

МОДЕЛЬ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО СЛУХОВОГО АНАЛИЗА И АДАПТАЦИИ

В.С. ШУПЛЯКОВ

Л.В. ЛЕСОГОР

Ж.М. ДОЛМАЗОН

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

Институт речевой связи  
Гренобль, Франция

РЕЗЮМЕ

Обсуждаются частотно-избирательные свойства периферического отдела слухового анализатора и приводятся дополнительные доводы в пользу участия активного и нелинейного механизма в формировании частотной избирательности на уровне гидромеханики улитки внутреннего уха. На основе выдвинутой гипотезы об активном механическом раскачивании базилярной мембраны наружными волосковыми клетками предлагается модель элементарного звена и приводятся её характеристики.

Современные литературные данные свидетельствуют о том, что уже на уровне механических колебаний базилярной мембраны внутреннего уха частотная избирательность такая же, как и у всей слуховой системы [4]. Следовательно, необходимость во "втором фильтре", до последнего времени широко обсуждавшемся в литературе, отпадает. В таком случае возникает вопрос, каким образом формируются те частотно-избирательные характеристики, которые регистрируются как на различных уровнях периферической части слуховой системы: базилярной мембране, рецепторных клетках, волокнах слухового нерва, так и в психоакустических экспериментах. Перечислим основные их свойства: 1. Частотно-избирательные кривые при сравнительно небольшой добротности (порядка 10) имеют весьма высокую крутизну спада как в сторону высоких, так и

в сторону низких частот, достигающую нескольких сотен дБ на октаву. При этом коэффициент неравномерности кривых (в иностранной литературе используется термин "pick - tail parameter ") может достигать 70 дБ и более. Представляется, что такие по существу полосовые, характеристики могут быть получены лишь в системе с очень высокими добротностями элементарных звеньев. 2. Частотно-избирательные кривые нелинейны главным образом, в области частот резонанса; на удаленных от резонанса частотах система линейна. Другими словами, периферический отдел органа слуха обладает частотно-зависимой нелинейностью. 3. Нелинейность амплитудной характеристики периферического отдела слуха в наибольшей мере проявляется при малых и средних уровнях сигналов (от 20 до 70 дБ); при больших уровнях система линейна. Это находится в противоречии со свойствами пассивных цепей. 4. Форма частотных характеристик сильно зависит от условий, влияющих на обменные процессы в тканях (температуры, гипоксии, переутомления, при отравлении различными ядами и др.). 5. Частотно-избирательные свойства периферического отдела органа слуха таковы, что имеет место подавление одних составляющих спектра сложного сигнала другими, т.е. форма спектра на выходе анализатора в значительной мере зависит от соотношения амплитуд в спектре входного сигнала.

Перечисленные выше частотно-избирательные свойства периферического отдела орга-

на слуха говорят о сложности этой системы, о том, что она существенно отличается от известных технических систем спектрально-анализа и что реакцию этого анализатора на конкретные речевые и другие сложные сигналы совершенно невозможно предсказать, если мы не имеем достаточно полной модели процессов, приводящих к формированию вышеперечисленных свойств. Предложенные до последнего времени модели гидродинамических процессов в улитке органа слуха исходят из того, что эти процессы пассивные и линейные. При всем многообразии моделей и допущений относительно свойств базилярной мембраны, ни одна из них не обеспечивает тех параметров частотно-избирательных характеристик, особенно значений коэффициента неравномерности, которые имеет слуховая система при малых уровнях сигналов [2]. В то же время соответствие свойств этих моделей с характеристиками, получаемыми при больших уровнях сигналов вполне удовлетворительное. Требуемые значения коэффициента неравномерности (до 70 дБ) принципиально невозможно получить с помощью классических пассивных моделей гидродинамики улитки [1], т.к. с ростом добротности элементарных звеньев (рис. 1), увеличивается их шунтирующее действие, что ведет к понижению разностного давления, воздействующего на данную точку базилярной мембраны и, в итоге, к уменьшению коэффициента неравномерности частотно-избирательных кривых.

По-видимому, требуемые свойства могут быть получены с помощью активных моделей, у которых высокие значения добротности достигаются при больших значениях сопротивления потерь. Этот вывод хорошо согласуется с современными данными, в частности, с данными Кемпа [3] говорящими о существовании во внутреннем ухе активного процесса на уровне механических колебаний. Этот процесс каким-то образом должен "выключаться" при больших уровнях сигналов с тем, чтобы свойства модели в этом случае

приближались к свойствам классических линейных моделей.

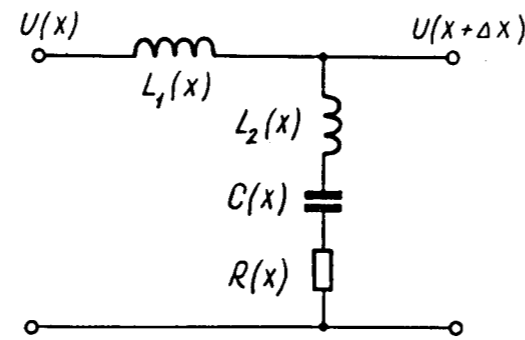


Рис. 1. Электрический аналог элементарного звена классической линейной модели гидродинамики улитки органа слуха.  $L(x)$ ,  $C(x)$  и  $R(x)$  - электрические аналоги удельной массы; податливости и сопротивления потерь при колебании базилярной мембраны внутреннего уха.

В настоящей работе предложена модель и описаны свойства элементарного звена модели гидромеханики улитки внутреннего уха с активной нелинейной обратной связью. Полная модель представляется в виде неоднородной структуры, распределенной по координате  $X$ , с рассматриваемыми элементарными звеньями.

#### ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

При создании модели мы исходили из выдвинутой нами ранее гипотезы [2], что наружные волосковые клетки Кортиева органа выполняют роль непосредственных усилителей механических колебаний базилярной мембраны. При этом собственно рецепторами, воспринимающими колебания и передающими информацию в центральные отделы слуха являются внутренние волосковые клетки. В пользу такой гипотезы говорят следующие факты: 1. Аfferентные волокна отходят,

в основном, от внутренних волосковых клеток. Аfferентные волокна подходят, главным образом, к наружным волосковым клеткам. 2. Наружные волосковые клетки одним своим концом приходятся на срединную (самую чувствительную) частоту базилярной мембраны, другим - упираются в массивную текториальную мембрану, причем цилии наружных волосковых клеток расположены в виде достаточно жесткой на изгиб  $\nabla$ -образной конструкции. Таким образом, любое изменение длины клетки под действием потенциала будет приводить к смещениям и базилярной мембраны. 3. В структуре наружных волосковых клеток найдены актин и миозин, необходимые части любой сократительной системы. Сократительные движения волосковых клеток под действием приложенного потенциала в настоящее время показаны экспериментально.

Смысл другого допущения, которое было положено в основу при создании модели, состоит в том, что активный механизм имеет ограниченный энергетический ресурс и амплитудная характеристика имеет линейный участок лишь при малых амплитудах; при больших амплитудах характеристика нелинейна, и имеет вид типа характеристики насыщения.

С учетом вышесказанного, структурная схема электрического аналога элементарного звена модели гидродинамики внутреннего уха с усилением сигнала в цепи положительной обратной связи представлена на рис. 2. Были исследованы два варианта: электрическая модель, выполненная в аналоговом виде, и математическая модель. В последнем случае принималось, что нелинейное звено имеет характеристику типа:

$$U_{\text{вых}} = K \text{th}(\alpha U_{\text{вх}})$$

где  $\alpha$  и  $K$  - параметры.

В электрической модели характеристика нелинейного звена была близка к логарифмической.

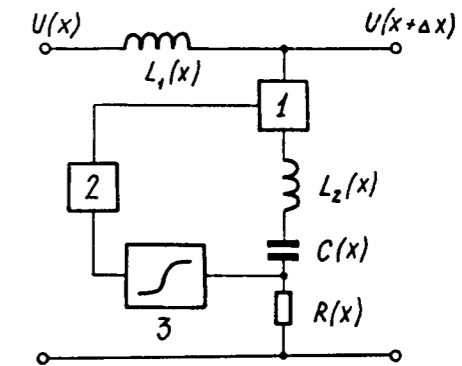


Рис. 2. Электрический аналог элементарного звена нелинейной модели гидродинамики улитки внутреннего уха.

1 - сумматор; 2 - усилитель; 3 - нелинейное звено. Остальные обозначения как на рис. 1.

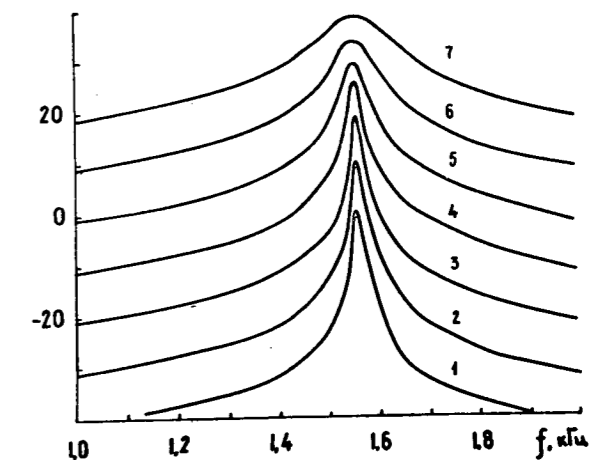


Рис. 3. Семейство амплитудно-частотных характеристик нелинейной модели.

По оси абсцисс - частота входного сигнала, в кГц; по оси ординат - уровень выходного сигнала, в дБ. Кривые 1-6 получены при уровнях входного сигнала, отличающихся на 10 дБ; кривая 7 - без обратной связи.

Вследствие того, что в цепь положительной обратной связи включено нелинейное звено

с характеристикой типа насыщения, положительная обратная связь оказывается наиболее сильной при малых уровнях сигналов; с увеличением уровня её роль ослабевает и при больших уровнях система становится практически линейной.

Из рис. 3 можно видеть, что в рассматриваемом диапазоне уровней входных сигналов модель имеет различные амплитудные характеристики на различных частотах: в области резонанса она нелинейная, а на других частотах — линейна. В связи с этим можно отметить еще одно интересное свойство модели: выходной сигнал имеет малые искажения формы, несмотря на нелинейность модели. При малых и средних уровнях это происходит вследствие высокой добротности звена, которое отфильтровывает продукты нелинейных искажений, а при больших уровнях сами искажения сигнала невелики, вследствие линейности системы.

Исследование влияния вида нелинейности на реакции модели приводит к мысли о том, что если нелинейное звено имеет свойства, характерные для систем автоматической регулировки уровня (АРУ), с переходным процессом в момент резкого включения и выключения сигнала, то такая модель могла бы одновременно обладать и свойствами адаптации.

На рис. 4 показаны амплитудные характеристики модели с нелинейным звеном типа АРУ. Аналогичные характеристики получаются и в экспериментах по исследованию явления адаптации на уровне периферического отдела слуха.

Таким образом, предложенное в настоящей работе звено общей модели гидродинамических процессов в улитке внутреннего уха обладает рядом свойств, характерных для периферического отдела органа слуха.

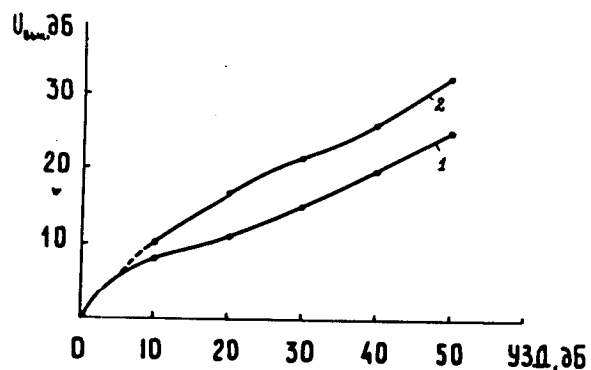


Рис. 4. Амплитудная характеристика элементарного звена с блоком АРУ в качестве нелинейного звена.

По оси абсцисс — уровень входного сигнала, в дБ; по оси ординат — уровень сигнала на выходе звена, в дБ. 1 — в момент включения посылки тона характеристической частоты; 2 — в установившемся режиме.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Шупляков В.С. Колебательные свойства структур улитки внутреннего уха. В сб.: "Анализ сигналов на периферии слуховой системы". Л., "Наука", 1981, стр.5-35.
2. Шупляков В.С. Математические модели гидродинамики улитки внутреннего уха. В сб.: "Сенсорные системы". Л., "Наука", 1982, стр. 3-17.
3. Kemp D.T. Evidence of mechanical non-linearity and frequency selective wave amplification in the cochlea. 1979, Arch.Otol.Rhinol.Laryngol. 224, p.37-45
4. Sellick P.M., R.Patuzzi, B.M.Johnstone. Measurement of basilar membrane motion in the guinea pig using the Mössbauer technique. 1982. J.Acoust.Soc.Amer., 72, p. 131-141.