

УДК 543.88

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИФРОВОЙ МОДЕЛИ БИНАУРАЛЬНОГО СЛУХА

В. М. Шапиро

Модель одиночного нейрона слуховой системы использована для исследования некоторых механизмов бинаурального слуха. Рассмотрен отклик модели бинаурального нейрона на бинауральные тональные сигналы, различающиеся по фазе и амплитуде. Полученные закономерности сопоставлены с нейрофизиологическими данными.

В слуховой системе наблюдается большое разнообразие нейронов, в которых проявляется бинауральное взаимодействие.* Такие нейроны выполняют функции, связанные с различными механизмами локализации источника звука. Исследование бинаурального взаимодействия на уровне одиночных нейронов — это часть более широкого фронта исследований, связанных с изучением свойств пространственного слуха человека и животных. Кроме нейрофизиологических данных, по этому вопросу к настоящему времени накоплен обширный экспериментальный материал в области психоакустики. Однако вопрос о том, как понять и объяснить психоакустические эффекты с помощью данных электрофизиологии, остается открытым. Весьма перспективным подходом к этой проблеме нам представляется моделирование бинаурального слуха.

Обычно при моделировании бинауральных явлений предлагается некоторый гипотетический механизм, с помощью которого объясняются те или иные психофизические данные. Предложенные модели можно разделить на два класса. К первому классу относятся феноменологические модели, основанные на подходе к слуховой системе как к черному ящику. Такой метод моделирования обычно не дает возможности связать данные электрофизиологии и психофизики, однако его достоинство заключается в возможности предсказания результатов психоакустического эксперимента. Типичными примерами таких моделей являются «теория уравнивания и взаимной компенсации» [1] и «модель бинаурального слияния» [2].

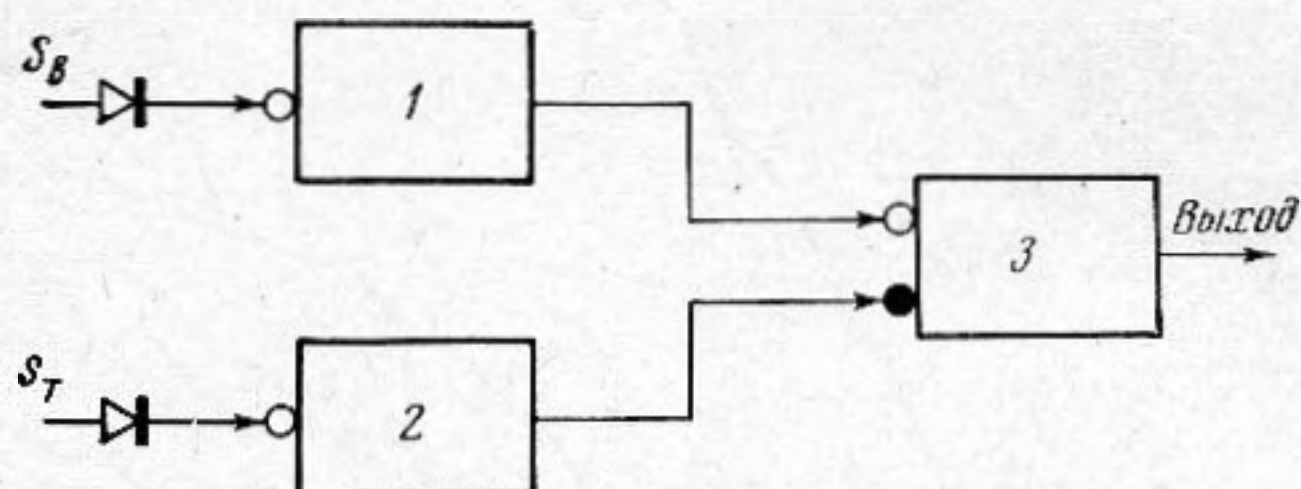
Другой класс включает модели, основанные на существующих физиологических данных. К этому классу принадлежат, например, модели, описанные в работах [3, 4]. В работе [4] используется представление об обработке пространственной информации в слуховой системе как о процессе взаимодействия возбуждающих и тормозных сигналов, приходящих к данному нейрону от каждого уха. В работе [3], напротив, оба сигнала, поступающие на вход бинаурального нейрона, считаются возбуждающими, и разница между ними заключается в различных скоростях проведения возбуждения к бинауральному нейрону. Недостатком этих моделей является отсутствие точного учета разнообразных свойств одиночных нейронов.

Сочетание общих подходов, использованных в этих работах, с применением более сложных количественных моделей одиночных нейронов,

* Этим термином обычно обозначаются процессы, в которых происходит одновременная обработка сигналов, поступающих от каждого уха.

основанных на современных нейрофизиологических представлениях, может оказаться полезным для понимания работы основных механизмов бинаурального слуха.

Ниже мы попытаемся использовать предложенную в работе [5] модель одиночного нейрона слуховой системы для рассмотрения некоторых механизмов бинаурального взаимодействия на уровне одиночных нейронов. В этой модели, реализованной на ЭВМ «Минск-22», имитируются следующие свойства одиночных нейронов: статистический характер синаптической передачи; инерционные свойства синапса; генерация спайка при



Фиг. 1. Блок-схема модели: 1 и 2 — моноауральные «нейроны», 3 — бинауральный «нейрон». Черным кружком отмечен тормозной вход бинаурального «нейрона»

достижении постсинаптическим потенциалом порогового уровня; абсолютная и относительная рефрактерность. Кроме того, в модели имитировалось детектирующее действие рецепторной части слуховой системы. В дальнейшем для краткости мы будем называть «нейроном» модель одиночного нейрона слуховой системы, согласно работе [5].

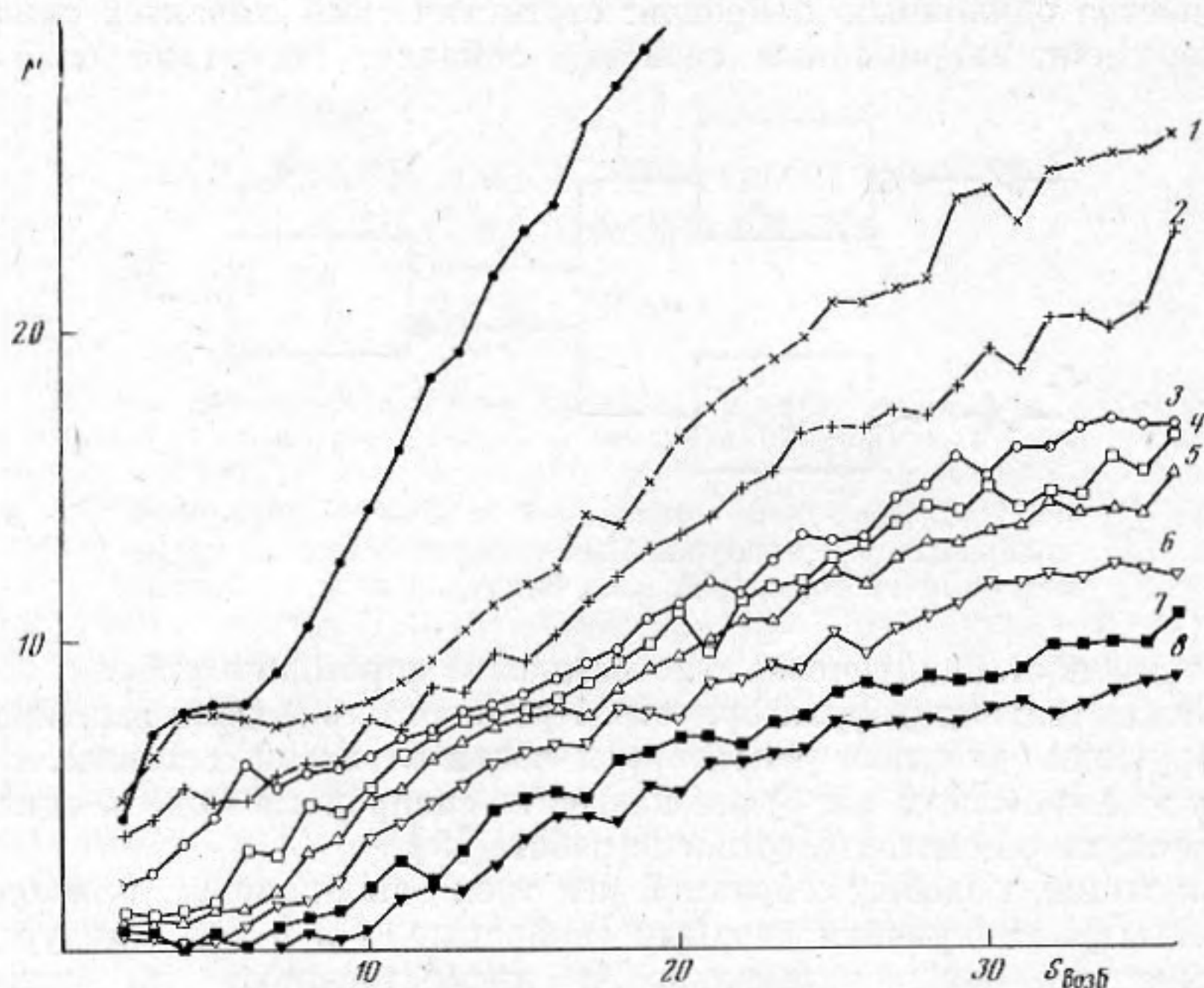
Блок-схема модели, собранной из трех «нейронов», приведена на фиг. 1. Мы рассматриваем входные «нейроны» 1 и 2 как моноауральные, расположенные контралатерально и ипсилатерально по отношению к «нейрону» 3, который мы будем называть бинауральным. Выход «нейрона» 1 подается на возбуждающий вход, выход «нейрона» 2 — на тормозящий вход бинаурального «нейрона».

Как показано в работе [5], характеристики модели нейрона определяются следующими параметрами: постоянной времени τ_n , определяющей нарастание и спад постсинаптического потенциала, значением порога H , значением максимального увеличения порога R после абсолютного рефрактерного периода и постоянной времени спада порога τ_p во время относительного рефрактерного периода. Для всех нейронов эти параметры были одинаковыми и имели следующие значения: $\tau_n = 5$ мсек, $\tau_p = 7$ мсек, $H = 100$, $R = 350$. H и R измерялись в относительных единицах, выбранных равными одной сотой доле пороговой величины. В этих же единицах измерялась амплитуда сигнала. Сигналы задавались выборкой значений, взятых через 1 мсек. Величина абсолютного рефрактерного периода была выбрана равной 1 мсек. Выходные спайки моноауральных нейронов представляли собой импульсы длительностью 1 мсек с амплитудой 10.

На входы моноауральных «нейронов» подавались тональные импульсы с частотой 80 гц и длительностью 100 мсек. Выбор такой относительно низкой частоты определялся величиной отрезка времени — «временного кванта» модели (1 мсек). При этом можно было выбирать значения τ_n в реальном масштабе времени, и параметры модели соответствовали средним их значениям у реальных нейронов. Тональные импульсы могли отличаться друг от друга по амплитуде и фазе. Разность фаз между сигналами поддерживалась постоянной и равной $2\pi/100$, что соответствовало опережению возбуждающим сигналом тормозящего на 125 мсек, кроме тех случаев, когда исследовалось влияние разности фаз.

На фиг. 2 показана зависимость отклика бинаурального «нейрона» от интенсивности возбуждающего сигнала $S_{возб}$ при различных значениях

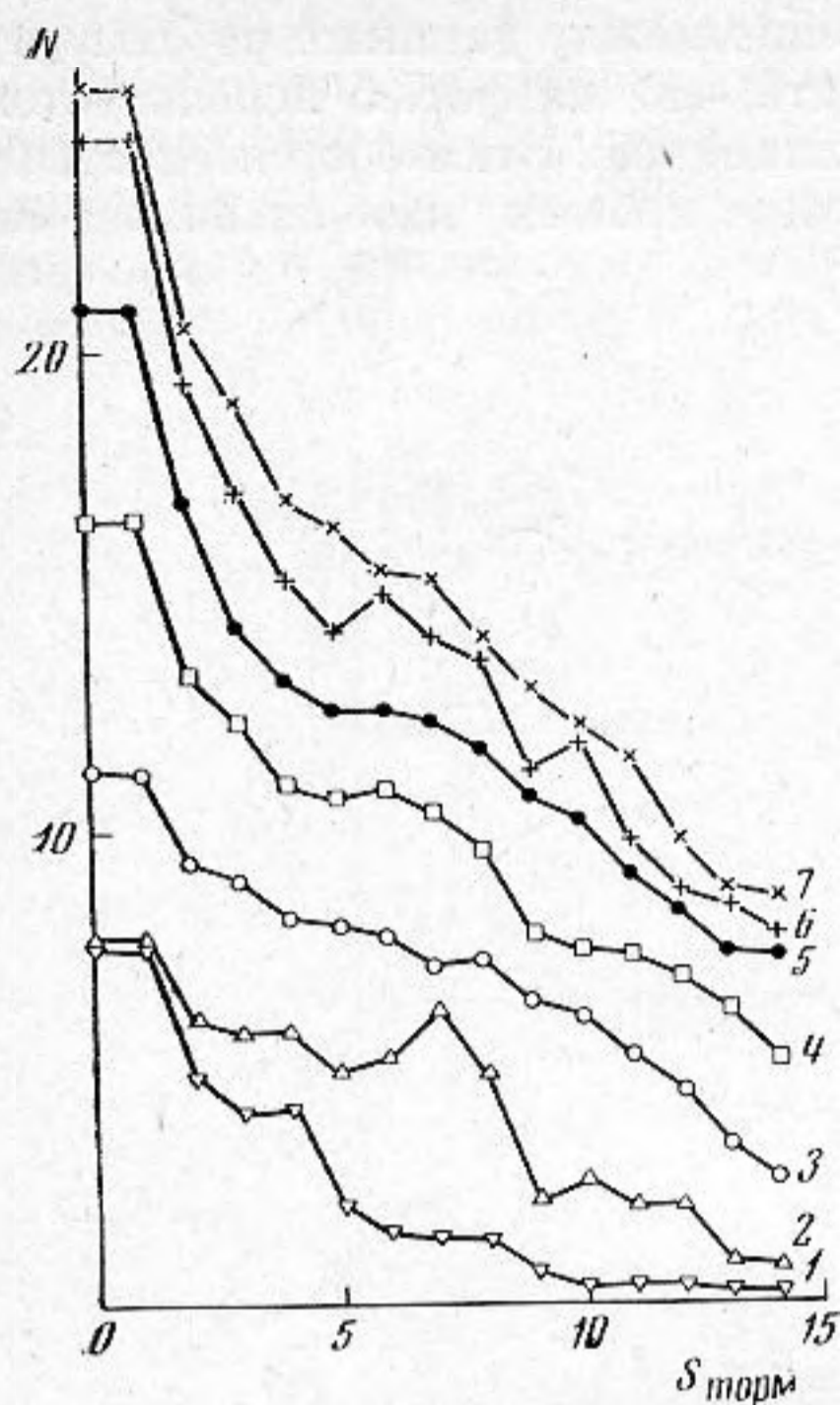
интенсивности тормозного сигнала. Отклик измеряется средним числом N спайков в ответ на предъявление одного сигнала. Среднее значение вычислялось по 10 предъявлениям. Верхняя кривая дает зависимость отклика одного из входных «нейронов» от амплитуды входного сигнала. Монотонная зависимость отклика бинаурального «нейрона» от значения возбуждающего сигнала сохранялась при всех значениях тормозного сигнала. Влияние тормозного сигнала на отклик при постоянном значении



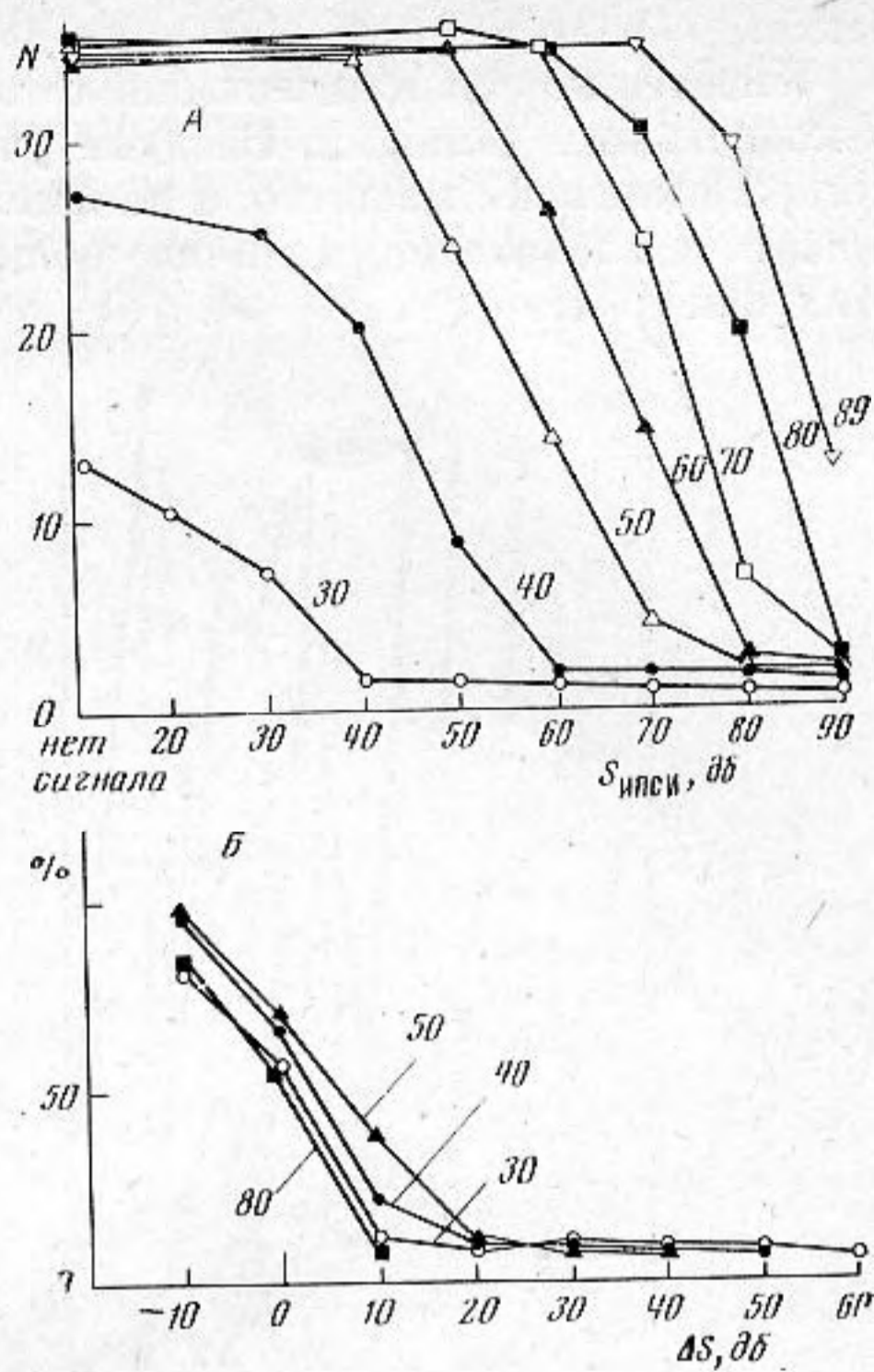
Фиг. 2. Зависимость среднего отклика модели в ответ на одно предъявление стимула от интенсивности возбуждающего сигнала. Верхняя кривая показывает зависимость отклика одного из монауральных «нейронов» от интенсивности входного сигнала. Интенсивность тормозного сигнала принимает значения 0, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 соответственно для кривых 1—8

возбуждающего сигнала хорошо видно из фиг. 3. Сравнение кривых фиг. 2 и 3 показывает, что отклик зависит в большей степени от разности значений возбуждающего и тормозного сигналов, чем от абсолютных значений сигналов на входах. Это свойство проиллюстрировано на фиг. 4. Поскольку зависимость отклика от абсолютных величин входных сигналов выражена слабо, мы усредняли отклики, полученные при различных сочетаниях амплитуд входных сигналов, дающих одинаковое значение ΔS . Размах распределения, возникающий из-за влияния абсолютных значений амплитуды, показан на той же фигуре вертикальными отрезками. Чтобы сравнить полученные результаты с данными нейрофизиологических экспериментов, необходимо сделать некоторые предположения о месте моделируемых нейронов в слуховой системе. Наиболее естественным представляется сопоставить модели монауральных нейронов с нейронами, находящимися в левом и правом кохлеарных ядрах. Они иннервируют третий «нейрон», который мы поставим в соответствие нейрону комплекса верхних олив. Как известно, на этом уровне впервые в слуховой системе проявляется бинауральное взаимодействие.

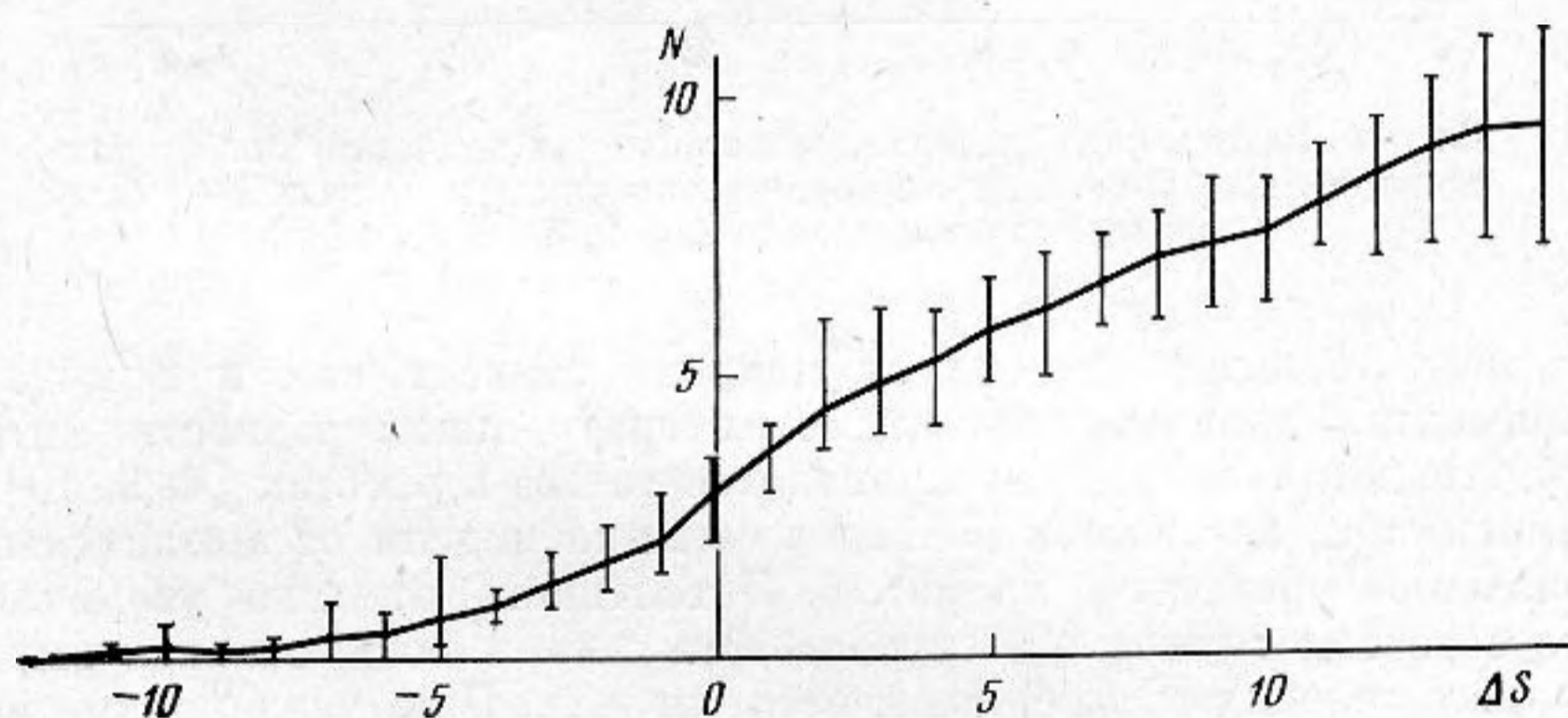
На фиг. 5, взятой из работы [6], приведены зависимости, аналогичные показанным на фиг. 3 и 4. Эти данные получены на нейроне дорзального ядра латерального лемниска кошки. Ядра латерального лемниска, согласно работе [7], можно (с некоторыми оговорками, связанными с характером иннервации нейронов этих ядер аксонами нейронов второго поряд-



Фиг. 3



Фиг. 5



Фиг. 4

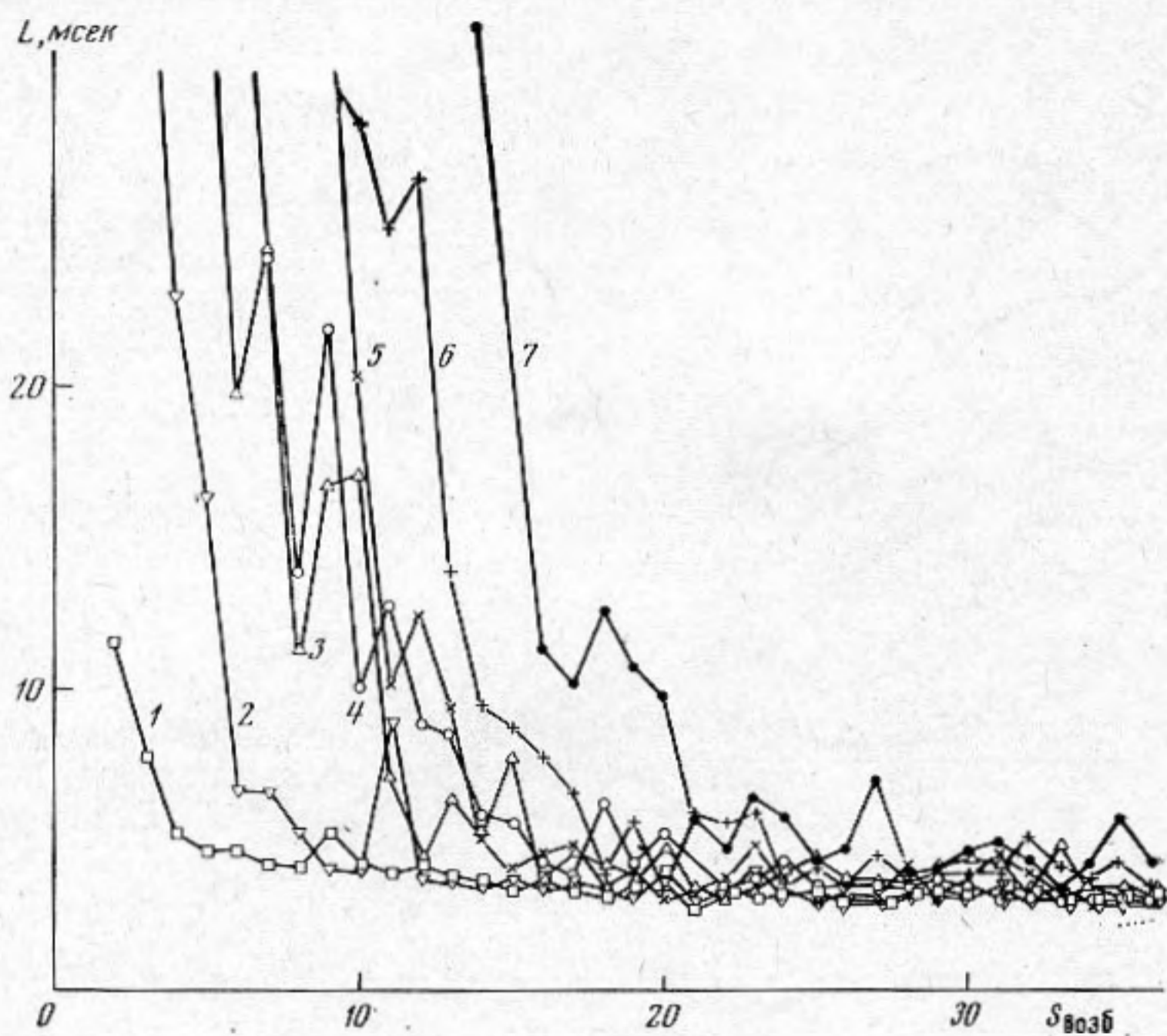
Фиг. 3. Зависимость среднего отклика модели в ответ на одно предъявление стимула от интенсивности тормозного сигнала. Интенсивность возбуждающего сигнала принимает значения 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 соответственно для кривых 1—7

Фиг. 4. Зависимость отклика бинаурального «нейрона» от разности значений сигналов на входах; $\Delta S = S_{\text{возб}} - S_{\text{торм}}$

Фиг. 5. А — зависимость среднего числа спайков в отклике нейрона дорзального ядра латерального лемниска кошки от интенсивности ипсилатерального тормозящего сигнала. Уровень контралатерального сигнала в дб показан на графике цифрами, расположенными около каждой кривой. Стимулом служил тон частотой 6400 гц и длительностью 200 мсек; отклик вычислялся по 20 предъявлениям, повторявшимся 2 раза в сек (по [6]); Б — зависимость процентного отношения отклика того же нейрона на бинауральную стимуляцию к отклику на монауральную контралатеральную стимуляцию от интерауральной разности уровней. При $\Delta S > 0$ контралатеральный сигнал меньше ипсилатерального (по [6])

ка [8]) рассматривать как роstralное продолжение оливарного комплекса.

Имеется хорошее качественное совпадение между данными работы [6] и модельными данными. Следует учитывать, что на фиг. 5 используется логарифмический масштаб, а на фиг. 3 — линейный. Этим обстоятельством может объясняться различие общего хода кривых, изображенных на этих фигурах.



Фиг. 6. Зависимость латентного периода от значений возбуждающего сигнала. Значения тормозного сигнала для кривых 1—7 были равны соответственно 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14

Из фиг. 5Б видно, что отклик нейрона зависит, как и в модельных экспериментах, главным образом от интерауральной разности интенсивностей. Аналогичные данные приводятся также в работах [4, 9, 10].

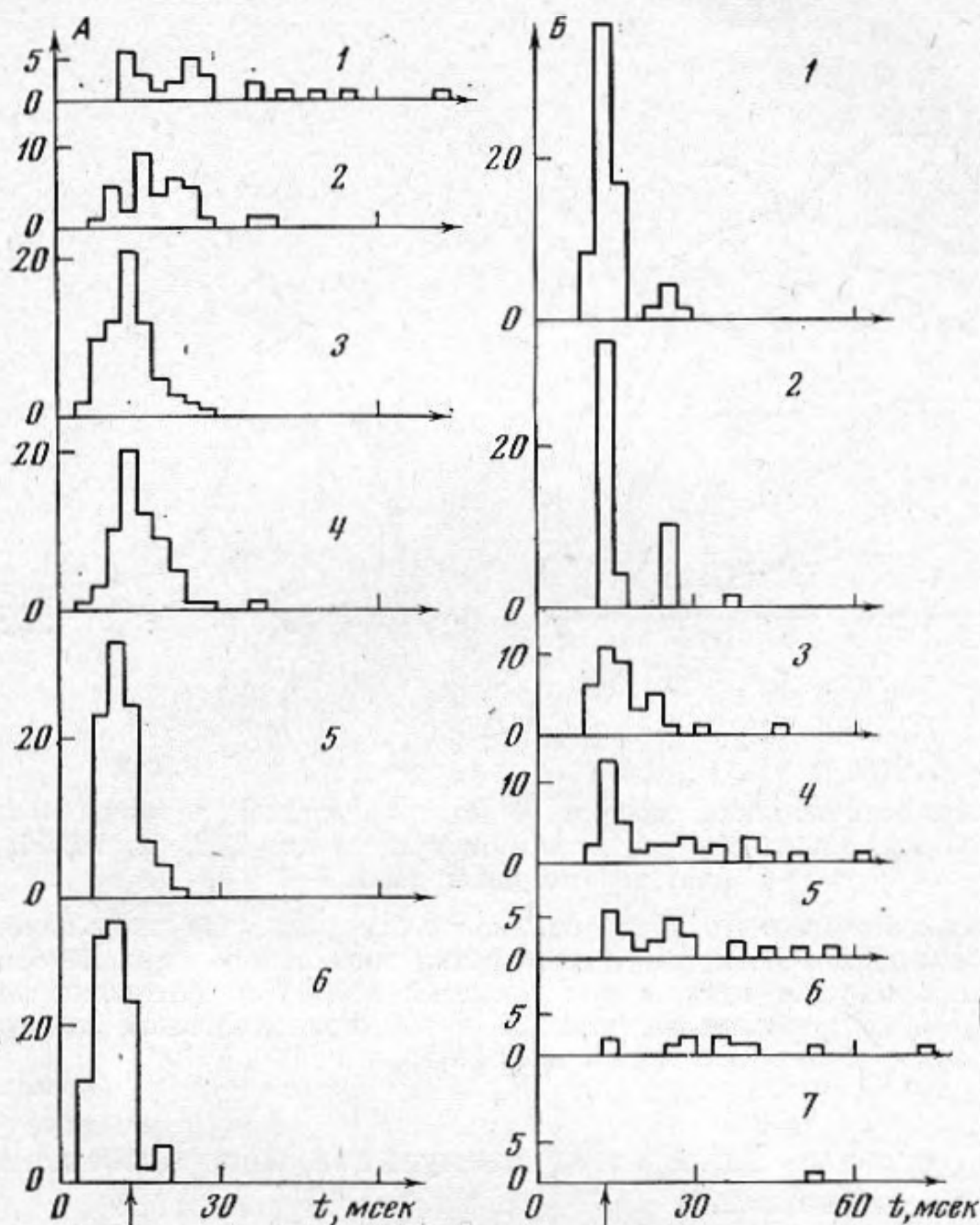
Зависимость латентных периодов отклика модели от амплитуды входных сигналов приведена на фиг. 6. Латентность отклика увеличивается вместе с ростом тормозного сигнала. Эта зависимость сильнее выражена при малых значениях возбуждающего сигнала. При увеличении возбуждающего сигнала латентность становится почти не зависящей от тормозящего сигнала. Дальнейшее увеличение возбуждающего сигнала также почти не влияет на латентный период отклика.

Гистограммы интервалов между импульсами (межимпульсные гистограммы), приведенные на фиг. 7, показывают, как изменяется воспроизведение моделью частоты сигнала при различных соотношениях входных амплитуд. При больших амплитудах возбуждающего сигнала или малых амплитудах тормозящего межспайковые интервалы в основном соответствуют периоду сигнала.

Уменьшение возбуждающего сигнала или увеличение тормозящего приводит к тому, что отклик на один период стимула происходит с вероятностью, меньшей единицы. При этом увеличивается число интервалов с длительностью, кратной одному периоду, и воспроизведение ритма сигнала становится менее заметным.

Зависимость отклика «нейрона» от фазовых соотношений между тормозящим и возбуждающим сигналами показана на фиг. 8. При малых

амплитудах возбуждения минимальная величина отклика соответствует нулевой разнице фаз между тормозящим и возбуждающим сигналами. Когда возбуждение возрастает, в отклике появляется ярко выраженный минимум при некотором опережении тормозящим сигналом возбуждающего ($\Delta\varphi = -0,2\pi$). Разность фаз, при которой отклик максимален, заключается в пределах от $0,4\pi$ до $0,8\pi$. При малых амплитудах возбуждающего сигнала область, где торможение сильно уменьшает отклик,

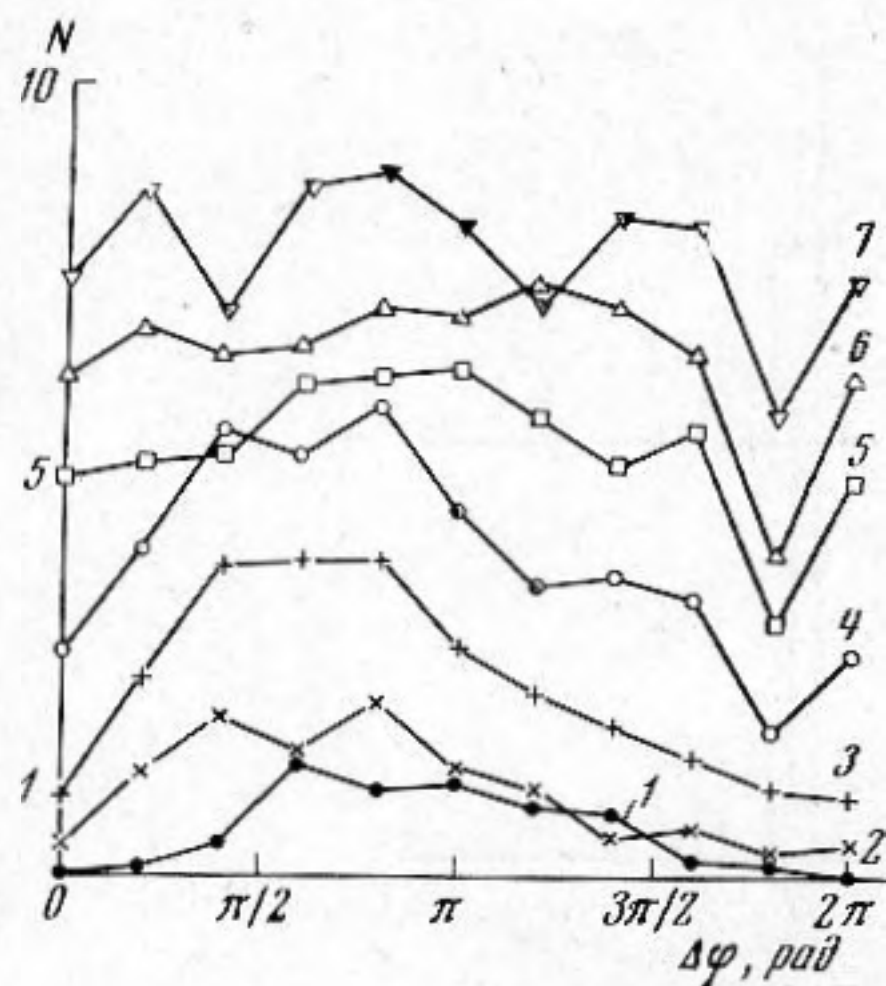


Фиг. 7. Межимпульсные гистограммы, полученные при ширине временного «окна», равной 3 мсек. Стрелками указано значение периода сигнала: А — $S_{\text{торм}} = 10$; интенсивность возбуждающего сигнала принимает значения 10, 15, 18, 20, 25, 30 соответственно на гистограммах 1—6; Б — $S_{\text{возб}} = 10$; интенсивность тормозного сигнала принимает значения 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 соответственно на гистограммах 1—7

шире, чем при больших значениях возбуждения. Вся зависимость циклически повторяется с периодом, равным периоду стимула, поэтому на фиг. 8 приведен только один период. Для сравнения на фиг. 9 приведена аналогичная зависимость, построенная по данным работы [6]. Общий ход изменения отклика нейрона дорзального ядра латерального лемниска кошки хорошо совпадает с результатами, полученными на модели. Зависимость латентности отклика модели бинаурального нейрона от разности фаз между входными сигналами также носит циклический характер и имеет тот же период (фиг. 10). Минимальное значение латентности наступает при тех же фазовых соотношениях, что и максимальное значение отклика нейрона, максимальное значение латентности соответствует минимуму отклика. При увеличении возбуждающего сигнала минимумы становятся менее острыми и более широкими, влияние торможения при

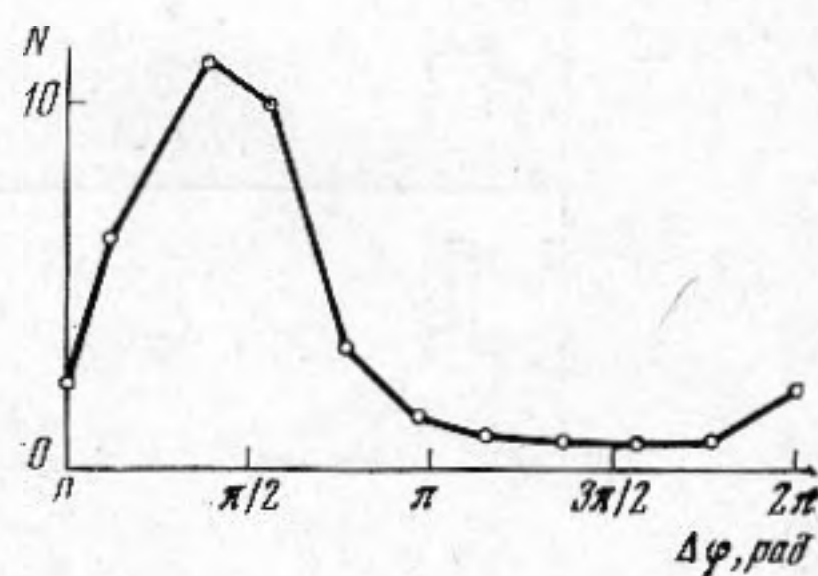
этом становится меньшим и проявляется на более узком интервале разностей фаз.

Изменение разности фаз между тормозящим и возбуждающим сигналами вызывает периодические изменения также в степени воспроизведения частоты сигнала. Такое влияние легко проследить по изменению межимпульсных гистограмм, приведенных на фиг. 11. Наиболее четкое воспроизведение частоты наблюдается при таком соотношении фаз, которое соответствует максимальному отклику и минимальному латентному



Фиг. 8

Фиг. 8. Зависимость отклика модели от интерауральной разности фаз, $S_{\text{торм}}=15$; значения возбуждающего сигнала принимают значения 4, 8, 12, 16, 20, 25, 32 соответственно для кривых 1—7



Фиг. 9

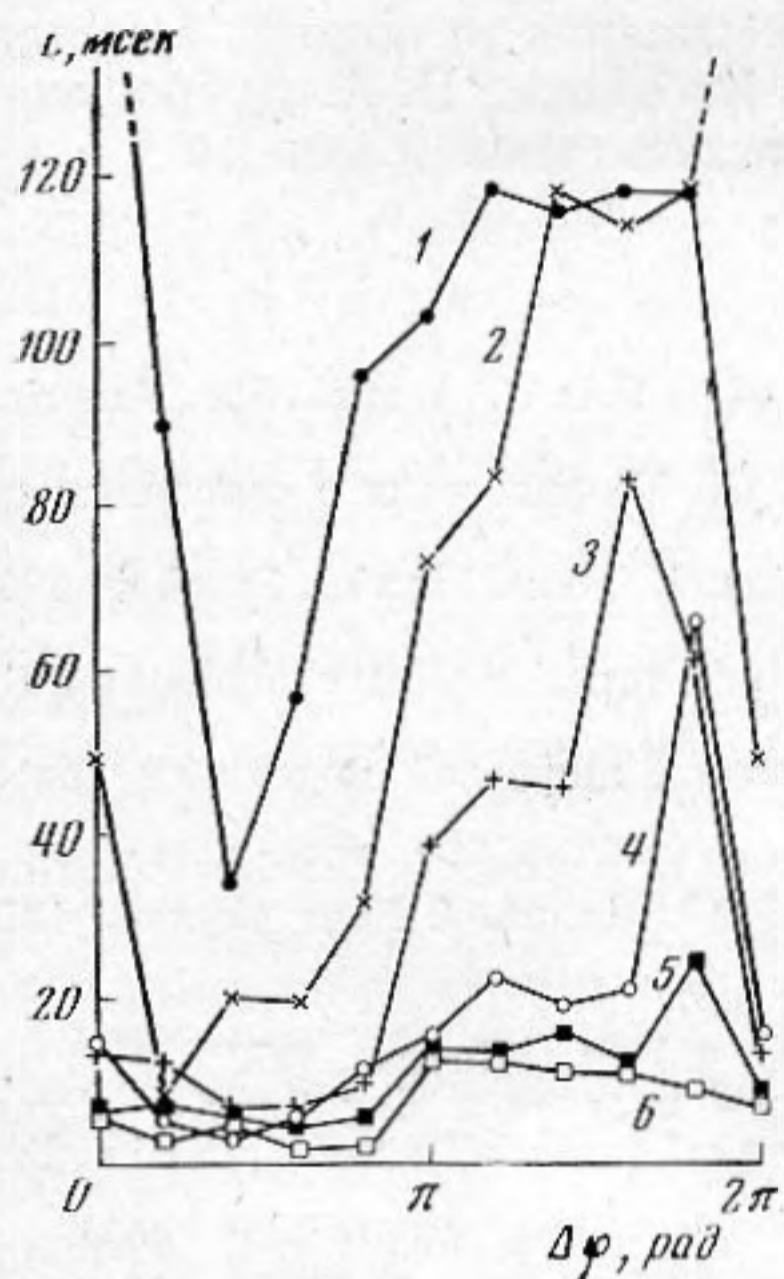
Фиг. 9. Зависимость среднего числа спайков в ответ на одно предъявление стимула от интерауральной разности фаз для нейрона дорзального ядра латерального лемниска кошки. Стимулом служил тон частотой 500 гц и длительностью 200 мсек, $S_{\text{впси}}=S_{\text{контра}}=50$ дб; отклик вычислялся по 30 предъявлениям стимула (по данным [6])

периоду. В условиях однофазной стимуляции воспроизведение частоты сигнала резко ослабевает.

Периодические изменения импульсной активности нейронов при изменениях интерауральной задержки наблюдались многими авторами в различных отделах слуховой системы. В работах [6, 9, 11] такие данные были получены на уровне верхних олив. В задних холмах циклическая зависимость отклика была обнаружена авторами работы [12], ее также наблюдали в работе [13]. Аналогичные свойства у нейронов слуховой зоны коры описаны в работе [14]. На различных уровнях слуховой системы наблюдались также нейроны, чувствительные к интерауральной разности интенсивностей.

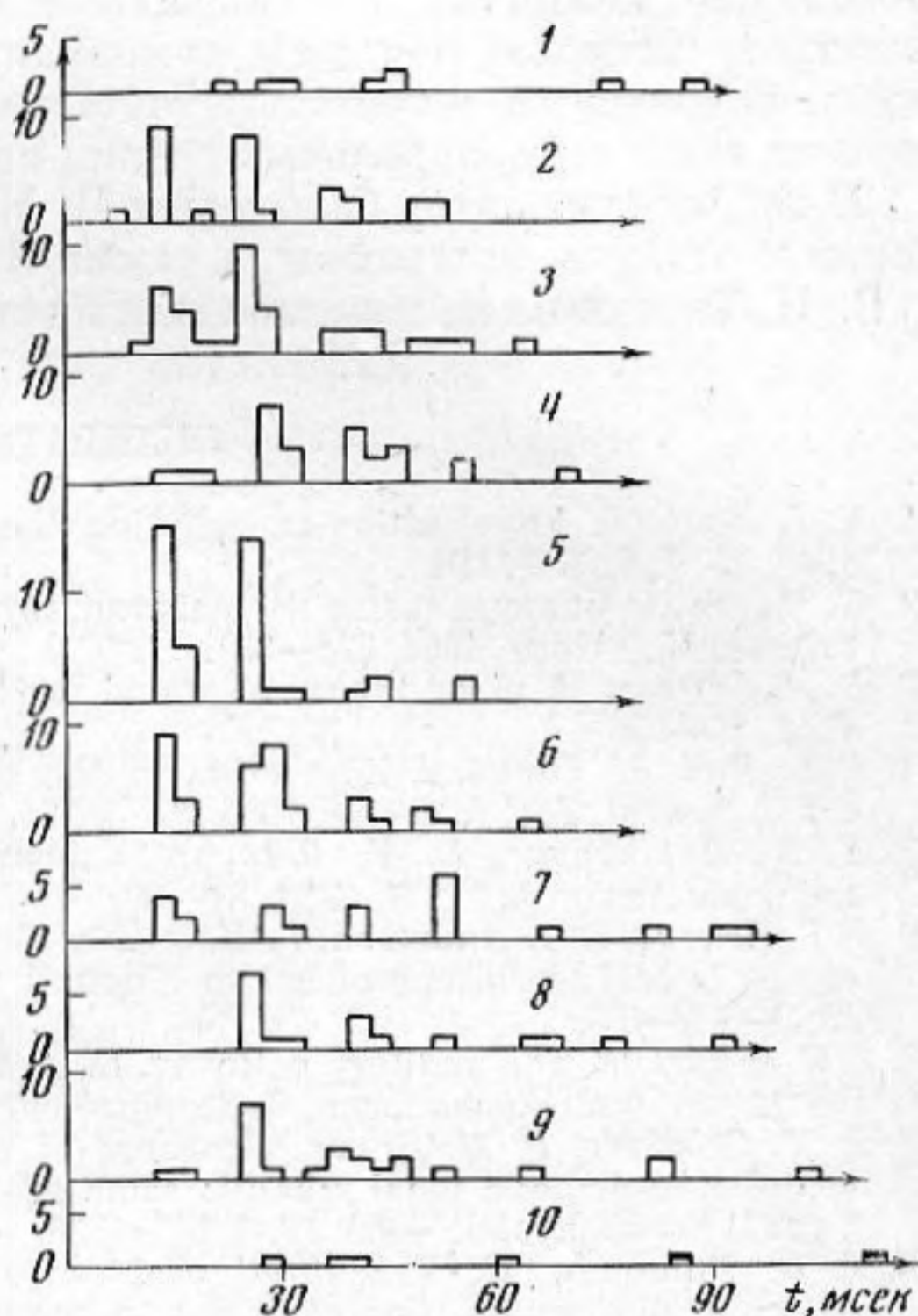
Таким образом, закономерности отклика бинаурального «нейрона» на тональные сигналы отражают закономерности функционирования бинауральных нейронов, расположенных на различных уровнях слуховой системы — вплоть до слуховой зоны коры. Периодическая зависимость отклика модели от интерауральной разности фаз при стимуляции тональными сигналами сохраняется и при введении временной задержки после одного из моноауральных нейронов. Если сигналом служит тон с частотой ω , то максимальное и минимальное значения отклика при этом сдвинутся по оси $\Delta\phi$ на величину $\Delta\phi = \omega\Delta t$, где Δt — величина введенной задержки. Можно предположить, что в слуховой системе существует некоторая совокупность нейронов, состоящая из такого рода цепочек с различ-

ными задержками. Тогда наличие на входе системы сигналов с интерауральной разницей фаз будет вызывать определенное распределение возбуждения в этой нейронной сети. Минимум возбуждения будет соответствовать значению внутренней задержки, равному $\Delta t = \Delta \varphi / \omega$. Если предположить далее, что положительные и отрицательные задержки (т. е. задержки левого и правого сигналов) соответствуют бинауральным нейронам левой и правой половин слуховой системы, то положение минимума возбуждения в той или иной половине будет соответствовать латеральности опережающего сигнала.



Фиг. 10

Фиг. 10. Зависимость латентного периода отклика модели от разности фаз между возбуждающим и тормозным сигналами. $S_{\text{торм}}=15$; интенсивности возбуждающего сигнала принимают значения 4, 9, 12, 16, 20, 25 соответственно для кривых 1—6



Фиг. 11

Фиг. 11. Межимпульсные гистограммы, полученные при $S_{\text{торм}}=S_{\text{возб}}=15$. Ширина временного «окна» гистограмм равна 3 мсек. Разности фаз между входными сигналами принимали значения, равные 0; $0,2\pi$; $0,4\pi$; $0,6\pi$; $0,8\pi$; π ; $1,2\pi$; $1,4\pi$; $1,6\pi$; $1,8\pi$ соответственно для гистограмм 1—10

Таким образом, в этой сети интерауральные задержки будут кодироваться с помощью пространственного распределения возбуждения.

В пользу предположения о наличии в слуховой системе нейронных цепочек с различными внутренними задержками говорит известный факт существования характеристической задержки. Это явление заключается в том, что нейроны, чувствительные к бинауральной разнице фаз, часто оказываются способными к обнаружению некоторой постоянной интерауральной разницы времен, не зависящей от частоты сигнала [12, 15].

Если, кроме разницы фаз, между входными сигналами имеется разница интенсивностей, то, в соответствии с нашими предположениями, относительные величины отклика нейронов левой и правой частей слуховой системы окажутся разными. Направление на источник звука в такой системе кодируется с помощью двух статистически независимых признаков (неявно связанных между собой через азимутальный угол), соответствующи-

щих интерауральной разнице фаз и интенсивностей — положением минимума возбуждения и относительной разницей суммарных откликов в разных половинах слуховой системы.

Расположенные на более высоком уровне слуховой системы центры могут принимать решение о направленности на источник звука на основании совместного рассмотрения этих двух признаков. Заметим, что нейроны этих центров могут быть иннервированы аналогично бинауральным нейронам низшего уровня с той разницей, что афферентация на них приходит уже после полного переключения путей от правой и левой стороны. Положение минимума возбуждения в сети таких нейронов будет уже являться сигналом, несущим информацию о направлении на источник звука, полученную с помощью учета как временных интерауральных задержек, так и интерауральных разниц интенсивности.

В заключение автор благодарит Н. М. Ломджария за помощь в составлении и отладке программы, а также Н. Г. Бибикова, Н. А. Дубровского и В. Н. Телепнева за полезное обсуждение результатов.

ЛИТЕРАТУРА

1. N. I. Durlach. Equalization-cancellation theory of BMLD. *J. Acoust. Soc. America*, 1963, 35, 7, 1206—1218.
2. К. Черпу. О бинауральном восприятии звуков. Сб. Теория связи в сенсорных системах. М., «Мир», 1964, 321—337.
3. L. A. Jeffress. A place theory of sound localization. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1947, 41, 1, 35—39.
4. J. L. Hall. II. Binaural interaction in the accessory superior-olivary nucleus of the cat. *J. Acoust. Soc. America*, 1965, 37, 5, 814—823.
5. Н. М. Ломджария, В. М. Шапиро. Характеристики цифровой модели слухового нейрона. *Акуст. ж.*, 1977, 23, 1, 81—90.
6. J. F. Brugge, D. J. Anderson, L. M. Aitkin. Responses of neurons in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of cat to binaural tonal stimulation. *J. Neurophysiol.*, 1970, 33, 3, 441—458.
7. I. C. Whitfield. *The auditory pathway*. L., Arnold, 1967.
8. Руководство по физиологии. Сенсорные системы, ч. 2. Л., «Наука», 1972.
9. J. M. Goldberg, P. M. Brown. Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: some physiological mechanisms of sound localization. *J. Neurophysiol.*, 1969, 32, 4, 613—636.
10. J. C. Boudreau, C. Tsuchitani. Cat superior olive S-segment cell discharge to tonal stimulation. *Contributions to sensory physiology*, vol. 4, N. Y.—L., Acad. Press, 1970.
11. G. Moushegian, A. Rupert, M. A. Whitcomb. Brain-stem neuronal response patterns to monaural and binaural tones. *J. Neurophysiol.*, 1964, 27, 6, 1174—1191.
12. J. E. Rose, N. B. Gross, C. D. Geisler, J. E. Hind. Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localization of a sound source. *J. Neurophysiol.*, 1966, 29, 2, 288—314.
13. C. D. Geisler, W. S. Rhode, D. W. Hazelton. Response of inferior colliculus neurons of the cat to binaural acoustic stimuli having wide-band spectra. *J. Neurophysiol.*, 1969, 32, 6, 966—974.
14. J. E. Brugge, N. A. Dubrovsky, L. M. Aitkin, D. J. Anderson. Sensitivity of single neurons in auditory cortex of cat to binaural tonal stimulation. Effects of varying interaural time and intensity. *J. Neurophysiol.*, 1969, 32, 6, 1005—1024.
15. R. D. Stillman. Characteristic delay neurons in the inferior colliculus of kangaroo rat. *Exptl. neurol.*, 1971, 32, 3, 404—412.

Акустический институт
Академии наук СССР

Поступила
27 февраля 1974 г.
После последнего исправления
8 сентября 1976 г.