

УДК 612.821

РОЛЬ ОБРАБОТКИ СИГНАЛОВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ СЛУХОВОЙ СИСТЕМОЙ В МОДЕЛИРОВАНИИ ЭФФЕКТА ПРЕДШЕСТВОВАНИЯ

© 2025 г. М. Ю. Агаева

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение науки
Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

E-mail: AgavaMY@infran.ru

Поступила в редакцию 20.09.2024 г.

После доработки 1.10.2024 г.

Принята к публикации 4.10.2024 г.

Эффект предшествования, или закон первой волны, имеет важнейшее значение при локализации источника звука в помещениях с реверберацией. К слушателю приходят не только звуковые волны, исходящие от источника звука, но и отраженные от окружающих поверхностей. Однако, несмотря на этот “акустический хаос”, слушатель может довольно точно локализовать источник звука. В данном обзоре рассматриваются “периферические” модели эффекта предшествования, в которых определяющая роль в объяснении эффекта предшествования принадлежит периферической обработке, без использования центрального торможения. В обзоре обсуждаются эффект предшествования и его свойства, локализация источника звука, строение периферического отдела слуховой системы человека, освещаются общие положения, присущие всем периферическим моделям, а также сходства и отличия моделей и в заключении предлагаются дальнейшие пути развития.

Ключевые слова: эффект предшествования, моделирование, периферическая обработка.

DOI: 10.31857/S0301179825010031 **EDN:** VFTIRM

ЭФФЕКТ ПРЕДШЕСТВОВАНИЯ

Исследование эффекта предшествования (ЭП) имеет долгую историю, однако и в настоящее время он привлекает значительное внимание. Это явление было впервые детально описано в 1948–1951 гг. в трех основополагающих работах: Уоллака с соавторами [70], Кремера [13] и Хааса [19, 20]. Термин “эффект предшествования” (precedence effect) был предложен Уоллаком с соавторами [70]. Другое название – “закон первой волны” Кремера [13], а термин “эффект Хааса” появился после перевода работ Хааса [19, 20] с немецкого на английский язык в 1972 г.

Эффект предшествования — это группа слуховых явлений, в основе которых лежит способность слушателей определять расположение источника звука в реверберирующем пространстве (см. обзор [38]). Звуковая волна распространяется от источника во множестве направлений и отражается от различных поверхностей. Таким образом, слушатель воспринимает не только звук, исходящий непосредственно от источника (обычно его называют “прямой звук”, lead), но и отраженные волны (эхо-сигналы, lag). Несмотря на этот “акустический хаос”, слушатель может довольно точно локализовать источник звука. Прямой звук от источника идет по кратчайшему пути и первым доходит до ушей слушателя. Отраженные волны проходят большее расстояние: сначала — от источника до объекта, от которого отражаются, и лишь затем — к ушам слушателя. По этой причине отраженные волны приходят с задержкой в несколько миллисекунд. В интервале задержек от 1 до 3–10 мс прямой звук и эхо-сигналы воспринимаются как один слитный звуковой образ (ЗО), идущий от источника. Другими словами, слушатель успешно воспринимает прямой сигнал и определяет направление на источник звука, а восприятие отраженных

Сокращения: ЭП — эффект предшествования; БМ — базилярная мембрана; ЗО — звуковой образ; ДТ — междушные различия по времени, ДР — междушные различия по фазе, ДИ — междушные различия по интенсивности; ВВК — внутренние волосковые клетки; НВК — наружные волосковые клетки; СН — слуховой нерв; ЦНС — центральная слуховая система; ЦЧ — центральная частота; МВО — медиальная верхняя олива; ОСД — область спектрального доминирования.

звуковых волн и их пространственных характеристик оказывается подавлено. Однако, человек способен заметить различия в “окраске” или качестве слышимого звука, возникающие при изменении числа отражений и направлений, откуда пришли эхо-сигналы [9, 84].

Несмотря на то, что ЭП интенсивно изучался, до сих пор нет четких представлений, является ли он результатом периферических процессов или нисходящих воздействий со стороны центральных структур слуховой системы и в какой степени эти процессы взаимосвязаны. Долгое время превалировала точка зрения, что ЭП — это результат центральных процессов. Во всех моделях предполагалось наличие центрального торможения, которое на короткое время подавляет информацию о направлении эхо-сигналов, а затем через несколько миллисекунд постепенно ослабевает [6, 84].

Однако в нескольких более поздних исследованиях [25, 65, 66, 69] было показано, что данные, полученные при изучении ЭП, можно объяснить без использования активного нисходящего подавления пространственной информации, содержащейся в эхо-сигналах. В перечисленных работах ЭП моделируется исходя из физических свойств структур внутреннего уха, а также включает в себя последующую восходящую обработку информации в кохлеарных ядрах, верхних оливах и задних холмах четверохолмия. Несмотря на то, что авторы рассматривают обработку информации не только в улитке внутреннего уха, но и в центральных мозговых структурах слуховой системы, эти модели получили название “периферических”, в противоположность “центральных”, так как в периферических моделях нет нисходящего центрального торможения. В данном обзоре мы подробно рассмотрим “периферические” модели ЭП. Для облегчения понимания сначала будут кратко рассмотрены основы локализации источника звука и строение периферической слуховой системы.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА ЗВУКА В ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ ПЛОСКОСТИ

В слуховой системе локализация источника звука основывается на анализе акустических признаков, которые возникают в результате взаимодействия звуковых волн с ушными раковинами, с головой и торсом. Этот анализ происходит в центральной нервной системе (ЦНС), поскольку в улитке отображается частота, а не местоположение звукового стимула [44]. Обычно рассматривают отдельно локализацию источника звука в горизонтальной и вертикальной плоскостях, а также по степени удаленности источника звука от головы слушателя, так как в этих трех измерениях пространственная информация извлекается из разных акустических характеристик сигнала. В моделях,

прогнозирующих ЭП, обычно использовались сигналы, моделирующие расположение в горизонтальной плоскости [25, 34, 65, 67]. Их преимуществами являлись простота создания и воспроизведения, а также возможность сравнения результатов моделирования с довольно хорошо изученными и многочисленными данными о нейрофизиологической активности слухового пути в ответ на сигналы, расположенные в горизонтальной плоскости [40, 75]. Соответственно, далее в этом обзоре будет рассмотрена локализация в горизонтальной плоскости.

Если источник звука расположен в стороне от средней линии головы, то расстояние, которое проходит звуковая волна от источника до одного уха, короче, чем до другого. В области низких частот (до 1500 Гц) длина волны больше диаметра головы, и она “обходит” голову. Вследствие разного расстояния до источника звука между сигналами, поступающими на два уха, возникает разность по времени прихода звуковой волны или разность фаз. Локализация в этом случае определяется междушными различиями по времени или фазе (ΔT или $\Delta \varphi$). В области высоких частот (от 1500 Гц) длина волны меньше диаметра головы. Акустическая энергия, приходящая на ухо, расположенное дальше от источника звука, уменьшается за счет частичного отражения и поглощения от головы и уха слушателя. Таким образом, на высоких частотах акустическая энергия, приходящая на два уха, будет различаться, и локализация источника звука определяется междушными различиями по интенсивности (ΔI) [35, 36, 44, 45, 55].

Если сигналы, содержащие ΔT или ΔI , предъявляются через наушники, то используется термин “дихотическая стимуляция”. В этом случае слушатель определяет положение не реально существующего источника звука, а звукового образа (ЗО), который слышится “внутри головы”. Смещение воспринимаемых ЗО вправо или влево от средней линии, которое вызывается междушными различиями по времени или интенсивности, носит название латерализации [46]. В значительном числе исследований ЭП звуковые стимулы подавались слушателям методом дихотической стимуляции. Это позволяло управлять различиями в спектре, интенсивности и времени начала сигналов, подаваемых отдельно в каждое ухо, и задавать фиксированное количество отраженных сигналов, следующих за прямыми. Необходимо обратить особое внимание на то, что в экспериментах, моделирующих ЭП, задержка всегда измеряется от включения прямого стимула до включения эхо-сигнала (а не от конца первого стимула до начала второго). При применении длительных сигналов это может приводить к тому, что прямой и эхо-сигналы будут перекрываться во времени.

СТРОЕНИЕ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ОТДЕЛА СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА

К периферическому отделу слуховой системы традиционно относят структуры наружного, среднего и внутреннего уха. Наружное ухо состоит из ушной раковины и слухового прохода, который заканчивается мембраной, известной как барабанная перепонка. В среднем ухе акустическая энергия колебаний барабанной перепонки усиливается системой рычагов слуховых косточек (молоточек, наковальня и стремечко) и через овальное окно трансформируется в колебания жидкости, заполняющей каналы внутреннего уха. Внутреннее ухо включает в себя орган равновесия (вестибулярный аппарат) и улитку. Улитка представляет собой постепенно сужающуюся, свернутую в конусообразную спираль трубку. Вдоль по всей длине трубка улитки разделена двумя мембранами (мембрана Рейснера и базилярная мембрана) на три полости, за которыми исторически закрепилось название “лестницы” – лестницу преддверия, срединную полость и барабанную лестницу [3, 46, 53].

Остановимся более подробно на строении и функциях базилярной мембраны (БМ), поскольку здесь происходит преобразование механических колебаний в электрические импульсы нейронов, которое является основным этапом кодирования информации в слуховой системе и важнейшим модулем во всех периферических моделях ЭП. Узкая и жесткая у основания улитки БМ постепенно расширяется и становится более мягкой к ее вершине. На рис. 1 показаны колебания БМ в два последовательных момента времени, полученные на математической модели улитки [5]. На схеме бегущая волна перемещается по БМ слева (от овального окна) направо (к вершине улитки). Когда бегущая волна

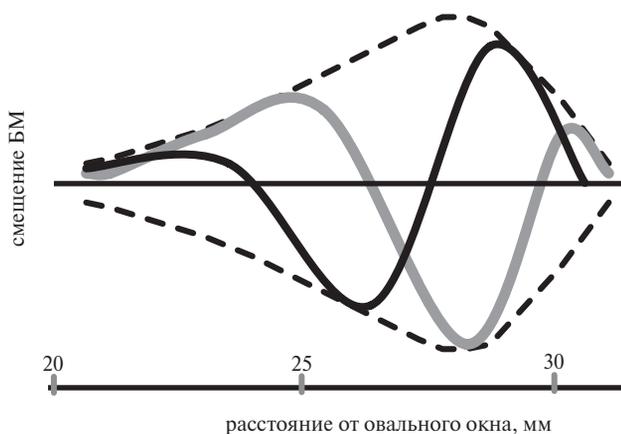


Рис. 1. Мгновенное смещение базилярной мембраны (БМ). Серая и черная линии показывают смещение БМ в два последовательных момента времени, полученное на основе модели улитки. Пунктирная линия показывает огибающую, построенную по пикам амплитуды сигнала (по [5]).

распространяется по БМ, ее амплитуда постепенно увеличивается до пика в определенном месте на БМ, после чего волна быстро затухает. Максимальное смещение БМ под действием бегущей волны для разных частот звука располагается на разном расстоянии от основания улитки. Это приводит к топонотической организации частотных диапазонов чувствительности вдоль мембраны [46, 53].

В ответ на тональный стимул максимальный поток нервных импульсов генерируется на участке мембраны, который имеет наибольшую амплитуду смещения от состояния покоя при данной частоте тонального сигнала, и задействованными оказываются множество связанных с данным участком нейронных каналов. По этой причине БМ обычно моделируют как набор перекрывающихся полосовых фильтров, известных как “слуховые фильтры” [46, 53]. Добротность фильтра принято оценивать как отношение резонансной частоты (оптимальной частоты фильтра) к ширине полосы пропускания при уровне сигнала, на 10 дБ превышающем порог на оптимальной частоте [57]. Полоса пропускания слухового фильтра называется критической полосой, это понятие было введено Флетчером [15]. В 1961 году Цвикер показал, что ширина критических полос меняется с частотой: на низких частотах вплоть до 500 Гц она примерно постоянна и составляет около 100 Гц, далее — около 20% значения частоты [46, 86]. В более поздних исследованиях [46, 47] было показано уменьшение полосы и для частот ниже 500 Гц. Таким образом, критическая полоса (ширина) фильтра увеличивается пропорционально его центральной частоте (ЦЧ) во всем слуховом диапазоне.

В основе периферических теорий ЭП лежит взаимодействие звуковых сигналов на БМ, обусловленное ее физическими свойствами. Короткие акустические сигналы (например, импульс или щелчок) вызывают колебание участка БМ (слухового фильтра), которое под действием инерции продолжается в течение нескольких миллисекунд, даже когда сигнала уже нет. Длительность импульсного отклика фильтра обратно пропорциональна его полосе пропускания [25]. Соответственно, она будет наибольшей в низкочастотных областях, находящихся в апикальной части улитки, где наблюдаются относительно длинные периоды колебаний и довольно узкая частотная настройка фильтров. Например, длительность импульсного отклика, или общее время “звона” БМ (total “ringing”), для слуховых фильтров в диапазоне от 250 Гц до 1 кГц составляет около 20–30 мс [25].

Если задержка между прямым сигналом и эхо-сигналом небольшая (для ЭП обычно от 1 до 5 мс), то на БМ возникает интерференция колебаний, вызванных прямым и эхо-сигналом: БМ еще реагирует на прямой сигнал, когда приходит эхо-сигнал. Для некоторых задержек колебания,

вызываемые эхо-сигналом, могут не совпадать по фазе с уже присутствующими колебаниями БМ в реакции на прямой сигнал, что может приводить к угасанию колебаний БМ. Для других задержек колебания в ответ на прямой и эхо-сигнал могут совпадать по фазе. Это может приводить к большему колебанию БМ и, соответственно, к большему ответу в волосковых клетках, а следовательно, и в волокнах слухового нерва [25, 74].

На внутренней стороне БМ находится орган Корти, а в нем – специализированные слуховые рецепторы: внутренние волосковые клетки (ВВК) и наружные волосковые клетки (НВК). Волокна слухового нерва (СН) проходят в тоннеле, который образуется между ВВК и НВК, и контактируют с ними [46]. В органе Корти происходит преобразование механических колебаний БМ в электрические импульсы нервных волокон. Когда БМ вибрирует, стереоцилии ВВК наклоняются, и это приводит к генерации рецепторного потенциала. В первом синапсе слухового пути между ВВК и волокном СН рецепторный потенциал ВВК преобразуется в паттерн разрядов на волокнах СН. Поток электрических нервных импульсов по СН несет информацию о поступившем звуковом сигнале в мозг для дальнейшей обработки в структурах слуховой системы и реагирования [46].

НВК могут дополнительно усиливать или ослаблять колебания БМ [46] и играют роль в механизме обратной связи, который влияет на механику улитки [30, 33, 52, 78]. Периферические модели ЭП учитывают не только физические свойства структур внутреннего уха, но и закономерности преобразования звукового сигнала в импульсную активность нейронов, происходящего в ВВК и их синапсах. Этот этап обработки будет рассмотрен более подробно в следующем разделе.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ МОДЕЛЕЙ

В естественных условиях прямой сигнал сопровождается множеством отраженных, но при моделировании чаще всего учитывается один прямой звук и одно отражение (эхо-сигнал), реже – несколько. Результаты моделирования проверяются на соответствие экспериментальным данным, полученным в ответ на дихотическое предъявление звуковых стимулов, воспроизводящих заданные различия в спектре, времени и интенсивности сигналов (подаваемых отдельно в каждое ухо). На рис. 2 представлено схематическое изображение сигналов (щелчков (А) и шумовых посылок (Б)), которые использовались для получения ЭП. Верхняя панель (рис. 2А) иллюстрирует предъявление коротких звуковых щелчков, нижняя панель (рис. 2Б) – длительных шумовых посылок, перекрывающихся во времени. Слева на обеих панелях показаны одиночные эталонные сигналы (I тип)

и соответствующее им воспринимаемое положение ЗО. Справа (II тип, III тип) показано моделирование эффекта предшествования при помощи пар дихотических сигналов, предъявленных с задержкой.

На рис. 3 изображена обобщенная схема, на которой перечислены основные блоки и модули, которые в разных комбинациях могут присутствовать в периферических моделях ЭП. В основе периферических моделей лежат модели бионаурального слуха [например, 7, 10, 12], которые прогнозировали обработку информации как в периферических, так и в отделах ЦНС. В моделях ЭП они были модифицированы и расширены для прогнозирования результатов, получаемых в психофизических экспериментах для прямого сигнала

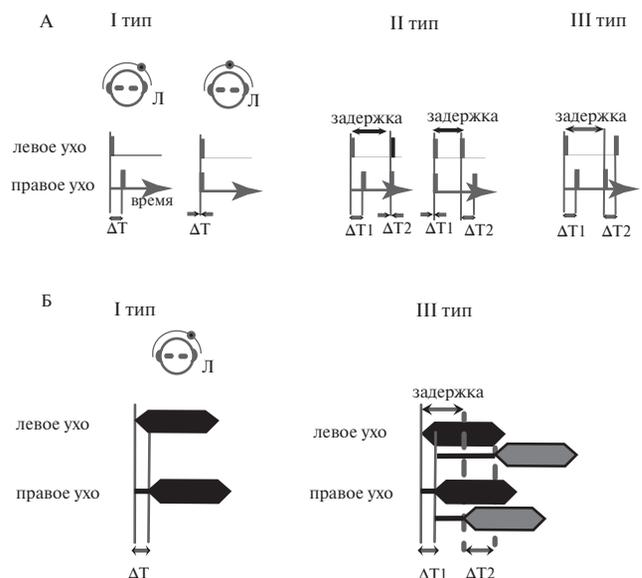


Рис. 2. Конфигурации стимулов, использованные в моделях. А – сигналы состояли из щелчков. I тип – одиночные эталонные сигналы. Каждый сигнал состоял из двух щелчков, дихотически подаваемых на правое и левое ухо. Слева показан сигнал, воспринимаемое положение которого находится слева (схема над щелчками), т. к. щелчок на левое ухо приходит раньше, чем на правое, на величину ΔT . Справа – щелчки на правое и левое ухо приходят одновременно, и воспринимаемое положение находится по средней линии головы. II тип и III тип – парные сигналы, моделирующие ЭП. II тип – конфигурация, где информация о ΔT находится либо в прямом сигнале, либо в эхо-сигнале. III тип – как прямой, так и эхо-сигнал содержат информацию о ΔT . Б – сигналы состояли из шумовых посылок. I тип – одиночный эталонный сигнал. III тип – моделирование ЭП. Прямой сигнал обозначен черным цветом, эхо-сигнал – серым. Задержка вводилась от начала прямого сигнала до начала эхо-сигнала. $\Delta T1$ междушумная задержка прямого сигнала, $\Delta T2$ междушумная задержка эхо-сигнала (по [25, 49, 65, 74]).

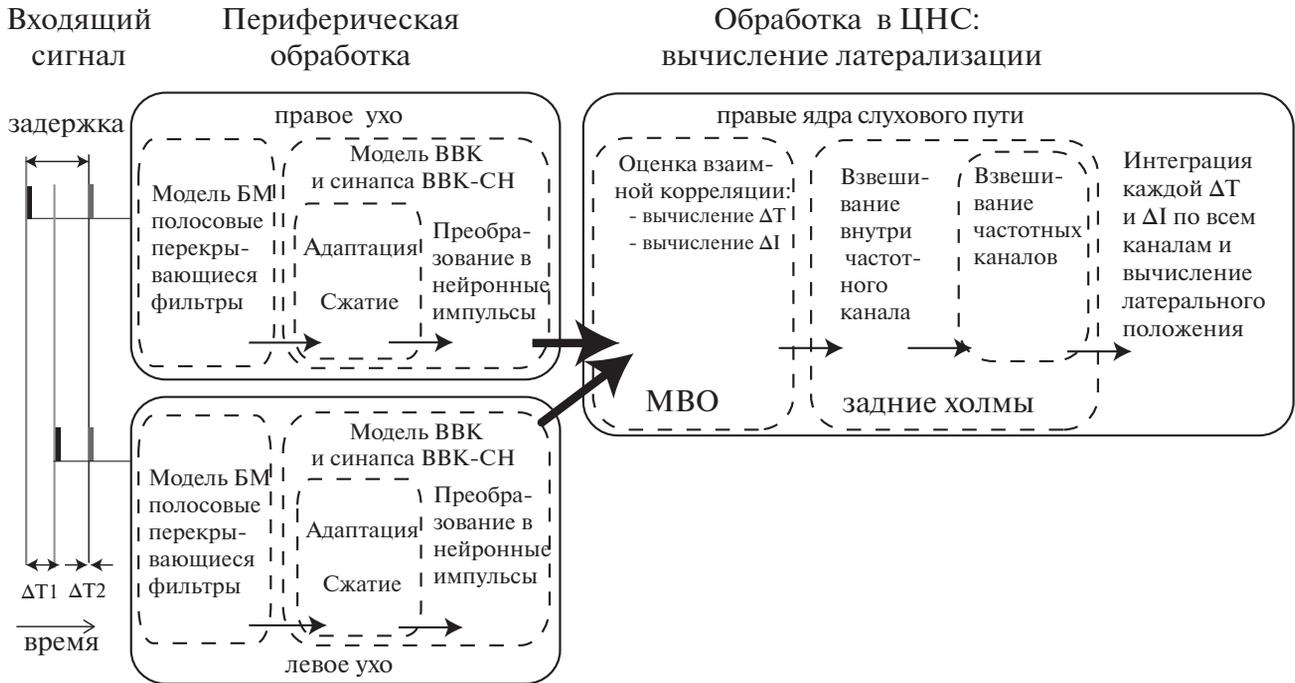


Рис. 3. Схематическое изображение основных блоков и модулей в моделях ЭП.

и одного эхо-сигнала. Периферические модели ЭП различаются по степени детализации вычислений и количеству этапов обработки. В разных моделях каждый этап может быть смоделирован одним или несколькими модулями, однако все модули могут быть распределены между двумя большими блоками. Первый и основной блок – это моделирование работы периферической системы. Однако необходимо помнить, что обработка пространственных признаков в слуховой системе требует сравнения информации, поступающей на два уха, поэтому периферические модели ЭП не могут ограничиваться только структурами внутреннего уха и СН. Второй блок моделирует обработку сигналов в слуховых ядрах головного мозга, таких как ядра медиальной верхней оливы (МВО), задних холмов четверохолмия.

Внутри каждого модуля обработка информации может осуществляться одновременно в ограниченном наборе частотных каналов, соответствующих частично перекрывающимся полосовым фильтрам БМ. Результаты обработки информации, которые получаются на выходе одного частотного канала одного модуля, затем подаются на вход такого же частотного канала следующего модуля в соответствии с принципом тонотопической организации проводящих путей и центров слуховой системы. Количество и степень перекрывания частотных каналов обычно сохраняется одинаковой во всех модулях последовательно до финального этапа, когда объединяется информация из разных каналов. Так как в левом и правом ушах информация

кодируется и передается по СН независимо друг от друга, блок периферической обработки моделирует эти процессы параллельной обработкой в двух одинаковых последовательностях модулей (с одинаковым числом частотных каналов). Также здесь может рассматриваться моделирование обработки в кохлеарных ядрах, где происходит “усреднение” активации, приходящей по волокнам СН [73]. За счет усреднения временная точность выходного сигнала становится намного выше, чем в отдельных волокнах СН [53, 65, 73]. Затем эти два потока информации сравниваются во втором блоке, моделирующем работу слуховых ядер верхних олив и задних холмов. Ниже будут рассмотрены ключевые характеристики каждого блока и модуля.

Блок периферической обработки. Первый модуль периферического блока – моделирование работы БМ как набора слуховых фильтров, описанных в предыдущем разделе. Перекрывающиеся полосовые фильтры имитируют частотную избирательность периферической слуховой системы для каждого уха отдельно. Обычно используются гамматоновые фильтры [51]. Гамматоновый фильтр – это линейный фильтр, у которого импульсная характеристика описывается как произведение синусоидального сигнала и функции гамма-распределения. На этом основании в модели Толлина [66] функция гамма-распределения определяет форму огибающей импульсного отклика [42]. Импульсный отклик – это последовательность потенциалов действия или импульсов в некотором количестве волокон СН [2]. Гамматоновые фильтры используются

для моделирования как физиологических, так и психофизических данных [42, 59].

Следующий модуль — прогнозирование преобразований механических колебаний БМ в нервные импульсы СН. Это многокомпонентный процесс, который моделирует преобразование механических колебаний БМ в рецепторный потенциал ВВК и дальнейшую передачу информации через синапс в волокна СН. Он включает в себя такие процессы периферической обработки звукового сигнала, как адаптацию (adaptation) и сжатие (compression), а также вероятность возникновения последовательности нейронных импульсов волокон СН.

Сжатие — это этап обработки сигнала, который происходит на уровне ВВК. Математически сжатие определяется логарифмической зависимостью между интенсивностью входящего чистого тона и его воспринимаемой интенсивностью [42]. Нелинейная компрессия звукового сигнала, или нелинейность сжатия — это процесс, при котором рост интенсивности сигнала вызывает увеличение рецепторного потенциала лишь до определенного уровня, а при дальнейшем росте интенсивности сигнала ответ больше не увеличивается. Основную роль в нелинейной компрессии звука предположительно играют НВК. При больших уровнях сигнала они удлиняются (на 10% от основной длины), и тем самым как бы придерживают смещения БМ, предохраняя ВВК от слишком большого изгиба, а на малых уровнях сигнала НВК сокращаются и усиливают смещения БМ [4, 42]. Таким образом ослабленные или усиленные колебания БМ воздействуют на ВВК.

Адаптация СН — это процесс, выражающийся в уменьшении частоты спайков в СН при длительной стимуляции. Реакция волокна СН на тональный сигнал постоянной интенсивности характеризуется очень быстрым и сильным срабатыванием вначале, но постепенно количество импульсов в единицу времени уменьшается, сначала быстро (быстрая адаптация, rapid adaptation), а затем более медленно в течение десятков миллисекунд (краткосрочная адаптация, short-term adaptation [42, 46]). После прекращения действия стимула активность СН сразу значительно снижается по сравнению со спонтанной, затем в течение нескольких десятков миллисекунд фоновый уровень постепенно восстанавливается [23, 72]. Считается, что адаптация происходит на уровне высвобождения нейротрансмиттера в синапсе между ВВК и СН. Она обуславливается либо истощением высвобождаемого пресинаптического пула нейротрансмиттеров [48], либо десенсibilизацией постсинаптических рецепторов [54]. Адаптация, происходящая в синапсе между ВВК и СН, — сложный процесс, динамика которого зависит от интенсивности стимула, продолжительности и предшествующей стимуляции

[56, 71, 72, 80]. Это затрудняет моделирование динамики работы синапса.

В разных периферических моделях ЭП были использованы три модели работы синапсов, разработанные для объяснения адапционных реакций волокон СН, таких как быстрая и краткосрочная адаптация [10, 41, 71, 83]. Первые две модели [41, 71] успешно прогнозируют начальные адапционные реакции, происходящие в синапсе, которые моделируются двумя экспоненциальными временными функциями, имитирующими быструю и краткосрочную адаптацию волокон СН в реакциях на начало стимула. Чжан и Карни [80] сравнили эти две модели и пришли к выводу, что несмотря на различную структуру, они одинаковы по сути. Обе модели могут быть описаны как схемы взаимосвязанных низкочастотных фильтров. Ключевое различие между этими двумя моделями заключается в том, что в модели Меддиса краткосрочная адаптация объясняется динамикой рециркуляции нейротрансмиттера из синаптической щели [41], а в модели Вестермана и Смита — истощением пресинаптического пула трансммиттера [71]. В третьей модели адаптация, включающая экспоненциальные функции, была дополнена степенными функциями [83], и это позволило прогнозировать реакции СН на сигналы с амплитудной модуляцией (т. е. с увеличением и уменьшением амплитуды продолжающегося стимула), а также прогнозировать ответ СН в условиях прямой последовательной маскировки [82, 83].

Обычно процессы адаптации и сжатия математически моделируют наборами низкочастотных фильтров [41, 80]. Выходные данные работы синапса ВВК-СН подаются на вход в следующее звено модели — прогнозирование последовательности нейронных импульсов СН. Например, в модели СН, предложенной Карни [10], для генерации импульсов в волокне СН используется неоднородность пуассоновского процесса. В модель также включен период абсолютной и относительной рефрактерности, в течение которого вероятность потенциала действия восстанавливается экспоненциально [10]. В результате этого изменяющаяся во времени мгновенная вероятность появления нейронного импульса в волокне СН управляется неоднородным пуассоновским процессом, генерирующим временной паттерн нейронных импульсов.

Блок обработки в ЦНС. Последующим и неотъемлемым этапом обработки слуховой информации является моделирование локализации или латерализации во втором блоке модулей. Величина латерализации в многочисленных моделях бионаурального слуха [например, 7, 12, 74] рассчитывается на основе взаимной корреляции между последовательностями нейронных импульсов от правого и левого уха. Операция взаимной корреляции основана на гипотетической нейронной сети

детекторов совпадения Джеффресса [27]. Есть физиологические и анатомические доказательства того, что бинауральная слуховая система совершает процесс, похожий на перекрестную корреляцию [77]. Предполагается, что этот процесс начинается на уровне МВО, где происходит первая конвергенция афферентных путей от двух ушей [18, 76]. На рис. 3 модули, вычисляющие ΔT и ΔI и, следовательно, латерализацию, относятся уже к блоку, моделирующему обработку слуховой пространственной информации в ЦНС. На рис. 3 показана обобщенная схема моделей, прогнозирующих эффект предствования, в которых основная роль отведена периферической системе. В некоторых моделях, чтобы уменьшить количество вычислений, предполагая, что обработка, происходящая в ядрах правых и левых слуховых путей, симметричная, и результаты будут одинаковые, после конвергенции афферентных слуховых путей анализируется обработка в слуховых ядрах только с одной стороны мозга [22].

Как было описано в предыдущем разделе, при расположении источника звука в горизонтальной плоскости слуховая система бинаурально “вычисляет” его положение на основе межшумных различий по времени и интенсивности. Смоделированные паттерны нейронных импульсов, идущих по СН от правого и левого уха внутри каналов с одинаковыми ЦЧ, подаются на вход модуля вычисления межшумной кросс-корреляционной функции (interaural cross-correlation function) в каждом частотном канале. Это вычисление продолжается на протяжении всей длительности сигнала, или предполагаемой длительности, учитывающей продолжительность “звона” БМ [25]. На основе результатов работы Джеффресса с соавтором [28] Хартунг и Трахиотис [25] предположили, что взаимодействия на БМ происходят, когда временной интервал между входящими импульсами короче, чем импульсная характеристика фильтра. Как было описано выше, в то время, пока БМ реагирует на прямой сигнал, приходит эхо-шелчок. Если колебания, вызванные прямым шелчком и пришедшим позже эхо-шелчком, будут совпадать по фазе, то колебание БМ (и ответ ВВК) на этом участке увеличится, и наоборот, при несовпадении колебание БМ может затухать. Также может измениться и фаза совокупного ответа на два стимула. Следовательно, при сравнении сигналов на выходах с фильтров правого и левого уха могут получиться новые ΔT и ΔI , которые будут отличаться от ΔT и ΔI сигналов, подаваемых на вход фильтров. Межшумные различия, полученные с выходов фильтров, авторы назвали “внутренние, эффективные ΔT и ΔI ” (internal, effective ΔT и ΔI) [25]. В модели Пасторе и Брааша [49] для описания внутренней эффективной ΔT использовался термин “извлеченные ΔT ” (extracted ΔT). Детали алгоритмов вычисления и названия величин могут различаться в разных моделях. Для единообразия

далее в тексте статьи для межшумных различий, полученных после выходов с фильтров, нами будет использоваться термин “извлеченные ΔT и ΔI ”. Рис. 4 иллюстрирует различия извлеченных ΔT и ΔI на выходе двух фильтров с ЦЧ 500 и 676 Гц в зависимости от ΔT и ΔI сигналов, подаваемых на вход. Эти два фильтра слабо различаются по ЦЧ, но взаимодействия, происходящие внутри фильтров, сильно отличаются друг от друга, что является иллюстрацией того, что может происходить в соседних областях спектра. На вход фильтров подавали сигнал П типа (рис. 2А), причем в прямом сигнале $\Delta T_1 = 0$ мкс, а в эхо-сигнале $\Delta T_2 = 200$ мкс, так что эхо-сигнал приходил в левое ухо раньше, чем в правое. ΔI прямого и эхо-сигналов равна 0. Задержка между прямым и эхо-сигналом — 1 мс. Входной сигнал с фильтров, соответствующих левому уху, обозначен черным цветом. Он ослаблен по сравнению с сигналами, полученными с фильтров, соответствующих правому уху (серый цвет). Во 2 и 3 ряду показаны рассчитанные значения извлеченных ΔT и ΔI , которые изменяются в зависимости от времени. Как видно из рисунка, для фильтра с ЦЧ 500 Гц мгновенные извлеченные значения ΔT в разные моменты времени принимают значения от -380 мкс до $+600$ мкс. Отрицательные

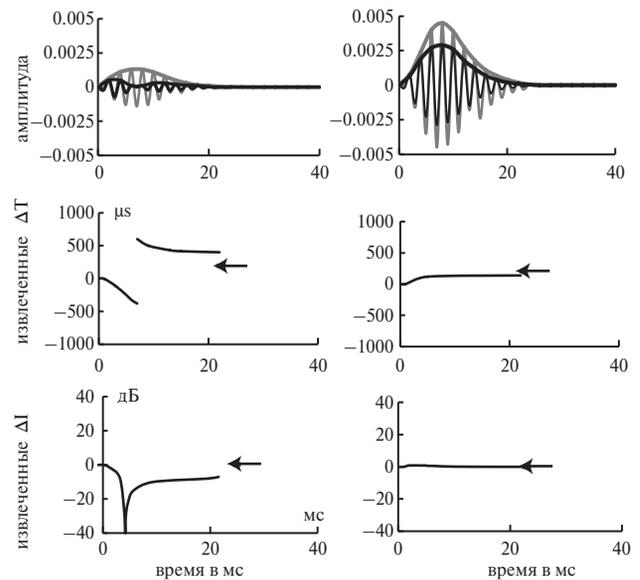


Рис. 4. Выходные сигналы гамма-тонального фильтра с центральной частотой (ЦЧ) 500 Гц в левой колонке, 676 Гц — в правой колонке, в зависимости от времени. Сигналами служили пары шелчков, показанные на схеме рис. 2А, П тип, справа, подаваемые в левое (черный цвет) и правое ухо (серый цвет). В верхней части рисунка показаны выходные данные левого и правого фильтров. Во втором и третьем ряду каждого столбца показаны мгновенные значения ΔT и ΔI , измеренные после фильтрации. Стрелки показывают реальные различия в эхо-сигнале (по [25]). Объяснения см. в тексте.

значения показывают, что сигналы с правого уха опережают сигналы с левого, что противоречит информации, подаваемой на вход фильтра. Реальные различия (+200 мкс), присутствующие в эхо-сигнале, показанные на рисунке стрелкой, отсутствуют в извлеченных ΔT . Наибольшие значения и изменения мгновенного извлеченного ΔI наблюдаются в выходных данных с фильтра с ЦЧ 500 Гц и практически отсутствуют на выходе соседнего фильтра. Таким образом, мгновенные ΔT и ΔI на выходах фильтров иногда существенно отличаются по величине и знаку от тех, которые присутствуют на входах, и рисунок этих различий может не совпадать в разных частотных полосах. Извлеченные ΔT и ΔI могут противоречить друг другу, поэтому может наблюдаться компенсация между извлеченными ΔT и ΔI , т. е. компенсация между вычисленными различиями по времени и интенсивности (time-intensity trade), приводящая к снижению чувствительности к ΔT [25, 65].

Приведенные выше рассуждения были справедливы для коротких стимулов, например, щелчков. Если длительность стимула больше величины задержки, то стимулы (прямой и эхо-сигнал) перекрываются во времени (рис. 2Б). На участке перекрывания стимулов возникает физическая интерференция между ними, которая может создавать межусные различия по интенсивности еще до того, как эта часть стимула достигнет БМ (в отличие от коротких сигналов, где длительность сигнала меньше задержки, и интерференция происходит только на БМ) [49, 50, 62]. Извлеченные ΔT до прихода эхо-сигнала значения — стабильные и недвусмысленные, в отличие от участка перекрывания стимулов. В недавних исследованиях ЭП было выявлено, что на латерализацию ЗО в большей степени влияет ΔT начальной части стимула, по сравнению с продолжающейся частью. Это явление назвали “onset dominance” — “доминирование начала стимула” (ДНС) [50, 60]; к настоящему времени оно учитывается и при анализе восприятия длящихся стимулов [61]. Однако продолжающаяся часть тоже важна для ЭП. Дизон и Колберн [14] показали, что если начало (до прихода эхо-сигнала) и конец (после выключения прямого сигнала) удалить, то ЭП все равно возникает за счет продолжающейся части. Поэтому для прогнозирования действия ЭП необходимо провести сравнение начала стимула до прихода эхо-сигнала с комбинированной частью, состоящей из прямого и эхо-сигналов. В исследованиях Пасторе и Брааша [50] и Стекера и Брауна [60] было высказано предположение, что ΔT , извлеченные слуховой системой из начала стимула до прихода эхо-сигнала, приводят к стойкому проявлению ЭП, поскольку извлеченная ΔT соответствует положению прямого сигнала. В то же время, извлеченные ΔT из области перекрытия стимулов могут принимать разные значения, таким

образом, приводить к более слабому ЭП. В этом случае большую роль начинают играть извлеченные ΔI , и так как в условиях ЭП в продолжающейся части сигнала ΔI могут искажаться, то и воспринимаемое положение оказывается переменным.

В моделях бинаурального слуха не существует общепринятого способа того, как межусные различия по интенсивности используются в сочетании с межусными различиями по времени [49, 65]. Одним из способов кодирования информации об амплитудах звуков в волокнах СН является увеличение скорости их срабатывания с увеличением амплитуды стимула (например, [29]). На этом основании в модели Толлина [65] информация об амплитуде каждого стимула вычислялась из амплитуд моделируемых разрядов, наблюдаемых за определенный период времени для одинаковых частотных каналов справа и слева. Сумма разрядов за этот период времени может быть принята как величина амплитуды стимулов, приходящих на ушную раковину. Извлеченное ΔI рассчитывалось как отношение сумм смоделированных нейронных реакций, возведенных в квадрат для двух частотных каналов (справа и слева). В модели Пасторе и Брааша [49] извлеченное ΔI рассчитывалось как соотношение энергии сигналов с выходов для каждого фильтра (с правого и левого уха), без пересчета в разряды СН. Интеграция ΔI и ΔT в одних моделях рассчитывалась для каждого частотного канала (например, [49]), а в других это была последняя стадия вычисления воспринимаемого латерального положения, как в модели Толлина [65].

Итак, в соответствии с перечисленными выше этапами в каждом частотном канале происходит вычисление межусной кросс-корреляционной функции, величина которой при определенной межусной задержке предсказывает ожидаемую частоту импульсов нейрона МВО [65, 74]. В моделях извлеченное ΔT прогнозируется на основе ответов популяции модельных нейронов с одинаковой частотной настройкой. Воспринимаемое положение нельзя объяснить ответом только одного нейрона. В моделях извлеченное ΔT прогнозируется на основе ответов популяции нейронов с одинаковой частотной настройкой. Взвешенные функции моделируют ответы популяции нейронов [22, 65, 73, 74]. На рисунке 3 — это второй модуль блока ЦНС, где предсказанная активность нейронов МВО подвергается взвешиванию внутри частотного канала. Например, используется весовая функция, определяющая плотность распределения извлеченных ΔT [65] или межусных различий по фазе ΔP [22, 74]. Функция, задающая плотность распределения извлеченных ΔT , ограничивает распределение возможных межусных задержек и увеличивает вес минимальных ΔT . Физиологические данные свидетельствуют о том, что в задних холмах больше бинауральных нейронов, которые максимально

реагируют на небольшие междушумные задержки, чем на большие [31, 32, 63].

В следующем модуле прогнозируется такое распределение нейронов задних холмов, в котором низким и средним частотам оказывается “предпочтение” [74]. В этом модуле весовые функции применяются к извлеченным ΔT на выходах всего набора частотных каналов, с приданием большего веса определенному частотному диапазону. Согласно ряду исследований [26, 65, 66, 68], слушатели особенно чувствительны к междушумным временным и фазовым различиям в частотной области 700–750 Гц. В литературе этот частотный диапазон упоминается как область спектрального доминирования (spectral dominance region), а явление может упоминаться как частотное доминирование (frequency dominance). Полученные в области спектрального доминирования (ОСД) извлеченные ΔT имеют больший перцептивный “вес” по сравнению с извлеченными ΔT других частотных областей, например, в моделях Ся и Шинн-Каннингем [74].

Последний модуль – вычисление латерального положения ЗО, которое рассчитывается на основе интеграции вычисленных извлеченных ΔT (и ΔI , если интеграция не произошла на более ранних этапах) по всем использованным в модели каналам, например, в модели Ся и Шинн-Каннингем [74]. Этот модуль можно назвать центр принятия решений (decision center [73]), поскольку локализация (латерализация) складывается из взаимодействия более чем одной системы [1].

Как видно из данного раздела и рисунка 3, ни в одной из периферических моделей не использовалось центральное подавление. Именно моноауральная периферическая обработка сигналов (т. е. обработка в каждом ухе отдельно) решающим образом влияет на конечный результат бинаурального восприятия – локализацию ЗО, создаваемого прямыми и эхо сигналами. Далее предложенные модели и теории будут более подробно рассмотрены в хронологическом порядке.

СХОДСТВА И ОТЛИЧИЯ МОДЕЛЕЙ

Харрис с соавторами впервые попытались ответить на вопрос о том, как периферическая слуховая обработка последовательных стимулов может влиять на локализацию [24]. Однако в этой работе моделировалось только взаимодействие двух импульсов на БМ одного уха. Вследствие этого возникла трудность интерпретации влияния периферического взаимодействия на локализацию, так как в этой модели не проводилось сравнение информации, идущей от двух ушей, т. е. не учитывались извлеченные ΔT и ΔI .

Первая модель, показывающая, что интерференция двух щелчков на БМ и вызванные этими взаимодействиями извлеченные ΔT могут вызвать подобные ЭП эффекты без участия центральных тормозных механизмов, была разработана Толлином [65] на основе бинауральной теории Колберна [12]. Согласно предварительным расчетам, вычисленные спектры плотности энергии суммы прямого и эхо-сигнала для каждого уха различались. Знак и размер междушумных различий зависели от задержки и частоты, причем наибольшие различия были получены в ОСД. Таким образом, моноауральные взаимодействия между прямым и эхо сигналами (рис. 2А, II тип) создавали междушумные различия. Модель, предложенная Толлином [65], прогнозировала результаты экспериментов с ЭП, сосредоточившись только на ОСД [65, 67].

В основе модели Толлина [65] лежат два предположения:

1. Слуховая система оценивает положение ЗО исключительно на основе информации в ОСД, а информация от остальных частотных областей в модели игнорируется.

2. Взаимодействие прямого и эхо-сигнала происходит через центральную временную взвешивающую функцию. Толлин не рассматривал интерференцию стимулов непосредственно внутри фильтров.

Для проверки модели Толлин [65] использовал сигналы (щелчки длительностью 1 мс), которые показаны на рис. 2 А (щелчки I и II типа). Ответы БМ для правого и левого уха были смоделированы как выходной сигнал узкополосных гамма-тоновых фильтров [10, 51] с ЦЧ 750 Гц. Предполагалось, что слуховые фильтры являются линейными и инвариантными по времени. Из этого следовало, что ответ на сумму прямого и эхо-сигналов будет эквивалентен сумме ответов на отдельные сигналы. После фильтрации сигнал был выпрямлен на полуволны, а затем смоделированные последовательности нейронных импульсов СН левого и правого уха направлялись в специальное устройство, вычисляющее кросс-корреляционную функцию, соответствующее первому модулю блока обработки в ЦНС. Последовательности нейронных импульсов сравнивали на основе взаимной корреляции (аппроксимация действия нейронов МВО) и умножали на две весовые функции: гауссову функцию, определяющую плотность распределения извлеченных ΔT с максимумом в 0 мкс, и экспоненциальную функцию, которая придавала больший вес последним входным данным для функции кросс-корреляции. После взвешивания извлеченные ΔT усредняли по всему временному отрезку в 5 мс, выбранному Толлином [65], и определяли наибольший пик распределения средних значений извлеченных ΔT . Извлеченные ΔI рассчитывались

как соотношение сумм разрядов смоделированных нейронных ответов правого и левого уха (на рис. 3 соответствует модулю ЦНС “взвешивание внутри частотного канала”). Таким образом аппроксимировалась работа клеток задних холмов [22, 32, 65]. Итоговое воспринимаемое латеральное положение ЗО прогнозировалось на основе предложенной Хартунгом [21] модели, которая связывала латеральное положение ЗО с извлеченными ΔT и ΔI .

Модель Толлина успешно прогнозировала результаты, которые были получены в психофизических экспериментах, проведенных для ее проверки [65], а также в работе Уолша с коллегами [71]. Также Толлин [65] сумел объяснить “аномальную латерализацию”, которая может возникать для задержек короче 2 мс [8, 14, 17, 68, 70, 85]. Обычно при небольших задержках прямой и эхо-сигнал перцептивно сливаются в один ЗО, который воспринимается как расположенный в области нахождения прямого сигнала. В случае аномальной латерализации воспринимаемое положение ЗО находится в области расположения эхо-сигнала. Согласно предположению Толлина [65, 66], при задержках до 2 мс аномальная латерализация может быть вызвана взаимной компенсацией извлеченных межшумных различий в фазовом спектре и в спектральной плотности.

Таким образом, Толлин [65] продемонстрировал, что некоторые аспекты ЭП могут быть объяснены взаимодействием двух стимулов на периферическом уровне слуховой системы. Модель позволяла прогнозировать воспринимаемое положение ЗО в области расположения прямого сигнала, просто опираясь на ОСД. Одним из серьезных ограничений этой модели было то, что не учитывались такие процессы, как адаптация и сжатие.

Следующее исследование, моделирующее периферическое взаимодействие двух стимулов, было проведено Хартунгом и Трахиотисом [25]. В качестве стимулов были использованы импульсы — шелчки II типа (рис. 2А, слева). Однако, в отличие от Толлина [65], они предположили, что взаимодействие двух стимулов происходит независимо внутри каждого частотного фильтра. В работе Хартунга и Трахиотиса [25] использовалось четырнадцать гамматоновых фильтров [51], ЦЧ которых находилась в пределах от 244.7 до 1690 Гц.

Для того чтобы учесть такие явления, как адаптация и сжатие, Хартунг и Трахиотис [25] дополнили свою модель периферического взаимодействия моделью “волосковых клеток” Меддиса [41, 43]. Данные, полученные на выходе каждого слухового фильтра, служили входными данными для модуля “волосковых клеток”, который уменьшал величину входящего сигнала с течением времени, что позволяло придать больший вес начальному участку стимуляции. Однако он не влиял на внутренние

эффективные ΔT и ΔI . На основе отфильтрованных сигналов в каждом частотном канале рассчитывались кросс-корреляционные функции на временном отрезке длительностью 30 мс, что позволяло учитывать информацию на выходе самых узких фильтров (в данном случае для фильтра с ЦЧ 244.7 Гц). Поскольку Хартунг и Трахиотиса [25] интересовала оценка эффектов, возникающих главным образом в результате периферической обработки, они не использовали весовые функции (ни определяющую плотность распределения извлеченных ΔT внутри каналов, ни придающую больший вес информации, идущей из фильтра, имеющего ЦЧ около 750 Гц). Функции взаимной корреляции были суммированы для каждой задержки корреляции с равным весом по всем 14 фильтрам. После суммирования латерализация рассчитывалась по пику взаимной корреляции от левого и правого уха. Компьютерное моделирование показало, что введение модуля “волосковых клеток” улучшило прогнозирование поведенческих данных [43, 59].

Для оценки работы своей модели Хартунг и Трахиотис [25] сравнили результаты из предыдущих работ [58, 70, 79] с прогнозируемыми данными и обнаружили хорошее совпадение.

В следующей модели, предложенной Ся и Шин-Каннингем [74], рассматривалась периферическая обработка узкополосных и широкополосных сигналов. Модель включала в себя три модуля: взаимодействие прямого и эхо-сигналов на БМ, адаптацию ответов на уровне СН и ОСД. Часть модели, отвечающая за прогнозирование работы периферической системы, была основана на модели Карни [10] с небольшими изменениями. Фильтры в модели Карни меняли полосу пропускания с течением времени в зависимости от амплитуды стимула. В модели Ся и Шин-Каннингем [74] для прогнозирования полосовой фильтрации БМ были использованы гамматоновые фильтры [51], что позволило изолировать эффект фильтрации на БМ от эффектов адаптации, происходящих на последних стадиях периферической обработки.

Выходные данные 14 фильтров пропускались через модели ВВК и синапса ВВК-СН [9], прогнозирующие преобразование колебаний БМ в электрические потенциалы, приводящие к высвобождению нейромедиаторов в синапсе ВВК-СН. Подробные описания вспомогательных уравнений и значений параметров ВВК и модели синапса ВВК-СН можно найти в модели Карни [10], в которой для прогнозирования адаптации в синапсе ВВК-СН использовалась диффузионная модель Вестермана и Смита [71]. В отличие от модели волосковых клеток Меддиса [41], использованной Хартунгом и Трахиотисом [25], в модели Карни степень адаптации зависела и от интенсивности, и от частоты стимула. Таким образом, прогнозировалась мгновенная, изменяющаяся во времени

вероятность появления нейронных импульсов в волокне СН на основе случайного пуассоновского процесса [10].

В блоке, соответствующем обработке в ЦНС, сначала вычислялись кросс-корреляционные функции, соответствующие уровню обработки в нейронах МВО. Кросс-корреляционные функции рассчитывались для прогнозируемых выходов волокон СН в течение 40 мс. Затем прогнозируемая активность нейронов МВО дополнялась весовыми функциями, моделируя деятельность нейронов задних холмов. Для предсказания воспринимаемого положения узкополосных стимулов кросс-корреляционные функции рассчитывались для одного частотного канала (фильтра с ЦЧ 500 Гц), а затем, после умножения на весовую функцию извлеченных междушнурных различий по фазе [22], интегрировались по времени. В случае широкополосных стимулов кросс-корреляционные функции рассчитывались для 14 частотных каналов, дополнялись весовыми функциями междушнурных различий по фазе, а затем придавался больший вес информации, идущей из ОСД. И, наконец, происходила интеграция для каждой междушнурной задержки по всем 14 частотным каналам. Воспринимаемое положение определялось величиной ΔT , которая соответствовала центру вычисленных ΔT .

В модели Ся и Шин-Каннингем [74] оценивался вклад трех процессов в прогнозируемую латерализацию ЗО: интерференции на БМ, адаптации и ОСД. Ниже рассмотрим подробнее полученные авторами результаты.

Влияние интерференции оценивали в отсутствие адаптации. Полученные эффекты взаимодействия сигналов на БМ соответствовали данным, представленным Хартунгом и Трахиотисом [25]. Фазовые взаимодействия внутри фильтра могли приводить к ненулевым значениям извлеченных ΔI на выходах гамматоновых фильтров, несмотря на то что интенсивность прямого и эхо-сигналов, подаваемых на вход фильтров, была одинаковой. Также извлеченные ΔT на выходе фильтров с разными ЦЧ могли отличаться. На основе этого прогнозировали, как будет зависеть воспринимаемое положение ЗО от ширины полосы сигнала при разных задержках. Расчетные данные для узкополосных сигналов значительно варьировали в зависимости от задержки. Прогнозируемое положение ЗО при задержке 2 мс смещалось в сторону эхо-сигнала, а для 1 мс – находилось в области прямого сигнала. При обработке широкополосных сигналов выходные данные всех фильтров, попадающих в задействованную полосу, при дальнейшей обработке суммировались. Это приводило к более плавным изменениям расчетного воспринимаемого положения в зависимости от задержки. Полученная закономерность была подтверждена в психофизических экспериментах, проведенных для проверки

модели. Косвенным подтверждением эффективности модели Ся и Шин-Каннингем [74] также могут служить результаты, полученные в других исследованиях для сигналов с шириной полосы, не превышающей 100 Гц [8, 14], где ЭП мог не наблюдаться. При коротких задержках (например, 1–2 мс) ЗО должен располагаться в области нахождения прямого сигнала, однако для сигналов с шириной полосы меньше 100 Гц ЗО был “размыт” и положение его было неоднозначно, и при этом наблюдались существенные индивидуальные различия. Ся и Шин-Каннингем [75] предположили, что при применении узкополосных сигналов на суждения слушателей могли влиять как извлеченные ΔT , так и извлеченные ΔI . Воспринимаемые положения, соответствующие этим двум параметрам, могли противоречить друг другу, что и привело к “размытию” ЗО и неоднозначным воспринимаемым положениям. Таким образом, взаимодействия внутри гамматонного фильтра не могли однозначно объяснить локализацию ЗО в области прямого сигнала.

Ся и Шин-Каннингем [74] подтвердили выводы Хартунга и Трахиотиса [25] о том, что адаптация усиливала роль прямого сигнала и способствовала его доминированию. Адаптация в синапсе ВВК-СН приводит к тому, что ответ СН, очень сильный в начале стимула, затем быстро снижается до меньшего стационарного значения. Следовательно, адаптация увеличивает относительный вес, придаваемый начальным реакциям (реакции на прямой сигнал), смещая центр тяжести кросс-корреляционных функций в сторону ΔT прямого сигнала. В работе Ся и Шин-Каннингем [74] было рассмотрено, как влияет адаптация на частоту разрядов СН различается в разных частотных каналах, и как это влияет на прогнозы латерализации для широкополосных стимулов. Начальная реакция высокочастотных волокон, как правило, больше, чем у низкочастотных [71], поэтому быстрая адаптация в ответе СН сильнее влияла на предсказания модели при высоких частотах, чем при низких. Реакция БМ имеет большую продолжительность для низких частот по сравнению с высокими, поэтому для низких частот наблюдалось более сильное взаимодействие между прямым и эхо-сигналами. В кросс-корреляционных функциях на частотах выше 1 кГц при интеграции по всем частотам ΔT прямого сигнала также имели больший вес. Исходя из расчетов, быстрая адаптация в ответе СН влияла на предсказания модели больше на высоких частотах, чем на низких.

Влияние спектрального доминирования оценивалось при исключении модуля, придающего больший вес ΔT ОСД. Анализ показал хорошее соответствие между предсказаниями модели и поведенческими результатами для широкополосных стимулов, если в результате обработки больший вес

придавался области частот в районе 750 Гц. Таким образом, разные экспериментальные схемы и модели подтверждают вывод Толлина и Хеннинга [66] о важности ОСД в латерализации.

Брааш и Блауэрт [8] протестировали способность имитировать ЭП при действии длительных шумовых посылок имеющимися на тот момент времени несколькими моделями: Толлина [65], Хартунга и Трахиотиса [25], а также модифицированной моделью Линдемана [34]. Модель, предложенная Линдеманом, [34] включала элементы центрального торможения для подавления междушумных различий от эхо-сигнала. Для тестирования моделей были использованы шумовые посылки длительностью 200 мс с шириной полосы 100, 400 и 800 Гц и ЦЧ 500 Гц. Было показано, что модели, предложенные Толлином [65], Хартунгом и Трахиотисом [25], довольно успешно предсказывали латерализацию для коротких стимулов, таких как щелчок. Однако для длительных стимулов, когда прямой сигнал перекрывается во времени с эхо-сигналом, их модели не могли правильно предсказать латерализацию, в отличие от модифицированной модели Линдемана [34], где использовалось центральное торможение. В 2018 г. Фрейман с соавторами [16] также высказали сомнение в том, что периферические взаимодействия одинаково хорошо могут объяснить действие ЭП как для коротких стимулов, таких как щелчок, так и для длительных стимулов (серия щелчков), и предположили, что для длительных стимулов могут использоваться другие механизмы.

В психофизическом исследовании Пасторе и Брааша [50] было показано, что при предъявлении шумовых стимулов длительностью 200 мс по мере увеличения задержки возникал колебательный паттерн воспринимаемого положения ЗО, который сильно варьировал у разных слушателей. Например, воспринимаемое положение ЗО для задержки 1 мс располагалось в области нахождения прямого сигнала, а для 2 мс оно сильно смещалось в сторону эхо-сигнала. Математический анализ смоделированных бинауральных сигналов показал сильное влияние физической интерференции на извлеченные ΔI и воспринимаемое положение ЗО, особенно в области частоты 764 Гц. Большую вариабельность ответов слушателей, показывающих положение ЗО в ЭП, авторы объяснили также тем, что сигналы оцениваются слуховой системой по-разному в начале и в продолжающейся части стимула.

В следующей работе Пасторе и Брааш [49] при помощи модели попытались ответить на несколько вопросов об основных механизмах, лежащих в основе ЭП:

1. Что больше влияет на воспринимаемое положение ЗО для длительных стимулов — начальная часть сигнала или продолжающаяся.

2. Какие именно факторы придают больший вес начальной или продолжающейся части стимула.

3. Могут ли одни и те же монауральные периферические механизмы объяснить ЭП как для щелчков длительностью 1 мс, так и для длительных стимулов (шумовой посылки длительностью 41 и 600 мс) и будет ли периферическая обработка так же значима для длительных стимулов, как и для щелчков.

Авторы предположили, что на латерализацию ЗО в большей степени влияла ΔT начальной части стимула по сравнению с продолжающейся частью (доминирования начала стимула). Для оценки влияния доминирования начала стимула использовались фронты нарастания и убывания от 0 до 20 мс (более подробно см. [49, 50]). Взаимодействия на БМ моделировали при помощи 10 фильтров. Для моделирования периферических процессов использовалась модель СН Зилани [81]. Она моделировала нейронную реакцию волокон СН как результат взаимодействия стимулов на БМ, адаптации и нелинейного сжатия. При моделировании центральной обработки, в отличие от использованных в предыдущих моделях кросс-корреляционных анализов, в модели Пасторе и Брааша [49] была использована упрощенная модель определения обнаружения совпадений. Для того чтобы сравнить междушумные различия и оценить их вклад в воспринимаемую латерализацию, в каждом из 10 частотных каналов из прогнозируемой нейронной активности волокон правого и левого СН на основе пика частоты импульсации рассчитывали три вида извлеченных ΔT : 1) ΔT , вычисленное по всей длительности стимула; 2) ΔT начального участка стимула, которое рассчитывалось на участке фронта возрастания; 3) ΔT , которое интегрировалось по накопленным ΔT , возникающим после фронта возрастания. Затем для каждого из этих трех видов извлеченных ΔT было рассчитано средневзвешенное значение по 10 частотным диапазонам с использованием функции взвешивания, предложенной Штерном [64]. Также были рассчитаны извлеченные ΔI , для оценки которых использовались гамматоновые фильтры с теми же ЦЧ, как и для расчетов ΔT в модели СН. Извлеченные ΔI рассчитывались как отношение энергии левого и правого выхода каждого фильтра и затем пересчитывались в извлеченные ΔT . К преобразованным ΔI применялась та же функция взвешивания, что и для извлеченных ΔT , поскольку было показано, что извлеченные ΔI , возникающие в области частот около 750 Гц, по-видимому, оказывают наибольшее влияние на результаты в психофизических экспериментах [50]. Прогнозируемые данные сравнивались с данными, полученными в психофизических экспериментах.

Моделирование показало, что монауральные периферические взаимодействия, которые

используются при объяснении результатов ЭП для коротких стимулов, применимы и для длительных стимулов. Модель Пасторе и Брааша [49], также как и рассмотренные выше модели, не включала специальных модулей, предназначенных для “подавления эха” нисходящим центральным торможением. Авторы пришли к выводу, что для длительных стимулов не требуется отдельный механизм, а вероятнее всего, происходит сравнение извлеченных ΔT в продолжающейся и начальной частях стимула. По-видимому, относительная изменчивость этих двух оценок оказывает значительное влияние на придание большего веса той или другой извлеченной ΔT при вычислении латерализации.

Сравнение результатов моделирования с поведенческими данными позволили авторам предположить, что для стимулов с резким фронтом нарастания при латерализации ЗО большой вес имели ΔT начальной части стимула. Однако с течением времени вес ΔI увеличивался по мере того, как оценка ΔT становилась более изменчивой в пределах отдельных полос фильтрации. Авторы подтвердили предположение, сделанное в своей предыдущей работе [50], что для длительных стимулов ΔI , созданная физической интерференцией на участке наложения стимулов, как бы “притягивает” воспринимаемое положение ЗО к воспринимаемому положению прямого сигнала. Таким образом, оценка ΔT имеет больший вес в начальной части стимула, а оценка ΔI интегрируется на протяжении всей его длительности, и при этом вес ΔI , возникающих за счет физической интерференции на участках перекрытия сигналов, возрастает.

Моделирование также показало, что доминирующее влияние начальной части сигнала может наблюдаться на всех уровнях обработки: во-первых, на периферическом уровне, во-вторых, при вычислении ΔT и ΔI на центральном уровне и, в-третьих, при взвешивании признаков при финальной оценке латерализации стимула. По-видимому, на изменчивость оценок ΔT и ΔI в разных частотных каналах в разное время влияют все три процесса, и в зависимости от их вариабельности увеличивается или уменьшается вес, который придается каждому из признаков при формировании окончательной оценки. На окончательный вариант также может влиять и стратегия слушателя [11, 37, 50]. Авторы предположили, что возможная причина высокой вариабельности между испытуемыми заключается в том, что некоторые испытуемые в своих оценках больше опираются на начальную часть стимула, в то время как другие больше полагаются на текущую часть.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Периферические модели эффекта предшествования состоят из многих модулей, соответствующих

разным этапам обработки звуковых сигналов в слуховой системе, включая определение межзубных различий ΔT и ΔI и дальнейшее вычисление воспринимаемой степени латерализации на основе этих признаков. Главное отличие этих моделей от “центральных” в том, что большая часть проявлений эффекта предшествования объясняется именно периферической обработкой без использования центрального торможения.

Все упомянутые модели хорошо предсказывают эффект предшествования для коротких сигналов и при небольших задержках (до 3–5 мс). Для прогнозирования эффекта предшествования в случае длительных стимулов предложены механизмы оценки и сравнения ΔT и ΔI в начальной и продолжающейся частях стимула, а затем коррекция соответствующих им весовых функций при усреднении в зависимости от изменчивости каждого из этих признаков в разные моменты времени.

Некоторые модули являются компромиссными, поскольку еще нет окончательного согласия относительно деталей обработки. Например, модель синапса ВВК и СН. Вероятно, по мере получения новых данных модели и их отдельные модули еще будут изменяться и дорабатываться.

Как предположили Пасторе и Брааш [49], вычисление весовых функций для признаков, задействованных в ЭП, может быть сопряжено со значительной сложностью, так как принятие окончательного решения о воспринимаемом положении ЗО связано со стратегией слушателей. Это предполагает включение в модель дополнительных модулей, описывающих когнитивные механизмы. Можно предположить, что это будет одним из дальнейших направлений моделирования и изучения эффекта предшествования.

Следует отметить, что описанные здесь модели не могут объяснить некоторые данные, полученные в психофизических экспериментах. Например, почему ЭП слабее при большом разнесении источников прямого и эхо-сигналов, чем когда они находятся близко [39], а также для задержек, которые слишком длинны, чтобы вызвать взаимодействие на БМ, и для которых адаптация будет, вероятно, меньше, что уменьшает выделение информации с прямого сигнала [74]. Можно предположить, что в таких случаях включение в модели дополнительного модуля на уровне задних холмов четверохолмия, прогнозирующего торможение в зависимости от величины ΔT в прямом и отраженном сигнале [73], может повысить вероятность правильного прогнозирования.

Также остается открытым вопрос об оценке влияния периферических механизмов в парадигме ЭП при обработке продолжительных и изменяющихся во времени стимулов, таких как речь, музыка и последовательности щелчков. Можно надеяться, что

со временем благодаря сочетанию различных подходов будут разработаны новые модели и получены новые данные, которые позволят разработать полную теорию эффекта предшествования.

Финансирование работы. Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН (№ 1021062411653-4-3.1.8)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Альтман Я.А.* Пространственный слух. Санкт-Петербург. Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН. 2011:311 с.
2. *Бибиков Н.Г.* Некоторые принципы обработки сигналов слуховой системы // *УЗФФ*. 2014. С. 145349–1.
3. *Шуляков В.С.* Физиология периферического отдела слуховой системы // *Слуховая система*, Ленинград, Наука, 1990. С. 156–166.
4. *Ashmore J.F.* A fast motile response in guinea – pig outer hair cells: the cellular basis of the cochlear amplifier // *J. Physiol.* 1987. V. 388. P. 323–347. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1987.sp016617>.
5. *Von Békésy G.* The variations of phase along the basilar membrane with sinusoidal vibrations // *Acoust. Soc. Am.*, 1947. V. 19. P. 452–460. <https://doi.org/10.1121/1.1916502>
6. *Blauert J.* Spatial hearing: The psychophysics of human sound localization // Harvard MA. The MIT Press. 1997. p. 343. <https://doi.org/10.7551/mitpress/6391.001.0001>
7. *Blauert J., Cobben W.* Some considerations of binaural cross correlation analysis // *Acoustica*. 1978. V. 39. P. 96–104.
8. *Braasch J., Blauert J.* The precedence effect for noise bursts of different bandwidths. II. Comparison of model algorithms // *Acoust. Sci. Technol.* 2003. V. 24. № 5. P. 293–303. <https://doi.org/10.1250/ast.24.293>
9. *Brown A.D., Stecker G.C., Tollin D.J.* The Precedence effect in sound localization // *JARO*. 2015. № 16. P. 1–28 <https://doi.org/10.1007/s10162-014-0496-2>
10. *Carney L.H.* A model for the responses of low-frequency auditory nerve fibers in cat // *J. Acoust. Soc. Am.* 1993. V. 93. № 1. P. 401–417. <https://doi.org/10.1121/1.405620>
11. *Clifton R.K., Morrongiello B.A., Dowd J.M.* A developmental look at an auditory illusion: The precedence effect // *Dev. Psychobiol.* 1984. V. 17. № 5. P. 519–536. <https://doi.org/10.1002/dev.420170509>
12. *Colburn H.S.* Theory of binaural interaction based on auditory-nerve data. II. Detection of tones in noise // *J. Acoust. Soc. Am.* 1977. V. 61. P. 525–533. <https://doi.org/10.1121/1.381294>
13. *Cremer L.* Die Wissenschaftlichen Grundlagen der Raumakustik. Bd.1 Hertz S. Hertz Verlag, Stuttgart 1948. цитировано по *Blauert J.* Spatial hearing: The psychophysics of human sound localization. Harvard MA. The MIT Press. 1997. p 343. <https://doi.org/10.7551/mitpress/6391.001.0001>
14. *Dizon R.M., Colburn H.S.* The influence of spectral, temporal, and interaural stimulus variations on the precedence effect // *J Acoust Soc Am.* 2006. V. 119. P. 2947–2964. <https://doi.org/10.1121/1.2189451>
15. *Fletcher H.* Auditory patterns. // *Rev. Mod. Phys.* 1940. V. 12. P. 47–65. <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.12.47>
16. *Freyman R.L., Morse-Fortier C., Griffin A.M., Zurek P.M.* Can monaural temporal masking explain the ongoing precedence effect? // *J. Acoust. Soc. Am.* 2018. V. 143. P. EL133–EL139. <https://doi.org/10.1121/1.5024687>
17. *Gaskell H.* The precedence effect // *Hearing Res.* 1983. V. 12. № 3. P. 277–303. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(83\)90002-3](https://doi.org/10.1016/0378-5955(83)90002-3)
18. *Goldberg J.M., Brown P.B.* Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tone stimuli: Some physiological mechanism of sound localization // *J. Neurophysiol.* 1969. V. 32. P. 613–636. <https://doi.org/10.1152/jn.1969.32.4.613>
19. *Haas H.* The influence of a single echo on the audibility of speech. // *J Audiol Eng Soc.* 1949. V. 20. P. 146–159. <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.12.47>
20. *Haas H.* On the influence of a single echo on the intelligibility of speech. *Acustica*. 1951. V. 1. P. 48.
21. *Haftner E.R.* Quantitative evaluation of a lateralization model of masking-level differences // *J. Acoust. Soc. Am.* 1971. V. 50. P. 1116–1122. <https://doi.org/10.1121/1.1912743>
22. *Hancock K.E., Delgutte B.* A physiologically based model of interaural time difference discrimination // *J. Neurosci.* 2004. V. 24. P. 7110–7117.

- <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0762-04.2004>
23. *Harris D.M., Dallas P.* Forward masking of auditory nerve fiber responses // *J. Neurophysiol.* 1979. V. 42. P. 1083.
<https://doi.org/10.1152/jn.1979.42.4.1083-1107>
 24. *Harris G.G., Flanagan J.L., Watson B.J.* Binaural interaction of click with a click pair // *J. Acoust. Soc. Am.* 1963. V. 35. P. 672–678.
<https://doi.org/10.1121/1.1918583>
 25. *Hartung K., Trahiotis C.* Peripheral auditory processing and investigations of the ‘precedence effect’ which utilize successive transient stimuli // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 110. P. 1505–1513
<https://doi.org/10.1121/1.1390339>
 26. *Henning G.B.* Lateralization of low-frequency transients // *Hear. Res.* 1983. V. 9. P. 153–172.
[https://doi.org/10.1016/0378-5955\(83\)90025-4](https://doi.org/10.1016/0378-5955(83)90025-4)
 27. *Jeffress L.A.* A place theory of sound localization // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1948. V. 41. № 1. P. 35–39.
<https://doi.org/10.1037/h0061495>
 28. *Jeffress L.A., McFadden D.* MLD’s and the phase angle, alpha // *J. Acoust. Soc. Am.* 1968. V. 43. P. 164.
<https://doi.org/10.1121/1.1910748>
 29. *Kiang N.Y.S., Watanabe T., Thomas E.C., Clark L.F.* Discharge patterns of Single Fibers in the Cat’s Auditory Nerve. Massachusetts: MIT Press Cambridge, 1965. p. 165.
 30. *Kujawa S.G., Liberman M.C.* Effects of olivocochlear feedback on distortion product otoacoustic emissions in guinea pig // *Assoc. Res. Otolaryngol.* 2001. V. 2. P. 268–278
<https://doi.org/10.1007/s101620010047>
 31. *Kuwada S., Stanford T.R., Batra R.* Interaural Phase-Sensitive Units in the Inferior Colliculus of the Unanesthetized Rabbit: Effects of Changing Frequency // *J. Neurophysiol.* 1987. V. 57. № 5. P. 1338–1360
<https://doi.org/10.1152/jn.1987.57.5.1338>
 32. *Kuwada S., Yin T.C.T.* Binaural interaction in low-frequency neurons in the IC of the cat. I. Effects of long interaural delays, intensity, and repetition rate on interaural delay function // *J. Neurophysiol.* 1983. V. 50. P. 981–999.
<https://doi.org/10.1152/jn.1983.50.4.981>
 33. *Liberman M.C., Guinan Jr. J.J.*, Feedback control or the auditory periphery: anti-masking effects of middle ear muscles vs. olivocochlear efferents. // *J. Commun. Disord.* 1998. V. 31. № 6. P. 471–483.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9924\(98\)00019-7](https://doi.org/10.1016/S0021-9924(98)00019-7)
 34. *Lindemann W.* Extension of a binaural cross-correlation model by contralateral inhibition. II. The law of the first wavefront // *J. Acoust. Soc. Am.* 1986. V. 80. № 6. P. 1623–1630.
<https://doi.org/10.1121/1.394326>
 35. *Litovsky R.* Spatial release from masking // *Acoustics Today.* 2012. P. 18–25.
 36. *Litovsky R.* Development of the auditory system // *Handbook of clinical neurology.* 2015. V. 129. P. 55–72.
 37. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62630-1.00003-2>
 38. *Litovsky R.Y.* Developmental changes in the precedence effect: Estimates of minimum audible angle // *J. Acoust. Soc. Am.* 1997. V. 102. № 3. P. 1739–1745.
<https://doi.org/10.1121/1.420106>
 39. *Litovsky R.Y., Colburn H.S., Yost W.A., Guzman S.J.* The precedence effect // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 106. № 4. P. 1633–1654.
<https://doi.org/10.1121/1.427914>
 40. *Litovsky R.Y., Shinn-Cunningham B.G.* Investigation of the relationship among three common measures of precedence: fusion, localization dominance, and discrimination suppression // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. P. 346–358.
<https://doi.org/10.1121/1.1328792>
 41. *Litovsky R.Y., Yin T.C.T.* Physiological studies of the precedence effect in the inferior colliculus of the cat: I. Correlates of psychophysics // *J. Neurophysiol.* 1998. V. 80. P. 1285–1301.
<https://doi.org/10.1152/jn.1998.80.3.1285>
 42. *Meddis R.* Simulation of mechanical to neural transduction in the auditory receptor // *J. Acoust. Soc. Am.* 1986. V. 79. P. 702–711.
<https://doi.org/10.1121/1.393460>
 43. *Meddis R., Lopez-Proveda E.A.* Auditory Periphery: From Pinna to Auditory Nerve. In R. Meddis, E. A. Lopez-Proveda, A.N. Popper, R.R. Fay (Eds). *Computational Models of the Auditory System.* Handbook of Auditory Research. book series (SHAR. V. 35). Boston: Springer, 2010. p. 7
https://doi.org/10.1007/978-1-4419-5934-8_2
 44. *Meddis R., Hewitt M.J., Shackleton T.M.* Implementation details of a computational model of the inner hair-cell auditory-nerve synapse // *J.*

- Acoust. Soc. Am. 1990. V. 87. P. 1813–1816.
<https://doi.org/10.1121/1.399379>
45. *Middlebrooks J.C.* Sound Localization In G.G. Celestia and G. Hickok (Eds). Handbook of Clinical Neurology, Vol. 129 (3rd series) The Human Auditory System, Elsevier B.V., 2015. p. 99–112.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62630-1.00006-8>
46. *Middlebrooks J.C., Green D.M.* Sound localization by human listeners // *Annu. Rev. Psychol.* 1991. V. 42. P. 135–159.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ps.42.020191.001031>
47. *Moore B.J.* An Introduction to the Psychology of Hearing. Emerald Group Publishing Limited, Bingley, UK, 2013. p. 441.
48. *Moore B.C. J., Sek A.* Auditory filtering and the critical bandwidth at low frequencies. In G. A. Manley, G. M. Klump, C. Koppl, H. Fastl., H. Oeckinghaus (Eds.). *Advances in Hearing Research*. World Scientific: Singapore, 1995. p. 425.
49. *Moser T., and Beutner D.* Kinetics of exocytosis and endocytosis at the cochlear inner hair cell afferent synapse of the mouse // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2000. V. 97. № 2. P. 883.
<https://doi.org/10.1073/pnas.97.2.883-888>
50. *Pastore M.T., Braasch J.* The impact of peripheral mechanisms on precedence effect // *J. Acoust. Soc. Am.* 2019. V. 146. № 1. P. 425–444.
<https://doi.org/10.1121/1.5116680>
51. *Pastore M. T., Braasch J.* The precedence effect with increased lag level // *J. Acoust. Soc. Am.* 2015. V. 138. № 4. P. 2079–2089.
<https://doi.org/10.1121/1.4929940>
52. *Patterson R.D., Allerhand M.H., Giguere C.* Time-domain modeling of peripheral auditory processing: A modular architecture and a software platform // *J. Acoust. Soc. Am.* 1995. V. 98. P. 1890–1894.
<https://doi.org/10.1121/1.414456>
53. *Patuzzi R., Robertson D.* Tuning in the mammalian cochlea // *Physiol Rev.* 1988. V. 68. № 4. P. 1009–1092
<https://doi.org/10.1152/physrev.1988.68.4.1009>
54. *Pickles J.O.* Auditory pathways: anatomy and physiology. G. Celestia, G. Hickok (Eds). The Human Auditory System. Handbook of Clinical Neurology Vol 129 (3rd series). Elsevier BV. 2015. p. 3–25.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62630-1.00001-9>
55. *Raman I.M., Zhang S., Trussell L.O.* Pathway-specific variants of AMPA receptors and their contribution to neuronal signaling // *J. Neurosci.* 1994. V. 14. № 8. P. 4998–5010.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.14-08-04998.1994>
56. *Risoud M., Hanson J.N., Gauvrit F. et al.* Sound source localization // *European Annals of Otorhinolaryngol Head Neck Dis.* 2018. V. 135. № 4. P. 259–264.
<https://doi.org/10.1016/j.anorl.2018.04.009>
57. *Rhode W.S., Smith P.H.* Characteristics of tone-pip response patterns in relationship to spontaneous rate in cat auditory nerve fibers // *Hear. Res.* 1985. V. 18. № 2. P. 159–168.
[https://doi.org/10.1016/0378-5955\(85\)90008-5](https://doi.org/10.1016/0378-5955(85)90008-5)
58. *Sellick P.M., Patuzzi R., Johnstone B.M.* Measurement of basilar membrane motion in the guinea pig using the Mössbauer technique // *Acoust. Soc. Am.* 1982. V. 72. № 1. P. 131–141.
<https://doi.org/10.1121/1.387996>
59. *Shinn-Cunningham B.G., Zurek P.M., Durlach N.I., Clifton R.K.* Cross-frequency interactions in the precedence effect // *J. Acoust. Soc. Am.* 1995. V. 98. № 1. P. 164–171.
<https://doi.org/10.1121/1.413752>
60. *Slaney M.* An efficient implementation of the Patterson- Holdsworth auditory filter bank // *Apple Computer Technical Report* 1993. P. 1–42.
61. *Stecker G.C., Brown A.* Temporal weighting of binaural cues revealed by detection of dynamic interaural differences in high-rate Gabor click trains // *J. Acoust. Soc. Am.* 2010. V. 127. № 5. P. 3092–3102.
<https://doi.org/10.1121/1.3377088>
62. *Stecker G.C., Bernstein L.R., Brown A.D.* Binaural hearing with temporally complex signals. In R.Y. Litovsky, M. J. Goupell, R.R. Fay, A.N. Popper (Eds) *Binaural Hearing*. New York: Springer, 2021. V. 73, p. 145–180.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-57100-9_6
63. *Stecker G.C., Moore T.M.* Reverberation enhances onset dominance in sound localization // *J. Acoust. Soc. Am.* 2018. V. 143. № 2. P. 786–793.
[doi: 10.1121/1.5023221](https://doi.org/10.1121/1.5023221)
64. *Stern R.M., Trahiotis C.* Models of binaural interaction. In B.C.J. Moore (Eds). *Handbook of perception and cognition*, Ed 2, Hearing. San Diego: Academic, 1995. p 347.

65. *Stern R.M., Zeiberg A.S., Trahiotis C.* Lateralization of complex binaural stimuli: A weighted-image model // *J. Acoust. Soc. Am.* 1988. V. 84. № 1. P. 156–165.
<https://doi.org/10.1121/1.396982>
66. *Tollin D.J.* Computational model of the lateralization of clicks and their echoes In S. Greenberg, M. Slaney, M. Berkeley (Eds). *Proceedings of the NATO Advanced Study Institute on Computational Hearing.* 1998, p. 77–82.
67. *Tollin D.J., Henning G.B.* Some aspects of the lateralization of echoed sound in man. I. The role of the stimulus spectrum // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 105. № 2. P. 838–849.
<https://doi.org/10.1121/1.426273>
68. *Tollin D.J., Henning G.B.* Some aspects of the lateralization of echoed sound in man. I. The classical interaural-delay based precedence effect // *J. Acoust. Soc. Am.* 1998. V. 104. № 5. P. 3030–3038.
<https://doi.org/10.1121/1.423884>
69. *Tollin D.J., Henning G.B.* Anomalous lateralization in the precedence effect with novel two-echo stimuli // *J. Acoust. Soc. Am.* 1996. V. 100. P. 2593.
<https://doi.org/10.1121/1.417579>
70. *Trahiotis C., Hartung K.* Peripheral auditory processing, the precedence effect and responses of single units in the inferior colliculus // *Hearing Research.* 2002. V. 168. P. 55–59.
[https://doi.org/10.1016/S0378-5955\(02\)00357-X](https://doi.org/10.1016/S0378-5955(02)00357-X)
71. *Wallach H., Newman E.B., Rosenzweig R.* The precedence effect in sound localization // *Am J Psychiatr.* 1949. V. 62. № 3. P. 315–336.
<https://doi.org/10.2307/1418275>
72. *Westerman L.A., Smith R.L.* A diffusion model of the transient response of the cochlear inner hair cell synapse // *J. Acoust. Soc. Am.* 1988. V. 83. P. 2266–2276.
<https://doi.org/10.1121/1.396357>
73. *Westerman L.A., Smith R.L.* Rapid and Short Term Adaptation in Auditory-Nerve Responses // *Hear. Res.* 1984. V. 15. № 3. P. 249–260.
[https://doi.org/10.1016/0378-5955\(84\)90032-7](https://doi.org/10.1016/0378-5955(84)90032-7)
74. *Xia J., Brughera A., Colburn H.S.* Physiological and psychophysical modeling of the precedence effect // *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2010. V. 11. P. 495–513.
<https://doi.org/10.1007/s10162-010-0212-9>
75. *Xia J., Shinn-Cunningham B.* Isolating mechanisms that influence measures of the precedence effect: Theoretical predictions and behavioral tests // *J. Acoust. Soc. Am.* 2011. V. 130. № 2. P. 866–882.
<https://doi.org/10.1121/1.3605549>
76. *Yin T.C.T.* Physiological correlates of the precedence effect and summing localization in the inferior colliculus of the cat // *J. Neurosci.* 1994. V. 14. P. 5170–5186.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.14-09-05170.1994>
77. *Yin T.C.T., Chan J.C.K.* Interaural time sensitivity in medial superior olive of cat // *J. Neurophysiol.* 1990. V. 64. № 2. P. 465.
<https://doi.org/10.1152/jn.1990.64.2.465>
78. *Yin T.C.T., Chan J.C.K., Carney L.H.* Effects of interaural time delays of noise stimuli on low-frequency cells in the cat's inferior colliculus. III. Evidence for cross-correlation // *J. Neurophysiol.* 1987. V. 58. P. 562–583.
<https://doi.org/10.1152/jn.1987.58.3.562>
79. *Yost W.A.* Auditory Perception In V.S. Ramachandran (Eds). *Encyclopedia of the Human Brain.* V. 1. Academic Press, 2002. p. 303.
<https://doi.org/10.1016/B0-12-227210-2/00047-9>
80. *Yost W.A., Soderquist D.R.* The precedence effect: Revisited // *J. Acoust. Soc. Am.* 1984. V. 76. № 5. P. 1377–1383.
<https://doi.org/10.1121/1.391454>
81. *Zhang X., Carney L.H.* Analysis of models for the synapse between the inner hair cell and the auditory nerve // *J. Acoust. Soc. Am.* 2005. V. 118. P. 1540–1553.
<https://doi.org/10.1121/1.1993148>
82. *Zilany M.S.A., Bruce I.C., Carney L.H.* Updated parameters and expanded simulation options for a model of the auditory periphery // *J. Acoust. Soc. Am.* 2014. V. 135. № 1. P. 283–286.
<https://doi.org/10.1121/1.4837815>
83. *Zilany M.S., Bruce I.C.* Modeling auditory-nerve responses for high sound pressure levels in the normal and impaired auditory periphery *J. Acoust. Soc. Am.* 2006. V. 120. № 3. P. 1446–1466.
<https://doi.org/10.1121/1.2225512>
84. *Zilany M.S., Bruce I.C., Nelson P.C., Carney L.H.* A phenomenological model of the synapse between the inner hair cell and auditory nerve: Long-term adaptation with power-law dynamics // *J. Acoust.*

- Soc. Am. 2009. V. 126. № 5. P. 2390–2412.
<https://doi.org/10.1121/1.3238250>
85. Zurek P.M. The precedence effect. In W.A. Yost, G. Gourevitch (Eds) *Directional hearing*. Springer-Verlag: New York, 1987. p. 85–105.
https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4738-8_4
86. Zurek P.M. The precedence effect and its possible role in the avoidance of interaural ambiguities // *J. Acoust. Soc. Am.* 1980. V. 67. P. 953–964.
<https://doi.org/10.1121/1.383974>
87. Zwicker E. Subdivision of the audible frequency range into critical bands (Frequenzgruppen) // *J. Acoust. Soc. Am.*, 1961. V. 33. P. 248.
<https://doi.org/10.1121/1.1908630>

Contribution of the Peripheral System to Auditory Signal Processing in Modeling the Precedence Effect

M. Yu. Agaeva

*Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia
E-mail: AgaevaMY@infran.ru*

Abstract – The precedence effect, or the law of the first wave, is important for localization of sound sources in a reverberant environment. Sound propagates in multiple directions and is subsequently reflected from different surfaces. As a result, the listener is faced with sound waves from the sound source and also with its reflections. However, despite this “acoustic chaos”, the listener can localize the sound source fairly accurately. This review is regarded to “peripheral” models of the precedence effect. The effect is explained by peripheral auditory processing without the central inhibition. This article reviews the precedence effect and its properties; describes the localization of the sound source and the structure of the peripheral part of the human auditory system; describes the general points of all peripheral models; discusses similarities and differences between models; and proposes further development paths.

Keywords: precedence effect, peripheral auditory processing.