пространстве, так и при эхолокационном слежении спокойно сидящей летучей мышью за приближающейся целью. В обоих рассмотренных случаях наблюдается уменьшение точности компенсации животными доплеровских частотных сдвигов в эхосигналах (Мовчан, Бурикова, 1982; Константинов, Мовчан, 1984; Мовчан, 1984).

Результаты исследований, проведенных на больших подковоносах, показывают, что разрушение внутренних коленчатых тел вызывает изменения именно в тех же показателях функционирования эхолокационной системы, что и у животных, лишенных слуховой области коры (Мовчан, 1981). Учитывая это, а также факт практически полной дегенерации клеточных элементов внутренних коленчатых тел после удаления у летучих мышей слуховой коры (Мовчан, Бурикова, 1982), можно предположить, что основная слуховая информация из внутреннего коленчатого тела поступает в слуховую область неокортекса, а не в другие отделы мозга.

По сравнению со слуховой областью коры и внутренним коленчатым телом к наибольшим расстройствам в работе эхолокатора приводят разрушения заднего двухолмия среднего мозга. У гладконосых летучих мышей такие разрушения этого отдела вызывают либо полную потерю способности ориентироваться в пространстве с помощью эхолокации (Константинов, 1965), либо существенное ухудшение способности обнаруживать проволочную преграду (Suga, 1969). Значительные изменения в работе эхолокационной системы после разрушения заднего двухолмия обнаруживаются и у подковоносых летучих мышей.

Принципиально новым эффектом, наблюдаемым после разрушения заднего двухолмия, по сравнению с эффектом разрушения слуховой области коры и внутренних коленчатых тел является резкое изменение в физических характеристиках локационных сигналов (Мовчан, 1980; Бурикова, Мовчан, 1982). Так, например, большие подковоносы после билатерального разрушения задних холмов не могут во время обзорной локации удерживать частоту заполнения ПЧ-части излучаемых ими сигналов с той же точностью, что и в норме. При переходе на активный режим работы эхолокатора, являющийся проявлением ориентировочной реакции летучих мышей, у оперированных животных обнаруживается повышение (а не понижение, свойственное интактным летучим мышам) частоты ПЧ-части зондирующих сигналов. Выключение заднего двухолмия приводит и к существенному изменению частотного спектра локационных импульсов, что ведет к появлению энергетически выраженных низкочастотных и высокочастотных составляющих.

В экспериментах по оценке регуляции эхолокационной системы в условиях, моделирующих курсирующий полет больших подковоносов, установлено, что центральное ядро заднего холма является

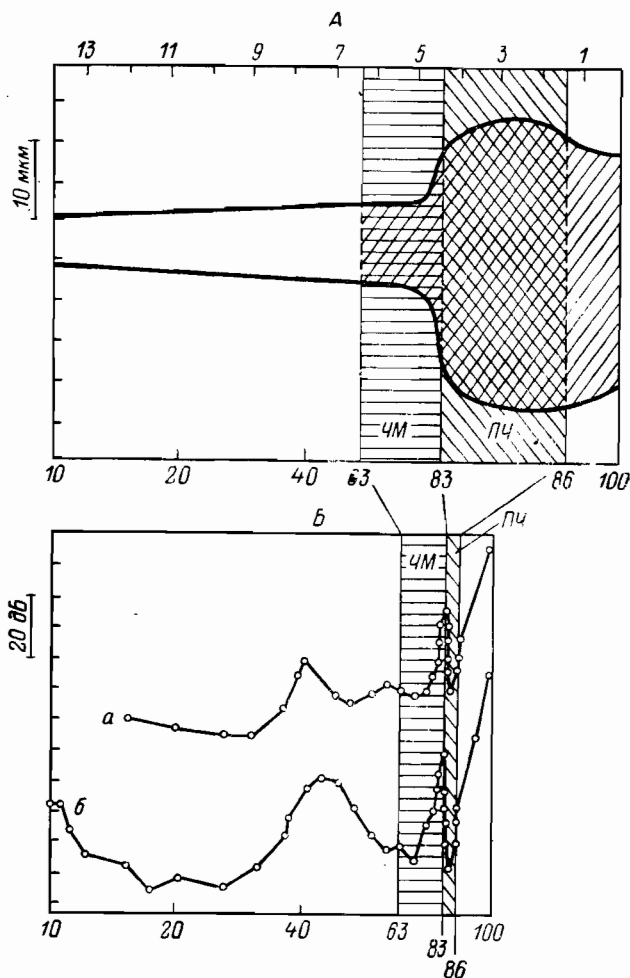


Рис. 200. Схема частотного представления на базилярной мембране большого подковоноса (А) и частотно-пороговые кривые (Б), снятые по суммарным вызванным потенциалам слухового нерва (а) и в поведенческом эксперименте (б) (по: Bruns, 1979).

На А: по оси абсцисс снизу — частота, кГц, сверху — длина базилярной мембраны, мм; по оси ординат — толщина базилярной мембраны, мм. На Б: по оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ.

структурой мозга, обеспечивающей успешную работу доплеровской эхолокационной системы летучих мышей (Мовчан, 1980; Константинов и др., 1981; Мовчан, Бурикова, 1982; Константинов, Мовчан, 1984). Билатеральное разрушение основной массы этого ядра исклю-

чает одно из важнейших условий нормального функционирования доплеровской системы — стабилизацию частоты излучаемого сигнала. Частота ПЧ-части локационных сигналов колеблется в среднем в пределах ± 210 Гц (у интактных животных ± 50 Гц). Полное билатеральное разрушение задних холмов приводит у подковоносовых летучих мышей к исчезновению реакции на движущуюся цель — искусственную мишень или объект охоты (Мовчан, 1984).

Особенности обработки эхолокационных сигналов слуховой системой летучих мышей. Прежде всего следует остановиться на вопросе выделения наиболее важных для эхолокационного пространственного анализа спектральных составляющих эхосигнала. В плане этих исследований наибольший интерес представляют летучие мыши, издающие ПЧ-локационные сигналы. Их слуховая система, способная воспринимать широкий диапазон звуковых и ультразвуковых частот, по сравнению с другими группами летучих мышей выделяется наличием зон с чрезвычайно острыми частотными настройками, соответствующими энергетически наиболее выраженным составляющим эхолокационного сигнала (рис. 200).

Сама улитка у этих животных имеет ряд особенностей строения. Прежде всего обращает внимание чрезвычайно большая длина базиллярной мембраны с выраженным по длине представительством частот эхолокационных сигналов («акустическая ямка»).

В результате исследований, проведенных с применением емкостного зондирования (Bruns, 1980), установлено расхождение (до противоположного) фаз колебаний внутреннего и наружного сегментов базиллярной мембраны в той ее области, где, согласно данным по частотному картированию улитки, методом акустической травмы представлены частоты 80—86 кГц. В других областях внутренний и наружный сегменты базиллярной мембраны колеблются в одной фазе при всех частотах.

В последнее время в литературе вновь обсуждается возможность применения с целью объяснения высокой частотной избирательности улитки подковоносовых летучих мышей модели акустического интерференционного фильтра (Vater, Duifhuis, 1986). Это было вызвано появлением новых данных по частотному картированию улитки больших подковоносов. Применение метода внеклеточных микроинъекций пероксидазы хрена в физиологически очерченные области кохлеарных ядер дало иные результаты по частотному картированию улитки, нежели при исследовании методом акустической травмы. В результате этих исследований установлено, что частоты ПЧ-части эхосигнала приходятся не на расширенный и утолщенный участок базиллярной мембраны, как это было показано Брунсом, а на его границу с утонченным участком (Vater, Duifhuis, 1986).

Специализация, направленная на повышение точности частотного анализа важных компонентов эхосигнала, проявляется и при рассмотрении тонотопической организации центральных отделов слуховой системы летучих мышей. Так, например, у больших подковоносов во всех отделах слуховых систем, включая слуховую кору, обнаружено избыточное представительство частот, близких к частоте

ПЧ-части их ориентационных сигналов (Neuweiler, 1980; Ostwald, 1980; Pollak, Schuller, 1981; Васильев, 1983). У этого вида летучих мышей высокие частотно-избирательные свойства нейронов обнаружены на всех уровнях слуховой системы, начиная от слухового нерва, а также в кохлеарных ядрах, в заднем двухолмии и в слуховой области коры (Neuweiler, 1970, 1980; Schnitzler et al., 1976; Suga et al., 1976; Neuweiler, Vater, 1977; Möller et al., 1978; Schuller, Pollak,

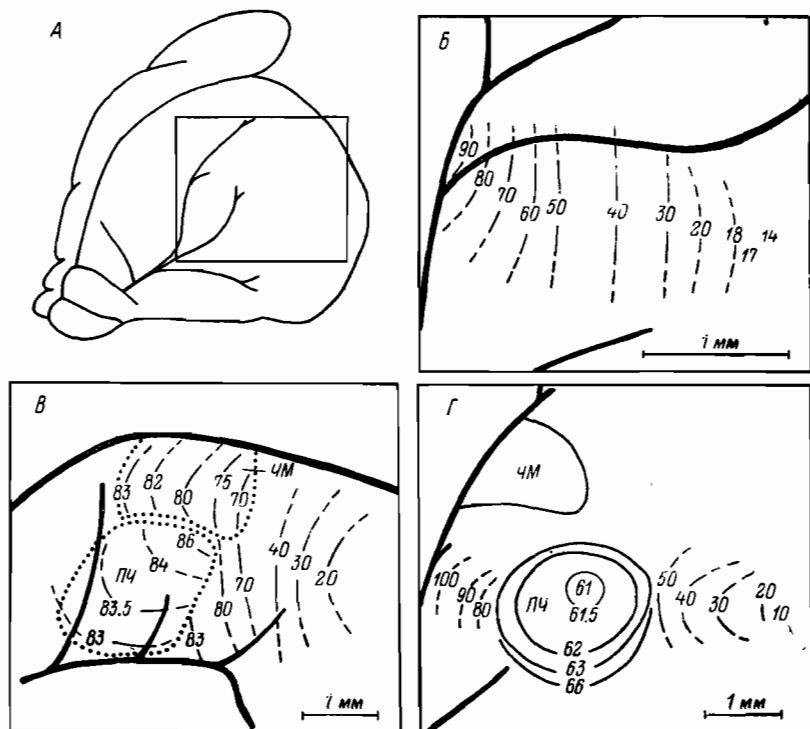


Рис. 201. Тонотопическая организация слуховой области коры малой бурой ночницы (Б), большого подковоноса (В) и голоспинного листоноса (Г).

А — схематическое изображение дорсолатерального отдела неокортекса голоспинного листоноса (по: Suga, 1981).

1979; Ostwald, 1980; Васильев, 1983). При этом частотно-пороговые кривые отдельных нейронов имеют значения Q (10 дБ) порядка 400 и 500. Для сравнения отметим, что у других млекопитающих, включая летучих мышей, использующих ЧМ-сигналы, самое высокое значение Q составляют 20—60. Специфичность тонотопической организации слуховой системы у этого вида животных, отчетливо проявляющаяся при сравнении с тонотопической организацией, например гладконосых летучих мышей — малых бурых ночниц (рис. 201, Б, В), — является результатом расширенного представления узкой полосы частот локационного сигнала на базиллярной мембране.

Непропорциональное представительство частот в слуховой системе обнаружено и у другого вида летучих мышей, использующих ПЧ-сигналы, — у голоспинного листоноса. У этих животных около 30 % первичной слуховой коры содержат нейроны, настроенные на частоты 61—63 кГц, т. е. на частоты, соответствующие ПЧ-компоненту их эхолокационного сигнала (рис. 201, Г). Отметим, что в слуховой области коры как подковоносов, так и голоспинного листоноса непропорционально представлены также частоты, соответствующие ЧМ-участкам эхосигнала. Эти области располагаются не на главной тонотопической оси, они смещены в зависимости от вида животного дорсально (рис. 201, В) или ростодрорсально (рис. 201, Г) по отношению к зоне ПЧ-части эхосигнала.

Проведенные исследования выявили существование как в центральных отделах слуховой системы, так и в других отделах головного мозга летучих мышей, например мозжечке (Sun et al., 1987), специализированных нейронов — детекторов определенных свойств акустических сигналов. Такие специализированные нейроны-детекторы найдены в различных отделах слуховой системы — в верхне-оливарном комплексе, кохлеарных ядрах, заднем двухолмии (Neuweiler, Vater, 1977; Pollak et al., 1978; Schuller, 1979; Neuweiler, 1980; Pollak, Schuller, 1981; Fuzessery, Pollak, 1985; O'Neill, 1985; Pollak et al., 1986; Jen, Sun, 1987; Jen et al., 1987). Однако наиболее подробно их свойства изучены на уровне слуховой области коры (Suga, O'Neill, 1979; Suga, 1981; Suga et al., 1983; Suga, Horikawa, 1986).

При изучении функциональной организации слуховой области коры голоспинного листоноса обнаружено, что у этого вида летучих мышей сложные сигналы обрабатываются специализированными нейронами, настроенными на комбинации нескольких акустических параметров, несущих эхолокационную информацию (Suga, 1981; Suga, Horikawa, 1986). Эти специализированные комбинаторно-чувствительные нейроны образуют в слуховой коре близкие по функции скопления. Внутри каждого такого функционального скопления нейроны организуют определенную пространственную систему распределения значений важного для эхолокации признака. При этом более значимая для эхолокационного процесса часть информативного параметра представлена большим количеством таких нейронов (рис. 201).

Функциональная организация слуховой системы голоспинного листоноса отражает сложность воспринимаемого этим видом животных эхолокационного сигнала. Его слуховая кора очень велика и содержит по меньшей мере три главные функциональные зоны, явно специализированные для обработки разных типов эхолокационной информации (рис. 202).

Первая зона — зона ДСПЧ — предназначена для обработки информации, носителем которой является ПЧ-часть эхолокационного сигнала с доплеровским сдвигом (рис. 202). В этой зоне представлены нейроны с чрезвычайно острой частотной настройкой, характеристические частоты которых расположены таким образом, что в своей

совокупности образуют радиальную ось частот. Она представляет информацию о доплеровских сдвигах (Suga, Jen, 1976; Suga, Manabe, 1982; Suga et al., 1983). Вследствие такой частотной организации существенно изменяется привычная для большинства млекопитающих тонотопическая организация слуховой области коры.

Кроме рассмотренных, в данной зоне обнаружены нейроны, настроенные на определенные амплитуды эхосигнала (Suga, 1977; Suga, Manabe, 1982; Suga et al., 1983). Они располагаются по коль-

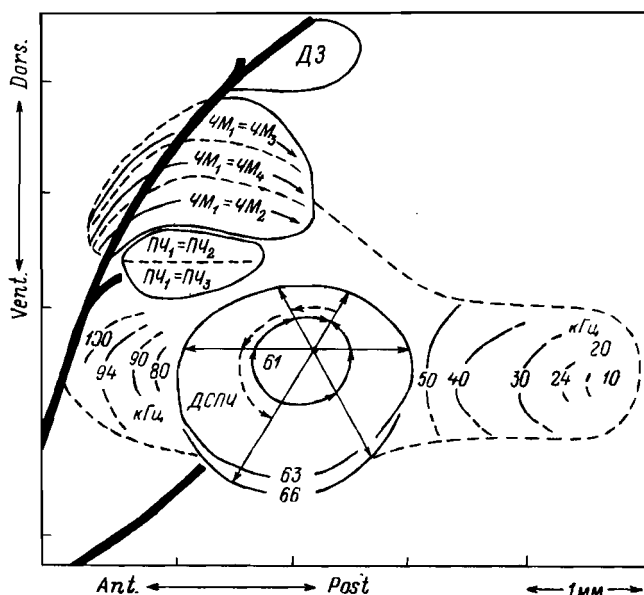


Рис. 202. Схема функциональной организации слуховой области коры голоспинного листоноса (по: Suga, 1981; Suga, Horikawa, 1986).

ДСПЧ — зона доплеровских сдвигов постоянной по частоте части эхосигнала; ЧМ-ЧМ — зона, включающая нейроны, настроенные на комбинации частот частотно-модулированных участков ориентационного сигнала и эхосигналов; ПЧ-ПЧ — зона нейронов, специализированных на восприятии комбинаций постоянных по частоте участков ориентационного сигнала и эхосигналов. ДЗ — дорсальная зона.

цевой оси (рис. 202). Следует отметить, что зона ДСПЧ организована непропорционально, причем таким образом, что акустические сигналы частотой 61.5—62.0 кГц и с уровнем звукового давления 30—50 дБ представлены на наиболее обширном участке коры. Возможно, что это связано с тем, что данные значения параметров наиболее значимы для животных, так как характерны для эхосигналов, соответствующих моментам обнаружения и начальной стадии эхолокационного слежения за добычей.

С точки зрения бинаурального взаимодействия зона ДСПЧ состоит из двух функциональных подотделов. Один из них включает нейроны, обладающие плохой чувствительностью по направлению, но настроенные на более слабое эхо, а другой — нейроны, настроен-

ные на более сильное эхо, но характеризующиеся направленной чувствительностью.

Вторая функциональная зона слуховой коры голоспинного листоноса — зона ЧМ-ЧМ — содержит нейроны, которые плохо реагируют или вообще не реагируют как на излучаемый летучей мышью ориентационный сигнал, так и на эхосигнал. С другой стороны, сочетание ориентационного сигнала с эхосигналом при определенной временной задержке вызывает отчетливый отклик нейронов. Важно отметить, что существенными элементами в таких «спаренных» стимулах являются лишь первая (слабо выраженная) гармоническая составляющая ЧМ-участка ориентационного сигнала ($ЧМ_1$) и вторая (частотой около 60 кГц), или более высокая, гармоническая составляющая ЧМ-участка эхосигнала ($ЧМ_2$ - $ЧМ_4$). Выяснено, что ПЧ-компонент не оказывает существенного влияния на возбуждение этих нейронов. Нейроны, настроенные на комбинации $ЧМ_1$ - $ЧМ_3$, $ЧМ_1$ - $ЧМ_4$, $ЧМ_1$ - $ЧМ_2$, образуют три самостоятельных скопления и организованы в направлении от дорсальной к вентральной области (рис. 202). Для возбуждения этих нейронов важным параметром стимула является задержка между ориентационным сигналом и эхом, которая является главным ключом к определению расстояния до цели.

Среди таких нейронов выделено два класса: «следящие» (Suga et al., 1978, 1983) и настроенные на определенное расстояние (O'Neill, Suga, 1979; Suga et al., 1983). Последние преобладают в этой зоне и располагаются в систематическом порядке в соответствии с наиболее характерными для эхолокационного процесса задержками эхосигнала. Многие идентифицирующие расстояние нейроны настроены не только на конкретные задержки эхосигнала, но и на конкретные его амплитудные значения. Иными словами, эти нейроны специализированы для ответов на цели с конкретными площадями поперечного сечения и находящиеся на определенных расстояниях. Более того, многие из них реагируют лучше на эхо с доплеровским сдвигом от приближающихся целей (Suga, O'Neill, 1979; O'Neill, Suga, 1982).

Третья функциональная зона коры голоспинного листоноса состоит из нейронов, специализированных на восприятии определенной комбинации ПЧ-частей, связанных гармонически или квазигармонически (Suga et al., 1978). Эти нейроны получили названия $ПЧ_1/ПЧ_2$ - и $ПЧ_1/ПЧ_3$ -нейроны облегчения и образуют два самостоятельных скопления (рис. 202). Основная функция этих нейронов состоит в обнаружении величины доплеровского сдвига, т. е. в конечном итоге — скорости цели.

Помимо трех рассмотренных функциональных зон слуховой коры голоспинного листоноса обнаружена зона, имеющая своего рода невральную карту для представления местоположения источника эхосигнала в контралатеральном пространстве перед животным, а также зона, в которой обнаружены нейроны, чувствительные к движению источника звука в горизонтальной плоскости (Suga et al., 1983).

При дальнейших детальном исследовании удалось установить наличие еще одной зоны, дорсальной, обладающей схожими с ЧМ-ЧМ-зонами свойствами. Ранее эта зона не относилась к слуховой области коры, так как ее нейроны не реагировали на простые акустические стимулы. Впоследствии реакцию у них удалось вызвать лишь определенной комбинацией нескольких акустических параметров (Suga, Horikawa, 1986).

Расположение этих нейронов пространственно упорядочено таким образом, что они составляют три временные оси, отражающие величины оптимальных временных интервалов между стимулами. На каждой из этих временных осей величина оптимального временного интервала увеличивается в каудальном направлении. Установлено, что временная ось в дорсальной зоне короче, чем в зоне ЧМ-ЧМ, хотя масштаб каждой оси одинаков. Так, диапазон анализируемых задержек в первой зоне простирается от 0 до 9 мс, а в другой зоне — от 0 до 23 мс.

На уровне заднего двухолмия осуществляется обработка чрезвычайно важной для летучих мышей информации об объекте охоты — летающем насекомом. В частности, показано (Pollak et al., 1986), что нейроны этого отдела слуховой системы проявляют уникальную пространственно-временную последовательность активности, т. е. своеобразный нейронный код, который может использоваться для обнаружения и идентификации летящего насекомого. Эта идентификация может проводиться на основе информации о модуляции несущей частоты эхосигнала, вызванной движением крыльев насекомого. Задние холмы принимают участие и в обработке информации о пространственном расположении источника звука. На это указывает наличие в данном слуховом центре большой популяции нейронов, избирательно реагирующих на интерауральное различие стимуляции по интенсивности (Neuweiler, 1980; Pollak et al., 1986). Возможный путь защиты летучих мышей от одного из видов помехи, представляющий собой локационные сигналы других особей, может основываться на индивидуальных различиях частоты покоя. В связи с этим важным является тот факт, что тонопическая организация в зоне ДСПЧ не одинакова у разных особей летучих мышей и связана со значением частоты локационного сигнала, излучаемого в покое. Например, когда частота в покое у летучей мыши составляет 60.5 кГц, зона ДСПЧ представляет частоты от 60.5 до 62.5 кГц. Если частота в покое 61.5 кГц, на зоне ДСПЧ представлены частоты 61.5—63.5 кГц (Suga, O'Neill, 1980).

Другим механизмом, обеспечивающим повышение помехозащищенности, может являться своеобразное слуховое стробирование, в основе которого лежит взаимодействие комбинаторно-чувствительных нейронов ЧМ-ЧМ, дорсальной и ПЧ-ПЧ-зон слуховой коры. В данном случае имеется в виду селективная избирательность нейронов первых двух зон по отношению к временной задержке, а также обнаруженный в зоне ПЧ-ПЧ-эффект отчетливо выраженного облегчения ответов нейронов в тех случаях, когда задержка эхосигнала не превышает 20 мс (Suga et al., 1983). Таким образом, летучая мышь

имеет схему пропускания эха, которая открывается в начале каждого излучаемого сигнала и закрывается через очень небольшой промежуток времени (Suga et al., 1978; O'Neill, Suga, 1979; Suga et al., 1981).

Наконец, третий специфический механизм повышения помехозащищенности у летучих мышей может основываться на обнаруженном в ЧМ-ЧМ- и ПЧ-ПЧ-зонах коры свойстве нейронов возбуждаться лишь при сочетании самой слабой первой гармоник ориентационного сигнала с одной из более сильных высших гармоник эха (Suga et al., 1983).

6.3. ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЭХОЛОКАЦИИ

Из представленного обзора видно, что эхолокация как способ дистантной ориентации развилась независимо у разных представителей позвоночных животных, столь далеких друг от друга как в филогенетическом, так и в экологическом отношениях, что любое сопоставление может показаться искусственным и неправомочным. Но именно сравнительный подход позволяет лучше понять причины ее возникновения (Константинов, 1982, 1984).

Прежде всего следует обратить внимание на то, что все эхолоцирующие животные относятся к летающим или плавающим формам. Это позволяет думать, что возможность животного к свободному передвижению в трехмерном пространстве создает ему благоприятные условия как для излучения акустических сигналов, так и для получения отчетливых эхо от встречаемых на пути предметов.

Указанные обстоятельства заставляют усомниться в высказываемом некоторыми авторами предположении, что в процессе эволюции эхолокация возникла у каких-то наземных животных, а затем лишь совершенствовалась у планирующих и летающих форм (Симкин, 1971). Скорее наоборот, после освоения воздушного пространства или в связи с уходом в водную среду у некоторых животных со зрительной ориентацией наметился переход к эхолокационной рецепции, которая уже затем совершенствовалась дальше, причем у разных форм по-разному в силу жизненной необходимости.

Что же способствовало этому процессу? Для наземных позвоночных одним из главных факторов несомненно стало освоение пещер. Различные адаптации зрения к ночному видению, свойственные большинству наземных животных, становятся совершенно бесполезными в условиях абсолютной темноты пещер.

Если не принять это положение, то мы встанем в тупик перед вопросом, почему другие ночные животные, например ближайшие родственники летучих мышей из подотряда крыланов, другие представители отряда козодоевых, кроме гуахаро, и виды стрижей саланган, гнездящихся на скалах вне подземелий, не развили столь прогрессивного и несомненно удачного способа ориентации в темноте. Все они ограничились лишь совершенствованием зрения к ночному

видению и некоторыми дополнительными приспособлениями к пассивной слуховой локации.

Итак, можно считать, что эхолокация у животных возникла как способ замещения в определенных условиях зрения. Опыты, проведенные со стрижами, крыланами-роузетусами и гуахаро, показали, что при достаточно хорошем освещении все они во время полета пользовались исключительно зрением, но стоило уменьшить освещенность, как тут же животные начинали издавать локационные щелчки, и чем темнее становилось в помещении, тем в более напряженном режиме работали их сонары. Аналогичное взаимодействие зрительного и эхолокационного анализа существует, вероятно, и у примитивных семейств летучих мышей, которые вылетают из своих убежищ и охотятся за крупной добычей еще до захода солнца. Однако, чтобы находить свой путь в разветвленных подземельях, достаточно пользоваться звуковой локацией, как это и делают пещерные птицы и крылапы-роузетусы. Звуковое частотное заполнение сигналов обуславливает низкую разрешающую способность их сонаров, которые, по-видимому, выполняют единственную функцию — обнаружение крупных препятствий и оценку расстояния до них.

Наибольшего совершенства эхолокационная функция достигла у представителей подотряда летучих мышей и зубатых китов. Качественным отличием их локации от локации птиц и крыланов следует признать переход на использование ультразвукового диапазона частот. Ультразвук в силу большого поглощения распространяется на более короткие расстояния, чем звук, но зато малая длина волны создает благоприятные условия для получения четких отражений даже от небольших предметов, которые волны слышимого диапазона огибают. Кроме того, ультразвук можно излучать узким, почти параллельным пучком, что позволяет концентрировать энергию в нужном направлении.

Таким образом, по нашим представлениям, возникновение эхолокации стало возможным лишь после освоения животными трехмерного пространства (воздушной или водной сред) в таких экологических условиях, где оптическими средствами было невозможно получение какой-либо информации о наличии препятствий (пещеры для наземных позвоночных, подводный мир — для китообразных). В своем развитии эхолокационные системы животных прошли, по-видимому, длительный путь от произвольной эхолокации с использованием различных коммуникационных сигналов до совершенных ультразвуковых систем с образцами импульсов, предназначенных специально для зондирования пространства.

ЛИТЕРАТУРА

Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л.: Наука, 1970. 378 с.

Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Л.: Наука, 1974. 512 с.

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

Васильев А. Г. Слуховая эхолокационная система летучих мышей. Л.: Изд-во ЛГУ. 1983. 208 с.

Голубков А. Г., Константинов А. И., Макаров А. К. Дальность действия и чувствительность эхолокатора летучих мышей // Тр. ЛИАП. 1969. Вып. 64. С. 117—127.

Горлинский И. А. Исследования предельных возможностей слуха рукокрылых при локализации ультразвука в горизонтальной и вертикальной плоскостях // Матер. Всесоюз. совещ. по рукокрылым. Л.: Наука, 1974. С. 119—121.

Горлинский И. А. Особенности локализации ультразвука и роль периферических отделов слухового анализатора у эхолоцирующих летучих мышей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975.

Горлинский И. А. Особенности локализации ультразвука большими подковоносами в вертикальной плоскости // Вестн. ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ. 1976. № 15. С. 79—87.

Горлинский И. А. Сравнительное исследование локализации адекватных ультразвуковых сигналов у гладконосых и подковоносовых летучих мышей. // Тез. докл. VII науч. совещ. по эволюц. физиологии. Л.: Наука, 1978. С. 71.

(Горлинский И. А., Константинов А. И.) Gorlinsky I. A., Konstantinov A. I. Auditory localization of ultrasonic source by *Rhinolophus ferrum-equinum* // Proc. of the fourth intern. Rat. res. conf. Kenya, 1978. P. 145—153.

Горлинский И. А., Макаров А. К. Характеристики направленности локационных систем летучих мышей // Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. С. 73—91.

Добрячев Ю. П., Симкин Г. Н. Математическое представление некоторых характеристик зондирующего локационного сигнала и анализ отраженного импульса у гладконосых летучих мышей // Проблемы бионики. М.: Наука, 1972. С. 155—162.

Зворыкин В. П. Морфологические основы локационных и ультразвуковых свойств летучих мышей // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1959. Т. 36, № 5. С. 19—31.

Зворыкин В. П. Сравнительно-цитархитектонические видоизменения промежуточного ядра латеральной петли у млекопитающих как крайнее проявление функциональной и морфологической перестройки слухового анализатора // Зрительный и слуховой анализаторы. М.: Медицина, 1969. С. 47—55.

Каменева С. П. Особенности строения первичных слуховых ядер рукокрылых // Рукокрылые. М.: Наука, 1980. С. 40—54.

Константинов А. И. Влияние выключения заднего двухолмия на локационно-двигательную активность у летучих мышей // Тез. докл. V науч. совещ. по эволюц. физиологии, посвящ. памяти Л. А. Орбели. Л., 1965. С. 153—154.

Константинов А. И. Эхолокационное распознавание целей летучими мышами // Тез. докл. V науч. совещ. по эволюц. физиологии, посвящ. памяти Л. А. Орбели. Л. 1968. 159 с.

Константинов А. И. Связь слухового восприятия и эхолокации при обнаружении и ловле насекомых гладконосыми летучими мышами (*Vespertilionidae*) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1969. Т. 5, № 6. С. 566—572.

Константинов А. И. Эхолокация животных. М.: Знание, сер. Биология, 1982. № 1. 64 с.

Константинов А. И. Эволюция сонарных систем у животных // Биологические анализаторы и поведение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. С. 54—61.

Константинов А. И., Ахмарова Н. И. Распознавание (анализ) предметов при помощи эхолокации остроухой ночницей // Биол. науки. 1968. № 4. С. 22—28.

Константинов А. И., Макаров А. К., Мовчан В. Н. Влияние полосовых шумов на эффективность эхолокационного обнаружения мишени летучими мышами // Акуст. журн. 1975. Т. 21, № 1. С. 54—60.

Константинов А. И., Макаров А. К., Мовчан Е. В. и др. Эхолокационная сенсорная система подковоносов. Л.: Наука, 1988. 200 с.

Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В., Савоцкая Н. Н. Физиологические механизмы использования эффекта Доплера в эхолокации летучих мышей *Rhinolophus ferrum-equinum* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1976. Т. 12, № 5. С. 466—472.

Константинов А. И., Малашин В. И., Макаров А. К., Соколова Н. Н., Чилингирис В. И., Козлова Н. А. Диапазон эхолокационного распознавания у летучих мышей // Вопросы сравнительной физиологии анализаторов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. Вып. 3. С. 57—77.

Константинов А. И., Мовчан В. Н. Эхолокационное распознавание летучими мышами *Rhinolophus ferrug-equinum* различных по материалу и диаметру сфер // Тез. IX Всесоюз. акуст. конф. М.: Наука, 1977. С. 53—55.

Константинов А. И., Мовчан Е. В. Роль слуховой области коры и заднего двухолмия в регуляции эхолокационного процесса у летучей мыши *Rhinolophus ferrug-equinum* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1984. Т. 20, № 1. С. 70—78.

Константинов А. И., Мовчан Е. В., Жарская В. Д. Эхолокационный процесс у подковоносовых летучих мышей после частичного и полного разрушения заднего двухолмия // Вестн. ЛГУ. 1981. № 15. С. 74—81.

Константинов А. И., Сапожкая Н. Н., Соколова Н. Н. Частотно-пороговые характеристики слуховой системы у летучих мышей, измеренные методом условных рефлексов. // Журн. высш. нерв. деятельности. 1971. Т. 21, № 3. С. 535—541.

Константинов А. И., Соколов Б. В. Характеристика ультразвуковых ориентационных сигналов подковоносовых летучих мышей (*Rhinolophidae*) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1969. Т. 5, № 1. С. 90—97.

Макаров А. К. Адаптационные характеристики локационных сигналов рукокрылых при работе в шумах // Материалы I Всесоюз. совещ. по рукокрылым. Л.: Наука, 1974. С. 122—123.

Макаров А. К. Исследование помехоустойчивости эхолокационной системы летучих мышей: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1975. 16 с.

Макаров А. К. Механизмы помехоустойчивости эхолокационной системы рукокрылых // Рукокрылые. М.: Наука, 1980. С. 201—208.

Макаров А. К., Горлинский И. А. Эхолокационное обнаружение и пеленгация целей у летучих мышей *Rhinolophus ferrug-equinum* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1983. Т. 19, № 2. С. 204—206.

Малашин В. И., Константинов А. И., Суханов А. А. Особенности моделирования отраженных сигналов с внутримпульсной частотной модуляцией в ультразвуковом диапазоне частот // Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. С. 92—99.

Матюшкин Д. П., Васильев А. Г. Биоэлектрические реакции на ультразвук и их маскировка белым шумом в слуховой системе летучей мыши *Myotis oxugnathus* // Вестн. ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. № 15. Вып. 3. С. 94—101.

Мовчан Е. В. Влияние разрушения задних холмов четверохолмия на функционирование эхолокационной системы подковоносовых летучих мышей // Нейрофизиология. 1980. Т. 12, № 4. С. 383—389.

Мовчан Е. В. Роль слуховой области коры и высших стволовых центров в эхолокационном процессе летучих мышей: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1981.

Мовчан Е. В. Участие слуховых центров подковоносовых летучих мышей в эхолокационном слежении за движущейся целью // Нейрофизиология. 1984. Т. 16, № 6. С. 737—745.

Мовчан Е. В., Бурикова Н. В. Влияние удаления слуховой коры на функционирование доплеровской эхолокационной системы подковоносовых летучих мышей // Нейрофизиология. 1982. Т. 14, № 1. С. 43—50.

Никитейко М. Ф. Эволюция и мозг. Минск: Наука и техника, 1969. 342 с.

Симкин Г. Н. Главные направления эволюции локационных систем летучих мышей // Усп. соврем. биологии. 1971. Т. 71, вып. 1. С. 123—136.

Симкин Г. Н. Акустическая ориентация и общение млекопитающих: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. М., 1977.

Соколов Б. В. Эхолокационный пространственный анализ у подковоносовых летучих мышей (*Rhinolophidae*): Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1972.

Соколов Б. В., Макаров А. К. Направленность ультразвукового ориентационного излучения большого подковоноса и роль носовых выростов в ее формировании // Биол. науки. 1971. № 7. С. 37—44.

Соколова Н. Н. Восприятие и анализ отраженных ультразвуковых сигналов малой длительности летучими мышами после удаления слуховой коры // Вопросы сравнительной физиологии анализаторов. Л.: Изд-во ЛГУ. 1973. Вып. 3. С. 154—165.

Соколова Н. Н. Роль слуховых областей коры мозга летучих мышей в эхолокации: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1974.

Фигурин И. И., Бурикова Н. В., Деревягин В. И. Особенности адаптивной эволюции слуховых центров мозга некоторых отрядов млекопитающих // Развивающийся мозг. Сб. науч. трудов. М., 1977. Вып. 16. С. 51—53.

Altes R. A. Sonar for generalized target description and its similarity to animal echolocation system // J. Acoust. Soc. Amer. 1976. Vol. 59, N 1. P. 97—105.

Bradbury I. Target discrimination by the echolocating bat. Vampyrum spectrum // J. Exp. Zool. 1970. Vol. 173. P. 23—46.

Bruns V. Functional anatomy as an approach to frequency analysis in the mammalian cochlea // Z. verh. Dtsch. Zool. Ges. 1979. Bd 72, N 2. S. 141—154.

Bruns V. Basilar membrane and its anchoring system in the cochlea of the greater horseshoe bat // J. Anat. Embriol. 1980. Vol. 161, N 1. P. 29—50.

Cahlander D. A., McCue I. I. G., Webster E. A. The determination of distance by echolocating bats // Nature. 1964. Vol. 201. P. 544—546.

Dijkgraaf S. Sinnesphysiologische Beobachtungen an Fledermäusen // Acta Physiol. Pharmacol. 1957. Vol. 6. P. 675—684.

Fuzessery Z. M., Pollak G. D. Determinants of sound location selectivity in bat inferior colliculus: A combined dichotic and free-field stimulation study // J. Neurophysiol. 1985. Vol. 54, N 4. P. 757—781.

Galambos R., Griffin D. R. The supersonic cries of bats // Anat. Res. 1940. Vol. 78. P. 95.

Galambos R., Griffin D. R. Obstacle avoidance by flying bats, the cries of bats // J. Exp. Zool. 1942. Vol. 89. P. 475—490.

Glaser W. The hypothesis of optimum detection in bats echolocation // J. Comp. Physiol. 1974. Vol. 94. P. 227—248.

Gould E. N., Negus C., Novick A. Evidence for echolocation in shrews // J. Exp. Zool. 1964. Vol. 156, N 1. P. 19—38.

Griffin D. R. Echolocation in blind men, bats and radar // Science. 1944. Vol. 100, N 2609. P. 589—590.

Griffin D. R. Acoustic orientation in the oil bird, Steatornis // Proc. Nat. Acad. Sci. 1953. Vol. 39, P. 884—893.

Griffin D. R. Listening in the dark / New Haven: Yale Univ. Press, 1958. 413 p.

Griffin D. R. Discriminative echolocation by bat // Animal Sonar Systems. Laboratoire de Physiologie Acoustique. France: Jony-en-Jossas, 1967. Vol. 1. P. 273—299.

Griffin D. R., Dunning D. C., Cahlander D. A., Webster F. A. Correlated orientation sounds and movements of horseshoe bats // Nature. 1962. Vol. 186. P. 1185—1186.

Griffin D. R., Friend G., Webster F. Target discrimination by echolocation of bats // J. Exp. Zool. 1965. Vol. 158, N 2. P. 155—168.

Griffin D. R., Galambos R. The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats // J. Exp. Zool. 1941. Vol. 86. P. 481—506.

Grinnell A. D. The neurophysiology of audition in bats: Directional localization and binaural interaction // J. Physiol. 1963a. Vol. 167, N 1. P. 97—113.

Grinnell A. D. The neurophysiology of audition in bats: Intensity and frequency parameters // J. Physiol. 1963b. Vol. 167, N 1. P. 38—66.

Grinnell A. D. Mechanisms of overcoming interference in echolocating animals // Animal sonar systems. France: Jony-en-Jossas, 1967. Vol. 1. P. 451—481.

Grinnell A. D., Griffin D. R. The sensitivity of echolocation in bats // Biol. Bull. Woods Hole. 1958. Vol. 114, N 1. P. 10—22.

Grinnell A. D., Schnitzler H. U. Directional sensitivity of Echolocation in the Horseshoe bat, Rhinolophus f. e. II. Behavioral directionality of hearing // J. Comp. Physiol. 1977. Vol. 116. P. 63—76.

Hartridge H. Acoustic control in the flight of bats // *Nature*. 1945. Vol. 156, N 1. P. 490—494.

Henson O. W. The central nervous system. The ear and audition // *Biology of Bats*. New York; London: Acad. Press, 1970. Vol. 2. P. 58—152; 181—264.

Jen P. H.-S. Electrophysiological Analysis of the Echolocation System of Bats // *Contributions to sensory physiology*. New York: Acad. Press, 1982. Vol. 6. P. 111—158.

Jen P. H.-S., Sun X. Auditory space representation in the midbrain of echolocating bats // *Neurosci. Lett.* 1987. Suppl. N 28. P. 560.

Jen P. H.-S., Sun X., Chen D., Tang H. Auditory space representation in the inferior colliculus of the FM bat, *Eptesicus fuscus* // *Brain Res.* 1987. Vol. 419, N 1—2. P. 7—18.

Kellogg W. N. Ultrasonic hearing in the porpoise // *J. Comp. Physiol. Physiol.* 1953. Vol. 46. P. 446—450.

Kellogg W. N., Kohler R., Morris H. N. Porpoise sounds as sonar signals // *Science*. 1953. Vol. 117. P. 239—243.

Long G. R. Masked auditory thresholds from the bat *Rh. f. e.* // *Comp. Physiol.* 1977. Vol. 116. P. 247—255.

Long G. Further studies of masking in the Greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // *Animal sonar systems*. New York; London: Plenum Press, 1980. P. 929—932.

Long G., Schnitzler H. U. Behavioral audiograms from the bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1975. Vol. 100, N 2. P. 211—219.

Lütgemeier F. Histologische Besonderheiten der Gehirne von Chiropteren Körpergrösse und verschiedener Orientierungsweise // *Z. Morphol. und Okol. Tiere*. 1962. Bd 50, N 6. S. 687—725.

Medway L. Echo-location among Collocalia // *Nature*. 1959. Vol. 184, N 2. P. 1352.

Medway L. The function of echolocation among swiftlets // *Anim. Behav.* 1967. Vol. 15. P. 416—420.

Menne D. Shorttime spectral analysis of the ultrasound echoes of flying insects // *Localization and Orientation in Biology and Engineering*. Berlin: Springer-Verlag, 1984. P. 225—230.

Möhres F. P., Kulzer E. Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera—Pteropodidae) // *Z. Vergl. Physiol.* 1956. Bd 38, H. 1. S. 1—20.

Möller J., Neuweiler G., Zöllner H. Response characteristics of inferior colliculus neurons of the awake CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. I. Single tone stimulation // *J. Comp. Physiol.* 1978. Vol. 125, N 2. P. 217—225.

Neuweiler G. Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der großen Hufeisennase, *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774 // *Z. Vergl. Physiologie*. 1970. Bd 67, N 2. S. 273—306.

Neuweiler G. Auditory processing of echoes: peripheral processing // *Animal sonar systems*. New York; London: Plenum Press, 1980. P. 519—548.

Neuweiler G., Vater M. Response patterns to pure tones of cochlear nucleus units in the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol. A*, 1977. Vol. 115, N 1. P. 119—133.

Nobersetter G., Vogler B. Discrimination of surface structured targets by the echolocating bat *Myotis myotis* during flight // *J. Comp. Physiol.* 1983. Vol. 152. P. 275—282.

Novick A. Orientation in paleotropical bats. II. Megachiroptera // *J. Exp. Zool.* 1958. Vol. 137, N 30. P. 443—462.

O'Neill W. E. Responses to pure tones and linear FM components of the CF-FM biosonar signal by single units in the inferior colliculus of the mustached bat // *J. Comp. Physiol.* 1985. Vol. 157, N 6. P. 797—815.

O'Neill W. E., Suga N. Target range-sensitive neurons in the auditory cortex of the mustache bat // *Science*. 1979. Vol. 203, N 1. P. 69—73.

O'Neill W. E., Suga N. Encoding of target range information and its representation in the auditory cortex of the mustached bat // *J. Neurosci.* 1982. Vol. 2, N 1. P. 17—31.

Ostwald J. The functional organization of the auditory cortex in the CF-FM

bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *Animal Sonar Systems*. New York; London: Plenum Press, 1980. P. 953—955.

Ostwald J. Tonotopical organization and pure tone response characteristics of single units in the auditory cortex of the Great Horseshoe Bat // *J. Comp. Physiol.* 1984. Vol. 155, N 6. P. 821—834.

Papez J. W. Evolution of medial geniculate body // *J. Comp. Neurol.* 1936. Vol. 34, N 1. P. 41—61.

Peff T. C., Simmons I. A. Horizontal-angle resolution by echolocating bats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1972. Vol. 51, N 6. P. 2063—2065.

Pierce G. W., Griffin D. R. Experimental determination of supersonic notes emitted by bats // *J. Mamm.* 1938. Vol. 19, P. 454—455.

Poljak S. The connections of the acoustic nerve // *J. Anat.* 1926a. Vol. 60, N 3. P. 465—469.

Poljak S. Untersuchungen am Oktavsystem der Säugetiere und an dem diesen koordinierten motorischen Apparaten des Hirnstammes // *Z. Psychol. Neurol.* 1962b. Bd 32, N 4—5. S. 170—231.

Pollak G. D. Organizational and encoding features of single neurons in the inferior colliculus of bats // *Animal Sonar Systems*. New York; London: Plenum Press, 1980. P. 549—585.

Pollak G. D., Bodenhamer R., Marsh D. S., Souther A. Recovery cycles of single neurons in the inferior colliculus of unanesthetized bats obtained with frequency sounds // *J. Comp. Physiol.* 1977. Vol. 102. P. 215—250.

Pollak G. D., Marsch D. S., Bodenhamer R. D., Souther A. A single unit analysis of inferior colliculus in unanesthetized bats: response patterns and spike-count functions generated by constant-frequency and frequency-modulated sounds // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41, N 5. P. 677—691.

Pollak G. D., Schuller G. Tonotopic organization and encoding features of single units in inferior colliculus of horseshoe bat: Functional implications for prey identification // *J. Neurophysiol.* 1981. Vol. 45, N 2. P. 202—226.

Pollak G. D., Wenstrup J. J., Fuzessey Z. M. Auditory processing in the mustache bat's inferior colliculus // *Trends Neurosci.* 1986. Vol. 9, N 11—12. P. 556—561.

Pye J. D., Flinn M., Pye A. Correlated orientation sounds and ear movements of horseshoe bats // *Nature.* 1963. Vol. 186. P. 1186—1188.

Schevill W. E., Lawrence B. Underwater listening to the white porpoise (*Delphinapterus leucas*) // *Science.* 1949. Vol. 109. P. 143—144.

Schevill W. E., Lawrence B. Auditory response of a bottlenosed porpoise, *Tursiops truncatus*, to frequencies above 100 kc // *J. Exp. Zool.* 1953. Vol. 124. P. 147—165.

Schlegel P. Directional coding by binocular brainstem units of the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Comp. Physiol.* 1977. Vol. 118, N 3. P. 327—352.

Schneider H., Möhres F. P. Die Ohrbewegungen der Hufeisen Fledermäuse (*Chiroptera, Rhinolophidae*) und der Mechanismus des Bildhörens // *Z. Vergl. Physiol.* 1960. Bd 44. S. 1—40.

Schnitzler H.-U. Die Ultraschall-Ortungstaute der Hufeisen Fledermäuse (*Chiroptera, Rhinolophidae*) in verschiedenen Orientierungssituationen // *Z. Vergl. Physiol.* 1968. Bd 57. S. 376—408.

Schnitzler H.-U. Die Detection von Bewegungen durch Echoordnung bei Fledermäusen // *Verh. dtsh. Zoo.* 1978. P. 16—33.

Schnitzler H.-U., Flieger E. Detection of oscillating target movements by echolocation in the Greater Horseshoe bat // *J. Comp. Physiol.* 1983. Vol. 153. P. 386—394.

Schnitzler H.-U., Grinnell A. D. Directional sensitivity of echolocation in the Horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. 1. Directionality of sound Emission // *J. Comp. Physiol.* 1977. Vol. 116. P. 51—61.

Schnitzler H.-U., Ostwald I. Adaptation for the detection of fluttering insects by echolocation in Horseshoe bats // *Neuroethol. Proc. Nato Adv. Study Inst. Kassel.* Aug. 13—24. New York; London, 1981. P. 801—827.

Schnitzler H.-U., Suga N., Simmons G. A. Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. III.

Jochlear microphonic and auditory nerve responses // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 106, N 1. P. 99—110.

Schober N. Zur Cytoarchitektonik und Cytologie der Medulla oblongata der Mausohr-Fledermaus, *Myotis myotis* // *Z. Math.-Naturwissenschaften.* Karl-Marx-Univ., Leipzig, 1959—1960. H. 9. S. 745—771.

Schuller G. Coding of small sinusoidal frequency and amplitude modulations in the inferior colliculus of CF-FM bat *Rhinolophus ferrumequinum* // *Experim. Brain Res.* 1979. Vol. 39, N 1. P. 117—132.

Schuller G., Pollak G. Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of Doppler-compensating greater horseshoe bats: evidence for an acoustic fovea // *J. Comp. Physiol.* 1979. Vol. 132, N 1. P. 47—54.

Schweizer H. The connections of the inferior colliculus and the organization of the brainstem auditory system in the Greater Horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) // *J. Comp. Neurology.* 1981. Vol. 201, N 1. P. 25—49.

Schweizer H., Radtke S. The auditory pathway of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // *Animal Sonar Systems.* New York; London: Plenum Press, 1980. P. 987—989.

Shimozawa T., Suga N., Hiedler F., Schmetze S. Directional sensitivity of echolocation system in bats production frequency modulated signals // *J. Exp. Biol.* 1976. Vol. 60. P. 53—69.

Simmons I. A. Echolocation auditory cues for target perception by bats // *Proc. 76th Annual Convention APA.* 1968. P. 301—302.

Simmons I. A. Echolocation in bats signal processing of echoes for target range // *Science.* 1971. Vol. 171, N 3974. P. 925—928.

Simmons I. A. The resolution of target range by echolocating bats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1973. Vol. 54. P. 157—176.

Simmons I. A. Response of the Doppler echolocation system in the bat, *Rhinolophus ferrumequinum* // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 56. P. 672—682.

Simmons I. A. Perception of echo phase information in bat sonar // *Science.* 1979. Vol. 204. P. 1336—1338.

Simmons I. A. Perceptual functions of cortical neural maps of target range in echolocating bats // *Soc. Neurosci. Abstr.* 1985. Vol. 10. P. 399.

Simmons I. A., Lavender W. A. Representation of target range in the sonar receivers of echolocating bats // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1976. Vol. 60. P. 5.

Simmons I. A., Lavender W. A., Lawender B. A. et al. Target structure and echo spectral discrimination by echolocating bats // *Science.* 1974. Vol. 186. P. 1130—1132.

Simmons I. A., Vernon G. A. Echolocation: Discrimination of targets by the bat *Eptesicus fuscus* // *J. Exper. Zool.* 1971. Vol. 176, N 3. P. 315—328.

Strother G. K., Mogus M. Acoustical beam patterns for bats: some theoretical considerations // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 48, N 6. P. 1430—1432.

Suga N. Functional properties of auditory neurons in the cortex of echolocating bats // *J. Physiol.*, 1965. Vol. 181, N 4. P. 671—700.

Suga N. Echo-location and evoked potentials of bats after ablation of inferior colliculus // *J. Physiol.* 1969. Vol. 203, N 3. P. 707—728.

Suga N. Amplitude-spectrum representation in the Dopplershifted-CF processing area of the auditory cortex of the mustache bat // *Science.* 1977. Vol. 196, N 1. P. 64—67.

Suga N. Neuroethology of the auditory system of echolocating bats // *Auditory and somatosensory systems.* New York: Wiley, 1981. P. 45—60.

Suga N., Horikawa J. Multiple time axes for representation of echo delays in the auditory cortex of the mustached bat // *J. Neurophysiol.*, 1986. Vol. 55, N 4. P. 776—805.

Suga N., Jen P. H.-S. Disproportionate tonotopic representation for processing species-specific CF-FM sonar signals in the mustache bat auditory cortex // *Science.* 1976. Vol. 194, N 4. P. 542—544.

Suga N., Kujirai K., O'Neill W. E. How biosonar information is represented in the bat cerebral cortex // *Neuronal Mechanisms of Hearing.* New York: Plenum Press, 1981. P. 197—219.

Suga N., Manabe T. Neural basis of amplitude spectrum representation

in the auditory cortex of the mustached bat // J. Neurophysiol. 1982. Vol. 47, N 2. P. 225—255.

Suga N., Neuweiler G., Möller J. Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. IV. Properties of peripheral auditory neurons // J. Comp. Physiol. A. 1976. Vol. 106, N 1. P. 111—125.

Suga N., O'Neill W. E. Neural axis representing target range in the auditory cortex of the mustached bat // Science. 1979. Vol. 206, N 2. P. 351—353.

Suga N., O'Neill W. E. Auditory processing of echoes: representation of acoustic information about the environment in the brain of a bat // Animal Sonar Systems. New York; London: Plenum Press, 1980. P. 589—611.

Suga N., O'Neill W. E., Kujirai K., Manabe T. Specificity of combination-sensitive neurons for processing of complex bisonar signals in auditory cortex of the mustached bat // J. Neurophysiol. 1983. Vol. 49, N 8. P. 1573—1626.

Suga N., O'Neill W. E., Manabe T. Cortical neurons sensitive to combinations of information-bearing elements of bisonar signals in the mustache bat // Science. 1978. Vol. 200, N 5. P. 778—781.

Sun X., Jen P. H.-S., Lhang W. Auditory spatial response areas of single neurons and space representation in the cerebellum of echolocating bats // Brain Res. 1987. Vol. 414, N 2. P. 314—322.

Tamura I. Comparative anatomical studies on the brain stem, with special references to the reticular formation and its relating nuclei of Chiroptera // Acta Anat. Niigats, Ensia Niigata. 1950. Vol. 50, N 1. P. 65—98.

Trappe M. Verhalten und Echoortung der Grossen Hufeisennase beim Insektentag: Dissertation Univ. Tübingen. FRD. 1982. S. 14.

Vater M., Duifhuis H. Ultra-high frequency selectivity in the horseshoe bat: does the bat use an acoustic interference filter? // Aud. Freq. Selec.: Proc. Nato Adv. Res. Workshop, Wolfson College, June 23—27, 1986. New York; London, 1986. P. 23—30.

Vogler B., Neuweiler G. Echolocation in the noctule (*Nyctalus noctula*) and horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) // J. Comp. Physiol. 1983. Vol. 152, N 3. P. 421—432.

Webster F. A. Interception performance of echolocating bats in the presence of interference // Animal Sonar Systems. Laboratoire de Physiologie Acoustique. France, 1967. Vol. 1. P. 673—713.

КЛИНИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

Более 6 % населения нашей страны имеют нарушения слуха, а у 0.65—2 % слух социально неадекватен, речевое общение затруднено, существует потребность в специальной сурдологической помощи (Кузнецов, 1964; Лифанов, Козаренко, 1975; Базаров и др., 1984).

Знания в области физиологической акустики, нормальной и патологической физиологии слуховой системы, совершенствование старых и введение новых методов исследований слуховых функций обусловили целесообразность и необходимость выделения специальной области знаний, известной под названием аудиологии. В качестве самостоятельной научной дисциплины она выделилась как раздел сурдологии в 1948 г., после проведения первой международной аудиологической конференции в г. Стокгольме. Конечной целью аудиологических исследований является выявление, компенсация, лечение и профилактика заболеваний слуховой системы. Многие методы, используемые в клинико-физиологических и диагностических целях, возникли и развились на основе фундаментальных достижений психоакустики, электрофизиологии и нейрофизиологии слуха, био- и электроакустики (Преображенский, 1960; Neff, Dewson, 1964; Simmons, Glatcke, 1970; Zollnel et al., 1976; O-Ushi, Kanzaki, 1983).

7.1. ПСИХОАКУСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Одним из широко распространенных и необходимых способов оценки сохранности слуховой функции является пороговая тональная аудиометрия. Как известно, порог восприятия — это минимальная интенсивность тона, которая приводит к возникновению ощущения. При проведении пороговой тональной аудиометрии отсчет порога ведется от стандартного нуля, который соответствует среднему порогу восприятия тонов для молодых людей с нормальным слухом. Изменения порога по сравнению с нулевым уровнем указывают на отклонение слуха у испытуемого от среднестатистической нормы.

Измерение аудиограммы осуществляется по двум каналам проведения звука к воспринимающим рецепторным структурам внутреннего уха — воздушному и костному — с использованием соответствующих телефонов. Выявление лучше слышащего уха возможно

с помощью опыта Вебера: при расположении костного телефона в центре лба определяется порог латерализации звука. Латерализация характерна для лучше слышащего уха. С него начинают исследование по костной проводимости; обычно костный телефон устанавливают на кожу сосцевидного отростка в зоне проекции антрума. В случаях, когда различия в порогах восприятия тонов для разных ушей составляют более 30 дБ, исследование хуже слышащего уха должно проводиться с применением маскировки на лучше слышащее ухо. За порог слышимости хуже слышащего уха принимается значение уровня интенсивности тестирующего это ухо тона, который не изменяется при увеличении интенсивности шума, поданного на противоположное ухо. В ряде случаев исследование хуже слышащего уха проводится с помощью комплекса тестов на латерализацию (Ундриц, 1962; Базаров и др., 1984).

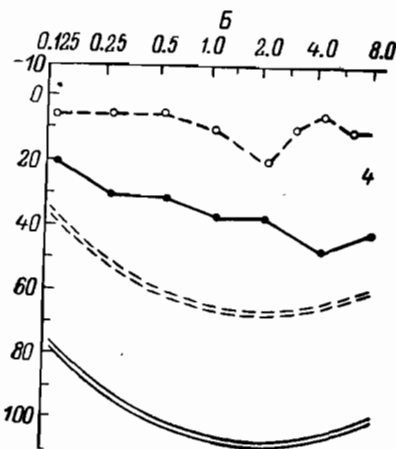
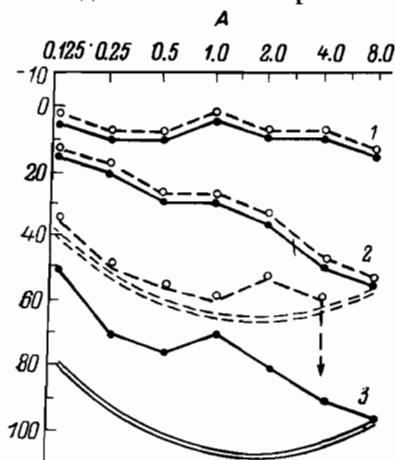
Пороговое аудиометрическое обследование с помощью тональных сигналов позволяет определить нормальную и патологическую функцию органа слуха, а в ряде случаев установить уровень и степень развития патологического процесса.

Отклонения слуховой чувствительности от стандартного нуля на ± 10 дБ считают лежащими в пределах нормы при условии расположения кривых воздушной и костной проводимости рядом и параллельно, а также если у испытуемого отсутствуют жалобы на снижение слуха (рис. 203, А, 1). Взаимное расположение кривых слуховой чувствительности по воздушному и костному проведению считается характеристикой состояния аппарата звукопроведения. Если кривые имеют существенные различия, так называемый костно-воздушный разрыв, то можно говорить о поражении звукопроводящего аппарата (рис. 203, В, 3). При одинаковом снижении слуха как по костной, так и по воздушной проводимости речь может идти о поражении звуковоспринимающего аппарата внутреннего уха (рис. 203, А, 2). При различных вариантах сочетаний изменений порогов по двум видам звукопроведения исследователь имеет дело с различными вариантами смешанной патологии слуха (рис. 203, В, 4). В физиологических исследованиях слуховой системы у здоровых испытуемых, особенно при дихотическом тестировании, выяснение симметричности пороговых тональных аудиограмм является необходимым условием чистоты эксперимента, тем более что при скрытой патологии субъективные жалобы отсутствуют.

Несмотря на высокую значимость порогового тестирования для оценки состояния слуховой системы, этот способ не дает полной картины восприятия звуков при их надпороговых интенсивностях. Поэтому большое значение имеет надпороговая тональная аудиометрия.

Как известно, громкость тонов зависит от интенсивности и частоты, причем при постоянной интенсивности наиболее низкочастотные и высокочастотные звуки воспринимаются как более интенсивные, чем звуки средней частоты. Это самые заметные различия, но они имеются и в зоне среднего диапазона слышимости, что характеризуется контурами или кривыми равной громкости.

Оценка кривых равной громкости имеет большое практическое значение для клиники поражений слуха, в частности ускоренное



нарастание громкости является одной из основных характеристик нарушения надпорогового восприятия тонов при нейросенсорной тугоухости (рис. 204). Слуховое поле человека с такой формой патологии ограничено в области высоких звуковых частот и искажено по сравнению со слуховым полем нормально слышащих, что приводит к ограничению динамического диапазона слуха. Следствием узкого динамического диапазона слуха является за-

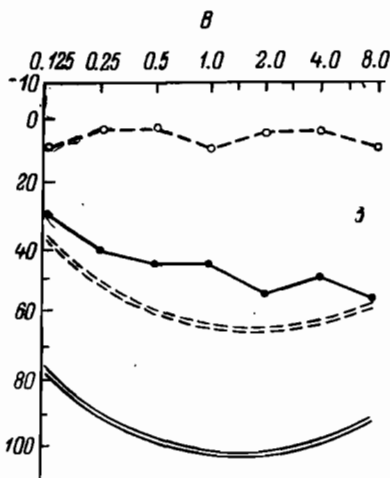


Рис. 203. Результаты тональной пороговой аудиометрии (А, Б, В) в норме (1) и при различных формах поражения слуховой системы (2—4) (по: Базаров и др., 1984).

По оси абсцисс — частота тонов, кГц; по оси ординат — величина порога, дБ. За 0 принята величина порога у нормально слышащих испытуемых. Сплошная линия с черными точками — слух по воздушной проводимости, прерывистая линия со светлыми точками — слух по костной проводимости, двойная сплошная кривая — предел по воздушной, двойная прерывистая — предел по костной проводимости. Стрелка, направленная вниз, — «обрыв» слуховой чувствительности на данной и более высоких частотах. 1 — слух в пределах физиологической нормы; 2 — параллельное ухудшение слышимости тонов по воздушному и костному каналам звукопроводения, характерное для поражения звуковоспринимающего аппарата; 3 — ухудшение слышимости тонов по воздушному и костному каналам с наличием костно-воздушного разрыва, характерного для комбинированных поражений звуковоспринимающего и звукопроводящего аппаратов; 4 — ухудшение восприятия тонов 2000 Гц при костном звукопроводении (зубец Кархарта), типичное для случаев фиксации основания стремечка при отосклерозе.

труднение в восприятии речевых сигналов, поскольку теряются важные высокочастотные ключи распознавания речи. Следует отметить, что при нейросенсорной потере слуха отмечаются более низкие, чем

в норме, дифференциальные пороги по интенсивности и более высокие дифференциальные пороги по частоте, а также ухудшаются возможности выделения сигнала на фоне шума.

Среди методов, нашедших наиболее широкое распространение в клинических условиях и в физиологических измерениях, следует отметить измерения бинаурального баланса громкости, определение дифференциального порога по интенсивности звука (тест Люшера, SISI-тест), определение порога дискомфорта при усилении звуков, оценка слуховой адаптации различными методами. Все эти способы

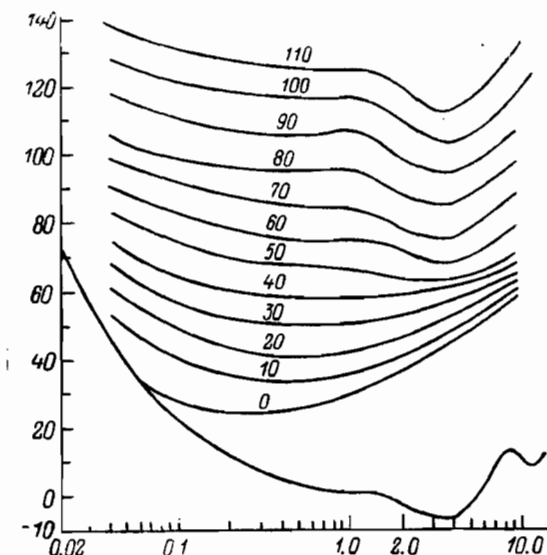


Рис. 204. Слуховое поле человека с нейросенсорной потерей слуха (по: Базаров и др., 1984).

По оси абсцисс частота, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ. Внизу — кривая слуховой чувствительности человека с нормальным слухом. 0 — порог слышимости при данной форме тугоухости, 110 — порог дискомфорта. Цифры у кривых — громкость звуков в фонах.

тестирования имеют характерные особенности, описанные в специальной литературе (Ундрец и др., 1962; Davis, 1939; Сагалович, 1978; Базаров и др., 1984). Важно отметить, что они направлены преимущественно на дифференциальную диагностику рецепторного и ретрокохлеарного поражения слуха.

Количественная оценка тестирования слуха речью сводится к определению расстояния между произносящим звуки, слова или цифры исследователем и ухом испытуемого, при котором он слышит речь — шепотную, разговорную, громкую или крик. При этом второе (неисследуемое) ухо закрывается. Применяются также различные способы маскировки в случаях несимметричной потери слуха и изучения хуже слышащего уха (способы Венгера, Кайзера, Барани, Харшака и др.). Несмотря на различия, все эти способы основаны на создании шума на неисследуемом ухе с помощью трения.

Подобная диагностика речью широко применяется при массовых обследованиях в случаях отсутствия специальной аппаратуры для оценки степени сохранности слуха.

Аудиометрия с помощью специальных речевых тестов наиболее активно разрабатывалась в 60-х годах, но не получила широкого распространения в силу трудоемкости и длительности исследования. Оценка ведется относительно нормы — кривой нарастания разборчивости речевого теста по результатам обследований людей до 25 лет с нормальным слухом. В основу исследования положены различные речевые таблицы (Морозов, 1988). Фонограммы, записанные на магнитной ленте, представляют собой цифровые или словесные таблицы. Определение порога разборчивости речи осуществляют при разных интенсивностях по воздушному и костному проведению, используя специальные инструкции (Ундриц, 1960; Ундриц и др., 1962; Харшак, 1969). Анализ результатов речевой аудиометрии посвящены специальные работы (Гершуни, 1959; Ундриц и др., 1962). Здесь важно отметить, что если при хорошем тональном слухе разборчивости речевого теста не достигается, можно думать о ретрокохлеарном поражении слуховой системы. При рецепторной патологии типичным является ухудшение разборчивости речи в условиях возрастающей интенсивности звучания.

Комплекс окклюзионных тестов дополняет методы традиционной аудиометрии, а также контролирует правильность аудиометрических показателей. Окклюзионные тесты основаны на явлении улучшения восприятия звуков, проводимых по кости при закрытии наружного слухового прохода, что улучшает слышимость звуков, проводимых по кости (положительное тестирование). Отсутствие разницы в восприятии проводимых по кости звуков при открытом и закрытом наружном слуховом проходе свидетельствует о поражении звукопроводящего аппарата. На этом эффекте основаны опыты Бинга, Клауса и их модификации, феномен окклюзионной аутофонии, а также опыт Федеричи, использующий сравнение костной и костно-хрящевой проводимости.

При небольшом нарушении звукопроводения на низких частотах проба Бинга и феномен окклюзионной аутофонии дают отрицательные, а тест Федеричи положительные результаты. Если различия в восприятии по костной и воздушной проводимости больше 30 дБ, все тесты отрицательные.

7.2. МЕТОДЫ АКУСТИЧЕСКОЙ ИМПЕДАНСОМЕТРИИ

Давление воздуха по обеим сторонам барабанной перепонки у здоровых людей одинаково. Если возникает разность давления, то жесткость барабанной перепонки увеличивается. Способ регистрации сдвига акустического сопротивления при принудительном изменении давления в герметически закрытом наружном слуховом проходе обозначается как тимпанометрия. Значение величины сдвига импеданса для диагностики различных заболеваний, способы измерения и их значение для оценки клинических и экспериментальных данных

описаны в специальных работах и руководствах (Мороз, Базаров, 1974; Хечинашвили, 1978; Бутенко, 1984).

Изменения акустического импеданса отмечаются при сокращении внутриушных мышц — *m. stapedius* и *m. tensor tympani*. О функциональном значении мышечного аппарата среднего уха подробно написано в главах 4, 8 и 9. При сокращении мышц (акустический рефлекс) на раздражитель передаточная функция системы среднего уха уменьшается, а акустическое сопротивление барабанной перепонки увеличивается. Акустический рефлекс наиболее выражен на широкополосные и низкочастотные звуки, слабо заметен или отсутствует при высокочастотной звуковой стимуляции. При длительном звуковом раздражении амплитуда его снижается, при коротких звуках порог рефлекса резко возрастает. Измерение акустического рефлекса имеет значение в диагностике заболеваний среднего уха, а также для оценки результатов слухоулучшающих операций при отосклерозе.

Показатели акустического рефлекса используются не только при оценке состояния звукопроводящего аппарата среднего уха, но и при оценке функции рецепторов внутреннего уха (Ross, 1972; Сагалович, 1978; Хечинашвили, 1978; Базаров и др., 1984 и др.). Отмечается, что наибольшее значение имеют различие между порогом акустического рефлекса и порогом слышимости, время затухания и ослабления величины рефлекса после выключения кратковременных звуков. Для ретрокохлеарных поражений слуха показатели акустического рефлекса не являются достаточно информативными (Сагалович, 1978). Считается, что показатели акустического рефлекса могут использоваться для профессионального отбора лиц, работающих в шумах (Мороз, Пальгов, 1976).

7.3. ВОСПРИЯТИЕ УЛЬТРАЗВУКА

Диапазон воспринимаемых по воздуху звуковых колебаний ограничивается частотами 0.02—20 кГц. С 50-х годов появились сообщения о восприятии слуховой системой распространяющихся через ткани головы колебаний с частотами до 225 кГц (Pumfrey, 1950; Timm, 1950; Сагалович, Покрывалова, 1964; Сагалович, Мелкумова, 1966). Эти работы показали перспективность использования феноменов восприятия высокочастотных колебаний для диагностики нарушений слуховой функции (Bryan, Nowell, 1974; Dieroff, Ertel, 1975; Bryan, 1979; Hearing. . ., 1979; Хечинашвили, 1978; Сагалович, 1988).

Ультразвук более высоких частот (выше 225 кГц) при непрерывной генерации не вызывает никаких слуховых ощущений у человека. Однако при его модуляции по амплитуде колебаниями из диапазона звуков, воспринимаемых человеком, он становится слышимым и с его помощью можно изучать частотные, временные, адаптационные и громкостные характеристики слуха человека и животных (Гаврилов, Цирульников, 1980; Назаренко, Марченко, 1987).

До настоящего времени путь проведения ультразвука, место демодуляции огибающей, механизм действия на различные структуры органа слуха ультразвуковой несущей и огибающей окончательно —

все это нерешенные вопросы. Несомненна роль радиационного давления как действующего фактора, установлено значение аппарата звукопроведения и его нарушений в феноменологии восприятия, показаны черты сходства и различия в электрофизиологических показателях периферического слухового восприятия, а также в корковых вызванных потенциалах человека; обоснованы фактами предположения о реализации сочетанного действия несущей и огибающей на волокна слухового нерва. Теоретических вопросов, связанных с действием как фокусированного (Вартанян и др., 1985; Пудов, 1986), так и плоского (Сагалович, 1964, 1988) ультразвуков разной частоты, достаточно много. Практически были разработаны способы исследования слуха (Гершуни и др., 1980, 1981) и его нарушений (Гаврилов и др. 1983; Антипов и др., 1985), связанных с поражением звукопроводящих, звуковоспринимающих и ретрокохлеарных отделов, показана целесообразность использования ультразвукового раздражителя для оценки смешанных форм патологии, а также перспективность метода для прогнозирования течения заболеваний слуховой системы и отбора больных для протезирования. Плодотворность применения амплитудно-модулированного ультразвука в клинко-физиологических исследованиях определяется возможностью оперировать значительным числом параметров воздействия и соответственно использовать влияние несущей и низкочастотной огибающей.

7.4. АУДИОМЕТРИЯ ПО ВЫЗВАННЫМ ПОТЕНЦИАЛАМ

На звуковое раздражение у человека можно зарегистрировать множество вегетативных, двигательных и электрических реакций, оценка которых положена в основу объективной аудиометрии (Гершуни, 1955, 1959). В последние годы лучшим методом объективной аудиометрии считается оценка биопотенциалов, записываемых с поверхности черепа (Сагалович, 1984; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985).

Зарегистрированные с поверхности черепа человека более 100 лет тому назад (Caton, 1877; Beck, 1890), в дальнейшем исследованные вызванные потенциалы с развитием техники усреднения получили признание как способ объективной оценки деятельности слуховой системы и метод диагностики нарушений слуха (Сагалович, Мелкумова, 1980; Оглезнев и др., 1984; Хечинашвили, Кеванишвили, 1982, 1985; Таварткиладзе, 1983; Адикашвили, Кеванишвили, 1985; Кадкая, 1986; Пудов и др., 1986; Мороз, Поляков, 1987; Оглезнев и др., 1987, и др.). Множество работ посвящено проблеме происхождения различных компонентов коротколатентных слуховых вызванных потенциалов (КСВП), взаимодействию источников, находящихся в объемном проводнике (Jewett, 1970; Møller et al., 1981, 1983; Møller, Janeta, 1982; Sohmer et al., 1981; Clement et al., 1985; Huges et al., 1985; Pytel et al., 1985; Scherg, Cramon, 1985).

Изучение КСВП при различных патологических состояниях мозговых структур расширяет представления о возможной локализации генераторов отдельных его компонентов. У больных с опухолями

пишкovidного тела, расположенного в непосредственной близости от четверохолмия, наблюдалось выпадение в комплексе КСВП волн IV и V. Этот факт, по мнению С. Б. Дубовой и Э. Л. Клумбиса (1983), подтверждает мнение о том, что именно четверохолмие является генератором волны V, но противоречит гипотезе о сублемнисковом происхождении волн IV и V. Анализ КСВП у больных с диагностированными повреждениями ствола головного мозга на различных его уровнях позволил другим авторам предположить, что источники генерации волн I, II и III расположены ипсилатерально, в то время как источники, связанные с волнами IV и V — контралатерально по отношению к стороне стимуляции, причем генератор волны II расположен в стволе мозга (Scherg, Gramon, 1985). Причины асимметрии вызванных потенциалов подвергались анализу на материале, полученном как на нормально слышащих испытуемых (Кеванишвили и др., 1979), так и при различных формах тугоухости (Таварткиладзе, 1984).

В последние годы метод регистрации и оценки КСВП широко используется в клинической практике. КСВП стабильны, не подвержены влиянию медикаментозного и естественного сна, что особенно важно для определения слуха у новорожденных и детей первых лет жизни (Каджая, 1986; Ployet et al., 1986), при судебно-медицинской экспертизе (Терещук и др., 1984). Для оценки слуховой чувствительности наиболее приемлемой является V волна, которая регистрируется с наиболее низким порогом (Davis, 1976).

Нарушения слуха, установленные на основании измерения порогов возникновения V волны КСВП, можно относить к кохлеарным только в том случае, если отсутствуют нарушения нервных проводниковых структур. Так, например, при процессах демиелинизации нервных структур, имеющих место при рассеянном склерозе, КСВП могут отсутствовать при порогах восприятия тональных стимулов, близких к норме (Оглезнев, 1984). По данным различных авторов, при рассеянном склерозе нарушение амплитудно-временных характеристик КСВП может наблюдаться в 30—90 % случаев (Thornton, 1978; Ferguson et al., 1985).

Многочисленная литература посвящена изучению дифференциальной диагностики опухолей VIII нерва и других опухолей мосто-мозжечного угла (Сагалович, 1978; Clemis, McGee, 1979; Терещук и др., 1982; Милованова и др., 1983; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Kusakary et al., 1981). Процент распознавания опухолей по данным регистрации КСВП достаточно высок (до 90 %), и в некоторых случаях эта методика имеет преимущества перед рентгеновской компьютерной томографией в обнаружении опухолей малых размеров (менее 1.5 см в диаметре), расположенных во внутреннем слуховом проходе.

Наиболее чувствительным диагностическим показателем опухолей мосто-мозжечкового угла и других ретрокохлеарных поражений является увеличение межпикового интервала — I—V (рис. 205), отражающего время центрального или стволотомозгового проведения (Хечинашвили, Кеванишвили, 1985). В литературе имеются сообще-

ния об увеличении этого интервала и при периферических процессах в самой улитке (Eggermont, Don, 1986).

Исследование зависимости параметров волны I КСВП у больных с высокочастотными потерями слуха, обусловленными нейросенсорной тугоухостью, показывает, что даже небольшое (до 20 дБ) повышение порогов слуха в диапазоне от 4 до 8 кГц заметно (до 58 %) уменьшает амплитуду волны I. При более значительном повышении порогов слуха эта волна может вообще не регистрироваться, что исключает возможность определения интервала I—V и в значительной сте-

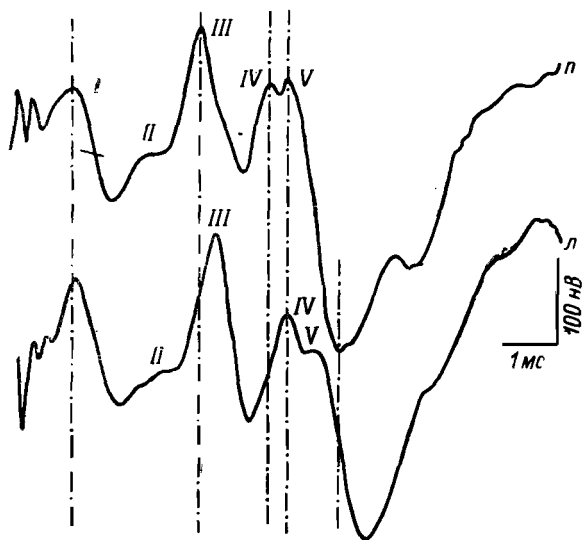


Рис. 205. Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы у человека с левосторонней невриномой слухового нерва (по: Хечинашвили, Кеванишвили, 1985).

I—V — волны потенциала. n — стимуляция правого, л — левого уха. Расположение электродов — вертекс — мастоид, ипсилатеральной стороне предъявления звука. Раздражитель — щелчок интенсивностью 75 дБ над порогом слуха, частота 10 периодов в 1 с, накопление — 4096. Вертикальные линии через пики проведены для сравнения величин их скрытых периодов.

пени затрудняет проведение дифференциальной диагностики кохлеарных и ретрокохлеарных нарушений слуха. В подобных случаях для повышения диагностической надежности метода необходимо учитывать зависимость латентных периодов (ЛП) волн КСВП от состояния рецепторного аппарата улитки (Sohmer et al., 1981; Sohmer, Kinarti, 1984; Gerul et al., 1985). При высокочастотных потерях слуховой чувствительности вследствие поражения рецепторного аппарата улитки ЛП-волны V зависит от начальной фазы акустического стимула (Coats, Martin, 1977; Borg, Löfqvist, 1981), что также не всегда учитывается при диагностике ретрокохлеарной тугоухости при отсутствии волны I.

К числу недостатков аудиометрии по коротколатентным слуховым потенциалам следует отнести в первую очередь высокие пороги. Они значительно выше, чем пороги слышимости. Существенным недо-

статком является также малая специфичность коротколатентных потенциалов в отношении низкочастотных звуков (Galambos, 1975; Galambos, Несох, 1977; Picton, 1978). Принципы использования для дифференциальной диагностики интра- и ретрокохлеарных процессов коротколатентных потенциалов представлены в ряде работ (Starr, Achor, 1975; Starr, 1977; Picton, 1978; Yamada et al., 1979).

Оценка длиннолатентных слуховых вызванных потенциалов особенно важна в случаях определения потерь слуха в раннем детском возрасте, в различных случаях симуляции и при дифференциальной диагностике. Этот вид потенциалов наиболее приемлем для анализа порогов слуха (Белов и др., 1978; Новикова, Рыбалко, 1979; Рыбалко, 1980; Сагалович, Мелкумова, 1980). Близкое соответствие порогов возникновения длиннолатентных слуховых вызванных потенциалов наблюдается не только у взрослых, но и у детей (Новикова, Рыбалко, 1987; раздел 7.9).

7.5. ПРОТЕЗИРОВАНИЕ СЛУХА

Компенсация недостатков восприятия при различных формах патологии слуха является целью отдельной отрасли знания — слухопротезирования. В основном используются электроакустические способы, в последние 25 лет развиваются методы электродного протезирования слуха. Кроме того, разрабатываются способы использования других сенсорных каналов — зрительного, тактильного, мышечного — в качестве дополнительных или основных для введения информации (Лях, Марусева, 1979). Способы протезирования слуховой системы у больных с высокими потерями слуха представлены в таблице.

При компенсации потерь слуха в случае сохранения воспринимающего аппарата используются преимущественно электроакустические способы, в основе которых лежат различные подходы к подаче звуков на вход слуховой системы. Применяются линейное широкополосное усиление, полосовая частотная фильтрация, смещение высокочастотной части спектра в низкочастотную, компрессия амплитуды в широком диапазоне частот, многоканальное частотно-избирательное полосовое усиление, бинауральное усиление.

Все способы электроакустического протезирования направлены прежде всего на то, чтобы для компенсации недостатков слуха речевые сигналы усилить до комфортной для слабослышащих громкости. При этом между порогом слышимости и усиленным усредненным уровнем спектра речи следует сохранить некоторый динамический диапазон. При кондуктивных потерях слуха стремятся к усилению слуховым аппаратом среднего уровня речи на величину, соответствующую частотной потере слуха по аудиограмме.

Более сложная ситуация возникает при нейросенсорной тугоухости. В силу феномена ускоренного нарастания громкости очень быстро достигается порог слухового дискомфорта при возрастании интенсивности звука. Кроме того, возникает эффект самомаскировки речи ее низкочастотными составляющими. Поэтому принято, что

Способы протезирования слуха

(по: Розенблум и др., 1984, с. 36).

1. Реконструкция звукопроводящего аппарата среднего уха.
- 1.1. Протезирование барабанной перепонки.
- 1.2. Протезирование слуховых косточек.
- 1.3. Протезирование подножной пластинки стремени.
2. Передача информации к различным отделам слуховой системы.
- 2.1. Через звукопроводящий аппарат среднего уха к ушному лабиринту.
- 2.1.1. Аппараты с телефонами для воздушного проведения звука.
- 2.1.2. Аппараты с радиопередатчиком.
- 2.1.3. Стимуляция элементов среднего уха электромагнитом.
- 2.2. Через ткани черепа к ушному лабиринту.
- 2.2.1. Аппараты, располагаемые на наружной поверхности головы.
- 2.2.2. Аппараты, расположенные в полости среднего уха.
- 2.3. Воздействие на сенсоневральные структуры лабиринта.
- 2.3.1. Фокусировка ультразвука через сферический излучатель.
- 2.4. Непосредственное воздействие на волокна слухового нерва.
- 2.4.1. Электрическое раздражение волокон слухового нерва.
- 2.5. Воздействие на центральные отделы слуховой системы.
- 2.5.1. Электрическое воздействие на различные отделы.
- 2.5.2. Высокочастотное электрическое воздействие на периферический нерв по вибротактильному каналу.
3. Передача слуховой информации по другим сенсорным каналам.
- 3.1. Вибротактильное раздражение.
- 3.2. Зрительный канал.

Снижение при протезировании нейросенсорной тугоухости значительно меньше, чем потери слуха по аудиограмме (Pascot, 1975; Levit, 1978; Hawkins, 1980; Мороз и др., 1985). В цитированных работах отмечается, что по той же причине суженного динамического диапазона требуется амплитудная компрессия сигналов, особенно высокочастотной полосе.

В ряде случаев при потере слуха не помогают электроакустические и хирургические способы коррекции. В таких случаях встает вопрос о возможности электроимплантационного восстановления слухового восприятия человека. Предпосылкой реальности такого протезирования было получение слухового ощущения при электрическом раздражении органа слуха (Андреев и др., 1934, 1938; Гершуни, 1937, 1984). Реально такое протезирование стало возможным после введения электродов в слуховой нерв и получения различных слуховых ощущений при его электрической стимуляции (Simmons et al., 1964; Simmons, 1966).

7.6. ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ СТИМУЛЯЦИЯ ВОЛОКОН СЛУХОВОГО НЕРВА

(экспериментальные данные)

Слуховые волокна возбуждаются, давая импульсный разряд, при стимуляции волосковых клеток, вызванной адекватным раздражителем — звуком. Однако, если пропускать электрический ток, помещенный в нерв, улитку или на костную капсулу улитки, нейроны дают спайковый разряд (Konishi et al., 1970). Даже при отсут-

ствии волосковых клеток сильный импульсный электрический ток вызывает разряд нейронов (Kiang, Moxon, 1972).

Как известно из обширной литературы, посвященной анализу частотных свойств одиночных нервных волокон слухового нерва (см. главу 4), частотно-пороговые кривые характеризуются высокой добротностью во всем диапазоне слышимых частот. Иная картина наблюдается при действии электрического тока. Частотно-пороговые кривые на электрическую стимуляцию почти плоские (рис. 206), причем максимум чувствительности соотносится с частотой 100 Гц. Пороги возрастают всего на 10 дБ на октаву при возрастании частоты синусоидальной стимуляции электрическим током. Динамический диапазон по интенсивности составляет всего несколько децибел над порогом реакции нервного волокна по сравнению с 20—40 дБ, типичными для акустической стимуляции. Максимальная частота разряда достигает 1000 имп./с при стимуляции током по сравнению с 800 имп./с при стимуляции звуком. Если используются большие уровни тока, нейроны отвечают на каждый раздражитель без признаков адаптации, даже если частота синусоидальных колебаний или импульсов тока достигает 500 и более импульсов в 1 с. После выключения тока уровень спонтанной активности волокон немедленно восстанавливается до исходного, предстимульного уровня, но никогда не бывает ниже него. При звуковой стимуляции, наоборот, часто наблюдается постстимульное уменьшение спонтанной активности волокна. Еще одно существенное отличие от звуковой стимуляции связано с возможностями эфферентной регуляции слухового входа. Речь идет о том, что стимуляция перекрещенного оливокохлеарного пучка не влияет на импульсацию, вызванную электрическим раздражителем. Из этого следует предположение о том, что место инициации спайка при электрической стимуляции находится центрнее места реализации действия окончаний оливокохлеарного пучка (Kiang, Moxon, 1972).

Таким образом, сам факт возможности различий в месте инициации спайков при этих двух видах раздражителей свидетельствует о грубой неадекватности электрической стимуляции нерва как акустического раздражителя. Если волосковые клетки повреждены ототоксическими ядами, то ответ вообще может быть вызван только

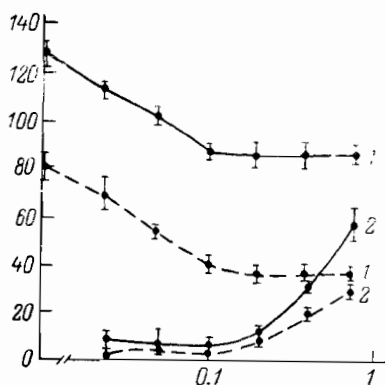


Рис. 206. Пороги слуховых ощущений при действии электрических стимулов на слуховой нерв у людей с имплантированными в барабанную лестницу монополярными электродами (по: Edgington et al., 1978).

По оси абсцисс — частота электрических колебаний, кГц; по оси ординат — пороговые токи по пиковым значениям амплитуд, мА. 1 — пороги при действии прямоугольных двухфазных колебаний, 2 — то же при действии синусоидальных токов. Данные для двух испытуемых.

электрическими раздражителями. В этих условиях электрический ток может вызвать генерацию спайков как у клеточных тел ганглия, так и более центрально. При имплантации электродов в улитку было показано, что КСВП на электрический стимул возникает на 1.5—2 мс раньше, чем на звуковую стимуляцию (Богомильский, Ремизов, 1986). При электрической стимуляции изменение амплитуды и частоты стимулов почти не сказывается на временных параметрах ответов (Starr, Brackman, 1979). Если к сказанному добавить, что у млекопитающих периодические отростки ганглиозных клеток проходят в кости, что делает невозможной регистрацию в этой зоне, трудности экспериментального подхода к теоретическим проблемам электрического раздражения и соответственно электродного протезирования слуха становятся очевидными. Именно поэтому на первый план выступают клинико-физиологические аспекты проблемы электродного протезирования.

7.7. ЭЛЕКТРОДНО-ИМПЛАНТАЦИОННОЕ ПРОТЕЗИРОВАНИЕ СЛУХА

Проблема электродного протезирования слуха привлекает особенно пристальное внимание медиков и физиологов в последние два десятилетия. Это связано с различными аспектами проблемы. С практической, медицинской точки зрения необходимость развития подобного способа протезирования определяется тем, что применение слуховых аппаратов для коррекции слуха у больных с резко выраженной нейросенсорной тугоухостью в большинстве случаев не дает хорошей разборчивости речи. Для глухих, при потере слуха более 80 дБ, ни один из способов электроакустической коррекции не может быть рекомендован вообще. Единственным известным способом слухового раздражения, минуя рецепторные структуры улитки внутреннего уха, является воздействие электрического тока на волокна слухового нерва.

Длительный путь пройден от первых опытов Вольты (Volta, 1800), Риттера (Ritter, 1801) и Бреннера (1863) по электрическому раздражению органа слуха человека до настоящего времени, когда появились методы многоканального электродного протезирования слуха. Этот способ протезирования ставит и насущные теоретические, и экспериментальные проблемы, связанные с механизмами трансформации энергии внешнего стимула в электрическую активность волокон слухового нерва, с закономерностями кодирования и передачи информации о различных физических параметрах стимуляции с общими и специфическими особенностями восприятия естественных и искусственных раздражителей (Гершуни, 1984; Вартанян и др., 1985).

Разработка методов электродно-имплантационного протезирования слуха у людей с нейросенсорной глухотой была вызвана работами, в которых обнаружено, что при прямой стимуляции слухового нерва электрическим током у глухого человека возникают различные слуховые ощущения (Simmons et al., 1964, 1965; Simmons 1966). Поскольку даже в случаях полной глухоты определенная часть клеток спирального ганглия и отходящих от них волокон сохраняется

(Otte et al., 1978), можно надеяться на получение положительных результатов.

Описано несколько вариантов расположения электродов относительно улитки слухового нерва. При экстракохлеарном расположении электрода фиксация его осуществляется у круглого окна или на костной поверхности улитки. Интракохлеарное расположение электрода предусматривает введение его в тимпанальную лестницу улитки как со стороны ее основания (Simmons, 1966), так и со стороны верхушки (House, Urban, 1973) или вдоль ее длины (Pialoux et al., 1976). Возможно также введение стимулирующего электрода непосредственно в волокна слухового нерва со стороны модиолюса (Simmons et al., 1964; Simmons, Glatke, 1972; Merzenich, 1977).

Применяется как монополярная, так и биполярная стимуляция. В последнем случае можно достичь высокой локальности раздражения, в особенности при использовании концентрического биполярного электрода (Bagshaw, Evans, 1976). В течение длительного времени использовалась одноканальная стимуляция. Анализ материала, полученного при таком способе стимуляции, показал, что этот способ стимуляции для восстановления слухового восприятия человека неэффективен. Лучшие результаты дали многоканальные электроды (Hochmair-Desoyer et al., 1981), которые, по-видимому, являются более перспективными. Подобный анализ характеристик имплантируемых электродов и условий стимуляции дан в специальных работах и обзорах (Бехтерев, 1984; Богомильский, Ремизов, 1986).

Программа тестирования слуха человека при электрическом раздражении улитки или восьмого нерва предусматривает измерение пороговых характеристик, определение шкал громкости и высоты. Тестирование обнаружения электрических сигналов у пациентов с вживленными электродами осуществляется при прямом контакте испытуемого и исследователя с помощью различных методик (Pfingst et al., 1975a; Pfingst et al., 1975b; Eddington et al., 1978; Pialoux et al., 1979).

Пороговые величины тока, вызывающего слуховые ощущения, зависят от частоты и формы электрического сигнала (Functional. . ., 1977) их типа (моно- или биполярные). Наиболее широко распространено изменение порога во времени реакции и по речевому ответу испытуемого. При использовании в качестве показателя порогов времени реакции было обнаружено, что кривые зависимости порогов слышимости от частоты стимула идут параллельно аудиограммам, определенным различными методами, что дает основание применять этот критерий и при электрическом раздражении нерва. При монополярных электродах порог на порядок ниже, чем при раздражении биполярными электродами. При синусоидальной стимуляции минимальный порог регистрируется при частоте около 100 Гц и повышается на более высоких частотах; в случаях применения импульсных токов наблюдается противоположная зависимость. Максимальные пороги регистрируются на частотах ниже 100 Гц, при более высоких частотах пороги уменьшаются — рис. 207 (Электродное протезирование. . ., 1984).

Характер ощущений у лиц, подвергавшихся раздражению слухового нерва электрическим током, зависит от его частоты. Во всех случаях испытуемые характеризовали звуки как жужжание, шум мотора, свист и т. д. Тональные ощущения никогда не отмечались,

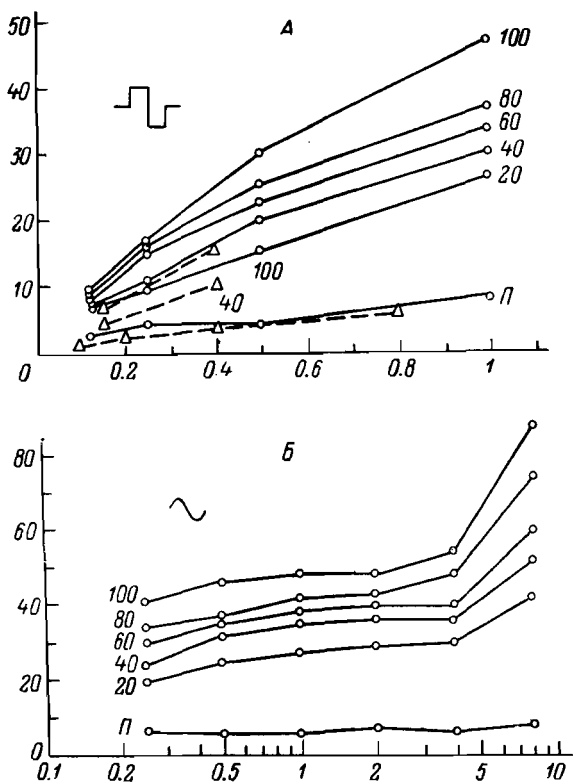


Рис. 207. Абсолютные пороги слуховых ощущений и кривые равной громкости при электрическом раздражении слухового нерва человека биполярными электродами (по: Shannon, 1981).

А — колебания прямоугольной, Б — синусоидальной формы. По оси абсцисс — частота электрических колебаний, кГц; по оси ординат — их интенсивность, мВ/с. Π — абсолютные пороги, цифры у кривых — субъективные оценки громкости (силы слухового ощущения) по 100-балльной шкале. Сверху слева — схематическое изображение формы импульса электрического раздражения: прямоугольного (А) и синусоидального (Б). Сплошные линии — данные одного испытуемого, штриховые — другого.

тембральная окраска звуков была исключительно обедненной. Прерывистость стимуляции ощущалась только при низких частотах 50—500 Гц, предел ее был различным у разных пациентов, более высокочастотные сигналы ощущались почти исключительно как шумы. По существу данные, полученные в последние два десятилетия при одноканальной электрической стимуляции, полностью совпадают с результатами ранних исследований (Гершуни и др., 1937; Гершуни,

1984), полученных при экстраулиточном расположении раздражающего электрода.

Громкость электрических стимулов в зависимости от силы и формы тока исследовалась в ряде работ (рис. 207), причем шкала громкостей устанавливается в абсолютных величинах, сопоставимых с другими измерениями, например мерах массы (Simmons et al., 1979). Было обнаружено, что рабочий диапазон «электрического» слуха очень узкий: от 5 до 30 дБ, по данным разных авторов (Бехтерев, 1987). Это значит, что динамический диапазон от пороговых до дискомфортных величин тока очень невелик, что, по-видимому, сильно ограничивает возможности передачи интенсивности при электродном протезировании. В то же время дифференциальные пороги по интенсивности для низкочастотных стимулов составляют 0.66—3.5 дБ, что является обнадеживающим фактом для разработки кодирующих систем. Кривые равной громкости для электрических стимулов, полученные Шенноном (Shannon, 1981), свидетельствуют об их существенном отличии от кривых равной громкости звукового поля здорового человека и человека с нейросенсорной тугоухостью (рис. 204, 207). Можно лишь сказать, что сужение этого поля соотносится с высокочастотной зоной слуха больного, именно с той зоной, корреляция которой наиболее затруднена. Различие периодической структуры электрического раздражения исследовалось многими авторами; результаты свидетельствуют о том, что частотный рабочий диапазон электрической стимуляции ограничен низкими частотами — до 500 Гц. Различие двух стимулов с разным периодом колебаний возможно только в этом диапазоне (Simmons et al., 1981), величины порогов (в %) колеблются от 0.6 до 17.6 при синусоидальной модуляции. Это значит, что дифференциальная чувствительность по частоте электрической стимуляции более чем на порядок хуже, чем при акустической.

Обнадеживающими с точки зрения возможности протезирования являются данные по различению интонации, определению частотной модуляции амплитудно-модулированных шумов, идентификации гласноподобных синтезированных звуков. Многоканальные протезы, содержащие от 4 до 12 электродов, вживленных в различные области улитки, более эффективны как по возможности передачи разночастотных сигналов, так и по богатству тембральных ощущений испытуемых, подвергшихся электрическому раздражению разных зон улитки. Кроме того, обнаруживалась чувствительность к движению электрического раздражения по длине улитки. Однако возможность различения испытуемыми речеподобных сигналов за счет спектральных свойств очень низкая: испытуемый не мог идентифицировать гласные и согласные, хотя и различал их (Электродное протезирование. . . , 1984).

В книге «Электродное протезирование слуха» приведены данные по восприятию односложных слов пациентов с имплантированными электродами (табл. 14 указанного издания). Следует добавить, что одноканальные протезы улучшают восприятие просодических и интонационных характеристик речи, а также чтение глухими речи с губ, улучшается речь за счет самоконтроля.

При многоканальном стимулировании, судя по литературным данным, различение речи лучше, чем при одноканальном стимулировании, однако количественное представление составить не удается.

Возможность применения электрического раздражения центральных отделов слуховой системы для коррекции слуха до настоящего времени остается проблематичной. Данные о возникновении слуховых ощущений при электрической стимуляции различных областей височной коры, равно как при стимуляции вентрального кохлеарного ядра, заднего двухолмия и проекционной зоны слуховой коры, дают основание предполагать, что введение слуховой информации в центральные отделы мозга может способствовать компенсации слуховых нарушений. В то же время, учитывая сложность хирургических процедур и отсутствие принципиально иных феноменов, нежели при электрическом раздражении улитки и слухового нерва, способ центральной электрической коррекции слуха представляется мало-перспективным. Более подробные данные об электродном протезировании слуха можно найти в специальных исследованиях и обзорах (Преображенский, Годин, 1973; Хечинашвили, 1978; Богомильский и др. 1983; Электродное протезирование . . ., 1984; Богомильский, Ремизов 1986, и др.).

7.8. СЛУХ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЯХ ПОРАЖЕНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Существует множество различных классификаций симптомов, характеризующих нарушения деятельности слуховой и вестибулярной систем при поражениях мозга различного генеза (Гольдин, 1954; Карасева, 1967; Калиновская, 1973; Благовещенская, 1976, и др.). В большинстве случаев нарушения деятельности этих двух систем идут сочетанно, и лишь иногда встречаются изолированные нарушения. Поражения слуха центрального генеза возникают при локализации патологического процесса в ядерных образованиях VIII нерва, в боковых отделах дна IV желудочка, в проводящих путях в стволе мозга, подкорковых и корковых образованиях.

При поражении мосто-мозжечкового угла и бокового выворота IV желудочка наиболее частыми симптомами являются снижение или выпадение слуховой чувствительности на стороне очага. Слух страдает во всем диапазоне частот, хотя наиболее грубые нарушения отмечаются в высокочастотной зоне (4, 8 кГц). Восприятие речи страдает в большей степени, чем восприятие чистых тонов: возникает так называемая рече-тональная диссоциация.

При стволовых поражениях в области варолиева моста наблюдается преимущественно вестибулярная симптоматика. Слух обычно остается интактным или страдает мало. Вероятно, в силу анатомических особенностей слухового пути изменения слуха бывают двухсторонними, симметричными и неотчетливо выраженными. Слух нарушается только в области высоких частот (4, 8 Гц), восприятие разговорной речи страдает в большей степени, чем тональный слух, причем

увеличение интенсивности приводит к ухудшению разборчивости речи.

При поражении среднего мозга, в частности, слух снижается на оба уха весьма значительно, рече-тональная диссоциация ярко выражена. Особенно резко нарушено восприятие речи при наличии нескольких источников звука. Дифференциальный порог по интенсивности резко увеличен.

При поражении диэнцефально-гипоталамического и таламо-стриарного уровней слуховые нарушения не выявляются. Одностороннее поражение слуховых отделов коры также не сказывается на тональном слухе. При очагах височной локализации страдает восприятие коротких звуков и нарушается разборчивость речи (Благовещенская, 1976). При теменно-височных очагах и патологическом процессе в нижнетеменной доле страдает бинауральный слух (см. главу 5). Надсреднемозговые отделы мозга, вероятно, участвуют в осуществлении более сложных функций, чем восприятие тонов, в том числе в их дифференцировании по частоте и интенсивности. Об этом свидетельствуют также материалы, полученные даже в условиях односторонней электрошоковой терапии и комиссуротомии (Trevvarthen, 1984).

Многочисленные попытки экспериментального выявления, какие (или какая) функции нарушаются при повреждении корковых отделов слуховой системы у животных, до настоящего времени не получили окончательного разрешения (Elliot, Traniotis, 1972; Neff et al., 1975; Cranford, 1979; Aitkin et al., 1984).

7.9. ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЛУХА ЧЕЛОВЕКА В НОРМЕ И ПРИ СЕНСОРНОЙ ДЕПРИВАЦИИ

На рис. 208 представлены данные, характеризующие слуховую чувствительность и диапазон воспринимаемых частот у людей разных возрастных групп, не предъявлявших жалоб на изменения слуха и не имевших анамнестических данных о перенесенных заболеваниях органа слуха и центральной нервной системы. Основными возрастными особенностями являются сужение диапазона воспринимаемых частот в высокочастотной зоне слуха и повышение порогов во всем частотном диапазоне, преимущественно в области высоких частот. Аудиограммы людей старше 50 лет обычно дают картину слабо выраженной нейросенсорной потери слуха. Особенно четкую картину возрастных изменений слуха дает костно-тканевая аудиометрия в расширенном диапазоне частот (Вартанян и др., 1989), т. е. при раздражении рецепторного аппарата, минуя воздушный путь проведения, при котором отклонения слуха могут определяться патологическими процессами в среднем ухе. Костно-тканевая аудиометрия, получившая особенно интенсивное развитие за последние 10 лет, значительно расширяет возможности исследования слуха в норме и является перспективной для оценки некоторых форм патологии звуковоспринимающего аппарата. В частности, были выявлены показатели скрытой патологии звуковоспринимающей системы (Вартанян и др., 1989), ускольза-

ющие от внимания исследователей при обычной аудиометрической процедуре измерения слуховой чувствительности по костной проводимости. Одним из существенных вопросов возрастной физиологии слуха является разделение собственно возрастных особенностей от профессиональных, медикаментозных и других изменений, связанных с перенесенными заболеваниями, конституционально-наследственными факторами и др.

Изучение слуховой чувствительности у детей разного возраста имеет существенное значение для определения критических этапов развития слуха, скорости созревания слуховой системы, ранней диагностики нарушений, дифференциальной диагностики нарушений речи, оптимизации коррекционно-педагогической работы.

Методы исследования слуха у детей различны, трудоемки и неоднозначны (Лях, Марусева, 1979; Глухова, 1980). До настоящего времени нет единого мнения о том, в каком внутриутробном возрасте возникает специфическая слуховая чувствительность у плода и когда

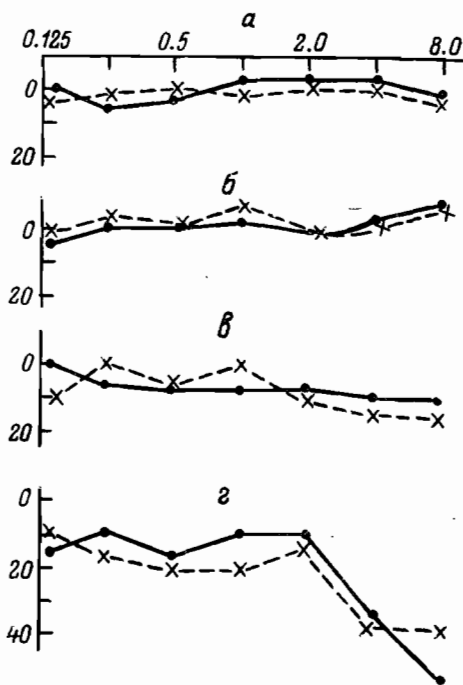


Рис. 208. Возрастные изменения тонального слуха (по: Вартамян и др., 1989).

По оси абсцисс — частота тонов, кГц; по оси ординат — величина потери слуха, дБ относительно нормы (0). Сплошная кривая — слух по воздушной, прерывистая — по костной проводимости; каждая кривая — средняя для десяти ушей. а — 15—24 года, б — 24—30 лет, в — 35—45 лет, г — 45—55 лет.

завершается морфологическое созревание структур слуховой системы. Учащение сердцебиений на звуки у семимесячного плода (Bernard, Sontag, 1947; Peiper, 1963) дает основание полагать, что слух сформирован задолго до рождения. Слуховые пороги у новорожденных измерялись различными способами: при регистрации мигательного рефлекса (105 дБ УЗД, по: Wedenberg, 1956), дыхательных реакций (60 дБ, по: Suzuki et al., 1964), частоты сердцебиений (40 дБ, по: Hoverstein, Moncur, 1969) и длиннолатентных слуховых вызванных потенциалов (35—55 дБ, по: Barnet, Goodwin, 1965; Rapin, Graziani, 1969).

К 8-му месяцу жизни младенца пороги достигают величин, характерных для взрослых (Hoversten, Moncur, 1969; Новикова, Рыбалко, 1987). Высокие пороги у новорожденных и их постепенное снижение с возрастом связывают обычно с наличием в среднем ухе новорожден-

ных миксоидной ткани, которая постепенно исчезает к концу 2-го — началу 3-го месяца. Дальнейшее снижение порогов, по-видимому, связано собственно с процессами созревания слуховой системы.

По данным Л. А. Новиковой и Н. В. Рыбалко (1987), детально исследовавших слух у детей с помощью слуховых вызванных потенциалов (ДСВП), возрастание амплитуды ДСВП отмечается в течение первых трех лет жизни. Особенно оно выражено между 2-м и 3-м годами жизни. Авторы считают этот факт показателем морфофункционального созревания слуховой системы, что соответствует морфологическим данным о развитии и дифференцировке проводящих путей и коры больших полушарий именно в этом возрастном периоде (Абовян и др., 1964; Дзугаева, 1975; Бетелева и др., 1977; Блинков, 1978). Окончательное завершение созревания слуховой системы, как и всей электрогенетической системы мозга, относится к 15—16 годам.

Применение аудиометрического обследования детей с помощью поведенческих методов (Лях, Марусева, 1979) в сочетании с регистрацией ДСВП дает возможность выявить резервные возможности слуховой системы (Новикова, Рыбалко, 1987). Эти возможности тем больше, чем больше разрыв между поведенческими и электрофизиологическими порогами. Раннее выявление слуховых нарушений и незамедлительное начало слухопротезирования и педагогической работы приводит к улучшению остаточного слуха на 10—20 дБ (Виноградова и др., 1964; Кузмичева, 1983; Новикова, Рыбалко, 1987, и др.). Без специальных мероприятий дефицит слуховой афферентации драматически сказывается на коррекции слухового восприятия: вторичные депривационные изменения усугубляют первичный эффект слуха. Именно поэтому оптимальный период для начала направленного развития слуховой функции соотносится с самыми первыми месяцами жизни (до 4 мес). Если слуховые аппараты применялись после 9-месячного возраста, аудиолого-педагогическая коррекция бывала менее эффективной.

ЛИТЕРАТУРА

- Абовян В. А., Глезер И. И., Мохова Т. М. Структура центральной и переходных зон коркового конца слухового анализатора человека в процессе онтогенеза // Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М.: Наука, 1961. С. 202—210.
- Адикашвили Д. Н., Кеванишвили З. Ш. Аудиометрическая характеристика коротко-, средне- и длиннотентных слуховых вызванных потенциалов // Журн. ушных, носовых и горловых болезней. 1985. № 2. С. 9—13.
- Андреев А. М., Арапова А. А., Гершуни Г. В. Электрические потенциалы улитки человека // Физиол. журн. СССР. 1938. Т. 26. С. 205—212.
- Андреев А. М., Волохов А. А., Гершуни Г. В. Об электрической возбудимости органа слуха // Физиол. журн. СССР. 1934. Т. 17. С. 546—554.
- Антипов В. И., Гаврилов Л. Р., Пудов В. И. и др. Применение фокусированного ультразвука мегагерцового диапазона для диагностики невриномы VIII нерва // Вестн. оториноларингологии. 1985. № 1. С. 32—35.
- Базаров В. Г., Лисовский В. А., Мороз Б. С., Токарев О. П. Основы аудиологии и слухопротезирования. М.: Медицина, 1984. 249 с.
- Белов И. М., Глухова Е. Ю., Муравьева К. А. К оценке функционального состояния слуховой системы методом компьютерной аудиометрии // Вестн. оториноларингологии. 1978. № 6. С. 24—29.

Бетелева Т. Г., Дубровинская Н. В., Фарбер Д. А. Сенсорные механизмы развивающегося мозга. М.: Наука, 1977. 175 с.

Бехтерев Н. Н. Характеристика имплантируемых электродов и условия стимуляции периферического отдела слуховой системы // Электродное протезирование слуха. Л.: Наука, 1984. С. 81—107.

Бехтерев Н. Н. Изменение характеристик вызванных потенциалов слуховой коры кошки на электрическую стимуляцию слухового нерва в процессе приживления интракохлеарного электрода // Сенсорные системы. М.: Наука, 1987. Т. 1. С. 272—278.

Благовещенская Н. С. Клиническая отоневрология при поражениях головного мозга. М.: Медицина, 1976. 392 с.

Блинов С. М. Общее анатомическое введение в нейропсихологию // Естественнонаучные основы психологии. М.: Наука, 1978. С. 24—54.

Богомилский М. Р., Ремизов А. Н. Кохлеарная имплантация. М.: Медицина, 1986. 176 с.

Богомилский М. Р., Сапожников Я. М. Электрофизиологическая аудиометрия в отборе больных к кохлеарной имплантации / Аудиометрия по слуховым вызванным потенциалам. Тбилиси: Мецниереба, 1983. С. 61—62.

Бреннер Р. Об электрофизиологии, электропатологии и электротерапии слухового нерва // Воен.-мед. журн. 1863. Ч. 88, кн. 10. С. 89—108.

Бутенко Л. Н. Исследование динамических характеристик акустического рефлекса внутриушных мышц при различных видах звуковой стимуляции. Киев. 1984. 29 с.

Вартаиян И. А., Гаврилов Л. Р., Гершуни Г. В. и др. Сенсорное восприятие. Опыт исследования с помощью фокусированного ультразвука. Л.: Наука, 1985. 189 с.

Вартаиян И. А., Линькова Л. Б., Савенкова Л. В. и др. Высокочастотная костно-тканевая аудиометрия со лба в норме и при скрытых нарушениях слуха // Физиология человека. 1989. Т. 15. С. 164—169.

Виноградова О. С., Парамонова Н. П., Соколов Е. Н. Анализ физиологических особенностей слуха слабослышащих детей // Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии. М.: Наука, 1964. С. 21—62.

Гаврилов Л. Р., Гершуни Г. В., Пудов В. И. и др. Использование фокусированного ультразвука мегагерцевого диапазона частот в отологии // Вестн. оториноларингологии. 1983. № 2. С. 3—8.

Гаврилов Л. Р., Цирульников Е. М. Фокусированный ультразвук в физиологии и медицине. Л.: Наука, 1980. 198 с.

Гершуни Г. В. Успехи электрофизиологического изучения органа слуха // Успехи соврем. биологии. 1937. Т. 6. С. 371—398.

Гершуни Г. В. Изучение деятельности звукового анализатора человека на основе использования разных реакций // Пробл. физиол. акуст. 1955. Т. 3. С. 45—52.

Гершуни Г. В. Методы исследования функции звукового анализатора // Физиологические методы в клинической практике. М.: Медицина, 1959. С. 75—91.

Гершуни Г. В. Слуховое восприятие при электрическом раздражении слуховых нервных волокон у человека в свете задач электрического протезирования слуха // Электродное протезирование слуха. Л.: Наука, 1984. С. 7—28.

Гершуни Г. В., Цирульников Е. М., Гаврилов Л. Р. и др. Особенности действия фокусированного ультразвука в мегагерцевом диапазоне на структуры ушного лабиринта при возникновении слуховых ощущений // ДАН СССР. 1980. Т. 251, № 3. С. 763—766.

Гершуни Г. В., Цирульников Е. М., Гаврилов Л. Р. и др. Способность слуховой оценки интервалов времени, определяемая с помощью ультразвука мегагерцевого диапазона // ДАН СССР. 1981. Т. 260, № 5. С. 1275—1277.

Глухова Е. Ю. Особенности слуховых вызванных потенциалов у новорожденных // Вестн. оториноларингологии. 1980. № 5. С. 17—21.

Гольдин С. Я. Отоневрологические симптомы и синдромы. М.: ЦИУВ, 1951. 263 с.

Дзугаева С. Б. Проводящие пути головного мозга человека. М.: Медицина, 1975. 254 с.

Дубова С. Б., Клумбис Э. Л. Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы у больных с опухолями области третьего желудочка и пищеводного тела // Аудиометрия по слуховым вызванным потенциалам. Тбилиси: Медицина, 1983. С. 68—69.

Каджая О. А. Объективная аудиометрия у детей и взрослых по слуховым вызванным потенциалам: Автореф. дис. . . канд. мед. наук. Тбилиси, 1986.

Калиновская И. Я. Стволовые вестибулярные синдромы. М.: Медицина, 1973. 216 с.

Карасева Т. А. Диагностика поражения височной доли с помощью количественных методов исследования слуха: Автореф. дис. . . канд. мед. наук. М., 1967. 21 с.

Кеванишвили З. Ш., Давид Э., Хволес Р. А., Давиташвили О. З. Билатеральная и межполушарная асимметрия слуховых вызванных потенциалов при моноауральной звуковой стимуляции // Физиология человека. 1979. Т. 5. С. 44—54.

Кузнецов В. С. Потребность городского населения в амбулаторнополиклинической и стационарной помощи при заболеваниях органа слуха // Тр. МНИИ уха, горла и носа. М., 1964. Вып. 13. С. 246—251.

Кузьмичева Е. П. Развитие речевого слуха у глухих. М.: Медицина, 1983. 160 с.

Лифанов В. Л., Козаренко М. К. Распространенность глухоты и тяжелой тугоухости среди сельского населения Украинской ССР // VII съезд отоларингологов СССР. М., 1975. 36 с.

Лях Г. С., Марусева А. М. Аудиологические основы реабилитации детей с нейросенсорной тугоухостью. Л.: Медицина, 1979. 200 с.

Милованова Л. С., Дубова С. Б., Махмудов У. Б. Стволовые вызванные потенциалы на акустическую стимуляцию у больных с невриномами VIII нерва // Вопр. нейрохирургии. 1983. № 2. С. 48—51.

Мороз Б. С., Базаров В. Г. Установка для исследования слуховой функции методом импедансометрии // Журн. ушных, носовых и горловых болезней. 1974. № 1. С. 115—117.

Мороз Б. С., Базаров В. Г., Поляков А. Н. Сравнительная характеристика стволомозговых вызванных потенциалов у человека в норме при моноауральной и бинауральной стимуляции // Журн. ушных, носовых и горловых болезней. 1985. № 5. С. 23—26.

Мороз Б. С., Пальгов В. И. К вопросу о физиолого-гигиенической ценности акустического рефлекса // Гигиена труда. 1976. № 9. С. 7—11.

Мороз Б. С., Поляков А. Н. Нейрофизиологические механизмы помехоустойчивости слуха по данным регистрации коротколатентных слуховых вызванных потенциалов // Физиология человека. 1987. Т. 13. С. 363—368.

Морозов В. П. Психоакустические аспекты изучения речи // Механизмы деятельности мозга человека. Нейрофизиология человека. Л.: Наука, 1988. С. 578—607.

Назаренко В. И., Марченко А. Т. Характеристики слуховых ощущений и корковых вызванных потенциалов при ультразвуковом раздражении лабиринта височной кости // Физиология человека. 1987. Т. 13. С. 504—507.

Новикова Л. А., Рыбалко Н. В. Использование вызванных потенциалов для изучения слухового восприятия в норме и при нарушении слуха // Вопр. психологии. 1979. № 3. С. 134—136.

Новикова Л. А., Рыбалко Н. В. Нейросенсорные нарушения слуха у детей. (Электрофизиологическое исследование). М.: Педагогика, 1987. 128 с.

Оглезнев К. Я., Шестериков С. А., Зарецкий А. А. Слуховые стволовые вызванные потенциалы в диагностике заболеваний центральной нервной системы. М.: Медицина, 1984. 103 с.

Оглезнев К. Я., Шестериков С. А., Шубин Е. Б. Вызванные потенциалы ствола мозга и периферических нервов. Новосибирск: Наука, 1987. 192 с.

Преображенский Б. С. Очерк истории отоларингологии / Руководство по отоларингологии. М.: Медицина, 1960. Т. 1. С. 7—99.

Преображенский Ю. Б., Годин Л. С. Основы слухового протезирования детей. М.: Медицина, 1973. 176 с.

Пудов А. И. Некоторые аспекты слухового восприятия фокусированного амплитудно-модулированного ультразвука // Вестн. оториноларингологии. 1986. № 1. С. 29—32.

Пудов А. И., Терещук Т. И., Евстратьева Л. И. Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы при некоторых патологических состояниях ствола мозга // Вопр. нейрохирургии. 1986. № 4. С. 39—43.

Розенблюм А. С., Терещук Т. И., Цирульников Е. М. Характеристика тугоухости и проблема протезирования слуховой функции // Электродное протезирование слуха. Л.: Наука. 1984. С. 29—37.

Рыбалко Н. В. Исследование влияния физических параметров звукового стимула на вызванные потенциалы у тугоухих и нормальнослышающих людей // Физиология человека. 1980. Т. 6, № 1. С. 161—163.

Сагалович Б. М. Некоторые итоги и перспективы слухового восприятия ультразвука в эксперименте и клинике // Тр. ГосНИИ уха, горла и носа. М., 1964. Т. 13. С. 7—25.

Сагалович Б. М. Общая семиотика тугоухости // Тугоухость. М.: Медицина, 1978. С. 168—220.

Сагалович Б. М. О номенклатуре слуховых вызванных потенциалов человека // Физиология человека. 1984. Т. 10. С. 1019—1026.

Сагалович Б. М. Слуховое восприятие ультразвука. М.: Наука, 1988. 287 с.

Сагалович Б. М., Мелкумова Г. Г. Диапазоны воспринимаемых человеческим ухом ультразвуковых частот // Биофизика. 1966. Т. 11, № 1. С. 156—163.

Сагалович Б. М., Мелкумова Г. Г. Длинно- и коротколатентные слуховые вызванные потенциалы в компьютерной аудиометрии // Вестн. оториноларингологии. 1980. № 6. С. 14—21.

Сагалович Б. М., Покрывалова К. П. О возможности восприятия человеком ультразвуковых частот // Биофизика. 1964. Т. 9, № 1. С. 138—141.

Таварткиладзе Г. А. Слуховые вызванные потенциалы ствола мозга // Физиология человека. 1983. Т. 9. С. 360—368.

Таварткиладзе Г. А. Слуховые вызванные потенциалы улитки и ствола мозга в норме и при различных формах тугоухости: Автореф. дис. . . . докт. мед наук. М., 1987.

Терещук Т. И., Пудов А. И., Краева Н. И. Опыт использования компьютерной аудиометрии при экспертизе тугоухости и глухоты // Вестн. оториноларингологии. 1984. № 3. С. 3—8.

Терещук Т. И., Пудов А. И., Краева Н. И. Компьютерная аудиометрия при диагностике невриномы VIII нерва // Вестн. оториноларингологии. 1982. № 5. С. 15—21.

Ундриц В. Ф. Физиология уха и методика физиологического эксперимента на ухе // Руководство по оториноларингологии. М.: Медицина, 1960. Т. 1. С. 175—260.

Ундриц В. Ф., Темкин Я. С., Нейман Л. В. Руководство по клинической аудиологии. М.: Медицина, 1962. 324 с.

Харшак Е. М. Объем аудиометрического обследования и форма его анализа // Журн. ушных, носовых и горловых болезней. 1969. № 5. С. 21—31.

Хечинашвили С. Н. Вопросы аудиологии / Тбилиси: Мецниереба, 1978. 298 с.

Хечинашвили С. Н., Кеванишвили З. Ш. Коротколатентный слуховой вызванный потенциал человека // Сенсорные системы. Л.: Наука, 1982. С. 87—108.

Хечинашвили С. Н., Кеванишвили З. Ш. Слуховые вызванные потенциалы человека. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 365 с.

Электродное протезирование слуха. Л.: Наука, 1984. 215 с.

Aitkin L. M., Irvine D. R. F., Webster W. R. Central neural mechanisms of hearing // Handbook of physiology. The nervous system. Amer. Physiol. Soc. Maryland: Bethesda, 1984. Vol. 111. P. 675—738.

Bagshaw E. V., Evans M. H. Measurement of current from microelectrodes

when stimulating within the nervous system // *Exp. Brain Res.* 1976. Vol. 25. P. 391—400.

Barnet A. B., Goodwin R. S. Averaged evoked electroencephalographic responses to clicks in the human newborn // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1965. Vol. 18. P. 441—450.

Beck A. Die Bestimmung der lokalisation der Gehirn und Rückenmarksfunktionen vormittelst der elektrischen Erscheinungen // *Zbl. Physiol.* 1890. Bd 4. S. 473—476.

Bernard S., Sontag L. W. Fetal reactivity to tonal stimulation // *J. Genet. Psychol.* 1947. Vol. 70. P. 205—210.

Borg E., Löfqvist L. Brainstem response (ABR) to rarefaction and condensation clicks in normal hearing and steep high-frequency hearing loss // *Scand. Audiol.* 1981. Suppl. 13. P. 99—101.

Bryan C. R. The papyrus ebers // *Hearing and hearing impairment* / Eds. L. I. Bradford, W. G. Hardy. New York: Acad. Press, 1979. P. 3—13.

Bryan M. E., Nowell E. The application of ultrasound to audiometry // *Biomed. Eng.* 1974. Vol. 9. P. 10—13.

Caton R. Interimreport on investigation of the electric currents of the brain // *Brit. Med. J.* 1877, Suppl. 62. Pt 1.

Clement R. A., Edwards L., Davis D. L. et al. Source derivation of the brainstem auditory evoked potential // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1985. Vol. 62. P. 459—461.

Clemis J. D., McGee T. Brainstem electric response audiometry in the differential diagnosis of acoustic tumors // *Laryngoscope.* 1979. Vol. 83. P. 31—42.

Coats A. C., Martin J. L. Human auditory nerve action potentials and brainstem evoked responses. Effects of audiogram shape and lesion location // *Arch. Otolaryngol.* 1977. Vol. 103. P. 605—622.

Cranford J. L. Auditory cortex lesions and interaural intensity and phase-angle discrimination in the cat // *J. Neurophysiol.* 1979. Vol. 42. P. 1518—1526.

Davis H. Principles of electric response audiometry // *Ann. Otolaryngol.* 1976. Suppl. 28. 96 p.

Davis R. A. Effects of acoustic stimuli on the waking human brain // *J. Neurophysiol.* 1939. Vol. 2. P. 494—499.

Dieroff H. G., Ertel H. Some thoughts on the perception of ultrasonics by man // *Arch. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1975. Vol. 209. P. 277—290.

Eddington D. K., Dobelle W. H., Brackmann D. E. et al. Auditory prosthesis research with multiple channel intracochlear stimulation in man // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1978. Vol. 87. Suppl. 53. P. 5—39.

Eggermont J., Don M. Mechanism of central conduction time prolongation in brainstem auditory evoked potentials // *Arch. Neurol.* 1986. Vol. 43. P. 116—120.

Elliot Dé D., Tranotis C. Cortical lesions and auditory discrimination // *Psychol. Bull.* 1972. Vol. 77. P. 198—222.

Ferguson I. T., Ramsden R. T., Lythogoe M. Brainstem auditory evoked potentials and blink reflexes in multiple sclerosis // *J. Laryngol.* 1985. Vol. 99. P. 677—683.

Functional electrical stimulation: application in neural prostheses. New York: Dekker, 1977. 661 p.

Galambos R. Electrophysiological measurement of human auditory function // *The nervous system. Vol. 3. Human communication and its disorders.* New York: Raven Press, 1975. P. 181—189.

Galambos R., Hecox K. Clinical applications of the brainstem auditory evoked potentials // *Progr. Clin. Neurophysiol.* 1977. Vol. 2. P. 1—19.

Gerul G., Jansen Th., Mrowinski D. Latency of the auditory evoked brainstem responses in cochlear hearing disorders // *J. Laryngol. Rhinol. Otol.* 1985. Vol. 64. P. 162—168.

Hawkins S. D. Loudness discomfort levels // *J. Speech Hear. Dis.* 1980. Vol. 45. P. 4—15.

Hearing and hearing impairment / Eds. L. I. Bradford, W. G. Hardy. New York: Plenum Press, 1979. 422 p.

Hochmair-Desoyer I. J., Hochmair E. S., Fisher R. E., Burian K. Preliminary speech perception results through a cochlear prosthesis // *Neuronal mechanisms of hearing*. New York; London: Plenum Press, 1981. P. 417—421.

House W. F., Urban J. Long term results of electrode implantation and electric stimulation of the cochlea in man // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1973. Vol. 82. P. 504—517.

Hoversten G. H., Moncur J. P. Stimuli and intensity factors in testing infants // *J. Speech Hear. Res.* 1969. Vol. 12. P. 687—702.

Hughes J. R., Fino J. J., Hart L. Amplitude and latency distributions throughout the scalp for all waves of the brainstem auditory evoked potential // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1985. Vol. 61. P. 22—26.

Jewett D. L. Volume conducted potentials in response to auditory stimuli as detected by averaging in cat // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1970. Vol. 28. P. 609—618.

Kiang N. Y. S., Moxon E. C. Physiological consideration in artificial stimulation of the inner ear // *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 1972. Vol. 81. P. 714—730.

Konishi I. D., Teas D. C., Wernick J. S. Effects of electrical current applied to cochlear partition on discharges in individual auditory nerve fibers I. Prolonged direct current polarization // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 47. P. 1519—1526.

Kusakary J., Okitsu T., Kobayashi T., Rokugo M. ABR audimetry in the diagnosis of cerebellopontine angle tumors // *Acta Otorinolaryng.* 1981. Vol. 43. P. 336—344.

Levitt H. Methods for evaluation of hearing aids // *J. Scand. Audiol.* 1978. Vol. 6. P. 200—240.

Merzenich M. M., White M. W. Cochlear implant. The interface problem // *Functional electrical stimulation: application in neural prostheses*. New York: Dekker, 1977. P. 324—340.

Møller A. R., Jannetta P. J. Auditory evoked potentials recorded intracranially from the brainstem in man // *Exp. Neurol.* 1982. Vol. 78. P. 144—157.

Møller A. R., Tannetta P., Bennet M., Møller M. B. Intracranially recorded responses from the human auditory nerve: new insight into the origin of brainstem evoked potentials // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1981. Vol. 52. P. 18—27.

Møller M. B., Møller A. R. Brainstem auditory evoked potentials in patients with cerebellopontine tumours // *Ann. Otolaryngol.* 1983. Vol. 92. P. 645—649.

Neff W. D., Dewson J. H. Speech sound discrimination by cats // *Science*. 1964. Vol. 144. P. 155—167.

Neff W. D., Diamond I. T., Casseday J. H. Behavioral studies of auditory discrimination: Central nervous system // *Handbook of sensory physiology. Auditory system*. Berlin: Springer-Verlag, 1975. Vol. 5, P. 2. P. 307—400.

Otte J., Schuknecht H. F., Kerr A. G. Ganglion cells populations in normal and pathological human cochlea. Implications for cochlea implantation // *Laryngoscope*. 1978. Vol. 88. P. 1231—1247.

O-Ushi T., Kanzaki J. Diagnostic value of auditory brainstem responses (ABR) in differential diagnosis between cochlear deafness and acoustic neuromas // *Acta Otolaryngol.* 1983. Suppl. 393. P. 85—91.

Pascual D. P. Frequency responses of hearing aids and their effects on the speech perception of hearing impaired subjects // *Ann. Otol.* 1975. Vol. 84. P. 5—38.

Peiper A. Cerebral function in infancy and childhood. New York: Acad. Press. 1963. 683 p.

Pfingst B. E., Hienz R., Kimm J., Miller J. Reaction-time procedure for measurement of hearing. I. Suprathreshold functions // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1975a. Vol. 57. P. 421—430.

Pfingst B. E., Hienz R., Miller J. Reaction time procedure for measurement of hearing. II. Threshold functions // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1975b. Vol. 57. P. 431—436.

Pialoux P., Chouard C. H., Mac Leod P. Physiological and clinical aspects of the rehabilitation of total deafness by implantation of multiple intracochlear electrodes // *Acta Otolaryngol.* 1976. Vol. 81. P. 436—441.

Pialoux P., Chouard C. H., Meyer B., Fugain C. Indications and results of the multichannel cochlear implant // *Acta Otolaryngol.* 1979. Vol. 87. P. 176—184.

Picton T. W., The strategy of evoked potential audiometry // Early diagnosis of hearing loss. New York: Grune, Stratton, 1978. P. 279—307.

Ployet M. J., Robier A., Lemaire M. C. et al. Limites des potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral dans le diagnostic des surdités de l'enfant // Ann. Otolaryngol. Chir. Cervicofac. 1986. Vol. 103. P. 9—12.

Pumfrey R. Upper limit of frequency for human hearing // Nature. 1950. Vol. 166. P. 571.

Pytel J., Bauer M., Specht H. et al. Agytorzsi akustikus kivatott potenciólok (BERA) regisztrálása kulso hallójaratt elektroddal // Ful-Orr-Gegegyogyaszat. 1985. Vol. 31. P. 210—219.

Rapin I., Graziani L. J. Auditory-evoked responses in uncertain diagnosis // Arch. Otolaryngol. 1969. Vol. 90. P. 307—314.

Ritter S. W. Wirkung des Galvanismus der Voltaischen Batterie auf menschliche Sinnes-Werkzeuge // Ann. Phys. Chem. 1801. Bd 7. S. 447—484.

Ross M. Hearing and evaluation // Handbook of clinical audiology. Baltimore: Univ. Press, 1972. P. 624—655.

Scherg M., Gramon D. A new interpretation of the generators of BAEP waves 1—V: results of a spatiotemporal dipole model // EEG Clin. Neurophysiol. 1985. Vol. 62. P. 290—299.

Shannon R. V. Growth of loudness for sinusoidal and pulsative electrical stimulation // Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 1981. Vol. 90. P. 13—14.

Simmons F. B. Electrical stimulation of auditory nerve in man // Arch. Otolaryngol. 1966. Vol. 84. P. 2—54.

Simmons F. B. Electrical stimulation of the auditory nerve in cats: long term electrophysiological and histological results // Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 1979. Vol. 88. P. 533—539.

Simmons F. B., Epley J. M., Limmis R. C. Auditory nerve: electrical stimulation in man // Science. 1965. Vol. 148. P. 104—106.

Simmons F. B., Glatke T. J. Some electrophysiological factors in volley-pitch perception by electrical stimulation // Sensorineural hearing loss. London: Acad. Press. 1970. P. 225—240.

Simmons F. B., Glatke T. J. Comparison of electrical and acoustical stimulation of the cat ear // Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 1972. Vol. 81. P. 731—738.

Simmons F. B., Mathews R. G., Walker M. G., White R. L. A functioning multichannel auditory nerve stimulator // Acta Otolaryngol. 1979. Vol. 87. P. 170—175.

Simmons F. B., Mongeon C. J., Lewis W. R., Huntington D. A. Electrical stimulation of acoustical nerve and inferior colliculus: result in man // Arch. Otolaryngol. 1964. Vol. 79. P. 559—567.

Simmons F. B., White R. L., Walker M. G., Mattheus G. R. Pitch correlates of direct auditory nerve electrical stimulation // Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 1981. Vol. 90. P. 15—18.

Soehner H., Kinarti R. Considerations in the differentiation between brainstem lesions and sensory-neural hearing loss using auditory nerve-brainstem evoked response // EEG Clin. Neurophysiol. 1984. Vol. 15B. P. 159—163.

Soehner H., Kinarti I., Gafni M. The latency of auditory nerve — brainstem responses in sensory-neural hearing loss // Arch. Otolaryngol. 1981. Vol. 230. P. 189—199.

Starr A. Clinical relevance of brainstem auditory evoked potentials in brainstem disorders in man // Progr. Clin. Neurophysiol. 1977. Vol. 2. P. 45—57.

Starr A., Achor L. J. Auditory brainstem responses in neurological disease // Arch. Neurol. 1975. Vol. 32. P. 761—768.

Starr A., Brackman D. E. Brainstem potentials evoked by electrical stimulation of the cochlea in human subjects // Ann. Otolaryngol. 1979. Vol. 88. P. 550—556.

Suzuki T., Kamiyo Y., Kiuchi S. Auditory test of new born infants // Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 1964. Vol. 73. P. 914—923.

Thornton A. R. D. Cochlear and BSERs in multiple sclerosis // EEG Clin. Neurophysiol. 1978. Vol. 44. P. 131—138.

Thornton A. R. D. The technical aspects of cochlear implantation // J. Scand. Audiol. 1978. Vol. 6. P. 379—409.

Timm C. Hörempfindungen im Ultraschallgebiet // *Experientia*. 1950. Bd 6. S. 357—358.

Trevarthen C. Hemispheric specialization // *Handbook of physiology. The nervous system.* // Amer. Physiol. Soc. Maryland: Bethesda, 1984. Vol. 111. P. 1129—1190.

Volta A. On the electricity excited by mere contact of conducting substances of different kinds // *Proc. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.* 1800. Vol. 90. P. 402—431.

Wedenberg E. Determinants of the hearing acuity in newborn // *Nordic. Med.* 1956. Vol. 50. P. 1022—1024.

Yamada O., Kadera K., Yagi T. Cochlear processes affecting wave V latency of the auditory evoked brainstem response. A study of patients with sensory hearing loss // *J. Scand. Audiol.* 1979. Vol. 8. P. 67—70.

Zollner Ch., Karnal T., Stange G. Input-output function and adaptation behavior of the five early potentials registered with the ear lob-vertex pick-up // *Arch Otolaryngol.* 1976. Vol. 212. P. 23—33.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

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.

Звук, возникающий в водной среде, описывается двумя переменными: скоростью частиц среды или смещением — интегралом от скорости частиц — и давлением на единицу площади. Эти две особенности присущи звукам, распространяющимся как от простейшего монопольного точечного источника, так и 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 $1/r^2$. Область вблизи источника называется ближним полем источника. В ней отмечаются преимущественно эффекты смещения частиц среды.

Колеблющийся источник генерирует также распространяющуюся волну давления. В зоне, далекой от источника, обозначаемой как дальнее поле, скорость частиц пропорциональна звуковому давлению и смещение частиц появляется в той фазе, что и звуковое давление. Амплитуда волны давления уменьшается с расстоянием, как $1/r$. В дальнем поле преобладают эффекты, определяемые волнами давления. Поэтому в условиях водной среды необходимо учитывать эффекты смещения частиц и звукового давления и их соотношение в зависимости от расстояния между источником звука и приемником. Очевидно, что в условиях лабораторных исследований слуха у водных позвоночных на результаты эксперимента могут легко повлиять эффекты ближнего поля из-за малых размеров аквариумов и большой длины волны низкочастотных звуков, к которым эти животные наиболее чувствительны.

Рассмотренные выше эффекты ближнего и дальнего полей представлены как акустические эффекты, но в ряде случаев они описываются и как гидродинамические. Более подробно особенности распространения звука в водной среде описаны в ряде обзоров (Ржевкин, 1948; Красильников, 1954; Enger, 1968; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Романенко, 1974).

8.1. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА РЫБ

У водных позвоночных, так же как и у некоторых животных, ведущих смешанный образ жизни (земноводные), имеется по крайней мере два рецепторных аппарата, непосредственно относящихся к организации восприятия звуковых сигналов и их оценке: органы латеральной линии и лабиринт, которые обозначаются обычно как акустико-латеральная система. Некоторые виды рыб обладают специальными адаптивными приспособлениями, усиливающими колебания дальнего поля при передаче их к структурам лабиринта. К этим приспособлениям относятся плавательный пузырь и веберовский аппарат у костно-пузырных рыб (*Ostariophysi*), различные функционально-гомологичные образования у *Clupeidae*, *Mormyroidea*, *Labyrinthici* (Wever, 1974).

Акустико-латеральная система

Физические явления, вызываемые распространяющимся в водной среде звуком, воспринимаются органами латеральной линии (Hoagland, 1933) и внутренним ухом рыбы (Jacobs, Tavalga, 1967). Общей рецепторной структурой в обоих случаях выступают волосковые клетки. Они дают электрический ответ при сгибании волосков, вызванном перемещением купулы (Flock, 1965). Фактором, вызывающим рецепторный потенциал клеток латеральной линии и внутреннего уха, являются силы механического смещения, возникающие между дополнительными и рецепторными структурами. Движение жидкости, окружающей тело рыбы, служит адекватным раздражителем рецепторов латеральной линии, причем ответ рецепторов несомненно зависит от амплитуды и частоты смещения частиц воды (Harris, Bergeijk, 1962). Органы латеральной линии могут рассматриваться как акустический детектор ближнего поля (Bergeijk, 1967). Это подтверждается возможностью регистрации микрофонных потенциалов от рецепторов латеральной линии на вибраторные стимулы (Porreger, 1970). Чувствительность к смещениям, наблюдаемым в ближнем поле, составляет для органов боковой линии величины порядка нескольких ангстрем, тогда как тактильная чувствительность (рецепторы кожи пальца человека) измеряется величинами не менее нескольких микрон (Bergeijk, 1967; Вартанян и др., 1985). По мнению Дикграфа (Dijkgraaf, 1963), боковая линия является органом тактильного чувства. Кан (Cahn, 1967) рассматривает ее как часть органа слуха, воспринимающую звуковые волны.

На *Raja clavata* показано (Löwenstein, Wersäll, 1959), что каждая волосковая клетка имеет два вида волосков: одиночную киноцилию и множественные стереоцилии. Эта единственная киноцилия расположена эксцентрически, в связи с чем волосковые клетки обладают четко выраженной морфологической асимметрией. Электрический ответ рецепторной клетки возникает при сгибании волосков, вызванном перемещением кутикулы (Flock, 1965). Установлено, что клетка

отвечает негативным потенциалом, возбуждающим нервное волокно, если перемещение пучка волосков осуществляется в сторону кинотрилли. Этот факт свидетельствует о корреляции морфологической асимметрии с функциональной поляризацией. Чувствительные оси клеток нейроматов равнонаправлены: примерно половина клеток чувствительна к отклонению волосков в одном направлении, а другая — к отклонению волосков в ином направлении. Подобная дифференциация клеток по чувствительности к направлению изгиба волосков представляет собой одно из возможных объяснений факта возникновения микрофонных потенциалов удвоенной частоты (Flock, Wersäll, 1962) по сравнению с частотой раздражающего стимула в диапазоне вибраций 14—600 Гц, регистрируемых от органа латеральной линии (Jelof et al., 1952).

Иннервация волосковых клеток также обладает существенными различиями: часть нервных волокон связана исключительно с клетками, чувствительными к одному направлению изгиба волосков, а другие волокна — исключительно с клетками, чувствительными к противоположному направлению изгиба волосков (Sand, 1937; Enger, 1973).

При низких частотах вибраторных стимулов — до 100—200/с — отмечается синхронизация нервных импульсов с частотной вибрацией.

Звукопередача у костно-пузырных рыб

Отклонения ближнего поля передаются непосредственно к лабиринту через мягкие ткани. Для восприятия волн давления необходим усилитель. В качестве такого усилителя выступает плавательный пузырь. Плавательный пузырь развивается как дивертикул дорсальной или латеральной стенок передней части кишок и в конечном виде представляет собой мешок, заполненный газом (кислород, азот, углекислый газ), расположенный в брюшной полости. При действии волн давления плавательный пузырь расширяется и сжимается в точном соответствии с частотой изменений волн давления. Таким образом, он становится вторичным источником звуковых колебаний соответственно с полем смещения и давления вокруг него. Плавательный пузырь имеет определенный резонанс, который может быть установлен на основе его физических свойств и для большинства рыб лежит в пределах 100—1000 Гц в зависимости от особенностей того или иного вида (Вайтулевич, Ушаков, 1974).

Органы латеральной линии малочувствительны к ближнему полю, создаваемому плавательным пузырем, поскольку чувствительные оси их волосковых клеток лежат параллельно поверхности тела рыбы и перпендикулярно ближнему полю пузыря. Напротив, осевая чувствительность части клеток лабиринта достаточно хорошо соответствует радиальному ближнему полю пузыря, что обеспечивает их ответы на изменения этого вторичного ближнего поля. Из этого следует, что направление прихода сигнала существенно с точки

зрения эффективности звукопередачи. Об этом свидетельствуют данные об асимметрии приемных свойств плавательного пузыря (Альтман и др., 1984). Он наиболее чувствителен к звукам переднего относительно тела рыбы направления.

Учитывая резонансные свойства плавательного пузыря, можно считать, что рыбы чувствительны к волнам дальнего поля в диапазоне колебаний 0.1—1 кГц, особенно в тех случаях, когда рыба обладает макулой с соответствующей осью чувствительности. У более

высокоорганизованных водных позвоночных в процессе эволюции развивались специальные образования, усиливающие колебания дальнего поля при передаче их к структурам лабиринта. К подобным функциональным гомологическим приспособлениям относится прежде всего веберовский аппарат.

Четыре пары косточек, которые называются клауструм, скапиум, интеркалариум и трипус (рис. 209), были открыты Вебером (Weber, 1820). Известно всего четыре семейства костно-пузырных рыб, обладающих веберовским аппаратом. Непосредственную связь с пузырем имеет только трипус. Все четыре

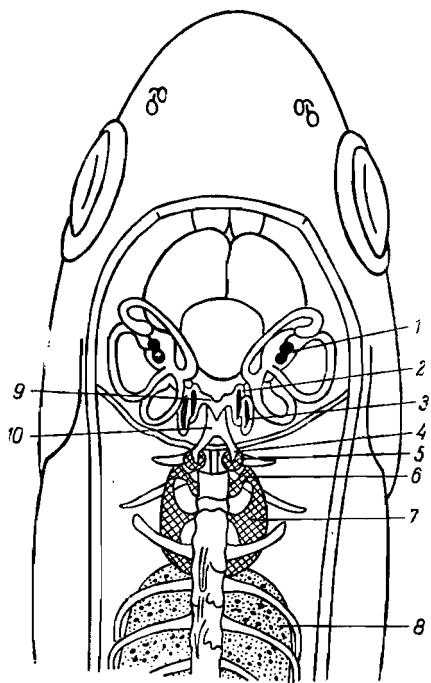


Рис. 209. Веберовский аппарат костно-пузырной рыбы (по: Frisch K. von, 1938).

1 — utriculus, 2 — sacculus, 3 — lagena, 4 — claustrum, 5 — scaphium, 6 — intercalarium, 7 — tripus, 8 — плавательный пузырь, 9 — поперечный канал, 10 — непарный синус.

косточки объединены друг с другом связками, а с первыми четырьмя позвонками — мембранозным хрящом.

Движения стенок плавательного пузыря через систему косточек передаются к непарному синусу, а затем к поперечному каналу и саккулюсу (рис. 209). Движение лимфатических жидкостей возможно только в направлении к саккулюсу или от него. Передача эндолимфатического перемещения жидкости к сенсорному эпителию макулы осуществляется непосредственно за счет движения жидкости в поперечном канале. Отолит качается по своей длинной оси и возбуждает сенсорные клетки макулы. Их непосредственный контакт не установлен.

Функциональное значение плавательного пузыря, веберовского аппарата и других структур, имеющих отношение к передаче звука, исследовано недостаточно. Несомненная слуховая функция плавательного пузыря и его акустические свойства доказаны в ряде работ

(Sand, Enger, 1973; Астафьева, Вайтулевич, 1974). Острота настройки плавательного пузыря изучена недостаточно (Альтман и др., 1984). Представляется, что система передачи без выраженного резонанса имеет определенные преимущества для временного анализа звуковых сигналов, свойства которых аналогичны свойствам звуков, продуцируемых рыбами (Tayolga, 1964; Winn, 1964; Porper, 1972).

Крайне скудны знания о влиянии веберовского аппарата на слуховую функцию. В одном из исследований, посвященных этой проблеме, показано, что двустороннее удаление *tripus* вызывает уменьшение слуховой чувствительности у *Ictalurus nebulosus* на 25—40 дБ в диапазоне частот 200—300 Гц (Poggendorf, 1952). Обзор исследований роли адаптивных приспособлений дан в работе Фэя и Поппера (Fay, Porper, 1980).

Лабиринт

Возникновение лабиринта — закрытой системы полукружных каналов, расположенных глубоко под кожей головы, — рассматривается как значительный прогресс в эволюции органов слуха. Различные предположения о процессе развития закрытой системы полукружных каналов имеются в ряде работ (Fay, Porper, 1974, 1980). Фактически даже у самых примитивных современных водных позвоночных — миксины *Mixine* и миноги *Petromyzon* — имеется хорошо развитый лабиринт (Burlet, 1934).

Лабиринт *Mixine* состоит из одного полукружного канала с двумя кристами и одиночной отолитовой макулы (рис. 210, А). *Petromyzon* имеет лабиринт, включающий в себя два полукружных канала, три отолитовые макулы и маленькое чувствительное пятнышко, представляющее собой зачаток *papilla neglecta* (рис. 210, В).

Рыбы, стоящие на более высокой ступени эволюционного развития (*Elasmobranchii*, *Palaeoniscoidii*, *Crossopterygii*), обладают уже достаточно развитым лабиринтом, состоящим из трех полукружных каналов с их ампулами и трех отолитовых органов: утрикулуса, саккулуса и лагены (рис. 210, В).

У высокоорганизованных *Ostariophysi* обнаружены наибольшие различия в структуре *pars interior* по сравнению с другими видами. Саккулярный отолит у них мал и изогнут по отношению к лагенарному отолиту, мешки связаны большими эндолимфатическими пространствами (поперечный канал), переходящими сзади в непарный синус. У других видов рыб саккулярный и лагенарный отолиты близки по величине, а поперечный канал или непарный синус отсутствует.

Интересной особенностью чувствительных волосковых клеток лабиринта является унидирекционная чувствительность, характерная для каждой кристы (Löwenstein, Wersäll, 1959). Положение киноцилии фиксировано здесь таким образом, что в горизонтальной ампуле она расположена на стороне, обращенной к утрикулусу, а в вертикальной ампуле — на стороне, противоположной утрикулусу. Тонкая структура уха *Ostariophysi* проанализирована в работе Гема

(Нама, 1969). Волосковые клетки саккулярной макулы золотой рыбки (*Carassius auratus*) обнаруживают морфологическую поляризацию: киноцилия ориентирована дорсально внутри дорсальной

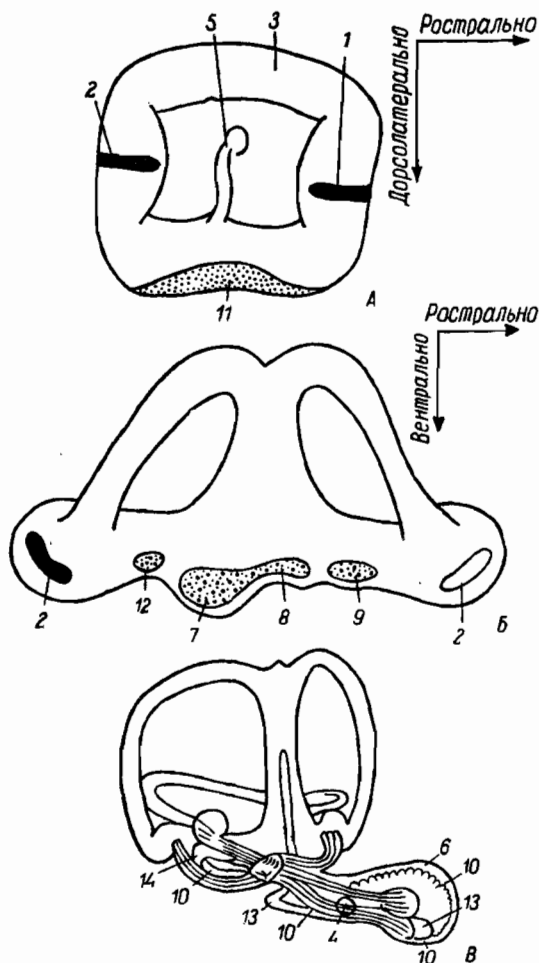


Рис. 210. Схемы лабиринтов миксины — *Mizine* (А), миноги — *Petromyzon* (Б), костистой рыбы — *Cyprinus idus* (В) (по: Retzius, 1881; Burlet, 1934).

1, 2 — передняя и задняя кресты; 3, 4 — общий и поперечный каналы; 5 — эндолимфатический проток и общий мешок; 6 — лагена; 7 — лагеноарная, 8 — саккулярная и 9 — утрикулярная макулы; 10 — отолит; 11 — отолитовая макула; 12 — папилла неглектта; 13 — саккулюс; 14 — утрикулус. На В дана только слуховая часть VIII нерва.

части макулы и вентрально в ее вентральной части. У костистых рыб (Flock, 1965) и млекопитающих (Spoendlin, 1968) чувствительные оси сенсорных клеток в утрикулусе, так же как и в органах латеральной линии, имеют различные направления. Утрикулус, однако, в отличие от органов латеральной линии, где чувствитель-

ные оси клеток разнонаправленны, содержит области, в которых группы клеток имеют одинаковую ориентацию. Это свидетельствует о том, что рецепторные образования утрикулуса могут отвечать на ускорения любой направленности. У костистых рыб утрикулус является основным регулятором положения тела; функции саккулюса и лагены остаются еще неясными (Schoen, Holst, 1950).

В соответствии с широко распространенной точкой зрения, функции различных структур лабиринта рыб специализированы. Чувствительность к угловым ускорениям реализуется у них благодаря циркулярной системе полукружных каналов, а чувствительность к гравитации связана с увеличением внутренней массы системы. Именно этим, возможно, обусловлено 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, боковое наклонение, соотношение высоты в направлении от головы к хвосту).

Как уже отмечалось, существенное значение имеет направление прихода сигнала для возбуждения как в системе звукопередачи, так и в клеточных ансамблях внутреннего уха (Porreger, 1970). Пространственная поляризация отолитового аппарата и рецепторов является причиной возбуждения слуховых волокон при изменении взаимной ориентации отолита и волосков. У рыб, имеющих костно-пузырную систему передачи звука, отолит сравнительно легкий (Henson, 1974), изгиб стереоцилий возникает в силу движения эндолимфы и колебаний отолита. У рыб без специализированных приспособлений для передачи звуков отолит массивный, его перемещения более медленны, чем перемещение рецепторной клетки. Характер движения отолита зависит от частоты звука. Поэтому даже в этих случаях частотная избирательность слуха достаточно велика.

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 (Frisch, 1936, 1938; Dijkgraaf, 1949) было показано, что *pars inferior* (саккулюс и лагена) являются основными органами восприятия звука у костистых рыб, а вестибулярная функция связана с *pars superior* (утрикулус и полукружные каналы). После удаления саккулюса и лагены у *Phoxinus laevis* Фриш наблюдал значительный дефицит слуха в области частот от 130 до 6000 Гц. Эти данные, однако, еще недостаточны для категорического заключения о связи функции слуха с какой-либо определенной структурой. Результаты исследований других авторов свидетельствуют о том, что у некоторых

видов семейства *Gobius* утрикулюс участвует в восприятии частот ниже 500 Гц, а саккулюс и лагена — в восприятии частот в диапазоне 600—800 Гц (Wolfahrt, 1939). По данным Шоэна и Холста (Schoen, Holst, 1950), лагена играет существенную роль в поддержании равновесия у костистых рыб. У *Elasmobranchii* основная функция лагены также состоит в поддержании функции равновесия. Используя изолированные препараты внутреннего уха и отводя нервные ответы от различных частей лабиринта, Левенштейн и Робертс нашли, что часть *macula sacculi*, а именно *macula neglecta*, *lacinia macula utriculi* отвечают на вибрации, а отолитовая часть *macula utriculi* и задняя часть *macula sacculi* и *macula lagena* на вибрации не реагируют (Löwenstein, Roberts, 1949, 1951). При этом установлено, что последняя содержит только рецепторы гравитации. В более поздней работе Мультона и Диксона (Moulton, Dixon, 1967) показано, что поведенческие реакции на звук исчезают после повреждения веточки VIII нерва, иннервирующей саккулюс.

Электрофизиологические исследования роли различных образований внутреннего уха у рыб также сравнительно немногочисленны. У *Porichthys notatus* зарегистрированы микрофонные потенциалы от саккулюса на звуковую стимуляцию в диапазоне частот 30—300 Гц (Cohen, Winn, 1967), а у *Gadus morhua* (Enger, Andersen, 1967) и *Cottus scorpius* — в диапазоне частот от 200 до 1000 Гц. Только в экспериментах на *Ostariophysi* Фурукава и Ишии (Furukawa, Ishii, 1967) регистрировали саккулярный микрофонный ответ в диапазоне частот от 200 до 1500 Гц. Почти все одиночные волокна, идущие в составе VIII нерва от саккулюса, а также $\frac{2}{3}$ волокон, идущих от лагены, и $\frac{1}{3}$ — от утрикулюса отвечают на звуки (Enger, 1963). Фурукава и Ишии также констатировали ответы саккулярных и лагенарных элементов на звуковую стимуляцию. Однако ответы лагенарных элементов возникли только тогда, когда звук вызывал также вибрацию головы.

Таким образом, в настоящее время по имеющимся экспериментальным данным можно говорить только о несомненном участии саккулюса в слуховой функции. Роль других отолитовых органов рыб в восприятии звуковых сигналов исследована недостаточно.

Центральные отделы слуховой системы

Ядерные группы в продолговатом мозгу — дорсальное, медиальное и вентральное ядра — у круглоротых и хрящевых рыб связаны с акустико-латеральной системой (окончания VIII нерва и нервные окончания органов латеральной линии). Считается, что вентральное ядро преимущественно связано с VIII нервом, а дорсальное и медиальное ядра — с системой органов латеральной линии (Campbell, Boord, 1974). У круглоротых *Petromyzon* задний нерв латеральной линии, иннервирующий ряд органов латеральной линии, входит в продолговатый мозг с дорсальной стороны, причем большинство волокон этого нерва проходит вдоль дорсальной стороны мозга и заканчивается в медиальном ядре и билатерально в мозжечке на ден-

дритах клеток, подобных клеткам Пуркинье (Johnstone, 1902; Carpers, 1920).

Некоторые волокна являются нисходящими, однако места их окончаний не идентифицированы. Передний нерв латеральной линии входит в продолговатый мозг в виде дорсального и вентрального пучков, несколько дорсальнее и ростральнее входа волокон VIII нерва. Волокна вентрального пучка заканчиваются в медиальном и вентральном ядрах, при этом часть волокон восходит к дорсальному ядру и мозжечку. Дорсальный пучок заканчивается в мозжечке, дорсальном и медиальном ядрах, а также на маутнеровских клетках (Korn et al., 1974). Волокна VIII нерва входят в продолговатый мозг в составе дорсального и вентрального корешков. Дорсальный корешок разделяется и отдает волокна рострально и каудально. Центральные проекции акустико-латеральной системы хрящевых рыб описаны в ряде работ (Karper, 1920, 1936; Campbell, Boord, 1974).

Распределение волокон акустико-латеральной системы костистых рыб варьирует у различных видов, а также отличается от этой системы у круглоротых и хрящевых рыб. Основными акустическими ядрами у костистых рыб считаются тангенциальное ядро и ядро Дейтерса. Эти два ядра связаны с волокнами переднего корешка VIII нерва. Толстые волокна обоих корешков VIII нерва заканчиваются на клетках тангенциального ядра. Эти волокна идут от ампул полукружных каналов и *papilla neglecta*. Утрикулярные волокна средней величины заканчиваются на клетках ядра Дейтерса (Tello, 1909; Vessari, 1930, 1931). Тонкие утрикулярные волокна идут к верхней части тангенциального ядра, а саккулярные волокна заканчиваются на клетках ядра Дейтерса и дорсального ядра Кахаля (Pearson, 1936a, 1936b). Тонкие лагенарные волокна заканчиваются в дорсальном ядре Кахаля (Larsell, 1967).

Часть волокон VIII нерва, в особенности саккулярные волокна, заканчиваются на латеральных дендритах маутнеровских клеток ипсилатеральной стороны. Толщина волокон саккулярной ветви составляет 2—10 мкм, одно волокно связано с несколькими рецепторными клетками (Saidel, Porper, 1983). Окончания латеральных дендритов являются возбуждающими, а основания контралатерального аксона — тормозными (Furukawa, Furshpan, 1963). Известно, что аксоны маутнеровских клеток иннервируют мускулатуру туловища рыбы через вентральный столб мотонейронов спинного мозга. Часть аксонов клеток продолговатого мозга идет к вентролатеральной доле мозжечка (McCormick, 1983). Дорсальное и медиальное ядра связаны с клетками, находящимися в *torus semicircularis* противоположной стороны, с *tectum opticum* и *nucleus isthmi*. Указанные ядра связаны с *torus semicircularis* через акустико-латеральный лемнисковый путь (Szabo, 1967), заканчиваются связи в медиальном отделе торуса (Echleter, 1984).

Результаты многочисленных исследований слуха рыб представлены в ряде обзорных работ (Griffin, 1955; Малюкина, Протасов, 1960; Бару, 1962; Tavalga, Wodinski, 1963; Katsuki, 1965; Popper, Fay, 1972; Fay, Popper, 1980, и мн. др.). Оценка слуха 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, полученных различными авторами. По существу каждая кривая слышимости представляет собой характеристику слуха не только определенного вида рыбы, но и характеристику слуха, полученную в определенных экспериментальных условиях.

На рис. 211 представлены аудиограммы разных видов костно-пузырных рыб. Они различны при исследовании рыб, обладающих веберовским аппаратом, а также рыб, у которых этот аппарат отсутствует. Сравнение представленных на рисунках аудиограмм позволяет заключить, что пороги слышимости для костно-пузырных рыб с веберовским аппаратом близки в области частот ниже 1.5 кГц; значительно большие отличия наблюдаются в высокочастотном диапазоне. Наиболее низкие пороги характерны для диапазона частот 500—2000 Гц. Полоса воспринимаемых частот ограничена сверху величинами 5—7 кГц.

Аудиограммы рыб, не обладающих веберовским аппаратом, весьма существенно отличаются от аудиограмм, рассмотренных выше. Прежде всего обращает на себя внимание факт существования значительно более высоких порогов у всех исследованных представителей рыб, у которых отсутствует веберовский аппарат. Кроме того, различия порогов в зоне максимальной чувствительности у разных видов рыб очень велики — до 70 дБ. Наибольшая чувствительность слуха регистрируется, как правило, в области более низких частот — 200—800 Гц. Интересно отметить, что для морских рыб максимумы чувствительности находятся в сходных диапазонах, а для пресноводных рыб максимальная чувствительность слуха сдвинута в сторону низких частот (100 Гц).

Следует подчеркнуть, что слуховая чувствительность Ostariophysi в диапазоне максимальной чувствительности 300—500 Гц равняется 40—45 дБ относительно уровня 1 мкбар, что составляет такие же величины пороговой энергии звука, как и у человека при измерении на тех же частотах в воздухе (Autrum, Poggendorf, 1951; Poggendorf, 1952). Столь высокая чувствительность лежит ниже уровня шумов океана. Это значит, что в зоне оптимальной слышимости слуховая система рыб должна постоянно выделять полезный сигнал на фоне окружающего шума (Cahn et al., 1969, 1970; Tavalga, 1974). Сигналы связи импульсного характера (Winn, 1964; Протасов, 1965; Николь-

ский и др., 1968), по-видимому, лучше других звуков воспринимаются слуховой системой рыб (Протасов, Крумень, 1974).

Несмотря на то что пороги частотного различения у рыб занимают промежуточное положение как по абсолютным значениям, так и по верхнему пределу частоты между вибротактильной и слуховой

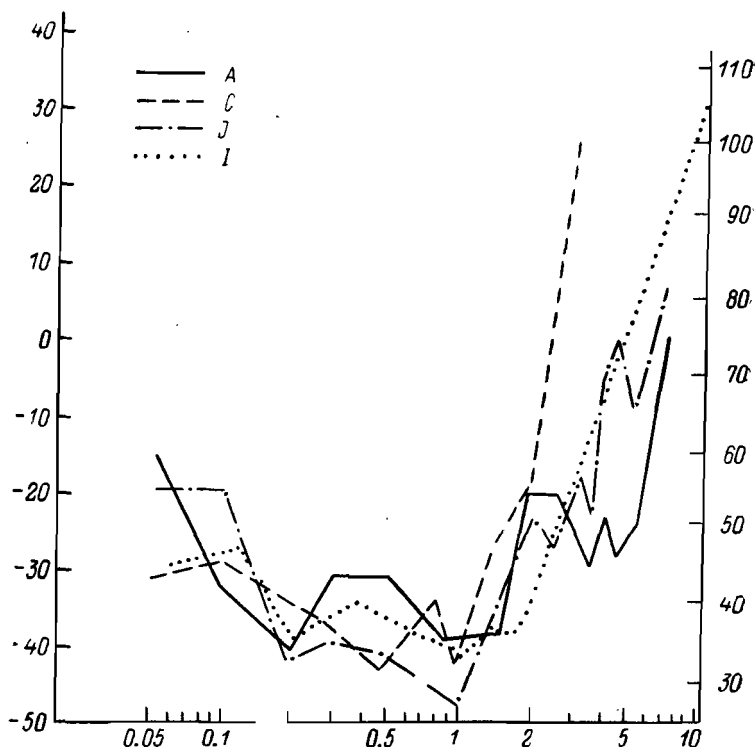


Рис. 211. Аудиограммы костно-пузырных рыб с веберовским аппаратом.

По оси абсцисс — частота звуков, кГц; по оси ординат слева — звуковое давление, дБ, относительно 1 дина/см², справа — $2 \cdot 10^{-5}$ Па. А — *Astinax mexicanus* (по: Popper, 1970), С — *Cyprinus carpio* (по: Popper, Fay, 1972), I — *Ictalurus nebulosus* (по: Poggendorf, 1952), J — *Astinax jordani* (по: Popper, 1970).

различительной способностью человека, степень частотного различения у них достаточно велика, особенно у Ostariophysi. Исключение составляют данные Стеттера (Stetter, 1929), по которым дифференциальный порог у *Phoxinus laevis* по частоте составляет от 19 до 100 %. Опыты Стеттера, однако, проводились таким образом, что рыбы должны были «помнить» предшествующий тон в течение 15—20 мин. Следовательно, в процессе различения, несомненно, участвовала долговременная память. Волфарт (Wohlfahrt, 1939) у аналогичных рыб обнаружил, что частотное различение составляет всего 6 % в области 1000 Гц.

Как показано при внутриклеточной регистрации активности волокон сакулярного нерва карася, спонтанный синаптический шум исчезает при действии низкочастотных тонов и замещается синаптическими потенциалами (Furukawa, Ishii, 1967). Вслед за начальным всплеском ВПСП с периодом тона наблюдается уменьшение потен-

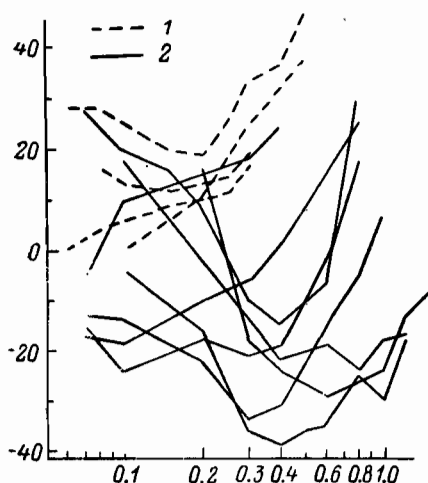


Рис. 212. Кривые частотной настройки саккулярных нейронов для двух видов рыб.

По оси абсцисс — частота тонов, кГц; по оси ординат — уровень порогового звукового давления, дБ относительно 1 дина/см². 1 — *Cottus scopioides* (по: Enger, 1963), 2 — *Carassius auratus* (по: Fay, 1978).

циалов, т. е. адаптация до генерации импульса. Волокна слухового нерва спонтанно активны (Fay, Popper, 1980; Horner et al., 1981). В продолговатом мозгу нейроны также спонтанно активны и частотно-избирательны (Enger, 1973). В торусе значительная часть нейронов чувствительна к звуку (Knudsen, 1980), даже в таламусе хрящевых рыб обнаружены избирательные вызванные ответы на звук (Bullock, Corwin, 1979).

При изучении маскировки сигналов шумом в нейронах акустических ядер продолговатого мозга золотой рыбки было обнаружено, что маскировка является функцией, противоположной частотному разделению между сигналом и маскером (Sand, 1971; Enger, 1973). Ответ саккулюса оказывается зависимым от частоты (Sand, 1971; Fay, Olsho, 1979). Это значит, что направление движения отолита и вызываемая этим движением активация нейронов частотно-зависима. На рис. 212 представлены кривые надстройки нейронов двух видов рыб. Очевидно, что нейроны сильно различаются между собой. Саккулярные нейроны, настроенные на самые низкие частоты, начинаются в задней части макулы, тогда как высокочастотные — в передней (Furukawa, Ishii, 1967; Fay, 1970, 1978). Это свидетельствует о наличии тонотопической организации саккулярной макулы, хотя природа частотной избирательности не ясна.

Отношение уровня тонального сигнала на пороге и уровня широкополостного шумового маскера называется критическим отношением. Оно дает возможность сравнить по определенному показателю различные виды животных. Здесь надо обратить внимание на следующее. Данные для костно-пузырных рыб (золотая рыбка) не имеют существенных отличий от данных для не костно-пузырных рыб, за исключением самой высокочастотной части. Отметим, что критическое отношение зависит от азимута (направления) в поступ-

лении сигнала (тона) и маскирующего звука. В частности, если два источника локализируются на одном и том же азимуте, то критическое отношение на 7 дБ больше (т. е. маскировка больше на 7 дБ), чем при угле между направлением сигналов 85°. Считается, что этот феномен связан с дирекциональными характеристиками слуха рыб (Shuijf, Buwalda, 1980).

Прямые измерения критических полос у рыб проведены в нескольких работах (Tavolga, 1974; Hawkins, Chapman, 1975). Порог на частоте 500 Гц измерялся как функция ширины полосы маскирующего шума, центрированного на той же частоте. Чувствительность к чистым тонам падала при расширении ширины полосы не более чем на 200 Гц. Эта величина сопоставима с чувствительностью, измеренной для обезьян на частоте 500 Гц (Fay, Porreger, 1980). У *Gadus morhua* критическая полоса составляет около 100 Гц на частоте 360 Гц и 60 Гц на частоте 160 Гц.

Во всех случаях тональный или узкополосный сигнал маскируется тонами разных интенсивностей. Величина маскировки представлена относительно максимально возможного уровня, наблюдаемого для данной частоты. Для *G. morhua* маскировка измеряется путем определения порога на сигнал, в присутствии маскера фиксированной интенсивности. Для *S. auratus* маскировка определялась по уровню маскера, необходимого для того, чтобы сделать неслышимым сигнал, фиксированный на уровне 15 дБ над порогом в тишине.

Интересно отметить, что для сигналов, частота которых выше 400 Гц, кривые имеют два пика: первый — около 300—400 Гц, второй — на частоте сигнала. Тоны 100—200 Гц малоэффективны как маскиры. Возможно, это связано с детекцией модуляции, возникающей на этих частотах при одновременном действии сигналов из двух источников.

Временные эффекты различения амплитудной модуляции представлены в ряде работ (Fay, 1970, 1972; Fay, Porreger, 1980, и мн. др.).

Существует несколько предположений о механизмах частотного анализа в слуховой системе рыб. Временной принцип анализа возможен благодаря синхронизации частоты звука и частоты нервного разряда (Furukawa, Ishii, 1967). Фэй (Fay, 1972) показал, что золотая рыбка способна различать периодические компоненты амплитудно-модулированных сигналов. Тот факт, что изменения ритма модуляции вызывают изменение условий реакций, рассматривается автором как одно из доказательств временного принципа анализа звука в центральной нервной системе.

Пространственный принцип может быть основан на включении различных сенсорных элементов при действии звуков разной частоты (Tavolga, 1967). Резонансный принцип может осуществляться благодаря тому, что определенные волокна, идущие от рецепторных органов, настроены на различные звуковые частоты. Возможно, наконец, сочетание нескольких механизмов частотного анализа. Очевидно, что этот вопрос нуждается в дальнейшем детальном исследовании.

Данные, касающиеся анализа звуков по другим параметрам — длительности, крутизне фронта, ритму, — немногочисленны и противоречивы. Офут (Offutt, 1967, 1971), например, показал, что пороги на тональные послышки возрастают с уменьшением длительности сигнала. Поппер (Popper, Fay, 1972), напротив, обнаружил, что пороги одинаковы как при малой (меньше 10 мс), так и при большой длительности (более 500 мс) звука. Можно допустить, что этот факт свидетельствует о возможности детекции сигналов малых длительностей, которые излучаются рыбами в естественных условиях.

Теоретические предпосылки анализа пространственного расположения источника звука представлены в цитированной выше работе Бергайка, который аргументирует возможность локализации только в ближнем поле источника. Хотя сам факт локализации звука у рыб был обнаружен еще в 1935 г. Фришем и Диграфом, вопросы о способах ее осуществления остаются открытыми. Например, отсутствует полный перечень преимуществ специализированных адаптивных связей лабиринта через цепь косточек с плавательным пузырем, не описаны свойства детектирующей системы, ее функциональная ориентация, биологическое значение, область использования и мн. др. Обзор проблем, связанных с локализацией объектов под водой, дан в работе (Shuijf, Buwalda, 1980).

8.2. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА АМФИБИЙ

Переход от водного к наземному образу жизни потребовал развития у позвоночных животных специализированных структур, согласующих сопротивление проводимых по воздуху звуков с сопротивлением жидкостей внутреннего уха. К числу первых земноводных позвоночных относятся амфибии — Anura, Urodela, Apoda. Но 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 слуховой системой, свойственной водным животным.

Система звукопередачи

Среднее ухо у амфибий содержит барабанную перепонку и цепь слуховых косточек или же одну косточку — колумеллу, которая передает колебания барабанной перепонки структурам внутреннего уха. Наружное ухо у амфибий отсутствует. Барабанная перепонка находится на поверхности тела, непосредственно соприкасается с внешней средой и имеет вид кожного покрова. Эта перепонка имеет большую массу и толщину, что является невыгодным с точки зрения приема и передачи высокочастотных колебаний. Считается, что наилучшее соотношение площадей, согласующих импеданс внешней воздушной среды и жидкостей внутреннего уха, должно быть около 30 (Бибиков, 1987; Смирнов, 1984) — у амфибий это соотношение составляет величины от 2 до 130. Н. Г. Бибиков (1987) объясняет такой большой разброс тем, что колумелла замыкает только

часть овального окна, а каудальная часть овального окна занята хрящевым образованием, основная роль которого сводится к передаче колебаний от субстрата через кости передних конечностей и плечевой пояс. Помимо механических свойств в передаточной функции среднего уха играет роль ротовая полость, связанная со средним ухом евстахиевой трубой. По данным Пиндера и Пальмера (Pinder, Palmer, 1983), резонанс системы ротовая полость—среднее ухо у прудовой лягушки составляет 1.5—2 кГц, а высокочастотная граница, зависящая от массы барабанной перепонки и слуховых косточек, для различных видов лягушек составляет 3—2 кГц. Поскольку барабанные перепонки имеют прямой акустический контакт, при одинаковом звуковом давлении амплитуда их колебаний может зависеть от направления звука (Feng, Shofner, 1981).

Вопрос о развитии среднего уха в процессе перехода от водного к наземному образу жизни подробно рассмотрен в ряде специальных работ (Witschi, 1955; Bergeijk, Witschi, 1957). Слух в воде у амфибий более эффективен, чем в воздухе (Цирульников и др., 1974).

Внутреннее ухо

Внутреннее ухо (перепончатый лабиринт) амфибий находится внутри костной капсулы (capsula otica). Схема внутреннего уха травяной лягушки представлена на рис. 213. Нижнюю часть лабиринта образуют саккулюс и его производные — амфибальная и базилярная папиллы и лагена. Саккулюс — довольно крупное образование лабиринта, к нижней части которого примыкают лагена и базилярная папилла, а к верхней — система полукружных каналов и амфибальная папилла.

Саккулюс состоит из верхнего и нижнего отделов. Нижний саккулюс несколько больше верхнего, имеет почти шаровидную форму диаметром около 1200 мкм, на его медиальной уплощенной стенке располагается макула чувствительных клеток. Эта стенка укреплена толстой соединительнотканной пластинкой, достигающей 200 мкм в средней части, в области вхождения саккулярного нерва. Пластинка имеет овальную форму, длинной осью она направлена по ходу саккулярного нерва от задневерхнего к передненижнему краю. По отношению к сагиттальной плоскости пластинка находится под углом 35°, параллельно плоскости переднего полукружного канала.

Остальная часть саккулярной стенки очень тонка, состоит из 2—3 слоев клеток. Изнутри саккулюс выстлан однослойным плоским эпителием, который на пластинке переходит в кубический. Макула чувствительных клеток располагается в центре пластинки, имеет почти овальную форму размером 450×550 мкм, вытянута поперек пластинки и несколько расширена кпереди. В ней насчитывается 800—850 рецепторных клеток. Саккулярный нерв отходит от передней ветви VIII нерва в виде компактного пучка волокон общим количеством 350—400 и протяженностью 800—900 мкм (рис. 214). При подходе к пластинке саккулярный нерв распадается на пучки, каждый

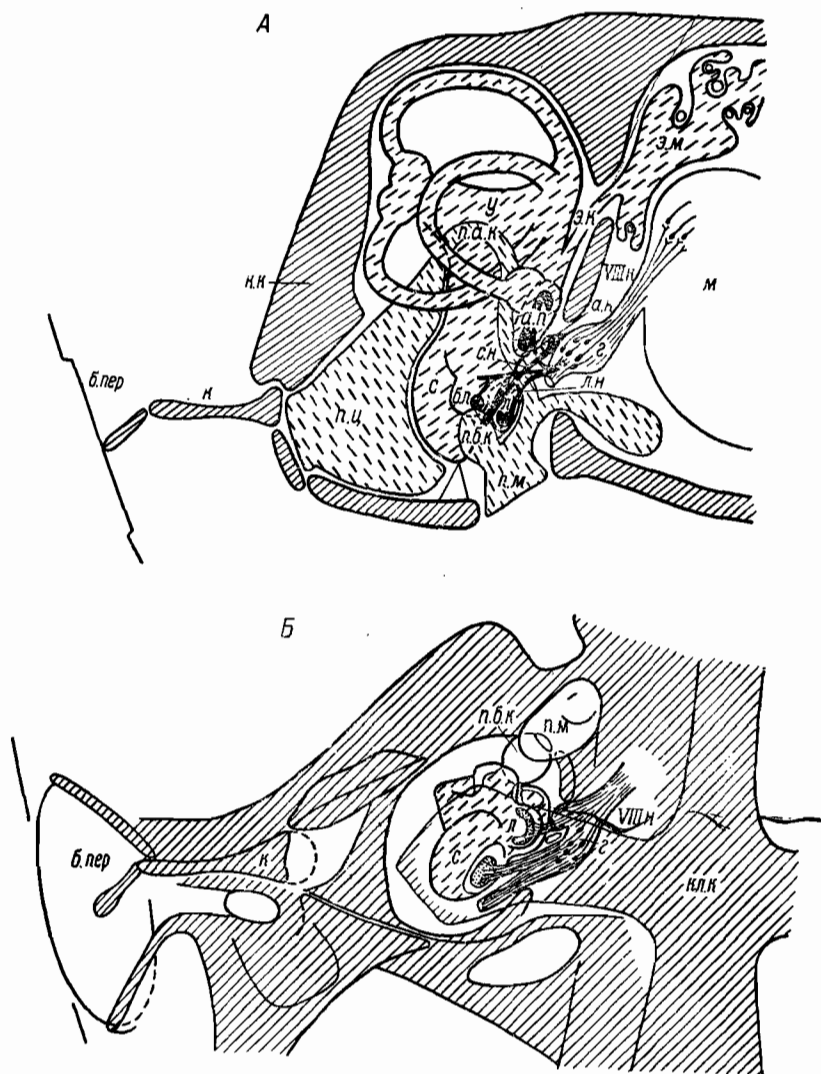


Рис. 213. Лабиринт лягушки *Rana temporaria* (по: Вартамян и др., 1985).

А — вид сверху, Б — вид снизу, слева. а. к — амфибиальный нерв, а. п — амфибиальная апилла, б. п — базиллярная папилла, б. пер — барабанная перепонка, г — ганглий VIII нерва, ж — колумелла, к. к — костно-хрящевая капсула, л — лагена, л. к — лагенарный нерв, м — мозг, п. а. к — перилимфатический амфибиальный канал, п. б. к — перилимфатический базиллярный канал, п. ж — перилимфатический мешок, п. ц — перилимфатическая цистерна, с — саккулос, с. н — саккулярный нерв, у — утрикулос, з. к — эндолимфатический канал, з. м — эндолимфатический мешок, VIIIn — VIII черепномозговой нерв; и. к — клиновидная кость.

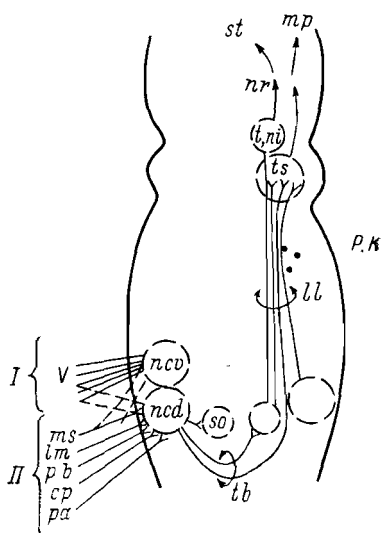
из которых в свою очередь уже в толще пластинки распадается на еще более мелкие пучки, отличающиеся между собой по диаметру волокон.

Нижний саккулус почти полностью окружен перилимфатическими полостями и только в двух местах прикреплен к стенке капсулы соединительнотканными тяжами.

Верхний саккулус расположен между нижним саккулусом и утрикулюсом, нависая над нижним саккулусом в виде большой складки, которая глубоко вдается в глубь лабиринта. На оттянутом каудальном конце верхнего саккулуса как бы висят два образования: более медиально и ниже — лагена, латеральнее и выше — базилярная папилла. В медиальной стенке верхнего саккулуса располагается третье саккулярное образование — амфибиальная папилла.

Рис. 214. Схема центральных слуховых путей амфибий (по: Gregory, 1972; Campbell, Boord, 1974; Wilczynsky, Northcutt, 1983; Schmidt, 1984).

V — вестибулярная часть VIII нерва, *ms* — саккуллярная макула; *lm* — лагенарная макула, *pb* — базилярная папилла, *sp* — креста заднего канала, *pa* — амфибиальная папилла; *ncv* — вентральное кохлеарное ядро, *ncd* — дорсальное кохлеарное ядро, *so* — верхняя олива, *tb* — трапециевидное тело, *ll* — латеральная петля, *ts* — *torus semicircularis*; *t* — тектум, *ni* — *p. isthmi*, *nr* — *p. reuniens*, *st* — стриатум, *mp* — медиальный паллиум.



Амфибиальная папилла имеет сложную форму: напоминает башмачок, лежащий на боку. Длина ее составляет 1200—1300 мкм, ширина 500—600 мкм, высота 300 мкм в передней и около 450 мкм в задней части. Она граничит с утрикулюсом таким образом, что ее дорсальная стенка одновременно является вентральной стенкой утрикулюса. Медиальная стенка амфибиальной папиллы соприкасается с медиальной стенкой капсулы, располагаясь над задней ветвью VIII нерва и ганглием, от которого папилла отделена перилимфатическим каналом.

Амфибиальная макула в виде полосы шириной в 15—20 клеток располагается в открытой части папиллы на дорсальной стенке, а в замкнутой расширяется и смещается в медиальную сторону; в макуле насчитывается 700—750 рецепторных клеток.

Над клетками амфибиальной папиллы располагается волокнистая текториальная мембрана веерообразной формы, которая частично закрывает просвет папилло-саккулярного отверстия.

Базилярная папилла располагается латеральнее, ниже и каудальнее амфибиальной папиллы таким образом, что ее передняя часть лежит на уровне замкнутой части амфибиальной. Трубка папиллы не-

прямая, ее латеральная стенка образует значительное выпячивание, так что в горизонтальном плане папилла имеет вид изогнутого усеченного конуса. Небольшая макула, в которой насчитывается 45—50 клеток, расположена на наиболее тонкой и короткой стенке базиллярной трубки, на дорсомедиальной ее части. Волокна, иннервирующие базиллярную макулу, идут от задней ветви VIII нерва вместе с волокнами, иннервирующими ампулу заднего полукружного канала, и проходят между амфибиальной и лагенарной ветвями нерва. Базиллярная ветвь VIII нерва идет непосредственно у медиального края соединительнотканного кольца и, разделяясь на пучки, подходит к макуле. В целом базиллярная ветвь очень коротка, всего лишь чуть больше толщины самого кольца. Базиллярная папилла находится в тесной связи с лагеной, являясь ее возможным производным.

Лагена лежит вентромедиально по отношению к базиллярной папилле и неподвижно соединена перилабиринтной тканью с медиальной стенкой костной капсулы. Она имеет сложную форму конуса с закругленной вершиной и уплощенной медиальной стенкой размером $600 \times 400 \times 500$ мкм. Внутри лагены в области пластинки по дуге длиной около 400 мкм находится макула чувствительных клеток. Параллельно макуле располагается лагенарный отолит, который имеет характерную дугообразную форму. Вершина лагены и ее латеральная стенка, как бы натянутая между концами подковы, довольно тонки и состоят из нескольких слоев клеток. О роли рецепторных образований в восприятии звуков разного диапазона в основном судили по микрофонным потенциалам (Цирульников, 1974). Вопрос о существовании бегущей волны во внутреннем ухе амфибий долгое время оставался нерешенным, недавно получены нейрофизиологические подтверждения наличия этой волны (Hillery, Nerrins, 1984).

Исследование топографии и строения различных рецепторных образований внутреннего уха травяной лягушки (Вартанян и др., 1985) дополнили литературные данные (de Burlet, 1934; Винников, Титова, 1961; Geisler et al., 1964; Титова, 1968; Винников, 1971; Weber, 1974; Lewis, Li, 1975; Lewis et al., 1982; Тихомирова, 1982; Lewis, Hudspeth, 1983).

Афферентные волокна VIII нерва, иннервирующие четыре чувствительных образования внутреннего уха, представляют собой отростки биполярных клеток, тела которых сконцентрированы в трех участках: в передней веточке, задней веточке и в области разделения нерва на переднюю и заднюю ветви (Larsell, 1934; Geisler et al., 1964; Вартанян и др., 1985). Имеются также физиологические данные о наличии в составе VIII нерва эфферентных волокон (Schmidt, 1963). Анатомические материалы свидетельствуют о том, что эфферентные волокна идут почти исключительно к амфибиальной папилле (Flock, Flock, 1966; Robbins et al., 1967).

Общие свойства базиллярной и амфибиальной папилл представляются очень сходными (Yerkes, 1905), однако детальная структура папилл различается весьма существенно. Базиллярная папилла имеет несравненно более простую морфологию в отличие от амфибиальной папиллы, которая содержит примерно в десять раз больше волоско-

вых клеток, иннервируемых в три раза большим количеством нервных волокон. На этом основании можно предполагать, что и в функциональном отношении амфибиальная папилла более сложна, чем базилярная (Lombard, 1980).

Механика движений жидкостей в системе внутреннего уха лягушки, особенно передачи движения жидкостей в момент раздражения волосковых клеток, изучена недостаточно. Детальное описание отдельных образований внутреннего уха амфибий представлено в ряде работ (Burlet, 1928, 1929a, 1929b, 1934; Вартанян и др., 1985).

Центральные отделы слуховой системы

VIII нерв состоит из двух ветвей — передней (дорсальной) и задней (вентральной). Передняя ветвь преимущественно вестибулярная, а задняя (смешанная) содержит волокна от обеих папилл, нижней части саккулярной макулы, кристы заднего канала и лагенарной макулы (рис. 214). Нервные пучки от амфибиальной папиллы входят в продолговатый мозг наиболее дорсально и каудально, тогда как волокна от кристы заднего канала, базилярной папиллы, лагенарной и саккулярной макул входят в продолговатый мозг последовательно более вентрально и рострально (Boord et al., 1970). Каждый нейрон задней ветви может быть связан с несколькими волосковыми клетками, а одна клетка — с несколькими дендритами (Lewis et al., 1980; Levis, Hudspeth, 1983). Общее число волокон у лягушки-быка около 2500 (Dunn, 1976).

В продолговатом мозгу взрослых лягушек имеются дорсальное и вентральное ядра, различающиеся по клеточному составу, причем вентральное ядро по ряду признаков сравнимо с ядром Дейтерса у млекопитающих. Эти два ядра получают афферентные связи от *n. statoacousticus*. Центральные проекции *n. statoacousticus* у *Rana pipiens* и *R. catesbeiana* изучались экспериментально с помощью методов дегенерации и серебрения (Boord et al., 1970; Gregory, 1972; Mehler, 1972). Перерезка задней ветви или разрушение заднего ганглия дают картину выраженной терминальной дегенерации в области дорсального ядра и слабую дегенерацию в области вентрального ядра. В вентральном ядре (Аданина, 1975) заканчиваются преимущественно вестибулярные волокна, а также волокна от лагенарной макулы. Лагенарный и саккулярный нервы имеют также отчетливые проекции в гранулярном слое мозжечка.

Слуховые волокна от обеих папилл заканчиваются в дорсальном ядре, но неизвестно, имеется ли конвергенция волокон от разных папилл на одних и тех же клетках. Возможно, дорсальное ядро является гомологом кохлеарного ядра млекопитающих, но эквивалентных клеточных групп, соответствующих дорсальному и вентральному кохлеарным ядрам, у амфибий идентифицировать не удалось (Karpers et al., 1936).

Верхняя олива появляется у *Anura*, но отсутствует у *Urodela*, а также у амфибий, не обладающих развитым слуховым аппаратом, приспособленным для восприятия звуковых сигналов в условиях су-

хопутной жизни. Верхняя олива получает перекрещенные и неперекрещенные афференты от дорсальных ядер. Латеральный лемник (называемый также латеральным бульботектальным трактом) содержит пересекающиеся и непересекающиеся волокна от дорсального ядра и гомолатеральной и контралатеральной верхней оливы (Campbell, Boord, 1974; Жарская и др., 1981). Четко ограниченных групп ядер латерального лемника не обнаруживается, хотя по ходу пучка волокон имеются группировки рассеянных клеток. Восходящий слуховой путь заканчивается преимущественно в *n. isthmi* покрывки и *torus semicircularis* среднего мозга.

Torus semicircularis состоит из нескольких клеточных групп: ламинарного ядра, субэпидимального ядра средней линии, главного, крупноклеточного и комиссурального ядер. Большинство клеток главного ядра имеют дендрит, направленный каудовентрально (Бибиков, Сорока, 1979). Из них главное, крупноклеточное и ламинарное ядра отвечают на слуховую стимуляцию, комиссуральное и субэпидимальное ядра не являются, возможно, слуховыми. Не получено также доказательства, что *n. isthmi* отвечает на звуковые стимулы, по крайней мере у анестезированных лягушек (Potter, 1965a, 1965b). Гомология ядер *torus semicircularis* среднего мозга амфибий со слуховыми центрами среднего мозга у млекопитающих анатомически не установлена, хотя функциональные характеристики нейронных реакций имеют много общего. Имеются данные о топонотической организации среднемозговых ядер (Mohncke, 1982, 1983).

Слуховые пути, идущие от среднего мозга в передние отделы мозга, почти не изучены. Восходящие связи торуса начинаются от его крупноклеточной части и направляются в центральное таламическое ядро и в область *n. isthmi*, предполагается связь таламических слуховых структур с ядрами стриатума и медиального паллиума (Wilczinski, Northcutt, 1977, 1983). Прямых связей со структурами преоптической зоны не обнаружено (Schmidt, 1984), хотя есть основания полагать, что возможность проявления слуховых связей с этим отделом мозга зависит от гормонального статуса животного (Urano, Gorbman 1981).

Таламическая слуховая зона у амфибий выражена слабо (Жарская и др., 1981). Слуховое представительство в стриатуме (Mudry, Carpanica, 1980) является, вероятно, проекцией центрального ядра таламуса через латеральный пучок.

Характеристики слуха

Первые доказательства наличия слуха у лягушек были представлены еще в 1903 г. Ерксом (Yerkes, 1903, 1905). Он показал, что свистки и звонки увеличивают частоту дыхания животных, а кваканье одной особи вызывает кваканье других, при этом он обнаружил, что время реакции на тактильное и зрительное раздражения укорачивается, если за секунду до их предъявления воспроизводится звуковой сигнал. Последнее позволило установить диапазон действующих частот от 25 до 5000 Гц. Аналогичные данные были получены на жабе (Bruyn, Nifteric, 1920), причем эффективность действия

звукового сигнала на тактильный и зрительный раздражители отмечалась в течение 10 с. Корбел (Corbeille, 1929) сообщил, что эффективный диапазон частот, вызывающий изменение частоты дыхания у лягушек, находится в пределах 100—8000 Гц. В более поздней работе Клирокопера и Сибабина, выполненной с помощью аналогичной методики на лягушках *Rana pipiens* и *R. clamitans*, показано, что эффективными являются звуки более широкого диапазона: от 30 до 15000 Гц, причем наиболее низкие пороги дыхательной реакции наблюдались в диапазоне частот 400—2000 Гц (Kleerkoper, Sibabin, 1959).

Частотные границы слуха лягушки-быка (*R. catesbeiana*) и зеленой древесной лягушки (*Hyla cinerea cinerea*), установленные с помощью оценки гальванической реакции кожи, сходны и находятся в диапазоне 50—5000 Гц. При этом чувствительность реакции достигает уровней звукового давления 0.01 Па (Weiss, Strother, 1965). Обнаружены также два максимума чувствительности у зеленой древесной лягушки — 600—800 и 2000 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 (Blankenagel, 1931; Diebschlag, 1934; Бару, 1955; Карамян, 1956; Strother, 1962; Brzoska, 1981).

В настоящее время о слухе лягушек можно судить преимущественно по данным электрофизиологических исследований (Радионова, 1963; Feng, 1982). В частности, весьма перспективными представляются работы, выполненные с помощью естественных звуковых сигналов, продуцируемых животными данного вида в условиях естественного поведения (Grinnel, 1969; Loftus-Hills, Johnstone, 1970; Бибиков, 1987). Применяв метод анализа физических компонентов естественного брачного сигнала лягушки-быка, а также предъявления естественного или синтезированного сигнала для вызова звукового ответа — квакания других самцов и движения самок в направлении хора самцов, — Капраника (Capranica, 1966, 1977) обнаружил 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; 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.

Таким образом, данные, полученные благодаря сочетанию биоакустического и поведенческого анализа, не оставляют сомнений в слуховых способностях лягушек (рис. 215). Эти же данные позволяют

более глубоко проанализировать и объяснить некоторые материалы, полученные в электрофизиологическом эксперименте. Так, например, было показано, что волокна VIII нерва, идущие от амфибальной папиллы и имеющие максимум чувствительности на частоте 200 Гц, при добавлении тона частотой 500 Гц такой же или меньшей интенсивности полностью тормозят ответ (Frishkopf, Goldstein, 1963; Furman,

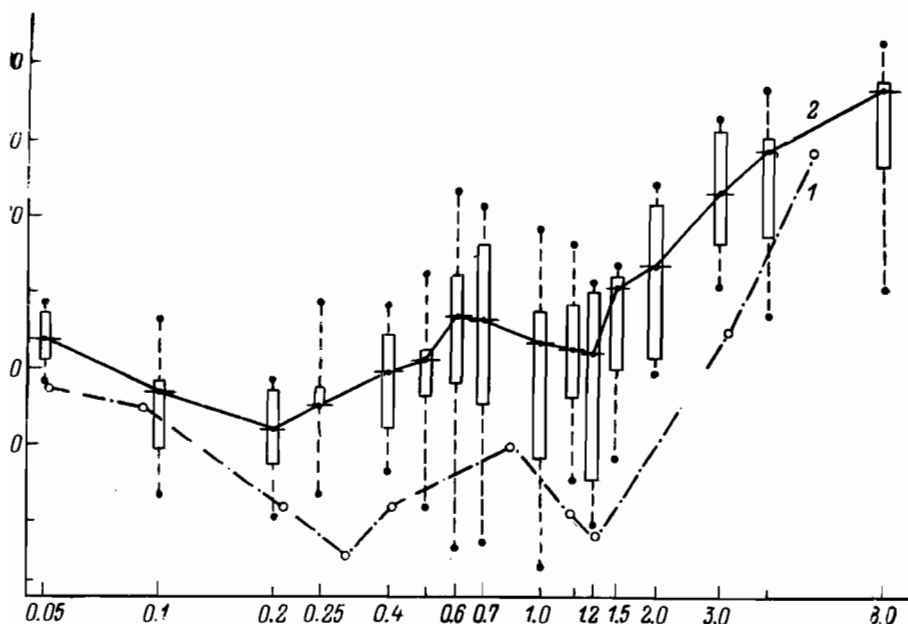


Рис. 215. Кривые слуховой чувствительности лягушки *Rana temporaria* по электрофизиологическим данным разных авторов.

По оси абсцисс — частота тонов, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ относительно 0.00002 Па. 1 — получена на основании оценки порогов ответов слуховых нейронов среднего мозга (по: Вартанян, Хачунц, 1982), 2 — по порогам суммарных электрических ответов слухового центра среднего мозга (по: Егорова, 1988).

Frishkopf, 1964). Очевидно, торможение активности волокон при добавлении тона, энергия которого в спектре призывного сигнала минимальна, является одним из механизмов высокой специфичности слуха этих животных (Carpanica, Moffat, 1975). Все эти данные свидетельствуют о корреляции между звуковой средой, с которой имеет дело слуховая система амфибий (Gerhardt, 1974), и характеристиками их слуха (Fuzessery, Feng, 1983).

8.3. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА РЕПТИЛИЙ

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

менениями в процессе приспособления к условиям существования или известными в настоящее время функциональными особенностями слуха.

Система звукопередачи

Некоторые рептилии имеют хорошо развитое среднее ухо и барабанную перепонку, соединенную косточками с определенными структурами, передающими колебания к внутреннему уху. В то же время часть рептилий вообще не имеет наружного уха и барабанной перепонки (*Ophidia*, *Amphisbaenia*, *Chamaeleonidae*).

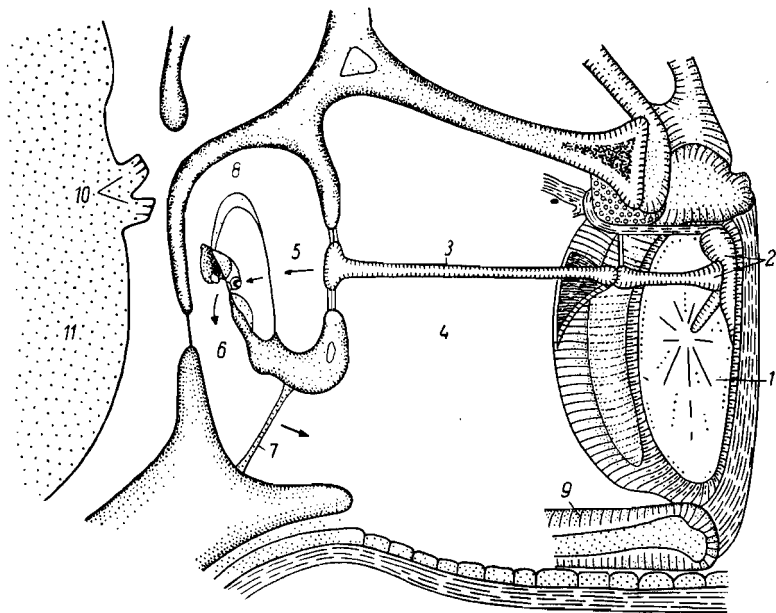


Рис. 216. Строение уха рептилий — ящерица *Sceloporus magister* (по: Wever, 1965).

1 — барабанная перепонка, 2 — экстраколумелла, 3 — колумелла, 4 — барабанная полость (воздух), 5 — вестибулярная лестница, 6 — барабанная лестница, 7 — круглое окно, 8 — геликотрема, 9 — заднечелюстной отросток, 10 — VIII нерв, 11 — мозг.

В среднем ухе рептилий обнаружены структуры, аналогичные имеющимся у млекопитающих (рис. 216). Тимпанальная полость, заполненная воздухом, широко открывается в фаринкс. 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 (Wever et al., 1963, 1965; Wever, Peterson, 1963; Wever, 1965, 1978). Соотношение площадей барабан-

лой перепонки и стремечка 30—50 близко к оптимуму. Разнообразные особенности строения среднего уха различных рептилий рассмотрены в ряде работ (Miller, 1966, 1968; Wever, 1968; Baird, 1970; Gans, Wever, 1972; Turner, 1980).

Внутреннее ухо

Внутреннее ухо рептилий, так же как наружное и среднее, имеет существенные отличия у разных видов. 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 массой (Miller, 1966,

1968, 1980). Величина лагены также характеризуется существенными индивидуальными вариациями. У змей и черепах лагена отделена сужением от слуховой папиллы, но объединена у ящериц. Сенсорной частью лагены является макула, покрытая отолитами, напоминающая саккулярную и утрикулярную макулы вестибулярной части внутреннего уха млекопитающих.

Строение внутреннего уха рептилий (ящерица *Gerrhonotus multicarinatus*) представлено на рис. 217. Слуховая папилла содержит чувствительные слуховые волосковые клетки и поддерживающие их

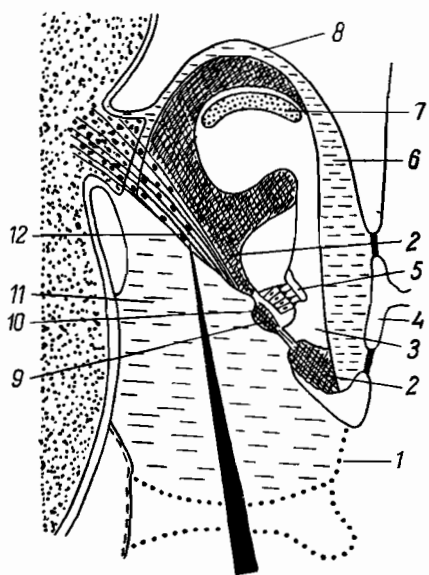


Рис. 217. Строение внутреннего уха (улитки) ящерицы *Gerrhonotus multicarinatus* (по: Turner, 1980).

1 — мембрана круглого окна, 2 — лимбус, 3 — средняя лестница, 4 — подножная пластинка слуховой косточки, 5 — текториальная мембрана, 6 — вестибулярная лестница, 7 — лагенарная отолитовая мембрана, 8 — гелиотрема, 9 — базиллярная папилла, 10 — базиллярная мембрана, 11 — тимпанальная лестница, 12 — VIII нерв, ганглий VIII нерва.

опорные клетки. Текторальная мембрана покрывает поверхность папиллы. Волосковые и поддерживающие их опорные клетки расположены рядами на базиллярной мембране, подвешенной между двумя хрящевыми стенками. Папилла разделяет эндолимфу кохлеарного протока от перилимфы вестибулярной лестницы. Количество волосковых клеток варьирует (Wever, 1965, 1967a, 1967b; Miller, 1980). Например, если в базиллярной папилле *Chameleoridae* содержится 40—60 волосковых клеток, у *Gekkonidae* — от 40 до 2000, то у *Crocodylia* — более 10 000. У леопардовой ящерицы оно составляет 65, а у ящерицы *Gekko gekko* равно 1600. У разных видов *Amphisbaenida* количество волосковых клеток колеблется в пределах 100—150.

Отдельные данные о строении слуховой папиллы змей можно найти в работах (Miller, 1968; Mulroy, 1968; Baird, 1969, 1970, 1974).

Особенности гистологической и ультраструктурной организации слуховых рецепторов различных рептилий представлены Бэйрдом в специальной главе, посвященной анатомии уха рептилий (Baird, 1970).

Основной эпителиальный рецепторный слой волосковых клеток расположен в базилярной папилле. Клетки находятся на мембране, но крепление их к мембране и другим образованиям внутреннего уха у разных представителей рептилий чрезвычайно отличается. Ориентация волосков (киноцилий) может быть унидирекциональной, как у черепах, и иметь сложную пространственную организацию, как у ящериц. Нервные окончания, обнаруженные во внутреннем ухе ящериц, идентифицированы как преимущественно афферентные терминали. Миллер (Miller, 1980) отмечает, что унидирекциональные волосковые клетки черепах, змей и кроликов иннервируются также и эфферентными волокнами. Более детальные данные можно найти в работе Тенера (Turner, 1980).

Центральные отделы слуховой системы

Центральные отделы слуховой системы рептилий изучены сравнительно мало. Большая часть известных к настоящему времени данных получена еще в начале XX в. (Holmer, 1903; Lange, 1917; Kappers, 1920; Вессари, 1930, 1931). Некоторые заключения основываются на сопоставлениях с центральными слуховыми путями птиц, слуховая система которых имеет много общего со слуховой системой рептилий. Схемы восходящих слуховых путей рептилий представлены на рис. 218, А, Б.

Задняя ветвь VIII нерва рептилий включает волокна, идущие от слуховой базилярной папиллы и лагенарной макулы, а также от кристы заднего полукружного канала и саккулярной макулы. Последние имеют, однако, иное центральное представительство, нежели волокна, идущие от слуховой папиллы и лагены (Hamilton, 1963). Волокна VIII нерва подходят к двум ядрам: *n. dorsalis magnocellularis* и *n. angularis*, что нашло подтверждение в работах с импрегнацией серебром (Campbell, Boord, 1974) на ящерицах *Tupinambis*. Проекция слуховой папиллы обнаружены и в *n. alminaris*. Возможно, что это ядро получает также проекции *n. dorsalis magnocellularis*. Особенности строения и связей кохлеарных ядер ящериц представлены в работе Миллера (Miller, 1975).

Верхнеоливарное ядро подразделяется на каудодорсальную часть, к которой подходят волокна от гомолатерального *n. laminaris*, и вентроростральную часть, связанную с латеральным лемниском. Неизвестно, переключаются ли волокна от *n. dorsalis magnocellularis* в верхнеоливарном ядре. Клетки *n. angularis* проецируются билатерально на клетках верхнеоливарного ядра. Выделяются также ядра трапецевидного тела (Foster, Hall, 1978).

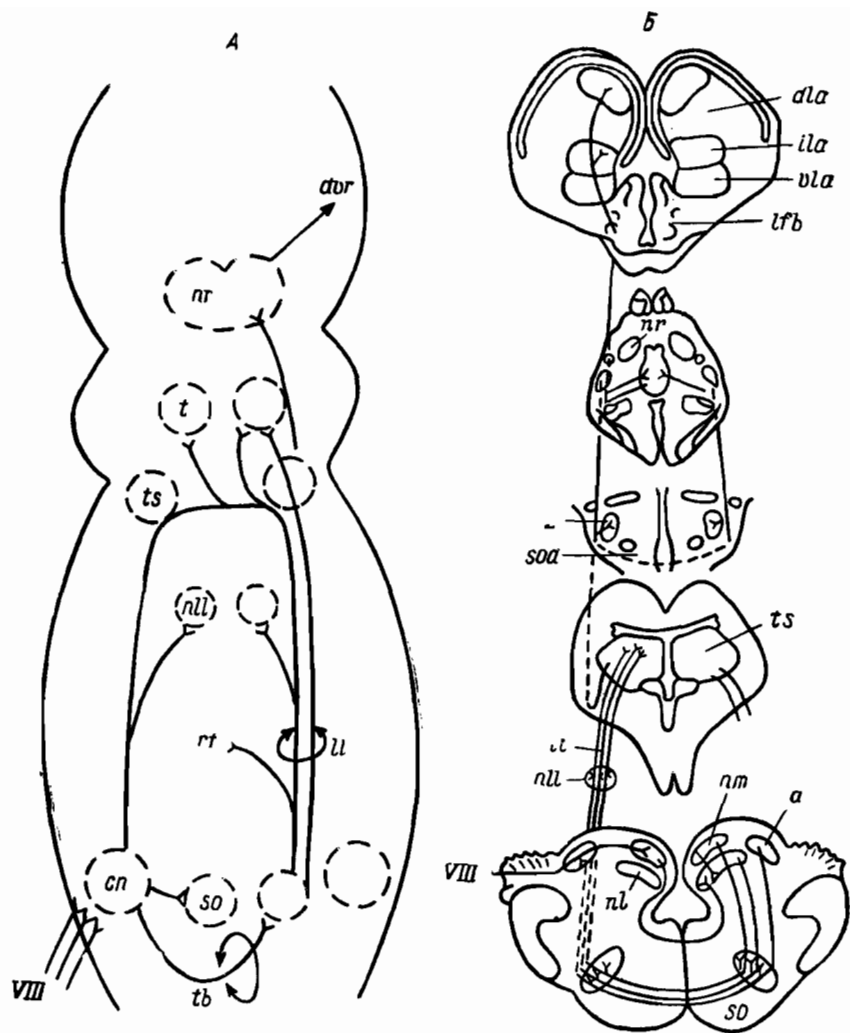


Рис. 218. Схема восходящих слуховых путей примитивных — черепаха *Chelone midas* (A) и высокоорганизованных — крокодил *Caiman crocodilus* (B) рептилий (по: Masterton, Diamond, 1973; Campbell, Boord, 1974).

На A: *cn* — кохлеарные ядра, *dvr* — дорсальный вентрикулярный гребень, *ll* — латеральная петля, *nr* — *n. reuniens*, *rf* — ретикулярная формация, *so* — верхняя олива, *t* — тектум, *tb* — трапециевидное тело, *ts* — *torus semicircularis*. На B: *a* — *n. angularis*, *dla* — дорсолатеральная зона телэнцефалона, *ila* — интерламинарная зона телэнцефалона, *lfb* — латеральный пучок переднего мозга, *nll* — ядра латеральной петли, *nm* — дорсальное крупноклеточное ядро, *sod* — *decussato supraoptica*, *vla* — вентролатеральная зона телэнцефалона, *Z* — ядро Z, VIII — восьмой черепномозговой нерв. Остальные обозначения те же, что на A.

Волокна латерального лемниска восходят к *torus semicircularis* среднего мозга и *n. isthmi* покрывки. Вдоль вентральной части латерального лемниска имеются группы клеток, являющиеся, возможно, гомологом вентральной группы ядер латерального лемниска млекопитающих.

Связи *torus semicircularis* изучены недостаточно. Данные Притца (Pritz, 1972), полученные на *Caiman crocodilus* с использованием импрегнации серебром дегенерирующих аксональных терминалей, свидетельствуют о наличии мощных связей вентролатеральной части *torus semicircularis* с ядром (Huber, Crosby, 1926). Некоторая часть волокон минует ядро *Z*, входит в *tecto reuniens tractus* и заканчивается в компактной и диффузной частях *n. reuniens* крупного ядра, расположенного в центре диэнцефалона. Считается, что волокна, начинающиеся в ядре *Z*, в составе *pedunculus dorsalis* латерального пучка переднего мозга идут рострально и заканчиваются в интермедиальной области в дорсомедиальных частях дорсолатеральной зоны телэнцефалона. Отсюда через латеральный пучок переднего мозга слуховые волокна идут в стриатум, другой пучок идет в дорсальный вентрикулярный край (Белехова и др., 1983; Bruse, Butler, 1984). Именно в этих зонах обнаружены нейроны, реагирующие на звуки у *Caiman crocodilus* (Crosby, 1917; Weisbach, Schwarzkopf, 1967). *Torus semicircularis* рептилий рассматривается как гомолог заднего двуххолмия млекопитающих. Гомолога медиального коленчатого тела млекопитающих у рептилий установить не удалось. Существуют различные точки зрения по этому вопросу (Campbell, Boord, 1974). Очевидно, что центральные отделы слуховой системы рептилий заслуживают более детального и всестороннего изучения.

Функциональная организация слуховой системы

Периферический слуховой анализ тональных сигналов во внутреннем ухе рептилий, относящихся к различным систематическим группам, осуществляется на основе разных принципов. У черепахи *Pseudemus scripta*, например, базилярная мембрана не трансформирует частоту тона в место (пространство) возбуждения рецепторных клеток. Считается, что частотный анализ осуществляется за счет электрической настройки волосковых клеток (Fettiplace, Crawford, 1980). Такой же принцип частотного анализа реализуется, по видимому, и у геккона (Eatock et al., 1981). У крокодилов имеется механизм бегущей волны (Smolder, Klinke, 1981). У ящерицы *Verrhothotus multicarin* описан механизм настройки на частоту за счет длины волосков рецепторных клеток (Holton, Hudspeth, 1983). Поскольку длина волосков рецепторных клеток увеличивается в вентральном направлении от 12 до 32 мкм, оптимальная частота волокон, связанных с соответствующей областью волосковых клеток, уменьшается. Кроме такого способа существует другой, в основе которого лежит пространственное изменение параметров текториальной мембраны, за счет чего реализуется тонотопический принцип анализа.

Параметры импульсной активности волокон слухового нерва зависят от способа частотного анализа на периферии слуха. Так, спонтанная активность волокон у тех рептилий, которые имеют электрическую настройку рецепторных клеток (Crawford, Fettiplace, 1980, 1981), регулярна: интервалы равны или кратны периоду тона оптимальной частоты. Частотная избирательность волокон слухового нерва в области низких частот не уступает таковой для млекопитающих (Klinke, Pause, 1980; Eatock et al., 1981), во всяком случае до частот 2—3 кГц. Синхронизация с частотой звуковой волны наблюдается вплоть до частот 1.5—2.0 кГц. Интересные наблюдения зависимости величины характеристической частоты и спонтанной активности от температуры внешней среды (Smolder, Klinke, 1984) были сделаны на каймане. Оказалось, что с повышением температуры увеличивается частота спонтанной активности, втрое возрастает величина характеристической частоты, порог повышается.

Характеристика слуха

Диапазон частот, воспринимаемых черепахами рода *Pseudemys*, был определен на основе оборонительного условного рефлекса, выработать который оказалось возможным после нескольких сотен сочетаний звука и болевого подкрепления (Patterson, 1966). Этот диапазон составлял 0.05—1.2 кГц, самые низкие пороги регистрировались на частотах 0.2—0.6 кГц и составляли около 40 дБ над уровнем 0.00 002 Па, а в области низких частот (0.02 кГц и ниже) и высоких (1 кГц и более) составляли выше 200 дБ.

Данные, характеризующие слух у различных представителей класса рептилий (хамелеон, аллигаторы, змеи, черепахи, ящерицы и др.), получены в основном в результате регистрации электрических отсчетов внутреннего уха — микрофонных потенциалов от круглого окна (Wever, Vernon, 1960; Wever, 1978). Данные, демонстрирующие чувствительность слуха и диапазон воспринимаемых частот, а также их резкие отличия у различных рептилий, приведены на рис. 219.

Диапазон частот, воспринимаемых различными представителями класса рептилий, составляет 50—10 000 Гц, причем наибольшая чувствительность обнаруживается, как правило, в области частот ниже 1 кГц.

Максимальный вольтаж микрофонных потенциалов,* регистрируемых у рептилий, составляет до 4 мВ у черепах и змей. У ящериц обнаружены огромные колебания — от 1 мВ у *Uma notata* до 40 мВ у *Gekko gekko*. Показана корреляция между числом волосковых клеток в слуховой папилле и максимально возможным электрическим потенциалом. Чувствительность же не коррелирует с числом волосковых клеток в папилле. Например, чувствительность *Uma notata*, у которой имеется всего 75 волосковых клеток, точно такая, как у *Gekko gekko*, папилла которой содержит 1600 волосковых клеток.

* Чувствительность измерялась в дБ относительно 1 дина/см² (0.1 Па) и определялась как уровень звукового давления, необходимого для получения микрофонного потенциала, вольтаж которого составляет 0.1 мВ.

Имеются лишь единичные работы, посвященные исследованию центральных слуховых нейронов у рептилий. Суга и Кэмпбелл (Suga Campbell, 1967) изучали реакции на звук нейронов продолговатого мозга ящериц *Coleonyx dariegatus*. Ими обнаружены элементы, реагирующие в очень широком диапазоне частот, от 100 до 17 000 Гц, причем самые низкие пороги регистрировались в диапазоне частот 800—2000 Гц и составляли 27 дБ на уровне 0.00 002 Па. Частотные зоны ответов одиночных нейронов с характеристическими частотами 110—400 Гц были очень широкими. Определенная часть нейронов отвечала увеличением частоты разряда на увеличение интенсивности

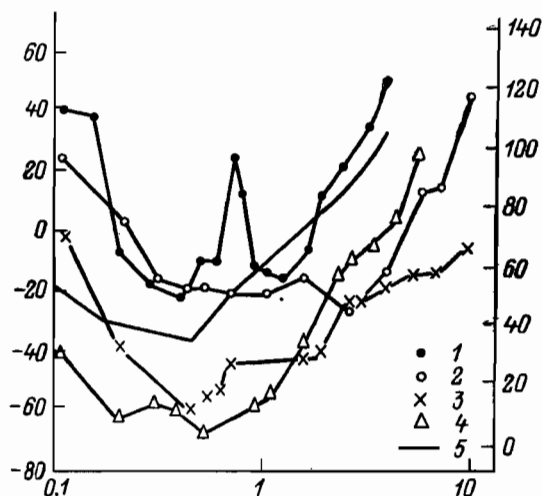


Рис. 219. Чувствительность слуха и диапазон воспринимаемых частот у различных рептилий по электрофизиологическим показателям — микрофонные потенциалы (по: Wever, 1974).

По оси абсцисс — частота тонов, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ относительно 1 дина/см² (слева) и $2 \cdot 10^{-5}$ Па (справа). Каждая точка на кривой соответствует интенсивности, необходимой для регистрации микрофонного потенциала 0.1 мВ при расположении электрода в перилимфе. 1 — жаба *Bufo marinus*, 2 — ящерица *Sceloporus magister*, 3 — ящерица *Gekko gekko*, 4 — черепаха *Chelydra serpentina*, 5 — змея *Pitheophis melanoleucus*.

звука, другие тормозились частотами, отличающимися от характеристической уже при интенсивностях, на несколько децибел превышающих порог реакции. Это явление, возможно, отражает один из механизмов обострения частотно-пороговых кривых.

Несколько подробнее был исследован мозг *Caiman crocodilus*. У животных обнаружена дорсовентральная частотная локализация от низких к высоким частотам в кохлеарном ядре, что свидетельствует о высокой уровне структурно-функциональной организации центральных отделов слуховой системы. Большинство нейронов кохлеарного ядра, среднего мозга (Manley, 1970a, 1970b, 1971), а также переднего мозга (Weisbach, Schwarzkopff, 1967) имеет характеристические частоты, близкие к 1000 Гц. В этой области определяется и максимальная чувствительность. Лишь 5 % элементов имеют харак-

теристические частоты выше 2000 Гц. Нейроны п. *geuniens* характеризуются выраженным привыканием (Хачунц и др., 1983).

У рептилий — черепах *Terrapene* и ящериц *Iguanidae* и *Gekkonidae* — четкой тонотопии в центральных слуховых путях не обнаружено (Manley, 1970b).

Узоры реакций нейронов среднего мозга рептилий сходны с узорами реакций нейронов этого отдела мозга других позвоночных животных: большую часть составляют нейроны с начальным разрядом в виде одного или пачки импульсов (90 %), остальные дают в ответ на звук длительную реакцию (Вартанян, Хачунц, 1982).

8.4. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА ПТИЦ

Птицы обладают чрезвычайно развитым слухом. Из структурных приспособлений, способствующих выполнению функций слуховой системы, следует отметить то, что, во-первых, структуры среднего уха менее вариабельны, чем у рептилий (Henson, 1974), и, во-вторых, то, что базилярная папилла содержит различные типы волосковых клеток и слуховых волокон (Takasaka, Smith, 1971).

Система звукопередачи

Наружное ухо птиц, по мнению некоторых авторов (Ильичев, 1972), выполняет преимущественно функцию минимизации попадания воздуха в наружный слуховой проход во время полета. Особенно выдающиеся адаптивные приспособления наружного уха обнаружены у сов (Saito, 1980). Поскольку внешняя часть наружного уха мягкая, звуковая волна беспрепятственно попадает в воздушный столб наружного уха. Описанные в литературе адаптивные приспособления позволяют прежде всего концентрировать звук, а также локализовать источник звука в пространстве (Knudsen, 1980). У многих птиц адаптивные приспособления асимметричны (кости черепа, составляющие слуховой канал, оси барабанных перепонки и слухового канала). У сов, в частности, имеются несимметричные кожные складки.

Билатеральные тимпанальные полости не изолированы друг от друга, в связи с чем изменения давления воздуха прямо передаются от одной барабанной перепонки к другой. Межушные различия фазы чистого тона в этом случае весьма значительны. Так, сдвиг фазы на 180° на частотах 125—500 Гц преобразуется в сдвиг величиной 800° на частоте 6300 Гц (Rosowski, Saunders, 1977).

Соотношение площадей барабанной перепонки и основания стремечка составляет 30—40, что способствует высокой частотной селективности акустического приема. Колебания барабанной перепонки через экстраколумеллу и колумеллу передаются к основанию цепи косточек — подножной пластинке, прилежащей к овальному окну, через которое колебания поступают к жидкостям улитки (рис. 220). Единственная мышца среднего уха тимпанальная, она иннервируется боковой ветвью лицевого нерва.

Улитка уха у птиц представляет собой достаточно короткую, немного изогнутую трубку. Проксимальную часть ее занимает базилярный (слуховой) нейроэпителий, дистальную — лагена, которая также предположительно выполняет некоторые слуховые функции (Saito, 1980). Сенсорные волосковые клетки плотно упакованы среди поддерживающих клеток. Передняя группа клеток сопоставима

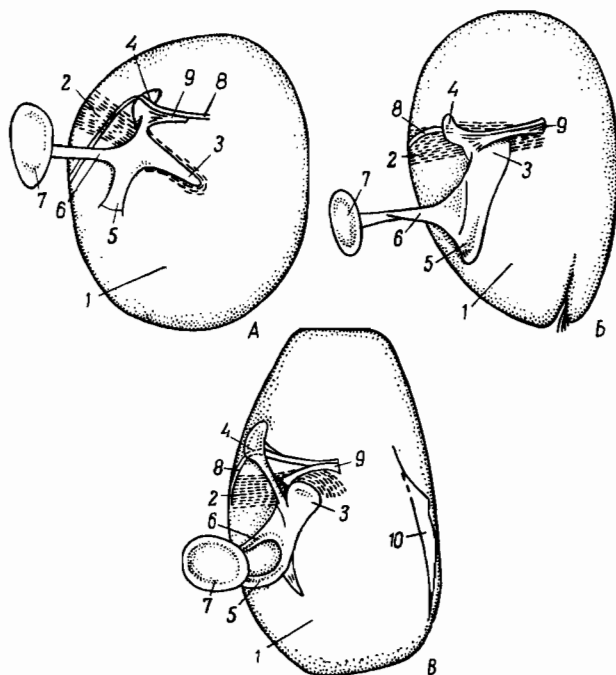


Рис. 220. Структура среднего уха различных птиц (по: Ильичев, 1975). Вид с медиальной стороны.

А — *Podiceps ruficollis*; Б — *Ciconia ciconia*; В — *Larus canus*. 1 — барабанная перепонка, 2 — восходящая связка, 3 — экстраколумеллярный отросток, 4 — супраколумеллярный отросток, 5 — инфраколумеллярный отросток, 6 — стремя, 7 — пластинка основания стремени, 8 — хорда тимпани, 9 — связка, 10 — простральный перегородка.

по гистологической организации с внутренними волосковыми клетками, обнаруженными у млекопитающих. В базилярном сосочке у голубя (*Columba livia*) описаны три типа волосковых клеток: длинные, короткие и промежуточные (Takasaka, Smith, 1971). В характере микрофонных потенциалов отличий между различными видами птиц не обнаружено (Saito, 1980).

Афферентные волокна VIII нерва у птиц (голубя) проходят через *habenula perforata*, после чего теряют миелин, идут мимо поддерживающих клеток, минуя дистальную часть папиллы, к ее проксимальному отделу. Терминальные разветвления этих волокон обнаруживаются лишь в ограниченной области (Takasaka, Smith, 1971). Важно

отметить, что иннервация рецепторных клеток у птиц резко отличается от таковой у млекопитающих. В частности, множественная иннервация, характерная для наружных волосковых клеток у млеко-

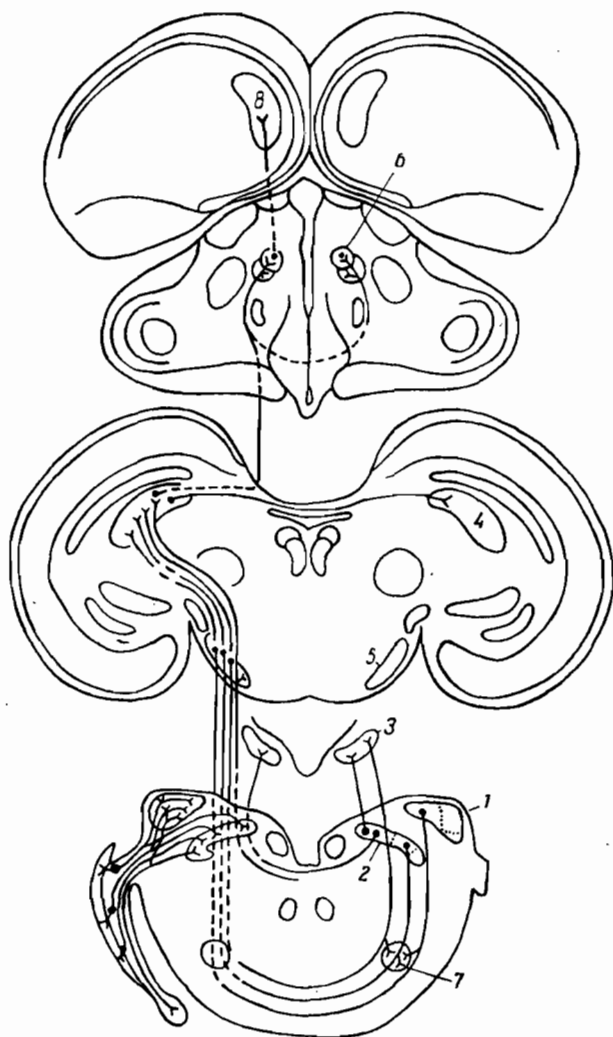


Рис. 221. Схема афферентных путей и центров системы голубя (по: Boord, 1968).

1 — p. basilaris, 2 — m. lagena, 3 — n. angularis, 4 — n. magnocellularis, 5 — n. olivaris superior, 6 — n. mesencephalicus lateralis pars dorsalis, 7 — n. semilunaris paraovoidalis, 8 — поле L (neostriatum).

питающих, у голубя не обнаружена ни в одной из областей папиллы. В то же время многие тонкие эфферентные волокна распределены в папилле иначе, чем афферентные волокна. Не выявлены также аксо-дендритные синапсы между афферентными и эфферентными волокнами

ни в одной из папилл, что также резко отличает птиц от млекопитающих. В других отношениях улитка голубя сходна с улиткой млекопитающих (Smith, Takasaka, 1971).

Небольшая базилярная мембрана, закрепленная в основном на хрящевой пластинке, мощная поперечная складчатая сосудистая покрывка — эти особенности позволяют предполагать и функциональные отличия периферического отдела слуховой системы у птиц и млекопитающих.

Центральные отделы слуховой системы

Слуховая часть продолговатого мозга представлена магноцеллюлярным, ангулярным, ламинарным и оливарным ядрами (Winter, 1963). Окончания волокон слухового нерва топически распределены. Латеральная ветвь заканчивается в ангулярном ядре, причем волокна от основания базилярной папиллы располагаются в каудальной и дорсальной частях ядра, а волокна от вершины — в его ростральной и вентральной областях. Медиальная ветвь VIII нерва идет к магноцеллюлярному ядру и заканчивается в каудальной и латеральной зонах ядра теми волокнами, которые связаны с основанием, а в ростральной и медиальной — теми, которые связаны с апикальной частью улитки (Boord, Rasmusson, 1963).

Количественные характеристики ядер продолговатого мозга представлены в работе Винтера (Winter, 1963). Слуховые ядра продолговатого мозга связаны между собой верхней и нижней комиссурами. В область среднего мозга (дорсальное мезенцефалическое ядро) от продолговатого мозга идет восходящий тракт — латеральный лемникс. В промежуточном мозге в качестве слухового рассматривается овоидальное ядро, в конечном — неостриатальное ядро. Эти данные, полученные на основании гистологических исследований (Boord, 1968), можно дополнить электрофизиологическими материалами (Ильичев и др., 1974). В число слуховых включены полулунное ядро, истмальное ядро, дорсальное таламическое ядро, овоидальное ядро, каудальный неостриатум, область полеостриатума, базальные ядра и фронтальный неостриатум. Обилие зон мозга, имеющих отношение к слуху у птиц, не вызывает удивления, если учесть значение дальней связи и биоакустических сигналов в их внутри- и межвидовой коммуникации (Bonke et al., 1979) — рис. 221.

Исследования, связанные с функциональными характеристиками слуха у птиц, группируются следующим образом. Наиболее ранние работы были преимущественно направлены на выявление слухового представительства в мозгу у птиц; в дальнейшем изучались функциональные свойства различных уровней слуховой системы как по вызванным потенциалам, так и по реакциям одиночных нейронов (Ильичев, 1972).

С конца 70-х годов начинается изучение функциональной специализации нейронов к видоспецифическим сигналам (Leppelsack, Vogt, 1970; Sachs et al., 1974; Knudsen, 1980; Manley et al., 1985). Механизм

представительства акустического пространства в мозгу проанализирован в серии интересных работ Кнудсена и Кониши (Knudsen, Konishi, 1978, 1980; Knudsen, 1980).

Характеристика слуха

Как отмечает Дулин (Dooling, 1980), у многих представителей класса птиц имеются сходные характеристики слуха. Именно поэтому автор приводит усредненную кривую слуховой чувствительности для 16 видов птиц (рис. 222).

Дифференциальный порог по интенсивности у птиц в зоне оптимальной слышимости на уровне 60 дБ колеблется от 1.5 до 3 дБ. Это

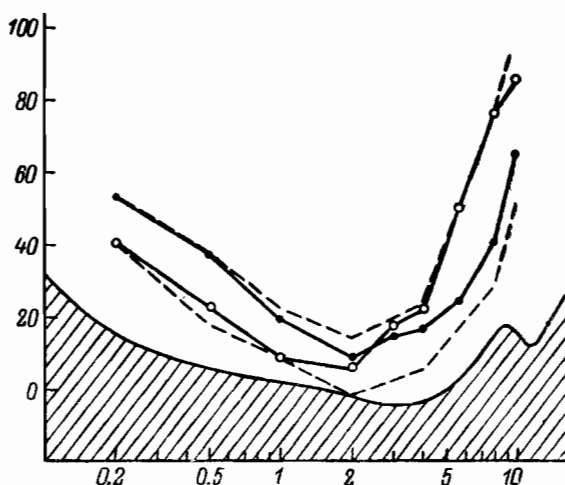


Рис. 222. Кривые слуховой чувствительности птиц (по: Dooling, 1980).

По оси абсцисс — частота тонов, кГц; по оси ординат — интенсивность, дБ УЗД. Прерывистая линия — область, в которой были зарегистрированы пороги у 16 представителей птиц; черные точки — усредненная кривая для 9 видов воробьиных, светлые — для 7 видов неворобьиных. Заштрихованная зона — неслышимая для человека.

несколько больше, чем у человека (1 дБ), но того же порядка, что у домашней мыши, белой крысы и карася (Dooling, 1980).

По данным того же автора, проанализировавшего обширную литературу по временному разрешению слуховой системы, у птиц все временные характеристики близки к таковым у других позвоночных животных.

Только в дифференциальном пороге по частоте удастся выявить определенные отличия у птиц по сравнению с млекопитающими. Так, ниже частот 0.5—1 кГц дифференциальный порог у млекопитающих остается постоянным или растет очень незначительно. У птиц дифференциация по частоте увеличивается при уменьшении частоты ниже 1 кГц (Langer et al., 1981).

8.5. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Аудиограммы различных млекопитающих, занимающих разные места на эволюционной лестнице, представлены на рис. 223. Характерное свойство всех представителей класса — хорошо выраженная чувствительность к высоким частотам. Расширение полосы высокочастотных сигналов, возможно, является результатом эволюции цепи слуховых косточек в среднем ухе млекопитающих по сравнению с животными других классов (амфибии и рептилии), обладающих всего одной слуховой косточкой (Masterton et al., 1969, 1973; Steb-

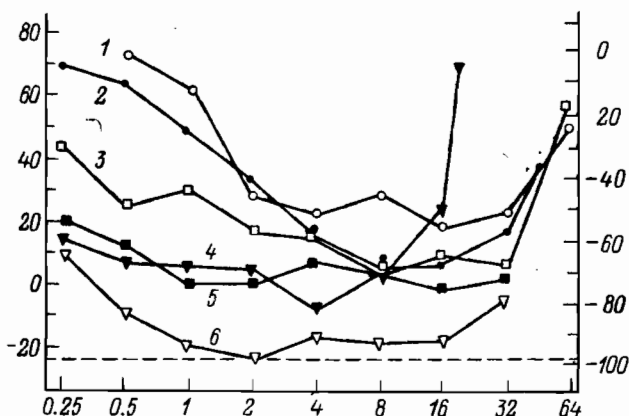


Рис. 223. Аудиограммы некоторых млекопитающих и человека.

По оси абсцисс — частота, кГц; по оси ординат — уровень звукового давления, дБ относительно уровня $2 \cdot 10^{-5}$ Па (слева) и 1 дина/см² (справа). 1 — опоссум *Didelphis virginiana*, 2 — еж *Hemiechinus auritis*, 3 — *Galago senegalensis*, 4 — человек (по: Masterton et al., 1969), 5 — обезьяна, 6 — кошка (по: Fujita, Elliot, 1965).

bins, 1980). Высказывается также точка зрения о том, что повышение чувствительности к высоким частотам, как и расширение полосы высоких частот, слышимых животными, возникает как следствие увеличения длины базилярной мембраны и соответственно размеров аппарата улитки (Manley, 1971, 1972). Увеличение верхней границы слышимости связано с развитием необходимой для жизнедеятельности функции локализации источника звука.

Возрастает также и низкочастотная чувствительность слуха, хотя эти изменения гораздо менее выражены, чем изменения, отмечаемые в области высоких частот. Так, чувствительность слуха человека 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.

Самые низкие пороги (в области оптимальной слышимости) чрезвычайно различны у разных представителей класса млекопитающих и распределены в диапазоне от +20 дБ (у опоссума) до -17 (у кошки), по данным Мастертона и соавт. (Masterton et al., 1969), и даже до

—24 дБ у кошки, по данным других авторов (Elliot, Stein, 1960; Fujita, Elliot, 1965).

Полоса частот, воспринимаемых млекопитающими, очень широка и достигает в некоторых случаях 8—10 окт. Внутри класса млекопитающих не удается проследить какой-либо определенной зависимости показателей слуховой функции от уровня эволюционного развития животного, в особенности такого показателя, как чувствительность слуха. Дифференциальные пороги по частоте имеют значительные отличия у разных животных, возможно, отражая в большей мере

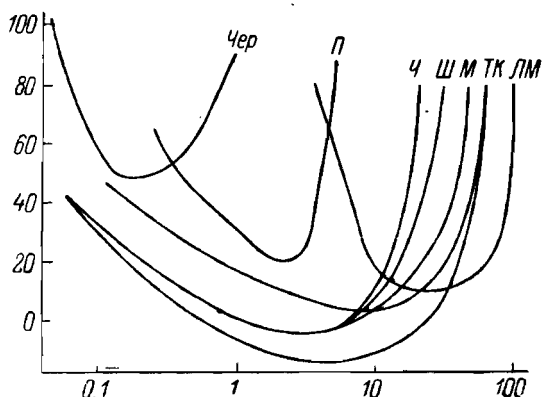


Рис. 224. Сравнение кривых слуховой чувствительности разных животных, в том числе человекообразных обезьян и человека.

По оси абсцисс — частота тонов, Гц; по оси ординат — интенсивность, дБ относительно уровня $2 \cdot 10^{-3}$ Па. Чер — черепаха, П — птица (усред. данные) (по: Dooling, 1980); Ч — человек, Ш — шимпанзе, М — обезьяна, Т — *Tupaia glis*, К — кошка, ЛМ — летучая мышь (по: Stebbins, 1980).

адаптационные особенности слуховой системы в зависимости от конкретных условий среды обитания, нежели эволюцию частотного различения (Heffner et al. 1971; Bock, Seifter, 1978).

Необходимо отметить, что наблюдается сужение границ высоко-частотного слуха, если рассматривать отдельно приматов в сопоставлении с человеком (рис. 224). Последовательность (возможно, историческая) такова: от 60 000 Гц у Tree shrew и *Tupaia glis*, у обезьян Старого Света и шимпанзе около 30 000 Гц и до 16 000—20 000 Гц у человека. Никаких структурных коррелят подобного сужения ширины полосы частот на сегодняшний день не выявлено (Stebbins et al., 1970). Более того, базилярная мембрана у человека длиннее, чем у представителей приматов (Stebbins, 1980). Стеббинс предлагает точку зрения: под давлением развивающейся социальной организации и необходимости поддержания внутривидовых дифференцированных контактов с использованием дальней связи возрастала частотная разрешающая способность слуха. Действительно, если рассмотреть слух именно по этому показателю (рис. 224), можно выявить существенный прогресс в частотной дискриминации. Однако остается открытым

вопрос о том, какие же конкретные изменения в структурах обусловили переход функций от широкополосной детекции энергии к узкополосной дискриминации.

8.6. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Конкретные особенности дистантной тактильной рецепции и слуха у беспозвоночных животных с обширным обзором литературы даны в работах А. В. Попова (1982, 1983, 1985). Здесь важно подчеркнуть только те положения, которые позволяют провести сравнительно-физиологические сопоставления со слухом позвоночных животных по определенным, широко распространенным критериям оценки функциональной организации систем восприятия, найти черты сходства или отличия.

Восприятие колебательных процессов у ракообразных (крабы) обеспечивается специальными рецепторными органами (Barth, 1934; Sclag, 1968), совмещающими проприоцептивные, виброчувствительные и слуховые функции. Эти органы у крабов *Oripode* отвечают на вибрации в диапазоне частот 30—7000 Гц, а на звуки — в диапазоне 400—3000 Гц. Приведенные диапазоны, а также максимумы чувствительности несколько различаются у разных видов высших ракообразных, но не слишком значительно. Ограничение восприятия низких частот звука связано с функцией механических структур, предшествующих рецепторным клеткам, а чувствительность к высоким частотам зависит от положения тела и ног, что является следствием совмещения в органах Барта различных, и в первую очередь проприоцептивных, функций. Ряд работ свидетельствует о множественности слухо-вибрационных органов.

Периферические рецепторы органов Барта конвергируют на ипсилатеральной стороне на группе центральных интернейронов, отвечающих на слуховые и вибраторные стимулы (Salmon, Horch, 1976; Salmon et al., 1977). Центральные нейроны обеспечивают восприятие вибраций и звуков в широкой полосе частот, соответствующей полосе звуковых и вибраторных стимулов, сопровождающих различные формы поведения.

У насекомых известно три типа приборов, воспринимающих колебательные процессы и пространственно разделенных относительно друг друга. Это — тимпанальные органы (приемники звукового давления или градиента давления), церкальные органы (приемники смещений ближнего поля и колебательных смещений в волнах давления), а также подколенные органы (приемники вибраций, распространяющихся по субстрату). Все органы построены из однотипных хордотональных систем, имеющих черты сходства с таковыми у членистоногих (Попов, 1982). Из этих трех органов только тимпанальные органы саранчовых, бабочек и цикад не имеют проприоцептивной и вибрационной чувствительности и являются специализированными приемниками звуков, разделяясь у разных видов по морфологической и функциональной специализации (Попов, 1982, 1985).

Принципы кодирования и обработки информации на периферии слуха позвоночных и беспозвоночных животных имеют много общего. Анализ, проведенный А. В. Поповым (1985, с. 226—228), свидетельствует о следующем. Так же как и у позвоночных животных, рецепторы у насекомых являются тоническими элементами, которые реагируют на звук реакциями, длительность которых соответствует длительности звука, а частота и число импульсов в ответе пропорциональны логарифму интенсивности звука в диапазоне 20—45 дБ над порогом. Распределение элементов по порогам обеспечивает широкий динамический диапазон слуха, который составляет 70—80 дБ у сверчков, 80—90 дБ у цикад. Это лежит в пределах величин, обеспечивающих хорошую реакцию на изменение интенсивности звука. По динамическому диапазону эти величины близки к таковым у ряда позвоночных; у птиц и млекопитающих их диапазон составляет 120—140 дБ.

Абсолютная чувствительность слуха весьма различна у разных насекомых, но наибольшая характерна для прямокрылых и цикад, у которых она составляет 5—15 дБ на оптимальных частотах слуха относительно 0.00 002 Па.

Многие виды насекомых воспринимают достаточно широкий диапазон частот (Elsner, 1974). Особенности и ширина этого диапазона определяются строением рецепторов, механикой дорецепторного уровня и экологией вида. Ширина полосы восприятия частот вполне сравнима у позвоночных и беспозвоночных животных. Если суммировать частотные диапазоны всех трех типов органов, воспринимающих звуковые колебания у прямокрылых, то общий частотный диапазон составит 0—100 кГц, что намного шире, чем у некоторых позвоночных животных. Считается также, что сходны принципы кодирования частоты. На низких частотах (до нескольких сот герц) наблюдается синхронизация с этими частотами разряда волокон первого порядка, отражая частоту звука (принцип залпов). При высоких частотах звука импульсация рецепторов отражает уже не отдельные волны, а узор амплитудной модуляции, т. е. огибающую звука (принцип места). У беспозвоночных, как и у позвоночных, различия в функциональных свойствах рецепторов и даже центров во многих известных случаях связаны с особенностями механических систем, передающих внешнее колебание на рецептор, и способом крепления рецептора, а не со свойствами собственно рецепторов и центров. Это свидетельствует также о том, что у всех живых организмов эволюция слухового восприятия на уровне периферического отдела сводится в первую очередь к преобразованию способа передачи колебаний среды на рецепторную клетку, осуществляемого механическими приспособлениями.

Принципы работы волосковых клеток как механорецепторов, обеспечивающих слуховое восприятие, во многом сходны у различных представителей животного мира как позвоночных, так и беспозвоночных. Роль микрорычагов, преобразующих колебания частиц среды или механических частей уха в деформации механочувствительного субстрата клетки, выполняют реснички или стереоцилии.

Механочувствительный субстрат находится у апикальной мембраны дендрита и связан с базальным аппаратом реснички. Его деформация приводит к высвобождению химических посредников, изменяющих проводимость апикальной мембраны, в результате чего возникает рецепторный потенциал. Распространяясь электротонически по клетке, он вызывает генерацию распространяющихся потенциалов действия в электрочувствительном участке мембраны, которые передаются в центральную систему. Такая общая схема двухступенчатого механизма механорецепции, рассмотренная А. В. Поповым (1985), приложима к насекомым и, вероятно, некоторым позвоночным (Dallos, 1985), однако она нуждается в уточнении, развитии и расширении сравнительно-физиологических сопоставлений.

8.7. ОТ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ СЛУХА К ПРОБЛЕМАМ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

Начало первых проявлений отличий млекопитающих от рептилий относится ко времени более 100 млн. лет тому назад (Romer, 1966). Фактически та группа, из которой развивались млекопитающие, — это предшественники современных рептилий. Они появились очень скоро после появления рептилий вообще (Romer, 1966; Hopson, 1969).

Древние рептилии имели массивное стремя с относительно низким коэффициентом передачи воздушных звуков от тимпанальной мембраны к овальному окну (Hopson, 1969). Мэнли (Manley, 1981) предположил, что звуковые колебания от субстрата проводились по кости, тканям к большому стремени и колумелле с участием барабанной перепонки. В связи с малым усилением воздушных звуков животные (рептилии) отвечали только на очень низкие частоты. Вероятно, что в дальнейшем путь проведения колебаний изменился от челюстной кости (нижняя челюсть) через гомолог *uncus* млекопитающих к подножной пластине стремени (Allin, 1975). Мэнли (Manley, 1981) считает, что изменения в среднем и внутреннем ухе, обнаруженные у современных рептилий, связаны с дифференциацией проводящих структур у животных, которые вокализируют (ящерицы, крокодилы), по сравнению с теми, которые не пользуются голосом. Изменения в косточковых структурах, сильно повлиявшие на слух у млекопитающих животных, имели место у рептилий (Stebbins, 1980). Тумаркин (Tumarkin, 1968) предполагает, что костно-проводимый путь звуковых волн является более чувствительным, а использование косточек как звукопроводящих аппаратов высокочастотного восприятия наиболее эффективно у мелких млекопитающих. Правомерность такого предположения недостаточно очевидна.

Ушная раковина появилась у млекопитающих для звукоусиливающей и терморегуляционной функций. По-видимому, единственная колумеллярная кость современных рептилий и птиц развивалась независимо и она является предшественницей трех слуховых косточек млекопитающих. По своей чувствительности к передаче звуко-

вых колебаний колумелла достигает чувствительности цепи слуховых косточек млекопитающих, хотя более инертна при передаче высоких частот (Manley, 1972).

Основные изменения в слуховой системе млекопитающих по сравнению с рептилиями — появление ушной раковины и наружного слухового прохода, уменьшение барабанной перепонки, трехкосточковая система звукопередачи, закрученная улитка большой длины, увеличение центрального представительства слуховой периферии; на микроскопическом уровне — две различные пространственно разделенные популяции рецепторных клеток, отдельно и неодинаково иннервируемые (Вартамян, Хачунц, 1987).

Необходимость восприятия малых акустических уровней, развиваемых звуковой волной, определила возникновение чрезвычайно чувствительного приемника звуковых колебаний, который первоначально анатомически и функционально был совмещен с приемниками других механических явлений (органы латеральной линии, вестибулярная система), а в процессе эволюции выделился в совершенно изолированную специализированную систему (Гершуни, 1972; Кисляков и др., 1972).

Восприятие звуковых колебаний осуществляется чувствительными рецепторными образованиями лабиринта. У рыб — это нейроэпителий саккулярной макулы и лагены (а также частично открытой системы органов латеральной линии). У амфибий — это базилярная и амфибиальная папиллы, а также частично саккулярная макула. У рептилий размеры базилярной папиллы существенно возрастают по сравнению с амфибиями, а у некоторых из них базилярная папилла сливается с лагеной — возникает единое звукочувствительное образование, слуховая папилла. Следует отметить, что только рептилии имеют специфический приемник звука, сравнимый с улиткой млекопитающих. К рецепторному эпителию подходят веточки нерва, которые образуют после слияния общий ствол VIII нерва.

Наибольшего развития периферический отдел слуховой системы достигает у млекопитающих, у которых в нижней части лабиринта располагается спирально изогнутый канал улитки с расположенным в нем рецепторным образованием — органом Корти. Таким образом, при сравнении приемников колебаний у позвоночных животных отмечается полное отделение органа слуха от органа равновесия, увеличение размера и протяженности слуховых рецепторных структур и значительное изменение в системе звукопередачи — появление цепи слуховых косточек, обеспечивающих вместе с барабанной перепонкой усиление и фильтрацию звуковых сигналов (Молчанов, Радинова, 1972).

Вторичночувствующие клетки в процессе эволюции претерпели сравнительно небольшие изменения (Baird, 1974).

Появление специализированных структур, связанное с переходом от водной к воздушной среде обитания, приводит к выделению чисто слуховых волокон, проходящих в составе VIII нерва. Четко идентифицированные слуховые волокна определяются только у лягушек (Rana), большую часть жизни проводящих на суше, тогда как у ля-

гушек, ведущих почти исключительно водный образ жизни (*Necturus*), нет слуховых специализированных рецепторов, равно как и слуховых волокон в составе VIII нерва, а саламандры (*Amblystoma*), большую часть времени проводящие в воде, имеют лишь рудиментарные слуховые воспринимающие структуры и незначительную слуховую часть VIII нерва (Herrick, 1917).

Отделение слуховой части внутреннего уха от вестибулярной и появление специализированных слуховых рецепторов и волокон приводят к развитию отдельных слуховых и вестибулярных путей в центральной нервной системе. У лягушек кохлеарное ядро уже отделено от окружающих вестибулярных ядер продолговатого мозга. Конвергенция влияний от различных раздражителей (слуховых и вестибулярных) осуществляется уже не на рецепторном уровне, а в центральных структурах мозга (Бибиков, 1987).

Параллельно развитию и совершенствованию периферического приемника звука происходит изменение центрального представительства слуховой функции (Northcutt, 1980; Brugge, 1983). Кохлеарные ядра млекопитающих являются сложноорганизованным гетероморфным слуховым ядром. У низших позвоночных оно также состоит из нескольких отдельных ядер (Барсова и др., 1985).

Ядра верхней оливы в филогенезе дифференцируются уже у амфибий, располагаясь медиовентрально по отношению к группе ядер продолговатого мозга. Аксоны клеток, расположенных в ядрах верхних олив, следуют в восходящем направлении по ипсилатеральной стороне (Жарская и др., 1981), так же как аксоны клеток медиального ядра верхней оливы млекопитающих.

У рептилий отмечается уже более сложная и неоднородная организация ядер. Например, у ящерицы появляется ядро трапецевидного тела (Foster, Hall, 1978), а ядро верхней оливы связано с вышележащими центрами контралатерально. У птиц и высших рептилий ламинарное ядро, получающее иннервацию от ипси- и контралатерального крупноклеточного кохлеарного ядра (Parks et al., 1983), рассматривается как гомолог медиального ядра верхней оливы млекопитающих (Young, Rubel, 1983).

Ядра латеральной петли, четко выделяемые у некоторых птиц, в частности у совы (Moiseff, Konishi, 1983), в организованном виде у амфибий не определяются. Рассеянные по ходу пучки волокон латеральной петли клетки, иногда группирующиеся вместе, также рассматриваются как зачатки ядер, поскольку реагируют на звук и связаны со слуховым центром среднего мозга (Бибиков, 1987). Таким образом, кохлеарное ядро, трапецевидное тело, верхняя олива, латеральная петля являются самыми древними центральными образованиями в эволюционной истории слуховой системы у наземных позвоночных. В дальнейшем ходе эволюции отмечается увеличение объема и дифференциация этих древних отделов, выраженное развитием среднего мозга, а также проникновение слуховых волокон в передний мозг (таламус, теленцефалон, корковые формации).

Слуховой центр среднего мозга у амфибий, рептилий и птиц иногда рассматривается авторами как гомолог задних холмов млекопитаю-

щих (Бибииков, Сорока, 1979; Бибииков, 1987). Действительно, он содержит основное ядро, латеральные ядра и ламинарное ядро, расположенное спереди и сверху от основного ядра, и в этом смысле напрашиваются известные аналогии. Однако по клеточному составу сравнительно-физиологические сопоставления еще недостаточны. Связи слухового центра среднего мозга, описанные для разных видов травяной лягушки (Жарская и др., 1981), лягушки-быка (Wilczinski, 1981) и жабы (Pettigrew et al., 1981), идут от ипсилатеральных ядер верхней оливы и контралатеральных кохлеарных ядер, от клеток по ходу латеральной петли и клеточных элементов ретикулярной формации ствола мозга. Связи среднемозгового слухового центра рептилий изучены меньше, чем у амфибий (Manley, 1981), но отдельные данные позволяют провести четкие параллели с амфибиями. У птиц (Boord, 1968) дорсальная часть среднемозгового латерального ядра рассматривается как гомолог задних холмов млекопитающих.

Как уже отмечалось, таламическая слуховая зона амфибий, рептилий и птиц, представленная медиальным или центральным ядром, называемым *n. retzius*, имеет слабовыраженные связи со средним мозгом у амфибий (Жарская и др., 1981), более четкие связи у рептилий (Жарская и др., 1982) и отчетливо выраженные связи у птиц (Knudsen, 1980). В переднем мозгу амфибий и рептилий слуховое представительство определяется в стриатуме и медиальном паллиуме (Mudry, Carpanica, 1980). Кроме того, слуховые функции определены в медиальном ядре дорсального вентрикулярного края (Белехова и др., 1983). У птиц слуховые проекции в переднем мозгу более отчетливо выражены. Из промежуточного мозга связи идут в ядро L, расположенное в середине заднего полюса неостриатума (Bonke et al., 1979). Здесь имеется слой клеток, расположенных правильными рядами от средней линии мозга дорсолатерально. Слуховые волокна заканчиваются преимущественно во втором слое, в нем заканчиваются и дендриты клеток 1-го и 3-го слоев (Sauni, Leppelsack, 1983). Слоистость структуры послужила поводом для сравнения поля L со слуховой корой млекопитающих (Scheich, 1978). В переднем мозгу у птиц слуховое представительство имеется в вентральном гиперстриатуме и в передней части неостриатума (Kirsch et al., 1980).

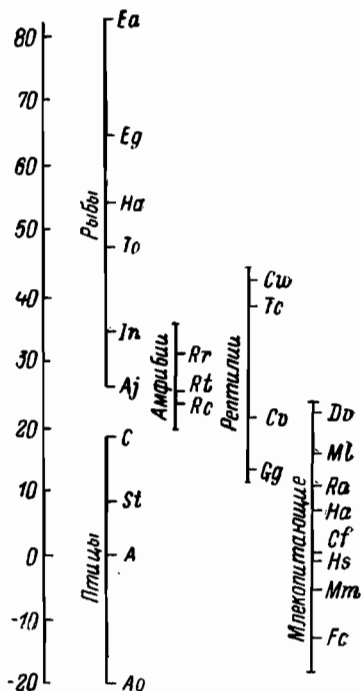
Таким образом, уже на ранних этапах филогенеза появляются слуховые проекции в промежуточном мозгу, а у высокоорганизованных птиц дифференцируются и переднемозговые зоны (Muller, Leppelsack, 1985).

Возникновение и совершенствование таламической и корковой проекций сопровождается усложнением структурно-функциональной организации всех отделов слуховой системы. У млекопитающих происходит разделение кохлеарного ядра на три основные части: передний и задний отделы вентрального кохлеарного ядра и дорсальное кохлеарное ядро, резко различающиеся по клеточному составу и системе связей (Harrison, Feldman, 1970). Такой же процесс дифференцировки и разделения на несколько ядер касается верхней

оливы, у современных высокоорганизованных млекопитающих состоящей из группы ядер, входящих в состав верхнеоливарного комплекса. У примитивных млекопитающих медиальное коленчатое тело не имеет четкой границы с заднеталамическими ядрами, а слуховая афферентация достигает только заднего вентрального ядра таламуса, связанного с соматосенсорными зонами переднего мозга (Erickson et al., 1964). Таким образом, на ранних стадиях эволюции слуховая и соматосенсорная системы переднего мозга не имеют четкого разделения и специализации. Корковые проекции медиального коленчатого тела у опоссума и ежа определяются дорсальнее ринальной борозды и роstralнее зрительных областей, но четкие топографические границы отсутствуют, поскольку волокна заканчиваются на

Рис. 225. Чувствительность слуха у животных разных классов (по: Вартанян, 1979; Dooling, 1980).

Чувствительность (наиболее низкий порог поведенческой, условнорефлекторной и электрофизиологической реакции) измерялась на частоте наилучшей слышимости у каждого животного. Слева — интенсивность уровня звукового давления относительно $2 \cdot 10^{-8}$ Па, дБ. Рыбы: Aj — *Astyanax jordani*, In — *Ictalurus nebulosus*, To — *Tautoga onitis*, Ha — *Holocentrus ascensionis*, Eg — *Epinephelus guttatus*, Ea — *Euthynnus affinis*. Амфибии (лягушки): Rc — *Rana calesbiana*, Rt — *Rana temporaria*, Rr — *Rana ridibunda*. Рептилии (ящерицы, черепахи): Cw — *Crotaphytus wislizeni*, Tc — *Terrapene carolina major*, Cv — *Coleonyx variegatus*, Gg — *Gekko gekko*. Млекопитающие (кошки, собаки, крысы, летучие мыши, опоссумы, ежи, обезьяны, человек): Fc — *Felis catus*, Mm — *Macaca mulata*, Hs — *Homo sapiens*, Cf — *Canis familiaris*, Ha — *Hemiechinus auritus*, Ra — *Rattus albino*, Ml — *Miotis lucifugus*, Dv — *Didelphis virginiana*. Птицы (голуби, скворцы, совы): C — *Columba*, St — *Starling*, A — *Aves*, Ao — *Asio oas*.



уровне разных клеточных слоев в широкой области коры мозга (Diamond, Utley, 1963; Lende, 1964; Ravizza, Diamond, 1972). Млекопитающие с хорошо развитым неокортексом имеют слуховые корковые проекции значительной протяженности и сложности, а у клеточных слоев очевидны цитоархитектонические различия (Goldstein, Knight, 1980).

Основные показатели слуховой функции (абсолютная и дифференциальная чувствительность, диапазон слышимых частот, частота наилучшей слышимости) обнаруживают определенные различия у разных классов позвоночных животных. На рис. 225 представлены данные, характеризующие абсолютную чувствительность рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих. Видно, что внутри каждого класса имеются известные вариации чувствительности, прослеживается четкая тенденция к возрастанию абсолютной чувствительности в сравнительном ряду позвоночных животных, причем максимальная чув-

ствительность, приближающаяся к уровню броуновского шума, отмечается у птиц и млекопитающих.

Дифференциальная чувствительность (рис. 226) также возрастает, достигая максимального развития у человека. Следует, однако, подчеркнуть, что дифференциальная чувствительность слуха не коррелирует с абсолютной чувствительностью. Так, например, дифференциальная чувствительность на частоте у кошки хуже, чем

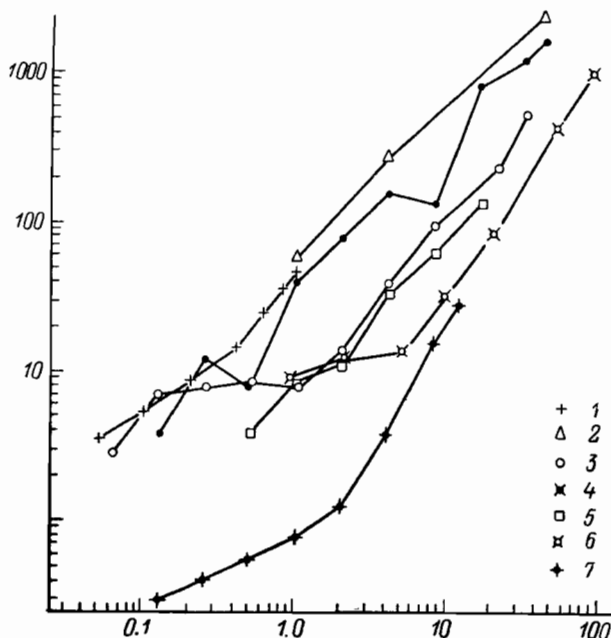


Рис. 226. Дифференциальный порог по частоте у различных позвоночных.

По оси абсцисс — частота тона, кГц; по оси ординат — дифференциальный порог, Гц. 1 — золотая рыбка *Carassius auratus* (по: Fay, 1972), 2 — крыса *Rattus norvegicus* (по: Fay, 1972), 3 — кошка *Felis catus* (по: Elliot et al., 1960), 4 — морская свинка *Cavia procellus* (по: Hefner et al., 1971), 5 — обезьяна *Macaca* sp. (по: Stebbins et al., 1970), 6 — дельфины *Tursiops truncatus* (по: Jacobs, 1972), 7 — человек (по: Nordmark, 1968).

у обезьяны и человека, несмотря на более высокую степень абсолютной чувствительности.

Диапазон воспринимаемых частот возрастает от 3—5 окт. у рыб до 6—10 окт. у млекопитающих. Возрастание диапазона идет преимущественно за счет расширения высокочастотной зоны слышимости. Возрастает также и оптимальная частота слуха.

Спектральный анализ в слуховом нерве немлекопитающих позвоночных свидетельствует о достаточно высокой разрешающей способности слуха этих животных (Бибиков, 1982, 1987).

При низких характеристических частотах значения Q (острота частотно-пороговой кривой) для разных классов животных близки между собой и находятся в диапазоне от 1 до 3. У млекопитающих значение Q для волокон с характеристическими частотами ниже

1 кГц составляет 2—4. На высоких частотах выявляются отличия: у птиц, как и у млекопитающих, значение Q возрастает с увеличением характеристической частоты до 4—30 при частотах выше 5 кГц, у амфибий и рептилий сохраняется в тех же пределах, что и при низких характеристических частотах (Kiang et al., 1965; Møller, 1974; Fettiplace, Crawford, 1980; Klinke, Pause, 1980). У лягушек и ящериц отличается концентрация частотно-пороговых кривых в двух частотных диапазонах, у птиц бимодальность распределения не обнаруживается. Считается, что бимодальность распределения связана с тем, что волокна слухового нерва иннервируют различные части рецепторных органов. У лягушек высокочастотные волокна идут от базилярной папиллы, низкочастотные — от амфибиальной (Feng et al., 1975). У ящериц эти две популяции берут начало от разных участков базилярной папиллы: низкочастотные от апикальной, высокочастотные — от базальной (Wever, 1978).

Различия между классами животных отмечаются по наличию или отсутствию двухтонового торможения. Это явление, выражающееся в уменьшении ответа на один тон при одновременном действии другого, описано не только у млекопитающих, но и у амфибий, рептилий и птиц. У амфибий двухтоновое торможение обнаруживается, однако, в низкочастотных волокнах, но отсутствует в высокочастотных (Holtson, 1978). Считается, что это волокна, отходящие от амфибиальной низкочастотной папиллы, тормозятся высокочастотными тонами. У рептилий и птиц тормозные зоны располагаются по обе стороны от оптимальной частоты, хотя часто определяется подавление ответа на оптимальную частоту либо высоко-, либо низкочастотным тоном, т. е. эффект «односторонний». У некоторых рептилий (два вида ящериц) низкочастотные волокна с характеристической частотой до 0.8 кГц, у которых определялось двухтоновое торможение, имели в 2 раза более высокую частотную избирательность, чем высокочастотные волокна (1—4 кГц), у которых эффект взаимодействия тонов не обнаруживался. У птиц тормозные зоны, как и у млекопитающих, всегда находятся по обеим сторонам, но в отличие от млекопитающих тональные сигналы подавляют не только вызванную, но и спонтанную активность волокон (Темчин, 1980, 1983, 1988).

Спонтанная активность волокон слухового нерва наблюдается у всех представителей позвоночных. У холонокровных частота импульсации без шума ниже, а у птиц выше, чем у млекопитающих. Квазипуассоновское распределение межимпульсных интервалов оказалось типичным для всех наземных позвоночных (Sachs et al., 1974; Klinke, Pause, 1980; Manley, 1981). Только у голубя (Темчин, 1983), геккона (Eatock et al., 1981) и черепахи (Fettiplace, Crawford, 1980) спонтанная импульсация в некоторых волокнах имела период, кратный или равный оптимальной частоте волокна. Следует отметить, что периодичность, связанная с оптимальной частотой, отмечается уже при внутриклеточном отведении потенциалов от рецепторов внутреннего уха (Fettiplace, Crawford, 1980). Таким образом, эффект электрической настройки рецепторов имеет место у разных классов животных — у рептилий и птиц, обнаружен он также в клетках сак-

кулюса лягушки (Ashmore, 1983). У рыб и млекопитающих пока такой эффект не описан. Не исключено, что механизм электрической настройки рецепторных клеток способствует возрастанию частотной избирательности на периферии слуха у тех представителей животного мира, у которых не развились в эволюции достаточно надежные механические приспособления для высокой частотной избирательности.

В кохлеарных ядрах у всех классов наземных позвоночных отмечается частотная локализация. Весьма совершенная пространственная проекция улитки на уровне продолговатого мозга, выявленная у млекопитающих (см. главу 3), в небольшом объеме отмечается и у амфибий (Fuzessery, Feng, 1981, 1982). В дорсомедиальной области сосредоточены высокочастотные, в вентральной — низкочастотные нейроны. Более отчетливая тонотопическая организация прослеживается у некоторых рептилий и у птиц (Manley, 1970a, 1970b).

Сравнение функциональной ориентации слуховых нейронов среднего мозга по одинаковым критериям и в условиях одинаковой методики звукового раздражения у представителей трех классов позвоночных — амфибий, рептилий и млекопитающих — дано в работе И. А. Вартамян и А. С. Хачунца (1982). Изучены травяные лягушки, болотные черепахи, морские свинки, белые крысы и кошки.

Сравнение вероятности обнаружения сигнала среднемозговыми слуховыми нейронами животных различных классов (Вартамян, 1982) показало возрастание надежности обнаружения звука в сравнительном ряду позвоночных (амфибии, рептилии, млекопитающие). Косвенно эти данные говорят о возрастании возможностей выделения сигнала из шума — одного из важнейших условий реализации приспособительного поведения. Совершенствование этой способности может рассматриваться как одно из существенных достижений в эволюции слуховой функции. По-видимому, проведение исследований, касающихся помехоустойчивости слухового восприятия в сравнительно-физиологическом аспекте, является одним из путей выявления закономерностей функциональной эволюции слуха.

Сопоставление с беспозвоночными дает интересный сравнительно-физиологический материал, необходимый для формирования подхода к проблеме эволюции слуха.

Феноменологически центральная обработка информации о звуке сходна у насекомых и позвоночных: у них выявляются одинаковые типы реакций, зависимости различных показателей от физических параметров раздражителей, сходные принципы регуляции, свойства адаптации, привыкания, инерционности. По характеристикам нейронов вряд ли можно отнести их по принадлежности к определенным отделам позвоночных и (или) беспозвоночных животных. Это свидетельствует о том, что механизм работы различных слуховых систем, а также их возможности в обеспечении адаптивного поведения кроются в характере межнейронных отношений и взаимодействий.

Афферентные сигналы от рецепторов передаются у насекомых к небольшой группе уникальных по анатомо-физиологическим характеристикам нейронов центральных отделов. Каждый тип нейронов

представлен всего одной симметричной парой — по одному с каждой стороны ганглия. В зеркальной системе сверчков насчитывается 7 пар крупных и несколько мелких, а в тимпанальной — около 10 пар таких специализированных нейронов.

У всех позвоночных, а тем более высших позвоночных, число нейронов, передающих и обрабатывающих информацию о звуках, исчисляется десятками тысяч на периферии и миллионами в центрах. Однако и у них можно выделить некоторое ограниченное количество типов нейронов, обладающих определенными специализированными функциональными свойствами (Богословская, Солнцева, 1979).

Узко настроенные на частоты и широкополосные нейроны встречаются во всех отделах слуховой системы млекопитающих, составляя (по аналогии с насекомыми) специализированный узкополосный и «интегративный» широкополосный каналы. Естественно, что нецелесообразно сопоставлять наличие каких-либо специализированных или неспециализированных нейронов с формами поведения у высокоорганизованных животных, поскольку количество реакций у них огромно. Именно благодаря большому объему памяти, высокой различительной способности, многоуровневой организации временных связей любой звук может стать сигналом для реализации поведения после обучения. Даже в случае сопоставления центров мы видим много общего в реакциях «специализированных» сенсорных нейронов. Отличия в поведении весьма существенны. У насекомых условные реакции либо не вырабатываются вообще, либо вырабатываются с большим трудом после длительного обучения. У них очень ограниченный набор реакций, запускаемых или управляемых звуками (таксисы), и ограниченные слуховые задачи.

Как уже отмечалось, попытки ряда исследователей обнаружить в классических слуховых путях и центрах всех классов позвоночных животных нейроны-детекторы видоспецифических акустических или семантических свойств биоакустических сигналов не увенчались успехом. Исследование управляющих движением и вокализацией структур мозга представляет особый интерес, поскольку именно в пределах подобных структур можно ожидать открытие процессов интеграции первичной акустической обработки и реализации некоторых двигательных компонентов звукового образа и сенсомоторной интеграции. Вопрос о соотношении различных отделов системы рецептор—мозг—голос до настоящего времени мало изучен не только в филогенетическом аспекте, но и на животных, широко используемых в нейрофизиологических исследованиях (Вартанян, 1978, 1979, 1987).

В связи с проблемой видоспецифического слухового восприятия необходимо отметить, что слуховая система каждого представителя животного мира, а особенно у птиц и млекопитающих, должна обеспечивать биологически целесообразное поведение в звуковой среде, акустические свойства которой значительно многообразнее, нежели акустические свойства биоакустических сигналов. С этой позиции понятны факты, свидетельствующие о том, что наряду со специализацией нейронов высших отделов наблюдается дублирование на каж-

дом уровне слуховой системы неспециализированных нейронов с широким спектром свойств, возрастание изменчивости реакций на повторную стимуляцию, улучшение помехоустойчивости (Вартанян, 1982, 1986). Не случайно, по-видимому, что даже соответствие оптимумов диапазонов излучаемых и слышимых частот животными одного класса весьма приблизительное и является частным случаем более закономерного явления. Оно выражается в том, что диапазон частотного восприятия значительно шире, чем диапазон продуцируемых данным животным звуковых сигналов. Даже оптимальные частоты слышимости не всегда соответствуют энергетическим максимумам голоса. И чем выше стоит животное на филогенетической лестнице, тем ярче проявляется несоответствие частотных полос слуха и голоса, подтверждением чему служит соотношение слуха и голоса человека. Эта дискорреляция имеет, очевидно, большое биологическое значение, поскольку расширяет возможности акустической ориентации в окружающей среде и соответственно выработку приспособительного поведения. Не исключено, что более широкий частотный диапазон аудиограммы по сравнению с частотным диапазоном голоса является именно тем запасом, на основе которого происходит обучение (Вартанян, 1986).

8.8. РАЗВИТИЕ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Исследования онтогенеза слуховой системы проводятся явно недостаточно. Отдельные указания на особенности развития рецепторного аппарата млекопитающих в онтогенезе, а также ряд данных о развитии слуховой функции у детей представлены в предыдущем изложении (см. главы 3, 7.9). В настоящем кратком разделе будут рассмотрены лишь основные данные, касающиеся общих черт созревания периферического аппарата слуховой системы, а также особенности реакций нейронов ее центральных отделов в разные периоды созревания слухового пути.

Относительно наружного уха известно, что как ушная раковина, так и наружный слуховой проход при рождении по размерам меньше, чем у взрослых особей, что соответственно должно приводить к большому резонансу в структуре высоких частот (т. е. к большей чувствительности слуховой системы к этим частотам). Вместе с тем чувствительность слуха новорожденных млекопитающих, как правило, ниже к высоким частотам, что частично, возможно, объясняется большей податливостью входных механических структур слуховой системы. С этим в свою очередь может быть связано снижение передаточной функции и отсюда — снижение чувствительности системы в целом к высоким частотам (Saunders et al., 1983).

Механические свойства среднего уха также изменяются в процессе постнатального онтогенеза. В более ранних исследованиях (Brooks, 1971; Keith, 1974) было установлено, что у новорожденных детей через 40—80 дней после рождения наблюдается резкое падение податливости барабанной перепонки. Саундерс и соавт. (Relkin, Saunders, 1980; Saunders et al., 1983), используя емкостную тимпано-

метрию на ряде животных, количественно оценили падение податливости мембраны у некоторых видов животных в динамике постнатального развития на ряде частот. Из полученных данных стала очевидной лимитирующая роль среднего уха в формировании слуховой чувствительности новорожденных животных и детей. Это особенно существенно, если учесть, что пороги слышимости взрослых особей становятся аналогичными порогам взрослых животных еще в то время, когда среднее ухо не созрело окончательно для реализации своей функции, свойственной взрослым животным (см., напр.: Bock, Seifter, 1978). При этом необходимо указать, что у животных, обладающих пренатальным слухом, в течение достаточно длительного времени полости наружного и среднего уха заполнены жидкостью.

Представляет интерес формирование диапазонов частотной слуховой чувствительности у наземных позвоночных в постнатальном онтогенезе. В значительном числе исследований было показано, что в наиболее ранние периоды постнатального онтогенеза поведенческие и электрофизиологические реакции у птиц и млекопитающих наиболее выражены при действии низких и средних частот для слышимого диапазона частот данного животного (Measurement. . ., 1984). Отсюда можно было сделать вывод о том, что апикальные и средние участки базилярной мембраны улитки внутреннего уха, как ответственные за анализ низких и средних частот, должны созревать раньше, нежели ее базальные отделы (области анализа высокочастотных тонов).

Между тем, как было многократно продемонстрировано на разных видах животных (Measurement. . ., 1984), реально наблюдается обратный процесс развития: базальные участки базилярной мембраны улитки внутреннего уха оказываются развитыми в более ранние постнатальные сроки, чем апикальные. При этом созревание наружного и среднего уха полностью не может объяснить этот парадокс (Relkin, Saunders, 1980). Недавние исследования Рубеля (Rubel, 1984) позволили выдвинуть другое объяснение этому явлению. Схематически это представление изображено на рис. 227, где показано возникновение вибраций улитковой перегородки по мере ее созревания при действии разных частот. Из схемы видно, как по мере созревания наблюдается постепенное смещение максимума колебаний базилярной мембраны на тоны низкой частоты в апикальном направлении и появление реакции на высокие частоты в базальном участке базилярной мембраны. Используя в качестве стимула травмирующее воздействие сильным звуком определенной частоты, а также электрофизиологическое исследование кохлеарных ядер мыши (Martin, Rickets, 1981; Rubel, 1984), удалось показать, что чувствительность нейронов у эмбриона в одной и той же области кохлеарных ядер ниже на 1.0—1.5 окт. по сравнению с тем, что наблюдается в этой же области ядра через несколько недель онтогенетического развития. Ряд дополнительных данных, подтверждающих эту гипотезу Рубеля, приведен в его обзоре (Rubel, 1984).

Относительно электрофизиологических исследований центральных отделов слуховой системы в онтогенезе имеется ряд данных, об-

наруживших на самых различных видах животных некоторые общие свойства развития слуховой системы. К этим свойствам можно отнести (Brugge, 1983; Romand, Marty, 1983; Measurement. . ., 1984):

а) понижение порогов обнаружения реакций как по критерию вызванных потенциалов, так и по реакциям одиночных нейронов различных центральных отделов слуховой системы;

б) постепенное сужение частотной настройки нейронов (частотно-пороговой кривой) на уровне слухового нерва, кохлеарного ядра и заднего холма;

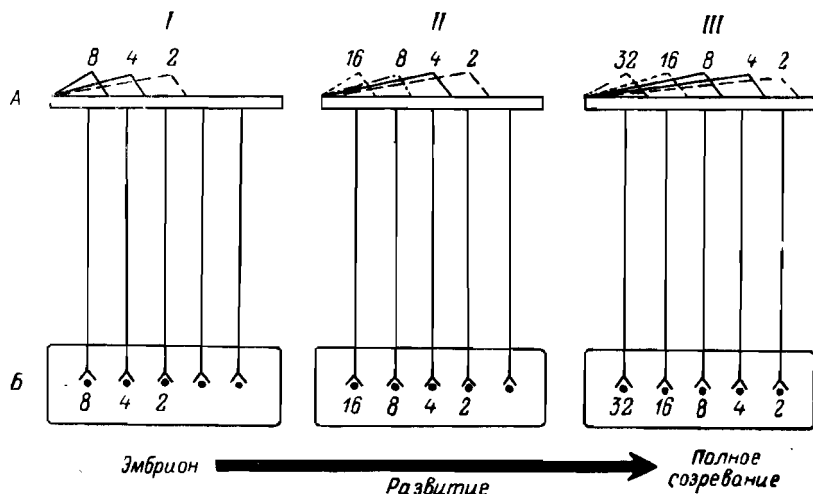


Рис. 227. Схематическое изображение реакции улитковой перегородки (А) и топонотической организации слухового центра (Б) по мере развития (I—III) животного (по: Rubel, 1984).

Цифры на А и Б — оптимальные частоты, кГц, для реакции тонального сигнала. В левой части схемы улитковой перегородки — ее основание, в правой — вершина.

в) уменьшение значений скрытых периодов реакций по мере созревания слуховой системы.

Отметим также исследование, установившее изменение разрешающей способности по времени в слуховой системе (оценивался цикл восстановления суммарных реакций в разные постнатальные периоды).

Кроме того, недавно было показано, что и другие временные свойства нейронов слуховой системы зависят от степени созревания ее: так, появление привязки к фазе тонального сигнала импульсации в ответе нейрона оказывается задержанным во времени развития по сравнению с другими характеристиками реакций нейронов на тональный сигнал.

В заключение укажем, что в процессе созревания слуховой системы существенную роль играет полноценная афферентация центральных отделов слуховой системы. Так, например, разрушение

у новорожденной мыши улитки внутреннего уха приводит к заметному уменьшению числа нейронов, их размеров и развитию дендритного дерева в кохлеарном ядре (Trune, 1982).

ЛИТЕРАТУРА

Адамина В. О. Клеточная организация вестибулярного ядра продолговатого мозга лягушки // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1975. Т. 11. С. 101—102.

Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Изд. 2-е. Л.: Наука, 1974. 512 с.

(Альтман Я. А., Бутусов М. М., Вайтулевич С. Ф., Соколов А. В.) Altman J. A., Butusov M. M., Vaitulevich S. F., Sokolov A. V. Responses of the swimbladder of the carpio to sound stimulation // Hear. Res. 1984. Vol. 14. P. 145—153.

Астафьева С. Н., Вайтулевич С. Ф. О роли плавательного пузыря в слуховой функции карпа *Syrpinus carpio* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1974. Т. 10. С. 420—423.

Барсова Л. Н., Богословская Л. С., Васильев Б. Д. Слуховые центры продолговатого мозга наземных позвоночных. М.: Наука, 1985. 199 с.

Бару А. В. Влияние удаления полушарий переднего мозга на условно-рефлекторную деятельность амфибий // Вопросы сравнительной физиологии ВНД. Л.: Наука, 1955. С. 102—110.

Бару А. В. Характеристика слуха у различных позвоночных // Успехи современ. биологии. 1962. Т. 54, № 2 (5). С. 174—192.

Белехова М. Г., Жарская В. Д., Гайдаенко Г. В., Хачуни А. С. Связи таламического и мезэнцефального центров слуховой системы черепах // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1983. Т. 85. С. 33—42.

Бибиков Н. Г. Описание признаков звука нейронами слуховой системы наземных позвоночных. М.: Наука, 1987. 200 с.

Бибиков Н. Г., Калинин Т. В. Свойства акустических нейронов дорсального ядра продолговатого мозга лягушки *Rana ridibunda* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1982. Т. 18. С. 491—498.

Бибиков Н. Г., Сорока С. К. Строение нейронов слухового центра среднего мозга *Rana ridibunda* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1979. Т. 15. С. 608—616.

Богословская Л. С., Солнцева Г. Н. Слуховая система млекопитающих. М.: Наука, 1979. 239 с.

Вайтулевич С. Ф., Ушаков М. Н. Исследование колебаний плавательного пузыря карпа *Syrpinus carpio* методом голографической интерферометрии Биофизика. 1974. Т. 19. С. 528—532.

Вартанян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л.: Наука, 1978. 151 с.

Вартанян И. А. Эволюция слуховой системы у позвоночных животных // Эволюционная физиология. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 426—472.

Вартанян И. А. Основные направления изучения эволюции слуховой системы позвоночных животных — некоторые решенные и нерешенные проблемы // Развитие научного наследия академика Л. А. Орбели. Л.: Наука, 1982. С. 261—278.

Вартанян И. А. Сенсорные механизмы обучения // Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности. Л.: Наука, 1986. С. 309—333.

Вартанян И. А. Проблемы регуляции акустического поведения // Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности. Л.: Наука, 1987. С. 428—443.

Вартанян И. А., Гаврилов Л. Р., Гершуни Г. В. и др. Сенсорное восприятие. Л.: Наука, 1985. 189 с.

Вартанян И. А., Хачуни А. С. Частотные характеристики слуховых нейронов среднего мозга различных классов позвоночных // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1982. Т. 18. С. 541—545.

Вартамян И. А., Хачуц А. С. Регуляторные механизмы слуховой системы // Системы органов чувств. Морфофункциональные аспекты эволюции. Л.: Наука, 1987. С. 60—80.

Винников Я. А. Рецептор гравитации. Эволюция структурной цитохимической и функциональной организации // Проблемы космической биологии. Л.: Наука, 1971. Т. 12. 523 с.

Винников Я. А., Титова Л. К. Кортиев орган. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 260 с.

Гершуни Г. В. Общая характеристика слуха у позвоночных животных // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 130—156.

Жарская В. Д., Бибиков Н. Г., Сорока К. К. Связи слухового центра среднего мозга травяной лягушки // Аксонный транспорт веществ в системах мозга. Киев: Наукова думка, 1981. С. 110—116.

Жарская В. Д., Хачуц А. С., Белехова М. Г., Карамян А. И. Аfferентные и эfferентные связи мезенцефалитического слухового центра черепных Etmus orbicularis. Исследование с помощью пероксидазы хрена // ДАН СССР. 1982. Т. 267. С. 992—995.

Ильичев В. Д. Биоакустика птиц. М.: Изд-во МГУ, 1972. 284 с.

Ильичев В. Д., Богословская Л. С., Барсова Л. И. Центральные отделы слуховой системы птиц. 2. Адаптивные особенности слуховых ядер продолговатого мозга сов // Зоол. журн. 1974. Т. 53. С. 1352—1362.

Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л.: Медгиз, 1956. 287 с.

Кисляков В. А., Левашов М. М., Орлов И. В. Вестибулярная система // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 57—129.

Красильников В. А. Звуковые волны в воздухе, воде и твердых телах. Изд. 2-е. М.: Гостехиздат, 1954. 271 с.

Малюкина Г. А., Протасов В. Р. Слух, «голос» и реакции рыб на звуки // Успехи соврем. биологии. 1960. Т. 50. С. 229—242.

Молчанов А. П., Радионова Е. А. Структура, механика и физиология наружного, среднего и внутреннего уха млекопитающих // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 158—191.

Никольский И. Д., Протасов В. Р., Романенко Е. В., Шишков Е. В. Звуки рыб. М.: Наука, 1968. 92 с.

Попов А. В. Акустическая коммуникация и слух насекомых // Сенсорные системы. Слух. Л.: Наука, 1982. С. 133—159.

Попов А. В. Дистантная тактильная рецепция и слух у беспозвоночных // Эволюционная физиология. Л.: Наука, 1983. Ч. 2. С. 161—210.

Попов А. В. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука, 1985. 252 с.

Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М.: Наука, 1965. 207 с.

Протасов В. Р., Крумень В. М. Низкочастотные колебания в общении и ориентации рыб. М.: Наука, 1974. С. 82—106.

Радионова Е. А. Электрофизиологическая характеристика деятельности слухового отдела продолговатого мозга лягушки // Физиол. журн. СССР. 1963. Т. 49. С. 55—59.

Ржевкин С. Н. Колебания и волны. I. Акустика. М.: Гостехиздат, 1948. 243 с.

Романенко Е. В. Физиологические основы биоакустики. М.: Наука, 1974. 178 с.

Смирнов С. В. Морфофункциональное исследование оперкулы и среднего уха бесхвостых амфибий // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 3. С. 3—12.

Темчин А. Н. Аfferентное торможение волокон слухового нерва голубя моночастотными стимулами // ДАН СССР. 1980. Т. 253. С. 1272—1275.

Темчин А. Н. Спонтанная активность в одиночных волокнах слухового нерва голубя // Физиол. журн. СССР. 1983. Т. 69. С. 28—33.

Темчин А. Н. Рецепция и анализ звука во внутреннем ухе наземных позвоночных // Сенсорные системы. 1988. Т. 2. С. 312—332.

Титова Л. К. Развитие рецепторных структур внутреннего уха позвоночных. Л.: Наука, 1968. 192 с.

Тихомирова Л. И. Структурные особенности рецепторных клеток саккулярной макулы травяной лягушки // ДАН СССР. 1982. Т. 263. С. 147—150.

Хачуни А. С., Белехова М. Г., Карамян А. И. Электрофизиологическое исследование таламического слухового центра черепах // ДАН СССР. 1983. Т. 268. С. 1007—1010.

Цирульников Е. М. Микрофонные ответы лабиринта лягушки на звуки и вибрации // Физиол. журн. СССР. 1974. Т. 60. С. 524—532.

Цирульников Е. М., Фишер Ю. Г., Ковалев В. А. Сравнительная оценка слуха лягушки в воздухе и в воде // Физиология и биохимия низших позвоночных. Л.: Наука, 1974. С. 157—162.

Allin E. F. Evolution of mammalian middle ear // J. Morphol. 1975. Vol. 147. P. 403—437.

Ashmore J. R. Frequency tuning in a frog vestibular organ // Nature. 1983. Vol. 304. P. 536—538.

Autrum H., Poggendorf D. Messung der absoluten Horschwelle bei Fischen (*Amiurus nebulosus*) // Naturwissenschaften. 1951. Bd 38. S. 434—435.

Baird I. L. Some findings of comparative fine structural studies of the basilar papilla in certain reptils // Anat. Rec. 1969. Vol. 163. P. 149.

Baird I. L. The anatomy of the reptilian ear // Biology of the reptilia. New York: Acad. Press, 1970. Vol. 2/2. P. 241—283.

Baird I. L. Anatomical features of the inner ear in submammalian vertebrates // Handbook of sensory physiology. 5/1. Auditory system. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1974. P. 159—212.

Barth G. Untersuchungen über Muochordotonalorgane bei Decapoden crustacean // Z. wiss. Zool. 1934. Bd 145. S. 576—624.

Beccari N. Differenze di grandezza e di forma in rapporto con l'età nelle terminazioni a coppa del nucleo del nervo oculomotore nei pesci Teleosti // Monit. Zool. Ital. 1930. Vol. 41. P. 132—138.

Beccari N. Studi comparativi sopra nuclei terminali del nervo acustico nei pesci // Arch. Zool. Ital. 1931. Vol. 16. P. 743—759.

Bergeijk W. A. van. The evolution of vertebrate hearing // Contributions to sensory physiology. New York: Acad. Press, 1967. P. 1—49.

Bergeijk W. A. van, Witschi E. The basilar papilla of the anuran ear // Acta Anat. 1957. Vol. 30. P. 81—91.

Blankenagel F. Untersuchungen über die Grosshirnfunktionen von *Rana temporaria* // Zool. Jahrb. Abt. Alg. 1931. Bd 49. S. 271—322.

Boek G. R., Seifter E. J. Developmental changes of susceptibility to auditory fatigue in young hamsters // Audiology. 1978. Vol. 17. P. 193—203.

Bonke D., Scheich H., Langner G. Responsiveness of units in the auditory neostriatum of the guinea fowl (*Numida meleagris*) to species-specific calls and synthetic stimuli // J. Comp. Physiol. Ser. A. 1979. Vol. 132. P. 243—276.

Boord R. L. Ascending projections of the primary cochlear nuclei and nucleus laminaris in the pigeon // J. Comp. Neurol. 1968. Vol. 131. P. 523—529.

Boord R. L., Rasmussen G. L. Projection of the cochlear and lagenar nerves on the cochlear nuclei of the pigeon // J. Comp. Neurol. 1963. Vol. 110. P. 463—476.

Boord R. L., Grochow L. B., Frishkopf L. S. Organization of the posterior ramus and ganglion of the eighth cranial nerve of the bullfrog *Rana catesbeiana* // Amer. Zool. 1970. Vol. 10. P. 555.

Brooks D. Electroacoustic impedance bridge studies on normal ears of children // J. Speech. Hear. Res. 1971. Vol. 14. P. 247—253.

Brugge J. F. Development of the brainstem auditory nuclei // Development of auditory and vestibular systems. New York: Acad. Press, 1983. 576 p.

Bruyn E. M. M., Nifteric C. G. M. van. Influence du son sur la réaction d'une excitation tactile chez les grenouilles et les crapauds // Arch. Neerl. Physiol. Hom. Anim. 1920. Vol. 5. P. 363—379.

Bruse L., Butler A. Telencephalic connections in lizard. II. Projections to anterior dorsal ventricular ridge // J. Comp. Neurol. 1984. Vol. 229. P. 602—615.

Brzoska J. Der electrodermale Reflex auf acustische Reize beim Grasfrosch *Rana temporaria* L. // Zool. Jahrb. Physiol. 1981. Bd 85. S. 66—82.

- Bullock T., Corwin J.** Acoustic evoked activity in the brain in sharks // *J. Comp. Physiol.* 1979. Vol. 129. P. 223—234.
- Burlet H. M. de.** Über die Papilla neglecta // *Anat. Anz.* 1928. Bd 66. S. 199—209.
- Burlet H. M. de.** Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie der perilimhatischen Raumes // *Acta Otolaryngol.* 1929a. Bd 13. S. 153—187.
- Burlet H. M. de.** Zur vergleichenden Anatomie der Labyrinthinnervation // *J. Comp. Neurol.* 1929b. Vol. 47. P. 155—169.
- Burlet H. M. de.** Vergleichende Anatomie des statoacustischen Organs // *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* München, 1934. S. 1293—1432.
- Cahn P. H. (Ed.).** Lateral line detectors. Bloomington, Indiana: Indiana Univ. Press, 1967.
- Cahn P. H., Siler W., Auwarter A.** Acoustico-lateralis system of fishes: cross-modal coupling of signal and noise in the grunt, *Haemulon parrai* // *J. Acoustic. Soc. Amer.* 1970. Vol. 49. P. 591—594.
- Cahn P. H., Siler W., Wodinski J.** Acoustico-lateralis system of fishes: tests of pressure and particle-velocity sensitivity in grunts, *Haemulon sciurus* and *Haemulon parrai* // *J. Acoustic. Soc. Amer.* 1969. Vol. 46. P. 1572—1578.
- Campbell C. B. C., Boord R. L.** Central auditory pathway of nonmammalian vertebrates // *Handbook of sensory physiology.* 5/1. Auditory system. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1974. P. 337—392.
- Capranica R. R.** Vocal response of the bullfrog to natural and synthetic mating calls // *J. Acoustic. Amer.* 1966. Vol. 40. P. 1131—1139.
- Capranica R. R.** Auditory processing of vocal signals in anurans // *Reproductive biology of amphibians.* New York: Acad. Press. 1977. P. 337—355.
- Capranica R. R., Moffat A. J. M.** Selectivity of the peripheral auditory system of spadefoot toads (*Scaphiopus couchi*) for sounds of biological significance // *J. Comp. Physiol. Ser. A.* 1975. Vol. 100. P. 231—249.
- Clarac F.** Proprioception by the ischio-meropodite region in legs of the crab *Carcinus mediterraneus* C. // *Z. vergl. Physiol.* 1968. Bd 61. S. 224—225.
- Cohen M. Y., Winn H. E.** Electrophysiological observation on hearing and sound production in the fish, *Pomphos notatus* // *J. Exp. Zool.* 1967. Vol. 165. P. 355—369.
- Corbeille C.** L'influence des vibrations acoustiques sur la respiration chez la grenouille et certains mammifères // *C. R. Soc. Biol.* 1929. Vol. 101. P. 113—115.
- Crawford A. C., Fettiplace R. R.** The frequency selectivity of auditory nerve fibers and hair cells in the cochlea of the turtle // *J. Physiol.* 1980. Vol. 306. P. 79—125.
- Crawford A. C., Fettiplace R. R.** An electrical tuning mechanism in cochlear cells in turtle // *J. Physiol.* 1981. Vol. 12. P. 377—412.
- Crosby E. C.** The forebrain of Alligator mississippiensis // *J. Comp. Neurol.* 1917. Vol. 27. P. 325—402.
- Dallos P.** Response characteristics of mammalian cochlear hair cells // *J. Neurosci.* 1985. Vol. 5. P. 1591—1608.
- Diamond I. T., Utley J. D.** Thalamic degeneration study of sensory cortex in opossum // *J. Comp. Neurol.* 1963. Vol. 120. P. 120—160.
- Dielschlag E.** Zur Kenntnis der Grosshirn Funktionen einiger Urodelen und Anuren // *Z. vergl. Physiol.* 1934. Bd 21. S. 343—394.
- Dijkgraaf S.** Untersuchungen über die Funktionen des Ohrlabyrinths bei Meeresfischen // *Physiol. Comp.* 1949. Vol. 2. P. 81—106.
- Dijkgraaf S.** The functioning and significance of the lateralline organs // *Biol. Rev.* 1963. Vol. 38. P. 51—105.
- Dooling R. J.** Behavior and psychophysics of hearing in birds // *Comparative studies.* New York etc.: Springer-Verlag, 1980. P. 261—288.
- Dunn R.** Nerve fibers of the eighth nerve and their distribution to the sensory nerves of the inner ear of the bullfrog // *J. Comp. Neurol.* 1976. Vol. 182. P. 621—636.

- Eatock R. A., Manley G. A., Pawson L. Auditory nerve fiber activity in the tokay gecko. I. Implication for cochlear processing // *J. Comp. Neurol.* 1981. Vol. 142. P. 203—218.
- Echleter S. Connections of the auditory midbrain in a teleost fish, *Cyprinus carpio* // *J. Comp. Neurol.* 1984. Vol. 230. P. 536—551.
- Elliot D. N., Stein L., Harrison M. J. Determination of absolute intensity thresholds and frequency difference thresholds in cat // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1960. Vol. 32. P. 380—384.
- Elsner N. Neuroethology of sound production in *Comphocerine* grasshoppers (*Orthoptera, Acriditae*) // *J. Comp. Physiol.* 1974. Vol. 88. P. 67—102.
- Enger P. S. Single unit activity in the peripheral auditory system of a teleost fish // Norwegian monographs on medical science. Universitets-forlaget. 1963. P. 48.
- Enger P. S. Hearing in fish // *Hearing mechanisms in vertebrates*. London: Ciba foundation symposium, 1968. P. 4—11.
- Enger P. S. Masking of auditory responses in the medulla oblongata of goldfish // *J. Exp. Biol.* 1973. Vol. 59. P. 415—424.
- Enger P. S., Andersen R. An electrophysiological field study of hearing in fish // *Comp. Biochem. Physiol.* 1967. Vol. 22. P. 517—525.
- Erickson R. P., Jane Y. A., Waite R., Diamond I. T. Single neuron investigation of sensory thalamus of the opossum // *J. Neurophysiol.* 1964. Vol. 27. P. 1026—1047.
- Fay R. R. Auditory frequency discrimination in the goldfish // *J. Comp. Physiol.* 1970. Vol. 73. P. 175—180.
- Fay R. R. Perception of amplitude-modulated auditory signals by the goldfish // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1972. Vol. 52. P. 660—666.
- Fay R. R. The coding of information in single auditory nerve fibers at the goldfish // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1978. Vol. 63. P. 136—146.
- Fay R. R., Olsho L. Discharge patterns of lagenar and saccular neurons of the goldfish eighth nerve // *Comp. Biochem. Physiol.* 1979. Vol. 62A. P. 377—386.
- Fay R. R., Popper A. N. Acoustic stimulation of the ear of the goldfish (*Carassius auratus*) // *J. Exp. Biol.* 1974. Vol. 61. P. 243—260.
- Fay R. R., Popper A. N. Structure and function in teleost auditory systems // *Comp. Studies of Hearing in vertebrates*. New York: Acad. Press, 1980. P. 3—42.
- Feng A. S. Quantitative analysis of intensity-rate and intensity-latency function in peripheral auditory nerve fibers of northern leopard frogs (*Rana pipiens*) // *Hear. Res.* 1982. Vol. 6. P. 241—246.
- Feng A. S., Narins P., Capranica R. R. Three population of primary auditory fibers in the bullfrog: their peripheral origins and frequency sensitivities // *J. Comp. Physiol.* 1975. Vol. 100. P. 221—229.
- Feng A., Shofner W. Peripheral basis of sound localization in anurans. Acoustic properties of the frog's ear // *Hear. Res.* 1981. Vol. 5. P. 201—216.
- Fettiplace R., Crawford A. C. The origin of tuning in turtle cochlear hair cells // *Hear. Res.* 1980. Vol. 2. P. 447—454.
- Flock A. Electron microscope and electro-physiological studies of the lateral line canal organ // *Acta Otolaryngol.* 1965. Suppl. 199. P. 7—90.
- Flock A., Flock B. Ultrastructure of the amphibian papilla in the bullfrog // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1966. Vol. 40. P. 12—62.
- Flock A., Wersäll J. A study of the orientation of the sensory hairs of the receptor cells in the lateral-line organ of fish with special reference to the function of the receptors // *J. Cell Biol.* 1962. Vol. 15. P. 19—27.
- Foster R. E., Hall W. C. The organization of central auditory pathways in a reptile *Iguana iguana* // *J. Comp. Neurol.* 1978. Vol. 178. P. 783—832.
- Frisch K. von. Über den Gehörsinner Fische // *Biol. Rev.* 1936. Vol. 11. P. 210—246.
- Frisch K. von. Über die Bedeutung des Sacculus und der Lagenar für den Gehörsinn der Fische // *Z. Vergl. Physiol.* 1938. Bd 25. S. 703—747.
- Friskopf L. S., Goldstein M. H. Responses to acoustic stimuli from single units in the eighth nerve of the bullfrog // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1963. Vol. 35. P. 1219—1228.
- Fujita S., Elliot D. N. Thresholds of audition for three species of monkey // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1965. Vol. 37. P. 139—144.

- Furman G. G., Frishkopf L. S. Model of neural inhibition in the mammalian cochlea // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1964. Vol. 36. P. 2194—2201.
- Furukawa T., Furshpan E. J. Two inhibitory mechanisms in the Mauthner neurons of goldfish // *J. Neurophysiol.* 1963. Vol. 26. P. 140—176.
- Furukawa T., Ishii Y. Neurophysiological studies on hearing in goldfish // *J. Neurophysiol.* 1967. Vol. 30. P. 1377—1403.
- Fuzessery L., Feng A. S. Frequency representation in the dorsal medullary nucleus of the leopard frog *Rana pipiens* // *J. Comp. Physiol.* 1981. Vol. 143. P. 339—347.
- Fuzessery L., Feng A. S. Frequency selectivity in the Anuran auditory mid-brain: single unit responses to single and multiple tone stimulation // *J. Comp. Physiol.* 1982. Vol. 146. P. 474—484.
- Fuzessery L., Feng A. S. Mating call selectivity in the thalamus and mid-brain of the leopard frog: single and multi units analyses // *J. Comp. Physiol.* 1983. Vol. 150. P. 333—344.
- Gans C., Wever E. G. The ear and hearing in *Amphisbaenia* (Reptilia) // *J. Exp. Zool.* 1972. Vol. 179. P. 17—34.
- Gelsler C. D., Bergeijk W. A. van, Frishkopf L. S. The inner ear of the bullfrog // *J. Morphol.* 1964. Vol. 114. P. 43—58.
- Gerhardt H. C. The vocalizations of some hybrid treefrogs: acoustic and behavioral analysis // *Behaviour.* 1974. Vol. 49. P. 130—151.
- Goldstein M. N., Knight P. L. Comparative organization of mammalian auditory cortex // *Comparative studies of hearing in vertebrates.* New York etc.: Springer-Verlag, 1980. P. 375—398.
- Gregory K. M. Central projections of the eighth nerve in frogs // *Brain, Behav. Evol.* 1972. Vol. 5. P. 70—88.
- Griffin D. K. Hearing and acoustic orientation of marine animals // *Deep Sea Res.* 1955. Suppl. 3. P. 406—417.
- Grinnell A. D. Comparative physiology of hearing // *Ann. Rev. Physiol.* 1969. Vol. 31. P. 545—580.
- Hama K. A study on the fine structure of the saccular macula of the goldfish // *Z. Zelforsch.* 1969. Bd 94. S. 155—171.
- Hamilton D. W. Posterior division of the eighth cranial nerve in *Lacerta vivipara* // *Nature.* 1963. Vol. 200. P. 705—706.
- Harris G. G., Bergeijk W. A. van. Evidence that the lateral line organ responds to near-field displacements of sound sources in water // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1962. Vol. 34. P. 1831—1841.
- Harrison J. M., Feldman M. L. Anatomical aspects of the cochlear nucleus and superior olivary complex // *Contributions to sensory physiology.* New York: Acad. Press, 1970. Vol. 4. P. 95—142.
- Hawkins A. D., Chapman C. S. Masked auditory thresholds in the cod *Gadus morhua* L. // *J. Comp. Physiol.* 1975. Vol. 103A. P. 209—226.
- Heffner R., Heffner H., Masterton B. Behavioral measurement of absolute and frequency difference thresholds in Guinea pig // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1971. Vol. 90. P. 1888—1895.
- Henson O. W. Comparative anatomy of middle ear // *Handbook of sensory physiology.* 5/1. Auditory system. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1974. P. 89—110.
- Herriek C. J. The internal structure of the midbrain and thalamus of *Necturus* // *J. Comp. Neurol.* 1917. Vol. 28. P. 215.
- Hillery C. M., Nerrins P. M. Neurophysiological evidence for a travelling wave in amphibian ear // *Science.* 1984. Vol. 225. P. 1037—1039.
- Hoagland H. Activity in lateral-line nerve of catfish // *J. Gen. Physiol.* 1933. Vol. 16. P. 221—228; Vol. 17. P. 77—82.
- Holmer G. On the comparative anatomy of the *nervus acusticus* // *Trans. Roy. Irish. Acad.* 1903. Vol. 32 (B). P. 101—144.
- Holton T., Hudspeth A. A micromechanical contribution to cochlear tuning and tonotopic organization // *Science.* 1983. Vol. 222. P. 508—510.
- Holton T., Weiss T. F. Two-tone suppression in lizard cochlear nerve fibers relation to receptor organ morphology // *Brain Res.* 1978. Vol. 159. P. 219—222.
- Hopson J. A. The origin and adaptive radiation of mammal-like reptiles and nontherian mammals // *Comparative and evolutionary aspects of the vertebrate*

and central nervous system // *Ann. New York Acad. Sci.* 1969. Vol. 167. P. 199—216.

Horner K., Hawkins A. D., Fraser P. J. Frequency characteristics of primary auditory neurons from the ear of the cod // *Hearing and sound communication in fishes*. New York: Springer-Verlag, 1981. P. 223—241.

Huber G. C., Crosby E. C. On thalamic and tectal nuclei and fiber paths in the brain of the American alligator // *J. Comp. Neurol.* 1926. Vol. 40. P. 97—227.

Jacobs D. W., Tavolga W. N. Acoustic intensity limens in the goldfish // *Anim. Behav.* 1967. Vol. 15. P. 324—335.

Jielf R., Spoor A., Vries H. de. The microphonic activity of the lateral line // *J. Physiol.* 1952. Vol. 116. P. 137—157.

Johnston J. B. The brain of *Petromyzon* // *J. Comp. Neurol.* 1902. Vol. 12. P. 1—86.

Kappers A. C. U. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems*. Haarlem: E. P. Bohn, 1920. 721 p.

Kappers A. C. U., Huber G. C., Crosby E. C. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. New York: Mac Millan. 1936.

Katsuki Y. Comparative neurophysiology of hearing // *Physiol. Rev.* 1965. Vol. 45. P. 380—423.

Keith R. W. Impedance audiometry with neonates // *Arch. Otolaryngol.* 1974. Vol. 101. P. 376—379.

Kiang N. Y., Watanabe T., Thomas E. C., Clark L. F. Discharge patterns of single fibers of the cat's auditory nerve. Cambridge: M. I. T. Press, 1965. 288 p.

Kirsh M., Coles R. B., Lepplesack H. J. Unit recording from a new auditory area in the frontal neostriatum of the awake starling // *Exp. Brain Res.* 1980. Vol. 38. P. 375—380.

Kleerkoper H., Sibabin K. A study on hearing in frogs (*Rana pipiens* and *Rana clamitans*) // *Z. vergl. Physiol.* 1959. Vol. 41. P. 490—499.

Klinke R., Pause M. Discharge properties of primary auditory fibers in caiman crocodilus: comparison and contrasts to the mammalian auditory nerve // *Exp. Brain Res.* 1980. Vol. 38. P. 137—150.

Knudsen E. I. Sound localization in birds // *Comparative studies of hearing in vertebrates* / Eds. A. N. Popper, R. R. Fay, New York; Heidelberg; Berlin: Springer-Verlag, 1980. P. 289—322.

Knudsen E. I., Konishi M. Space and frequency are represented separately in auditory midbrain units in the owl // *J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41. P. 870—884.

Knudsen E. I., Konishi M. Monaural occlusion shifts receptive field localization of auditory midbrain units in the owl // *J. Neurophysiol.* 1980. Vol. 44. P. 687—695.

Korn H., Faber D. S., Mariani J. Existence de projections des nerfs de la ligne laterale sur la cellule de Mauthner: leur effect antagonists sur l'activation de la neurone par les afferences vestibularis // *C. R. Acad. Sci.* 1974. Vol. 279. P. 413—416.

Lange J. J. de. Das Hinterhirn, das Nachhirn und das Rückenmark der Reptilien // *Folia Neurobiol.* 1917. Bd 10. S. 385—422.

Langner G., Bonke D., Scheich H. Neuronal discrimination of natural and synthetic vowels in field L of trained mynah birds // *Exp. Brain Res.* 1981. Vol. 43. P. 11—24.

Larsell O. The comparative anatomy and histology of the cerebellum from myxinoidea through birds. Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1967. 268 p.

Lende R. A. Representation in the cerebral cortex of a primitive mammals: sensorimotor, visual and auditory field in the *Echidna* // *J. Neurophysiol.* 1964. Vol. 27. P. 37—48.

Lepplesack H. S., Vogt M. Responses of auditory neurons in the forebrain of a songbird to stimulation with species-specific sounds // *J. Comp. Physiol.* 1970. Vol. 107. P. 263—274.

Lewis E. R., Leverenz E. L., Koyama H. Mapping functionally identified auditory afferents from their peripheral origins to their central termination // *Brain Res.* 1980. Vol. 197. P. 223—229.

- Lewis E. R., Leverenz E. L., Koyama H. The tonotopic organization of the bullfrog amphibian papilla, an auditory organ lacking a basilar membrane // J. Comp. Physiol. Ser. A. 1982. Vol. 145. P. 437—445.
- Lewis E. R., Li C. W. Hair cell types and distributions in the otolith of the bullfrog // Brain Res. 1975. Vol. 83. P. 35—50.
- Lewis R. S., Hudspeth A. J. Frequency tuning and ionic conductances in hair cells of the bullfrog's sacculus // Hearing-physiological bases and psychophysics. New York: 1983. P. 17—24.
- Loftus-Hills J. S., Johnstone B. M. Auditory function, communication and brain-evoked response in anuran amphibians // J. Acoust. Soc. Amer. 1970. Vol. 47. P. 1131—1138.
- Lombard R. E. The structure of the amphibian auditory periphery: A unique experiment in terrestrial hearing // Comparative studies of hearing in vertebrates. New York; Heidelberg; Berlin: Springer-Verlag, 1980. P. 121—138.
- Löwenstein O., Roberts T. D. M. The equilibrium function of the otolith organ of the thornback ray (*Raja clavata*) // J. Physiol. 1949. Vol. 110. P. 392—415.
- Löwenstein O., Roberts T. D. M. The localization and analysis of the responses to vibration from the isolated elasmobranch labyrinth. A contribution to the problem of the evolution of hearing in vertebrates // J. Physiol. 1951. Vol. 114. P. 471—489.
- Löwenstein O., Wersäll J. A functional interpretation of the electronmicroscopic structure of the sensory hair in the cristal of the elasmobranch *Raja clavata* in terms of directional sensitivity // Nature. 1959. Vol. 184. P. 1087.
- Manley G. A. Frequency sensitivity of auditory neurons in the Caiman cochlear nucleus // Z. vergl. Physiol. 1970a. Bd 66. S. 257—272.
- Manley G. Comparative studies of auditory physiology in reptiles // Z. vergl. Physiol. 1970b. Bd 67. S. 363—381.
- Manley G. A. Some aspects of the evolution of hearing in vertebrates // Nature. 1971. Vol. 230. P. 506—509.
- Manley G. A. A review of some concepts of the functional evolution in the ear in terrestrial vertebrates // Evolution. 1972. Vol. 26. P. 608—621.
- Manley G. A. A review of the auditory physiology of the reptiles // Progr. Sensory Physiol. 1981. Vol. 2. P. 49—134.
- Manley G. A., Gleich O., Leppelsack H. I., Oeckinghaus H. Activity patterns of cochlear ganglion neurons in the Starling // J. Comp. Physiol. A. 1985. Vol. 157. P. 161—181.
- Martin M. R., Rickets C. Histogenesis of the cochlear nucleus of the mouse // J. Comp. Neurol. 1981. Vol. 197. P. 169—184.
- Masterion B., Diamond I. Hearing // Handbook of perception. New York; London: Acad. Press. 1973. Vol. 3. P. 407—448.
- Masterion B., Heffner H., Ravizza R. The evolution of human hearing // J. Acoust. Soc. Amer. 1969. Vol. 45. P. 966—985.
- McCormick C. A. Central projections of the octavolateral nerves in the pick cichlid *Crenicichla lipidota* // Brain Res. 1983. Vol. 265. P. 177—185.
- Measurement of audition and vision in the first year of life: a methodological overview. New York: Ablex Pub. Co. 1984. 529 p.
- Mehler W. R. Comparative anatomy of the vestibular nuclear complex in submammalian vertebrates // Basic aspects of central vestibular mechanisms. New York: Acad. Press, 1972. P. 55—67.
- Miller M. R. The cochlear duct of lizards // Proc. Calif. Acad. Sci. 1966. Vol. 33. P. 255—259.
- Miller M. R. The cochlear duct of lizards and snakes // Amer. J. Zool. 1968. Vol. 6. P. 421—429.
- Miller M. R. The cochlear nuclei of lizard // J. Comp. Neurol. 1975. Vol. 159. P. 375—406.
- Miller M. R. The reptilian cochlear duct // Comparative studies of hearing in vertebrates. New York; Heidelberg; Berlin: Springer-Verlag, 1980. P. 169—204.
- Mohneke R. Coding of simple acoustic stimuli and conspecific calls in anuran auditory midbrain nuclei // Zool. J. Physiol. 1982. Vol. 86. P. 90—140.

- Mohnke R. Tonotopic organization of the auditory midbrain of the midwife toad // *Hear. Res.* 1983. Vol. 9. P. 91—102.
- Moiseff A., Konishi M. Binaural characteristics of units in the owl's brainstem auditory pathways: precursors of restricted spatial receptive fields // *J. Neurosci.* 1983. Vol. 3. P. 2553—2562.
- Moulton J. M., Dixon R. H. Directional hearing in fishes // *Marine bioacoustics*. Oxford: Pergamon Press, 1967. Vol. 2. P. 187—232.
- Møller A. R. Function of the middle ear // *Handbook of sensory physiology*. 5/1. Auditory system. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1974. P. 491—518.
- Mudry K. M., Capranica R. R. Evoked auditory activity within the telencephalon of the bullfrog // *Brain Res.* 1980. Vol. 182. P. 303—311.
- Muller C. M., Leppelsack H. J. Feature extraction and tonotopic organization in the avian auditory forebrain // *Exp. Brain Res.* 1985. Vol. 59. P. 587—599.
- Mulroy M. Orientation of hair cells in the reptilian auditory papilla // *Anat. Rec.* 1968. Vol. 160. P. 397.
- Northcutt R. G. Central auditory pathways in anamniotic vertebrates // *Comparative studies of hearing in vertebrates*. New York; Heidelberg; Berlin: Springer-Verlag, 1980. P. 79—118.
- Offutt G. C. Integration of the energy in repeated tone pulse by man and goldfish // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1967. Vol. 41. P. 13—19.
- Offutt G. C. Response of the Tautog (*Tautoga onitis*, teleost) to acoustic stimuli measured by classically conditioning the heart rate // *Conditional Reflex*, 1971. Vol. 6. P. 205—214.
- Parks T. N., Collins P., Conlee J. Morphology and origin of avian endings in nucleus laminaris of the chicken // *J. Comp. Neurol.* 1983. Vol. 214. P. 32—41.
- Patterson W. S. Hearing in the turtle // *A. Audit. Res.* 1966. Vol. 6. P. 453—464.
- Pearson A. A. The acoustico-lateral nervous system in fishes // *J. Comp. Neurol.* 1936a. Vol. 64. P. 235—273.
- Pearson A. A. The acoustico-lateral centers and the cerebellum with fiber connections of fishes // *J. Comp. Neurol.* 1936b. Vol. 65. P. 201—294.
- Pettigrew A., Anson M., Chung S. Hearing in the frog: a neurophysiological study of the auditory response in the midbrain // *Proc. Roy. Soc.* 1981. Vol. 212. P. 433—457.
- Pinder A. C., Palmer A. R. Mechanic properties of the frog ear: vibration measurement under free and closed field acoustic conditions // *Proc. Roy. Soc.* 1983. Vol. 219. P. 371—396.
- Poggendorf D. Die absoluten Hörschwellen des Zwergwelses (*Amiurus nebulosus*) und Beiträge zur Physik des Weberschen Apparates der Ostariophysen // *Z. vergl. Physiol.* 1952. Bd 34. S. 222—257.
- Popper A. N. Auditory capacities of the mexican blind cavefish (*Astynax jordani*) and its eyed ancestor (*Astynax mexicanus*) // *Animal Behavior*. 1970. Vol. 18. P. 552—562.
- Popper A. N., Fay R. R. Sound detection and processing by teleost fishes: a critical review // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1972. Vol. 52. P. 596—602.
- Potter H. D. Mesencephalic auditory region of the bullfrog // *J. Neurophysiol.* 1965a. Vol. 28. P. 1132—1154.
- Potter H. D. Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog // *J. Neurophysiol.* 1965b. Vol. 28. P. 1155—1184.
- Pritz M. B. Ascending projections of some auditory nuclei in Caiman crocodilus // *Anat. Rec.* 1972. Vol. 172. P. 386—387.
- Ravizza R. J., Diamond I. T. Projections from the auditory thalamus to neocortex in the hedgehog // *Anat. Rec.* 1972. Vol. 172. P. 390.
- Relkin R. M., Saunders J. C. Displacement of the malleus in neonatal golden hamster // *Acta Otolaryngol.* 1980. Vol. 90. P. 6—15.
- Robbins R. G., Bauknight R. C., Honrubia Y. Anatomical distribution of efferent fibers in the VIIIth cranial nerve of the bullfrog (*Rana catesbeiana*) // *Acta Otolaryngol.* 1967. Vol. 64. P. 436—448.
- Romand R., Marty R. Eds. Development of auditory and vestibular system. New York: Acad. Press, 1983. 576 p.
- Romer A. S. Vertebrate paleontology. Chicago: Univ. Press, 1966. 773 p.

- Rosowski J. J., Saunders J. C. Phase interactions, resulting from the avian interaural pathway // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1977. Vol. 62. Suppl. 1. P. 586.
- Rubel E. W. Ontogeny of auditory system // *Ann. Rev. Physiol.* 1984. Vol. 46. P. 213—229.
- Sachs M. B., Young E. D., Lewis R. Discharge patterns of single fibers in the pigeon auditory nerve // *Brain Res.* 1974. Vol. 70. P. 209—230.
- Saidel W., Popper A. The sacculle may be the transtucer for directional hearing of nonostariophiophisine teleoste // *Exp. Brain Res.* 1983. Vol. 50. P. 149—152.
- Saito N. Structure and function of avian ear // *Comparative studies of hearing in vertebrates.* New York etc.: Springer-Verlag, 1980. P. 241—260.
- Salmon M., Horeh K. Acoustic interneurons of fiddler and ghost crabs // *Physiol. Zool.* 1976. Vol. 49. P. 214—226.
- Salmon M., Horeh K., Hyatt G. W. Barth's myochordotonal organ as a receptor for auditory and vibrational stimuli in fiddler crabs (*Ucapugilator* and *Uminax*) // *Mar. Behav. Physiol.* 1977. Vol. 4. P. 187—194.
- Sand A. The mechanism of the lateral sense organ of fishes // *Proc Roy. Soc. B.* 1937. Vol. 123. P. 472—495.
- Sand O. An electrophysiological study of auditory masking of clicks in goldfish // *Comp. Biochem. Physiol.* 1971. Vol. 40A. P. 1043—1053.
- Sand O., Enger P. S. Function of swimbladder in fish hearing // *Basic mechanisms in hearing.* New York; London: Acad. Press, 1973. P. 893—910.
- Saunders J. C., Kaltenbach J. A., Relkin E. M. The structural and functional development of the outer middle ear // *Development of auditory and vestibular systems.* New York: Acad. Press, 1983. P. 576.
- Sauni K., Leppelsack H. J. Cell types of the auditory caudomedial neostriatum of the starling // *J. Comp. Neurol.* 1983. Vol. 198. P. 209—230.
- Scheich H. Central processing of complex sounds and feature analysis // *Recognition of complex acoustic signal.* Berlin: Springer-Verlag, 1977. P. 161—192.
- Schmidt R. S. Frog labyrinthine efferent impulses // *Acta Otolaryngol.* 1963. Vol. 56. P. 51—64.
- Schmidt R. Neural correlates of frog calling: preoptic area trigger of mating calling // *J. Comp. Physiol.* 1984. Vol. 154. P. 847—853.
- Schoen L., Holst E. von. Das Zusammenspiel von Lagena und Utriculus bei der Lageorientierung der Knochenfische // *Z. vergl. Physiol.* 1950. Bd 32. S. 552—571.
- Shuijff A., Buwalda R. J. A. Underwater localization — a major problem in fish acoustics // *Comparative studies of hearing in vertebrates.* New York etc.: Springer-Verlag, 1980. P. 43—78.
- Smith C. A., Takasaka T. Auditory receptor organs of reptiles, birds, mammals // *Contributions to sensory physiology* / Ed. W. D. Neff, 1971. Vol. 5. P. 129—179.
- Smolder J., Klinke R. Phase versus frequency plots from caiman primary auditory fibers: is there a travelling wave // *Neuronal mechanisms of hearing.* New York: Acad. Press, 1981. P. 43—48.
- Smolder J., Klinke R. Effects of temperature on the properties of primary auditory fibers of the spectacled caiman // *J. Comp. Physiol.* 1984. Vol. 155. P. 19—30.
- Spoendlin H. Ultrastructure and peripheral innervation pattern of the receptor in relation to the first coding of the acoustic message // *Hearing mechanisms in vertebrates.* Acad. Press, 1968. P. 89—125.
- Stebbins W. C. The evolution of hearing in mammals // *Comparative studies of hearing in vertebrates.* New York etc.: Springer-Verlag, 1980. P. 421—436.
- Stebbins W., Pearson R., Moody D. Hearing in the monkey (*Macaca*). Absolute and differential sensitivity // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1970. Vol. 47. P. 67 (A).
- Stetter H. Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische, besonders von *Phoxinus laevis* L. und *Amirus nebulosus* // *Z. vergl. Physiol.* 1929. Bd 9. S. 339—477.
- Strother W. F. Hearing in frogs // *J. Audit. Res.* 1962. Vol. 2. P. 279—286.
- Suga N., Campbell H. W. Frequency sensitivity of auditory neurons in the Gecko *Coleonix variegatus* // *Science.* 1967. Vol. 157. P. 88—90.

- Szabo T.** Activity of peripheral and central neurons involved in tone. Indian. Univ. Press, 1967. P. 295—302.
- Takasaka T., Smith C. A.** The structure and innervation of the pigeons basilar papilla // *J. Ultrastruct. Res.* 1971. Vol. 35. P. 20—65.
- Tavolga W. N.** Sonic characteristics and mechanisms in marine fishes // *Marine bioacoustics*. Oxford: Pergamon Press, 1964. P. 195—221.
- Tavolga W. N.** Masked auditory thresholds in teleost fishes // *Marine bioacoustics*. Oxford: Pergamon Press, 1967. Vol. 2. P. 233—245.
- Tavolga W. N.** Signal/noise ratio and critical band in fishes // *J. Acoust. Soc. Amer.* 1974. Vol. 55. P. 1323—1333.
- Tavolga W. N., Wodinski J.** Auditory capacities in fishes: pure tone thresholds in nine species of marine teleosts // *Bull. Amer. Museum Nat. Hist.* 1963. Vol. 126. P. 179—239.
- Tello F.** Contribucion al conoal conocimiento del encefalo de los teleosteos. Los nu cleos. bulbares // *Trav. Lah. Rech. Biol. Madrid*. 1909. Vol. 7. P. 1—29.
- Trune D. R.** Influence of neonatal cochlear removal on the development of mouse cochlear nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1982. Vol. 209. P. 409—434.
- Tumarkin A.** Evolution of the auditory conducting apparatus in terrestrial vertebrates // *Hearing mechanisms in vertebrates*. Boston, Ciba foundation symposium. 1968. P. 18—36.
- Turner R. G.** Physiology and bioacoustics in reptiles // *Comparative studies of hearing in vertebrates*. New York etc.: Springer-Verlag, 1980. P. 205—238.
- Urano A., Corbman A.** Effects of pituitary hormonal treatment on responsiveness of anterior preoptic neurons in male leopard frogs *Rana p. pipiens* // *J. Comp. Physiol. Ser. A.* 1981. Vol. 141. P. 163—172.
- Weber E. H.** *Aure et auditu hominis et animalum. I. De aure Animalum aquatulum* (Lipsae). 1820.
- Weisbach W., Schwartzkopff J.** Nervose Antworten auf Schallreiz im Groschirn von Krokodilen // *Naturwissenschaften*. 1967. Bd 24. S. 650—651.
- Weiss B. A., Strother W. F.** Hearing in the green treefrog (*Hyla cinerea cinerea*) // *J. Audit. Res.* 1965. Vol. 5. P. 297—305.
- Wever E. G.** Structure and function of the lizard ear // *J. Audit. Res.* 1965. Vol. 5. P. 331—371.
- Wever E. G.** The tectorial membrane of the lizard ear: species variations // *J. Morphol.* 1967a. Vol. 123. P. 355—372.
- Wever E. G.** The differentiation of the lizard ear // *Laryngoscope*. 1967b. Vol. 77. P. 1962—1973.
- Wever E. G.** The ear of chameleon // *J. Exp. Zool.* 1968. Vol. 168. P. 423—436.
- Wever E. G.** Evolution of vertebrate hearing // *Handbook of sensory physiology*. 5/1. Auditory system. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1974. P. 425—454.
- Wever E. G.** The reptile ear. Princeton: Princeton university Press, 1978. 815 p.
- Wever E. G., Peterson E. A.** Auditory sensitivity in three iguanid lizards // *J. Audit. Res.* 1963. Vol. 3. P. 205—242.
- Wever E. G., Vernon J. A.** The problem of hearing in snakes // *J. Audit. Res.* 1960. Vol. 1. P. 77—83.
- Wever E. G., Vernon J. A., Crowley D. E., Peterson E. A.** Electrical output of lizard ear, relation to hair cell population // *Science*. 1965. Vol. 150. P. 1172—1174.
- Wever E. G., Vernon J. A., Peterson E. A., Crowley D. E.** Auditory responses in the Tokay gecko // *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* 1963. Vol. 50. P. 806—811.
- Wilezinski W.** Afferents to the midbrain auditory center in the bullfrog *Rana catesbeiana* // *J. Comp. Neurol.* 1981. Vol. 198. P. 424—433.
- Wilezinski W., Northcutt R. G.** Afferents to the optic tectum of the leopard frog: An HRP study // *J. Comp. Neurol.* 1977. Vol. 173. P. 219—299.
- Wilezinski W., Northcutt R.** Connections of the bullfrog striatum: afferent organization // *J. Comp. Neurol.* 1983. Vol. 214. P. 321—331.
- Winn H. E.** The biological significance of fish sound // *Marine bioacoustics*. Oxford: Pergamon Press, 1964. P. 213—231.

Winter P. Vergleichende qualitative und quantitative Untersuchungen an der Hörbahn Vögeln // *Z. Morph. Ökol. Tiere*. 1963. Bd 52. S. 365—400.

Witschi E. The frönrhial columella of the ear or larval ranidae // *J. Morphol.* 1955. Vol. 96. P. 497—512.

Wohlfahrt T. A. Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Elrise (*Proximus laevis*) // *Z. vergl. Physiol.* 1939. Bd 26. S. 570—604.

Yerkes R. M. The instincts, habits and reactions of the frog // *Physiol. Rev.* 1903. Vol. 4. P. 579—597.

Yerkes R. M. The sense of hearing in frogs // *J. Comp. Neurol. Psychol.* 1905. Vol. 15. P. 279—304.

Young S., Rubel E. Frequency — specific projections of individual neurons in chick brainstem auditory nuclei // *J. Neurosci.* 1983. Vol. 3. P. 1373—1378.

БИОАКУСТИКА

(СРАВНИТЕЛЬНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ) ■

Подход к слуховой системе как к возникшему в процессе эволюции специализированному приемнику и анализатору звуковых волн, конечная задача которых состоит в восприятии малых акустических энергий и в выделении биологически значимых сигналов (Вартанян, 1979; глава 8 настоящего руководства), позволяет рассмотреть основные компоненты системы акустической коммуникации с позиций биоакустики (рис. 228). При этом учитываются лишь основные черты слухового восприятия как специфического, активного процесса, направленного на опознание адекватного сигнала биологического происхождения — неперменной основы приспособительного поведения животных (Вартанян, 1982, 1986). Особое внимание уделяется при таком подходе объективному изучению биоакустических сигналов как начального звена линии акустической связи (Вартанян, 1981) в сочетании с выявлением механизмов их генерации и связи этих механизмов со слуховым анализом биоакустических сигналов.

9.1. БИОАКУСТИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ: } ОПИСАНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ

Огромное множество звуков биологического происхождения различается и по способам генерации, и по физическим параметрам, и по смысловому значению, и по функции, реализуемой в поведении (Константинов, Мовчан, 1987). Широкое распространение в биоакустике получили структурный, ситуационный и функциональный подходы к описанию звуков животных. В структурных описаниях используются статистические способы анализа сигналов, приемы автоматического распознавания и экспертные оценки (классификация биоакустических сигналов человеком). Функциональный подход базируется на наблюдениях реакций, которые обусловлены биоакустическими сигналами.

Ситуационный подход включает в первую очередь описание тех форм поведения, при которых изучаются те или иные звуки. В последние годы в арсенал средств для оценки ситуаций включены измерения динамики физиологических процессов, сопровождающих различные формы поведения.

Вот уже в течение 30 лет изучаются вопросы о связи физических параметров биоакустических сигналов с ситуациями, в которых они



Рис. 228. Система акустической коммуникации (по: Вартанян, 1982).

генерируются (Collias, 1960; Tembrock, 1963). В то же время отмечается, что существенные различия в звуках животных выявляются при непосредственных контактах, фактически в ближнем акустическом поле и при акустической связи на больших расстояниях в дальнем поле. Сам по себе факт влияния состояния животного на голосовое поведение, и в первую очередь воздействие мотивационного, эмоционального и гормонального статуса, в настоящее время не подвергается сомнению.

На основании различных литературных данных высказывается предположение, что эмоциональное состояние обеспечивает количественные изменения физических параметров звуков, а мотивационное — качественные изменения сигналов, т. е. фактически различия между сигналами (Константинов, Мовчан, 1987). Подтверждение или отрицание этого интересного предположения можно получить в исследованиях восприятия и классификации звуков животными (Harris et al., 1983; Gouzoules et al., 1984; Константинов, Мовчан, 1985).

Функциональному значению акустических сигналов посвящено множество работ; речь идет о материнском поведении, вызванном звуками детенышей, реакции избегания при сигналах опасности (Masataka, 1983), половом поведении на призывные сигналы (Sebeok, 1977) и др.

Рыбы

Звуки подводного мира, прослушанные людьми, описываются с помощью терминов и сравнений, известных из повседневного опыта. Это гудение, трещание, кудахтанье, скрежетание, стон, свист, вой, звук барабана, щебетание (Морская биоакустика, 1969). Например, звуки самца фанака — обитателя вод недалеко от Богамских островов — в период спаривания напоминают вой сирены, а в период охраны икры — грубое рычание. Они содержат колебания с частотой около 6000 Гц и являются одним из наиболее высокочастотных сигналов, зарегистрированных у рыб. Анализ поведения рыб, сопровождающего звукоизлучение, позволил в ряде случаев идентифицировать биологическое значение продуцируемых сигналов. Они обозначены как сигналы «недовольства», «тревоги», «агрессии», «призыва», «охраны» и др. (Протасов, 1965).

Большинство звуков, зарегистрированных под водой, сопровождает различные виды деятельности рыб (двигательную, пищедобывательную, оборонительную и др.). Эти звуки классифицируются по разным критериям: по механизмам их образования, по связи с различными формами поведения, по физическим характеристикам (Малюкина, Протасов, 1960).

Звуки, соотносящиеся с механизмами их генерации, издаются стридуляционными органами, например возникают в результате трения составных частей ротового аппарата, подвижных сочленений скелета и слуховых косточек (веберов аппарат). Усиленные плавающим пузырьком, все эти звуки имеют характер ударов или скрежетов. Существуют, кроме того, специализированные стридуляционные

органы, представляющие собой лучи спинных и грудных плавников с поперечно-полосатой мускулатурой. При трении этих лучей возникает высокий звук, похожий на скрип. Иногда звук генерируется благодаря резким движениям головы. Механизмы генерации звуков, в том числе и специализированная роль плавательного пузыря в звукопродукции, рассмотрены в специальных исследованиях (Tavolga, 1962).

В связи с процессом еды, газовым обменом и движением возникают разнообразные звуки, типичные для представителей рыб. Так, «звуки питания» являются произвольными и сопровождают принятие пищи. «Звуки обмена» связаны с регулировкой давления в плавательном пузыре и кишечнике, а также с дыханием. «Звуки движения» появляются при движении жаберных покрывшек, скелетных сочленений и определяются связанными с движением гидродинамическими явлениями. Все звуки, сопровождающие поведение, видоспецифичны и используются для определения скоплений промысловых рыб, когда результирующие звуки имеют большую интенсивность (Marshall, 1977).

Функциональные эффекты звуков изучались в экспериментальных и естественных условиях (Морская биоакустика, 1969; Морозов, 1987). Было показано, что некоторые звуки являются истинными сигналами связи.

Физические параметры звуков рыб весьма разнообразны, связаны с механизмами генерации, размерами животных, условиями распространения. Спектр звуков, генерируемых плавательным пузырем, содержит гармонические составляющие; скрипы стридуляционных органов имеют равномерный широкополосный спектр. Временные параметры звуков варьируют в широких пределах.

Амфибии

Наиболее голосистыми среди существующих в настоящее время форм земноводных являются бесхвостые амфибии. Самым изученным звуком амфибий является брачный призыв самцов. Он служит сигналом для сбора движущихся к размножению самок. Брачные призывы — сигналы видоспецифические. Они подробно изучались для озерных лягушек (Бибиков, 1987), лягушки-быка, (Carganica, 1966), древесных лягушек (Oldham, Gerhardt, 1975), леопардовой лягушки (Schmidt, 1966), жабы (Schmidt, 1982). Отдельные физические параметры брачного призыва зависят от многих условий: температуры, влажности, наличия или отсутствия атмосферных осадков. Обычно брачный сигнал состоит из нескольких коротких импульсов с гармоническим спектром. Спектральные максимумы видоспецифичны (Oldham, Gerhardt, 1975). Вариантом брачного сигнала является «сигнал освобождения», который издают самцы и отметавшие икру самки (Schmidt, 1966). Описаны также «песни дождя», «территориальные сигналы», «крики бедствия». Индивидуальные различия звуков лягушек одного вида минимальны, межвидовые различия очень велики. Последние легко определяются на слух: даже мало

тренированный человек легко отличит щебечущие звуки, например древесной лягушки, от трели бородавчатых жаб и кваканья травяной лягушки. Хвостатые амфибии в большинстве своем не имеют голоса, хотя некоторые виды, например саламандры, издаают звуки типа скрипов, свистов, мычания (Wyman, Thall, 1972).

Рептилии

Большая часть современных рептилий не располагает отчетливым песенным репертуаром. Некоторые виды гекконов, хамелеонов и крокодилов производят звуки типа писков на выдохе. У некоторых рептилий, не имеющих голосового аппарата, 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. Это американские, африканские и азиатские гадюки, аригонский аспид, африканские яйцееды, гремучие змеи. Например, у американских гремучих змей на заднем конце тела находится структура, которая громко трещит, производя угрожающие звуки. Голосовые связки есть только у крокодилов, но их звуки мало изучены, коммуникационное значение их неизвестно. Многие рептилии, не имея специализированных аппаратов звукоизлучения, производят звуки, сопровождающие питание, движение.

Функциональное значение звуков рептилий изучено мало. Существует точка зрения, что звуки служат для предупреждения, отпугивания, привлечения противоположного пола и охраны территории (Wever, 1978).

Птицы

Наиболее богатый запас звуков среди наземных позвоночных животных отмечается у птиц (Ильичев, 1972). Каждый вид располагает видоспецифическим репертуаром, включающим множество песен. Каждая песня исполняется в определенной ситуации. Считается, что видовое пение большинства птиц развивается без подражания. В основе песни взрослой птицы лежат структуры, характерные для птенцов (например, у чаек, кур). Особый интерес представляют песни, возникающие при образовании брачной пары и защите территории в период размножения. Репертуар самца и самки существенно различается, а песни особей одного пола весьма сходны (Hinde, 1975).

Сложные песни птиц состоят обычно из 3 частей, которые включают звуки широкого диапазона частот. Для песен характерна сплошная временная структура, частотная и частотно-импульсная модуляция. Наиболее подробно изучены песни и крики различных видов воробьиных птиц (Marler, 1960). Помимо голосовых сигналов, источником которых является нижняя часть гортани, птицы производят множество сигналов, имеющих несомненное значение в организации определенных форм поведения. Это «дробь» крыльев куропатки, ритмическое постукивание клюва дятла по стволу и мн. др.

Несмотря на активные усилия специалистов разных областей знания, данные о биоакустических сигналах различных представителей этого класса животных не дают исчерпывающего ответа на вопросы о сигнальном значении звуков, об их роли в процессе внутри- и межвидовой коммуникации. Описываются звуки, связанные с пищевым, агрессивным, оборонительным, половым, материнским поведением, звуки, издаваемые в процессе охраны и защиты территории, ориентировочные, предупреждающие и др. (Константинов, Мовчан, 1985, 1987). Многие из сигналов детально изучены по физическим характеристикам, некоторые оценены по функциональному значению. Обсуждаются врожденные и приобретенные компоненты звуков и поведения. Рассматриваются «дискретные», т. е. резко различающиеся по акустическим признакам и функциональному смыслу, звуки, а также, «непрерывные ряды» звуков, характеризующиеся плавными переходами акустических свойств в функционально разных звуках, сопровождающих различные формы поведения. Разделяют сигналы, связанные с активной локацией объектов (Айрапетьянц, Константинов, 1974), и сигналы, соотносящиеся с коммуникативными аспектами поведения (Константинов, Мовчан, 1985).

Перечень направлений, по которым идет развитие биоакустических исследований, чрезвычайно обширен. Это не только вопросы, связанные с описанием и классификацией биоакустических звуков. Необходимым звеном является изучение восприятия и оценки сложных и видоспецифических сигналов. Важным и малоизученным является вопрос о механизмах выделения признаков и принятии решения, равно как и проблема организации специфических форм двигательного поведения животных. Имеется в виду локомоция, вызванная биоакустическими сигналами, а также высококоординированная активность фонационно-артикуляционного аппарата — вокализация.

Следует подчеркнуть, что звуковые сигналы, продуцируемые голосовым аппаратом животного, отражают биологические процессы по крайней мере двух порядков. Во-первых, это возможности звукогенерирующего периферического механизма, его центральной регуляции и координации различных структур вокального тракта. Во-вторых, это способности создания и использования звуков как сигналов и символов с определенным семантическим содержанием. Очевидно, что применение определения «сигнал» к любому звуку биологического происхождения, даже к звуку вокализованному, не всегда правомерно и обосновано. Из огромного множества различных звуков сигналами являются только те, которые в данной ситуации имеют определенный биологический смысл. Для понимания этого смысла необходим детальный анализ не только физических параметров звуков и ситуаций, в которых они возникают, но и механизмов мозга, управляющих процессами звукопродукции.

9.2. ЦЕНТРАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ УПРАВЛЕНИЯ ЗВУКОГЕНЕРАЦИЕЙ

Рыбы, амфибии, рептилии

Рыбы не имеют специализированных голосовых структур, звуковая продукция этих животных связана с трением различных структур тела и резонансом плавательного пузыря. Нейронные механизмы контроля звукопродукции у рыб соотносятся с определенными зонами в продолговатом и среднем мозгу (Demski, 1981).

В голосопродукции у амфибий принимают участие голосовые связки, легкие, буккальные полости (у амфибий), а также мышцы — ларингеальные и буккальные у амфибий и ларингеальные у рептилий (у геккона). Моторный контроль согласованных действий голосового аппарата представителей этих двух классов животных осуществляется ядрами продолговатого и спинного мозга (Schmidt, 1966; Kennedy, 1981; Stuesse et al., 1984). У амфибий таким ядром является *n. vagus*: нейроны, иннервирующие гортань, расположены в наиболее каудальной части ядра. Легкие иннервируются мотонейронами, расположенными в том же ядре, но на более ростральных уровнях.

У геккона мотонейроны, иннервирующие гортань, локализованы в *n. ambiguus*, расположенном в каудальной части продолговатого и ростральной части спинного мозга. Это ядро отделено от моторного ядра *vagus* у геккона, но у крокодила и черепахи они объединены вместе. Мотонейроны *n. ambiguus* рептилий и *n. vagus* у амфибий иннервируют мышцы гортани только ипсилатеральной стороны. Следует отметить, что к ядрам, контролирующим деятельность мышц гортани, относят также основное ядро тройничного нерва (V пара черепномозговых нервов): при его электрической стимуляции возникали такие же движения ларингеальных мышц, как при естественной вокализации (Kennedy, 1981).

Шмидт считает, что основное сенсорное ядро тройничного нерва является, скорее, корреляционным центром, анализирующим различные сенсорные входы, нежели ядром, управляющим специфической вокализацией. Структуры мозга, контролирующие различные типы криков у амфибий и рептилий, находятся в преоптической области, в месте соединения продолговатого и среднего мозга и на границе между продолговатым и спинным мозгом (Schmidt, 1973). Считается, что в координации сигнала спаривания у амфибий особое значение имеет дорсальная часть преоптической области и вентральное крупноклеточное преоптическое ядро (Schmidt, 1966, 1968, 1971, 1973). Особое значение придается проекциям андрогенных рецепторов преоптической области к каудальным областям мозга, которые управляют периферическими механизмами вокализации.

В генерации крика освобождения у амфибий особую роль играют, по-видимому, те зоны мозга, которые расположены в области тригемино-истмальной области (Schmidt, 1966). Данные Шмидта, полученные на леопардовой лягушке, подтверждаются также и в иссле-

дованиях травяной лягушки (Вартанян и др., 1985). Сходные области мозга, управляющие вокализацией, были обнаружены и у геккона (Kennedy, 1981).

Тригемино-истмальная область проецируется билатерально к моторным ядрам продолговатого мозга, у амфибий это п. *vagus*, осуществляющим контроль мышц гортани (рис. 229). Кроме того, несомненно наличие моторного координирующего центра продолговатого мозга, который связан с иннервацией не только ларингеальных, но и ре-

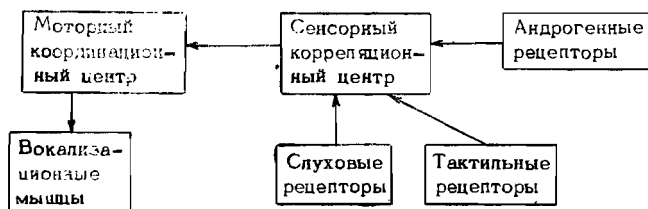


Рис. 229. Схема контроля вокализации у амфибий (по: Schmidt, 1973).

спираторных мышц. Важно отметить, что координационный центр работает в едином комплексе с корреляционным (область основного сенсорного ядра тройничного нерва), который осуществляет анализ разномодальной сенсорной информации и определяет соответствующий ей и состоянию животного вокальный ответ.

Птицы

Звукопродуцирующий орган птиц — сирикс — расположен в межклеточном воздушном мешке в основании шеи, в месте соединения трахеи и бронхов. Основными элементами сирикса, участвующими в генерации звуков, являются внутренние и наружные тимпановидные мембраны (Gross, 1964; Gottlieb, Vandenbergh, 1968; Nottebohm, 1975). У певчих птиц основным источником звуков являются наружные тимпановидные мембраны (Greenwalt, 1968; Ильичев, 1972).

Внутренние и наружные тимпановидные мембраны снабжены парными мышцами, количество которых связано со сложностью вокального репертуара (Thorpe, 1961). Мышцы сирикса иннервируются ипсилатеральной верхней шейной или трахеосирингеальной ветвями подъязычного нерва (Seller, 1983). Возможно, одновременная генерация двух криков связана с функциональной независимостью тимпановидных мембран каждого бронха (Greenwalt, 1968). Показана асимметрия в иннервации: левосторонняя перерезка верхней нисходящей ветви подъязычного нерва полностью уничтожила, а правосторонняя незначительно изменяла песню у многих представителей воробьиных (Lemon, 1973; Nottebohm, Nottebohm, 1976; Nottebohm, 1977).

Анализ литературного материала свидетельствует о том, что у большинства исследованных видов птиц контроль за деятельностью

мышц сирикса, и следовательно за песней, осуществляется левой нисходящей ветвью верхнего подъязычного нерва (Phillips, Peek, 1975). Исключение составляют белошейная воробьиная овсянка (*Lonotrichia albicollis*) и явайский воробей (*Padda oryzovora*). Для этих птиц правосторонняя иннервация очень существенна (Nottebohm et al., 1979).

Основные исследования управляющих механизмов мозга проведены с помощью электростимуляции отдельных центральных структур и морфологических исследований продолговатого, среднего, межуточного и конечного мозга. Было обнаружено, что рассечение ветви верхнего подъязычного нерва приводило к ретроградной дегенерации в ипсилатеральном межуточном ядре (*n. intermedius*) продолговатого мозга, ограниченной каудальными 2/3 ядра. Ростральная 1/3 ядра оказалась связанной с язычной ветвью восходящего подъязычного нерва. Нейроны *n. intermedius* отвечали на антидромную стимуляцию нисходящей ветви верхнего подъязычного нерва (Phillips, Youngren, 1976). Голосовые реакции различных птиц могут быть вызваны электрической стимуляцией обширных областей продолговатого мозга и моста; это *n. olivaris*, *n. reticularis parvocellularis et lateralis* (Brown, 1971; Peek, Phillips, 1971; Epro, 1977).

В первых исследованиях на голубях было показано, что голосовые реакции вызываются электрическим раздражением структур среднего мозга, не относящихся к специфически зрительным областям. В то же время полное удаление последних приводило к немоте (Pora, Pora, 1933). В дальнейшем были уточнены структуры, управляющие вокализацией: это в первую очередь медиальная часть полукружного торуса, а именно интерколликкулярное ядро, а также это комплекс ядер устья покрышки. Данные получены на разных видах птиц, причем отмечено, что вызванные песни имели заметное сходство с естественными и при стимуляции интерколликкулярного ядра возникали с наименьшим порогом (Armitage, 1978; Armitage, Seller, 1981). Обнаружены также изменения в дыхании, которые предшествовали началу крика и имели более низкий порог, чем крик (Epro, 1977; Seller, 1980, 1981a, 1981b).

Пороги вокализации при стимуляции комплекса ядер устья покрышки (*n. isthmi*) были существенно выше, чем при стимуляции интерколликкулярного ядра. В некоторых работах показано, что вокализации возникали и при стимуляции слуховых среднемозговых зон (Potash, 1970a, 1970b; Delius, 1971).

Электростимуляция перечисленных выше областей мозга у неанестезированных животных сопровождается агрессией или страхом, а также во многих случаях сексуальным поведением (Putkonen, 1967; Andrew, 1973; Seller, 1983). По-видимому, области мозга, вызывающие вокализации при электрическом раздражении, полифункциональны. Электростимуляции структур межуточного мозга вызывали вокализации, соответствующие какой-либо форме поведения. Наиболее низкие пороги вызванных криков обнаружены при стимуляции преоптической области, окситомезенцефального тракта, в различных частях гипоталамуса. Более высокий порог был полу-

чен при возникновении криков, обусловленных стимуляцией дорсомедиальных таламических ядер и стриатума. Ряд морфологических данных позволяет отнести окципитомезенцефальный тракт к основной структуре межуточного мозга, связанной с процессом управления вокализацией (рис. 230).

Передний мозг содержит существенно меньше структур, управляющих вокализацией, чем межуточный мозг. Вокализации с относительно низким порогом вызывались раздражением архистриатума, по сравнению с палеостриатумом, гиперстриатумом и неостриатумом,

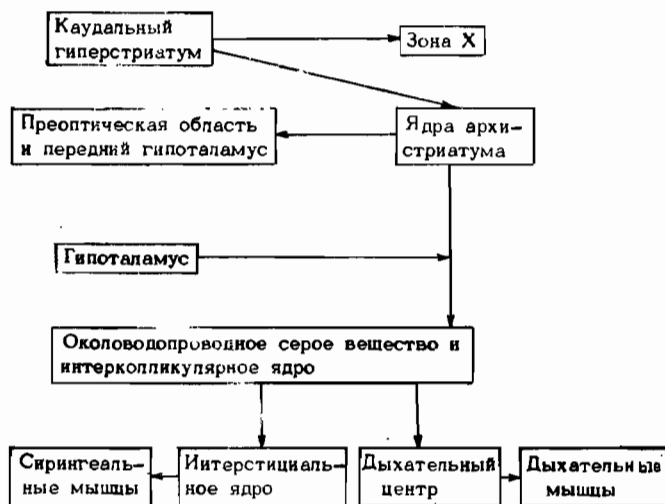


Рис. 230. Схема контроля вокализации у птиц (по: Seller, 1983).

которые представляют собой структуры с высоким порогом (Ерго, 1977; Nottebohm, 1977). Особенно существенную роль играют левосторонние структуры. Так, существенные изменения в песне канарейки возникают именно при удалении левостороннего каудального гиперстриатума (Nottebohm, 1977). После такого повреждения дегенерированные волокна были обнаружены в *lobus parolfactorius* и *paleostriatum augmentatum*, последнее проецируется к каудальному гиперстриатуму, передней комиссуре и к медиальной части переднего дорсолатерального ядра таламуса. Следует отметить, что после повреждений репертуар через определенное время восстанавливался, что свидетельствует о возможности правосторонней компенсации и об отсутствии перекрещивающихся путей управления вокализацией.

Схема показывает пути управления специфической вокализацией у птиц. Гипоталамус, по-видимому, оказывает, по мнению большинства авторов, модулирующий эффект (рис. 230).

Существуют связи между структурами, вовлеченными в вокализацию, и слуховой системой (Kelly, Nottebohm, 1976; Nottebohm,

Nottebohm, 1976; Zaretsky, 1978; Braun et al., 1985). На уровне среднего и межуточного мозга такие связи установить пока не удалось. В переднем мозгу у канарейки описаны связи между полем L (слуховая зона) и каудальным гиперстриатумом.

Млекопитающие

Анатомической основой голосообразования у млекопитающих являются голосовые связки, полости легких, бронхов, трахей и верхних дыхательных путей — глотки, носоглотки, полости рта.

Согласно наиболее распространенной точке зрения, фонация происходит при пассивном и активном колебаниях голосовых связок, возникающих при движении хрящей гортани. Пассивное движение возникает под действием проходящего через голосовую щель воздуха из дыхательных путей. Активные вибрации голосовых связок происходят под влиянием импульсов из головного мозга. Иннервация мышц гортани осуществляется ларингеальным нервом, представленным двумя ветвями вагуса: возвратным нервом и верхним ларингеальным нервом. Рассечение двигательных ветвей ларингеального нерва у человека оказывает незначительное влияние на речепroduкцию (Luchsinger, Arnold, 1970). В то же время у летучей мыши такое рассечение вызывает нарушение излучения ультразвуков (Schuller, Suga, 1976). Мотонейроны, иннервирующие ларингеальные мышцы, локализируются в п. *ambiguus*, расположенном в каудальной части продолговатого мозга. Двигательные черепномозговые ядра контролируют мышцы, принимающие участие в вокализации. Дыхание контролируется п. *solitaris*, п. *retroambigualis*, респираторными клетками переднего рога. Двигательное ядро тройничного нерва, лицевое ядро, ростральная часть п. *ambiguus*, п. *hypoglossal* активируют мышцы, двигающие челюсть, губы, мягкое небо и язык, и, как указывалось выше, каудальная часть п. *ambiguus* контролирует движение голосовых связок.

Связь между ядрами черепномозговых нервов п. *ambiguus* может осуществляться на самых каудальных уровнях ствола мозга (Stewart, King, 1963; Cottle, Calaresu, 1975; Helstege et al., 1977). Вместе с тем п. *ambiguus* непосредственно связан с центральным серым веществом и парабрахияльной областью (Jürgens, Pratt, 1979a, 1979b) у обезьян, с дорсальным гипоталамусом у крысы, кошки, обезьяны и с корковой областью гортани у человека и шимпанзе (Kuypers, 1953).

подавляющее большинство исследований, направленных на поиск структур мозга, осуществляющих координацию вокализации, проводилось электрофизиологическими методами — электрическая стимуляция различных структур мозга в сочетании с экстирпацией (Kanai, Wang, 1962; Jürgens, Ploog, 1970; Kirzinger, Jürgens, 1985). Значительно меньше выполнено морфофункциональных исследований, в которых электрическая стимуляция структур мозга, предпринятая с целью получения вокализации, сочеталась с последующим введением в данную структуру маркера — автордиографического,

петроградный или антероградный методы прослеживания метки (Jürgens, Müller-Preuss, 1977; Jürgens, Pratt, 1979a, 1979b).

Основным объектом приведенных выше исследований были обезьяны и кошки. Спектрографический анализ полученных вокализаций у обезьян позволил выделить 8 основных типов криков (Jürgens, Ploog, 1970). Морфологический субстрат двух типов криков формирует «непрерывную» систему структур продолговатого, среднего, промежуточного и переднего мозга: в продолговатом мозгу и мосту — спиноталамический путь; в среднем мозгу — околотоводопроводное серое вещество, латеральная часть покрышки и медиальная петля; в промежуточном — гипоталамус и ядра средней линии таламуса; в переднем мозгу — амигдала, конечная пластинка, безымянная субстанция, преоптическая область, септум, ростральный гиппокамп, заднемедиальная орбитальная кора, поясная извилина и росто-вентральная височная кора. Оставшиеся шесть типов криков представлены дискретными структурами мозга, в частности (1) гиппокампом, ядрами средней линии таламуса, ядрами *assumbens* и субкаллозальной извилины, а кроме того, (2) каудальным околотоводопроводным серым веществом и спиноталамическим путем. Эти две группы структур не имеют между собой прямых связей (Jürgens, Ploog, 1970), повреждения черной субстанции не связаны с нарушением фонации, а представляют собой неспецифический эффект, сравнимый с гипокинетическим синдромом у больных с болезнью Паркинсона.

Наиболее существенные изменения в структуре криков были обнаружены при разрушении каудального среднего мозга, а именно каудальной трети околотоводопроводного серого вещества и латеральной области покрышки. При разрушении этих структур установлено не только понижение основной частоты крика, но также и нарушение его временной структуры (Kirzinger, Jürgens, 1985). По-видимому, околотоводопроводное серое вещество каудальной трети среднего мозга с отдельными ядрами моста и продолговатого мозга играет существенную роль в контроле вокализации. В пользу такого предположения свидетельствуют следующие факты: 1) самые короткие латентные пероды вокализации найдены в этой области; 2) большие билатеральные повреждения каудальной трети околотоводопроводного серого вещества вызывают немоту у человека, обезьяны, кошки, собаки, крысы; 3) электрическая стимуляция этой области сохраняет естественную вокализацию до конца стимуляции, даже механическая стимуляция этой структуры вызывает вокализацию; 4) каудальное околотоводопроводное серое вещество имеет прямые билатеральные связи с п. *ambiguus*, в котором расположены мотонейроны, иннервирующие мышцы гортани; 5) с околотоводопроводным серым веществом билатерально связаны ядро подъязычного нерва (XII пара черепно-мозговых нервов) и ядро лицевого нерва (VII пара), ипсилатерально проецируются волокна ядра тройничного нерва; 6) эта область мозга имеет прямые проекции практически из всех структур мозга, расположенных рострально (Jürgens, Ploog, 1970; Jürgens, Müller-Preuss, 1977; Jürgens, Pratt, 1979a, 1979b; Kirzinger, Jürgens, 1985).

Таким образом, с одной стороны, благодаря наличию прямых

связей с мотонейронами, иннервирующими голосовой аппарат, каудальное околотоводопроводное серое вещество осуществляет координацию всех мотонейронов, вовлеченных в вокализацию. С другой стороны, имея многочисленные прямые связи со многими структурами мозга, оно является необходимым звеном для начальной активации образований мозга, расположенных роstralнее каудальной части среднего мозга. В зависимости от выражения эмоционального состояния, а следовательно от производимого типа крика, околотоводопроводное серое вещество активирует ту или иную расположенную роstralно структуру мозга. С этой точки зрения каудальная часть околотоводопроводного серого вещества среднего мозга занимает исключительную позицию для координации и активации различных компонентов вокализационного пути.

Вокализацию вызывала электрическая стимуляция многих структур межоточного мозга: околужелудочкового серого вещества, ядер средней линии таламуса, гипоталамуса, медиальной части переднего вентрального ядра и переднего медиального ядра (Jürgens, Ploog, 1970), вблизи внутреннего коленчатого тела морской свинки (Apfelbach, 1972; Martin, 1976), в подушке гиббона (Jürgens, Ploog, 1970).

Большинство работ по электрически вызванным вокализациям проводилось на гипоталамусе и преоптической области у крысы (Woodsworth, 1971), опоссума (Roberts et al., 1967), морской свинки (Martin, 1976), кошки (Kanai, Wang, 1962; Molina de, Hunsperger, 1962; Romaniuk, 1965) и обезьяны (Jürgens, Ploog, 1970; Apfelbach, 1972; Franzen, Myers, 1973; Lipp, Hunsperger, 1978).

Исследования, связанные с удалением отдельных структур межоточного и среднего мозга с последующей электрической стимуляцией структур межоточного мозга, показали, что вокализации, вызванные в амигдале, зависят от сохранности гипоталамуса и среднемозговых структур; в гипоталамусе вокализации могут быть вызваны только при неповрежденном околотоводопроводном сером веществе (Molina de, Hunsperger, 1962).

Электрически вызванные вокализации были получены также в подкорковых структурах переднего мозга, таких как центральное и медиальное ядра амигдалы (Jürgens, Ploog, 1970; Molina de, Hunsperger, 1962), медиальный край хвостатого ядра. Вокализации были вызваны при электростимуляциях в орбитальной коре, прямой субкаллозиальной и передней цингулярной извилинах, относящихся к лимбико-кортикальным областям (Müller-Preuss, Ploog, 1981, 1983).

У шимпанзе стимуляция прецентральной коры вызывает как движение голосовых связок, так и вокализацию (Leyton, Sherrington, 1917; Hines, 1940). Билатеральное удаление коркового моторного представительства гортани не влияло на спонтанные или электрически вызванные вокализации у резусов и белых обезьян (Franzen, Myers, 1973; Sutton et al., 1974; Myers, 1976). Повреждение лицевой зоны в моторной коре (Green, Walker, 1938) разрушает фонацию, парализует мышцы лица и дистальной половины языка. Повреждение дополнительной моторной и лимбической коры нарушает вокализацию (Sutton et al., 1974).

Морфологическими исследованиями было показано, что проекции из лимбической коры очень широко рассеяны во многих структурах мозга (Müller-Preuss, Jürgens, 1976). Дорсальная передняя цингулярная кора посылает проекции к субкаллозальной и прямой извилинам, в преоптическую область, дорсальный гипоталамус, ядра средней линии таламуса, нижнюю таламическую ножку, центральное ядро амигдалы, перивентральное серое вещество и околотоводное серое вещество с парабрахияльной областью. Централь-

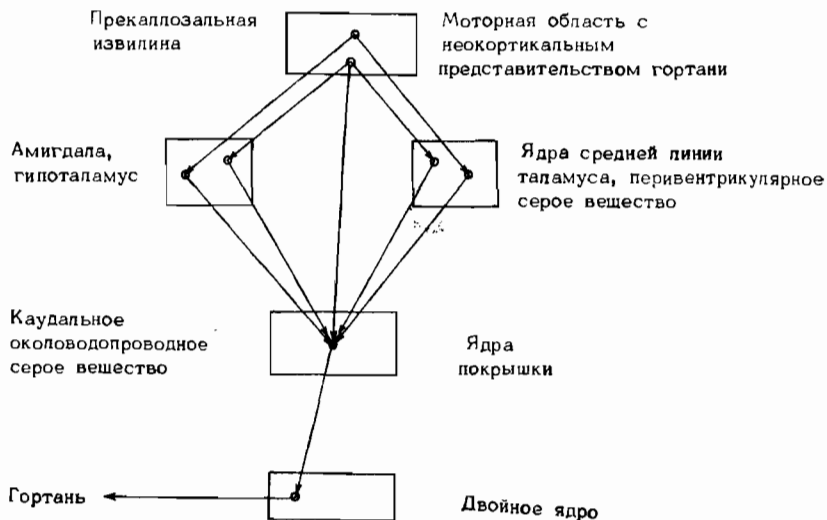


Рис. 231. Схема контроля вокализации у млекопитающих (по: Müller-Preuss, Ploog, 1983).

ное ядро амигдалы, получает волокна из внутренней и наружной капсулы, парабрахияльное ядро снабжается перивентрикулярными волокнами и волокнами, восходящими из пирамидного тракта через латеральный мост. Путь из цингулярной области вокализации идет через внутреннюю капсулу к каудальному межоточному мозгу, где он затем поворачивает дорсально, пересекает черную субстанцию и покрышку межоточного и среднего мозга и достигает околотоводного серого вещества посредством системы перивентрикулярных волокон. Из каудального околотоводного серого вещества он в свою очередь идет к парабрахияльной области и нисходит из нее по дорсомедиальной границе верхней оливы, затем проходит каудально, минуя ядро лицевого нерва, и достигает п. ambiguus.

На рис. 231 представлена схема нейронного контроля вокализационного поведения в 4 различных уровнях мозга. Первый уровень составлен из корковых областей: прекаллозальной, лимбической

коры с дополнительной моторной областью и неокортикальным представительством гортани. Они осуществляют контроль всех других структур вокализации независимо от мотивационного состояния.

Второй уровень представлен структурами, в которых вызванные вокализации связаны с изменением в мотивационном состоянии. Это центральное ядро амигдалы, латеральный и дорсальный гипоталамус, ядра средней линии таламуса и околожелудочковое серое вещество межзачаточного мозга.

Третий уровень представлен околоводопроводным серым веществом с латеральным сегментом. На этом уровне осуществляется прямое влияние на выработку крика. Функционально околоводопроводное серое вещество и латеральный сегмент не зависят от высших уровней системы, анатомически эти структуры связаны со многими другими образованиями, вовлеченными в процесс вокализации. Активация структур третьего уровня вызывает соответствующую интеграцию моторных нейронов, необходимых для реализации специфического крика (четвертый уровень).

Человек

Несмотря на существующие противоречия в трактовке результатов, полученных при изучении очаговых поражений мозга, электрического раздражения коры и подкорковых образований мозга, при анализе различных форм афазий, все исследователи сходятся на том, что корковые отделы левого полушария, питаемые средней мозговой артерией, играют особую специфическую роль в организации восприятия, запоминания и воспроизведения речевого материала. Именно эти зоны можно рассматривать в качестве жесткого звена, необходимого для полноценного осуществления речевой функции как единого процесса. Зоны коры мозга, расположенные впереди от среднемозговой артерии, особенно важны для осуществления экспрессивной речи, зоны, расположенные сзади, — для восприятия смысла речи.

Благодаря наличию внутрикорковых связей эти зоны объединены в единое целое. В соответствии с существующими представлениями они связаны между собой короткими и длинными пучками нервных волокон (Geschwind, 1982). Пути осуществления кооперации различных областей представляются следующими. После того как акустическая информация, заключенная в слове, обрабатывается в классической слуховой системе и в других «неслуховых» образованиях мозга, она поступает в первичную слуховую кору. Однако для понимания смысла сообщения и выработки программы речевого ответа необходима дальнейшая обработка. Такая обработка осуществляется в зоне Вернике, расположенной в височной области в непосредственной близости к первичной слуховой коре. Именно здесь обеспечивается понимание смысла поступившего сигнала — слова. Для произнесения слова необходимо, чтобы некое его представление поступило в зону Брока, расположенную в третьей лобной извилине. Связи зоны Вернике и зоны Брока обеспечиваются группой волокон,

называемой дугообразным пучком. В зоне Брока сведения, поступившие из зоны Вернике, приводят к возникновению детальной программы артикуляции, которая реализуется благодаря активации лицевой области моторной коры, управляющей речевой мускулатурой. Если слово поступает через зрительную систему, то сначала включается первичная зрительная кора. После этого информация о прочитанном слове направляется в угловую извилину, которая связывает зрительную форму данного слова с его акустическим аналогом в зоне Вернике. Дальнейший путь, приводящий к возникновению речевой реакции, такой же, как и при чисто акустическом восприятии.

Однако для осуществления речевой деятельности в целом, по-видимому, недостаточно только внутрикорковой обработки информации. При оперативных вмешательствах, затрагивающих зону Брока, а также прецентральную извилину, где сосредоточены, по установившимся представлениям, речедвигательные механизмы, во многих случаях возникает лишь постоперационная преходящая дисфагия. Тот факт, что иссечение участков коры между речевыми зонами не приводило к нарушениям речевой деятельности, трактуется как доказательство неразрывной и необходимой связи корково-таламических образований. Если учесть, что взаимодействие речевых корковых зон осуществляется не только по горизонтали за счет корково-корковых связей, но и по вертикали через таламические ядра, можно с уверенностью говорить о широком участии различных подкорковых образований мозга в осуществлении речевых функций (Вартанян, 1988).

Учитывая данные о связи эмоциональных и речевых реакций, обнаруженной при изучении подкорковых структур мозга человека (Бехтерева, 1971, 1980), можно думать, что система эмоционально-аффективной модуляции голосовых реакций у человека и высокоорганизованных животных имеет общие принципы структурно-функциональной организации (Симонов, 1987). Зон неокортекса, вызывающих голосовую реакцию при электрическом раздражении, у приматов не обнаружено (Hast et al., 1974). Стимуляция определенной зоны нижней моторной коры у этих животных вызывает только колебания голосовых связок без голосовой реакции в ее акустическом выражении.

У человека в отличие от приматов удаление нижней моторной коры, особенно в левом полушарии, вызывает нарушение артикуляции, а электрическое раздражение — генерацию артикулированных звуков. Нижняя моторная кора, представленная у обезьян как регулирующая область, у человека приобретает управляющие функции. Последние могут реализоваться как через переднюю лимбическую кору, так и помимо нее — через область покрышки и центрального серого вещества среднего мозга. В регуляцию и управление голосом и артикуляцией у человека включены также зоны неокортекса, расположенные симметрично в дополнительном моторном поле. Можно думать, что в отличие от лимбической системы модуляции и регуляции голосообразования, неразрывно связанной с аффективно-эмоциональным состоянием, неокортикальная система моторной коры

левого и правого полушарий является центром произвольной регуляции и управления деятельностью фонационно-артикуляционного аппарата у человека, причем этот центр отделен от аффективно-эмоциональной системы генерации и оценки звуков (Вартанян, 1988; Восприятие речи, 1988).

В литературе нет специальных экспериментальных исследований структур и уровней контроля речеобразования у человека или звуковой сигнализации у животных. Обширная литература, в которой рассматриваются пути эфферентной регуляции различных уровней слуховой системы (Вартанян, 1978а; Вартанян, Хачунц, 1987), не дает достаточного материала для структурного обоснования слухо-речевого или сомато-речевого взаимодействия.

Взаимосвязи голосообразующей и слуховой систем

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. Взаимодействие вокализационного пути со слуховой и соматосенсорной системами обеспечивается наличием реципрокных связей околотоводопроводного серого вещества каудальной части среднего мозга с нижним колликулом. Согласно морфологическим исследованиям, нижний колликул состоит из трех ядер: центрального, самого крупного, на нейронах которого оканчиваются афферентные волокна из нижележащих отделов слуховой системы; периферического ядра, покрывающего тонким слоем центральное ядро дорсально и каудально и получающего как проекции из центрального ядра колликула, так и нисходящие из слуховой коры; наружного ядра, окружающего центральное ядро латерально и роstralно, и ряда структур, относящихся к соматосенсорной системе (Rokel, Jones, 1973a, 1973b, 1973c; Fitz Patrick, 1975a, 1975b; Tokunaga et al., 1984; см. также раздел 4.3.4).

Все три ядра, составляющие нижний колликул, получают афферентные проекции из околотоводопроводного серого вещества, причем наибольшее их количество поступает в наружное и периферическое ядра (Tokunaga et al., 1984). Следует также добавить, что помимо перечисленных ядер нижнего колликула прямые связи из околотоводопроводного серого вещества среднего мозга получает супрасильвиевая краевая зона — SF (Lisonek, Petrek, 1984). Наличие указанных связей обеспечивает взаимодействие через околотоводопроводное серое вещество различных уровней слуховой системы со структурами мозга, участвующими в вокализации.

Выше уже отмечалось, что наружное ядро заднего холма наряду со слуховыми афферентными волокнами получает также афферентацию из структур сенсомоторной системы. В морфологических исследованиях с помощью методов anterogradного и retrogradного транспорта метки были определены проекции к наружному ядру нижнего

колликула из ядер дорсального столба, латерального цервикального ядра, ядер тройничного нерва и других отделов спинного мозга (Robards, 1979). Обнаружены также контралатеральные проекции из клиновидного ядра, ядра нижнего канатика и ипсилатеральные проекции из околотоводопроводного серого вещества каудальной части среднего мозга и глубоких слоев верхнего колликула (Aitkin et al., 1981). Следует отметить, что проекции среднемозговых структур представлены в наружном ядре существеннее, чем проекции из спинномозговых областей мозга, в частности из ядер дорсального столба (Aitkin et al., 1981). Физиологическое подтверждение существования таких путей было описано у кошки (Aitkin et al., 1975) и опоссума (Robards et al., 1976).

Согласно электрофизиологическим исследованиям, в наружном ядре латерально расположены нейроны, представляющие все части поверхности тела и отвечающие на тактильную стимуляцию (Aitkin et al., 1981). Соматосенсорный вход от морды кошки также представлен на нейронах наружного ядра в основном контралатеральной стороны. Начало этому соматосенсорному пути, по-видимому, дают эфферентные волокна ядра тройничного нерва спинного мозга.

Заметной тонотопической организации тактильных нейронов наружного ядра не было описано. Тонотопическая организация не была также описана и относительно нейронов наружного ядра, отвечающих на слуховые стимулы. В то же время было отмечено, что нейроны, отвечающие на акустические стимулы, встречались в наружном ядре реже, чем нейроны, отвечающие на тактильную стимуляцию (Aitkin et al., 1975, 1981). Существование в наружном ядре нижнего колликула нейронов с указанными выше свойствами означает конвергенцию на данном уровне афферентных волокон слуховой системы через центральное ядро и соматосенсорной — через восходящие волокна из ядер дорсального столба и ядер тройничного нерва.

Кроме того, многочисленными исследованиями (Altman, Carpenter, 1961; Powell, Hatton, 1969; Benevento, Fallon, 1975) было показано наличие прямых проекций из глубоких слоев верхнего колликула к нижнему колликулу; дальнейшими исследованиями (Kudo, Niimi, 1980; Tokunaga et al., 1984; Aitkin et al., 1981) было установлено, что эти проекции направляются в его наружное ядро. Такие связи между глубокими слоями верхнего колликула и наружным ядром нижнего колликула, по мнению некоторых исследователей (Jane et al., 1965), означают, что тектум является частью системы, обеспечивающей внимание к слуховым стимулам.

Таким образом, наружное ядро, связанное с центральным ядром нижнего колликула, глубокими слоями верхнего колликула и структурами соматосенсорной системы, следует рассматривать как интегральный центр слухо-моторного поведения. Вместе с тем связи околотоводопроводного серого вещества каудальной трети среднего мозга, осуществляющего моторный контроль вокализации, с наружным ядром нижнего колликула обеспечивают биологически значимое взаимодействие интегративного центра слухо-моторного поведения со структурами вокализации. Наличие прямых реципрокных связей централь-

ного ядра нижнего холма с каудальной частью центрального серого вещества среднего мозга у млекопитающих свидетельствует о существовании единой структурно-функциональной слухо-вокализационной системы мозга (Вартанян, Жарская, 1985; Вартанян, Хачунц, 1987; Вартанян, 19876).

9.3. ЧАСТНЫЕ ВОПРОСЫ БИОАКУСТИКИ

Первым этапом всякого распознавания звука является максимально полный анализ физических характеристик биоакустических сигналов. Совершенно очевидно, что такой анализ осуществляется в специфических образованиях слуховой системы и определяется ее возможностями, связанными с генетическими предопределенностями и обучением.

Естественно, что анализ физических характеристик биоакустических сигналов, какими бы средствами он ни осуществлялся, является операцией, совершенно необходимой, но далеко недостаточной для осуществления целостного слухового восприятия, а тем более для формирования определенных форм поведения. Последние предусматривают не только определение биологической значимости сигнала, но и пространственно-временную закономерность активации эффекторных аппаратов.

Анализ акустических сигналов в периферических отделах слуховой системы человека и животных, равно как и трансформация узора возбуждения на периферии в активность путей и центров мозга являются фактически основной задачей физиологии слуха, хотя рассматриваются и как один из разделов биоакустики (Bioacoustic, 1983). Однако в соответствии с наиболее широко принятой точкой зрения биоакустика занимается изучением механизмов акустической ориентации животных и человека (Биоакустика, 1975). Это подразумевает избирательный характер реагирования разных уровней слуховой системы на локальные признаки биоакустических сигналов. Поскольку в конечном счете восприятие акустических сигналов реализуется в различных двигательных актах, составляющих так называемое акустическое поведение, проблема эффективности акустических раздражителей является очень важной (Вартанян, 1987). Избирательность поведенческой реакции, связанной с акустической стимуляцией, в первую очередь зависит от физических параметров раздражителей. Степень эффективности воздействия параметров на определенную форму поведения различна; поэтому выделяются сигнальные стимулы, которые рассматриваются как ключевые относительно запуска определенной реакции (Hinde, 1975). Многие формы поведения обнаруживают высочайшую избирательность к соотношению физических параметров сигнальных стимулов, причем селективными оказываются как индивидуальные, так и видоспецифические поведенческие реакции (Вартанян, 1986).

Избирательность поведения при восприятии животным акустических сигналов предусматривает определение их смысла как конечной цели процесса распознавания.

Как было рассмотрено ранее (Вартанян, 1987а), акустическая ориентация и коммуникация обеспечиваются многоуровневой организацией обратных связей, которая осуществляет регуляцию специфических форм поведения за счет центрифугальных эфферентных влияний, сенсомоторного контроля и управления благодаря реализации направленного влияния. Каковы бы ни были конкретные пути осуществления и контроля акустического поведения, можно думать, что управляющие сигналы формируются на основе выделения значимых признаков акустических сигналов. В естественных условиях выделение признаков, опознавание раздражителя и формирование специализированных форм поведения всегда осуществляются на фоне шума. В связи с этим проблема выделения сигнала из шума является одной из важнейших проблем биоакустики.

Проблеме обеспечения помехоустойчивости при обработке информации в слуховой системе посвящены обзор В. И. Галунова и И. В. Королевой (1988), а также главы в книге «Восприятие речи» (1988 г.).

Выделение сигнала из шума как проблема биоакустики

Широко известна способность организма воспринимать нужный ему сигнал несмотря на маскирующие его другие сигналы. При слуховом восприятии маскирующими могут быть тоны, шум, речь, стимулы иной модальности. Результатом маскировки является увеличение абсолютных и дифференциальных порогов, уменьшение громкости и нарушение возможности распознавания сигнала; для речи — ухудшение разборчивости, а также снижение скорости обработки информации (Галунов, Королева, 1988).

Все перечисленные особенности изменений слуха могут быть результатом процессов, реализующихся на различных уровнях слуховой системы. Наиболее драматичными являются события на периферии слуха, а именно взаимодействие бегущих волн, вызываемых сигналом и маскером на базилярной мембране. Маскирующее действие низкочастотных звуков сильнее высокочастотных, большая степень маскировки при близких частотах сигнала и маскера, возрастание маскировки при увеличении интенсивности маскера являются результатом особенностей распространения возбуждения вдоль базилярной мембраны. Именно эти процессы лучше изучены и приводятся для характеристики приемника звуковых волн во многих учебниках и руководствах. При малых интервалах между сигналом и маскером маскировка определяется преимущественно перекрыванием во времени бегущей волны от сигнала и маскера на базилярной мембране. При больших интервалах между сигналом и маскером причинами маскировки (Фельдкеллер, Цвикер, 1965) являются процессы, происходящие в центральной нервной системе (Фельдкеллер, Цвикер, 1965). Это — временное снижение абсолютной чувствительности нейронных элементов, интерференция процессов обработки сигнала и маскера, сохранение ощущения после устранения причины, вызвавшей его. Примером центральной маскировки является также влияние стимулов другой модальности на восприя-

тие звуковой информации. В отличие от периферической центральная маскировка незначительно влияет на такие характеристики слуха как пороги обнаружения и дифференциальные пороги. Воздействие ее сказывается прежде всего на процессах анализа сложных сигналов (Галунов, Королева, 1988).

В связи с этим необходимо подчеркнуть, что если маскировка акустических сигналов обусловлена прежде всего процессами на периферии слуховой системы, то освобождение от маскировки, определяющее помехоустойчивость восприятия, преимущественно связано с центральными процессами. Именно в центральных отделах слуховой системы и различных структурах мозга реализуется бинауральное взаимодействие и латеральное торможение, производится выбор оптимальной стратегии обработки, осуществляется параллельная обработка сигналов различными способами, происходит обучение, формируется программа поведения организма в целом, направленная на выделение и последующее распознавание биологически важных сигналов. Эволюция системы акустической коммуникации, включающей системы звуковосприятия и звуковоспроизведения, в том числе и речь человека, в значительной степени определялась задачей обеспечения помехоустойчивости и происходила по трем путям: усложнения структуры коммуникационных сигналов, развития процедур их обработки и оптимизации выбора программы реакции.

Несмотря на большое количество исследований, посвященных принципам и механизмам маскирующего действия различных стимулов, а также освобождения от маскировки, на сегодняшний день нет достаточно отчетливого представления о пространственно-временном течении этих процессов (Вартанян, 1978).

Традиционно рассмотрение помехоустойчивости восприятия начинают с описания коммуникационного сигнала или его модели. Для этих сигналов характерна прерывистая структура, выраженная амплитудная и частотная модуляция. Именно эти особенности биоакустических сигналов увеличивают число признаков, которые могут быть использованы для распознавания сигнала. Многопризнаковость сигнала дает возможность в случае маскировки одних признаков осуществлять его распознавание по другим, не замаскированным в этих условиях. Вполне естественным является предположение о том, что в процессе эволюции происходит увеличение числа различительных признаков коммуникационных сигналов, что обеспечивает увеличение не только их информационной емкости, но и помехоустойчивости.

Несмотря на то, что сказанное кажется очевидным, ни одна из известных попыток построить в пределах одного класса или вида животных иерархию признаков коммуникационных сигналов и на этой основе составить представление об эволюции воспринимающих и управляющих структур мозга не увенчалась успехом. Не выявлены также корреляции структуры издаваемых и воспринимаемых звуков со степенью сложности воспринимающих систем. Представляется, что решение вопроса в большей мере продвинулось на насекомых, нежели на других представителях животного мира (Жантиев, 1981).

Перейдем к наиболее сложно организованному способу коммуникации и выражения эмоциональных и мыслительных процессов — звуковой речи. В речи имеется несколько уровней признаков (акустический, фонемный, морфологический, смысловой), тесно взаимодействующих друг с другом в процессе восприятия. Внутри каждого уровня существует своя иерархия признаков, в соответствии с которой система может принимать решение о сигнале при выделении лишь одного признака, если этот признак является главным. Очевидно, что иерархия признаков должна способствовать обеспечению помехоустойчивости (Штерн, 1980, 1981).

Проблема восприятия речи, этого свойственного лишь человеку способа организации звуковой информации в смысловые единицы, непосредственно смыкается как минимум с двумя очевидными проблемами. Одна из них — чисто биоакустическая: какие акустические признаки являются наиболее помехоустойчивыми и какими нейробиологическими механизмами обеспечивается их помехоустойчивость; вторая зависит от организации высших психических функций и механизмов их подкрепления. Первая связана с вопросом о сенсорном обеспечении высших психических функций; вторая — с вопросами внутри- и внешнесистемных взаимодействий мозговых структур, обеспечивающих мыслительные и эмоциональные процессы. Именно поэтому необходимо остановиться на показателях степени помехоустойчивости таких признаков как ритмика и мелодика внешнего сигнала. Это признаки, на которых может базироваться любой способ обработки информации — как посегментный, аналитический, так и целостный, образный, синтетический. Какие механизмы лежат в основе обеспечения выделения ритмов, какие являются оптимальными с точки зрения их восприятия и выделения на фоне шумов?

Вопрос о том, каков сигнал — ритм или не ритм, — тесно смыкается с проблемой участия механизма вероятностного прогнозирования, используемого при организации самых разных форм поведения не только у человека, но и у животных различного филогенетического уровня (Вартанян, 1986).

Применительно к анализу сложных акустических сигналов, представляющих собой последовательности определенных элементов, необходимо отметить следующее. При восприятии слушающий на основании своего опыта строит гипотезы о вероятности тех или иных сигналов и производит сверку поступающей информации со своей гипотезой. Данный механизм позволяет осуществлять распознавание при недостатке информации. Очевидно, что недостаток информации является характерной особенностью прослушивания сигналов в шуме. Частным проявлением работы такого механизма можно считать способность восстановления целого по части, проявляющуюся, например, в так называемой иллюзии восстановления пропущенной фонемы, т. е. в возможности восприятия фонемы, отсутствующей в слове. Механизм вероятностного прогнозирования позволяет пропускать отдельные ступени обработки. Это способствует ускорению процесса обработки информации, который в помехах существенно замедляется. Прямое доказательство работы этого механизма в шу-

мах получено при восприятии речи. Разборчивость слов во фразе значительно выше для тех слов, которые хорошо предсказываются на основе предшествующей части фразы. Разборчивость фразы существенно повышается, если она контекстно связана с предыдущими фразами высказывания и с ситуацией, в которой она предъявляется. Слова, характеризующиеся высокой частотой встречаемости, в шуме распознаются лучше, чем редкие слова. Механизм вероятностного прогнозирования действует не только на смысловом и словесном, но и на фонетическом уровне. Человек замещает неправильно воспринятые звуки в слогах на наиболее часто встречаемые в данном языке фонемы.

Результаты восприятия, в том числе и восприятия в шуме, зависят от мотивации слушающего. Мотивация прежде всего влияет на критерии принятия решения, так как, с одной стороны, определяет точность оценки вероятностных характеристик сигнала, с другой — заставляет слушающего принимать решение при неопределенной идентификации. Мотивация способствует активации и концентрации внимания, а также выбору наиболее оптимальной стратегии обработки. Как следствие этого, мотивация может повысить эффективность фильтрации сигналов с помощью обратных связей (Симонов, 1987).

Несмотря на наличие самых разнообразных помех на всех уровнях системы обработки акустической информации, в реальных условиях организмы довольно успешно справляются с задачей выделения полезного сигнала, последующего его анализа и выбора адекватной формы поведения. Можно думать, что в процессе эволюции сформировался целый ряд процедур и механизмов, обеспечивающих восприятие биологически важных сигналов в помехах.

Увеличение отношения сигнал/шум в системе восприятия достигается прежде всего фильтрацией сигнала, которая в конечном счете приводит к выделению биологически важного частотного диапазона. Определенную фильтрующую роль играет форма ушной раковины, резонансная частота которой позволяет усиливать частотные компоненты коммуникационных сигналов. Таким образом, предпосылки направленной частотной фильтрации создаются уже на дорецепторном уровне (Вартанян, Хачунц, 1987).

У многих животных, особенно обладающих специализированным слухом, в специфических образованиях слуховой системы выявляются непропорционально большое представительство частотных диапазонов, соответствующих спектральным составляющим их видоспецифических акустических сигналов. У низших позвоночных внутреннее ухо работает в целом как фильтр, пропускающий преимущественно экологически значимые частоты. Область максимальной чувствительности некоторых насекомых очень ограничена и приходится на частоты, соответствующие их видоспецифическим сигналам или сигналам хищников, жертвами которых они являются. Очевидно, что такой способ фильтрации является слишком жестким и не защищает от маскировки сигналами близких частот.

Нейронный механизм фильтрации является более динамичным. В основе его лежит определенная организация рецептивного поля,

обеспечиваемая механизмом типа бокового торможения. Такой механизм способствует обострению спектральных максимумов в сигнале, которые являются важнейшими различительными признаками при восприятии коммуникационных сигналов и речи.

Способность рецепторных и нервных элементов к адаптации, т. е. повышению порогов реакции под влиянием постоянно действующего сигнала, несомненно, играет важную роль в обеспечении помехоустойчивости восприятия. Обычно в естественной среде помеха часто является относительно стационарной, тогда как коммуникационные сигналы, в том числе и речь, характеризуются прерывистой структурой, выраженной амплитудой и частотной модуляцией. Свойство нервных элементов к адаптации, повышающее чувствительность системы, является одной из причин ослабления маскировки в процессе восприятия в шуме (Вартанян, 1978; Егорова, 1988).

Для обеспечения помехоустойчивости восприятия представляется чрезвычайно существенной многоканальная организация слухового анализа. Пространственная упорядоченность нейронов, соответствующая распределению резонансных частот на базилярной мембране, характерна для всех уровней слуховой системы. Такая тонопическая организация является не только способом кодирования информации о частоте сигнала, но и основой для выделения локальных по спектру особенностей сигнала, отражающихся в определенных частотных каналах, составляющих изочастотные цепи. При наличии большого числа изочастотных элементов с различными свойствами (порогами и типами реакций, временем суммации возбуждения, характеристическими частотами, динамическим и частотным диапазонами реакции и др.) обеспечивается полное и детальное представление сигнала в слуховой системе. В связи с этим появляется возможность кодирования и обработки акустической информации параллельно различными способами. Существование в каждом частотном канале элементов с различными свойствами обеспечивает способность выделения различных признаков стимулов. Наличие быстро и медленно адаптирующихся элементов дает возможность выделять соответственно стационарные и изменяющиеся во времени отрезки сигнала. Это позволяет при маскировке одних признаков сигнала (или неэффективности какого-либо способа обработки) распознавать сигнал с помощью других его признаков (или способов обработки), устойчивых в данных условиях.

Бинауральное взаимодействие является также одним из примеров многоканального принципа обработки сигнала, в основе которого лежат различия во времени поступления и интенсивности сигналов, передаваемых по каждому каналу. Оно играет весьма существенную роль в выделении сигнала из шума. Благодаря участию двух пространственно разделенных приемников звуков происходит снижение порогов обнаружения сигналов и повышение разборчивости речи в шуме по сравнению с моноауральным предъявлением. В результате бинаурального освобождения от маскировки, которое зависит от частоты и интенсивности сигнала, величины интерауральных различий по фазе, может быть достигнут выигрыш в 15 дБ, особенно при

обнаружении сигналов (как тональных, так и речевых). Бинауральное освобождение от маскировки в задаче обнаружения сигналов связано с частотами 500 Гц, при оценке речевой разборчивости включаются гораздо более высокие частоты: согласные звуки, несущие существенную долю информации, обладают высокочастотным спектром. Величина бинаурального освобождения от маскировки при оценке разборчивости речи в два раза меньше, чем при ее обнаружении. Эффект бинаурального освобождения от маскировки, в соответствии с широко распространенной точкой зрения, основан на использовании информации об интерауральных различиях по амплитуде и времени поступления сигналов в правое и левое ухо, однако этот эффект не получил еще окончательного объяснения (Альтман, 1972, 1983).

Следует упомянуть также факт дублирования от уровня к уровню идентичных способов описания сигнала. Нейроны с одинаковыми или сходными свойствами обнаруживаются во всех, вплоть до таламического, отделах слуховой системы. Такое дублирование не только способствует увеличению надежности системы передачи акустической информации, но и повышению ее помехоустойчивости, расширяя арсенал возможностей параллельной обработки информации.

В связи с наличием параллельных каналов и способов обработки сигналов важное значение приобретает 2-полушарная организация мозга в обеспечении помехоустойчивости. Обработка сигналов в левом полушарии, согласно одному из обоснованных предположений, осуществляется преимущественно последовательно. Другими словами, распознаванию смысла сообщения предшествует процесс выделения временных составляющих сигнала (в речи составляющие соответствуют лингвистическим единицам — фонемам, слогам), определение характеристик и идентификация этих составляющих, на основе чего происходит дальнейшее распознавание сигналов и всего сообщения.

Целостный способ обработки является прерогативой правого полушария. Поступающие сигналы сопоставляются с хранящимися в памяти эталонами акустической картины целых сигналов (для речи — слов), хранящихся в памяти (Галунов, Королева, 1988).

Словарь целостных эталонов должен иметь ассоциативную организацию, базирующуюся на наличии ограниченных связей между сигналами. Эти связи устанавливаются по семантической близости, акустическому сходству, частоте сочетаемости и др. Поиск в словаре осуществляется на основе принципа вероятностного прогнозирования. Четкие правила обработки при этом отсутствуют. Целостный способ обработки при восприятии речи имеет определенные ограничения, связанные с ограничениями объема словаря целостных эталонов. Однако этот способ может быть очень эффективным при распознавании в потоке речи наиболее часто встречающихся слов в условиях шума, поскольку является более быстродействующим, чем в случае сложной иерархии при посегментном декодировании. Благодаря вероятностному прогнозированию наиболее высокочастотных слов сужается поле поиска не только целостных, но и сегментных эталонов при распознавании остальных элементов высказывания. Вопрос

о конкретных механизмах реализации различных стратегий обработки в условиях шума, о наиболее помехоустойчивых признаках сигналов остается малоизученным. Ритмические и мелодические структуры звуков обрабатываются в обоих полушариях, однако степень их помехоустойчивости при подаче на правое или левое ухо не определена.

В естественных условиях при восприятии акустических, особенно коммуникационных, сигналов решение проблемы помехоустойчивости в определенной степени достигается также благодаря использованию дублирующей информации по каналам связи других модальностей. Например, участие зрительного канала при восприятии сигнала в шуме увеличивается. Вклад зрительного канала при восприятии речи в шуме зависит от объема словаря предъявляемых слов и отношения сигнал/шум: чем меньше словарь и отношение сигнал/шум, тем больше этот вклад.

Характерно, что особенности восприятия речи только при чтении с губ сходны с таковыми при восприятии речи в шуме: слова опознаются лучше, чем слоги; слова во фразе лучше, чем изолированные слова; фразы в диалоге лучше, чем изолированные фразы. Эти данные свидетельствуют, во-первых, о полимодальном характере механизма вероятностного прогнозирования, во-вторых, об определенной общности центральных процессов обработки речевых и, очевидно, других коммуникационных сигналов, независимо от того, по какому каналу они поступают.

Активация любого сенсорного канала может рассматриваться не только как информация, дублирующая сигнал, но и как помеха. Последнее обычно бывает в случае семантического рассогласования сведений, поступающих по системам разных модальностей. В этом случае, очевидно, должен страдать механизм вероятностного прогнозирования.

Моторная деятельность, вызванная акустическим раздражением, будучи выражением принятия решения и одновременно положительным подкреплением в определенных условиях, может стать помехой восприятию. При рассмотрении восприятия звуковой речи такой постоянной помехой является воспроизведение речи одновременно с прослушиванием акустических сигналов, требующих обнаружения и идентификации. Механизмы настройки слуха и речи в процессе одновременного использования почти неизвестны. Особый случай представляет собой патология различных отделов слуховой системы — как дорецепторного, так и рецепторного аппаратов. Патология как модель сенсорной недостаточности является также вариантом помехи восприятия, требующей специальной коррекции. Некоторые виды патологии сопровождаются резким ухудшением восприятия сигнала в шуме и таким уменьшением соотношения сигнал/шум, что коррекция недостатка становится весьма затруднительной, а иногда и безуспешной. По-видимому, изучение помехоустойчивости слуха при разных формах патологии не только будет способствовать развитию методов протезирования, но и поможет вскрыть важнейшие физиологические причины и механизмы обеспечения помехоустойчивости.

- Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. Изд. 2-е. Л.: Наука, 1974. 512 с.
- Альтман Я. А. Локализация звука. Л.: Наука, 1972. 214 с.
- Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л.: Наука, 1983. 187 с.
- Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л.: Наука, 1971. 151 с.
- Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л.: Наука, 1980. 208 с.
- Бибиков Н. Г. Акустическая коммуникация у низших позвоночных // Физиология поведения. Нейробиологические закономерности. Л.: Наука, 1987. С. 353—389.
- Биоакустика. М.: Высшая школа, 1975. 256 с.
- Вартанян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л.: Наука, 1978. 151 с.
- Вартанян И. А. Эволюция слуховой системы позвоночных животных // Эволюционная физиология. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 426—472.
- Вартанян И. А. Звук, слух, мозг. Л.: Наука, 1981. 175 с.
- Вартанян И. А. Основные направления изучения эволюции слуховой системы позвоночных животных — некоторые решенные и нерешенные проблемы // Развитие научного наследия академика Л. А. Орбели. Л.: Наука, 1982. С. 261—278.
- Вартанян И. А. Сенсорные механизмы обучения // Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности. Л.: Наука, 1986. С. 309—333.
- Вартанян И. А. Проблемы регуляции акустического поведения // Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности. Л.: Наука, 1987а. С. 428—443.
- Вартанян И. А. Слуховое восприятие в условиях имитации речевой деятельности // Сенсорные системы. 1987б. Т. 1. С. 205—212.
- Вартанян И. А. Нейрофизиологические основы речевой деятельности // Механизмы деятельности мозга человека. Нейрофизиология человека. Л.: Наука, 1988. С. 608—666.
- Вартанян И. А., Гаврилов Л. Р., Гершуни Г. В. и др. Сенсорное восприятие. Л.: Наука, 1985. С. 65—66.
- Вартанян И. А., Жарская В. Д. Слуховая афферентация центрального серого вещества среднего мозга крысы (морфофункциональное и электрофизиологическое исследование) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1985. Т. 21, № 5. С. 470—477.
- Вартанян И. А., Хачунц А. С. Регуляторные механизмы слуховой системы // Системы органов чувств. Морфофункциональные аспекты эволюции. Л.: Наука, 1987. С. 60—80.
- Восприятие речи. Вопросы функциональной асимметрии мозга. Л.: Наука, 1988. 135 с.
- Галунов В. И., Королева И. В. Обеспечение помехоустойчивости при обработке информации в слуховой системе // Сенсорные системы. 1988. Т. 2. С. 211—219.
- Егорова М. А. Частотные характеристики слуха травяной лягушки и маскировка полосовыми шумами одиночных акустических раздражителей // Сенсорные системы. 1988. Т. 2. С. 123—132.
- Жантiev Р. Д. Биоакустика насекомых. М.: Наука, 1981. 256 с.
- Ильичев В. Д. Биоакустика птиц. М.: Изд-во МГУ, 1972. 284 с.
- Константинов А. И., Мовчан В. Н. Звуки в жизни зверей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 303 с.
- Константинов А. И., Мовчан В. Н. Акустическая коммуникация у млекопитающих // Физиология поведения. Нейробиологические закономерности. Л.: Наука, 1987. С. 390—427.
- Малюкина Г. А., Протасов В. Р. Слух, «голос» и реакции рыб на звуки // Успехи соврем. биологии. 1960. Т. 50. С. 229—242.
- Морозов В. П. Занимательная биоакустика. М.: Знание, 1987. 204 с.
- Морская биоакустика. Л.: Судостроение, 1969. 422 с.

- Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М.: Наука, 1965. 207 с.
- Симонов П. В. Эмоции и поведение: потребностно-информационный подход // Физиология поведения. Нейробиологические закономерности. М.: Наука, 1987. С. 486—523.
- Фельдкеллер Р., Цвикер Э. Ухо как приемник информации. М.: Связь, 1965. 103 с.
- Штерн А. С. Восприятие слогов и слов // Проблемы и методы экспериментально-фонетического анализа речи. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. С. 70—75.
- Штерн А. С. Влияние лингвистических факторов на восприятие речи: Автореф. дис. . . . канд. филол. наук. Л., 1981.
- Aitkin L. M., Kenyon C. E., Philpott P. The representation of the auditory and somatosensory systems in the external nucleus of the cat inferior colliculus // J. Comp. Neurol. 1981. Vol. 196. P. 25—40.
- Aitkin L. M., Webster W. R., Veale J. L., Crosby D. C. Inferior colliculus: 1 Comparison of response properties of neurons in central, pericentral and external nuclei // J. Neurophysiol. 1975. Vol. 38. P. 1196—1207.
- Altman J., Carpenter M. B. Fiber projections of the superior colliculus in the cat // J. Comp. Neurol. 1961. Vol. 116. P. 157—178.
- Andrew R. J. The evocation of calls by diencephalic stimulation in the conscious chick // Brain Behav. Evol. 1973. Vol. 7. P. 424—446.
- Apfelbach R. Electrically elicited vocalizations in the gibbon *Hylobates lar* and their behavioral significance // Z. Tierpsychologie. 1972. Bd 30. S. 420—430.
- Armitage S. E. Calling evoked from the midbrain in unanesthetized Japanese quail // Neurosci Letters. 1978 (Suppl.). Vol. 1. 116 p.
- Armitage S. E., Seller T. J. Midbrain regions involved in call production of Japanese quail // Experimentia. 1981. Vol. 37. P. 847—848.
- Benevento L. A., Fallon J. The ascending projections of the superior colliculus in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) // J. Comp. Neurol. 1975. Vol. 160. P. 339—362.
- Bioacoustics. A comparative approach. London etc.: Acad. Press, 1983. 493 p.
- Braun K., Scheich H., Schachner M. Distribution of parvalbumin, cytochrome oxidase activity and 14C-2-deoxyglucose uptake in the brain of the zebra finch. I Auditory and vocal motor system // Cell and Tissue Res. 1985. Vol. 240. P. 101—115.
- Brown J. L. An exploratory study of vocalization areas in the brain of the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) // Behaviour. 1971. Vol. 39. P. 91—127.
- Capranica R. Vocal response of the bullfrog to natural and synthetic mating calls // J. Acoust. Soc. Amer. 1966. Vol. 40. P. 1131—1139.
- Collias W. S. Anecological and functional classification of animal sounds // Animal sounds and communication. Washington: Acad. Press. 1960. P. 739—751.
- Cottle M. K., Calaresu F. R. Projections from the nucleus and tractus solitarius in the cat // J. Comp. Neurol. 1975. Vol. 161. P. 143—158.
- Delius J. D. Neural substrates of vocalizations in gulls and pigeons // Exp. Brain Res. 1974. Vol. 12. P. 64—80.
- Demski L. Neural control of teleost sound production // Hearing and sound communication in fishes. New York etc.: Acad. Press, 1981. P. 425—444.
- Epro R. A. Electrically elicited vocalization from the brain of the house finch (*Carpodacus mexicanus*) // Behaviour. 1977. Vol. 60. P. 75—97.
- Fitz Patrick K. A. Cellular architecture and topographic organization of the inferior colliculus of the squirrel monkey // J. Comp. Neurol. 1973. Vol. 164. P. 185—208.
- Franzen E. A., Myers R. E. Neuronal control of social behavior: prefrontal and anterior temporal cortex // Neuropsychologia. 1973. Vol. 11. P. 141—157.
- (Geschwind N.) Гешвинд Н. Специализация человеческого мозга // Мозг. М.: Мир, 1982. С. 219—240.
- Gottlieb G., Vandenbergh J. G. Ontogeny of vocalization in duck and chick embryos // J. Exp. Zool. 1968. Vol. 168. P. 307—326.
- Gouzoules S., Gouzoules H., Marler P. Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams. Representational signalling in the recruitment of agonistic aid // Anim. Behavior. 1984. Vol. 32. P. 182—193.

- Green H. D., Walker E. A. The effect of ablation of the cortical motor face area in monkeys // *J. Neurophysiol.* 1938. Vol. 1. P. 263—285.
- Greenwalt C. H. Bird song // *Acoustics and physiology*. Chicago: Smithsonian Institution Press, 1968. 283 p.
- Gross W. B. Voice production by the chicken // *Poultry Sci.* 1964. Vol. 43. P. 1005—1008.
- Harris M. A., Murie J. O., Runcan J. A. Responses of Columbian Ground Squirrels to playback of recorded calls // *Z. Tierpsychol.* 1983. Bd 63. S. 318—330.
- Hast M. H., Fischer J. M., Wetzel A. B., Thompson V. F. Cortical motor representation of the laryngeal muscles in *Macaca Mulata* // *Brain Res.* 1974. Vol. 73. P. 229—240.
- Helstege G., Kuypers H. G. I. M., Dekker I. I. The organization of the bulbar fibre connections to the trigeminal facial and hypoglossal motor nuclei. II. An autoradiographic tracing study in cat // *Brain.* 1977. Vol. 100. P. 265—286.
- (Hinde R.) Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Hines M. Movements elicited from precentral gyrus of adult chimpanzees by stimulation with sine wave currents // *J. Neurophysiol.* 1940. Vol. 3. P. 442—466.
- Jane J., Masterton B., Diamond I. The function of the tectum for attention to auditory stimuli in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1965. Vol. 125. P. 165—191.
- Jürgens U., Müller-Preuss P. Convergent projections of different limbic vocalization areas in the squirrel monkey // *Exp. Brain Res.* 1977. Vol. 29. P. 75—83.
- Jürgens U., Ploog D. Durch elektrischen Hirnreiz ausgelöste Vokalisation bei Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*), cerebral representation of vocalization in squirrel monkey // *Exp. Brain Res.* 1970. Vol. 10. P. 532—554.
- Jürgens U., Pratt R. Role of the periaqueductal grey in vocal expression of emotion // *Brain Res.* 1979a. Vol. 167. P. 367—378.
- Jürgens U., Pratt R. The cingular vocalization pathway on the squirrel monkey // *Exp. Brain Res.* 1979b. Vol. 34. P. 499—510.
- Kanai T., Wang S. C. Localization of the central vocalizational mechanism in the brainstem of the cat // *Exp. Neurol.* 1962. Vol. 6. P. 426—434.
- Kelly D. B., Nottebohm F. Projections of field L in the canary, *Serinus canarius*: an autoradiographic study // *Neurosci Abstr.* 1976. Vol. 2. P. 21—26.
- Kennedy M. C. Motoneurons that control vocalization in a reptile: an HRP histochemical study // *Brain Res.* 1981. Vol. 218. P. 337—341.
- Kirzinger A., Jürgens U. Effects of brainstem lesions on vocalization in the squirrel monkey // *Brain Res.* 1985. Vol. 358. P. 150—162.
- Kudo M., Niimi K. Ascending projections of the inferior colliculus in the cat: an autoradiographic study // *J. Comp. Neurol.* 1980. Vol. 191. P. 545—556.
- Kuypers H. G. I. M. Some projections from the peri-central cortex to the pons and lower brain stem in monkey and chimpanzee // *J. Comp. Neurol.* 1958. Vol. 110. P. 221—255.
- Lemon R. E. Nervous control of the syrinx in white throated Sparrows (*Zonotrichia albicollis*) // *J. Zool.* 1973. Vol. 171. P. 131—140.
- Leyton A. S. F., Sherrington C. S. Observations on the excitable cortex of the chimpanzee, orang-utan and gorilla // *Quart. J. Exp. Physiol.* 1917. Vol. 11. P. 135—222.
- Lipp H. P., Hunsperger R. W. Threat, attack and flight elicited by electrical stimulation of the centromedial hypothalamus of the marmoset monkey (*Callitrix jacchus*) // *Brain Behav. Evol.* 1978. Vol. 15. P. 260—293.
- Lisonek P., Petrek J. Direct connections from the mesencephalon and medial geniculate body to suprasylvian cortex on the cat // *Activ. Nerv. Super.* 1984. Vol. 26. P. 129—130.
- Luchsinger R., Arnold G. E. *Handbuch der Stimm- und Sprachheilkunde. Die Stimme und ihre Störungen.* Wien, New York: Springer-Verlag, 1970. Bd 1. 1024 S.
- Marler P. Bird songs and mate selection // *Animal Sounds and Communication.* New York: Amer. Inst. Biol. Sci. 1960. Vol. 7. P. 348—367.
- Marshall N. B. The biology of sound producing fishes // *Sound production in fishes.* Stroubsburg etc.: Univ. Press, 1977. P. 202—217.

Martin I. R. Motivated behaviors elicited from hypothalamus, midbrain and pons of guinea pig (*Cavia porcellus*) // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 90. P. 1011—1034.

Masataka N. Categorical responses to natural and synthesized alarm calls in Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) // *Primates*. 1983. Vol. 24. P. 40—51.

Molina A. F. de., Hunsperger R. W. Organization of the subcortical system concerning defence and flight reactions in the cat // *J. Physiol.* 1962. Vol. 160. P. 200—213.

Müller-Preuss P., Jürgens U. Projections from the «cingular» vocalization area in the squirrel monkey // *Brain Res.* 1976. Vol. 103. P. 29—43.

Müller-Preuss P., Ploog D. Inhibition of auditory cortical neurons during phonation // *Brain Res.* 1981. Vol. 215. P. 61—76.

Müller-Preuss P., Ploog D. Central control of sound production in mammals // *Bioacoustics. A comparative approach.* London etc.: Acad. Press, 1983. 493 p.

Myers R. E. Comparative neurology of vocalization and speech: proof of a dichotomy // *Origins and Evolution of Language and Speech.* Ann. New York Acad. Sci. 1976. Vol. 280. P. 745—757.

Nottebohm F. Vocal behaviour in birds // *Avian Biology.* London; New York: Acad. Press, 1975. Vol. 5. 477 p.

Nottebohm F. Asymmetries in neural control of vocalization in the canary // *Lateralisation in the Nervous System.* New York; London: Acad. Press, 1977. P. 124—151.

Nottebohm F., Manning E., Nottebohm M. E. Reversal of hypoglossal dominance in canaries following unilateral syringeal denervation // *J. Comp. Physiol.* 1979. Vol. 134. P. 227—240.

Nottebohm F., Nottebohm M. E. Left hypoglossal dominance in the control of canary and white-crowned sparrow song // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 108. P. 171—192.

Oldham R. S., Gerhardt H. Behavioral isolating mechanisms of the treefrogs *Hyla cinerea*, *Hyla gratiosa* // *Copeia*. 1975. P. 223—231.

Peek F. W., Phillips R. E. Repetitive vocalizations evoked by local electrical stimulation of avian brains. II. Anaesthetised chickens (*Gallus gallus*) // *Brain Behaviour Evol.* 1971. Vol. 4. P. 417—438.

Phillips R. E., Peek F. W. Brain organisation and neuromuscular control of vocalization in birds // *Neural and endocrine aspects of behaviour in birds.* Amsterdam; New York: Elsevier. 1975. P. 243—274.

Phillips R. E., Youngren O. M. Pattern generator for repetitive avian vocalization: preliminary localization and functional characterization // *Brain Behav. Evol.* 1976. Vol. 13. P. 165—178.

Popa G. T., Popa F. G. Certain functions of the midbrain in pigeons // *Proc. Roy. Soc.* 1933. Vol. 113. P. 191—195.

Potach L. M. Neuroanatomical regions relevant to production and analysis of vocalization within the avian torus semicircularis // *Experientia (Basel)*. 1970a. Vol. 26. P. 1104—1105.

Potach L. M. Vocalizations elicited by electrical brain stimulation in *Coturnix coturnix japonica* // *Behaviour*. 1970b. Vol. 36. P. 149—167.

Powell E. W., Hattow J. B. Projections of the inferior colliculus in cat // *J. Comp. Neurol.* 1969. Vol. 136. P. 183—192.

Putkonen P. T. S. Electrical stimulation of the avian brain behavioural and autonomic reactions from the archistriatum, ventromedial forebrain and the dien-cephalon in the chicken // *Ann. Acad. Scie. Fenn. Ser. A. V. Medica*. 1967. Vol. 130, P. 1—95.

Robards M. J. Somatic neurons in the brainstem and neurocortex projecting to the external nucleus of the inferior colliculus // *J. Comp. Neurol.* 1979. Vol. 184. P. 547—566.

Robards M. J., Watkins D. W., Masterton R. B. An anatomical study of some somesthetic afferents to the intercollicular terminal zone of the midbrain of the opossum // *J. Comp. Neurol.* 1976. Vol. 170. P. 499—524.

Roberts W. W., Steinberg M. L., Means L. W. Hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive and other motivational behaviour in the opossum (*Dide-ophis virginiana*) // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1967. Vol. 64. P. 1—15.

Rockel A. J., Jones E. G. The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. I. The central nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1973a. Vol. 147. P. 11—59.

Rockel A. J., Jones E. G. Observations on the fine structure of the central nucleus of the inferior colliculus of the cat // *J. Comp. Neurol.* 1973b. Vol. 147. P. 61—91.

Rockel A. J., Jones E. G. The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. II. The pericentral nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1973c. Vol. 149. P. 301—334.

Romanuk A. Representation of aggression and flight reaction in the hypothalamus of the cat // *Acta Biol. Exp.* 1965. Vol. 25. P. 177—186.

Schmidt R. S. Central mechanisms of frog calling // *Behaviour.* 1966. Vol. 26. P. 251—285.

Schmidt R. S. Preoptic activation of frog mating behaviour // *Behaviour.* 1968. Vol. 30. P. 239—257.

Schmidt R. S. A model of the central mechanisms of male anuran acoustic behaviour // *Behaviour.* 1971. Vol. 39. P. 288—317.

Schmidt R. S. Central mechanisms of frog calling // *Amer. Zool.* 1973. Vol. 13. P. 1169—1177.

Schmidt R. Masculinization of toad pretectal nucleus by androgens // *Brain Res.* 1982. Vol. 244. P. 190—192.

Schuller G., Suga N. Laryngeal mechanisms for the emission of CF-FM sounds in the Doppler-Shift compensating bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 107. P. 253—262.

Sebeok T. A. How animals communicate. Bloomington; London: Acad. Press, 1977. 766 p.

Seller T. J. Midbrain regions involved in call production in Java sparrows // *Behav. Brain Res.* 1980. Vol. 1. P. 257—265.

Seller T. J. Midbrain vocalization centres in birds // *Trends in Neurosci.* 1981a. Vol. 4. P. 301—303.

Seller T. J. Evidence of a respiratory function for the main vocalization centre in birds (the nucleus intercollicularis) // *Neurosci. Lett. (Suppl.)*. 1981b. Vol. 7. P. 517.

Seller T. J. Control of sound production in birds. Bioacoustics. A comparative approach. London: Acad. Press, 1983. P. 93—124.

Stewart W. A., King R. B. Fiber projections from nucleus caudalis of the spinal trigeminal nucleus // *J. Comp. Neurol.* 1963. Vol. 121. P. 271—286.

Stuesse S. L., Cruce W. L. R., Powell K. S. Organization within the canial IX—X complex in ranid frogs: a horseradish peroxidase transport study // *J. Comp. Neurol.* 1984. Vol. 222. P. 358—365.

Sutton D., Larson C., Lindenman R. C. Neocortical and limbic system effects on primate phonation // *Brain Res.* 1974. Vol. 174. P. 61—79.

Tavolga W. N. Mechanisms of sound production in the arid catfishes *Galeichthys* and *Bagre* // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1962. Vol. 124. P. 1—30.

Tembrock G. Acoustic behaviour of mammals // *Acoustic behaviour of animals.* Amsterdam. 1963. P. 751—786.

Thorpe W. H. Bird Song. The Biology of Vocal Communications and Expression in Birds. Cambridge: University Press, 1961.

Tokunaga A., Shoel S., Katsumi O. Auditory and nonauditory subcortical afferents to the superior colliculus in the rat // *J. Hirnforsch.* 1984. Vol. 25. P. 461—472.

Wever E. G. The reptile ear. Princeton: Academic Press, 1978. P. 293.

Woodsworth C. H. Attack elicited in rat by electrical stimulation of the lateral hypothalamus // *Physiol. Behav.* 1971. Vol. 6. P. 345—353.

Wyman P., Thall J. Sound production by the spotted salamander *Ambystoma maculatum* // *Herpetologica.* 1972. Vol. 28. P. 210—213.

Zaretsky M. D. A new auditory area of the songbird forebrain: a connection between auditory and song control centres // *Exp. Brain Res.* 1978. Vol. 32. P. 267—273.

SUMMARY

This text-book presents versatile materials concerning the science connected with the problems of hearing.

The first part is devoted to the psychological acoustics. Physical properties of sound signals and sound emitters are shortly described, as well as corresponding methods of measurements. Psychoacoustical experimental methods are described in details. There on human hearing is characterized: absolute sensitivity, masking phenomenon, frequency selectivity of the auditory system sound intensity and frequency perception, temporal effects in hearing.

The second chapter is devoted to hearing disorders due to experimental lesions of different regions of the auditory system in animals and pathological disorders in the peripheral and central structures of the auditory system in humans.

The next chapter in the text-book presents biophysical and physiological data related to the peripheral part of the auditory system. On the basis of the new literature characteristics of the basilar partition oscillations following sound stimulation are described. The structure and activity of the auditory receptor cells are considered in detail, as well as electrical phenomena in the inner ear, synaptic processes in excitation of the auditory nerve fibers and the late data on the acoustic emission.

The following chapter is devoted to physiology of the central parts of the auditory system. General characteristics of the neuronal activity are given for the auditory nerve fibers, neurons from the cochlear nucleus complex, superior olive, inferior colliculus, medial geniculate body and the auditory cortex. The main interconnections among auditory centers and their cellular organization are described.

A special part of this chapter is devoted to coding the information concerning different parameters of sound signal (such as frequency, intensity and duration) at different levels of the auditory system. Tonotopic organization of its different parts is considered in detail. Neuronal reactions to amplitude- and frequency-modulated sounds and communicative signals of animals are described. Regulative and efferent mechanisms in the auditory system are also considered. At last the data on the auditory evoked potentials are presented, mainly related to the human evoked potentials.

The next chapter deals with the problem of the directional hearing. The data are presented concerning main psychoacoustical characteristics of the sound source localization by human in horizontal and vertical planes as well as with evaluation of the sound source distance. A new part of this chapter is related to localization of a moving sound source. In this connection localization disorders are considered in patients suffered from central damages of the auditory system and in animals following experimental destruction of the auditory centers. The data are presented concerning afferent flow transformation in the auditory pathway during localization of the unmoved and moving sound source. A special division is devoted to echolocation and its neurophysiological mechanisms.

A great part is devoted to biological acoustics. Here mechanisms of sound generation are described from the comparative physiology point of view, as well

as classification of the animal natural signals and control of the process of sound generation.

In the next chapter which is directly connected with the proceeding part some problem of hearing comparative physiology are considered. Within the frames of this chapter peculiarities of the structure and function of the auditory system of vertebrates: amphibians, reptiles and birds are described. The data are also presented concerning the invertebrate auditory system and some general considerations are suggested about the evolution of the auditory system.

The last chapter is devoted to some clinical aspects of the auditory function. Modern state of the electrode-prosthesis approach to rehabilitation of hearing is described as well as ultrasound perception and its diagnostic value. Besides, clinical aspects of auditory evoked potentials are considered.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абсолютная слуховая чувствительность** 5, 26, 148, 504, 550, 555
 — — — порог 5, 6, 15, 28, 69, 147, 148
 — — — боли 6, 15
 — — — неприятных ощущений 15, 148
Акустико-латеральная система 514, 520, 521
Акустическая коммуникация 575, 594—595
Аудиограмма 486, 503, 522, 547
Аудиология 80, 137, 146, 486
Аудиометрия воздушная 486, 487, 490
 — костная 486, 487, 490
 — костно-тканевая 490, 493, 494
 — объективная 492—494
 — окклюзионная 490
 — речевая 489, 490
 — тональная надпороговая 487
 — — пороговая 486, 487
 — ультразвуковая 491
- Базилярная мембрана** 18, 33, 133, 136, 166, 167, 169, 172, 191, 192, 196, 536, 539, 545, 547, 548
 — — частотно-координатная характеристика 134, 136, 167—170, 172, 561
 — — амплитудно-частотная характеристика 18—20, 136, 167, 168, 170, 171
 — — физические свойства 167, 169
Бегущая волна (см. также: Улитка, механика улитковой перегородки) 169, 170, 172, 530, 539
- Барк** 18
Бинауральные бииения 388
Биоакустика 575, 593
 — сигналы 559, 575, 595
 — — признаки 595, 596
 — — способы описания 575, 576
 — — видоспецифические, амфибий 533, 578, 579
 — — — млекопитающих (см. также:
- Эхолокационная система летучих мышей)** 580, 586
 — — — птиц 579
 — — — рептилий 577
 — — — рыб 577, 578
Биоакустическое поведение (см. также: Акустическая коммуникация) 559, 580, 593, 594
- Веберовский аппарат** 124, 514, 515, 517
Верхняя олива 120, 240, 316, 531, 532, 537, 545, 553—554
 — — морфология 123—126, 240, 241, 312
 — — частотно-пороговые кривые нейронов см. Слуховая система, импульсная активность нейронов, вызванные потенциалы
 — — ядра 124, 125, 240
- Вокализация** (см. также: Генерация звука) 113, 312, 551, 559, 560, 580—584, 586
 — уровни регуляции 312, 314—316
- Внутреннее коленчатое тело** (медиальное) 127, 128, 253, 468, 469, 539, 555
 — — — электрическая активность см. Слуховая система, вызванные потенциалы, импульсная активность нейронов
 — — — частотно-пороговые кривые см. Слуховая система, частотно-избирательные свойства
 — — — морфология 127, 128, 130, 253, 256, 304
- Внутреннее ухо** (см. также: Лабиринт, лагена, Саккулус, Улитка, Утрикулус) 166, 169, 527, 536, 537, 561
 — — акустические характеристики см. Улитка, частотно-избирательные свойства
 — — строение преддверия (см. также: Саккулус, Утрикулус)
 — — — улитки см. Улитка

Киноцилия 514, 517, 518, 537
Коллумела 526, 535, 542, 551, 552
Комбинационные тоны 59, 60, 68, 91, 277

Кортиев орган 174, 175, 177, 178, 187, 194, 197, 201, 552

— — волосковые клетки см. Волосковые клетки

Кохлеарные ядра 122, 124, 312, 317, 347, 471, 473, 531, 537, 541, 552—554, 561—563

— — межядерные связи 122—124

— — морфология 120, 231—234

— — проекция улитки 120, 282

— — частотно-пороговые кривые нейронов см. Слуховая система, частотно-избирательные свойства

— — электрическая активность см. Слуховая система, вызванные потенциалы, импульсная активность нейронов

Критическая полоса частот 16—20, 74—77, 80, 90, 100, 525

Лабиринт 514, 515, 517, 519, 527, 552
— лагена 517, 519, 520, 527—531, 536, 537, 543, 552

Латерализация звукового образа, движущегося 388—399

— — — восприятие скорости 391—393, 396, 397

— — — граничные условия 390, 391, 395, 405

— — — критический временной интервал 394, 395

— — — неподвижного 375—379

— — — пороги латерализации 376—378, 407

— — — явление компенсации 378, 379

Латеральная линия 514, 515, 518—521, 552

Латеральный лемниск (петля) 123—125, 299, 312, 532, 537, 539, 545, 553

— — электрическая активность см. Слуховая система, вызванные потенциалы, импульсная активность нейронов

— — ядра 125

Локализация источника звука 125, 366, 542

— — — движущегося 383—387

— — — — воспринимаемая скорость 383, 384, 386

— — — минимально различимый угол 383, 401, 402, 406

— — — неподвижного 366—374

— — — — локализационные признаки 367, 370—374, 384, 385, 542

— — — разрешающая способность слуховой системы 367—369, 371, 373

Макула 517—519, 527—531, 536, 537, 552

Маскировка (см. также: Слуховая система, импульсная активность нейронов) 18, 19, 45, 65, 69, 170, 282, 525, 594, 595

— — маскиры широкополосные 72—82
— — — с гребенчатым спектром 97—99

— — узкополосные 82—90

— — методы измерения 69, 70, 73

— — вынужденного выбора 70, 71

— — неодновременная 80, 86—90, 92

— — обратная 81, 82, 90, 315

— — прямая последовательная 80, 81, 86—89, 91—94, 98, 99, 315

— — одновременная 72—80, 82—87, 89, 92—94, 98, 99, 315

— — профильный анализ 99, 100

— — суммация маскировок 21, 90—94,

— — эффект комодуляции 94—96

— — латерального подавления 20—22, 92—94,

— — превышения 73, 83

— — слияния 88, 89

Мел 46

Микрофонный эффект, см. Улитка, потенциал микрофонный

Наружное ухо 156, 542

— — акустические характеристики (см. также: Эхолокационная система летучих мышей, диаграмма направленности) 158—160

— — наружный слуховой проход 156—158, 552

— — онтогенез 560, 561

— — ушная раковина 156—158, 551, 552, 597

Нижнее духовление (заднее) 138, 139, 468—470, 539, 562

— — ассоциативные связи 243, 591, 592

— — морфология 125, 126, 245, 299—300

— — электрическая активность см. Слуховая система, импульсная активность нейронов, вызванные потенциалы

— — частотно-пороговые кривые нейронов, см. Слуховая система, частотно-избирательные свойства

— — ядра 125, 127, 243—245

Оливокохлеарный пучок 124, 126, 139, 140, 191, 313, 497

- морфология 316, 317
- неперекрещенный пучок 316—318, 321
- перекрещенный пучок 316—319
- Органы Барта 549
- подколенные 549
- тимпальные 549
- церкальные 549, 559
- Ото-акустическая эмиссия 171, 216, 217

- Папилла амбиальная 527—531, 534, 552, 557
- базиллярная 527—531, 536, 537, 542—545, 552
- неглект 517, 520, 521
- слуховая 536, 537, 552
- Перелимфа 167, 169, 536
- химический состав 192, 193—196
- физические константы 193
- Плавательный пузырь 514, 517
- Поля Бродмана см. Слуховая область коры
- Помехоустойчивость (см. также: Эхо-локация, помехоустойчивость) 489, 522, 558, 560
- пространственного слуха 524, 525
- — освобождение от маскировки 95, 380—382, 393, 394, 397—399, 407, 408, 467, 598, 599
- — эффект предшествования 379, 380
- — эффект «партии коктейля» 382, 383, 408
- восприятия биоакустических сигналов 594, 595, 597—600
- — речи 596—600
- Пороги слышимости амфибий 533, 547, — — млекопитающих 547, 548
- — птиц 546, 547
- — рептилий 547, 540
- — рыб 522, 526, 547
- Правило Стивенса см. Высота, аномалии
- Принцип вероятностного прогнозирования 596, 597, 599
- Пространственный слух (см. также: Эхо-локация, Латерализация звукового образа, Локализация источника звука) 366, 524, 526, 527
- — нейрофизиологические механизмы (см. также: Слуховая система, импульсная активность нейронов)
- — — описание локализационных признаков 249, 251, 411—420, 423—433, 435
- — — бинауральная конвергенция афферентации 243, 251, 252, 299, 410—414, 438, 439

- — — вызванные потенциалы 243, 423, 438—440
- — — нейроны детекторы 421—424, 428—431, 433, 435
- — — пространственные рецептивные поля 414, 435, 546
- — — топическая организация нейронов 414, 415, 418—420

Резидуальная высота (виртуальная) см. Высота, явление остатка

Рефлексы мышц среднего уха 161, 163, 313—316

- Саккулус 517, 519, 520, 524, 527—529, 536, 537, 552, 558
- Слух (см. также: Слуховая система)
- адаптация 105—107, 139, 147, 220, 227, 558, 560
- бинауральный см. Пространственный слух
- возрастные изменения (см. также: Диапазон воспринимаемых частот, онтогенез) 503, 504, 505, 560—563
- восприятие длительности сигнала 103, 104
- нарушения 131—133, 137, 145—147, 149, 150, 487, 502, 503
- — порог слышимости 134, 135—138, 140, 141, 147, 187, 502, 519, 503
- — различие интенсивности 135, 136, 138, 139, 141, 147, 489, 503
- — частоты 138, 139, 141, 147, 149, 503
- — — длительности 139, 142, 149
- — — сложных звуков 137, 139, 140, 142—146, 149, 488, 501, 503
- — пространственного слуха 399—409
- слуховой фильтр 19, 35, 59, 73, 81, 83, 85, 88, 91, 95—100
- — кривая частотной настройки 19, 83—89, 94
- ускоренное нарастание громкости 488, 495
- фазовая чувствительность 104
- Слуховая область коры 32, 138, 140—149, 259, 468, 469, 471, 591
- — анатомическая локализация 128, 129, 140, 259, 555
- — поля Бродмана 129, 130
- — проекционные зоны анализаторов 129, 131, 139, 141—143, 262—266, 259, 305
- — — цитоархитектоника 259—262
- — — электрическая активность см. Слуховая система, вызванные потенциалы, импульсная активность нейронов

Слуховая система (см. также: Верхняя олива, Внутреннее коленчатое тело, Кохлеарные ядра, Латеральный лемниск, Нижнее двухолмие, Слух, Слуховая область коры, Слуховой нерв)

- вызванные потенциалы 225, 226, 262, 319, 329, 332, 333—335, 338, 343, 562
- — — — — длиннолатентные 343, 349, 495, 504, 505
- — — — — «волна ожидания» 349
- — — — — негативный потенциал рассогласования 347, 348
- — — — — привыкание 321, 345—347
- — — — — коротколатентные 32, 336, 492—495
- — — — — потенциал действия слухового нерва 319—321, 329, 330, 332, 333
- — — — — среднелатентные 321, 341—343
- — — — — суммарный синхронизированный ответ 170, 270, 289, 301, 303, 327, 332, 334—337
- — — — — импульсная активность нейронов 225, 256, 262
- — — — — адаптация 226, 227, 524, 558, 593
- — — — — двухтоновое подавление 20, 228, 279, 301, 323, 534, 557
- — — — — маскировка 282, 294, 302, 524
- — — — — описание сигналов 258, 278, 281, 294, 295, 303, 304, 307, 598, 599
- — — — — видоспецифических 259, 266, 291, 302, 306, 307, 545, 559
- — — — — звуковая последовательность 143, 145, 149, 275, 303, 307—309
- — — — — многокомпонентных 259, 275, 279, 301—303
- — — — — речевых 259, 282—294, 303—306
- — — — — физических параметров 307—310
- — — — — амплитудной модуляции 191, 266, 291, 293, 294, 301—303, 305, 306, 525, 550
- — — — — интенсивности 28, 32, 33, 267—272, 285—287, 298, 299, 300—301, 304, 306, 541
- — — — — комбинационных частот 279—280
- — — — — ритма 258, 294, 301

- — — — — частотной модуляции 266, 282, 291, 292, 293, 301, 306
- — — — — частоты 271—276, 282—284, 287—289, 295—297, 299, 300, 304, 305, 515, 540, 550
- — — — — фазы 21, 227, 271, 272, 275, 277—279, 287—289, 335, 562
- — — — — скрытый период 239, 243, 259, 290, 291, 298, 321, 338, 562
- — — — — спонтанная активность 225, 234, 235, 241, 258, 270, 284, 524, 540, 557
- — — — — тонотопическая организация 121, 129, 131, 241, 246, 247, 256, 257, 259, 262, 263, 282, 295, 299, 304, 305, 524, 541, 542, 592, 598
- — — — — тормозные явления 239, 240, 248, 249, 258, 259, 266, 284, 285, 293, 294, 298, 301, 304, 307, 320
- — — — — узор разряда 226, 228, 233, 235, 237, 239—243, 249, 252, 258, 266, 286, 291, 300, 302, 304, 524
- — — — — регуляция функций 331, 558
- — — — — волосковых клеток 189, 190, 317—319, 321, 530, 537, 544
- — — — — межсенсорные взаимодействия 307, 326—327
- — — — — мышц среднего уха 312—316
- — — — — слуховых центров 305, 322—324
- — — — — сравнительная физиология 246, 322
- — — — — звукопередающего аппарата 167, 515, 516, 519, 526, 527, 534—536, 542, 547, 551, 552
- — — — — конечного мозга 129, 261, 262, 267, 539, 545, 553, 554, 555
- — — — — продолговатого мозга 124, 322, 520, 521, 524, 531, 532, 537, 541, 545, 553, 554, 555, 558
- — — — — промежуточного мозга 332, 539, 545, 553—555
- — — — — рецепторного аппарата 166, 167, 174, 179, 180, 185—187, 514, 515, 520, 527—531, 536, 537, 539, 543, 552, 557, 558
- — — — — слухового нерва 515, 520, 521, 524, 527, 534, 537, 539, 543, 545, 552, 553, 556
- — — — — среднего мозга (см. также: Турец) 247, 248, 299, 300, 521, 532, 539, 541, 542, 545, 553, 554, 558

- — частотно-избирательные свойства нейронов (см. также: Базиллярная мембрана, Наружное ухо, Среднее ухо, Улитка, Эхолокационная система) 87, 272—275, 279, 284, 287, 292, 296, 301, 302, 305, 306, 320, 321, 541, 559
- — — обострение 248, 249, 258, 273, 284, 320, 322
- — — — характеристическая частота 18, 20, 28, 201—208, 229—231, 236, 237, 239, 248, 266, 267, 269, 270, 272, 273, 281, 283, 284, 296, 300, 540—542
- — — — частотно-пороговые кривые 9, 18, 248; 249, 257, 258, 266, 271, 272, 284—286, 291, 296, 297, 300, 304, 319, 320, 497, 556, 557, 562
- — — — эффект облегчения 301, 302
- Слуховой нерв 120, 136, 137, 205, 234, 347, 552, 553, 562
- морфология 121, 122, 125, 224, 225, 282, 557
- электрическая активность см. Слуховая система, вызванные потенциалы, импульсная активность нейронов, частотно-избирательные свойства
- — — — электростимуляция 496—498
- Слуховой путь 120—131, 331, 332
- — восходящий 123—131, 189, 190, 201, 242, 243, 307, 321, 532, 537, 545
- — нисходящий 124, 127, 130, 189, 190, 192, 201, 225, 235, 240, 311—313, 316—318, 322, 323
- Слухопротезирование, способы 162, 163, 495, 496
- электроакустическое 495, 496
- электродно-имплантационное 137, 496, 498—502
- Сосудистая полоска 194, 195, 317
- Среднее ухо 157, 159, 160, 526, 534—536
- — акустические характеристики 161—165
- — барабанная передонка (тимпанальная мембрана) 159—161, 526, 527, 535, 536, 542, 551, 552
- — мышцы среднего уха (см. также: Рефлекс мышц среднего уха) 542
- — онтогенез 560, 561
- — слуховые косточки 160, 161, 526, 527, 535, 536, 542, 547, 551, 552
- Стереоцилии см. Волосковые клетки, циллиарный аппарат
- Сонарная система см. Эхолокационная система
- Текториальная мембрана 529, 536, 539
- Теория временная 45, 53—56, 169, 170, 278, 287, 295, 299, 525, 550
- места 45, 53—59, 169, 287, 295, 299, 525, 550
- Торус 521, 524, 532, 539
- Трапециевидное тело 123, 124, 138, 312, 537, 553
- Тугоухость нейросенсорная 80, 94, 487—490, 492, 494—496, 503
- проводниковая 487, 490, 492, 495
- ретрокохлеарная 429—495
- Улитка 18, 133—135, 166—168, 174, 226, 275, 471, 543—545, 552, 561, 563
- механика улитковой перегородки 167—174, 226, 269, 170
- модель 166, 173, 174
- потенциалы, микрофонный 191, 196, 198, 205, 215, 316, 319, 320, 340, 341, 514, 515, 520, 540, 543
- — суммационный 196, 199, 205
- — эндокохлеарный 194—196
- мембраны (см. также: Базиллярная мембрана, Текториальная мембрана) 136, 166, 169, 170, 172, 185—187, 192, 194
- лестницы 166, 167, 192, 194, 205, 536
- кортиева орган см. Кортиев орган
- окно, круглое 161, 166, 205, 535, 540
- — овальное 161, 166, 527, 535, 542, 551
- Ускоренное нарастание громкости 488, 495
- Утрикулус 517—520, 529, 536
- Функциональная асимметрия полушарий 150
- Функция Бесселя 8, 9, 11
- Эволюция слуховой функции 174, 176, 558, 560
- Эндолимфа 167, 316, 536
- химический состав 167, 192—196
- физические константы 193, 194
- Эхолокационная система летучих мышей 449—451, 453, 456, 463, 468, 470
- — — — аудиограмма 456, 457
- — — — базиллярная мембрана 167, 471, 472
- — — — звукоизлучение 451, 452, 469
- — — — — диаграмма направленности 451, 452

- — — — — типы сигналов 450, 457, 460, 462, 466
- — — — — слуховые центры 124, 247, 267, 299, 300, 468
- — — — — избирательные свойства нейронов 473—477
- — — — — тонотопическая организация 247, 471—474, 476
- — — — — топическое представительство локализационных признаков 32, 473, 476
- — — — — частотная избирательность 472—474
- — — — — эффекты повреждения 468, 469
- — — — — типы 450, 453, 461
- — — — — ушная раковина 453, 455
- — — — — альтернированные движения 455, 456, 461
- — — — — диаграмма направления 453—456, 460, 465
- Эхолокация 447—449
- дальнометрия 451, 458, 464

- дальность действия 451, 458
- направленность излучения 451—453, 467
- — приема 463, 465, 453—456
- определение скорости цели 461, 462
- пеленгация 458, 464, 465
- помехоустойчивость 451, 463, 464, 467, 476, 477
- разрешающая способность 458, 459, 461, 463
- распознавание цели 457, 462, 463, 466
- точность 458, 459, 460, 461, 466
- филогенез 477—478
- чувствительность 457, 458, 468, 469

Ядро(а) верхней оливы см. Верхняя олива, ядра

- кохлеарные см. Кохлеарные ядра
- латерального лемниска см. Латеральный лемниск

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 1. Психоакустика	5
1.1. Физическая характеристика звуковых сигналов и способов их измерения (Н. А. Дубровский)	5
1.1.1. Единицы измерения акустических величин (5). — 1.1.2. Излучатели и приемники звука (6). — 1.1.3. Звуковые сигналы (9). — 1.1.4. Анализ звуковых сигналов (12).	
1.2. Громкость (В. Н. Телепнев)	14
1.2.1. Громкость широкополосных сигналов (14). — 1.2.2. Громкость узкополосных сигналов (23).	
1.3. Высота звука (Н. А. Дубровский, С. М. Ищенко)	43
1.3.1. Механизмы оценки высоты чистого тона (43). — 1.3.2. Шкалирование высоты тона (46). — 1.3.3. Тональность звука (46). — 1.3.4. Различение высоты чистых тонов (48). — 1.3.5. Высота сложных звуков (50). — 1.3.6. Модели восприятия высоты (60).	
1.4. Маскировка (Н. Г. Бибилов)	69
1.4.1. Методические аспекты изучения маскировки (69). — 1.4.2. Широкополосные маскиры (72). — 1.4.3. Узкополосные маскиры (82). — 1.4.4. Сложение эффектов нескольких маскеров (90). — 1.4.5. Маскировка сложными звуками (97).	
1.5. Временные эффекты восприятия и адаптация (Я. А. Альтман) . . .	101
Литература	107
Глава 2. Нарушения слуха при поражениях различных отделов слуховой системы животных и человека (Я. А. Альтман) . .	120
2.1. Общая схема путей и центров слуховой системы	120
2.2. Нарушения деятельности слуховой системы при повреждениях ее у животных	131
2.3. Поражения слуховой системы человека	146
Литература	150
Глава 3. Физиология периферического отдела слуховой системы (В. С. Шупляков)	156
3.1. Строение и физиология наружного уха	156
3.2. Строение и физиология среднего уха	160
3.3. Строение и физиология внутреннего уха	166
3.3.1. Строение внутреннего уха (166). — 3.3.2. Механика улитковой перегородки (167). — 3.3.3. Строение слуховых рецепторов (Е. А. Радионова) (174). — 3.3.4. Физиология слуховых рецепторов (192).	
Литература	217

Глава 4. Физиология нервных путей и центров слуховой системы	224
4.1. Общая характеристика электрической активности нейронов слуховой системы	224
4.1.1. Слуховой нерв (Е. А. Радионова) (224). — 4.1.2. Комплекс кохлеарных ядер (Я. А. Альтман) (231). — 4.1.3. Комплекс ядер верхней оливы (240). — 4.1.4. Нижнее двухолмие (И. А. Вартамян, Г. Н. Шмигидина) (243). — 4.1.5. Внутреннее коленчатое тело (253). — 4.1.6. Слуховая кора (259).	
4.2. Отражение свойств звуковых сигналов в реакциях нейронов различных отделов слуховой системы	267
4.2.1. Слуховой нерв (Е. А. Радионова) (267). — 4.2.2. Комплекс кохлеарных ядер (Я. А. Альтман) (282). — 4.2.3. Комплекс ядер верхней оливы (295). — 4.2.4. Нижний холм (И. А. Вартамян) (299). — 4.2.5. Внутреннее коленчатое тело (304). — 4.2.6. Слуховая зона коры (305).	
4.3. Регуляция функций слуховой системы	311
4.3.1. Эффектерная регуляция дорецепторного звена слуховой системы (И. А. Вартамян) (312). — 4.3.2. Система регуляции рецепторного аппарата внутреннего уха (316). — 4.3.3. Система регуляции центральных уровней слухового пути (А. С. Хачуни) (322).	
4.4. Вызванные потенциалы животных и человека (Я. А. Альтман)	327
4.4.1. Вызванные потенциалы животных (329). — 4.4.2. Вызванные потенциалы человека (338).	
Литература	349
Глава 5. Пространственный слух (Я. А. Альтман)	366
5.1. Локализация неподвижного источника звука человеком	366
5.1.1. Локализация в горизонтальной плоскости (366). — 5.1.2. Локализация в вертикальной плоскости (370). — 5.1.3. Определение удаленности источника звука (373).	
5.2. Латерализация неподвижного звукового образа	375
5.2.1. Латерализация при варьировании межушных различий стимуляции по времени (376). — 5.2.2. Латерализация при варьировании межушных различий стимуляции по интенсивности (378). — 5.2.3. Помехоустойчивость слуховой системы при локализации (379).	
5.3. Локализация движущегося источника звука человеком	383
5.3.1. Локализация источника звука в горизонтальной плоскости (383). — 5.3.2. Локализация источника звука в вертикальной плоскости (384). — 5.3.3. Локализация приближения и удаления звукового образа (385). — 5.3.4. Латерализация движения звукового образа при дихотической стимуляции (388). — 5.3.5. Движение слитного звукового образа при интерауральных различиях стимуляции по интенсивности (395).	
5.4. Локализация источника звука при поражениях центральных отделов мозга	399
5.4.1. Локализация неподвижного и движущегося звукового образа при повреждениях различных отделов слуховой системы у животных (399). — 5.4.2. Локализация источника звука больными при различных поражениях мозга (405).	
5.5. Электрофизиологическое исследование механизмов локализации источника звука	409
5.5.1. Реакции нейронов слуховых центров при локализации неподвижного источника звука (409). — 5.5.2. Реакции нейронов слуховых центров при локализации движущегося звукового	

образа (421). — 5.5.3. Реакции нейронов некоторых интегративных структур мозга в условиях локализации неподвижного и движущегося звукового образа (432). — 5.5.4. Слуховые вызванные потенциалы человека и локализация источника звука (438).

Литература	441
<i>Глава 6. Эхолокация (А. И. Константинов, А. К. Макаров)</i>	449
6.1. Поведенческие аспекты эхолокации летучих мышей	450
6.1.1. Характеристики звукоизлучения (450). — 6.1.2. Характеристики звукоприема (453). — 6.1.3. Показатели эхолокации (457). — 6.1.4. Принципы эхолокации (464).	
6.2. Нейрофизиологические основы эхолокации летучих мышей (Е. В. Мовчан)	467
6.3. Причины возникновения и пути эволюции эхолокации	477
Литература	478
<i>Глава 7. Клинико-физиологические аспекты изучения слуховой системы (И. А. Вартамян)</i>	486
7.1. Психоакустические методы	486
7.2. Методы акустической импедансометрии	490
7.3. Восприятие ультразвука	491
7.4. Аудиометрия по вызванным потенциалам	492
7.5. Протезирование слуха	495
7.6. Электрическая стимуляция волокон слухового нерва (экспериментальные данные)	496
7.7. Электродно-имплантационное протезирование слуха	498
7.8. Слух при различных уровнях поражения головного мозга	502
7.9. Возрастные особенности слуха человека в норме и при сенсорной депривации	503
Литература	505
<i>Глава 8. Сравнительная физиология слуховой системы (И. А. Вартамян)</i>	513
8.1. Слуховая система рыб	514
8.2. Слуховая система амфибий	526
8.3. Слуховая система рептилий	534
8.4. Слуховая система птиц	542
8.5. Слуховая система млекопитающих	547
8.6. Слуховая система беспозвоночных	549
8.7. От сравнительной физиологии слуха к проблемам структурно-функциональной эволюции слуховой системы	551
8.8. Развитие слуховой системы в онтогенезе (Я. А. Альтман)	560
Литература	563
<i>Глава 9. Биоакустика (сравнительно-физиологический аспект)</i>	575
9.1. Биоакустические сигналы: описание и классификация (И. А. Вартамян)	575
9.2. Центральные механизмы управления звукогенерацией (И. А. Вартамян, Г. Н. Шмидина)	581
9.3. Частные вопросы биоакустики (И. А. Вартамян)	593
Литература	601
Summary	606
Предметный указатель	608

CONTENTS

Chapter 1. Psychoacoustics	5
1.1. Physics of the acoustic signals and their measurement (<i>N. A. Dubrovsky</i>)	5
1.1.1. Metrics in acoustic measurements (5). — 1.1.2. Sound sources and sound receivers (6). — 1.1.3. Sound signals (9). — 1.1.4. Analysis of the sound signals (12).	
1.2. Loudness (<i>V. N. Telepnev</i>)	14
1.2.1. Loudness of wide-band signals (14). — 1.2.2. Loudness of narrow-band signals (23).	
1.3. Pitch (<i>N. A. Dubrovsky, S. M. Ischenko</i>)	43
1.3.1. Estimation of the tone pitch (43). — 1.3.2. Scaling of the tone pitch (46). — 1.3.3. Tonality of the sound (46). — 1.3.4. Pitch discrimination of tones (48). — 1.3.5. Pitch of the complex sounds (50). — 1.3.6. Models in pitch perception (60).	
1.4. Masking (<i>N. G. Bibikov</i>)	69
1.4.1. Methodical approaches to investigation of masking (69). — 1.4.2. Wide-band maskers (72). — 1.4.3. Narrow-band maskers (82). — 1.4.4. Addition effects of different maskers (90). — 1.4.5. Masking with complex sounds (97).	
1.5. Temporal effects and adaptation (<i>J. A. Altman</i>)	101
Literature	107
Chapter 2. Hearing disorders in damages of different parts of the auditory system in man and animals (<i>J. A. Altman</i>) . .	120
2.1. General scheme of the auditory path and nuclei	120
2.2. Disorders of hearing in animals damages	131
2.3. Damages of the auditory system in man	146
Literature	150
Chapter 3. Physiology of the auditory periphery (<i>V. S. Shupljakov</i>)	156
3.1. Structure and physiology of the outer ear	156
3.2. Structure and physiology of the middle ear	160
3.3. Structure and physiology of the inner ear	166
3.3.1. Structure of the inner ear (166). — 3.3.2. Mechanics of the basilar membrane (167). — 3.3.3. Structure of the auditory receptors (hair cells) (<i>Radionova E. A.</i>) (174). — 3.3.4. Physiology of the auditory receptors (hair cells) (192).	
Literature	217

Chapter 4. Physiology of the auditory pathes and nuclei	224
4.1. General characteristics of the electrical activity of the auditory neurons	224
4.1.1. Auditory nerve (<i>E. A. Radionova</i>) (224). — 4.1.2. Cochlear nuclei (<i>J. A. Altman</i>) (231). — 4.1.3. Superior olive (240). — 4.1.4. Inferior colliculus (<i>I. A. Vartanian, G. N. Shmigidina</i>) (243). 4.1.5. Medial geniculate body (253). — 4.1.6. Auditory cotrex (259).	
4.2. Coding of the sound signals features in neuronal reactions in different parts of the auditory system	267
4.2.1. Auditory nerve (<i>E. A. Radionova</i>) (267). — 4.2.2. Cochlear nuclei (<i>J. A. Altman</i>) (282). — 4.2.3. Superior olive (295). — 4.2.4. Inferior colliculus (<i>I. A. Vartanian</i>) (299). — 4.2.5. Medial geniculate body (304). — 4.2.6. Auditory cortex (305).	
4.3. Efferent regulation of the auditory system	311
4.3.1. Efferent regulation below the hair cells level in the auditory system (<i>I. A. Vartanian</i>) (312). — 4.3.2. Efferent regulation of the inner ear (316). — 4.3.3. Efferent regulation of the auditory nuclei (<i>A. S. Hachunz</i>) (322).	
4.4. Evoked potentials in animals and man (<i>J. A. Altman</i>)	327
4.4.1. Evoked potentials in animals (329). — 4.4.2. Evoked potentials in man (338).	
Literature	349
Chapter 5. Spatial hearing (<i>J. A. Altman</i>)	366
5.1. Localization of the unmoving sound source in man	366
5.1.1. Localization in horisontal plane (366). — 5.1.2. Localization in the vertical plane (370). — 5.1.3. Estimation of the distance of the sound source (373).	
5.2. Lateralization of the unmoving auditory image	375
5.2.1. Lateralization with interaural differences in time (376). — 5.2.2. Lateralization with interaural differences in intensity (378). — 5.2.3. Safety factor to noise in localization (379).	
5.3. Localization of the moving sound source in man	383
5.3.1. Localization of the sound source in horisontal plane (383). — 5.3.2. Localization of the sound source in vertical plane (384). — 5.3.3. Perception of approaching and moving away of the sound source (385). — 5.3.4. Lateralization of the auditory image in dichotic stimulation (388). — 5.3.5. Fused sound image movement during interaural intensity differences (395).	
5.4. Localization of the sound source in damages of the central parts of the auditory system	399
5.4.1. Localization of the unmoving and moving auditory image in damages of different parts of the auditory system in animals (399). — 5.4.2. Localization of the sound source in disorders of the activity of the auditory centers in man (405).	
5.5. Electrophysiological investigation of the sound source localization mechanisms	409
5.5.1. Neuronal reactions of the auditory centers in localization of the unmoving sound source (409). — 5.5.2. Neuronal reactions of the auditory centers in localization of the moving auditory image (421). — 5.5.3. Neuronal reactions of some integrative structures of the brain in localization of the unmoving and moving auditory image (432). — 5.5.4. Auditory evoked potentials in man and sound source localization (438).	
Literature	441

<i>Chapter 6. Echolocation (A. I. Konstantinov, A. K. Makarov)</i> . . .	449
6.1. Behavioural aspects of echolocation of bats	450
6.1.1. Characteristics of the sound production (450). — 6.1.2. Characteristics of sound perception in bats (453). — 6.1.3. Characteristics of echolocation in bats (457). — 6.1.4. Principles of echolocation (464).	
6.2. Neurophysiological bases of echolocation in bats (<i>E. V. Movchan</i>) . . .	467
6.3. Evolution of the echolocation orientation	477
Literature	478
<i>Chapter 7. Clinical aspects of investigating the auditory system (I. A. Vartanian)</i>	486
7.1. Psychoacoustical methods	486
7.2. Acoustical impedansometry	490
7.3. Perception of ultrasounds	491
7.4. Evoked potential audiometry	492
7.5. Auditory prosthesis	495
7.6. Electrical stimulation of the auditory nerve	496
7.7. Implantation of stimulating electrodes	498
7.8. Auditory disorders in different levels of damage of the auditory system	502
7.9. Effect of the age factor in normal subjects and in auditory deprivation	503
Literature	505
<i>Chapter 8. Comparative physiology of the auditory system (I. A. Vartanian)</i>	513
8.1. Audition in fishes	514
8.2. Audition in amphibia	526
8.3. Audition in reptiles	534
8.4. Audition in birds	542
8.5. Audition in mammals	547
8.6. Audition in nonvertebrata	549
8.7. Comparative physiology of hearing and evolution of the auditory system	551
8.8. Development of auditory system in ontogenesis (<i>J. A. Altman</i>) . . .	560
Literature	563
<i>Chapter 9. Bioacoustics (comparative physiological aspects)</i>	575
9.1. Bioacoustical signals: description and classification (<i>I. A. Vartanian</i>)	575
9.2. Central mechanisms of the sound generation control (<i>I. A. Vartanian, G. N. Shmigidina</i>)	581
9.3. Special questions in bioacoustics (<i>I. A. Vartanian</i>)	593
Literature	601
Summary	606
Subject index	608

Научное издание

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА

(Основы современной физиологии)

*Утверждено к печати
Отделением физиологии
Академии наук СССР*

Художник О. И. Разулевич
Технический редактор Н. Ф. Соколова
Корректоры В. В. Крайнева, Г. Н. Мартыанов
и Э. Г. Рабинович

ИБ № 44170

Сдано в набор 01.08.89. Подписано к печати 21.05.90.
М-34079. Формат 60×90^{1/16}. Бумага книжно-журнальная.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 39. Усл. кр.-от. 40. Уч.-изд. л. 48,14.
Тираж 1800. Тип. зак. 1823. Цена 2 р. 90 к.

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

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