

## ОБ ИЗМЕРЕНИИ ИНТЕНСИВНОСТИ КОРОТКОГО ЗВУКОВОГО СИГНАЛА НА УРОВНЕ ПЕРВОГО НЕЙРОНА СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ

*Е. А. Радионова*

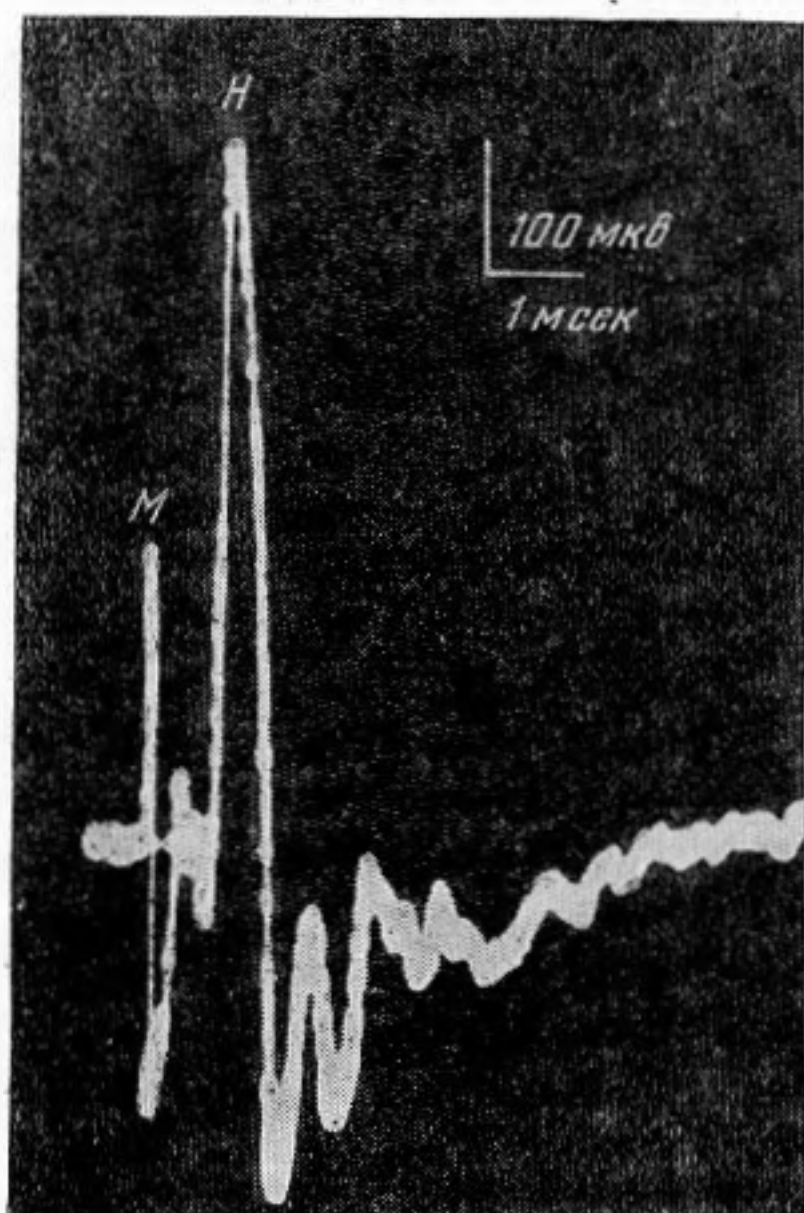
Исследовались закономерности измерения интенсивности короткого звукового сигнала на уровне первого нейрона слуховой системы (при отведении суммарного нервного ответа на щелчок от круглого окна улитки). На основании анализа зависимости амплитуды суммарного нервного ответа и ее дисперсии от интенсивности щелчка, делается заключение о наличии в периферическом отделе слухового анализатора двух групп нервных элементов (более чувствительной и менее чувствительной), которые обеспечивают возможность измерения интенсивности короткого звукового сигнала в широком диапазоне, однако дают некоторое понижение дифференциальной чувствительности в области средних интенсивностей.

Измерение интенсивности звуковых сигналов в слуховой системе может осуществляться двумя путями: 1) числом или частотой нервных импульсов в отдельных нейронах и 2) числом нейронов, одновременно отвечающих на сигнал [1]. В случае действия коротких звуковых сигналов измерение их интенсивности осуществляется, по-видимому, преимущественно с помощью второго механизма, т. е. числом нейронов, одновременно отвечающих на сигнал. Это предположение основывается прежде всего на том факте, что в ответ на короткий звуковой сигнал, даже при большой его интенсивности, нейроны слуховой системы могут дать лишь несколько спайков (не более 4—5) [2—6], т. е. отдельные нейроны могут измерять интенсивность короткого сигнала лишь очень грубо, и слуховая система должна для более точного измерения использовать другой механизм — механизм числа элементов, синхронно отвечающих на сигнал.

В настоящей работе исследовались некоторые закономерности измерения интенсивности короткого звукового сигнала в периферическом отделе слухового анализатора — на уровне первого нейрона слуховой системы. При этом мы исходили из того, что показателем числа синхронно отвечающих элементов, с некоторым приближением может служить амплитуда суммарного нервного ответа улитки. При подаче короткого звукового щелчка, в области круглого окна улитки можно зарегистрировать электрическую реакцию (фиг. 1), которая состоит из микрофонного ответа рецепторных элементов улитки *М* и суммарного ответа волокон слухового нерва *Н*. Суммарный нервный ответ, представляющий собой быстро протекающий электроотрицательный пик, является результатом одновременного разряда группы нервных элементов. Длительность суммарного нервного ответа составляет около 0,5 мсек. За этот отрезок времени каждое нервное волокно может дать только один спайк, следовательно, амплитуда суммарного нервного ответа отражает число нервных элементов, одновременно разряжающихся на щелчок. Таким образом, измеряя амплитуду суммарного нервного ответа, мы можем получить сведения об относительном числе нервных элементов, одновременно отвечающих на сигнал.

Работа была проведена на десяти кошках, при использовании метода регистрации суммарного нервного ответа улитки на щелчок (фиг. 1); отве-

дение суммарного нервного ответа осуществлялось с помощью электрода, помещаемого к круглому окну улитки (подробнее см. [7]). Источником щелчков служил генератор электрических импульсов длительностью около 0,1 мсек; в качестве звукоизлучателя использовался электродинамический телефон. Интенсивность щелчков изменялась ступенями по 10 дб от околопороговой до 115 дб над порогом возникновения суммарного нервного ответа. В этом диапазоне интенсивностей амплитудная характеристика



Фиг. 1

звуковой системы была линейной. Следует отметить, что при больших интенсивностях щелчка несмотря на значительную величину микрофонного ответа, суммарный нервный ответ всегда может быть отчетливо идентифицирован, так как 1) его амплитуда превышает амплитуду микрофонного ответа, 2) он всегда электроотрицателен, и 3) в отличие от микрофонного, нервный ответ уменьшается (маскируется) при действии другого звука. Правда, амплитуда суммарного нервного ответа может быть несколько искажена за счет интерференции с микрофонным ответом, однако малая величина дисперсии амплитуды суммарного нервного ответа (среднее значение  $\sigma$  составляет менее 8 мкв при интенсивности щелчка в 115 дб) свидетельствует о большом постоянстве этого процесса. Щелчок каждой интенсивности подавался 30—40 раз; на основании отдельных измерений вычислялось среднее значение амплитуды суммарного нервного

ответа ( $\bar{H}$ ) и ее дисперсия ( $\sigma^2$ ). Интервал между отдельными щелчками составлял 5—7 сек.

Изменение интенсивности щелчка от околопороговой до максимальной приводит к увеличению амплитуды суммарного нервного ответа. Зависимость амплитуды суммарного нервного ответа (мкв) от интенсивности щелчка (дб) представлена на фиг. 2 (сплошная кривая, средние данные для 10 животных). Из фиг. 2 видно, что возрастание амплитуды суммарного нервного ответа с возрастанием интенсивности сигнала происходит не монотонно: в области средних интенсивностей (примерно на уровне 60 дб над порогом) амплитудная характеристика имеет перегиб. Этот перегиб наблюдался во всех опытах без исключения\*. По данным Фришкопфа [8] перегиб в средней части амплитудной характеристики имеет место не только при построении амплитудной характеристики по точкам, соответствующим значениям амплитуды суммарного нервного ответа, но и при построении амплитудной характеристики по точкам, соответствующим значениям площади суммарного нервного ответа.

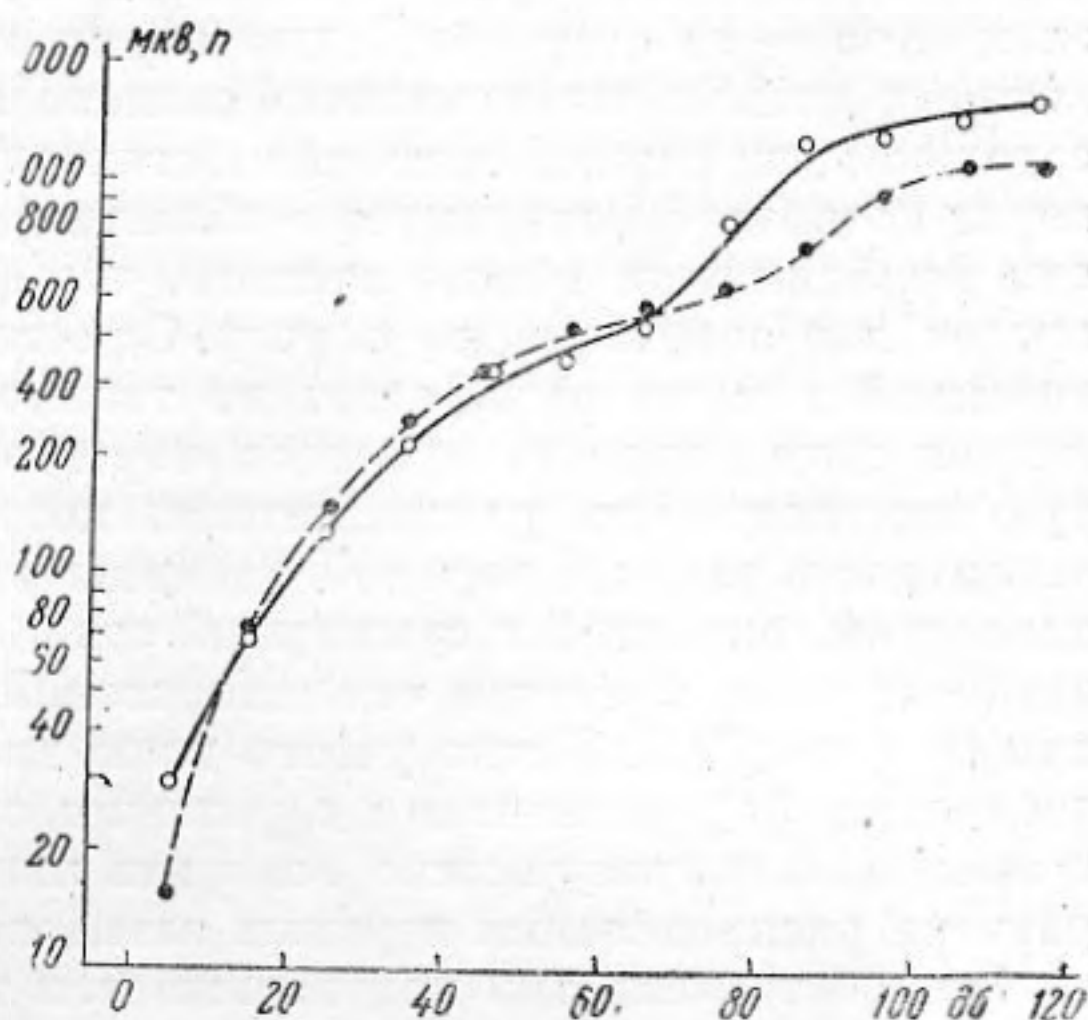
Поскольку амплитуда суммарного нервного ответа отражает число нервных элементов, одновременно отвечающих на щелчок, то амплитудную характеристику (фиг. 2) можно рассматривать как функцию интегральной кривой распределения нервных элементов по порогам. Действительно,

\* В предыдущей работе [7] перегиб на амплитудной характеристике суммарного нервного ответа также наблюдался, однако был менее выражен вследствие более узкого диапазона исследованных интенсивностей. Кроме того, так как в этом случае амплитудная характеристика строилась по результатам однократных измерений, то перегиб нивелировался при проведении кривой между соседними точками.

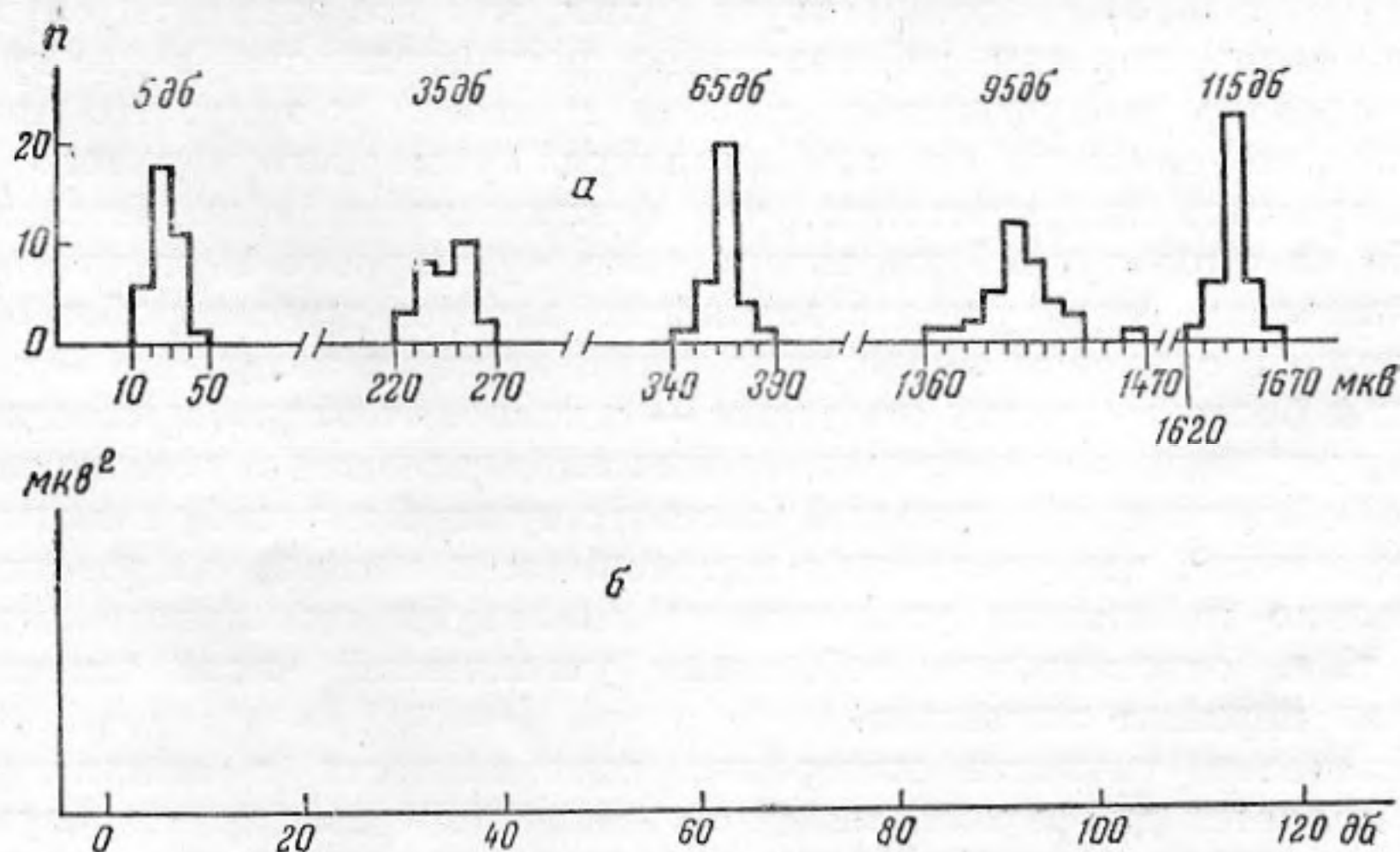
увеличение амплитуды суммарного нервного ответа при увеличении интенсивности звукового сигнала свидетельствует о включении в реакцию новых элементов, которые отвечают лишь на сигнал достаточной интенсивности. Так как в диапазоне 115 дб амплитуда суммарного нервного ответа продолжает возрастать, то можно заключить, что пороги нервных элементов слухового нерва распределяются по крайней мере в этом диапазоне. Наличие перегиба на амплитудной характеристике говорит о том, что вся совокупность нервных элементов не составляет единого распределения; напротив, нервные элементы распределяются (по своим дорогам) на две группы — с более низкими и более высокими порогами.

Наличие в слуховом нерве двух групп элементов подтверждается также и при исследовании дисперсии значений амплитуды суммарного нервного ответа. При многократной подаче щелчка постоянной интенсивности мы получаем некоторое распределение значений амплитуды суммарного нервного ответа, которое характеризуется

средним значением ( $\bar{H}$ ) и дисперсией ( $\sigma^2$ ). Такие распределения были получены для различных значений интенсивности щелчка в диапазоне 5—115 дб. На фиг. 3, а представлены распределения амплитуд, получен-



Фиг. 2



Фиг. 3

ные в одном из опытов для некоторых интенсивностей сигнала (5, 35, 65, 95 и 115 дб). Заметно, что с увеличением интенсивности сигнала дисперсия амплитуды суммарного нервного ответа вначале увеличивается, затем уменьшается, далее снова увеличивается и наконец снова уменьшается. Такая зависимость дисперсии амплитуды суммарного нервного ответа ( $\sigma^2$ ) от интенсивности щелчка ( $I$ ) наблюдалась во всех опытах. На фиг. 3, б эта зависимость выражена графически, причем приведенная кривая представляет средние результаты из всех опытов.

Можно показать, что функция  $\sigma^2 = f(I)$  отражает характер распределения элементов слухового нерва по порогам, являясь приближенным выражением кривой плотности вероятностей этого распределения. Как уже говорилось, амплитуда суммарного нервного ответа определяется числом синхронно отвечающих элементов. Тогда дисперсия амплитуды суммарного нервного ответа при постоянной интенсивности звукового сигнала свидетельствует о колебании числа отвечающих на сигнал нервных элементов — за счет колебания порогов того количества элементов, для которых данная интенсивность сигнала является околопороговой. Следовательно, для каждой интенсивности щелчка  $\sigma^2$  отражает число элементов, порог которых флюктуирует в области данной интенсивности, т. е. в первом приближении можно считать, что функция  $\sigma^2 = f(I)$  отражает распределение элементов по порогу. Однако  $\sigma^2$  складывается из дисперсии, вносимой в суммарный ответ не только теми элементами, для которых данная интенсивность является пороговой (понимая под порогом некоторую интенсивность раздражителя, которой соответствует определенная вероятность разряда нервной единицы  $p$ , равная, например, 0,5), но и из дисперсии, вносимой в суммарный ответ элементами, для которых данная интенсивность является околопороговой, т. е. для которых  $0,5 < p < 1$  или  $0 < p < 0,5$ . Точно учесть долю дисперсии, вносимую в суммарную дисперсию ( $\sigma^2$ ) элементами с разными значениями  $p$ , не представляется возможным, поэтому можно говорить лишь о приближении отражения характера распределения нервных элементов по порогам в функции  $\sigma^2 = f(I)$ .

Это обстоятельство подтверждается также при сравнении амплитудной характеристики суммарного нервного ответа (фиг. 2, сплошная кривая), с интегральной кривой, пересчитанной из функции  $\sigma^2 = f(I)$  (фиг. 2, пунктирная кривая): в пределах 65 дБ имеет место вполне удовлетворительное совпадение обеих кривых, в области же более высоких интенсивностей оно нарушается; однако по всей форме обе кривые являются односторонними. Таким образом, двугорбый характер кривой  $\sigma^2 = f(I)$  (фиг. 3, б) свидетельствует о том, что все элементы слухового нерва по своим порогам действительно распределяются в две группы. Такой характер распределения должен привести к тому, что при возрастании интенсивности сигнала амплитуда суммарного нервного ответа будет возрастать не монотонно, что фактически и наблюдается в виде перегиба на амплитудной характеристике суммарного нервного ответа. Это заключение согласуется с взглядами авторов других работ [9].

Наличие в слуховом нерве двух групп нервных элементов — с более низкими и более высокими порогами — должно, очевидно, привести к некоторому ухудшению точности измерения интенсивности звукового сигнала в средней области интенсивностей (соответствующей перегибу амплитудной характеристики), где увеличение интенсивности сигнала сопровождается относительно небольшим увеличением амплитуды суммарного нервного ответа, т. е. относительно небольшим увеличением числа отвечающих на сигнал нервных элементов.

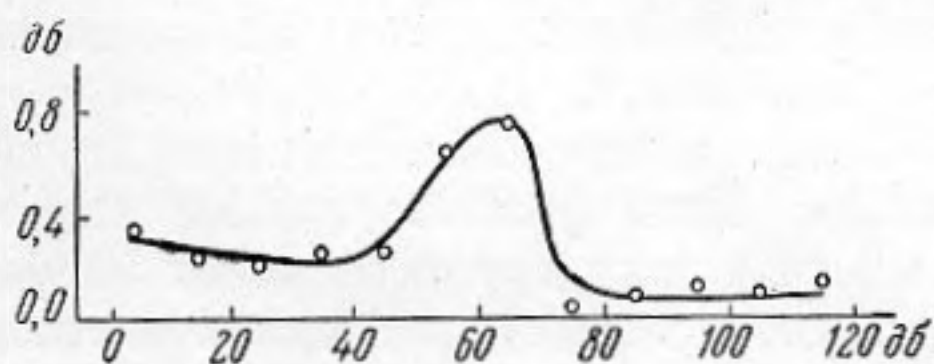
Показателем точности измерения интенсивности в анализаторной системе является дифференциальная чувствительность, характеризующаяся минимальным приращением сигнала, которое может быть обнаружено нервной системой. В соответствии с этим на уровне первого нейрона слуховой системы точность измерения будет характеризоваться минимальным приращением сигнала ( $\Delta I$ ), вызывающим приращение амплитуды суммарного нервного ответа ( $\Delta H$ ). Величину  $\Delta I$  можно найти, исходя из амплитудной характеристики суммарного нервного ответа, при использовании статистического метода оценки расхождения средних [10]. Зная среднее значение ( $\bar{H}$ ) и дисперсию ( $\sigma^2$ ) амплитуды суммарного нервного ответа для данной интенсивности щелчка, можно вычислить некоторое среднее значение амплитуды ( $\bar{H}_1$ ), отличное от  $\bar{H}$  с любой заданной вероятностью ( $p$ ). Полученной величине приращения амплитуды  $\Delta H =$

$= \bar{H}_1 - \bar{H}$  будет соответствовать некоторое приращение интенсивности ( $\Delta I$ ), которое можно найти из графика амплитудной характеристики суммарного нервного ответа. Мы рассчитывали  $\Delta I$  именно таким способом, принимая  $p = 0,5$ .

Поясним это на конкретном примере. В опыте 7 при интенсивности щелчка  $I = 25 \text{ дб}$  над порогом, средняя амплитуда суммарного нервного ответа, полученная из 36 измерений, составляла  $134 \pm 10 \text{ мкв}$ , т. е.  $\bar{H} = 134$ ,  $\sigma^2 = 10^2 = 100$  и  $n = 36$ . Требуется найти, при каком минимальном приращении интенсивности средняя амплитуда суммарного нервного ответа  $\bar{H}_1$  будет отличаться от  $\bar{H}$  с вероятностью  $p = 0,5$ . Решение этой задачи по существу сводится к статистической задаче оценки расхождения двух средних, с той только разницей, что при оценке расхождения средних заданы значения обеих средних и нужно найти вероятность того, что их различие случайно; в нашем же случае задано значение одной из средних ( $\bar{H}$ ) и вероятность ( $p$ ) случайности ее отличия от другой средней ( $\bar{H}_1$ ), которую нужно найти. Для нахождения  $\bar{H}_1$  можно воспользоваться следующей формулой:

$$\bar{H}_1 = \bar{H} + t \sqrt{[\Sigma (H - \bar{H})^2 + \Sigma (H_1 - \bar{H}_1)^2] / n + n_1 - 2} \times \sqrt{(n + n_1) / n \cdot n_1},$$

где  $t$  находится из таблицы вероятностей по распределению Стюдента (в нашем случае, для  $p = 0,5$  и  $k = n + n_1 - 2 = 70$ ,  $t = 0,67$ ), а  $\Sigma (H - \bar{H})^2 = \sigma^2 (n - 1)$  является суммой квадратов отклонений индивидуальных значений амплитуды от ее среднего значения и находится непосредственно из опытных данных. В нашем примере  $\Sigma (H - \bar{H})^2 = 3500$ . Так как точка, соответствующая искомой величине  $\bar{H}_1$ , будет лежать на амплитудной характеристике рядом с точкой, соответствующей  $\bar{H}$ , то при вычислении  $\bar{H}_1$  можно принять, что при  $n_1 = n$   $\Sigma (H_1 - \bar{H}_1)^2 = \Sigma (H - \bar{H})^2$ . В результате получаем  $\bar{H}_1 = 134 \pm 0,67 \times \sqrt{(3500 + 3500) / 70} \cdot \sqrt{72 / 1296} = 135,58 \text{ мкв}$ . На графике амплитудной характеристики опыта 7 величине  $\bar{H} = 134 \text{ мкв}$  соответствует интенсивность щелчка  $I = 25 \text{ дб}$ , а найденной величине  $\bar{H}_1 = 135,58 \text{ мкв}$  соответствует интенсивность  $I_1 = 25,2 \text{ дб}$ . Разница  $\Delta I = I_1 - I = 0,2 \text{ дб}$  является тем минимальным приращением интенсивности сигнала, которое различается периферическим отделом слуховой системы с вероятностью  $p = 0,5$ . В каждом опыте величина  $\Delta I$  вычислялась для всех интенсивностей сигнала; средние результаты этих расчетов (для всех десяти опытов) представлены на фиг. 4. Эти данные показывают, что в области средних интенсивностей сигнала (50 — 70 дб над порогом) величина  $\Delta I$  (ордината) возрастает, т. е. точность измерения интенсивности сигнала слуховой системой уменьшается. Повышение  $\Delta I$  в области средних интенсивностей является статистически достоверным (в частности, вероятность того, что различие значений  $\Delta I$  для интенсивностей сигнала в 45 и 65 дб является случайным, составляет 0,026).



Фиг. 4

Кривая дифференциальных порогов, полученная нами в электрофизиологическом эксперименте при действии короткого сигнала (фиг. 4), по своей форме существенно отличается от хорошо изученных кривых дифференциальных порогов, полученных в эксперименте на людях при действии относительно более длительных звуковых сигналов (см. [11]). Это различие состоит прежде всего в том, что в нашем случае зависимость  $\Delta I = f(I)$  выражается не плавной кривой, а кривой с горбом в средней части, который свидетельствует об ухудшении точности измерения короткого

сигнала в этой области интенсивностей. Это различие, очевидно, может быть связано с тем, что, в то время как измерение интенсивности длительного сигнала осуществляется частотой импульсов в отдельных нейронах, измерение интенсивности короткого сигнала осуществляется числом одновременно отвечающих нейронов. С этой точки зрения, уменьшение точности измерения интенсивности короткого сигнала в области средних интенсивностей может быть объяснено наличием двух групп нервных элементов в периферическом отделе слухового анализатора. В области средних интенсивностей уже исчерпываются возможности измерения интенсивности с помощью группы элементов, обладающих более низкими порогами; в то же время вторая группа элементов (с более высокими порогами) еще не включается в реакцию на сигнал, так как для этих элементов он является подпороговым.

Чтобы убедиться в том, что своеобразный характер полученной нами кривой дифференциальных порогов не связан со спецификой объекта исследования (периферический отдел слухового анализатора кошки), мы, совместно с Р. В. Авакяном, провели измерение дифференциальных порогов на щелчки на людях, поскольку в литературе нам не удалось найти систематических данных относительно дифференциальных порогов на короткие звуки. В результате мы получили кривую дифференциальных порогов, по своей форме чрезвычайно похожую на кривую, представленную на фиг. 4. Это еще раз подтверждает правильность сделанного вывода о том, что измерение интенсивности короткого сигнала в слуховой системе связано с наличием в периферическом отделе анализатора двух групп нервных элементов.

С другой стороны, наличие двух групп нервных элементов, очевидно, должно быть физиологически оправданным. Можно думать, что существование двух групп нервных элементов связано с необходимостью измерять интенсивность звуковых сигналов в широком диапазоне. То обстоятельство, что обе группы нервных элементов по своим порогам в совокупности охватывают диапазон по крайней мере в 115 дБ, действительно обеспечивает слуховой системе возможность измерения интенсивности звукового сигнала в широком диапазоне. По-видимому, именно эта необходимость привела, в ходе эволюции, к дифференцированию двух групп нервных элементов, каждая из которых может обеспечить измерение интенсивности сигналов лишь в относительно более узких пределах. Возможно, что нервные элементы одной из этих групп (более чувствительной) связаны с наружными волосковыми клетками кортиева органа, в то время как нервные элементы второй группы (менее чувствительной) связаны с менее чувствительными внутренними волосковыми клетками. В пользу этого предположения свидетельствует, в частности, следующее: как видно из фиг. 2 и 3, б, группа менее чувствительных нервных элементов является значительно более многочисленной, чем группа более чувствительных элементов; в то же время известно, что внутренние волосковые клетки значительно богаче иннервированы, чем наружные [12]. С этой точки зрения, распределение нервных элементов по порогам в две группы определяется свойствами рецепторных элементов, которые играют роль датчиков, обладающих неодинаковой чувствительностью к звуковому сигналу данного спектра.

Изложенное представление о функциональном значении двух групп элементов в периферическом отделе слухового анализатора согласуется с известными представлениями о более древней и более новой чувствительности в различных афферентных системах [13]. Возможность распространения этого представления на слуховую систему подтверждается, в частности, различием функциональных свойств внутренних и наружных волосковых клеток [14—16], а также тем, что в процессе индивидуального развития внутренние волосковые клетки дифференцируются раньше, чем наружные [12].

Резюмируя все изложенное, можно сделать следующее заключение. Измерение интенсивности короткого звукового сигнала, осуществляемое числом одновременно отвечающих нервных элементов, связано с наличием в периферическом отделе слухового анализатора двух групп нервных элементов, которые, давая некоторое повышение дифференциальных порогов в области средних интенсивностей, обеспечивают, однако, возможность измерения интенсивности короткого сигнала в широком диапазоне.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Г. В. Гершун. Механизмы деятельности органа слуха и некоторых других рецепторов в свете современных электрофизиологических исследований. Усп. совр. биол., 1940, 13, 1 (4), 1—40.
2. I. T a s a k i. Nerve Impulses in individual auditory nerve fibers of guinea pig. J. Neurophysiol., 1954, 17, 2, 97—123.
3. J. E. R o s e, R. G a l a m b o s, J. R. H u g h e s. Microelectrode studies of the cochlear nuclei of the cat. Bull. Johns Hopkins Hops., 1959, 104, 5, 211—251.
4. S. D. E r u l k a r. The responses of single units of the inferior colliculus of the cat to acoustic stimulation. Proc. Roy. Soc. Biol. Sci., 1959, 150, 940, 336—355.
5. R. G a l a m b o s, J. E. R o s e, R. B. B r o m i l e y, J. R. H u g h e s. Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. II. Response to Clicks. J. Neurophysiol., 1952, 15, 5, 359—380.
6. Y. K a t s u k i, T. W a t a n a b e, N. M a r u y a m a. Activity of auditory neurons in upper levels of brain of cat. J. Neurophysiol., 1959, 22, 4, 343—359.
7. Лян Чжи-ань, Е. А. Радионова. Количественные характеристики маскировки щелчка шумом в периферическом отделе звукового анализатора кошки. Физиол. ж. СССР, 1960, 46, 12, 1439—1446.
8. L. S. F r i s h k o p f. A probability approach to certain neuroelectric phenomena. Research laboratory of electronics, massachusetts institute of technology, Tech. Rep., 1956. 307. Цит. по W. D. Keidel. Physiology des Hörens. Klinische Wochenschrift, 1959, 37, 23, 1205—1217.
9. L. S. F r i s h k o p f, W. A. R o s e n b l i t h. Fluctuations in neural thresholds. Symposium on information theory in biology. L., 1958, 153—168.
10. В. И. Романовский. Применение математической статистики в опытном деле. М.—Л., 1947.
11. С. Н. Ржевкин. Слух и речь в свете современных физических исследований. М.—Л., 1936.
12. H. H e l d. Die cochlea der Säuger und der Vögel, ihre Entwicklung und ihr Bau. Behte's Handbuch der normalen und pathologischen Physiology, Berlin, 1926, B. XI, 467—534.
13. Л. А. Орбели. Лекции по физиологии нервной системы. М.—Л., 1938.
14. Я. А. Винников, Л. К. Титова. Наличие и распределение щелочной фосфатазы в кортиевоом органе животных, находящихся в состоянии относительного покоя и при звуковом воздействии. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1958, 3, 101—106.
15. Я. А. Винников, Л. К. Титова. Наличие и распределение специфической ацетилхолинэстеразы в кортиевоом органе животных, находящихся в состоянии относительного покоя и в условиях звукового воздействия. Докл. АН СССР, 1958, 119, 1, 164—167.
16. H. D a v i s, B. H. D e a t h e r a g e, B. R o s e n b l u t, C. F e r n a n d e z, R. K i m u r a, C. A. S m i t h. Modification of cochlear potentials produced by streptomycin poisoning and by extensive venous obstruction. Laryngoscope, 1958, 68, 3, 596—626.

Институт физиологии им. И. П. Павлова  
АН СССР  
Ленинград

Поступила в редакцию  
21 июня 1961 г.