АКУСТИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том XXIV 1978 Вып. 6

УДК 534.7

# ДИНАМИКА ОЖИДАЕМОЙ ПЛОТНОСТИ ИМПУЛЬСАЦИИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ПРИ РАЗНЫХ ИНТЕНСИВНОСТЯХ ТОНАЛЬНОГО СТИМУЛА

*Н. Г. Бибиков*

У 75 нейронов слухового центра среднего мозга озерной лягушки функции ожидаемой плотности импульсации (ОПИ), отражающие динамику ответа на отрезок тона, получены не менее чем при двух уровнях сигнала: 5 *дб* над порогом реакции нейрона и не менее 10 *дб* над порогом. У 45% клеток форма функции ОПИ в этом диапазоне уровней качественно не изменяется, у большинства остальных нейронов повышение уровня приводит к ослаблению суммационных свойств и усилению дифференцирования огибающей. У большинства нейронов момент начала роста функции ОПИ практически не зависит от уровня, однако у 15% клеток при больших уровнях возникают новые пики функции ОПИ с малым латентным периодом.

При исследовании различных технических и биологических систем широко используется анализ временного отклика на входной сигнал, представляющий собой дельта-импульс или его интеграл — ступенчатую функцию [1]. Преобразованием Фурье из импульсного ответа или производной переходной функции можно получить частотную характеристику системы. В слуховом анализаторе на первом этапе преобразования информации — в улитке осуществляется детектирование звукового сигнала, а на мембране периферических нейронов — его сглаживание. Поэтому для элементов нейронной сети, во всяком случае начиная с кохлеарных ядер, в качестве входного сигнала имеет смысл рассматривать огибающую звука. Эквивалентом дельта-функции при этом будет короткий щелчок, эквивалентом ступенчатой функции — резкое приращение уровня звука или просто тональный отрезок с достаточно крутым начальным фронтом.

Было применено несколько методов определения переходной функции для разных нейронов слуховой системы. Так, в работе [2], выполненной на кохлеарных ядрах крысы, анализировалась функция корреляции импульсной реакции нейрона и отрезка псевдослучайного шума, использованного для амплитудной модуляции входного сигнала. В работах [3, 4] применялся более прямой метод — оценка динамики реакции нейрона на тональный отрезок с огибающей, приближающейся к прямоугольной. При изучении слухового нерва морской свинки [3] в качестве эквивалента переходной функции принималась просто постстимульная гистограмма реакции волокна, т. е. динамика плотности импульсации на выходе. В работе [4], выполненной на слуховом центре среднего мозга лягушки, за выход системы принималась функция ожидаемой плотности импульсации (ОПИ). Функция ОПИ получалась путем статистической обработки распределения латентных периодов реакции на многократные предъявления одного и того же сигнала. Смысл применения этой функции состоял в исключении из системы одной заведомо нелинейной операции — снижения возбудимости нейрона после генерации спайка (рефрактерности). Как

было показано в работе [5], функция ОПИ монотонно связана с возбуждающим синаптическим потенциалом нейрона. Динамику ОПИ при действии отрезка звука с крутым фронтом нарастания можно рассматривать как переходную функцию системы, обусловливающей возбуждение исследуемого нейрона.

Однако известно, что описание с помощью переходной функции применимо, строго говоря, только для линейных систем. Поэтому для каждого уровня слухового анализатора необходимо оценить степень линейности системы анализа огибающей. Для волокон слухового нерва [3] и нейронов кохлеарных ядер [2, 6] такие исследования были проведены, причем было показано, что в динамическом диапазоне 20—30 *дб* форма переходной функции не претерпевает существенных изменений. Для нейронов, расположенных выше уровня кохлеарных ядер, подобных исследований не проводилось.

На наш взгляд, отсутствие данных о линейности механизмов анализа огибающей в центральных отделах слуховой системы объясняется трудностью выбора адекватной методики. Оценка импульсного ответа на основании функции корреляции входного сигнала и нейронной активности приемлема для периферических нейронов, которые в ответ на длительный (несколько минут) сигнал генерируют стационарную последовательность импульсных разрядов. У центральных нейронов реакция обычно быстро затухает и получить представительную коррелограмму оказывается весьма сложно или просто невозможно. С другой стороны, для получения переходной функции системы, обеспечивающей возбуждение нейронов центральных отделов слуховой системы, нельзя использовать и анализ постстимульных гистограмм реакции. Дело в том, что даже в кохлеарных ядрах на форму постстимульной гистограммы оказывают влияние заведомо нелинейные эффекты снижения возбудимости после генерации спайка [7—9]. Еще сильнее эффекты, связанные с рефрактерностью, влияют на форму постстимульных гистограмм нейронов центральных отделов слуховой системы [5].

На наш взгляд, для получения переходных функций центральных нейронов весьма подходящим является метод анализа функции ОПИ. Этот метод, с одной стороны, не требует стационарности реакции при действии длительного сигнала (необходима только стационарность последовательных реакций на один и тот же стимул), а с другой — позволяет исключить эффекты рефрактерности. Следует, правда, заметить, что динамический диапазон этого метода невелик [5].

В данной работе функции ОПИ использованы для описания переходных характеристик нейронов слухового центра среднего мозга лягушки (гомолог задних бугров млекопитающих) при разных значениях интенсивности тонального отрезка. Это позволило оценить степень применимости гипотезы о линейности фильтрации огибающей в центральных отделах слуховой системы и сделать некоторые выводы о природе существующих нелинейных эффектов.

Использованные методы в основном аналогичны тем, которые применялись в предыдущих работах [4, 10, 11]. Самцы озерной лягушки обездвиживались диплацином и помещались в звукоизолированную камеру. Сигнал предъявлялся от телефонов через замкнутую акустическую систему на ухо, контралатеральное исследуемой половине мозга. Контроль уровня звукового давления в полости над барабанной перепонкой производился конденсаторным микрофоном с насадкой. Регистрация осуществлялась стеклянными микроэлектродами либо с металлическим заполнением (сплав Вуда), либо с заполнением раствором хлористого калия. Кончик металлических микроэлектродов дополнительно покрывался слоем платины. Потенциалы действия клеток, расположенных в слуховой области среднего мозга (торус семициркулярис), после усиления поступали на триггерный вход импульсного генератора для формирования стандартных

импульсов. Распределение латентных периодов сформированных импульсов строилось на 200-канальном анализаторе фирмы Тошиба (Япония). Функцию ОПИ мы получали после обработки распределения латентных периодов согласно формуле $\lambda_n = p_n / \left(1 - \sum_{i}^{n-1} p_j\right) \Delta t$, где $p_n$ — вероятность того, что латентный период попадет в интервал времени $(t_n - t_{n-1})$, считая от момента начала сигнала, $p_j$ — то же самое для $j$-го интервала, а $\Delta t$ — интервал квантования распределения латентных периодов.

После обнаружения нейрона (в качестве поискового стимула использовался широкополосный шум) определялась его характеристическая частота и порог на характеристической частоте. Для построения функции

*Таблица I*

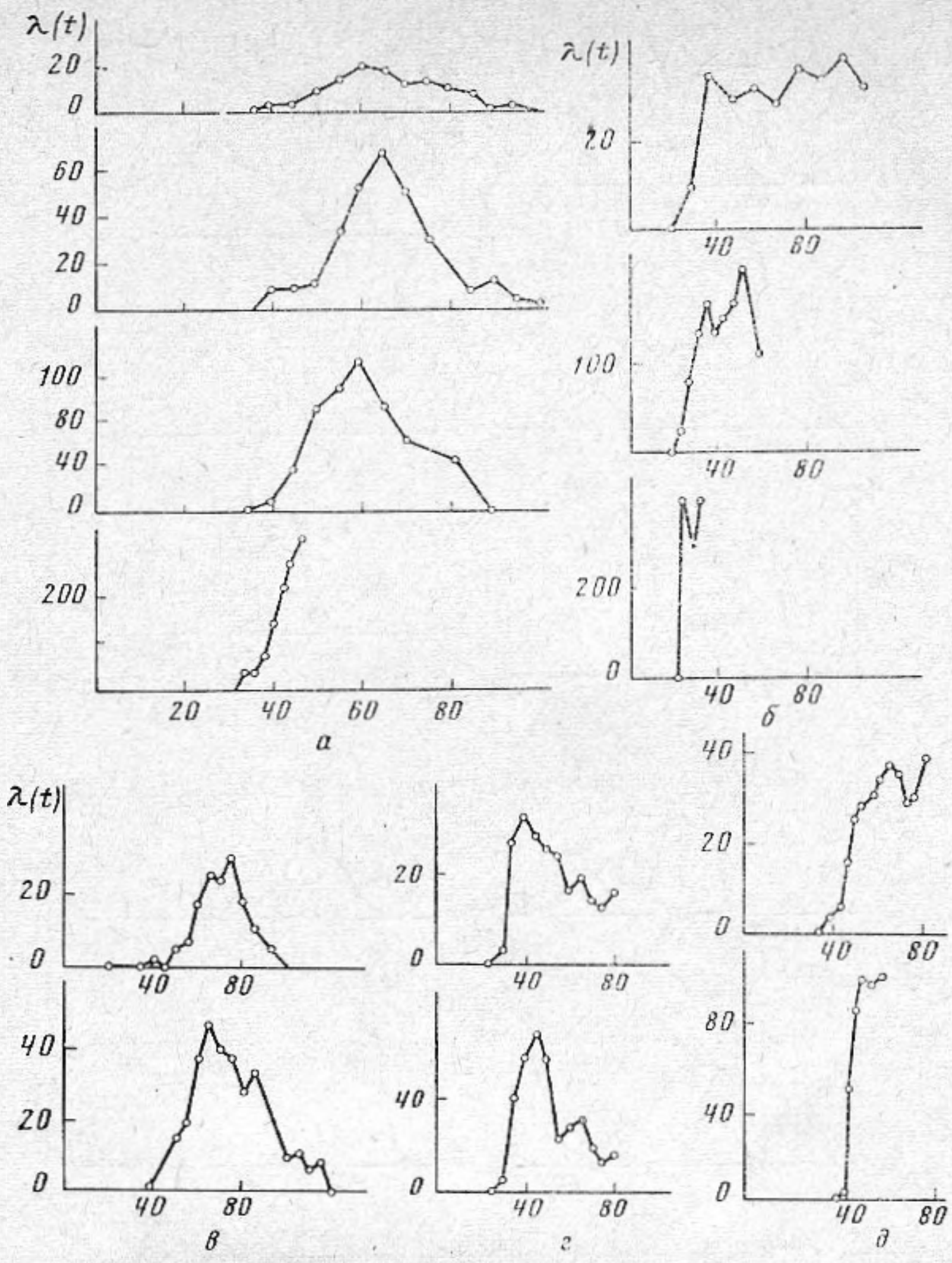
| Группа | I | II | III | IV | V | VI | VII | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Вид функции ОПИ / категория | | | | | | | | Σ |
| а | 6 | 6 | 9 | 2 | 2 | 5 | 4 | 34 |
| б | 5 | 5 | 2 | 8 | 2 | 4 | 4 | 30 |
| в | 1 | 6 | – | 4 | – | – | – | 11 |
| Σ | 12 | 17 | 11 | 14 | 4 | 9 | 8 | 75 |

ОПИ использовались только тональные сигналы характеристической частоты. Всегда строилась функция ОПИ при действии тона с уровнем 5 *дб* над порогом нейрона. Кроме того, функции ОПИ были получены при бо́льших интенсивностях, причем хотя бы в одном случае уровень был не менее 10 *дб* над порогом.

Длительность сигнала составляла 200—300 *мсек* и обычно существенно превышала отрезок времени, на котором строилась функция ОПИ. Время нарастания амплитуды равнялось 3 *мсек*. Интервал между предъявлениями выбирался таким, чтобы реакции на последовательные сигналы оставались независимыми. В различных экспериментах он изменялся от 2 до 5 *сек*. Число предъявлений для построения одной функции равнялось обычно 200 или 500.

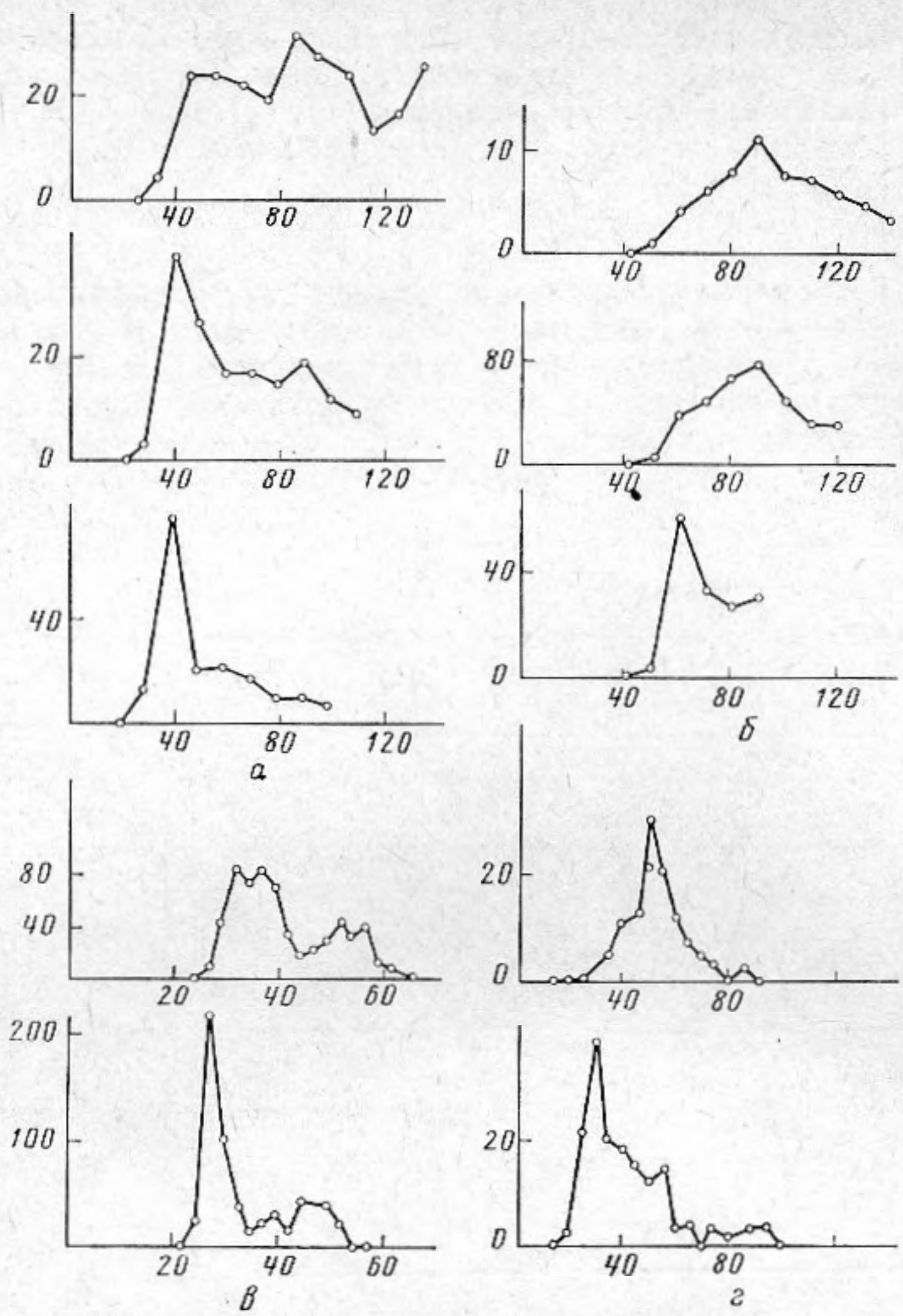
Функции ОПИ при действии сигналов разного уровня были получены для 75 нейронов слухового центра среднего мозга лягушки. В таблице эти нейроны классифицированы на семь групп согласно форме функции ОПИ, характеризующей реакцию на тон интенсивностью 5 *дб* над порогом нейрона. В верхней строке таблицы для каждой из групп классификации схематически показана динамика возбуждающих синаптических потенциалов на начальном участке тонального сигнала. Более подробно описание системы классификации и эмпирические критерии отнесения нейрона в ту или иную группу приведены в работе [4].

Примеры функции ОПИ, полученные при разных уровнях сигнала, приведены на фиг. 1—3.




Фиг. 1. Функции ожидаемой плотности импульсации для пяти нейронов с незначительной зависимостью динамики реакции от уровня сигнала. На оси абсцисс – время в *мсек*, на оси ординат – ожидаемая плотность импульсации в *имп/сек*, *а* – нейрон 73-1-5, сверху вниз: уровень сигнала над порогом реакции ($A$)=5 *дб*, вероятность реакции ($P$) – 0,51; $A$=8 *дб*, $P$=0,85; $A$=12 *дб*, $P$=0,98; $A$=27 *дб*, $P$=1,0; *б* – нейрон 69-47-3, сверху вниз; $A$=5 *дб*, $P$=0,82; $A$=10 *дб*; $P$=0,99; $A$=15 *дб*, $P$=1,0; *в* – нейрон 73-8-9, сверху вниз: $A$=5 *дб*, $P$=0,39; $A$=10 *дб*, $P$=0,68; *г* – нейрон 73-9-1, сверху вниз: $A$=5 *дб*, $P$=0,67; $A$=10 *дб*, $P$=0,83; *д* – нейрон 72-23-3, сверху вниз: $A$=5 *дб*, $P$=0,73; $A$=10 *дб*, $P$=0,96

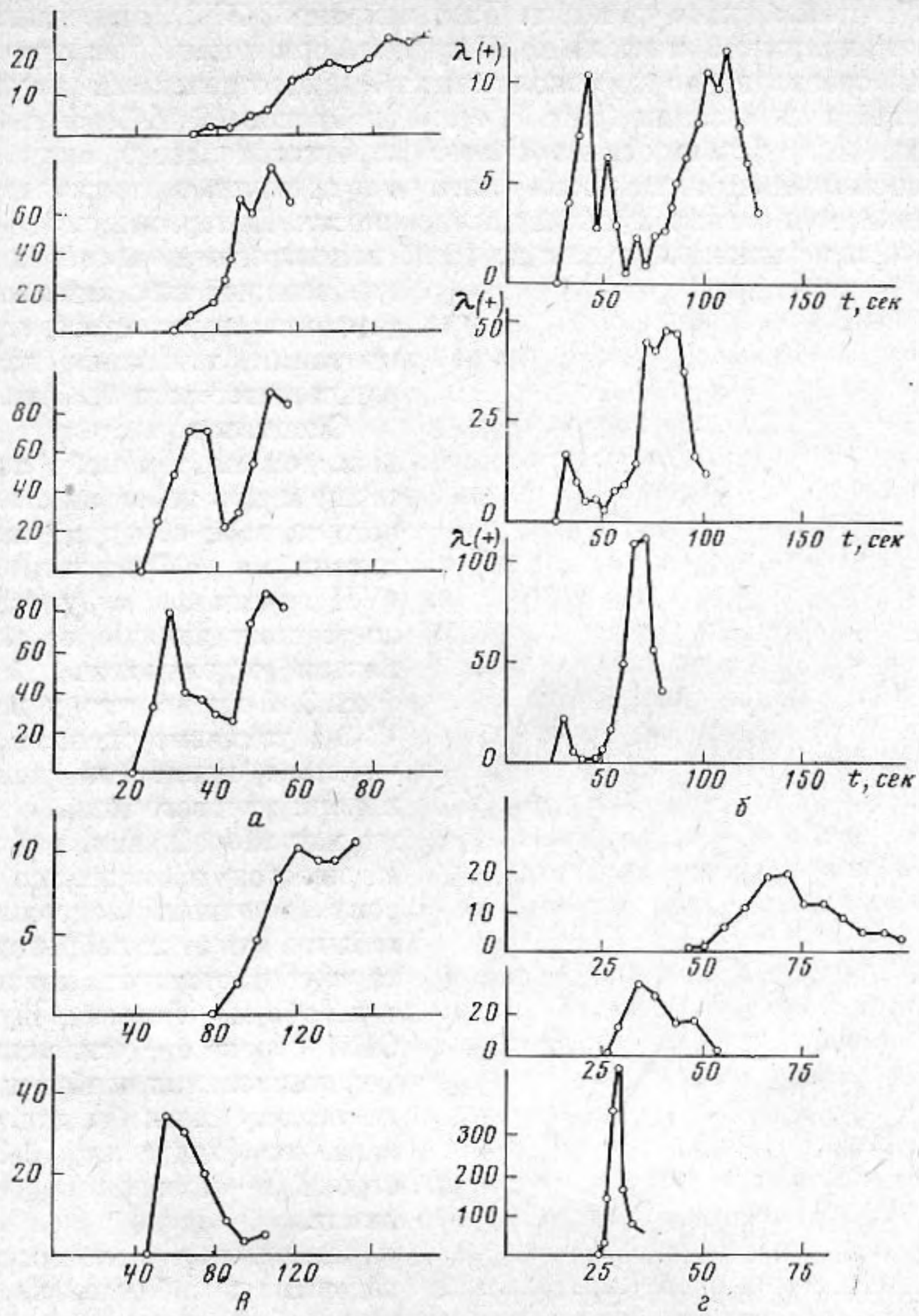
У части изученных нейронов изменения формы функции ОПИ при повышении интенсивности были сравнительно незначительными (фиг. 1). Рассмотрим, например, нейрон 73-1-5 (фиг. 1, *а*). При действии «стандартного» сигнала у этого нейрона возбуждение начинает нарастать примерно с 30 *мсек* от начала сигнала. К 50—60 *мсек* оно достигает максимума и затем также плавно падает до 0. Такая динамика реакции соответствует VI группе классификации, введенной в работе [4]. Усиление сигнала до 8 и 12 *дб* над порогом увеличивает значение общей вероятности реакции и максимальное значение функции ОПИ, однако форма функции остается примерно той же. Если интенсивность увеличить до 27 *дб* над порогом, то функция может быть получена только на начальном участке, так как большие значения латентных периодов слишком редки. У нейрона 69-47-3, относящегося к I группе классификации (синаптический потенциал пара-




Фиг. 2. Функции ОПИ для четырех нейронов, усиливающих дифференцирование огибающей при росте уровня. Обозначения, как на фиг. 1; *а* – нейрон 73-26-6, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}70$; $A=7$ *дб*, $P=0{,}83$; $A=10$ *дб*, $P=0{,}90$; *б* – нейрон 69-17-3, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}45$; $A=8$ *дб*, $P=0{,}62$; $A=10$ *дб*, $P=0{,}88$; *в* – нейрон 72-19-1, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}79$; $A=10$ *дб*, $P=0{,}98$; *г* – нейрон 73-2-2, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}44$; $A=10$ *дб*, $P=0{,}62$

стает с малой постоянной времени и затем остается на постоянном уровне), до 10 *дб* форма функции меняется незначительно, а при уровне 15 *дб* функция представлена лишь на очень коротком отрезке времени (фиг. 1, *б*). Нейроны 73-8-9, относящийся к VI группе (фиг. 1, *в*), 73-9-1, относящийся к IV группе (фиг. 1, *г*), и 72-23-3, относящийся ко II группе (фиг. 1, *д*), также не показывали существенных изменений формы функции ОПИ при росте уровня. В строке *а* таблицы для каждой группы указано число нейронов, у которых форма функции не изменялась при исследованных значениях интенсивности.

У 40% исследованных клеток при повышении уровня функция ОПИ изменялась определенным образом, а именно: у нейронов I и II групп возникал спад функции после достижения максимума, у нейронов остальных групп этот спад усиливался и(или) ускорялся, время роста функции ОПИ до максимума при этом сокращалось. Кратко наблюдающиеся изменения можно охарактеризовать как усиление дифференцирующих и ослабление интегрирующих свойств нейрона при повышении интенсивности.

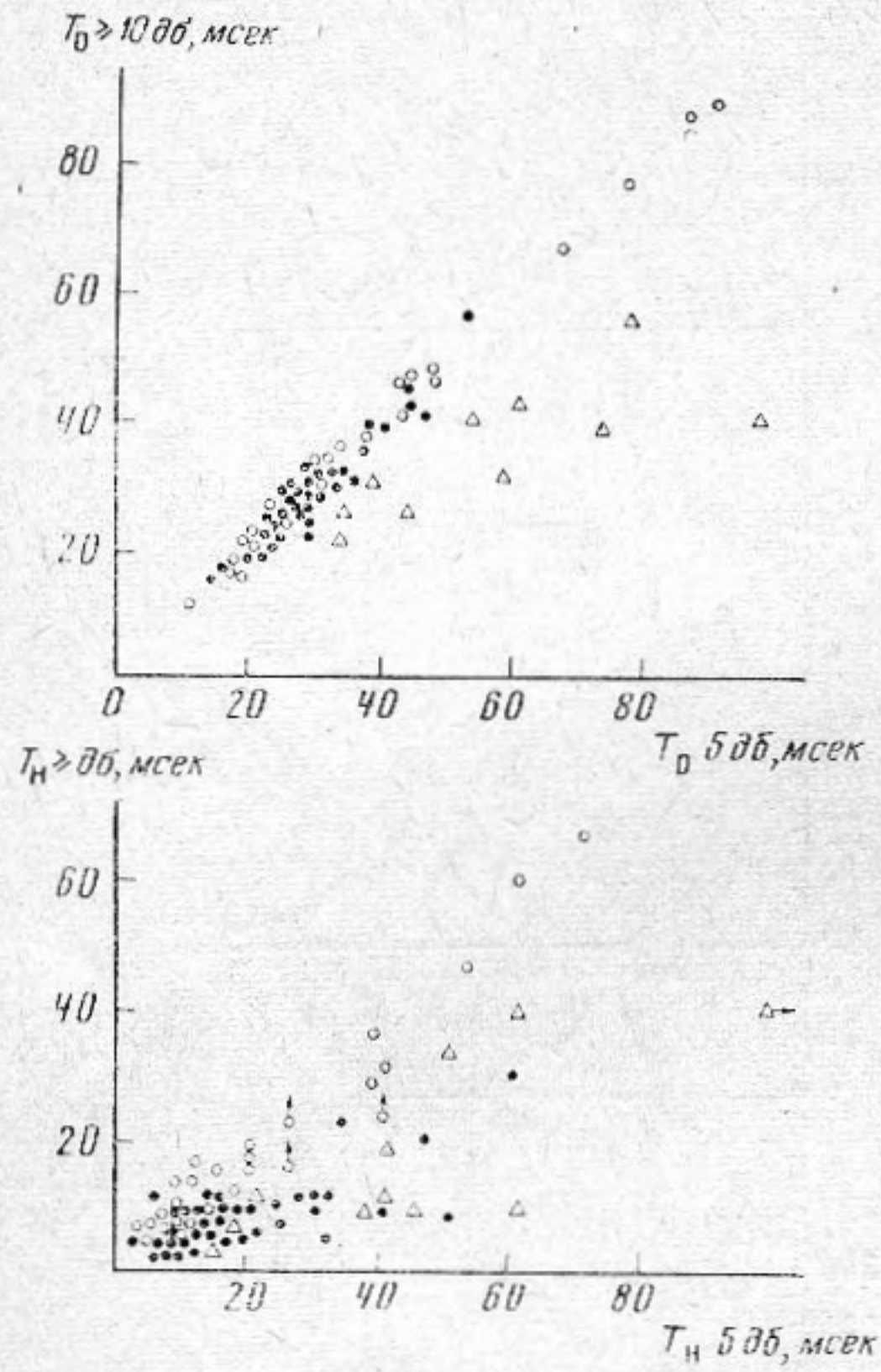



Фиг. 3. Функции ОПИ для четырех нейронов с перестройкой динамики реакции при росте уровня. Обозначения, как на фиг. 1: *а* – нейрон 72-23-3, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}61$; $A=10$ *дб*, $P=0{,}80$; $A=15$ *дб*, $P=0{,}93$; $A=18$ *дб*, $P=0{,}96$; *б* – нейрон 73-8-1, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}50$; $A=10$ *дб*, $P=0{,}88$; $A=15$ *дб*, $P=0{,}98$; *в* – нейрон 69-14-2, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}52$; $A=11$ *дб*, $P=0{,}73$; *г* – нейрон 72-8-2, сверху вниз: $A=5$ *дб*, $P=0{,}38$; $A=10$ *дб*, $P=0{,}40$; $A=15$ *дб*, $P=0{,}87$

Функции ОПИ для пяти нейронов этого типа приведены на фиг. 2. Нейрон 73-26-6 (фиг. 2, *а*) при действии «стандартного» сигнала относился к I группе. Усиление сигнала до 7 и 10 *дб* приводит к тому, что функция ОПИ после достижения максимума начинает уменьшаться. На следующих графиках приведены функции ОПИ для нейронов V (72-19-1, на фиг. 2, *в* и 73-2-2, фиг. 2, *г*) и IV (нейрон 69-17-3, фиг. 2, *б*) групп. Во всех этих случаях увеличение уровня приводит к ускорению нарастания функции, при этом мода смещается к меньшим значениям задержки и функция становится резко асимметричной. В таблице нейроны подобного типа занесены в строку *б*.

Нейроны, включенные в строку *в* (таблица), характеризовались более сложными изменениями формы функции ОПИ при возрастании уровня. При этом наиболее характерным эффектом являлось появление новых

коротколатентных пиков реакции. Так, нейрон 72-23-3, относимый при действии стандартного сигнала ко II группе, при повышении уровня обнаруживал сравнительно коротколатентный пик, отделенный паузой от последующей импульсации (фиг. 3, *а*). У нейронов 69-14-2 (фиг. 3, *в*) и 72-8-2 (фиг. 3, *г*) формирование нового коротколатентного пика сопровождается снижением активности в интервал времени, соответствовавший возбуждению при сигналах малой интенсивности. Интересно, что у нейрона 72-8-2 при повышении уровня до 10 *дб* над порогом появляется коротколатентный пик, а дальнейшее усиление звука приводит к изменениям, типичным для нейронов категории *б* (фиг. 3, *г*).




Фиг. 4. Соотношение величин минимального латентного периода – $T_0$ (вверху) и времени нарастания функции ОПИ – $T_н$ (внизу) при двух разных уровнях сигнала: 5 *дб* над порогом (ось абсцисс) и ⩾10 *дб* над порогом (ось ординат). Кружками обозначены нейроны категории *а*, залитыми кружками – *б*, треугольниками – *в*

Специально следует остановиться на тех нейронах, которые и при действии стандартного сигнала обнаруживали два максимума функции ОПИ (VII группа). Рост уровня мог по-разному влиять на каждый пик в отдельности. Так, на фиг. 3, *б* видно, что у нейрона 73-8-1 усиление сигнала незначительно влияет на величину и форму первого пика, в то время как второй пик резко увеличивается и смещается в сторону меньших задержек. В таблице для этих нейронов строка *а* соответствует неизменности общей формы функции ОПИ, строка *б* — усилению дифференцирования огибающей, отмеченному хотя бы для одного из пиков (например, 73-8-1) и строка *в* — появлению новых пиков.

Заметим, что данные, приведенные в таблице, не позволяют обнаружить четкой связи между видом функции ОПИ при действии стандартного сигнала и характером изменений этой функции при росте интенсивности. Можно только заметить, что к категории *в* относятся почти исключительно клетки с медленным нарастанием функции ОПИ.

Обратимся теперь к рассмотрению некоторых параметров, количественно характеризующих динамику возбуждения нейрона при действии тонального отрезка. На фиг. 1 можно заметить, что у нейронов категории *а* от уровня не зависит не только форма функции ОПИ, но и величина интервала от начала сигнала до начала роста функции ОПИ. Заметим, что этот интервал соответствует минимальным латентным периодам, зарегистрированным после 200—500 предъявлений, произведенных для построения функции ОПИ.

Количественные отношения между минимальными латентными периодами при двух уровнях звука показаны на фиг. 4, *а*. На оси абсцисс — момент начала роста функции ОПИ ($T_0$) для стандартного сигнала, на оси

ординат — то же, но при действии сигнала уровнем не ниже 10 *дб* над порогом. Нейронам категории *а* соответствуют кружки, причем видно, что все они располагаются в непосредственной близости от биссектрисы угла при начале координат.

Явление независимости начала реакции нейрона от уровня сигнала представляется довольно парадоксальным, так как в очень многих работах подчеркивалась и исследовалась зависимость величины латентного периода от уровня. Однако во всех этих исследованиях вычислялось значение математического ожидания латентных периодов. При малых уровнях резко возрастает дисперсия латентных периодов и минимальный латентный период может оставаться практически неизменным, несмотря на значительный рост среднего.

Как уже было показано нами на модели нейрона [12], такая ситуация возникает, если время появления синаптического потенциала не зависит от уровня, но существуют значительные случайные флуктуации порога или мембранного потенциала. Анализ иллюстраций, приведенных в ряде работ (например, фиг. 3.10 в работе [13], фиг. 4 в работе [14], фиг. 4 в работе [7]), показывает, что минимальный латентный период всегда гораздо меньше зависит от уровня сигнала, чем его среднее значение.

Возвращаясь к результатам нашей работы, отметим, что у нейрона 69-47-3 (фиг. 1, *б*), например, средний латентный период изменялся от 56 *мсек* при уровне 5 *дб* над порогом до 26 *мс* при уровне 15 *дб*. Время начала роста функции ОПИ при этом изменялось только с 25 до 22 *мсек*. Значительный рост величины математического ожидания латентного периода при малых уровнях был получен нами и на аналоговой нейронной модели, где время от начала сигнала до начала возбуждения заведомо не зависело от интенсивности и постоянная интегрирования была очень мала [5, 12].

Итак, рассмотрение нейронов, принадлежащих к категории *а*, показывает, что в центральных отделах слуховой системы существует ансамбль нейронов, сохраняющих в некотором динамическом диапазоне информацию о временных параметрах сигнала независимой от уровня и функционирующих как линейные фильтры огибающей.

Практически все остальные нейроны обнаруживают тенденцию к усилению дифференцирования и уменьшению интегрирования огибающей при росте интенсивности тональных отрезков. Заметим, что эти свойства наблюдаются не только у нейронов категории *б*, но и у большинства нейронов категории *в* (см. фиг. 3). Количественные данные приведены на фиг. 4, *б*, где на оси абсцисс отложено время от начала роста функции ОПИ до достижения ею максимума ($T_н$) при действии стандартного сигнала, а на оси ординат — то же, но при действии сигнала интенсивностью не ниже 10 *дб*. Так же, как и на фиг. 4, *а*, кружки соответствуют нейронам категории *а*, залитые кружки — категории *б* и треугольники — категории *в*. Стрелки указаны в тех случаях, когда функция ОПИ не могла быть прослежена до достижения максимума. Естественно, что при этом получилась только нижняя граница величины $T_н$.

На фиг. 4, *б* видно, что у нейронов категорий *б* и *в* величина $T_н$ уменьшается с ростом интенсивности. Вблизи биссектрисы сосредоточены в основном точки, соответствующие нейронам первой категории, а также несколько точек, соответствующих нейронам категории *б*. Последние имеют малые значения $T_н$ даже при действии стандартного сигнала. Изменение формы функции ОПИ сводится у них к усилению дифференцирования огибающей и не сопровождается значительным снижением времени суммации (см., например, фиг. 2, *а*).

Эффект снижения суммационных и усиления дифференцирующих свойств нейронов при увеличении уровня может играть важную роль в процессе восприятия сложных, меняющихся во времени акустических сигналов. Так, например, он должен способствовать расширению динамиче-

ского диапазона нейрона при действии сигналов с переменной амплитудой по сравнению с сигналами стационарными. В этой связи интересно отметить, что на кохлеарных ядрах крысы [15] и в слуховом центре среднего мозга лягушки [16] было показано, что одиночные нейроны способны воспроизводить амплитудную модуляцию при таких уровнях сигнала, когда средняя частота импульсации в ответ на чистый тон уже не зависит от уровня. При этом глубина модуляции реакции нейрона могла в несколько раз превышать глубину модуляции сигнала [16]. Возникает интересная проблема сопоставления характеристик реакции нейрона при действии амплитудно-модулированного тона и типа изменений динамики функции ОПИ при повышении интенсивности.

Существование эффекта усиления дифференцирования огибающей и снижения постоянной времени суммации с ростом уровня неоднократно предполагалось при интерпретации психофизических данных [17—19]. Интересно отметить, что для описания механизмов временной суммации [17] необходимо было предположить, что усиление дифференцирования огибающей происходит именно при росте сигнала в околопороговой области, которая и исследовалась в настоящей работе. К сожалению, ограничения применяемой нами методики, о которых говорилось выше, не позволяют нам ответить на вопрос, сохраняется ли тенденция к усилению дифференцирования во всем динамическом диапазоне нейрона или она ограничена только малыми уровнями.

Кроме того, необходимо помнить, что эта тенденция по-разному проявляется у нейронов, принадлежащих к категориям *б* и *в*. У нейронов категории *б* так же, как и у нейронов категории *а*, момент начала роста функции ОПИ практически не зависит от уровня (фиг. 4, *а*), и повышение интенсивности ведет к плавному изменению формы функции ОПИ с постепенным подчеркиванием начального момента. У нейронов категории *в* изменение уровня ведет к коренной перестройке динамики реакции. При этом обычно появляются новые коротколатентные максимумы функции ОПИ и минимальный латентный период уменьшается. Как видно из фиг. 4, *а*, последний критерий позволяет довольно четко отделить эти нейроны от других.

Мы не обнаружили доказательств существования нейронов со столь резкой зависимостью реакции от уровня на низких уровнях слуховой системы. В нижних буграх подобные нейроны изредка отмечались [20]. Правда, в работе [20] динамика реакции оценивалась по виду постстимульных гистограмм, но в данном случае различия в методике несущественны, так как появление новых коротколатентных максимумов реакции должно проявиться независимо от метода обработки.

Явление коренной перестройки импульсации и появление новых пиков функции ОПИ при повышении уровня легко объяснить, допустив, что на вход нейрона поступает возбуждение от нескольких источников, резко различных по порогам и по временным параметрам реакции. То же объяснение применимо и к нейронам VII группы первоначальной классификации. В настоящее время мы не можем обосновать какую-либо конкретную гипотезу о функциональной роли подобных нейронов.

## Выводы

Примерно у половины нейронов слухового центра среднего мозга лягушки динамика реакции на отрезок тона мало зависит от уровня в диапазоне 10 *дб* над порогом нейрона. В первом приближении эти элементы можно рассматривать как линейные фильтры огибающей.

Остальные нейроны обычно обнаруживают тенденцию к ослаблению суммационных и усилению дифференцирующих свойств при росте уровня. Возможно, что эти элементы обеспечивают расширение динамического диапазона системы при воздействии сигналов с переменной амплитудой.

У части нейронов при увеличении уровня появляются новые коротколатентные пики, что приводит к коренной перестройке динамики реакции.

У большинства изученных нейронов время начала реакции, определяемое по минимальному латентному периоду, мало зависело от интенсивности даже на околопороговых уровнях.

## ЛИТЕРАТУРА


1. *Харкевич А. А.* Спектры и анализ. М., Физматгиз, 1962.
2. *Möller A.* Statistical evaluation of the dynamic properties of cochlear nucleus units using stimuli modulated with pseudorandom noise. Brain Research., 1973, *57*, 3, 443–456.
3. *Smith R., Zwislocki J.* Short-term adaptation and incremental responses of single auditory-nerve fibers. Biol. Cybernetic, 1975, *17*, 2, 169–182.
4. *Бибиков Н. Г.* Оценка параметров и классификация нейронов слуховой системы на основе функции ожидаемой плотности импульсации. Акуст. ж., 1977, *23*, 3, 346–355.
5. *Бибиков Н. Г.* Оценка динамики синаптических потенциалов по вызванной импульсной активности нейрона. Биофизика, 1975, *20*, 5, 887–892.
6. *Möller A.* Dynamic properties of the responses of single neurones in the cochlear nucleus of the rat. J. Physiol., 1976, *259*, 1, 63–82.
7. *Möller A.* Latency of unit responses in cochlear nucleus determined in two different ways. J. Neurophysiol., 1975, *38*, 4, 812–821.
8. *Goldberg J., Greenmood D.* Response of neurons of the dorsal and posteroventral cochlear nuclei of the cat to acoustic stimuli of long duration. J. Neurophysiol., 1966, *29*, 1, 72–93.
9. *Starr A., Britt R.* Intracellular recording from cat cochlear nucleus during tone stimulation. J. Neurophysiol., 1970, *33*, 1, 137–147.
10. *Bibikov N.* Encoding of the stimulus envelope in peripheral and central regions of the auditory system of the frog. Acustica, 1974, *31*, 6, 301–305.
11. *Бибиков Н. Г.* Характеристики реакции одиночных нейронов акустического центра среднего мозга лягушки (Rana ridibunda) на тональные стимулы. Акуст. ж., 1970, *16*, 2, 199–205.
12. *Бибиков Н. Г., Телепнев В. Н., Шапиро В. М.* Моделирование временных свойств нейронов слуховой системы. Тр. Акуст. ин-та, 1971, вып. 17, 104–112.
13. *Радионова Е. Н.* Функциональная характеристика нейронов кохлеарных ядер и слуховая функция. Л. «Наука», 1971.
14. *Britt R., Starr A.* Synaptic events and discharge patterns of cochlear nucleus cells. I. Steady-frequency tone bursts. J. Neurophysiol., 1976, *39*, 1, 162–178.
15. *Möller A.* Responses of units in the cochlear nucleus to amplitude modulated tones. Experimental. Neurol. 1974, *44*, 1, 104–117.
16. *Бибиков Н. Г., Городецкая О. Н.* Выделение амплитудной модуляции одиночными нейронами слуховой системы лягушки. Физиол. ж., 1977, *63*, 1, 150–153.
17. *Zwislocki J.* Temporal summation of loudness: an analysis. J. Acoust. Soc. America, 1969, *46*, 2, 431–441.
18. *Irwin R., Kemp S.* Temporal summation and decay in hearing. J. Acoust. Soc. America, 1976, *59*, 4, 920–926.
19. *Чистович Л. А., Кожевников В. А., Лесогор Л. В.* Исследование периферической слуховой адаптации в психоакустическом эксперименте. Физиол. ж., 1972, *58*, 10, 1543–1547.
20. *Stillman R.* Pattern responses of low-frequency inferior colliculus neurons. Exper. Neurology, 1971, *33*, 2, 432–440.



Акустический институт
Академии наук СССР



Поступила
21 октября 1977 г.
После повторного исправления
19 мая 1978 г.