На правах рукописи

Семенова Варвара Викторовна

ОКНО ИНТЕГРАЦИИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СЛУХОВОЙ ИНФОРМАЦИИ У ЧЕЛОВЕКА: ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПСИХОФИЗИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВОСПРИЯТИЯ

1.5.5 – Физиология человека и животных

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2022

Работа выполнена в лаборатории физиологии слуха Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт физиологии им. И.П.Павлова РАН

Научный руководитель:
Шестопалова Лидия Борисовна, доктор биологических наук

Официальные оппоненты:
Кропотов Юрий Дмитриевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией нейробиологии программирования действий ФГБУН Институт мозга человека им. Н.П. Бехтеревой РАН
Васильева Марина Юрьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры высшей нервной деятельности и психофизиологии Биологического факультета ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук

Защита состоится « » _____ 2022 года в ____ часов на заседании диссертационного совета 24.1.137.01 (Д002.020.01) при ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН (199034, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 6, тел. (812)328-07-01, электронная почта pavlov.institute@infran.ru, сайт http://infran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН (Санкт-Петербург, наб. Макарова, д.6) и на сайте Института http://infran.ru

Автореферат разослан «____» _____2022 года

Ученый секретарь
диссертационного совета, д.б.н. Ордян Н.Э

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Восприятие человеком движущихся источников звука было и остается предметом многочисленных нейрофизиологических исследований. В течение многих лет чувствительность слуховой системы человека к движению звуковых стимулов изучалась в основном психофизическими методами. Показателем пространственной разрешающей способности слуха для неподвижных сигналов служит минимальный различимый угол (minimum audible angle, MAA), а для движущихся – минимальный различимый угол движения (minimum audible movement angle, MAMA). С ростом скорости движения стимула MAMA линейно возрастает, при этом время обнаружения движения источника звука, определяемое как время достижения MAMA, с увеличением скорости сокращается (Perrott, Musicant, 1977; Grantham, 1986; Chandler, Grantham 1992; Альтман, 2011; Семенова и др., 2020). В основе ухудшения пространственной остроты слуховой системы с ростом скорости стимула лежит ее инерционность, т.е. свойство обнаруживать смещение источника звука не мгновенно, а лишь по прошествии некоторого промежутка времени, необходимого для интеграции акустической информации. Имеющиеся в литературе значения времени интеграции для слуховой системы человека варьируют в широких пределах в зависимости от способа его оценки и от вида звуковой стимуляции. При изучении граничных условий возникновения ощущения движения время интеграции составляло 80–150 мс (Альтман, 1983; Альтман 2011), а при определении пространственной разрешающей способности слуха (MAMA) этот временной промежуток достигал нескольких сотен миллисекунд (Chandler, Grantham 1992; Saberi, Hafter, 1997).

Изучение нейрональных механизмов слуховой обработки движущихся стимулов путем анализа ЭЭГ, в том числе слуховых вызванных потенциалов, позволяет получить новую информацию относительно временных характеристик реакции на движение. Чтобы исследовать ответ на движение (motion-onset response, MOR) отдельно от неспецифического ответа на

включение звука, применяют прием разнесения во времени момента включения стимула и начала его движения (т.н. парадигма отсроченного движения). Ответ на начало движения состоит из раннего негативного (“change”-N1, cN1) и позднего позитивного компонентов (“change”-P2, cP2), и рассматривается в качестве электрофизиологического коррелята процесса локализации движущегося стимула (Варфоломеев, Старостина, 2006; Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009). Потенциал MOR имеет большую латентность, чем ответ на включение. Установлено, что амплитуда компонентов cN1 и cP2 монотонно увеличивается с ростом скорости движения, а их латентность уменьшается.

Соответствие между психофизическими и электрофизиологическими временными показателями процессов локализации движущихся стимулов изучено недостаточно подробно. Первоначально исследования на эту тему были проведены в области зрительного восприятия, где была показана взаимосвязь между характеристиками зрительных вызванных ответов на начало движения стимула и параллельными психофизическими измерениями (Patzwahl, Zanker, 2000).

Исследования локализации звуковых стимулов показали, что характеристики потенциала MOR также тесно коррелируют с временем реакции при субъективном различении движущихся сигналов (Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2010). Можно предположить, что латентность MOR может быть объективным показателем процессов интегрирования пространственной информации во времени, происходящих в слуховой системе в ходе восприятия движущихся стимулов. Потенциал MOR регистрируется при движении стимула со скоростями не ниже 60 град/с (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2010, 2012; Grzeschik et al., 2010, 2013), тогда как на психофизическом уровне человек способен различать гораздо более медленное движение (Harris и Sergeant, 1971; Altman & Viskov, 1977; Grantham, 1986; Sabery, Perrott, 1990; Carlile & Best, 2002; Getzmann et al., 2004; Schmiedchen et al., 2013; Carlile, Leung, 2016). Предположительно, эти различия могут объясняться соотношением временного интервала, который

требуется для формирования вызванного ответа, и времени, за которое звуковой сигнал проходит расстояние, соответствующее минимально различимому углу для движущихся стимулов (MAMA).

Цель и задачи исследования

Цель исследования – комплексная оценка временного окна интеграции пространственной слуховой информации. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить психофизические характеристики восприятия сигналов с отсроченным началом движения в активной задаче локализации: пороговое время определения направления движения, минимально различимый угол движения (MAMA) и время реакции.
2. Оценить связь характеристик потенциала MOR со скоростью движения и с пороговым временем определения направления, полученным в психофизическом эксперименте.
3. Оценить оптимальное время интеграции акустической информации о движении звука на основании психофизических и электрофизиологических показателей процессов сенсорной обработки.

Научная новизна

Существует ряд нерешенных вопросов, связанных с реакцией мозга на движение звука: во-первых, не определены психофизические параметры восприятия движения звука, характеризующие бинауральные механизмы обработки движения как самостоятельного (не связанного с включением сигнала) слухового события. Во-вторых, отсутствуют электрофизиологические данные о величине временного окна интеграции пространственной слуховой информации, а также о ее взаимосвязи с ответом на начало движения. Научная новизна работы определяется комплексным исследованием электрофизиологических и психофизических параметров, определяющих окно интеграции пространственной акустической информации. В качестве модели динамической акустической

среды были использованы звуковые сигналы, в которых движение представляет собой отдельное перцептивное событие.

В психофизическом исследовании предложен способ оценки окна интеграции, характеризующего процесс анализа информации о пространственном положении движущегося звука. На основании зависимости минимального различимого угла движения от скорости стимула проведена оценка порогового угла смещения (около 2 град), а также времени интеграции пространственной слуховой информации (около 35 мс), величина которого оказалась в два раза меньше известной для сигналов, у которых движение начиналось в момент включения.

Впервые определено пороговое время определения направления звукового стимула в условиях отсроченного начала движущегося фрагмента звукового стимула в активной локализационной задаче.

Установлено, что латентность компонентов потенциала MOR, также как и пороговое время определения направления звукового стимула, обратно пропорциональны скорости движения и могут быть аппроксимированы гиперболическими функциями скорости.

Определен временной интервал, характеризующий окно интеграции движущихся стимулов с точки зрения электрофизиологических реакций. Нижняя граница этого интервала отражает время, необходимое для нейрональной обработки динамической пространственной информации о быстром движении, и соответствует времени достижения оптимального пространственного разрешения при осознанном восприятии движения звука.

Положения, выносимые на защиту

1. Пространственные и временные характеристики восприятия движения звука тесно связаны между собой. При восприятии отсроченного движения минимальный различимый угол смещения составил около 2 град. Угловые показатели свидетельствуют о существенном повышении чувствительности слуховой системы к движению звукового

стимула при введении в него неподвижного начального фрагмента. Пороговое время определения направления обратно пропорционально скорости движения и линейно зависит от времени смещения источника звука на градус азимута.

2. Амплитуда компонентов cN1 и cP2 потенциала MOR по-разному зависит от скорости движения звукового стимула. Амплитуда cN1 увеличивается с ростом скорости линейно; рост амплитуды cP2 имеет экспоненциальный характер. Латентность компонентов cN1 и cP2 потенциала демонстрирует обратную зависимость от скорости движения звукового стимула и линейно возрастает с увеличением времени смещения стимула на градус азимута.
3. Латентность компонентов MOR-ответа, также как и пороговое время определения направления движения, обратно пропорциональны скорости. В активной задаче определения направления предельное минимальное время интеграции составило около 8 мс. При формировании вызванного потенциала нижний предел латентности компонента cN1 составил 137 мс, что на 37 мс больше латентности ответа на включение. Это дополнительное время накопления бинауральной информации находится в соответствии с окном интеграции пространственной информации в задаче активной локализации (35 мс).

Теоретическая и практическая значимость

Значимость исследования определяется современным состоянием проблемы оценки пороговых величин восприятия движущихся звуковых сигналов и установления коррелятов анализа пространственной слуховой сцены. В накопленных к настоящему времени экспериментальных данных о реакциях человека при восприятии пространственных звуковых стимулов оставались существенные пробелы, поэтому результаты настоящей работы несомненно представляют фундаментальный научный интерес. Кроме того, ее результаты будут способствовать пониманию принципов обработки информации в слуховой и других сенсорных системах. Полученные

закономерности реагирования человека на звуки с отсроченным началом движения могут быть использованы в качестве нормативных базовых данных для диагностики центральных поражений мозга и органов слуха. Также результаты исследования могут быть применены для создания систем акустической виртуальной реальности, ориентированной на персональные особенности конкретного пользователя.

Апробация работы

Результаты исследований представлены на российских и международных конференциях: на IEEE International Conference «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies» SPCN-2017, June 2017, St.-Petersburg; на The IEEE International Symposium SPCN-2018 «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies», Saint-Petersburg, 2018; на Всероссийской молодежной конференции с международным участием «Современные аспекты интегративной физиологии»», Санкт-Петербург, октябрь 2018; на IEEE International Conference «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies» SPCN-2019, May 27–31 2019, St. Petersburg, Russia; на FENS 2020 Virtual Forum; на Всероссийской конференции с международным участием «Интегративная физиология», посвященной 95-летию Института физиологии им. И.П. Павлова РАН. 9-11 декабря 2020 г., Санкт-Петербург.

Личный вклад диссертанта

Все результаты, представленные на защиту, получены лично диссертантом или при его непосредственном участии. Автор формулировал цели и задачи исследования, синтезировал звуковую стимуляцию, организовывал экспериментальную работу и проводил эксперименты, обрабатывал и интерпретировал результаты. При проведении экспериментов и обработке результатов автор использовал программное обеспечение, созданное сотрудниками лаборатории.

Структура диссертации

Диссертация состоит из введения, обзора литературы, трех глав экспериментальных исследований и их обсуждения, заключения, выводов и списка цитированной литературы из 146 наименований. Диссертация изложена на 118 страницах, содержит 19 рисунков и 5 таблиц.

Финансовая поддержка работы

Работа выполнена с использованием средств Госпрограммы 47 ГП «Научно-технологическое развитие Российской Федерации» (2019-2030), тема 0134-2019-0006, гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 19-315-90016, гранта для студентов ВУЗов, расположенных на территории Санкт-Петербурга, аспирантов ВУЗов, отраслевых и академических институтов, расположенных на территории Санкт-Петербурга, на 2018 год.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Методы исследования

1.1 Испытуемые. Эксперименты проведены на 18 праворуких испытуемых обоего пола в возрасте от 19 до 41 года с нормальным слухом и неврологическим статусом. Каждый участник исследования представил добровольное письменное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования. Каждому испытуемому присваивали двухбуквенный код.

В ходе эксперимента испытуемые располагались в кресле внутри экранированной звукоизолированной камеры и либо выполняли активную задачу различения звуковых стимулов, нажимая клавиши на специальной клавиатуре согласно инструкции (психофизический эксперимент), либо читали книгу по собственному выбору (в пассивной слуховой задаче во время записи электроэнцефалограммы). На предварительном этапе каждого эксперимента в каждый из экспериментальных дней у

всех испытуемых измеряли пороги слышимости для обоих ушей. Далее выставляли уровень интенсивности 50 дБ над порогом на обоих каналах, дихотически предъявляли идентичные шумовые посылки и проводили центрирование воспринимаемого звукового образа.

Каждый испытуемый проходил полный экспериментальный цикл из психофизических и электрофизиологических серий, предъявление которых было рандомизировано по скоростям движения стимула как в течение экспериментального дня, так и по дням. В каждый из экспериментальных дней был организован новый порядок серий. На каждого испытуемого приходилось в общей сложности по 7-9 экспериментальных дней с суммарным временем работы от 15 до 18 часов, из которых 4-5 приходилось на запись ЭЭГ. Во избежание утомления и влияния эффекта обучения между экспериментальными днями устанавливали промежуток не менее 3-4 дней. Во время эксперимента осуществляли контроль утомляемости по устным отчетам испытуемых, между сериями делали перерывы.

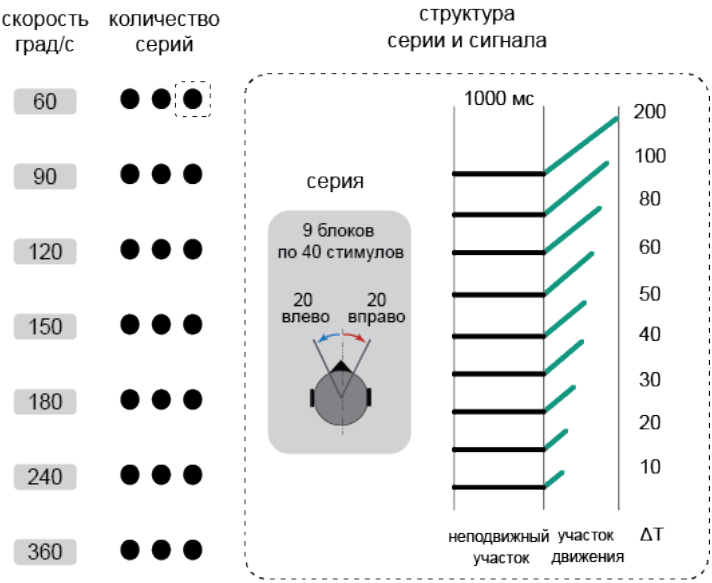
1.2 Стимулы. Звуковые сигналы представляли собой отрезки белого шума, фильтрованного в полосе 100 – 1300 Гц, синтезированные в цифровом виде с частотой дискретизации 96 кГц. Фронты нарастания и спада длительностью 10 мс сглаживались косинусоидальной функцией. Синтезированные сигналы преобразовывали в аналоговую форму с помощью многоканальной звуковой карты Gina24 (EchoAudio, США). Сигналы подавались непосредственно к барабанной перепонке с помощью внутриканальных звукоизлучателей ER-2 (EtymoticResearchInc., США). Неравномерность амплитудно-частотных характеристик излучателей в диапазоне 0,1-10 кГц составляла ± 3 дБ. Интенсивность сигналов устанавливалась на уровне 50 дБ над порогом слышимости на каждом ухе испытуемого.

Эксперименты проводились в условиях дихотической звуковой стимуляции с использованием стимулов, моделирующих движение источника звука с отсроченным началом. Для психофизического тестирования созданы стимулы,

которые начинались со стационарного фрагмента длительностью 1000 мс, воспринимаемого как неподвижный звуковой образ, расположенный по средней линии головы. За ним без паузы следовал фрагмент, моделирующий плавное перемещение источника звука от средней линии головы в сторону правого или левого уха. Пространственное положение сигналов задавалось величиной межушной задержки ΔT. Длительность участка движения изменялась в соответствии с изменениями ΔT для создания набора 7 скоростей движения: 60, 90, 120, 150, 180, 240, 360 град/с (рис.1А).

Для электрофизиологического эксперимента синтезировали стимулы, состоящие из трех последовательных участков: начального участка с нулевой межушной задержкой длительностью 1000 мс, последующего участка линейного нарастания межушной задержки от 0 до ±800 мкс различной длительности и конечного участка с постоянной межушной задержкой ΔT=±800 мкс, длящегося до окончания сигнала общей длительностью 2000 мс. Были использованы 4 скорости: 360 град/с, 240 град/с, 150 град/с и 90 град/с (рис.1Б).

А



Б

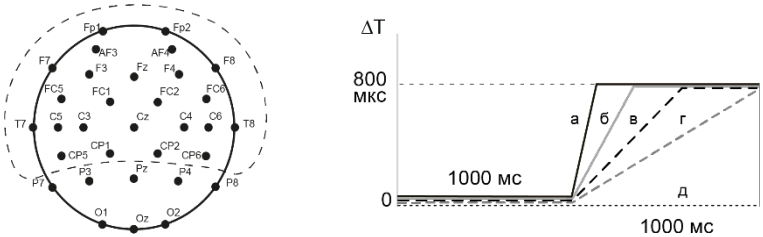


Рисунок 1 - Общая схема эксперимента.
А - Психофизическая часть исследования.
Слева - скорости движения звукового стимула в разных сериях. Черными кружками показано количество экспериментальных серий с каждой скоростью. Справа - структура одной серии (9 блоков по 40 стимулов, движущихся влево или вправо от средней линии головы) и звукового сигнала в разных блоках (неподвижный участок и участок движения). Каждый блок стимулов соответствовал одному из 9 значений ΔT. В пределах каждой серии блоки следовали в порядке уменьшения ΔT, а длительность участка движения в каждом последующем блоке уменьшалась таким образом, чтобы скорость стимула оставалась постоянной. Тем самым соблюдался принцип “одна серия - одна скорость”.
Б - Электрофизиологическая часть исследования.
Слева - Электродный кластер. Пунктирной линией обведена группа из 24 электродов, по которой усредняли записи ЭЭГ для получения гранд-усредненных потенциалов. Справа - схематическое представление звуковых стимулов, моделирующих движение звука за счет изменений межушной задержки (ΔT). а - 360 град/с, б - 240 град/с, в - 150 град/с, г - 90 град/с, д - неподвижный стимул

1.3 Психофизическая процедура. Звуковые стимулы были рандомизированы по направлениям движения. После каждого предъявления стимула испытуемому следовало нажимать одну из двух клавиш в зависимости от воспринимаемого направления движения звука (вправо или влево). В пределах одной серии скорость стимулов оставалась постоянной, а блоки с разными ΔT предъявлялись в порядке уменьшения ΔT от 200 до 10 мкс (9 градаций). Каждая серия состояла из 9 блоков по 20 левонаправленных и 20 правонаправленных стимулов и длилась около 15 минут с небольшими перерывами между блоками. Предъявление разных серий было рандомизировано по скоростям, каждый тип серии предъявляли испытуемому 3-4 раза (рис.1А). В ходе экспериментальной серии в психофизическом блоке длительность движущегося фрагмента постепенно

сокращалась, а межстимульный интервал от конца предыдущего стимула до начала следующего оставался неизменным (1000 мс).

1.4 Анализ психофизических данных. По результатам ответов испытуемого для каждой ΔT и каждой скорости определяли долю правильных ответов и время реакции, вычисленное относительно конца звучания стимула. Были получены индивидуальные психометрические функции для каждого испытуемого, которые строили как зависимость доли правильных ответов от величины межушной задержки. Каждая психометрическая кривая содержала 9 точек, соответствующих девяти блокам (9 значений ΔT). Каждая точка индивидуальной психометрической кривой получена усреднением результатов 3-4 повторений соответствующего блока.

Статистические сравнения проводились по индивидуальным данным, усредненным по направлениям движения стимула (кроме анализа функциональной асимметрии, где отдельно оценивали ответы на право- и левонаправленные стимулы). Долю правильных ответов и время реакции подвергали двухфакторному дисперсионному анализу с повторными измерениями (repeated measures ANOVA). По факторам «скорость» (7 градаций) и «межушная задержка» (9 градаций) исследовали связь среднего времени реакции и доли правильных ответов со скоростью движения звука.

1.5 Электрофизиологическое исследование. Все ЭЭГ-серии, составленные для 4 скоростей движения, состояли из 120 стимулов, из которых 40 были неподвижными, а 40 левосторонних и 40 правосторонних перемещались влево или вправо от средней линии головы в квазислучайном порядке. В пределах одной серии использовалась только одна скорость движения, серии с разными скоростями движения стимула предъявляли также в квазислучайном порядке. Сигналы предъявлялись с интервалом 4000 мс от начала до начала следующего. Длительность каждой серии составляла 8 мин. Для каждого из экспериментальных условий (4 скорости, 6-7 серий на каждую) накапливалось минимум 240 предъявлений, в сумме - порядка 960 предъявлений стимула каждого типа для каждого испытуемого.

1.6 Регистрация ЭЭГ. Регистрацию ЭЭГ проводили при помощи хлорсеребряных электродов, в 32 точках по международной системе 10-20, с заменой точек отведения PO3/PO4 на C5/C6. Дополнительные электроды располагали на мочках ушей и на носу. Горизонтальную и вертикальную электроокулограммы регистрировали электродами, установленными над правым глазом и под левым глазом, ближе к внешнему краю. Регистрация ЭЭГ осуществлялась с помощью цифрового энцефалографа (Active Two, BIOSEMI, Голландия) и специально разработанной программы, обеспечивающей фильтрацию сигналов и запись на жесткий диск компьютера. ЭЭГ оцифровывали в полосе 0-102 Гц с частотой дискретизации 2048 Гц. Затем частоту дискретизации понижали до 512 Гц для уменьшения объема данных.

1.7 Анализ данных ЭЭГ. Непрерывную запись ЭЭГ разбивали на эпохи длительностью 4000 мс. Эпохи, содержащие нестереотипные артефакты, удаляли вручную на основе визуального поиска избыточных изменений потенциала на нескольких каналах (в среднем около 2% эпох). После этого вычисляли потенциал на каждом канале относительно усредненного потенциала всех электродов, и фильтровали в полосе 0.5-45 Гц. Затем проводили коррекцию ЭЭГ относительно базовой линии по предстимульному участку длительностью 1000 мс. Оставшиеся артефакты удаляли при помощи метода анализа независимых компонент (ICA), основанного на алгоритме infomax и реализованного в модуле EEGLab среды MATLAB (Delorme at al., 2007). Алгоритм оптимизирован для выявления движений глаз, морганий и нарушений контакта кожи с электродами. После устранения артефактов ЭЭГ восстанавливали. В качестве референтного служил усредненный потенциал электродов на мочках ушей. Для получения вызванных потенциалов ЭЭГ дополнительно фильтровали в полосе 2-30 Гц. Затем проводили коррекцию ЭЭГ относительно базовой линии по участку длительностью 200 мс перед началом движения. В среднем для каждого испытуемого в каждом из условий было отобрано приблизительно одинаковое количество эпох (235±12), пригодных к последующему анализу.

Записи ЭЭГ в каждом из 32 каналов усредняли отдельно по каждому типу стимулов для каждого испытуемого. При выборе области интереса для анализа ЭЭГ исходили из того, что исследование нацелено на интегральные временные аспекты слуховой обработки движения и не предполагает анализа источников активности или межполушарной асимметрии. Индивидуальные записи ЭЭГ усредняли по 24 фронто-центральным электродам (Fz, Cz, Fp1, AF3, F3, F7, FC1, FC5, C3, C5, T7, CP1, CP5, Fp2, AF4, F4, F8, FC2, FC6, C4, C6, T8, CP2, CP6), а также по всей группе испытуемых для получения гранд-усредненных потенциалов. Для оценки реакции на начало движения звука измеряли индивидуальные величины пиковых латентностей и средних амплитуд MOR в окне шириной 50 мс, центрированном на пиках компонентов cN1 и cP2 гранд-усредненного потенциала.

Измеренные таким образом величины подвергали предварительному дисперсионному анализу с целью оценки влияния направления движения. Индивидуальные средние величины MOR сравнивали при помощи 2-факторного дисперсионного анализа (repeated measures ANOVA, rmANOVA) с факторами Скорость (90 град/с, 150 град/с, 240 град/с и 360 град/с) и Направление (влево, вправо). Фактор Направление не оказал значимого влияния на исследуемые переменные, поэтому реакции на левосторонние и правосторонние стимулы объединялись. Окончательные сравнения были проведены с помощью однофакторного дисперсионного анализа (rmANOVA) с фактором Скорость (90 град/с, 150 град/с, 240 град/с и 360 град/с). При отклонении данных от сферичности применяли поправку к степеням свободы Гринхауза-Гайссера. При проведении множественных сравнений применяли поправку Бонферрони. Все сравнения проводили с уровнем значимости $p<0.05$.

2. Результаты и обсуждение

2.1 Психофизические характеристики восприятия сигналов с отсроченным началом движения

В данной части исследования были поставлены следующие задачи: оценить долю правильных ответов и пороговое время определения направления в активной задаче распознавания направления движения звукового стимула; определить предельный минимально различимый угол движения звука, необходимый для обнаружения движения (MAMA); определить время интеграции, необходимое для обнаружения движения звукового сигнала.

Были построены психометрические кривые зависимости доли правильных ответов и времени реакции от межушной задержки. Доля правильных ответов снижается по мере уменьшения величины межушной задержки, причем тем стремительнее, чем выше скорость движения звука (рис.2А). В качестве порога был выбран уровень в 75% правильных ответов. Околопороговой области межушных задержек соответствуют величины от 20 до 50 мкс, и доли правильных ответов для разных скоростей при соседних величинах ΔT в этой области различаются достоверно. Для времени реакции достоверных различий в околопороговой области не было выявлено. Результаты статистических сравнений позволяют заключить, что время реакции в данной психофизической задаче является слабым показателем различительной способности испытуемых, и в дальнейшем он не был взят в анализ.

Далее вычисляли пороговые величины ΔT и соответствующие им угловые смещения, выполнив подгонку сигмоидальной модели при помощи нелинейного метода оптимизации наименьших квадратов, основанного на симплексном алгоритме Нелдера-Мида (реализация в среде Matlab). Подгонка модели для каждой кривой позволила вычислить пороговую ΔT, соответствующую 75%-процентной вероятности правильных ответов (далее ΔT_{75}) и наклон функции в этой точке (рис.2Б). Полученную пороговую величину ΔT_{75}

пересчитывали в угловые градусы и вычисляли предельный минимально различий угол движения МАМА.

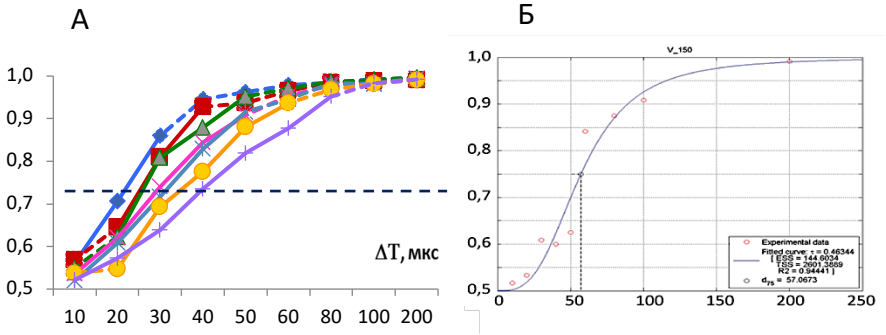


Рисунок 2 – Усредненные по всей группе (N=18) психометрические кривые зависимости доли правильных ответов от величины межушной задержки (А) и пример подгонки сигмоидальной модели для скорости 150 град/с (Б). По оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке увеличения от 10 до 200 мкс. Сплошные участки – достоверные различия между соседними точками каждой кривой (ANOVA, $p < 0{,}05$); пунктирные участки – недостоверные различия между соседними точками каждой кривой (ANOVA, $p > 0{,}05$). Горизонтальной пунктирной линией (А) обозначен принятый пороговый уровень различения сигналов в 0,75 верных ответов.

Зависимость МАМА от скорости движения звукового стимула оказалась линейна для большинства испытуемых. С увеличением скорости движения звука увеличивался и минимальный угол, необходимый для обнаружения смещения стимула (рис.3). Линейная регрессия зависимости МАМА от скорости позволила вычислить теоретическое значение минимального угла смещения МАА, характеризующего различение положений неподвижный источников звука. Эта величина составила 2,2 град, что соответствует имеющимся литературным данным.

Функция зависимости МАМА от скорости для стимулов с отсроченным началом движения имеет меньший наклон, чем аналогичные зависимости, приведенные в мета-анализе Carlile & Leung (2016). Вероятно, такие условия звуковой стимуляции способствуют «обострению» восприятия отсроченного

движения, которое вызвано наличием предшествующего стационарного фрагмента.

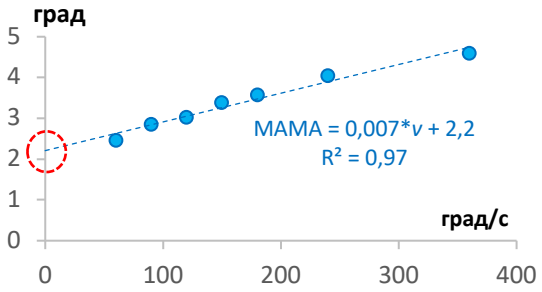


Рисунок 3 - Зависимость MAMA от скорости движения стимула в среднем по группе испытуемых. По оси абсцисс – скорость (град/с), по оси ординат – величины MAMA (град). Кружком красного цвета выделен результат экстраполяции линий регрессии к нулю.

Для каждой скорости движения звуковых стимулов было вычислено время смещения стимула на один градус *t,* таким образом получили величины, обратно пропорциональные скорости. Далее вычисляли пороговую длительность участка движения T_{75}, необходимую для правильного определения направления смещения звука на минимальное угловое расстояние, то есть время, необходимое для того, чтобы звук достиг MAMA. Поэтому T_{75} (время достижения MAMA) далее рассматривается как «время определения направления». Чем больше время смещения на один градус (меньше скорость), тем больше время определения направления. Время определения направления было линейно связано со временем смещения на градус азимута (рис. 4).

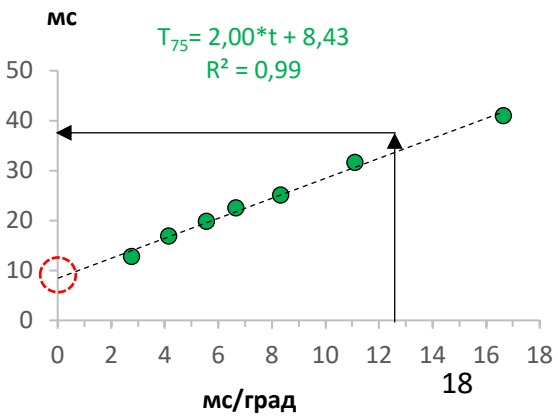


Рисунок 4 - Зависимость времени достижения MAMA от времени смещения на 1 градус в среднем по группе испытуемых. По оси абсцисс – время смещения на градус (мс/град), по оси ординат –время определения направления движения (мс). Кружком красного

цвета выделен результат экстраполяции линии регрессии к нулю.

При помощи регрессионного анализа этой зависимости было вычислено время обнаружения мгновенного перемещения стимула. Эта величина составляет около 8 мс. Этот показатель можно трактовать как минимальное время интеграции (случай мгновенного перемещения звукового стимула), то есть как нижнюю границу временного окна интеграции пространственной информации при движении звуковых стимулов.

Для оценки оптимального времени интеграции был оптимизирован метод, предложенный в работе Chandler & Grantham (1992). Оптимальное время интеграции (IT_{opt}) мы рассчитывали на основе величины предельно различимого минимального угла смещения, величины, на 25% превосходящей МАА и уравнения регрессии зависимости времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус. Мы оценили IT_{opt} как 33,81 мс ≈ 34 мс.

2.2 Электрофизиологический ответ на начало движения

В данном эксперименте оценивали граничные условия формирования электрофизиологического ответа на движение (Motion Onset Response, MOR) при различных скоростях движения звукового стимула. Стояла задача сравнения разрешающей способности психофизических и электрофизиологических показателей процессов сенсорной обработки движения звука как отдельного слухового события. Оценивали связь амплитуды и латентности компонентов cN1 и cP2 потенциала MOR со скоростью движения и с пороговым временем определения направления, полученным в психофизическом эксперименте.

Реакция на начало движения стимула (MOR) состояла из негативного компонента cN1 и позитивного компонента cP2, что соответствует результатам ранних исследований в парадигме отсроченного начала движения (рис.5) (Krumbholz et al., 2007; Getzmann and Lewald, 2010).

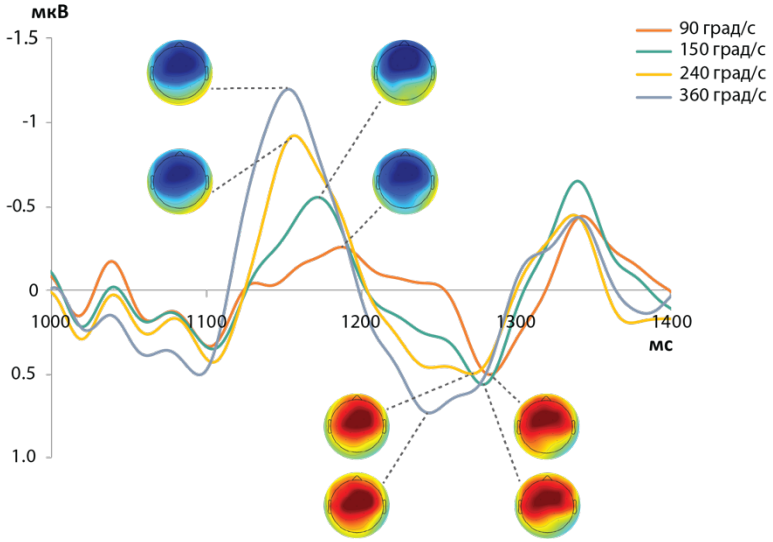


Рисунок 5 – Гранд-усредненные вызванные ответы (motion-onset response, MOR) на начало движения стимула. По оси абсцисс – время от момента начала движения, по оси ординат - амплитуда. Разными цветами обозначены разные скорости движения. Цветовые шкалы топограмм нормированы относительно предельных значений амплитуд соответствующих кривых.

Амплитуда и латентность компонентов потенциала MOR обладали выраженной зависимостью от скорости движения стимула, что соответствует литературным данным (Getzmann, 2009; Shestopalova et al., 2021). Впервые было показано, что амплитуды компонентов потенциала MOR обладают разным характером зависимости от скорости движения звукового стимула: амплитуда cN1 была связана со скоростью линейно, тогда как амплитуда cP2 лучше аппроксимировалась экспоненциальной функцией. Латентность компонентов потенциала MOR была линейно связана со временем смещения на градус азимута (рис.6). Линейная регрессия продемонстрировала очень хорошее соответствие для латентности cN1 и маргинальное соответствие для латентности cP2. Точку пересечения линии регрессии с осью ординат (137 мс) можно рассматривать как минимальную возможную латентность

MOR, которая может быть получена при мгновенном смещении источника звука, что подтверждается другими нашими экспериментальными данными (Shestopalova et al., 2021).

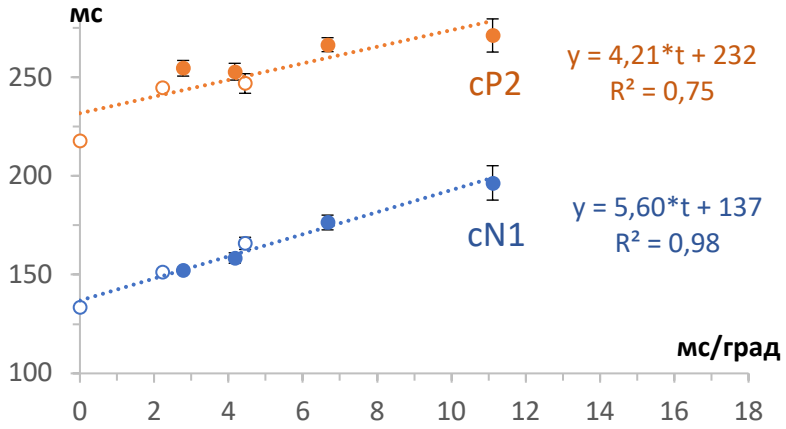


Рисунок 6 - Зависимость латентности компонентов MOR от времени смещения на градус азимута. По оси абсцисс – время смещения на 1 градус. По оси ординат – латентность компонентов вызванного ответа. Вертикальные черточки показывают стандартную ошибку среднего. Маркерами синего цвета обозначены величины латентностей компонента cN1, оранжевого – компонента cP2. Белые маркеры с обводкой аналогичных цветов – данные работы Shestopalova at al. (2021). Приведенные уравнения регрессии и значения коэффициента детерминации окрашены в соответствующие цвета.

Латентность компонентов MOR может быть аппроксимирована гиперболической функцией скорости(рис.7). Гипербола cN1 асимптотически стремится к минимальной латентности, достижимой в случае бесконечной скорости (левая ось ординат: 137 мс). По всей видимости, это значение отражает временную интеграцию пространственной информации для высоких скоростей движения. Пороговое время определения направления также аппроксимируется гиперболой, асимптота которой указывает минимальное время, необходимое для осознанного обнаружения смещения звукового стимула – около 8 мс (рис.7, правая ось ординат).

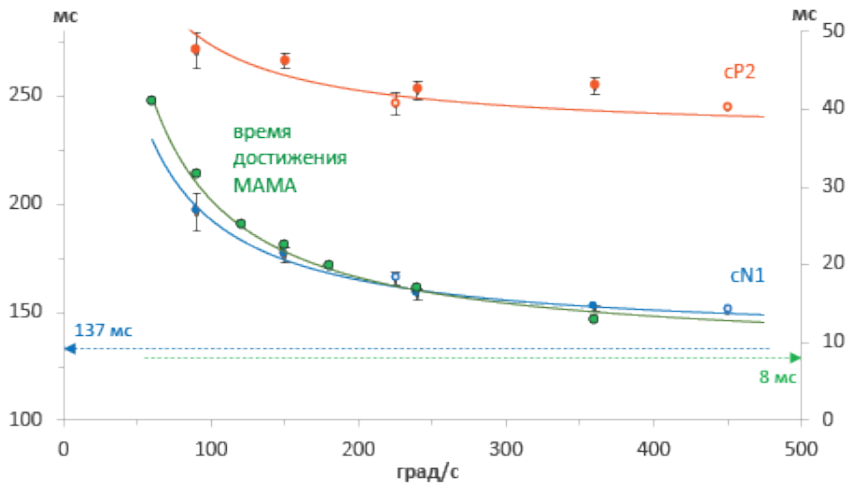


Рисунок 7 – Латентность компонентов потенциала MOR и время достижения МАМА в зависимости от скорости движения звукового стимула. Левая ось ординат – латентность (мс), правая ось ординат – время достижения МАМА (время определения направления смещения звука, мс); по оси абсцисс – скорость движения. Маркерами синего цвета обозначены величины латентностей компонента cN1, оранжевого – компонента cP2. Белые маркеры с обводкой аналогичных цветов – данные работы Shestopalova at al. (2021). Зеленым цветом маркированы данные психофизического эксперимента (7 скоростей движения).

Амплитуда компонентов MOR уменьшалась с увеличением времени определения направления движения и уменьшением его скорости (рис.8). Зеленая стрелка показывает величину ITopt, полученную в психофизическом эксперименте.

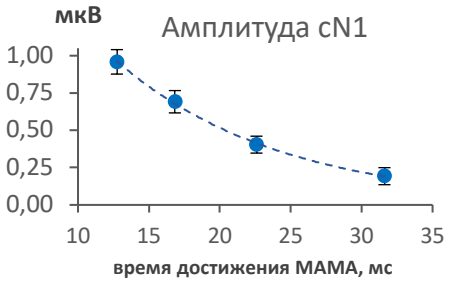


Рисунок 8 – Амплитуда компонента cN1 в зависимости от времени достижения МАМА (времени определения направления). По оси ординат – амплитуда (мкВ), по оси абсцисс – время достижения МАМА. Стрелка зеленого цвета маркирует оптимальное время интеграции IT_{opt}, полученное в психофизическом эксперименте.

Нижний предел латентности компонента cN1 составил 137 мс, что на 37 мс больше латентности ответа на включение.

Это дополнительное время накопления бинауральной информации находится в соответствии с окном интеграции пространственной информации в задаче активной локализации (35 мс).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ориентация человека в сложной акустической среде является предметом пристального изучения нейробиологических дисциплин. Одной из главных проблем является оценка динамических характеристик окружающих звуков и, в частности, особенности восприятия движения. В связи с инерционностью слуховой системы обработка движения звуковых стимулов происходит не сразу, а по мере интегрирования акустической информации в течение некоторого промежутка времени. В настоящей работе проведено комплексное исследованием электрофизиологических и психофизических параметров, определяющих временное «окно» интеграции пространственной акустической информации. В качестве модели динамической акустической среды были использованы звуковые сигналы, в которых начало движения отсрочено от момента включения.

В психофизическом эксперименте были определены характеристики восприятия сигналов с отсроченным началом движения: пороговое время определения направления движения, минимально различимый угол движения (MAMA) и характер их зависимости от скорости. Угловые показатели свидетельствуют о существенном повышении чувствительности слуховой системы к движению звукового стимула при введении в него неподвижного начального фрагмента. Следствием этого является то, что показатели, характеризующие способность к определению направления движения, оказываются существенно ниже, чем в большинстве предыдущих исследований.

По мере усложнения локализационной задачи возникает незначительная правосторонняя асимметрия, которая связана, вероятно, не столько со слуховым пространственным восприятием, сколько с предпочтением правой стороны при нарастании трудности задачи, и не может считаться устойчивой

характеристикой пространственной разрешающей способности слуха.

Установлено, что латентность компонентов потенциала MOR, также как и пороговое время определения направления движения звукового стимула, обратно пропорциональны скорости движения и могут быть аппроксимированы гиперболическими функциями скорости. Асимптоты этих функций указывают нижний предел времени, необходимого для накопления пространственно-динамической информации и формирования ответа. Такое минимальное время интеграции является нижним пределом окна интеграции, указывая на возможность быстрой и неточной оценки высоких скоростей движения звуковых стимулов.

Оптимальное время интеграции акустической информации о движении в задаче активной локализации было определено как время, достаточное для того, чтобы звуковые стимулы прошли траекторию, на 25% превышающую минимальный угол смещения. Обнаружено соответствие между оптимальным временем интеграции при выполнении активной задачи локализации и временем накопления информации о движении стимула при формировании вызванного потенциала (около 35-40 мс). При этом окно интеграции не следует рассматривать как строго фиксированный временной промежуток между минимальным и оптимальным временем интеграции. Окно временной интеграции является динамической характеристикой, изменяющейся в зависимости от индивидуальных особенностей человека и пространственных характеристик звука.

ВЫВОДЫ

1. Получены угловые характеристики восприятия движения как отдельного слухового события, не связанного с включением звука. Минимальный различимый угол движения (MAMA) составляет около 2 град, зависимость минимального различимого угла движения (MAMA) от скорости имеет линейный характер.

2. Нижняя граница временного окна интеграции, представляющая собой время распознавания направления мгновенного перемещения стимула, составляет около 8 мс. Оптимальное время интеграции динамической бинауральной информации при движении звукового образа звука любой скорости составляет около 35 мс, с возможностью более быстрой (но неточной) обработки высоких скоростей.
3. Перцептивная правосторонняя асимметрия при определении направления движения звукового стимула составляет около 2% и связана с предпочтением правой стороны у праворуких испытуемых при нарастании трудности задания. Такого рода асимметрия не может считаться устойчивой характеристикой пространственной разрешающей способности слуха.
4. Амплитуда компонента cN1 увеличивается с ростом скорости линейно, рост амплитуды cP2 имеет экспоненциальный характер. Латентность компонентов cN1 и cP2 потенциала MOR демонстрирует обратную зависимость от скорости движения звукового стимула и линейно возрастает с увеличением времени смещения стимула на градус азимута.
5. Время определения направления, измеренное в задаче активного различения, и латентность компонента cN1 могут быть аппроксимированы аналогичными гиперболическими функциями скорости движения звука. Асимптоты этих функций указывают нижний предел времени, необходимого для накопления пространственно-динамической информации и формирования ответа. Это минимальное время интеграции составляет 8 мс в задаче определения направления и 137 мс как нижний предел латентности компонента cN1, что на 37 мс больше латентности ответа на включение.
6. Обнаружено соответствие между оптимальным временем интеграции при выполнении активной задачи локализации (около 35 мс) и дополнительным временем накопления информации о движении стимула при формировании вызванного потенциала (около 37 мс).

Список публикаций в журналах, рекомендованных ВАК

1. Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Семенова В.В., Никитин Н.И. Вызванные потенциалы на звуковые стимулы с отсроченным началом движения в условиях активного и пассивного прослушивания // Журнал Высшей Нервной Деятельности им. И.П. Павлова. – 2016. – Т.66. – №5. – С. 565-578.
2. Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Семенова В.В., Никитин Н.И. Ритмическая активность мозга человека, связанная с движением звуковых стимулов // Журнал Высшей Нервной деятельности им. И.П. Павлова. – 2020. – Т.70. – №5. – С. 616-634.
3. Семенова В.В., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Никитин Н.И. Константы восприятия отсроченного движения звуковых стимулов // Успехи физиологических наук. – 2020. – Т.5. – №2. – С.55-67.
4. Shestopalova L.B., Petropavlovskaia E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I. Lateralization of brain responses to auditory motion: A study using single-trial analysis // Neuroscience Research. – 2021. – V.162. – P.31-44.
5. Семенова В.В., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Вайтулевич С.Ф. Функциональная асимметрия при различении направления движения звуковых стимулов в условиях дихотической стимуляции // Физиология человека. – 2021. – Т.47. – №5. – С.37-47.
6. Shestopalova L.B., Petropavlovskaia E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I. Brain oscillations evoked by sound motion // Brain Research. – 2021. – V.1752. – P.147-232.
7. В.В. Семенова, Л. Б. Шестопалова, Е. А. Петропавловская, Д. А. Саликова, Н. И. Никитин. Латентность вызванного потенциала как показатель интегрирования акустической информации о движении звука // Физиология человека. – 2022. – Т.48. – №4. – С.1-12.