

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУК
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ ИМ. И.П. ПАВЛОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

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

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н. Шестopalова Лидия Борисовна

Санкт-Петербург
2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	14
1.1 Общая характеристика пространственного слуха и разрешающей способности слуховой системы	14
1.2 Разрешающая способность слуховой системы при восприятии движения звука	16
1.3 Функциональная асимметрия в задачах локализации звуковых стимулов	19
1.4 Инерционность слуховой системы и временное окно интеграции	22
1.5 Нейрофизиологические реакции, вызываемые движением звука	26
1.6 Общая характеристика вызванных потенциалов	29
1.7 Длиннолатентные слуховые ВП и локализация движущегося источника звука	33
1.8 Электрофизиологический ответ на движение как отдельное слуховое событие	35
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	39
2.1 Испытуемые	39
2.2 Стимулы	40
2.3 Психофизическая процедура	43
2.4 Анализ психофизических данных	45
2.5 Электрофизиологическое исследование	47
2.6 Регистрация ЭЭГ	47

2.7 Анализ данных ЭЭГ	48
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	51
3.1 Функциональная асимметрия при различении направления движения	51
3.1.1 Результаты	51
3.1.2 Обсуждение	60
3.1.3 Заключение	63
3.2 Психофизические характеристики восприятия сигналов с отсроченным началом движения	64
3.2.1 Результаты	
Построение психометрических функций	64
Зависимость доли правильных ответов от межущной задержки и скорости движения	65
Оценка пространственной разрешающей способности (МАА и МАМА)	68
Время определения направления и оценка минимального времени интеграции	71
Оценка оптимального времени интеграции	74
3.2.2 Обсуждение	77
Зависимость МАМА от скорости движения звукового стимула	77
Минимальное и оптимальное время интеграции динамической пространственной слуховой информации	78
Оптимальное время интеграции с учетом низких скоростей	79
Особенности восприятия стимулов с отсроченным началом движения	81
Влияние адаптации на пространственное восприятие звука	81
3.2.3 Заключение	83

3.3 Электрофизиологический ответ на начало движения	
3.3.1 Результаты	84
3.3.2 Обсуждение	91
Амплитуда MOR	92
Латентность MOR	94
3.3.3 Заключение	96
 ЗАКЛЮЧЕНИЕ	98
 ВЫВОДЫ	101
 ОСНОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ	102
 СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	103

ВВЕДЕНИЕ

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, МАА), а для движущихся - минимальный различимый угол движения (minimum audible movement angle, МАМА). С ростом скорости движения стимула МАМА линейно возрастает, при этом время обнаружения движения источника звука, определяемое как время достижения МАМА, 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 (МАМА) 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). Авторам удалось продемонстрировать одинаковую зависимость латентности вызванного потенциала и времени реакции от когерентности стимула, моделирующей степень его пространственной динамики. Впоследствии было показано, что латентность зрительного вызванного ответа на начало движения и время реакции уменьшаются с ростом скорости движения, причем оба показателя могут быть аппроксимированы одной и той же отрицательной степенной функцией (Kreegipuu, Allik, 2007). Авторы высказали предположение, что обнаружение движения происходит после того, как вызванный ответ достигает определенной критической величины. Однако, прямые аналогии между этими результатами и функциями слуховой системы были бы

некорректны, поскольку восприятие движения зрительных и звуковых стимулов обеспечивается существенно различными нейрональными механизмами (Grzeschik et al., 2016).

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 (МАМА).

Цель и задачи исследования

Цель исследования - комплексная оценка 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 (МАМА) 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 сР2 имеет экспоненциальный характер. Латентность компонентов сN1 и сР2 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 сN1 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.

Список статей по теме диссертации 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., Petropavlovskaya 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., Petropavlovskaya 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.

Апробация работы

Результаты исследований представлены на российских и международных конференциях:

- Semenova V.V., Shestopalova L.B., Petropavlovskaya E.A., Nikitin N.I. Perception thresholds for sound stimuli with delayed motion onset. The IEEE International Symposium SPCN-2018 «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies», Saint-Petersburg, 2018.
- Семенова В.В., Шестопалова Л.Б. , Петропавловская Е.А., Никитин Н.И. Пороги восприятия звуковых стимулов с отсроченным началом движения. Всероссийская молодежная конференция с международным участием «Современные аспекты интегративной физиологии», Санкт-Петербург, октябрь 2018.
- Petropavlovskaya E.A., Shestopalova L.B., Semenova V.V., Nikitin N.I. Effects of attention and sound motion on the event-related rhythmic activity. IEEE International Conference «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies» SPCN-2017, June 2017, St.-Petersburg.
- Shestopalova L.B., Petropavlovskaya E.A., Semenova V.V. Topography of the human brain rhythms activated by auditory motion. IEEE International Conference «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies» SPCN-2019, May 27–31 2019, St. Petersburg, Russia.
- FENS 2020 Forum. Semenova V.V. , Petropavlovskaya E.A., Shestopalova L.B., Nikitin N.I. «Dynamic temporal window in spatial hearing: electrophysiological and behavioral measures in humans».
- V IEEE International Conference «Video and Audio Signal Processing in the Context of Neurotechnologies» 9-13 of November 2020 St.Petersburg, Russia in conjunction with, SPCN-2020 Taiwan.
- Всероссийская конференция с международным участием «Интегративная физиология», посвященная 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 собственных 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.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Общая характеристика пространственного слуха и разрешающей способности слуховой системы

Пространственный слух предполагает способность локализовать источник звука в горизонтальной (по азимуту) и вертикальной (по углу подъема) плоскостях, а также определять степень его удаленности от слушателя. Местоположение источника звука устанавливается по ряду акустических признаков: для локализации источника звука в горизонтальной плоскости (по азимуту) такими признаками являются межушные различия звуковой стимуляции по времени (ΔT) и по интенсивности (ΔI). При локализации звука в вертикальной плоскости используется спектральный признак, связанный с изменениями спектра звукового сигнала, вносимыми головой и ушными раковинами. В определении удаленности источника звука решающую роль играют интенсивность звука и его отражения в окружающей среде (Альтман, 1972; Альтман, 1983; Альтман, 1990; Блауэрт, 1979; Granthman, 1995).

В исследованиях пространственного слуха пользуются двумя основными методическими приемами: предъявлением сигналов (стимулов) в свободном звуковом поле и дихотической звуковой стимуляцией через головные телефоны (специальные наушники или ушные вкладыши). Наиболее широкое применение получил метод дихотической стимуляции, позволяющий полностью контролировать пространственные параметры в условиях изолированного или комбинированного предъявления локализационных признаков звука. Дихотическая стимуляция, в отличие от диотической, предполагает предъявление на каждое ухо отличающихся друг от друга по своим свойствам звуковых сигналов. Важнейшее назначение данной методики связано с изучением бинауральных механизмов локализации источника звука в горизонтальной плоскости. К особенностям метода относятся расположение

звукового образа внутри головы слушателя и его смещение вправо или влево от средней линии (латерализация) при введении межушных различий стимуляции.

Точнее всего локализация происходит, когда источник звука расположен в медианной плоскости, по средней линии головы. В этом случае межушные различия как по времени стимуляции, так и по интенсивности равны нулю. При смещении неподвижного источника звука от средней линии головы возникает разница в интенсивности и времени прихода звуковой волны на правое и левое ухо. Будет ли локализация определяться преимущественно межушными различиями стимуляции по времени прихода звуковой волны или по ее интенсивности, зависит от размеров головы и частоты звукового сигнала (Альтман, 1990). Величины межушной задержки (ΔT), при которых отменено наилучшее распознавание изменения пространственного положения звукового образа в «переднем секторе» составляют от 0 до 200 мкс (Альтман, 2011).

Для того, чтобы сравнить значения временных задержек, необходимых для возникновения латерализации, следует оценить чувствительность слуха к бинауральным временным различиям. Другими словами, измерить порог, представляющий собой минимальную временную задержку, вызывающую ощущение отклонения звукового образа от средней линии головы. При варьировании межушных задержек (ΔT) слуховая система способна различить величины порядка нескольких микросекунд. Измеренные многими авторами пороговые значения временных межушных различий, колеблющиеся для разных классов неподвижных сигналов в пределах от 6 до 50 мкс, зависят от частоты стимула, его длительности, времени нарастания, величины углового смещения звукового образа от средней линии головы (Альтман, 1983; Блауэрт, 1979). В частности, для низкочастотных шумовых посылок пороговая величина составляет около 9 мкс. Величины минимально различимых углов движения звуковых стимулов зависят от частотного состава и скорости движения стимулов (Harris, Sergeant, 1971, Palomäki at al., 2005).

Особенностью пороговых значений межущих временных задержек при латерализации является то, что они уменьшаются от 24 мкс до 6 мкс при увеличении длительности стимула от 2 до 700 мс (Mills, 1972; Thavam, Dietz, 2018).

При локализации движущегося источника звука наблюдается понижение разрешающей способности слуховой системы по сравнению с локализацией неподвижных звуковых сигналов. Об этом свидетельствуют данные о дифференциальных порогах по скорости движения и минимально различимых углах как при стимуляции в свободном звуковом поле, так и в дихотических условиях (Альтман и др., 2010, Grantham et al., 2003). Кроме того, чувствительность к пространственному смещению звукового образа падает с увеличением скорости движения.

1.2 Разрешающая способность слуховой системы при восприятии движения звука

Минимальный различимый угол между двумя неподвижными звуковыми стимулами (minimum audible angle, МАА) считается мерой разрешающей способности слуховой системы, являющейся ограничивающим условием для восприятия движения. Минимальный различимый угол был измерен для широкого диапазона частот и положений источников звука в передней части пространства в горизонтальной плоскости. Для звуков, расположенных вблизи средней линии головы, МАА лежит в пределах 1-3 градуса в зависимости от частоты (для частот 1.5 кГц и 10 кГц пороги были максимальные). Для латерализованных источников звука МАА возрастает до 7 градусов или более. (Mills, 1958).

В последней четверти 20-го века было проведено несколько исследований минимально различимого угла движения (МАМА), который определяется как

минимальное расстояние, на которое должен переместиться стимул, чтобы слушатели могли отличить его от стационарного. Эти исследования сильно различались по скоростям и способам генерации движения. Harris и Sergeant (1971) линейно перемещали на тележке динамик со скоростью 2.8 град/с, и для чистого тона частотой 500 Гц они получили величину МАМА около 2 градусов. Perrott и Musicant (1977) закрепили динамик на конце вращающейся штанги и протестировали скорости от 90 до 360 град/с. Для тона 500 Гц с увеличением скорости величина МАМА увеличивалась от 8.3 град. до 59 град. Аналогичные величины получили Perrott & Tucker (1988) для более широкого диапазона частот.

Grantham (1986) использовал сбалансированные стерео-стимулы, чтобы моделировать движение тона 500 Гц со скоростями от 22 град/с до 360 град/с. Было показано, что в этих условиях при длительности стимулов 150 мс МАМА достигал 5 град. Grantham предположил, что это отражает минимальное время интеграции для оптимального выполнения задачи. Также было показано, что МАМА в горизонтальной плоскости, как и МАА, увеличивается при удалении звуковых стимулов от средней линии (Grantham, 1986; Harris, Sergeant, 1971). Используя широкополосные импульсы, Sabery и Perrott (1990) моделировали широкий диапазон скоростей и получили U-образную форму функции скорости для горизонтального МАМА. Было показано увеличение МАМА для движения медленнее 1 град/с и быстрее 40 град/с. Авторы предполагают, что существует оптимальная скорость для обнаружения движения, и эта скорость лежит между 1 град/с и 20 град/с. МАМА в оптимальном диапазоне скоростей составлял 1.7 град.

Было установлено, что для непрерывно движущихся стимулов МАМА был достоверно меньше, чем при скачкообразном перемещении (Perrott, Marlborough, 1989). МАМА незначительно увеличивался для диагональных траекторий, но был достоверно больше для вертикальных траекторий (Grantham, Hornsby, Erpenbeck, 2003; Sabery, Perrott, 1990). В этих исследованиях было высказано

предположение, что диагональный МАМА определяется соотношением вкладов бинауральных (горизонтальных) и монауральных (вертикальных) признаков.

В обзоре Carlile и Leung (2016) делается обобщающий вывод, что для стимулов, движущихся в горизонтальной плоскости во фронтальном секторе пространства, МАМА приблизительно в два-три раза больше, чем МАА для неподвижных стимулов, при одинаковых условиях измерений. Кроме того, функция зависимости МАМА от длительности стимула имеет характер асимптоты, стремящейся к 1.5 град для длительностей больше 200 мс, и существенно возрастает при укорочении стимула до длительности менее 100 мс. Авторы обзора приходят к заключению, что существует минимальное количество воспринимаемой информации, которая необходима для обнаружения движения, и это может быть как длительность стимула, так и пройденное расстояние. При этом пройденное расстояние при достаточной длительности стимула не определяется только начальной и конечной точками траектории.

Согласно работе Chandler, Grantham (1992), пространственное разрешение достигает оптимального уровня при смещении звукового стимула на угол, превышающий величину МАА на 25%. Необходимое для этого время получило название «минимального времени интеграции» (minimum integration time, MIT). По данным этих авторов, время интеграции варьировалось в широких пределах в зависимости от типа стимула: от 336 мс для стимулов, расположенных по средней линии головы, до 1116 мс - для узкополосных стимулов, смещенных от центра на 60 градусов.

Несмотря на большие различия в процедуре стимуляции, характеристиках стимулов и протоколах измерений, можно заключить, что (а) наименьшие полученные значения МАМА были в два - три раза больше, чем МАА для неподвижных звуковых стимулов со сходными характеристиками; (б) МАМА возрастает с увеличением скорости и при уменьшении длительности стимула.

Таким образом, восприятие движения звука характеризуется двумя неразрывно взаимосвязанными между собой параметрами: воспринимаемым слушателем угловым смещением и временем, необходимым, чтобы это смещение обнаружить.

1.3 Функциональная асимметрия в задачах локализации звуковых стимулов

Асимметрия психофизических показателей локализации источников звука изучена в меньшей степени, несмотря на то что в целом накоплено множество результатов психофизических экспериментов по обнаружению или различению движения звуковых стимулов, а также по измерению точности локализации (Альтман, 2011).

Традиционно во многих работах исследовалась функциональная асимметрия слуховой системы в условиях раздельной звуковой стимуляции левого и правого уха. Было неоднократно описано лучшее восприятие речевых стимулов при стимуляции правого уха (*right ear advantage*), связанное с доминантностью левого полушария в отношении обработки речи (Kimura, 1961; Tervaniemi & Hugdahl, 2003; Špajdel et al., 2007; Hugdahl, 2010). Преимущество правого уха обнаружено также при различении длительности речевых и музыкальных стимулов (Brancucci et al., 2008). Напротив, преимущество левого уха обнаружено при предъявлении невербальных стимулов, в частности, комплексных гармонических сигналов, мелодий, естественных звуков окружающей среды или звуков, связанных с эмоциями (Kimura, 1964; Hugdahl et al., 1999; Mead & Hampson, 1996; Zatorre et al., 1992; Zatorre et al., 1994; Brancucci et al., 2005; Špajdel et al., 2007). Исследователи приходили к выводу, что доминирование левого уха отражает правополушарную специализацию обработки невербальных стимулов.

В ряде исследований сравнивалась точность локализации неречевых стимулов по вертикали при монауральном прослушивании левым или правым ухом, либо при бинауральном прослушивании (Ivarsson et al., 1980; Butler, 1994; Lewald, 2004; Giguère, Vaillancourt, 2011). В других работах исследовалась точность локализации стимулов в левой или правой части акустического пространства (Duhamel et al., 1986; Burke, et al., 1994; Abel et al., 1999, 2000; Savel, 2009). Только в одной из перечисленных работ (Giguère, Vaillancourt, 2011) не было обнаружено значимых проявлений асимметрии. Выводы остальных авторов сходятся на большей точности локализации левосторонних стимулов, что может объясняться доминированием правого полушария при выполнении пространственных задач.

Интерпретация асимметрии слухового восприятия изначально опиралась на две основных теории. «Структурная теория» (Kimura, 1967; Bryden, 1988) исходила из установленного нейрофизиологическими исследованиями доминирования контралатерального слухового пути над ипсилатеральным, и связывала асимметрию с функциональным преимуществом одного из полушарий мозга. Согласно «теории внимания» Кинсбурна (Kinsbourne, 1970, 1975), асимметрия восприятия возникает из-за того, что ограниченные ресурсы внимания активизируются преимущественно в том полушарии, которое специализируется на выполнении задачи, поставленной перед слушателем. По мнению Кинсбурна, сдвиг фокуса внимания в том или ином направлении связан с контралатеральным этому сдвигу полушарием мозга. При этом степень контралатеральности выше в левом полушарии, а правое полушарие способно направлять внимание на обе стороны пространства и выполнять роль ведущего полушария в отношении пространственного внимания (Kinsbourne, 1993). Оба подхода в дальнейшем неоднократно были подтверждены экспериментально, и стали обозначаться как «контралатеральное доминирование» (преимущественная обработка в полушарии, контралатеральном стороне звуковой стимуляции) и

«правостороннее доминирование» (преобладающая роль правой слуховой коры в анализе пространственных признаков звука). Однако, несмотря на активное изучение электрической и гемодинамической активности полушарий мозга, возникающую при обработке звуковых сигналов, поступающих из левой и правой части акустического пространства, вопрос о специализации полушарий мозга в реализации пространственного слуха до сих пор не получил однозначного решения (Вайтулевич и др., 2019).

Современный подход предполагает рассматривать специализацию полушарий мозга не относительно видов стимулов, а относительно акустических параметров. В такой парадигме эффекты доминирования одного из ушей при дихотической стимуляции отражают лучшее временнóе разрешение левой слуховой коры и лучшее спектральное разрешение правой слуховой коры (Zatorre et al., 2002; Zatorre, 2003; Hickok & Poeppel, 2007; Tallal & Gaab, 2006).

Большинство исследований асимметрии локализации неподвижных звуков всё же приводят к заключению о перцептивном предпочтении стимулов, расположенных в левой стороне пространства, что соответствует представлениям о преимущественной роли правого полушария мозга при обработке пространственной информации (Feinstein, 1975; Wells, Ross, 1980; Burke et al., 1994; Abel et al., 1999, 2000; Voss et al., 2004; Savel, 2009). В то же время, для движущихся звуковых стимулов асимметрия восприятия остается до сих пор неизученной.

Поскольку результаты психофизического эксперимента могут существенно зависеть от применяемой процедуры, следует отдельно остановиться на исследованиях по определению минимального различимого угла для неподвижных (МАА) или движущихся (МАМА) стимулов. В классических работах на данную тему не выявлено предпочтения левой или правой стороны пространства (Grantham D. W., 1986; Chandler D.W., Grantham D.W., 1992; Perrott D. R., Musicant A. D., 1977; Perrott D.R., Tucker J., 1988; Carlile S., Leung J., 2016).

В более современной работе Lewald (2004) испытуемые определяли, слева или справа от средней линии расположен стимул, азимутальное положение которого задавалось при помощи межушных различий по интенсивности (ΔI) (Lewald_2004). При $\Delta I = 0$ стимулы воспринимались как расположенные справа, а их центрирование достигалось введением отрицательной коррекции. В работе Voss et al. (2004) при определении минимально различимого угла для неподвижных стимулов в свободном поле получен более высокий процент правильных ответов, когда стимулы предъявлялись слева.

Таким образом, хотя большинство исследователей сходятся во мнении, что функциональная асимметрия не оказывается на результатах оценки пространственной разрешающей способности слуха, нельзя не учитывать и противоположные свидетельства. Поэтому на первом этапе анализа психофизических данных следует убедиться, что предпочтение левой или правой стороны пространства не оказывает существенного влияния на измеряемые пороговые величины.

1.4 Инерционность слуховой системы и временное окно интеграции

Под инерционностью слуховой системы понимают существование некоторого критического интервала, необходимого для формирования ощущения движения звукового образа (Альтман, 1990; Альтман и др., 2007; Grantham, 1997).

Инерционность слухового пространственного восприятия была впервые исследована в работах с дихотическим (через головные телефоны) предъятием сигналов, вызывающих циклическое движение звукового образа от одного уха к другому. Движение стимула в этих исследованиях создавалось посредством динамических изменений бинауральных характеристик звукового сигнала: межушных различий по фазе (Perrott and Nelson, 1969; Perrott and Musicant, 1977a), по времени (Blauert, 1972; Grantham and Wightman, 1978), по

интенсивности (Blauert, 1972, Grantham, 1984) и при изменении межушной корреляции сигналов (Grantham, 1982). Результаты показали, что ощущение циклического движения звукового образа прекращается на частотах выше 2-10 Гц. На основании частотной характеристики порога ощущения движения был сделан вывод, что обработка информации о движении стимула производится слуховой системой с помощью сглаживающего низкочастотного фильтра (Grantham and Wightman, 1978). Процесс сглаживания выглядит как прохождение сигнала через взвешивающий временной фильтр («временное окно»), интегрирующий информацию с некоторой постоянной времени. Расчетные значения постоянной времени в экспериментах с изменением межушной задержки составили 100-400 мс (Grantham and Wightman, 1978). Несколько меньшие значения были получены при варьировании межушных различий по интенсивности (Blauert, 1972; Grantham, 1982). Существуют и другие свидетельства того, что механизм оценки межушных различий по интенсивности заметно менее инерционен по сравнению с оценкой межушной задержки (Альтман, 1983; Bernstein et al 2001).

Для формирования ощущения движения стимула необходимо время в связи с инерционностью слуховой системы. Если время наблюдения недостаточно, то движение становится неразличимым и движущийся стимул воспринимается как неподвижный. Границные условия формирования ощущения движения стимула впервые были исследованы в работе Altman, Viskov (1977) при дихотическом предъявления движущейся серии щелчков. В этих условиях критическое время наблюдения, необходимое для формирования ощущения движения, составило порядка 100 мс. Соразмерная величина (78 мс) была получена при локализации тональных сигналов в свободном звуковом поле (Chandler and Grantham, 1992).

Постоянная времени бинауральной системы эффективно изучалась в парадигме слуховой маскировки. Так, в работе Grantham and Wightman (1979) исследовались пороги обнаружения тона в условиях маскировки узкополосным

шумом с циклическим изменением межушной корреляции от +1 (синфазная стимуляция) до -1 (противофазная). Порог маскировки определялся при предъявлении тона в разные фазы цикла шума. Колебания порога как функция фазы цикла резко снижались на частоте цикла 0,5 Гц и полностью прекращались при 4 Гц. По этим данным была вычислена постоянная времени, с которой слуховая система интегрирует изменения межушной корреляции. Весовая функция «временного окна» представлялась в виде экспоненциально затухающего процесса. Вычисленные значения постоянной времени варьировали у разных испытуемых в пределах 44-243 мс.

Прием, использованный в работе Kollmeier, Gilkey (1990) позволил непосредственно оценить временную характеристику инерционного процесса. Методом бинауральной маскировки определялись пороги обнаружения короткого (20 мс) тона частотой 500 Гц. Маскером служил широкополосный шум, в середине которого синфазное предъявление скачком переключалось на противофазное. Тональный сигнал предъявлялся с разным временем отставления от момента скачка. Исследование показало, что в ответ на скачкообразное изменение уровня маскировки порог обнаружения сигнала постепенно изменяется по мере приближения и удаления тона от момента скачка. Временной интервал этих изменений занимает промежуток 200-300 мс.

К настоящему времени накоплен достаточно большой материал, характеризующий инерционность слуховой системы в различных экспериментальных условиях. Наибольшее внимание многими авторами было уделено оценке формы и постоянной времени «временного окна», интегрирующего бинауральную информацию (Culling and Summerfield, 1998; Holube et al. 1998; Akeroyd and Summerfield, 1999; Bernstein et al. 2001; Akeroyd and Bernstein, 2001; Witton et al, 2003; Hsieh et al., 2018; Simon at al., 2019; Roggerone et al., 2019). В совокупности данные исследований позволили заключить, что слуховое пространственное ощущение формируется при участии

скользящего «временного окна», усредняющего динамические изменения сигнала. Формально этот процесс может быть представлен как свертка весовой функции «окна» с текущими значениями параметров сигнала в интервале усреднения. Представление о существовании «временного окна» позволяет объяснить ряд явлений, свойственных слуховому восприятию движения источника звука. Так интегрирующие свойства «окна» позволяют объяснить феномен кажущегося движения источника звука при последовательном переключении пространственно разнесенных неподвижных источников звука. Феномен можно наблюдать как в свободном звуковом поле, так и при дихотической стимуляции (Альтман, 1983; Briggs and Perrott, 1972; Strybel and Neale, 1994). Ключевую роль в его формировании играет временной интервал между включениями сигналов. При коротких интервалах звуковой ряд воспринимается как движение источника звука, а при больших интервалах - как последовательность неподвижных источников звука. Граница между этими двумя ощущениями подробно исследована с помощью дихотически предъявленных серий щелчков с последовательным изменением во времени межужных различий по времени и интенсивности (Альтман, 1983). В этих условиях граница перехода ощущений находится в области значений межстимульного интервала 100-200 мс. Полученные величины вполне соответствуют приведенным выше значениям постоянной времени, измеренным другими способами.

Следствием процесса временного интегрирования является ухудшение пространственного различия. Известно, что при различии двух неподвижных источников звука, разнесенных по азимуту, величина минимально-различимого угла МАА составляет около 1 градуса (Perrot and Pacheco, 1989). Это значение остается постоянным, пока временной интервал между предъявлением сигналов достаточно велик (сотни миллисекунд и более). При его уменьшении до величин порядка 100-150 мс, пороговый угол начинает возрастать и при

дальнейшем сокращении монотонно увеличивается (Perrot and Pacheco, 1989). Временной механизм ухудшения пространственного различия позволяет объяснить изменения минимального различимого угла движения МАМА при изменении скорости движения источника звука (Grantham, 1986; Saberi and Perrott, 1990; Chandler and Grantham, 1992). При небольшой скорости время наблюдения достаточно велико. В этом случае величина порогового угла минимальна и находится вблизи значения минимально различимого угла для неподвижного источника звука (МАА). По мере увеличения скорости движения время порогового наблюдения сокращается, и МАА стремительно возрастает (Perrott, Musicant, 1977; Locke et al., 2015). Зависимость порогового угла от скорости указывает на то, что снижение пространственной остроты при движении источника звука происходит не вследствие снижения пространственной разрешающей способности, а как результат низкого быстродействия слуха. Этот вывод согласуется с тем, что испытуемые, плохо различающие движение стимула, отличаются большей постоянной времени слухового восприятия (Grantham, 1986; Chandler and Grantham, 1992; Carlile, Leung, 2016).

Согласно концепции «временного окна», пространственное ощущение, возникающее в каждый отдельный момент времени движения сигнала, является средневзвешенной величиной ощущений от текущего и прошлых событий. Как средняя величина, это ощущение неизбежно отстает от текущего значения сигнала. Другими словами, инерционность восприятия ведет к отставанию пространственного ощущения от внешних событий и формированию слухового образа, располагающегося позади движущегося источника звука.

1.5 Нейрофизиологические реакции, вызываемые движением звука

Восприятию движения источника звука человеком посвящено большое количество работ, охватывающих широкий спектр проблем: от

психофизического рассмотрения различительных способностей слуховой системы до электрофизиологического исследования центров слуховой системы (Альтман, 2011). К недостаточно исследованным относится вопрос о том, каким образом в высших отделах центральной нервной системы, в частности в коре головного мозга, происходит обработка информации о движении источника звука.

Обсуждение механизмов, лежащих в основе пространственного слуха, группируется вокруг двух основных гипотез. Первая гипотеза предполагает существование нейронов-детекторов движения, которые непосредственно реагируют на определенные направление и скорость перемещения звукового образа в горизонтальной плоскости (Altman 1968, Sovijarvi et al. 1974, Toronchuk at al., 1992; Poirier et al., 2017). Данная гипотеза было построена на основе нейрофизиологических данных и предполагает, что анализ движения звукового образа должен осуществляться различными группами нейронов, избирательных к скорости и направлению движения. Было показано наличие раздельных, частично перекрывающихся нейронных сетей, ответственных за обработку информации о движении источника звука и положении звукового образа в пространстве (Ducommun et al., 2002). Располагаются эти нейронные сети в височной, теменной и затылочной областях коры. Ф. Баумгарт с соавторами (Baumgart et al., 1999) показали избирательную активацию правой задней области слуховой коры при предъявлении испытуемым стимулов, моделирующих движение источника звука, и отсутствие активации при предъявлении стимулов, моделирующих действие неподвижного источника звука. Однако вопрос существования нейронов-детекторов движения остается дискуссионным (см. обзоры Carlile, Leung, 2016; Chaplin et al., 2018).

Вторая гипотеза, сформулированная на основе результатов психофизических экспериментов, получила в англоязычной литературе название теории “snapshot” (“мгновенного отпечатка”). Согласно этой теории, анализ

движения источника звука выполняется слуховой системой на основе сравнения начального и конечного положений источника в короткие промежутки времени, и не зависит от динамических характеристик (Grantham, 1997; Middlebrooks, Green, 1991). Данная теория была развита в работе Perrot с соавторами (1993), предложивших модель «множественных отпечатков» («multi-snapshot model»), согласно которой оценка движения происходит за счет множественного сравнения изменяющихся положений источника звука во время его перемещения. Однако эта модель не объясняет чувствительность к мельчайшим изменениям скорости без учета механизмов временной интеграции: на восприятие скорости движения влияет история предыдущей стимуляции и необходимое время интегрирования информации (Locke et al., 2016).

Одним из эффектов, который считается прямым следствием минимального времени интегрирования, является существование верхних пределов скорости кругового движения (circular auditory motion under limit (UL)) (Camier et al., 2016). UL определяется как скорость (в оборотах/с), выше которой слушатели не могут определять направление звуков, врачающихся вокруг них. Изучение круговых траекторий дает возможность найти альтернативные объяснения восприятия движения, поскольку оно связано с изменением только азимутального положения и исключает влияние изменений, вызванных движением как таковым. В работе Roggerone et al. (2019) предложена модель, которая учитывает изменения UL в зависимости от спектрального состава стимула и минимальное время интеграции, требуемое для оценки движения. Авторы приходят к заключению, что направление движущегося звука можно оценить по последовательным интегрированным по времени «снимкам», при этом времененная интеграция размывает локализационные признаки сигнала, делая их ненадежными на высоких скоростях движения. Таким образом аргументирована точка зрения, что восприятие движения не требует механизмов, чувствительных к движению как таковому.

1.6 Общая характеристика вызванных потенциалов

Вызванным потенциалом (ВП) в нейрофизиологии называют колебания потенциала в любом отделе нервной системы, возникающие под влиянием внешнего воздействия и находящиеся в относительно строгой временной связи с ним. Метод вызванных потенциалов удобен тем, что позволяет получить объективную информацию о состоянии различных сенсорных систем, в том числе слуховой, не опираясь на отчеты испытуемого.

Метод связан с выделением слабых и сверхслабых изменений электрической активности мозга в ответ на стимул. Регистрация ВП основана на записи биоэлектрической активности мозга при помощи электродов, располагаемых на поверхности головы испытуемого, в процессе выполнения им различных задач. При регистрации электроэнцефалограммы изменения, связанные со стимулами, маскируются фоновой активностью мозга, значительно превышающей по амплитуде искомые ВП. Выделение ВП из шума происходит методом синхронного накопления за счет многократной подачи стимула и суммации каждого последующего ответа с предыдущими (Гнездцкий, 2003). Колебания фоновой активности носят случайный характер и нивелируются при усреднении большого числа проб, в то время как ВП повторяется при каждом предъявлении стимула и накапливается при суммации.

Слуховые вызванные потенциалы человека можно определить как последовательность негативных и позитивных отклонений, зарегистрированных со скальпа в ответ на предъявление акустических стимулов. В сложной структуре ВП выделяют отдельные колебания – компоненты, характеризующиеся латентным периодом (латентностью) (временем от начала слухового события до начала волны или ее пика) и амплитудой. Слуховые вызванные потенциалы, регистрируемые от поверхности головы человека, содержат последовательность

компонентов от 15-ти до 22-х (Наатанен, 1998; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Picton et al., 1974; Polish, Starr, 1983; Näätänen, Picton, 1987; Polich, 2007).

В соответствии со временем возникновения они традиционно разделяются на три основные группы: коротко-, средне- и длиннолатентные потенциалы. Коротколатентные слуховые вызванные потенциалы развиваются в течение 1-8 мс после включения стимула; среднелатентные - в течение 8-50 мс после включения стимула; длиннолатентные слуховые вызванные потенциалы следуют за среднелатентными и имеют длительность развития приблизительно от 50 до 600 мс.

Длиннолатентные слуховые вызванные потенциалы впервые были зарегистрированы и описаны в 1939 году в работе П. Дэвиса (Davis, 1939). В структуре этих потенциалов выделяют следующие компоненты: P1 (латентность 50-70 мс), N1 (70-150 мс), P2 (150-200 мс) и N2 (более 200 мс).

Переходя к рассмотрению отдельных компонентов, необходимо отметить, что с определенностью указать источник генерации компонентов длиннолатентных слуховых ВП в настоящее время представляется весьма сложной задачей. Предполагается, что в генерации длиннолатентных слуховых ВП участвуют не только нейроны слуховой коры, но и обширные ассоциативные зоны коры больших полушарий, а также некоторые афферентные подкорковые структуры (Moore, 1983; Picton et al., 1974; Альтман, 2011).

Всестороннее рассмотрение вопросов происхождения отдельных компонентов длиннолатентных потенциалов было проведено в работе Näätänen R., Picton (1987). Авторы пользуются сопоставлением электрических и магнитных потенциалов при действии звуковых сигналов. Основной вывод работы состоит в том, что каждый компонент длиннолатентных слуховых потенциалов отражает целый комплекс мозговых процессов.

Волна N1 является наиболее частым объектом оценки амплитудно-временных характеристик длиннолатентных слуховых ВП. В обзоре Näätänen,

Picton, (1987), посвященном компоненту N1, делается акцент на том, что компонент N1 не следует рассматривать как одно событие: в генерацию этой волны привносят свой вклад по крайней мере шесть разных мозговых процессов. Это негативность, генерируемая слуховой корой в надвисочной области (в верхних частях височной доли); компонент, генерируемый ассоциативными областями боковой части височной доли и теменной коры; компонент, генерируемый моторной и премоторной корой; негативность рассогласования; височный компонент негативности; фронтальный компонент негативности. Первые три называют экзогенными составляющими волны N1: их характеристики зависят от физических и временных характеристик стимула. Другие три составляющие зависят от условий появления стимула и эндогенных процессов, происходящих при активации внимания, решении когнитивных задач и т.п., то есть это эндогенные компоненты ВП.

Существует зависимость амплитуды отдельных компонентов длиннолатентных слуховых ВП и их латентностей от интенсивности стимула и от межстимульных интервалов (частоты предъявления). Компонент N1 очень чувствителен к частоте повторения стимулов. Амплитуда N1 уменьшается при частом следовании, и это связано с рефрактерностью и восстановлением нейрональных генераторов волны (Budd et al., 1998). При уменьшении интенсивности стимула уменьшается амплитуда и растет латентность N1, причем амплитуда оказывается более изменчивой (Näätänen, Picton, 1987).

Компонент P2, следующий за N1, как правило, рассматривается как конечная часть комплекса N1P2 вертексного потенциала. Развиваясь примерно через 150-250 мс после включения сигнала, P2 имеет схожую с N1 топографию, зависимость от интенсивности и регулярности предъявления стимулов, частоты тонального сигнала. Однако есть ряд исследований, на основании которых компоненту P2 отводится отдельная функциональная роль (см. обзор Crowley, Colrain, 2004).

Так в работе Adler & Adler (1989) показана существенно большая зависимость латентности P2 от незначительных изменений интенсивности звука, чем латентности N1. В исследовании с использованием рандомных межстимульных интервалов продемонстрирован равный прирост амплитуды P2 с удвоением интервала, чего не выявлено для N1 (Roth et al., 1976). Раннее моделирование источников при помощи диполей выявило вклад, как минимум, двух независимых источников в развитие компонента P2 (Verkindt et al., 1994). Позднее было показано, что источники генерации P2, в отличие от таковых у компонента N1, не находятся в височной доле (см. Crowley, Colrain, 2004).

В исследованиях зрительной модальности показано, что компонент P2 коррелирует с распределением внимания (Potts, 2004). При анализе сложной слуховой сцены амплитуда этого компонента заметно снижается в случае одновременного предъявления сигналов из нескольких источников, находясь под влиянием последующего негативного компонента N2, при этом значительно большие значения амплитуд P2 выявлены при реакции на звук из одного источника (Lewald, Getzmann, 2015). В этом же исследовании показаны различные варианты скальпового распределения компонент P2 в зависимости от количества активных источников звука, входящая информация от которых анализируется одновременно слуховой системой.

Интересное открытие было сделано в работе Crowley et al. (2002), показавших, что P2 – один из немногих компонентов ВП, резкое увеличение амплитуды которого происходит с возрастом. Было показано, что у пожилых людей во сне снижается амплитуда компонента N1 и при этом значимо увеличивается амплитуда P2. Это стало еще одним аргументом в пользу рассмотрения P2 как самостоятельного компонента, формирование которого происходит под влиянием независимых процессов.

Несмотря на отдельные свидетельства особой роли компонента P2, значительная часть исследователей слухового восприятия предлагает считать комплекс N1P2 более устойчивой характеристикой ВП, чем его составляющие.

1.7 Длиннолатентные слуховые ВП и локализация движущегося источника звука

Обработка мозгом человека движущегося стимула требует особого рассмотрения. Во-первых, сенсорный отпечаток внешнего воздействия не является мгновенным, его формирование тесно связано с инерционными процессами мозга. Как было сказано выше, вследствие этой особенности движение звукового стимула обнаруживается не сразу, а по прошествии некоторого промежутка времени. По данным исследований на человеке, критическая величина этого промежутка колеблется в пределах 80-150 мс (Альтман, 1983; Chandler, Grantham, 1992). Эта величина вполне укладывается в интервал развития комплекса N1-P2, рассмотренного ранее, что позволяет использовать этот комплекс для изучения эффектов движения источника звука. Другое следствие инерционности заключается в том, что острота пространственного восприятия перемещений звукового стимула снижается при высоких скоростях. При этом угол смещения стимула, при котором движение становится ощутимым (МАМА), возрастает с ростом скорости движения (Chandler, Grantham, 1992; Perrott, Musicant, 1977; Perrott, Tucker, 1988). С другой стороны, быстрый стимул проходит определенное расстояние за меньшее время, чем медленный. В результате время обнаружения движения сокращается с увеличением скорости движения стимула (Chandler, Grantham, 1992; Grantham, 1986; Perrott, Musicant, 1977). Таким образом, быстрые движения стимула различаются грубо, но быстро, тогда как медленные движения оцениваются точнее, но за больший промежуток времени.

Важным фундаментальным вопросом стало определение граничного временного интервала, необходимого для возникновения реакции на движение звукового стимула. В ряде исследований Я.А. Альтмана и С.Ф. Вайтулевич (Альтман, Вайтулевич, 1992) в качестве звуковых стимулов были использованы бинаурально предъявляемые серии щелчков с разной частотой следования. Движение звукового образа создавалось за счет динамических изменений междущей задержки ΔT в сигнале. Был выявлен временной интервал, равный примерно 85 мс, интерпретируемый в качестве пороговой величины для возникновения эффектов движения. В той же серии экспериментов была произведена количественная оценка эффектов движения при действии того же сигнала («движущейся» серии щелчков) в условиях варьирования скорости стимула за счет изменений длительности при фиксированной траектории движения. Сравнение ответов на движущийся и неподвижный стимулы показало, что комплекс N1–P2 в ответ на движущийся стимул отличается большей латентностью и характеризуется отчетливой чувствительностью к изменению скорости движения стимула. С увеличением скорости амплитуда N1–P2 возрастает, а его латентность сокращается. Следует отметить, что чувствительность длиннолатентных слуховых ВП к скорости движения стимула хорошо выражена на высоких скоростях движения (выше 90°/с) и значительно падает при переходе к относительно низким скоростям (меньше 90°/с).

Изменения характеристик N1–P2 согласуются с временными закономерностями обнаружения движения источника звука, известными из психофизических исследований. Быстрые движения обнаруживаются раньше, и на коротких интервалах времени их различимость выше, чем медленных движений. Это обстоятельство может находить отражение в N1–P2 в виде увеличения его амплитуды с ростом скорости движения. С другой стороны, временные рамки обнаружения движения препятствуют формированию N1–P2, если это обнаружение наступает позднее времени формирования самой реакции.

Такая ситуация может возникать при малых скоростях движения стимула, когда время обнаружения движения превышает величину латентности N1–P2 (порядка 100-150 мс). Действительно, имеющиеся данные говорят о том, что для формирования отчетливого N1–P2 необходимы достаточно большие скорости движения стимула, составляющие порядка 90-120°/с и выше (Альтман и др., 2012; Ducommun et al., 2002).

1.8 Электрофизиологический ответ на движение как отдельное слуховое событие

В описанных выше работах данные были получены при использовании сигналов, в которых движение начиналось вместе с включением сигнала. При этом ответ на включение звука перекрывался во времени с ответом на его движение. Эти две реакции можно разделить, если включение и движение стимула разнести во времени. Такой подход был использован в работе А.Л. Варфоломеев и Л.В. Старостиной (Варфоломеев, Старостина, 2006), в которой движение стимула начиналось спустя 750 мс после включения звука. В качестве сигнала использовался бинаурально предъявленный низкочастотный шум (0,15-1,2 кГц) с динамическими изменениями междуенной задержки (ΔT). В начале действия сигнала воспринимаемый звуковой образ находился у средней линии головы ($\Delta T=0$), а затем линейно или скачком перемещался к правому или левому уху за счет возрастания ΔT от 0 до 660 мкс.

Разнесение во времени момента включения стимула и начала его движения позволяет раздельно исследовать реакцию на движение и неспецифическую реакцию на включение звука - motion-onset response (MOR) в т.н. парадигме отсроченного движения (delayed motion onset). Ответ на начало движения (MOR) состоит из раннего негативного компонента (“change”-N1, cN1) и позднего позитивного колебания (“change”-P2, cP2) (Варфоломеев, Старостина, 2006; Krumbholz et al., 2007). Он отличается структурно и

топографически от ответа на включение звука и рассматривается в качестве электрофизиологического коррелята процесса обнаружения движения и локализации движущегося стимула (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann, 2011). Параметры этой реакции зависят от таких свойств стимула, как скорость и направление движения, а также вид локализационных признаков (Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2010).

Потенциал MOR имеет большую латентность, чем ответ на включение (не менее 140 мс после начала движения), и локализован преимущественно в полушарии, контралатеральном направлению движения звука (Getzmann, 2011).

Влияние скорости стимула на параметры MOR было описано в работах Getzmann (2009) и Getzmann, Lewald (2012), а также в наших предыдущих исследованиях (Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2012; Шестопалова и др. 2016; Shestopalova et al., 2021). Установлено, что амплитуда компонентов сN1 и сP2 монотонно увеличивается с ростом скорости движения, а их латентность уменьшается.

Помимо физических характеристик стимула, реакция на начало движения может зависеть также от направленности внимания. Нейрональные субстраты процессов, связанных со слуховым пространственным вниманием, интенсивно исследовались методом функционального магнитной томографии (фМРТ). В обзоре Алхо с соавторами (Alho et al., 2014). Показано, что при обработке пространственной слуховой информации активизируются области задней части верхневисочной извилины и planum temporale, расположенные позади зон, активирующихся при обработке высоты звука. Активная локализация неречевых стимулов приводит к активизации дополнительных участков слуховой коры, не вовлеченных в процессы пассивной локализации.

Изменения вызванных потенциалов на начало движения стимула в зависимости от направленности внимания были исследованы путем сравнения реакции при привлечении внимания слушателей либо к движению, либо к высоте

стимулов (Kreitewolf et al., 2011). Амплитуда и латентность поздних компонентов ответа (главным образом сP2) возрастали при привлечении внимания к движению стимулов. Авторы делают вывод, что корковая обработка движения звука основана на комплексном взаимодействии процессов, связанных с акустическими признаками стимулов и с направленностью внимания. В работе Шестопаловой с соавторами (Шестопалова и др., 2016) было показано, что в активных условиях по сравнению с пассивными генерировался увеличение скорости стимула приводило к возрастанию амплитуды и снижению латентности компонентов N1 и P2. Совершенно независимое влияние оказывали направленность внимания слушателей и скорость движения стимула на компоненты сN1 и сP2. Эффект привлечения внимания вызывал прирост амплитуды реакции во временном интервале между сN1 и сP2, ближе к позитивному компоненту. В левом полушарии этот прирост был более выражен при действии контралатеральных стимулов. Межполушарные различия сN1 и сP2 также определялись большей реакцией на контралатеральные стимулы в левом полушарии и симметричной реакцией на оба направления движения в правом полушарии.

Соответствие между психофизическими и электрофизиологическими временными показателями процесса 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). Авторам удалось продемонстрировать одинаковую зависимость латентности вызванного потенциала и времени реакции от когерентности стимула, моделировавшей степень его пространственной динамики. Впоследствии было показано, что латентность зрительного вызванного ответа на начало движения и время реакции уменьшаются с ростом скорости движения,

причем оба показателя могут быть аппроксимированы одной и той же отрицательной степенной функцией (Kreegipuu., Allik, 2007). Авторы высказали предположение, что обнаружение движения происходит после того, как вызванный ответ достигает определенной критической величины.

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). С увеличением скорости движения время реакции значительно уменьшается.

Диапазон скоростей, в котором регистрировался ответ на начало движения звука, составляет по разным данным от 90 до 450 град/с, при этом генерация MOR происходит при движении стимула со скоростями не ниже 60 град/с (Krumbholz et al., 2007; Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2010; Getzmann, Lewald, 2012; Grzeschik at al., 2010; ; Grzeschik at al., 2013; Grzeschik at al., 2016; Altmann et al., 2017). В то же время на психофизическом уровне человек способен различать гораздо более медленное движение (Grantham, 1986; Harris, Sergeant, 1971; Altman J. A., Viskov, 1977; Saberi K., Perrott, 1990; Carlile, Best, 2002; Getzmann et al., 2004; Schmiedchen et al., 2013; Carlile, Leung, 2016). Можно предположить, что такое расхождение может объясняться соотношением временного интервала, необходимого для формирования вызванного ответа, и времени, за которое движущийся звуковой стимул смещается на минимально различимый угол (МАМА) при разных скоростях движения. Настоящее исследование направлено на выяснение этого соотношения.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Способность человека к пространственному различению звукового сигнала может быть охарактеризована как по субъективным, так и по объективным показателям. Субъективными показателями служат данные психофизического исследования. В качестве объективных показателей может служить изменение электрической активности мозга и изменение характеристик вызванных потенциалов (ВП), регистрируемых при помощи электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Одновременное использование психофизического метода и анализа ВП дает возможность всесторонне оценить способность к различению динамических характеристик звуковых сигналов. Методически исследование разделено на психофизическую и электрофизиологическую части, проводимые на одной и той же группе испытуемых.

Психофизическое тестирование выполнялось в парадигме «да-нет», предполагающей вынужденный выбор направления движения в ходе активных сессий в условиях дихотической стимуляции. Правильное определение слушателем направления движения при постепенном укорочении траектории стимула является показателем осознанного восприятия движения. Это традиционный способ определения минимального различимого угла движения (МАМА). Для записи электроэнцефалограммы использовали пассивные серии (без привлечения внимания к звуковой стимуляции) в парадигме предъявления сигналов с отсроченным началом движения.

2.1 Испытуемые

Эксперименты проведены на 18 испытуемых (4 мужчин, 14 женщин, все праворукие) с нормальным слухом в возрасте от 19 до 41 года (средний возраст $26,0 \pm 1,7$ лет). Слуховая функция оценивалась перед началом эксперимента при помощи стандартной тональной аудиометрии, аудиометром AD-226 фирмы Interacoustics. Нормой считались пороги, отклоняющиеся менее чем на 10 дБ от

популяционной кривой в диапазоне частот от 125 Гц до 8 кГц, и при этом разница порогов между ушами должна была не превышать 10 дБ ниже 500 Гц, 5дБ от 500 до 1500 Гц и 10 дБ выше 2 кГц.

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). Каждый испытуемый проходил предварительное обучение выполнению психофизической задачи при использовании хорошо различимых стимулов. В результате обучения стабилизировались время реакции и количество ошибок.

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 звукового образа. Процедура центрирования состояла в том, что испытуемый должен был сообщать нажатием клавиш на клавиатуре, ощущает ли он положение звука как «центральное» (воспринимаемый звуковой образ расположен по средней линии головы) или правее/левее центра. В зависимости от отчётов испытуемого, для каждого из ушей проводилась коррекция интенсивности, таким образом, чтобы стимул занял центральное положение.

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.

2.2 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. Герметизация звукоизлучателей обеспечивала дополнительное подавление внешних шумов на 30 дБ. Интенсивность сигналов устанавливалась на уровне 50 дБ над порогом слышимости на каждом ухе испытуемого. На предварительном этапе каждого эксперимента у всех испытуемых измеряли пороги слышимости обоих ушей с использованием тестовых шумовых посылок. Звукоизолированная камера обеспечивала звукозаглушение не менее 46 дБ в полосе до 20 кГц.

Эксперименты проводились в условиях дихотической звуковой стимуляции с использованием звуковых стимулов, моделирующих движение источника звука с отсроченным началом. Именно такая парадигма позволяет получить реакцию на движение как на отдельное слуховое событие.

Звуковые стимулы, использованные в психофизическом тестировании, начинались с неподвижного фрагмента длительностью 1000 мс, в течение которого звук воспринимался как неподвижный, расположенный в области 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 между бинаурально предъявляемыми сигналами. Стимулы синтезировали на основе одного и того же исходного сигнала и моделировали движение путем линейного сдвига отсчетов на определенном участке в соответствии с заданной величиной ΔT (Альтман и др, 2010, Altman et al., 2010). Затем производили передискретизацию и сплайн-интерполяцию отсчетов. Для создания эффекта движения на одно из ушей подавали преобразованный сигнал, а на другое – исходный сигнал. Пример синтеза сигналов самой низкой и высокой скоростей приведен в Таблице 1. Таким образом, испытуемые работали с иллюзией движения звукового стимула. В дальнейшем под термином “движущийся” звуковой стимул/звук мы будем понимать программно созданную иллюзию движения источника звука.

Расчетные угловые скорости движения стимулов были вычислены на основе соотношения «800 мкс \leftrightarrow 90°» и составили 60, 90, 120, 150, 180, 240, 360 град/с. Такое соотношение было использовано в связи с тем, что $\Delta T = 800$ мкс обеспечивает полную латерализацию звукового сигнала у большинства испытуемых (Альтман, 2011). В ходе пилотных экспериментов были выбраны 9 величин ΔT , лежащих вблизи порога различия направления движения сигналов: $\Delta T = 200, 100, 80, 60, 50, 40, 30, 20, 10$ мкс. Длительность участка

движения изменялась в соответствии с изменениями ΔT для создания набора указанных выше скоростей движения стимула. Таким образом, для каждой скорости движения была создана линейка из 9 блоков стимулов, начинающаяся с большого смещения ($\Delta T = 200$ мкс) за длительный отрезок времени и заканчивающаяся малым смещением ($\Delta T = 10$ мкс) за короткое время (рис.1A). 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) и был подобран так, чтобы испытуемый успевал дать ответ даже при максимальной длительности участка движения.

Таблица 1 - Параметры синтеза звуковых сигналов на примере стимулов со скоростями движения 60 и 360 град/с. Длительность участка движения вычисляли как частное угла смещения и угловой скорости. Величина длительности стимула состоит из неподвижного участка (1000 мс), длительности участка движения и фронтов нарастания (по 10 мс в начале и конце стимула).

ΔT , мкс	угол смещения, град	60 град/с		360 град/с	
		длительность участка движения, мс	полная длительность стимула, мс	длительность участка движения, мс	полная длительность стимула, мс
200	30	375,00	1395,00	62,50	1082,50
100	15	187,50	1207,50	31,25	1051,25
90	13,5	168,75	1188,75	28,13	1048,13
80	12	150,00	1170,00	25,00	1045,00
70	10,5	131,25	1151,25	21,88	1041,88
60	9	112,50	1132,50	18,75	1038,75
50	7,5	93,75	1113,75	15,63	1035,63
40	6	75,00	1095,00	12,50	1032,50
30	4,5	56,25	1076,25	9,38	1029,38
20	3	37,50	1057,50	6,25	1026,25
10	1,5	18,75	1038,75	3,13	1023,13

Межстимульный интервал от начала одного стимула до начала следующего в электрофизиологических сериях также был постоянным и составлял 4000 мс.

Для электрофизиологической части исследования были моделированы движущиеся 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 длительностью 250 мс, 375 мс, 600 мс или 1000 мс, и конечного участка с постоянной межушной задержкой $\Delta T = \pm 800$ мкс, длившейся до окончания сигнала общей длительностью 2000 мс. В случае самого медленного нарастания ΔT в течение 1000 мс конечный стационарный фрагмент отсутствовал. Данные стимулы вызывали сначала ощущение неподвижного звукового образа по средней линии головы, а затем плавного движения звукового образа влево или вправо от средней линии головы. Стационарный фрагмент в конце стимула слушателями не определялся.

В эксперименте были использованы четыре скорости движения звуковых стимулов: 360 град/с, 240 град/с, 150 град/с и 90 град/с. Помимо движущихся стимулов, использовался также неподвижный стимул с $\Delta T = 0$ мкс, вызывающий ощущение локализации звукового образа по средней линии головы (рис.1Б). Неподвижный стимул использовали для сопоставимости условий с предыдущими исследованиями, и в настоящей работе ответы на него не анализировали.

2.3 Психофизическая процедура

В эксперименте испытуемым были предъявлены серии звуковых стимулов, движущихся вправо или влево от средней линии головы. 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 40 стимулов в каждом (20 левонаправленных и 20 правонаправленных) и длилась около 15 минут с небольшими перерывами между блоками. Было использовано 7 видов серий,

соответствующих скоростям 60, 90, 120, 150, 180, 240, 360 град/с. Предъявление разных серий было рандомизировано по скоростям, однако последовательность блоков внутри серии оставалась неизменной: от больших ΔT к меньшим. Каждый тип серии предъявляли испытуемому 3-4 раза.

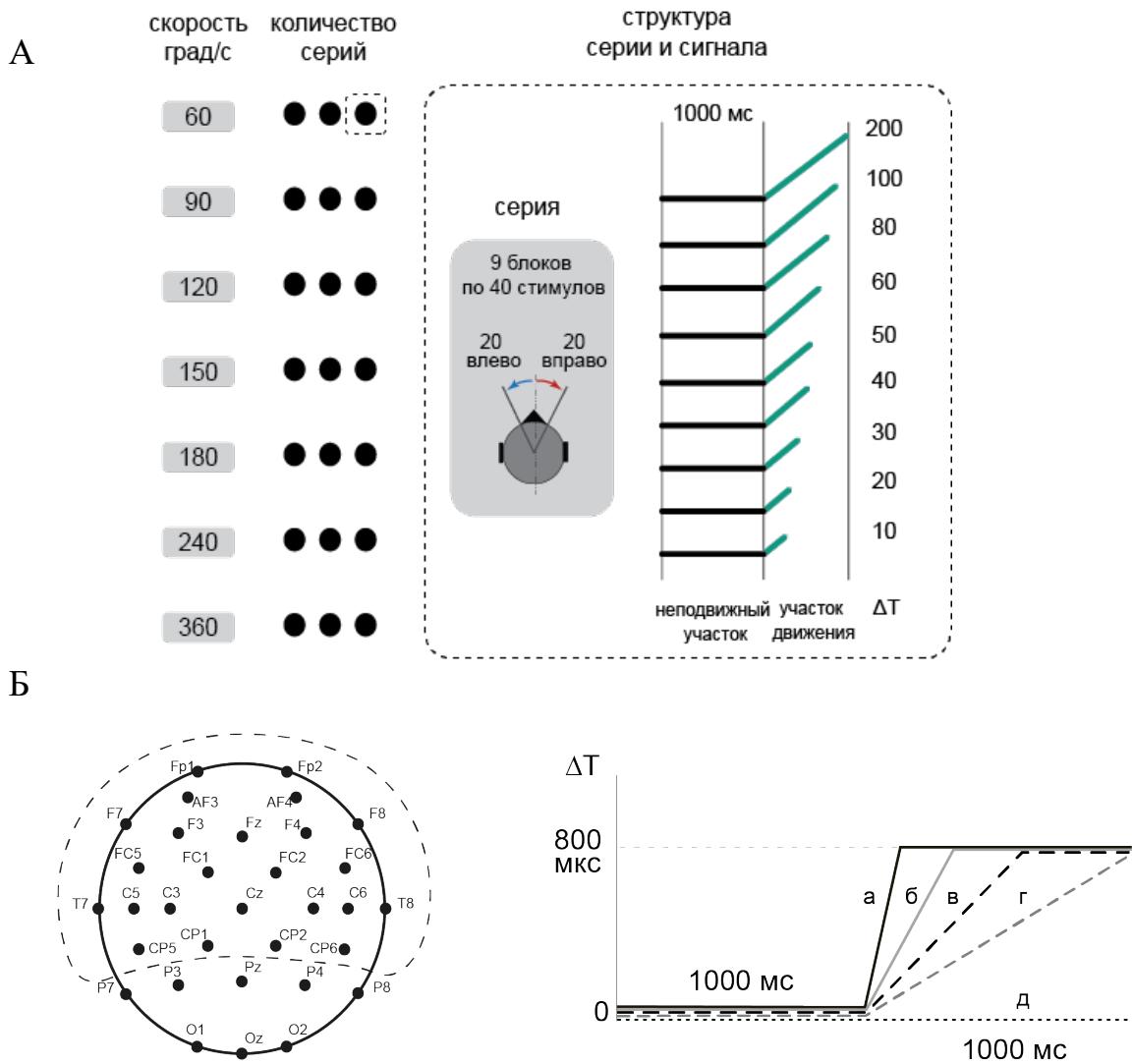


Рисунок 1 - Общая схема эксперимента.

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

2.4 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.

При изучении функциональной асимметрии восприятия (Глава 3.1) были проведены статистические сравнения доли правильных ответов и времени реакции при помощи трехфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями (repeated measures ANOVA) с факторами «Сторона» (2 градации), «Скорость» (7 градаций) и «Межушная задержка» (9 градаций). Принятый уровень значимости при всех сравнениях $p<0.05$. Попарные сравнения проводили по критерию Бонферрони. При нарушении сферичности данных применялась поправка Гринхауза-Гайссера.

Для оценки функциональной асимметрии были рассчитаны индивидуальные коэффициенты асимметрии для показателя доли правильных ответов согласно формуле (1):

$$K_{ac} = (R-L)/(R+L) \quad (1)$$

где R и L – соответствующие показатели для движения звукового стимула в правую и левую стороны. Достоверность отличий коэффициентов асимметрии

от нуля для каждого типа сигнала по всей выборке испытуемых проверяли при помощи двустороннего *t*-теста с уровнем значимости $p < 0.05$.

Статистические сравнения коэффициентов асимметрии проводились при помощи двухфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями (repeated measures ANOVA) с факторами «скорость» (7 градаций) и «межущная задержка» (9 градаций). Принятый уровень значимости при всех сравнениях $p < 0.05$. При попарных сравнениях применяли поправку Бонферрони. При нарушении сферичности данных применялась поправка Гринхауза-Гайссера.

Статистические сравнения проводились по индивидуальным данным, усредненным по направлениям движения стимула (кроме Главы 3.1). Долю правильных ответов и время реакции подвергали двухфакторному дисперсионному анализу с повторными измерениями (repeated measures ANOVA). По факторам «скорость» (7 градаций) и «межущная задержка» (9 градаций) исследовали связь среднего времени реакции и процента правильных ответов со скоростью движения звука.

2.5 Электрофизиологическое исследование

Все ЭЭГ-серии, составленные для 4 разных 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. Каждый цикл предъявления состоял из предстимульной паузы длительностью 1000 мс, сигнала длительностью 2000 мс (варианты описаны выше) и пост-стимульной паузы длительностью 1000 мс. Длительность каждой серии составляла 8 мин. Через каждые 25-30 мин слушателю предоставлялся перерыв. Серии с каждой из скоростей движения повторяли по шесть раз; троим

испытуемым было предъявлено по семь повторений для улучшения отношения сигнал/шум. Таким образом, для каждого из экспериментальных условий накапливалось минимум 240 предъявлений, в сумме - порядка 960 предъявлений стимула каждого типа для каждого испытуемого.

2.6 Регистрация ЭЭГ

Регистрацию ЭЭГ проводили при помощи хлорсеребряных электродов, в 32 точках по международной системе 10-20, с заменой точек отведения РО3/РО4 на С5/С6. Дополнительные (вне шлема) 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.

2.7 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 представленное исследование нацелено, в большей степени, на интегральные временные аспекты слуховой обработки движения, и не предполагает анализа источников активности или межполушарной асимметрии. Опираясь на результаты предыдущих работ, описывающих фронтально-центральное скальповое распределение потенциала MOR (Getzmann, 2009; Getzmann, 2011; Shestopalova et al., 2020), мы установили область интереса как фрonto-центральный электродный кластер и усреднили индивидуальные записи ЭЭГ по 24 фрonto-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). Наконец, эти данные были усреднены 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 левонаправленные и правонаправленные 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 $p<0.05$.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Функциональная асимметрия при различении направления движения

Предпочтение правой или левой стороны пространства при восприятии движущихся звуковых стимулов остается до сих пор мало изученным. В классических работах по пространственной разрешающей способности слуха не выявлено предпочтения левой или правой стороны пространства при оценке МАА и МАМА (Grantham, 1986; Chandler D.W., Grantham, 1992; Perrott, Musicant, 1977; Perrott, Tucker, 1988; Carlile S., Leung, 2016). Однако имеются свидетельства наличия функциональной асимметрии при локализации неподвижных стимулов (Lewald, 2004; Voss et al., 2004). В связи с этим было принято решение оценить возможную функциональную асимметрию перед проведением анализа в основном блоке эксперимента.

Цель настоящего раздела состояла в выявлении перцептивного предпочтения звуковых стимулов, движущихся с разными скоростями влево или вправо от средней линии головы в парадигме отсроченного движения. Измеряли показатели времени реакции и доли правильных ответов при выполнении испытуемыми задачи по определению МАМА. Сравнения проводили с учетом фактора «Сторона», включив его в трехфакторный дисперсионный анализ repeated measures ANOVA с факторами «Сторона» (2 градации), «Скорость» (7 градаций) и «Межущная задержка» (9 градаций).

3.1.1 Результаты

Экспериментальная группа включала 15 испытуемых из основной выборки (3 мужчин, 12 женщин) в возрасте от 19 до 41 года (средний возраст $26,1 \pm 1,8$ лет). Все испытуемые были правшами. Значения коэффициента праворукости варьировали от 31% до 89% (в среднем $61\pm5\%$), в соответствии со стандартной

шкалой теста праворукости: от -100% для абсолютных левшей до +100% для абсолютных правшей, с нулевым значением для амбидексотов (Таблица 2).

Таблица 2 - Возраст испытуемых и коэффициент праворукости.
В нижних строках указаны среднее по выборке и стандартная ошибка

N	испытуемый	возраст	коэффициент праворукости, %
1	VA	24	44
2	PE	41	83
3	VK	25	60
4	OL	21	61
5	FD	30	67
6	KR	25	44
7	SG	19	36
8	SH	25	67
9	LV	20	68
10	BK	20	80
11	KL	22	89
12	VP	35	75
13	KS	32	65
14	EM	21	31
15	AC	32	45
среднее	-	26,1	61
ст.ош.	-	1,8	5,0

Для каждого испытуемого вычисляли разницу между порогами слышимости на правом и левом ухе, а также величину коррекции по результатам центрирования. Разница порогов слышимости правого и левого уха (до центрирования звукового образа) составляла порядка 1-3 дБ. Важно отметить, что при этом не было преобладания какой-либо стороны на групповом уровне: у 7 испытуемых пороги были ниже на левом ухе, у 8 - на правом. При помощи корреляционного теста Спирмена проверено наличие связи между коэффициентом праворукости и разницей порогов до центрирования, а также между коэффициентом праворукости и величиной коррекции, которая вводилась в ходе центрирования звукового стимула. Оба теста показали отсутствие связи ($p > 0,05$). В то же время была подтверждена ожидаемая отрицательная связь ($\rho =$

-0.804 , $p<0,05$) между разницей порогов до центрирования и величиной коррекции, поскольку коррекция вводилась с целью компенсировать случайные отклонения при определении порогов. Таким образом, ни разница порогов на правом и левом ухе, ни величина коррекции не выявили у испытуемых явных сенсорных предпочтений того или другого уха при определении положения неподвижного звукового образа, и не были связаны с моторной функциональной асимметрией, выражющейся в доминировании правой руки.

Для каждого из испытуемых получены величины доли правильных ответов относительно количества предъявленных стимулов и времени реакции для левонаправленных и право направлена звуковых сигналов. Трехфакторный дисперсионный анализ величин времени реакции по факторам «Сторона» (2 градации), «Скорость» (7 градаций) и «Межушная задержка» не выявил ни значимых главных эффектов, ни их взаимодействия ($p>0,05$). Время реакции не рассматривалось далее в анализе и было признано слабым показателем различительной способности испытуемых.

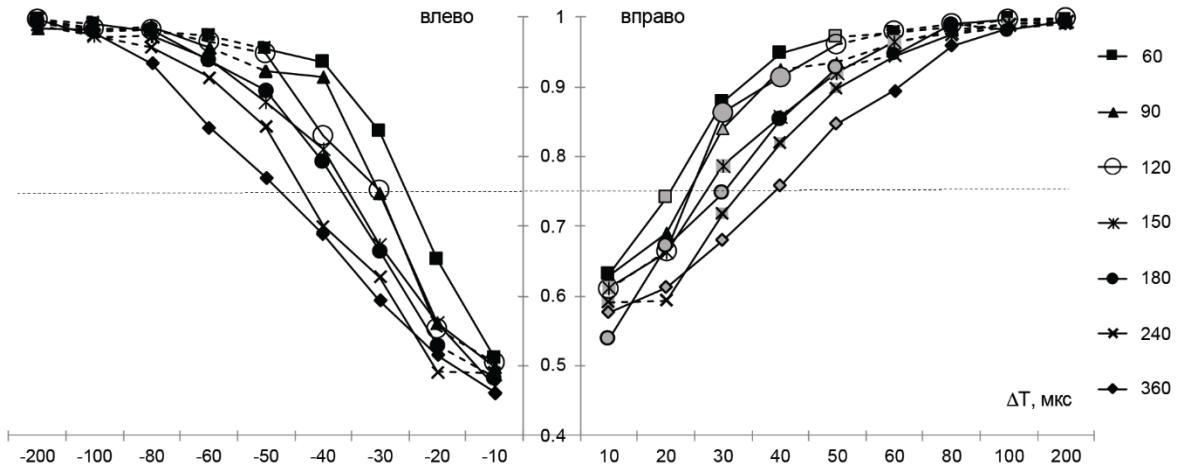


Рисунок 2 – Зависимость доли правильных ответов от величины межушной задержки для право- и левонаправленных звуковых стимулов.

По оси ординат – доля правильных ответов от количества предъявленных стимулов правой или левой стороны, по оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке увеличения от 10 до 200 мкс. Отрицательным значениям ΔT соответствует левое направление движения звукового стимула. Горизонтальный пунктир – доля правильных ответов 0,75, принимаемая в качестве порога различения движения. Величины скоростей движения (от 60 до 360 град/с) и соответствующие им маркеры кривых расположены справа от графика. Сплошные участки – достоверные различия между соседними точками каждой кривой (попарные сравнения ANOVA, $p<0,05$);

пунктирные участки - недостоверные различия между соседними точками ($p>0,05$). Серым цветом маркера отмечены достоверные различия между значениями для лево- и право направлений стимулов.

Для каждой из скоростей движения по групповым данным построена психометрическая функция как зависимость доли правильных ответов от межушной задержки ΔT в стимуле (рис.2). При больших ΔT доля правильных ответов близка к единице, что соответствует точному распознаванию направления движения. С уменьшением межушной задержки доля правильных ответов снижалась тем стремительнее, чем выше скорость движения стимула: при более высоких скоростях различие ухудшается уже при $\Delta T = 80$ мкс. Такая закономерность характерна для обоих направлений движения.

Трехфакторный дисперсионный анализ доли правильных ответов с факторами «Сторона» (2 градации), «Скорость» (7 градаций) и «Межушная задержка» (последовательно сокращаемая величина ΔT , 9 градаций) выявил главные эффекты факторов «Стороны» ($F(1,0; 14,0) = 14,9, p<0,05$), «Скорости» ($F(2,84; 39,74) = 32,2, p<0,001$) и «Межушной задержки» ($F(1,57; 22,0) = 239,5, p<0,001$). Обнаружены также значимые взаимодействия «Сторона»*«Межушная задержка» ($F(1,56; 21,85) = 10,1, p<0,05$) и «Скорость»*«Межушная задержка» ($F(7,56; 104,51) = 8,8, p<0,001$).

Результаты попарных сравнений доли правильных ответов при соседних величинах ΔT отмечены на рисунке 2 типом линии: сплошные линии соответствуют достоверным различиям между соседними точками каждой кривой ($p<0,05$); пунктирные участки - недостоверным различиям между соседними точками ($p>0,05$). В качестве порога различия направления движения был принят уровень вероятности правильных ответов в 75% (доля правильных ответов 0,75). Околопороговой области межушных задержек соответствуют величины от 20 до 50 мкс, и, согласно попарным сравнениям, доли правильных ответов при соседних величинах ΔT в этой области различаются

достоверно ($p<0,05$ для всех скоростей движения) как в левом, так и в правом направлении движения.

В целом, доля правильных ответов в случае правонаправленных звуков оказывается достоверно выше, чем для левонаправленных, при всех скоростях движения звукового стимула в диапазоне ΔT от 10 до 50 мкс ($p<0,05$). Такие различия показаны на рисунке 2 цветом маркера психометрических кривых: достоверно большей доле правильных ответов соответствует маркер серого цвета.

Усредненные по скоростям зависимости доли правильных ответов от ΔT демонстрируют предпочтение правого направления движения на групповом уровне (рис.3А). Для выявления характера такого предпочтения был рассчитан коэффициент асимметрии K_{ac} как разность доли правильных ответов на движение вправо и влево, деленная на их сумму. Зависимость K_{ac} от ΔT по групповым данным приведена на рисунке 3Б.

В околопороговой области, начиная от $\Delta T = 50$ мкс (вплоть до 10 мкс), K_{ac} отличен от нуля (t -тест, $p<0,05$, серый цвет маркера), при всех скоростях движения звукового стимула. Причем, чем выше скорость движения, тем выше значимость коэффициента. Так, при скоростях 240 град/с и 360 град/с K_{ac} отличен от нуля при всех значениях ΔT от 50 до 10 мкс, а при 60 град/с - только при $\Delta T = 50$ мкс и 20 мкс ($p<0,05$). Так, при больших скоростях (360, 240 и 180 град/с) K_{ac} отличен от нуля при всех значениях ΔT от 50 до 10 мкс, а при меньших скоростях - только при некоторых отдельных значениях ΔT ($p<0,05$).

В большинстве случаев K_{ac} принимал положительные значения (от 0,001 до 0,12), что свидетельствует о предпочтении правого направления движения. Двухфакторный дисперсионный анализ K_{ac} по факторам «скорость» (7 градаций) и «межушная задержка» (последовательно сокращаемая величина ΔT , 9 градаций) выявил единственный главный эффект фактора «межушной задержки» ($F(1,39; 19,50) = 10,29$, $p<0,05$). Эффект скорости отсутствует: при различных

скоростях движения стимула значения коэффициента близки к среднему (сплошная черная линия на рисунке 3Б)

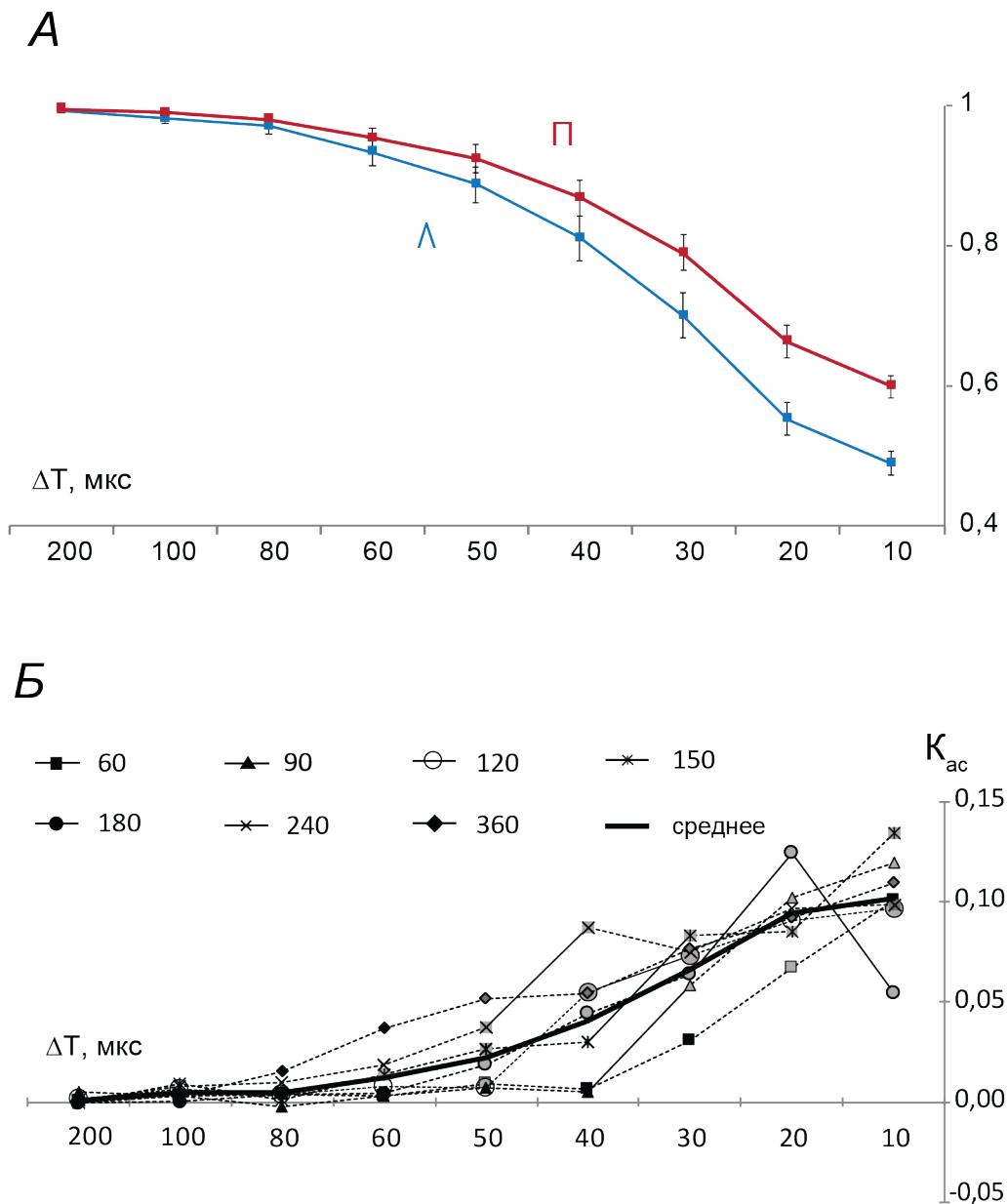


Рисунок 3 - Доля правильных ответов от количества предъявленных стимулов (А) и коэффициент асимметрии (Б) в зависимости от межушной задержки.

А: По оси ординат – доля правильных ответов, по оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс.

Л - синяя кривая - доля правильных «левых» нажатий (правильно распознанные стимулы, движущиеся влево); П - красная кривая - доля правильных «правых» нажатий (правильно распознанные стимулы, движущиеся вправо).

Б: Сплошные участки линий – достоверные различия между соседними точками каждой кривой (попарные сравнения ANOVA, $p < 0.05$); пунктирные участки – недостоверные различия между соседними точками (ANOVA, $p > 0.05$). Маркеры серого цвета соответствуют значениям коэффициента асимметрии, отличным от нуля (t -тест). Величины скоростей движения (от 80 до 480 град/с) и соответствующие им маркеры кривых расположены сверху.

На индивидуальном уровне K_{ac} принимал значения от -0,07 до 0,44, увеличиваясь при малых величинах ΔT . Возможную связь между индивидуальными значениями K_{ac} и степенью праворукости проверяли при помощи корреляционного теста Спирмена. Достоверной корреляции не обнаружено ($p>0,05$).

Для того, чтобы выяснить, с чем может быть связана обнаруженная правосторонняя асимметрия при распознавании движущихся стимулов, следовало соотнести долю правильных ответов относительно количества предъявлений соответствующей стороны (т.е. от 20 сигналов) с долей всех ответов соответствующей стороны - от 40 сигналов, составлявших стимульный блок (рис.4). Количество нажатий на клавишу, соответствующую правому направлению движения, оказалось больше по сравнению с нажатиями на клавишу для левого направления. Иными словами, предпочтение «правой стороны» выражается не только в доле правильно распознанных правонаправленных стимулов, но и в преобладании «правых» нажатий как таковых.

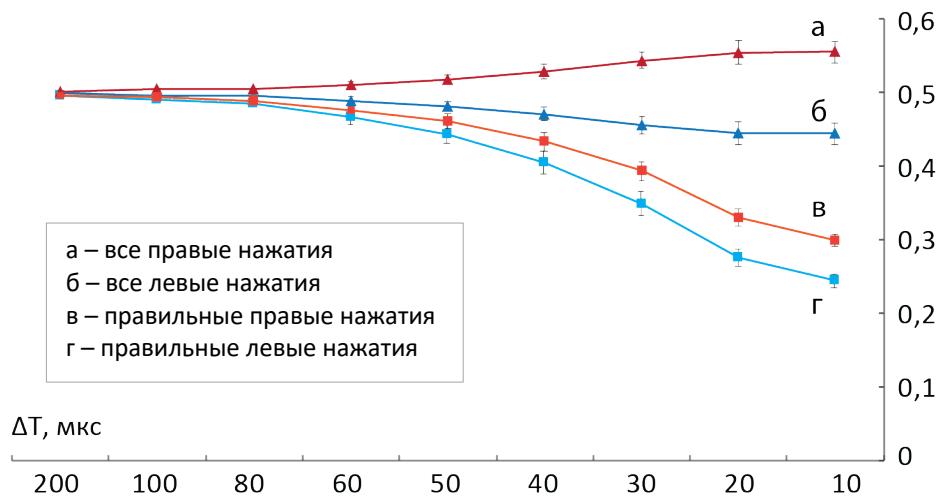


Рисунок 4 - Доля правильных ответов и общая доля нажатий левой и правой стороны.

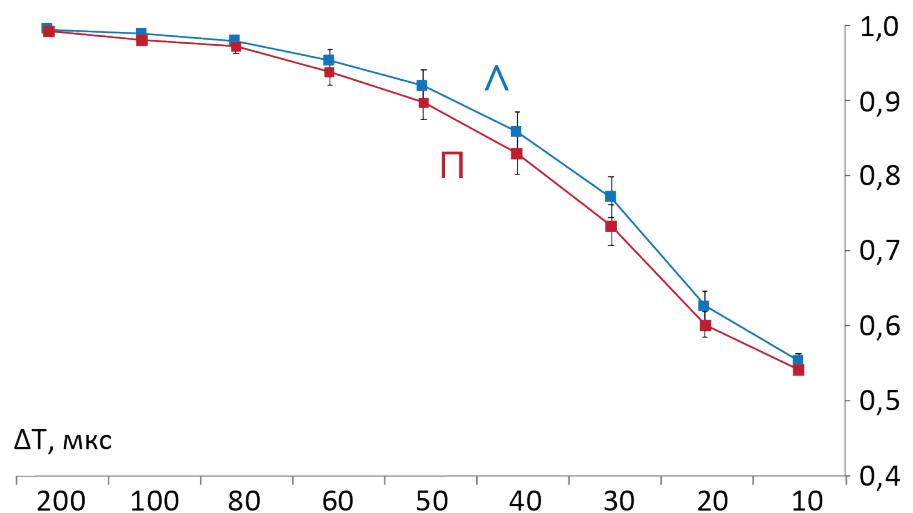
По оси ординат: Для кривых с треугольными маркерами (а, б) – доля правильных ответов от общего числа предъявленных стимулов (40 стимулов в каждом блоке); для кривых с квадратными маркерами (в, г) - доля правильных ответов от числа предъявленных правых или левых стимулов по отдельности (по 20 стимулов в каждом блоке). По оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс.

Красные кривые (а, в) соответствуют выбору правого направления движения звукового стимула, синие кривые (б, г) – выбору левого направления. Треугольные маркеры показывают общее количество нажатий на клавишу для выбора соответствующего направления, квадратные маркеры – только правильные ответы.

Коэффициент асимметрии, вычисленный по нормированным значениям доли правильных ответов ($K_{ac}(\text{норм})$) принимал отрицательные значения на околопороговом уровне при всех скоростях движения (рис.5Б). Индивидуальные данные демонстрируют наибольший разброс значений $K_{ac}(\text{норм})$ (от -0,1 до 0,02) при $\Delta T = 30$ мкс. Отрицательные значения коэффициента соответствуют предпочтению левой стороны при различении направления движения звукового сигнала. $K_{ac}(\text{норм})$ отличен от нуля (t -тест, $p < 0,05$) в околопороговой области в диапазоне ΔT 40-60 мкс при всех скоростях движения, однако в целом значимость $K_{ac}(\text{норм})$ несколько ниже, чем в случае ненормированных данных. Достоверность отличий $K_{ac}(\text{норм})$ от нуля показана серым цветом маркеров на рисунке 5Б.

Двухфакторный дисперсионный анализ $K_{ac}(\text{норм})$ с факторами «Скорость» (7 градаций) и «Межушная задержка» (9 градаций) выявил главные эффекты фактора «Межушной задержки» ($F(2,47; 34,61) = 4,9, p < 0,05$). Обнаружено также значимое взаимодействие «Скорость»*«Межушная задержка» ($F(7,55; 105,76) = 2,2, p < 0,05$). Попарные сравнения демонстрируют, что коэффициенты асимметрии отличаются друг от друга главным образом при далеко отстоящих друг от друга (не соседних) значениях межушной задержки. Таким образом, нормирование данных на общее количество ответов левой или правой стороны привело к инверсии асимметрии распознавания направления движения с правосторонней на левостороннюю.

A



B

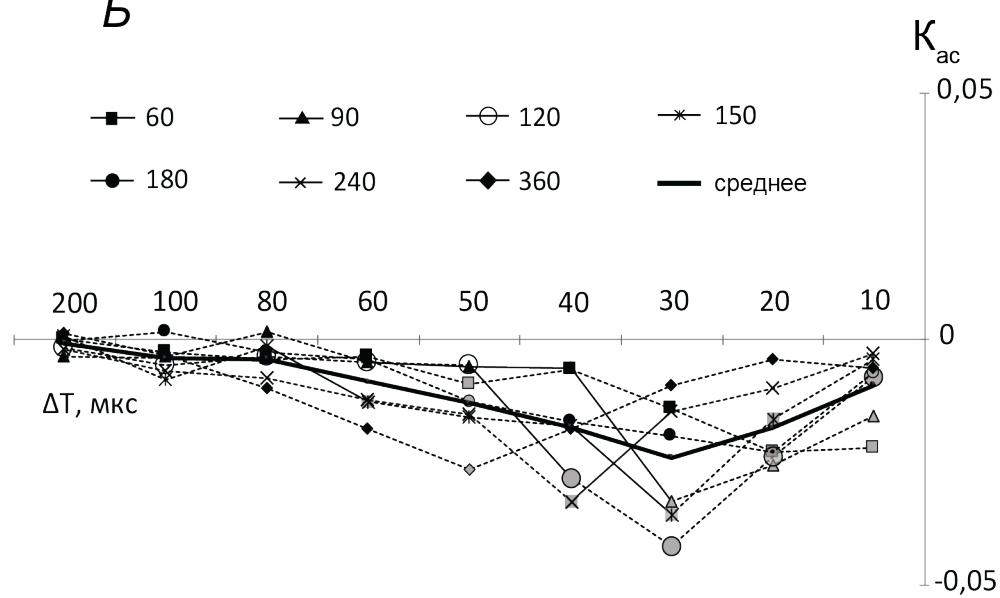


Рисунок 5 - Доля правильных ответов от общего количества право- и левосторонних ответов (А) и коэффициент асимметрии (Б) в зависимости от межущной задержки (нормированные данные).

А: Синяя кривая (Л) - доля правильных левых нажатий от общего количества ответов левой стороны (правильно распознанные стимулы, движущиеся влево). Красная кривая (П) - доля правильных правых нажатий от общего количества ответов правой стороны (правильно распознанные стимулы, движущиеся вправо).

Б: По оси ординат – значения коэффициента асимметрии, рассчитанные по нормированным величинам.

Остальные обозначения - как на рис.2Б

3.1.2 Обсуждение

Исследовалась асимметрия локализации движущихся звуковых стимулов, проявляющаяся в зависимости порогов различения от направления движения (влево или вправо от средней линии головы). Согласно полученным данным, по мере того как определение направления движения становилось сложным для испытуемых, доля правильного распознавания правосторонних стимулов становилась выше, чем левосторонних.

Наше исследование не подтвердило выводы предыдущих исследований (см. раздел 1.3 главы 1) о лучшем различении левосторонних стимулов. Согласно нашим данным, коэффициент асимметрии доли правильных ответов K_{ac} , вычисленный по доле правильных ответов относительно количества предъявлений правых и левых стимулов, был статистически неотличим от нуля при больших угловых смещениях стимула ($\Delta T > 50$ мкс - угловое смещение больше 5 град), что означает отсутствие асимметрии локализации левонаправленных и правонаправленных звуковых стимулов в условиях, когда их различие значительно выше порога. При уменьшении межушной задержки ниже 50 мкс K_{ac} возрастал и становился положителен, что соответствует более успешному распознаванию правонаправленных стимулов в околопороговых условиях.

В литературе имеются свидетельства того, что асимметрия восприятия может систематически изменяться в зависимости от параметров стимуляции, в том числе – межушных различий. Так, изначально присутствующий эффект правого уха для речевых стимулов может быть скомпенсирован и даже обращен в «эффект левого уха» исключительно за счет варьирования параметров стимуляции (Hugdahl, 2010). Аналогичное явление было описано в исследовании взаимосвязи между слуховым пространственным вниманием и асимметрией восприятия (Mondor, Bryden, 1992). Преимущество левого уха, наблюдавшееся

авторами при выполнении несложных заданий в дихотических условиях, постепенно сменялось преимуществом правого уха по мере усложнения задания. Авторы приходят к заключению, что когда праворукие испытуемые сталкиваются со сложным дихотическим заданием, возникает общая тенденция смещения внимания в сторону правого уха. В нашем эксперименте также имело место постепенное усложнение задания в ходе каждой серии. Важно иметь в виду, что в пределах серии скорость стимула оставалась постоянной, а для этого при уменьшении ΔT (т.е. укорочении траектории стимула) параллельно сокращалась и длительность участка движения. Поэтому сложность задачи распознавания направления движения была связана с обоими факторами.

При нормировании доли правильных «левых» и «правых» ответов на общее количество нажатий «левой» и «правой» клавиши коэффициент асимметрии становился меньше по величине и менял знак, становясь отрицательным. Это означает, что хотя «левых» ответов было в целом меньше, чем «правых», среди них была большая доля правильных. «Правых» ответов было в целом больше, но зато среди них было больше ошибок, чем среди «левых» нажатий. Следовательно, полученная при традиционном вычислении правосторонняя асимметрия в действительности могла быть связана не столько со слуховым пространственным восприятием, сколько с предпочтением правой стороны при принятии решений в условиях неопределенности при нарастании трудности задачи из-за укорочения стимулов. Отрицательный коэффициент асимметрии, полученный в результате нормирования, напротив, отражает лучшее распознавание движущихся звуковых стимулов в левой половине субъективного акустического пространства и доминирование правой слуховой коры при решении пространственных слуховых задач. Можно предположить, что при нарастании трудности задачи доминирование правого полушария мозга, ответственного за пространственный анализ, постепенно сменяется активацией левого.

Сознательная направленность внимания может усиливать или ослаблять преимущество правого либо левого уха (Kinsbourne, 1993). В то же время имеется значительное количество экспериментальных данных, свидетельствующих о совместном влиянии факторов внимания и структурно-функциональной организации мозга на перцептивную асимметрию (Asbjørnsen & Hugdahl, 1995; Jäncke et al., 2003; Thomsen et al., 2004; Hugdahl, 2010).

Помимо когнитивного контроля, асимметрия восприятия в принципе может быть связана с доминированием правой или левой руки. Имеются свидетельства того, что использование доминирующей руки способствует привлечению внимания к ипсилатеральной стороне (Mildner et al., 2005). Принято считать, что функциональная асимметрия сильнее выражена у правшей, чем у левшей, поскольку левши образуют более гетерогенную популяцию в отношении асимметрии (Savel, 2009; Hugdahl K., 2010). Однако, прямой причинно-следственной связи между доминированием руки и степенью латерализации связанных с вниманием областей мозга пока установить не удается, так как данные на эту тему чрезвычайно противоречивы (Cazzoli_2017).

Некоторые авторы выделяют в качестве отдельного фактора устойчивость доминирования руки (*consistency of hand preference*), т.е. устойчивость использования испытуемым его ведущей руки, независимо от право- или леворукости. Имеются данные в пользу того, что именно устойчивость доминирования руки связана с моторной и когнитивной асимметрией, а также с латерализацией соответствующих функций мозга (Kourtis_2016). Устойчивость доминирования руки количественно характеризуется величиной коэффициента праворукости (в случае правшей), поэтому в ходе настоящего исследования была проверена связь этого показателя с разницей слуховых порогов и с полученной асимметрией локализации движущихся стимулов. Статистически значимой связи не обнаружено. Кроме того, еще на этапе пилотных экспериментов нами был проведен тест на моторное преобладание руки с фиксированным в блоке

стимулов межстимульным интервалом для исключения неравных условий выбора в эксперименте. Как при пользовании правой, так и левой рукой, при выборе соответствующей клавиши разницы в моторных ответах (времени реакции) не наблюдалось. Следовательно, хотя все испытуемые были правшами, нельзя утверждать с определенностью, что правосторонняя асимметрия, полученная нами при традиционном построении психометрических функций, связана именно с доминированием правой руки.

3.1.3 Заключение

Доля правильного распознавания правосторонних стимулов становилась выше, чем левосторонних, только по мере усложнения локализационной задачи. Вероятно, такого рода асимметрия локализации связана не столько со слуховым пространственным восприятием, сколько с предпочтением правой стороны при нарастании трудности задания. Кроме того, в результате нормирования выявлена слабая левосторонняя асимметрия, составившая не более 2% в околовороговой области междушных задержек. Такого рода асимметрия, меняющая знак, не может считаться устойчивой характеристикой пространственной разрешающей способности слуха. Таким образом, асимметрия локализации при определении минимального различимого угла оказалась кардинально зависящей от способа ее оценки, а выраженность ее в целом незначительна. Поэтому при дальнейшем анализе психофизических данных фактор «Сторона» не будет учитываться, а показатели реакций на левонаправленные и правонаправленные стимулы будут усреднены.

3.2 Психофизические характеристики восприятия сигналов с отсроченным началом движения

Для определения минимального различимого угла движения (МАМА) использовали парадигму «да-нет», предполагающую вынужденный выбор направления движения в ходе психофизического тестирования. Испытуемым были предъявлены серии звуковых стимулов, движущихся вправо или влево от средней линии головы. В пределах одной серии скорость движения оставалась постоянной, при этом сокращалась величина межушной задержки и длительность участка движения, таким образом, трудность задачи нарастала. Всего в эксперименте задействовали 7 скоростей от 60 град/с до 360 град/с. Оценивали пороговое время определения направления движения, величину МАМА и время реакции. Также оценивали оптимальное время интеграции акустической информации о движении звука.

3.2.1 Результаты

Построение психометрических функций

Для каждого из испытуемых получены величины доли правильных ответов и времени реакции. По индивидуальным данным для каждой из скоростей движения построена психометрическая функция как зависимость доли правильных ответов от межушной задержки ΔT в стимуле (рис. 6). Аналогичные кривые были получены по групповым данным, а также по индивидуальным и групповым величинам времени реакции (рис. 7). При больших ΔT доля правильных ответов близка к единице. При уменьшении межушной задержки доля правильных ответов снижалась, причем, тем стремительнее, чем выше скорость движения звука: при более высоких скоростях различие ухудшается уже при $\Delta T = 80$ мкс.

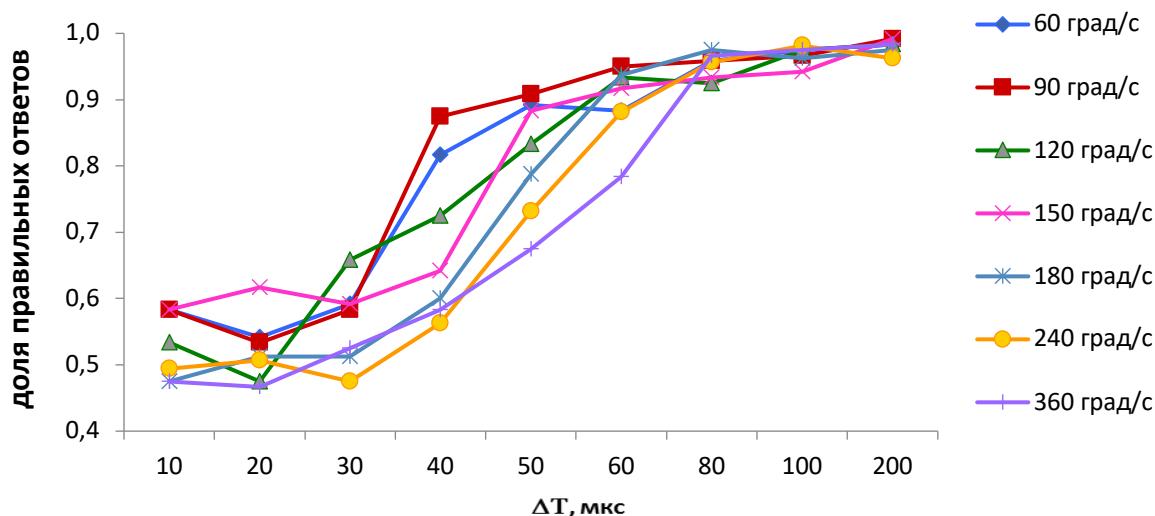


Рисунок 6 – Пример индивидуальных психометрических кривых (испытуемый ВК). По оси ординат – доля правильных ответов (для наглядности приведены значения от 0,4 или 40% вероятности правильных ответов). По оси абсцисс – межушная задержка (мкс).

Аналогичные кривые были получены по групповым данным, а также по индивидуальным и групповым величинам времени реакции (рис. 6). При больших ΔT доля правильных ответов близка к единице. При уменьшении межушной задержки доля правильных ответов снижалась, причем, тем стремительнее, чем выше скорость движения звука: при более высоких скоростях различие ухудшается уже при $\Delta T = 80$ мкс.

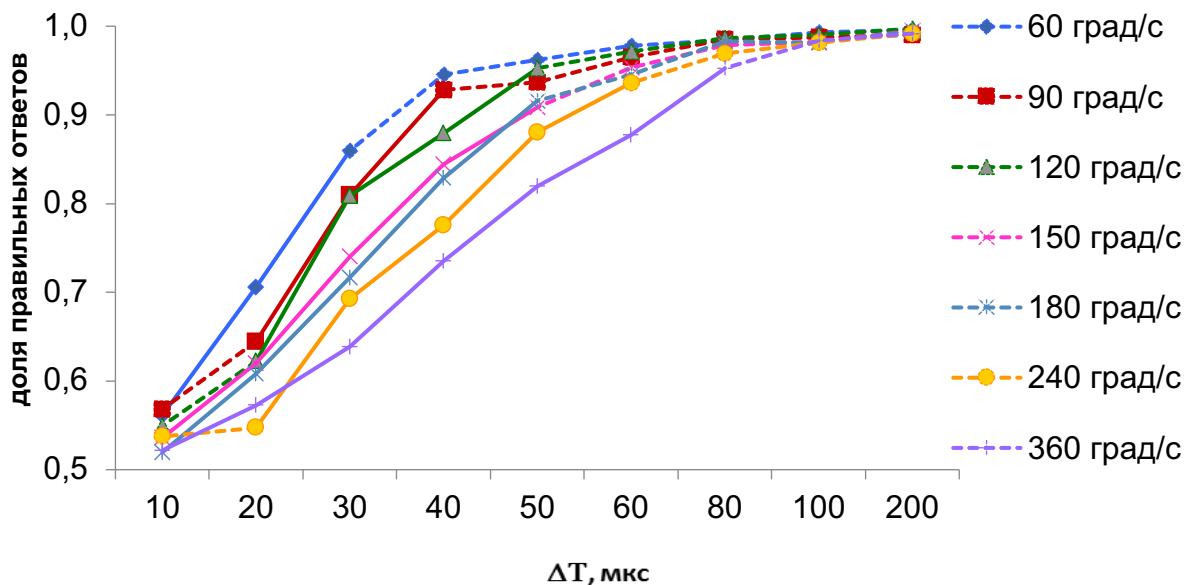
Зависимость доли правильных ответов от межушной задержки и скорости движения

Двухфакторный дисперсионный анализ доли правильных ответов с факторами «Скорость» (7 градаций) и «Межушная задержка» (последовательно сокращаемая величина ΔT , 9 градаций) выявил главные эффекты факторов «скорости» ($F(3,01; 51,23) = 29,00, p < 0,001$) и «Межушной задержки» ($F(1,58; 26,93) = 269,04, p < 0,001$). Обнаружено также значимое взаимодействие «Скорость»*«Межушная задержка» ($F(7,68; 130,49) = 710,17, p < 0,001$). Результаты попарных сравнений доли правильных ответов при соседних

величинах ΔT показаны на рисунке 7А: сплошные линии соответствуют достоверным различиям между соседними точками каждой кривой ($p<0,05$); пунктирные участки - недостоверным различиям между соседними точками ($p>0,05$). Уровень вероятности правильных ответов в 75% (доля правильных ответов 0,75) был принят в качестве порога различия направления движения. Околопороговой области межущих задержек соответствуют величины от 20 до 50 мкс, и, согласно попарным сравнениям, доли правильных ответов при соседних величинах ΔT в этой области различаются достоверно ($p<0,05$ для всех предъявляемых скоростей движения).

Двухфакторный дисперсионный анализ величин времени реакции по факторам «скорость» (7 градаций) и «межущная задержка» (последовательно сокращаемая величина ΔT , 9 градаций) не выявил ни значимых главных эффектов, ни их взаимодействия ($p > 0,05$). Результаты попарных сравнений величины времени реакции при соседних величинах ΔT показаны на рисунке 7Б: сплошные линии соответствуют достоверным различиям между соседними точками каждой кривой ($p<0,05$); пунктирные участки - недостоверным различиям между соседними точками ($p>0,05$). В околопороговой области величины времени реакции при соседних величинах ΔT не различаются достоверно. Результаты анализа позволяют заключить, что время реакции является слабым показателем различительной способности испытуемых, и в дальнейшем он не был взят в анализ.

А



Б

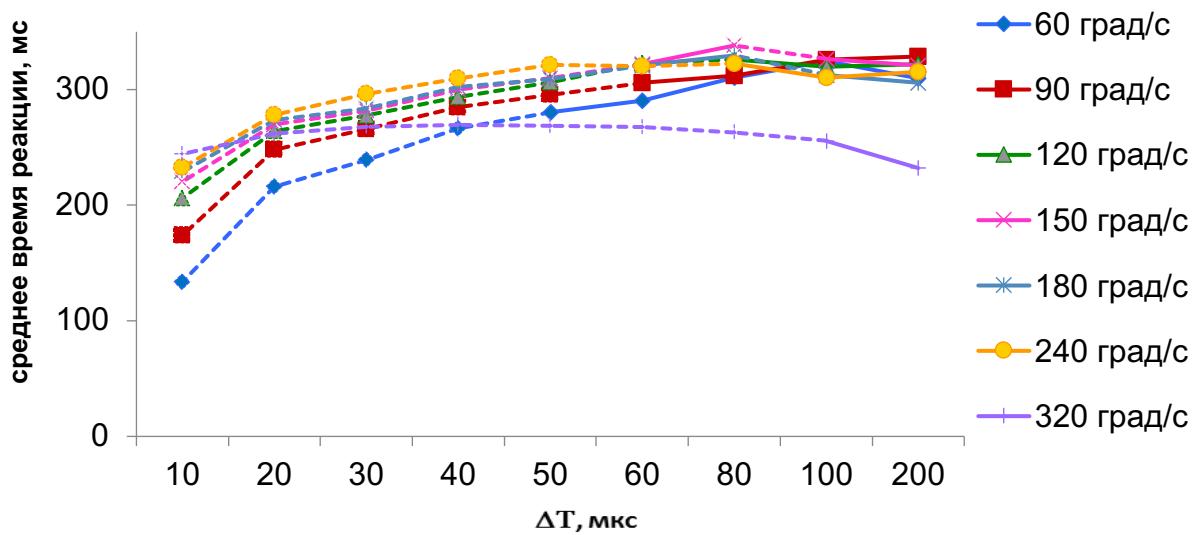


Рисунок 7 - Усредненные по всей группе ($N=18$) психометрические кривые зависимости доли правильных ответов (А) и среднего времени реакции (Б) от величины межущенной задержки. По оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке увеличения от 10 до 200 мкс, выбранные для проведения тестирования. Сплошные участки – 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 различия сигналов в 0,75 верных ответов.

Оценка пространственной разрешающей способности (МАА и МАМА)

Для каждой индивидуальной психометрической функции была выполнена подгонка сигмоидальной модели, описанной в работе Zuk and Delgutte (2019). Для этого был использован нелинейный метод оптимизации наименьших квадратов, основанный на симплексном алгоритме Нелдера-Мида, реализованном в среде Matlab. Подгонка модели для каждой кривой позволила вычислить пороговую ΔT , соответствующую 75%-процентной вероятности правильных ответов (обозначаемую далее как ΔT_{75}) и наклон функции в этой точке (рис.8). Эта процедура была проделана как по индивидуальным психометрическим кривым, так и по групповым данным.

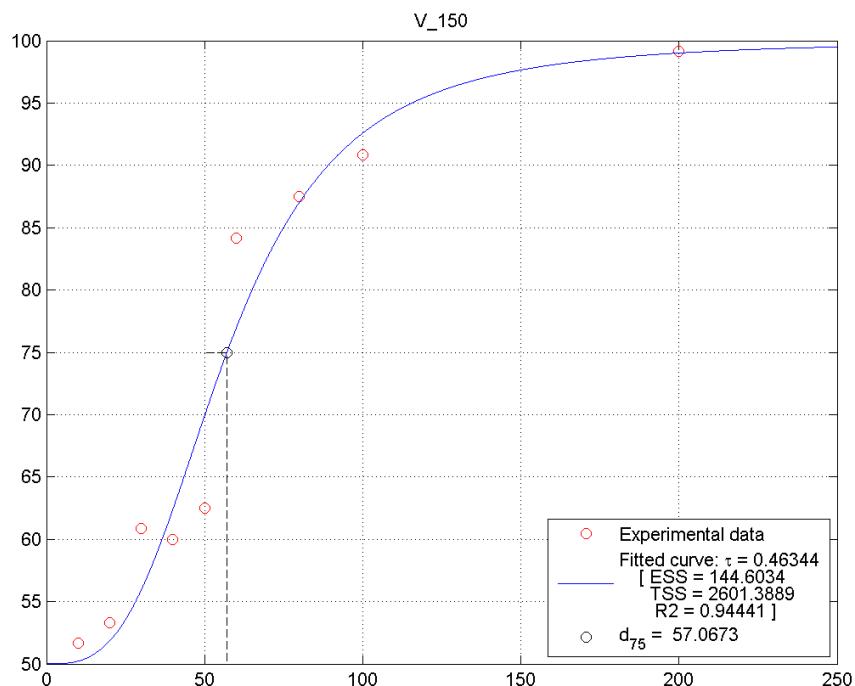


Рисунок 8 - Пример подгонки сигмоидальной модели для одной из скоростей движения (150 град/с) по групповым данным. По оси ординат – процент правильных ответов, по оси абсцисс – межущная задержка (мкс).

Полученную пороговую величину ΔT пересчитывали в угловые градусы, исходя из представленного в разделе Методика (глава 2) соотношения (формула

(2)). Угловая мера пространственного разрешения для движущихся звуков (МАМА) представлялась как:

$$\text{МАМА (град)} = \Delta T_{75} * 90 \text{ (град)} / 800 \text{ (мкс)} \quad (2)$$

Таким образом для каждого испытуемого получена зависимость МАМА от скорости движения. Аналогичная зависимость для усредненных по группе значений приведена на рисунке 9. Исходя из предположения о линейном характере данной зависимости, выполнена линейная регрессия. Статистическая значимость регрессии оценивалась при помощи F-критерия ($p < 0.05$). Свободный член в уравнениях регрессии соответствовал движению с «нулевой скоростью», т.е. неподвижному стимулу. Его величина характеризует теоретическое значение минимального различимого угла для неподвижного стимула (МАА). Полученные в результате экстраполяции уравнений регрессии к нулю величины МАА, а также значимость регрессии и R^2 (коэффициент детерминации), приведены в Таблице 3.

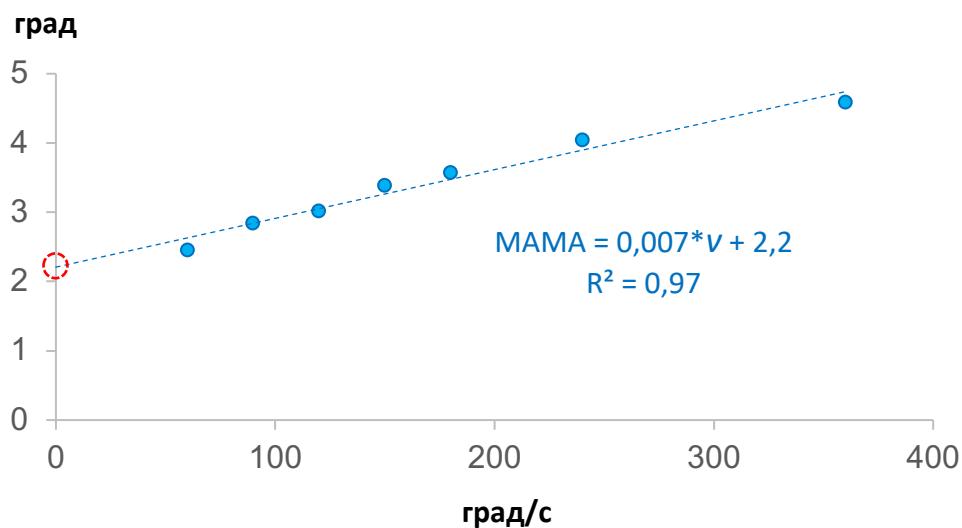


Рисунок 9 - Зависимость МАМА от скорости движения стимула в среднем по группе испытуемых. По оси абсцисс – скорость (град/с), по оси ординат – величины МАМА (град). Кружком красного цвета выделен результат экстраполяции линий регрессии к нулю.

Зависимость МАМА от скорости движения оказалась практически линейной (уровень значимости регрессии $p<0,05$) для 16 испытуемых; для двух испытуемых регрессия не достоверна (испытуемые PE ($R^2=0,16$; $F=0,99$, $p>0,05$) и SG ($R^2=0,28$; $F=1,92$, $p>0,05$)) (Табл.3). Регрессионный анализ групповых данных также показал высокую значимость линейной зависимости ($R^2=0,97$; $F=61,97$, $p<0,001$). При экстраполяции линии регрессии к нулю были получены индивидуальные теоретические значения минимального различимого угла для неподвижного стимула (МАА). Значение, полученное усреднением индивидуальных данных ($2,4\pm0,3$ град), близко к результату регрессионного анализа групповых данных ($2,2\pm0,1$ град) (нижняя часть таблицы 3).

	T (мс)	МАА теор. (град)	Ст.ош.	R^2	F	$p(F)$
BK	9,1	3,0	0,3	0,90	43,49	0,00
FD	14,0	4,1	0,5	0,87	32,24	0,00
KL	4,7	2,8	0,5	0,89	41,29	0,00
KR	5,0	1,7	0,1	0,93	62,79	0,00
KS	4,8	1,7	0,3	0,65	9,20	0,03
LV	14,2	2,2	0,3	0,95	89,77	0,00
OL	3,4	3,4	0,2	0,75	15,04	0,01
PE	1,6	2,4	0,3	0,16	0,99	0,37
SG	7,4	3,8	1,0	0,28	1,92	0,22
SH	7,9	2,0	0,3	0,83	23,91	0,00
VA	9,2	2,2	0,2	0,95	91,50	0,00
VK	7,9	0,9	0,3	0,95	94,52	0,00
VP	4,9	2,0	0,2	0,88	36,37	0,00
EM	4,9	1,4	0,2	0,80	19,43	0,01
AC	4,2	2,8	0,2	0,69	11,07	0,02
AL	6,8	3,1	0,3	0,77	16,36	0,01
OP	4,7	1,3	0,1	0,93	65,38	0,00
KK	6,9	1,7	0,1	0,95	90,68	0,00
среднее расчетное	6,8	2,4	-	-	-	-
групповые данные	7,0	2,2	0,1	1,0	155,73	0,00

Таблица 3 - Результаты регрессионного анализа зависимости МАМА от скорости движения стимула.

В строках, содержащих двухбуквенные коды испытуемых, приведены индивидуальные результаты регрессионного анализа. Ниже – результаты усреднения. В последней строке - результаты регрессионного анализа, проведенного по пороговым величинам всей группы испытуемых, полученных в результате подгонки сигмоидальной модели. В столбцах: T - коэффициент наклона линейной регрессии; МАА теор.- свободный член уравнения регрессии, то есть расчетное значение минимального различимого угла для неподвижного стимула; ст.ош. – стандартная ошибка свободного члена уравнений регрессии; R^2 - коэффициент детерминации; F - величины F-статистики; $p(F)$ - соответствующий уровень значимости.

Время определения направления и оценка минимального времени интеграции

Для каждой скорости движения звуковых стимулов было вычислено время смещения стимула на один градус t (мс/град) по формуле (3):

$$t(\text{мс}/\text{град}) = \frac{1000}{v(\text{град}/\text{с})} \quad [3]$$

где v (град/с) – скорость движения звукового стимула.

Полученные величины обратно пропорциональны скорости. Чем больше скорость, тем меньше время, за которое сигнал смещается на один градус. Пороговая длительность участка движения была вычислена по формуле (4):

$$T_{75} = 90 \text{ (град)} * 1000 * \Delta T_{75} / (800 * v \text{ (град/с)}) \quad (4)$$

где v (град/с) – скорость движения звукового стимула.

Величина T_{75} представляет собой продолжительность движения, необходимую для правильного определения направления смещения звука на минимальное угловое расстояние, то есть время, необходимое для того, чтобы звук достиг МАМА. Поэтому T_{75} (время достижения МАМА) далее будем называть «время определения направления». Чем больше время смещения на один градус (меньше скорость), тем больше время определения направления. Наши результаты показали, что время определения направления было линейно

связано со временем смещения на 1 градус (рис. 10, $T_{75} = 2,0*t + 8,43$, $R^2 = 0,99$).

Для индивидуальных зависимостей времени достижения МАМА (времени определения направления) от времени смещения на один градус также была также выполнена линейная регрессия. Свободный член в этих уравнениях регрессии можно рассматривать как время обнаружения мгновенного перемещения стимула, т.е. определения направления движения с бесконечно большой скоростью. Результаты регрессионного анализа индивидуальных зависимостей времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (t , формула [3]) приведены в таблице 4. Линейная регрессия была высоко значима у 17 испытуемых ($p<0.05$), и на границе значимости ($p=0.05$) у испытуемого SG. Согласно регрессионному анализу групповых данных, расчетное время обнаружения мгновенного перемещения стимула равно $8,4 \pm 0,7$ мс, а по усредненным индивидуальным данным получено значение 9,4 мс.

На рисунке 10 экстраполяция линии регрессии к нулю указывает на величину времени определения направления мгновенного смещения источника звука (8,43 мс), исходя из групповых данных. Этот показатель можно рассматривать как минимальное время интеграции высоких скоростей движения звука IT_{min} .

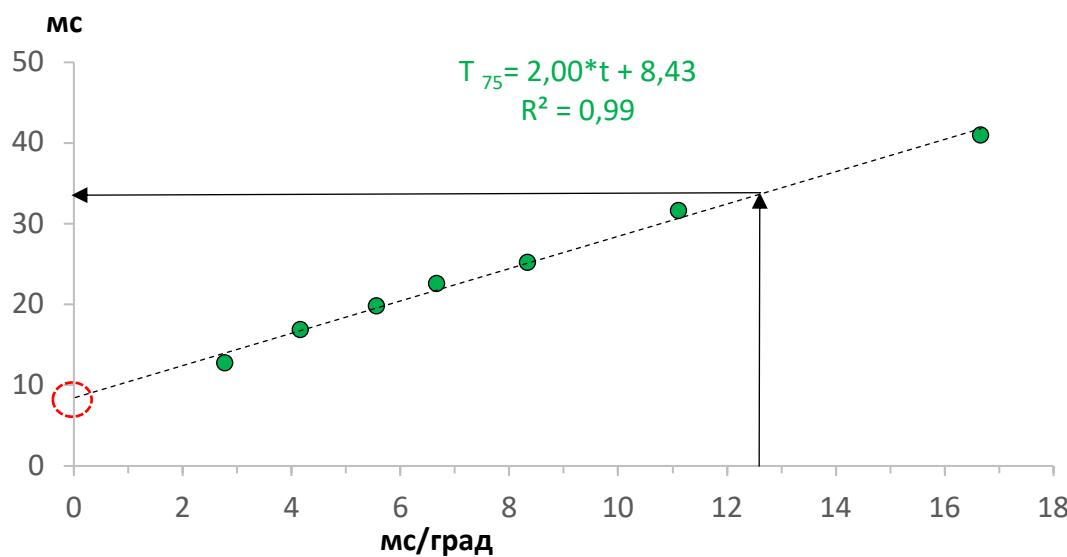


Рисунок 10 – Зависимость времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус в среднем по группе испытуемых. По оси абсцисс – время смещения на градус (мс/град), по оси ординат –время определения направления движения (мс). Кружком красного цвета выделен результат экстраполяции линии регрессии к нулю.

Таблица 4 - Результаты регрессионного анализа зависимости времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус.

В строках, содержащих двухбуквенные коды испытуемых, приведены индивидуальные результаты регрессионного анализа. Ниже – результаты усреднения. В последней строке - результаты регрессионного анализа, проведенного по пороговым величинам всей группы испытуемых, полученных в результате подгонки сигмоидальной модели. В столбцах: А - коэффициент наклона линейной регрессии; IT_{min} - свободный член уравнения регрессии, то есть расчетное значение времени обнаружения мгновенного смещения звукового стимула; ст.ош. – стандартная ошибка свободного члена уравнений регрессии; R² - коэффициент детерминации; F - величины F-статистики; p(F) - соответствующий уровень значимости.

	A (град)	IT _{min} (мс)	Ст.ош.	R ²	F	p(F)
BK	3,1	19,6	2,2	0,97	160,63	0,00
FD	3,3	19,6	3,8	0,92	59,96	0,00
KL	3,0	3,9	1,0	0,99	756,41	0,00
KR	1,7	5,0	0,7	0,99	483,27	0,00
KS	1,3	7,5	3,2	0,72	13,01	0,02
LV	1,8	16,6	1,4	0,97	145,33	0,00
OL	3,4	3,1	1,5	0,99	404,44	0,00
PE	2,0	4,6	1,4	0,97	151,01	0,00
SG	2,5	15,9	9,0	0,57	6,60	0,05
SH	1,8	9,4	2,2	0,91	52,05	0,00
VA	2,0	10,5	2,2	0,99	401,30	0,00
VK	1,6	11,7	2,4	0,88	36,23	0,00
VP	1,8	6,0	1,3	0,97	163,66	0,00
EM	1,1	6,7	1,7	0,89	38,55	0,00
AC	2,3	7,5	1,7	0,97	145,90	0,00
AL	3,0	7,6	2,4	0,96	122,92	0,00
OP	1,3	7,4	1,0	0,96	129,73	0,00
КК	1,6	7,4	1,4	0,96	119,28	0,00
среднее расчетное	2,1	9,4	-	-	-	-
групповые данные	2,0	8,4	0,7	1,0	692,00	0,00

Оценка оптимального времени интеграции

В подробном исследовании пространственной разрешающей способности слуховой системы человека в горизонтальной плоскости Chandler & Grantham (1992) предложена формула (5) линейной связи между величиной МАМА и скоростью движения стимула:

$$\text{МАМА (град)} = T * v \text{ (град/с)} + \text{МАА} \quad (5)$$

где v - скорость движения стимула, T - коэффициент наклона прямой, МАА - минимально различимый угол для неподвижного стимула. Соответственно, зависимость величины МАМА от длительности стимула имеет вид гиперболы, которая асимптотически стремится к величине МАА. Авторы предложили оценивать время, необходимое для достижения оптимального пространственного разрешения (MIT, Minimal Integration Time), исходя из величины углового смещения, которая превышает МАА на 25%. Согласно формуле (5), в которой при расчетах v следует представить в виде соотношения МАМА/t (где t – пороговая длительность участка движения, время обнаружения движения), а вместо величины МАМА подставить 1,25*МАА, величина MIT оценивается как $5*T$ и составляет 37,4 мс для полученных нами индивидуальных и 35 мс для среднегрупповых данных (MIT Chandler, фиолетовые столбцы на рисунке 12).

В оценке величины MIT не учитывается случай «мгновенного смещения» или очень высоких скоростей движения стимула. В связи с этим нами был выполнен альтернативный способ расчета оптимального времени интеграции (optimal integration time, IT_{opt}). Мы построили график зависимости МАМА от времени, необходимого для смещения стимула на один градус азимута. Наши данные показали, что МАМА как функция времени сдвига на 1 градус может быть аппроксимирована гиперболической моделью, которая асимптотически приближается к величине МАА = 2,2 град (рис.11, нижняя пунктирная линия).

Далее был рассчитан угловой сдвиг $1,25 * \text{MAA}$ (рис.11, верхняя пунктирная линия). Подставив соответствующее значение ($1,25 * \text{MAA} = 2,8$ град) в уравнение линейной регрессии зависимости МАМА от скорости (рис.10, $\text{МАМА} = 0,007 * v + 2,2$), получим $t = 12,68$ мс. Это время смещения стимула на 1 градус, при котором $\text{МАМА} = 1,25 * \text{MAA}$ обозначено стрелкой на рисунке 11.

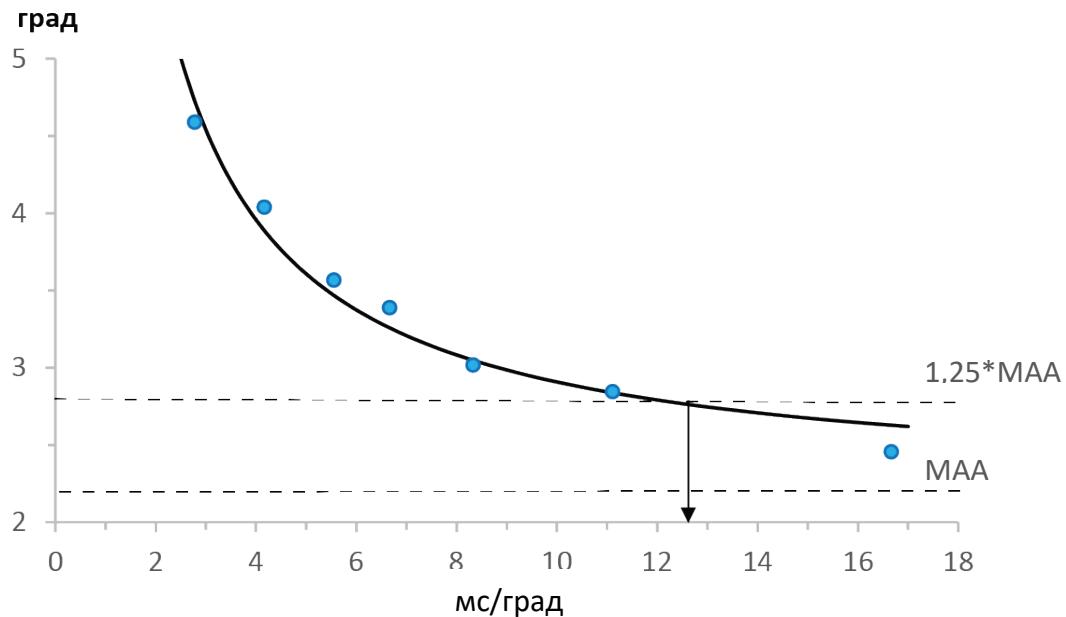


Рисунок 11 - Зависимость МАМА от времени смещения на градус азимута в среднем по группе испытуемых. По оси абсцисс – время достижения МАМА (мс), по оси ординат – время смещения на 1 градус (мс/град). Нижний пунктир – расчетное значение МАА, верхний пунктир – величина углового смещения, превышающая МАА на 25%. Стрелка указывает на величину времени смещения на градус, при которой достигается оптимальное время интеграции IT_{opt} .

Наконец, подставив время сдвига на 1 градус $t = 12,68$ мс (что соответствует $1,25 * \text{MAA}$) в уравнение линейной регрессии (рис.10), мы оценили оптимальное время интеграции IT_{opt} как $33,81$ мс ≈ 34 мс.

Полученные аналогичным способом индивидуальные данные IT_{opt} представлены на рисунке 12 столбцами оранжевого цвета. Минимальное значение IT_{opt} составило 9,8 мс (испытуемый PE), максимальное – 129,3 мс (испытуемый VK). В результате усреднения индивидуальных величин значение IT составило $37,9 \pm 6,4$ мс. Заметное расхождение величин IT_{opt} при расчете

разными способами наблюдается только у испытуемого VK (82 мс и 129,3 мс, соответственно, рисунок 12). Такое расхождение значений связано с тем, что уравнение линейной регрессии (зависимость МАМА от скорости движения стимула) у данного испытуемого характеризуется большими значениями коэффициента T (коэффициент наклона линейной регрессии) при маленьких значениях МАА (Табл. 2). Величина МАМА быстро возрастает со скоростью, поэтому величина МАМА=1,25*МАА достигается в узком диапазоне скоростей, границу которого можно получить подстановкой индивидуальных коэффициентов регрессии в соответствующее уравнение. У испытуемого VK этот диапазон составил от 0 до 21 град/с и оказался самым узким среди всей группы. Узкому диапазону скоростей соответствует очень широкое временное окно от 11 до 83 мс, потому что для достижения угла порядка 1.25*МАА звуку, движущемуся со скоростью 21 град/с, потребуется не менее 83 мс. У испытуемого LV, например, тоже большой наклон линии регрессии, но величина МАА находится в среднем диапазоне значений, и расхождения между двумя оценками нет. Другой пример представляет испытуемый РЕ: маленький наклон той же линии регрессии при средней величине эквивалента МАА. Значение МАМА в данном примере медленно растет со скоростью, поэтому значение МАМА=1.25*МАА обнаруживается в широком диапазоне скоростей от 0 до 566 град/с. Широкому диапазону скоростей соответствует узкое временное окно от 5,2 до 8,43 мс, потому что для достижения угла порядка 1,25*МАА звуку, движущемуся со скоростью 566 град/с, достаточно всего 10 мс.

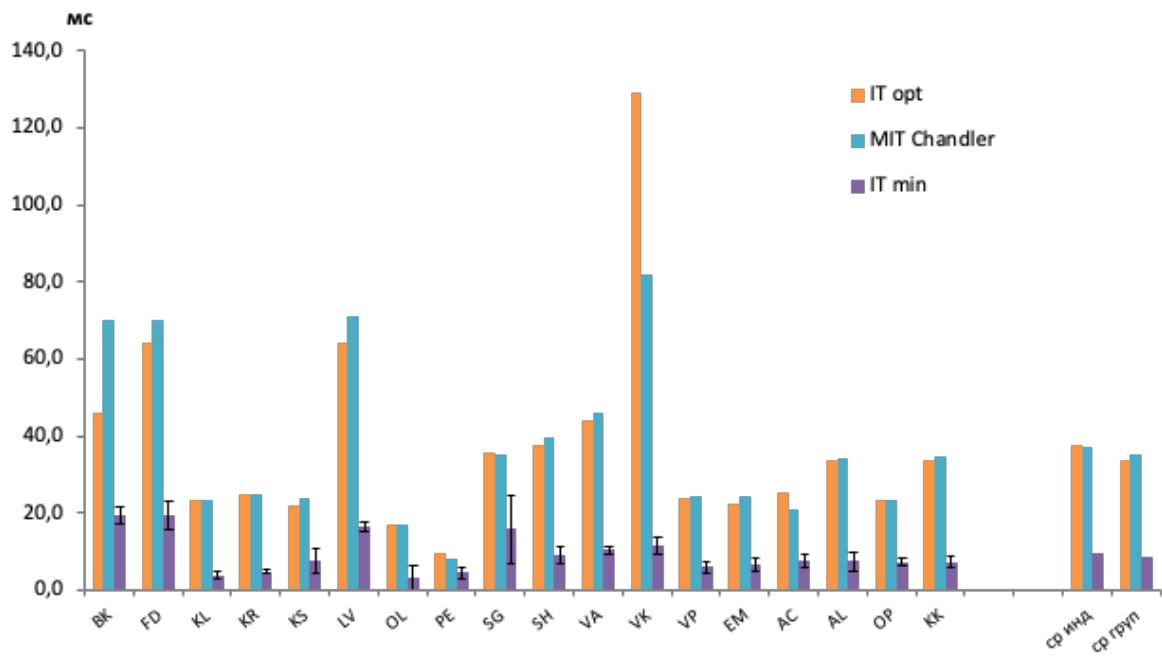


Рисунок 12 – Время интеграции пространственной слуховой информации. Фиолетовые столбцы соответствуют значению минимального времени интеграции, рассчитанному по результатам регрессионного анализа времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (ITmin); голубые столбцы соответствуют времени интеграции (MIT), рассчитанному по способу, описанному в работе Chandler & Gran-tham (1992); оранжевые столбцы представляют величину времени интеграции, рассчитанную альтернативным способом (ITopt). Приведены данные расчета времени интеграции при усреднении величин индивидуальных данных и по групповым данным.

3.2.2 Обсуждение

В исследовании определены психофизические параметры восприятия сигналов с отсроченным началом движения. Проведена оценка доли правильных ответов и времени реакции при распознавании направления движения звука, а также минимального различимого угла движения (МАМА).

Время реакции увеличивалось от 150 до 300 мс при уменьшении межушной задержки . Эта закономерность была сильнее выражена при низких скоростях движения по сравнению с высокими. Однако достоверные изменения этого показателя были обнаружены только в диапазоне межушных задержек от 60 до 200 мкс. В области пороговых значений ΔT , полученных описанным выше способом, время реакции значимо не менялось, что свидетельствует о слабой связи данного показателя с различительной способностью слуховой системы в условиях проведенного нами эксперимента. Возможно, это объясняется тем, что

время реакции включает в себя помимо времени обнаружения еще и время принятия решения, а также время подготовки двигательного ответа.

Зависимость МАМА от скорости движения звукового стимула

Зависимость МАМА от скорости движения звукового стимула была линейна для большинства испытуемых, в полном соответствии с литературными данными (Chandler, Grantham, 1992; Perrot, Musicant, 1977; Perrott, Tucker ,1988). С увеличением скорости движения увеличивался и минимальный угол, необходимый для обнаружения смещения стимула. Расчетная величина МАА, соответствующая движению с «нулевой скоростью», составила 2,2 град (Таблица 3). Это значение вполне соответствует данным мета-анализа Carlile & Leung (2016), согласно которому минимальные величины угла МАА для разных скоростей движения звука находятся в диапазоне 1,5 – 4 град (рис.13). В целом, функция зависимости МАМА от скорости для стимулов с отсроченным началом движения имеет меньший наклон, чем аналогичные зависимости, приведенные в обзоре Carlile & Leung (2016) (синие и серые маркеры на рисунке 13, соответственно). Иными словами, при восприятии движения, начинающегося после действия стационарного участка, минимальный различимый угол движения растет медленнее, чем в случае начала движения в момент включения стимула. По всей видимости, такие условия звуковой стимуляции способствуют «обострению» восприятия отсроченного движения, описанному впервые в работе Getzmann (2009).

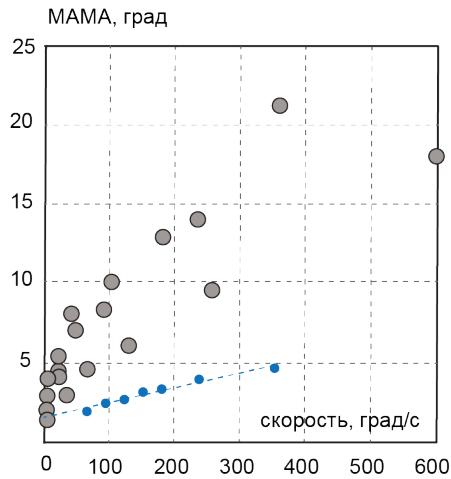


Рисунок 13 – Зависимость величины угла МАМА от скорости движения звукового стимула.

Серыми маркерами показаны данные мета-анализа, приведенного в работе Carlile & Leung (2016); синими маркерами – результаты настоящего исследования

Минимальное и оптимальное время интеграции динамической пространственной слуховой информации

При помощи регрессионного анализа зависимости пороговой длительности участка движения от времени смещения звукового стимула на один градус было вычислено время определения направления мгновенного перемещения стимула (Рис. 10). Согласно полученным результатам, эта величина составляет 8,4 мс. Этот показатель можно трактовать как минимальное время интеграции IT_{min} , необходимое для анализа быстрого движения, или нижнюю границу временного окна интеграции движущихся стимулов (фиолетовые столбцы на рис. 7). Верхнюю границу окна интеграции динамической пространственной слуховой информации невозможно оценить как строго фиксированную величину, поскольку обработка медленного движения зависит от скорости и требует более точной оценки. «Необходимым и достаточным» для оценки скорости условно можно считать показатель IT_{opt} (optimal integration time).

Оптимальное время интеграции с учетом низких скоростей

Применяя критерий оптимального и минимального времени интеграции из работы Chandler & Grantham (1992), а также алгоритм расчета оптимального времени интеграции с использованием уравнений регрессии, мы получили достаточно близкие результаты. При расчете первым способом результат составил 37,4 мс по усредненным индивидуальным данным и 35 мс - по групповым. При расчете с использованием уравнений регрессии по усредненным индивидуальным данным – 37,9 мс и 34,8 мс по групповым. Таким образом, можно считать время интеграции T_{opt} приблизительно равным 35 мс.

Для всех скоростей остается справедливым следующее соотношение: чем больше скорость, тем больше величина МАМА, но меньше время достижения МАМА (быстрая, но неточная оценка движения), а чем скорость движения меньше, тем меньше величина МАМА и больше время ее достижения (медленная, но более точная оценка).

По данным разных авторов, исследовавших восприятие движения звука различными методическими приемами, для формирования ощущения движения человеку необходимо определенное время наблюдения за перемещающимся в горизонтальной плоскости звуковым образом - в пределах 100-150 мс (Альтман, 2011). Границные условия формирования движения звукового стимула исследовались с использованием звуковых щелчков (Альтман, 1983; Висков, 1975; Altman, Viskov, 1977; Blauert, 1972), шумовых посылок и тональных сигналов (Chandler, Grantham, 1992; Grantham, 1986; Grantham, Wightman, 1978; Perrott, Musicant, 1977) с различными конфигурациями и условиями предъявления каждого типа сигналов. В работах с использованием щелчков ощущение движения создавалось за счет повышения частоты повторения стимулов, а в работах с движением в свободном поле – за счет физического перемещения источника звука. Минимальное временное окно, необходимое для

появления ощущения движения, в психофизическом эксперименте составило около 80 мс (Altman, Viskov, 1977), другие вышеупомянутые авторы получили величины того же порядка (100-150 мс).

Особенности восприятия стимулов с отсроченным началом движения

Как было сказано выше, приведенные в литературе величины времени интеграции более чем в два раза превосходят величину окна интеграции, полученную в нашем исследовании. Это связано, на наш взгляд, прежде всего с тем, что во всех рассмотренных работах (в отличие от нашего исследования) начало движения совпадало с включением звука, и время интеграции включало в себя период формирования реакции на включение звука. Из ряда электрофизиологических исследований известно, что латентность ответа на включение, представляющего собой комплекс компонентов N1P2 слухового вызванного потенциала, составляет 80-100 мс (Näätänen, Picton, 1987). Величина окна интеграции, полученная в упомянутых выше психофизических исследованиях, вероятно, состоит из времени ответа на включение и граничного минимального времени, необходимого для распознавания движения. Поскольку в нашем исследовании события включения и начала движения звука разнесены во времени, и величина стационарного участка сигнала известна, то мы получили величину окна интеграции (около 35 мс), не зависящую от оценки момента появления звука на слуховой сцене.

Влияние адаптации на пространственное восприятие звука

Другая причина малой величины оптимального времени интеграции, полученной в нашей работе, может быть связана с явлением адаптации популяций нейронов, реагирующих на звуковой стимул с отсроченным началом движения. Это явление исследовано в ряде психофизических и электрофизиологических работ (Getzmann, 2008; Getzmann, 2009; Getzmann,

Lewald, 2010; Getzmann, Lewald, 2012; Salminen et al., 2009; Salminen et al., 2010; Salminen et al., 2012). Так, более быстрое обнаружение движения при наличии предваряющего стационарного участка в сигнале было описано ранее в психофизической работе Getzmann (2008). Важно подчеркнуть, что время обнаружения движения уменьшалось с увеличением длительности стационарного участка. В работе Getzman, Lewald (2011) влияние адаптации на кортикалную обработку движения изучалось в двух условиях, а именно, когда предваряющий начало движения стимул (адаптер) располагался либо неподвижно по средней линии головы, либо состоял из разбросанных в пространстве фрагментов. Было показано, что наихудшее психофизическое различие движения и наиболее низкая амплитуда вызванного ответа (motion onset response) наблюдаются в случае, когда пространственное расположение траектории движения перекрывается с областью расположения фрагментов адаптера. И наоборот, движение различается наиболее эффективно, когда положение стационарного адаптера совпадает с началом траектории движения. В тот момент, когда звук начинает движение, популяции нейронов, чувствительные к латеральным положениям звука и не участвовавшие в обработке центрального адаптера, оказываются вовлечены в обработку движения, что приводит к увеличению амплитуды ответа за счет вклада нейронов, ранее не подвергшихся действию адаптирующего сигнала. Таким образом, чувствительность к движению может повышаться в результате предшествующего действия неподвижного звукового стимула.

Аналогичные нашим временные показатели были получены в работе Петропавловской с соавторами (2010), где изучалась способность человека локализовать начальные точки траекторий при плавном движении или скачкообразном перемещении слитных звуковых образов влево или вправо от средней линии головы. В этой работе приведены данные о времени запаздывания локализации, которое вычислялось на основании величины смещения

воспринимаемого положения начальной точки траектории движения звука и скорости движения звукового образа. Время запаздывания локализации варьировало в разных группах испытуемых от 20 до 100 мс, в среднем же составило 40 мс, что согласуется с величиной времени интеграции, полученной в нашем исследовании.

3.2.3 Заключение

Как угловые, так и временные показатели свидетельствуют о существенном повышении чувствительности слуховой системы к движению звукового стимула при введении в него неподвижного начального фрагмента. В настоящей работе получены угловые характеристики восприятия движения, а именно – минимальный различимый угол движения МАМА (около 2 град) и зависимость МАМА от скорости движения. Кроме того, описаны способы оценки окна интеграции, характеризующего процесс анализа динамической пространственной информации. Нижняя граница этого временного окна, представляющая собой время распознавания направления мгновенного перемещения стимула, составила около 10 мс. Независящее от скорости оптимальное время интеграции движения звука составило около 35 мс. По всей видимости, окно здесь не следует понимать как строго фиксированный временной промежуток между 10 и 35 мс: предложенную нами верхнюю границу окна (35 мс) скорее следует рассматривать как оптимальное время интеграции движения звука любой скорости с возможностью более быстрой (и неточной) интеграции высоких скоростей движения. Окно временной интеграции является динамической характеристикой, которая изменяется в зависимости от индивидуальных особенностей человека, пространственных характеристик звука и условий эксперимента.

3.3 Электрофизиологический ответ на начало движения

В данном разделе 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 сN1 и сP2 потенциала MOR со скоростью движения и с пороговым временем определения направления, полученным в психофизическом эксперименте.

3.3.1 Результаты

Звуковая стимуляция вызывала два раздельных ответа на включение стимула и на его движение. Ответы на включение звука состояли из классических негативного и позитивного компонентов N1 и P2 (рис. 14).

Реакция на начало движения стимула (MOR) состояла из негативного компонента сN1 и позитивного компонента сP2, что соответствует результатам ранних исследований в парадигме отсроченного начала движения (Krumbholz et al., 2007; Getzmann and Lewald, 2010) (рис. 15). Скальповое распределение активности сN1 для всех скоростей характеризовалось широким фронтально-центральным максимумом, незначительной активацией в теменной области и практически отсутствующей активностью в затылочной области. Топография компонента сP2 также не изменялась с ростом скорости и имела более центральную локализацию. Такой вид распределения активности соответствует данным более ранних работ (Getzmann, 2009; Getzmann, 2011).

Реакция на движение стимула была получена для скоростей движения звукового стимула 90, 150, 240 и 360 град/с. Амплитуда и латентность компонентов потенциала MOR обладали выраженной зависимостью от скорости движения стимула (рис.15, табл.5), что соответствует литературным данным

(Getzmann, 2009; Shestopalova et al., 2021). Достоверность формирования MOR в каждом из экспериментальных условий подтверждали при помощи одностороннего t-теста относительно нуля для выборок индивидуальных средних значений ($N = 18$) амплитуды MOR в окне шириной 50 мс, центрированном на пике гранд-усредненной кривой. При скоростях движения 150 град/с, 240 град/с и 360 град/с MOR был идентифицирован с высокой значимостью ($p < 0,001$), а при движении стимула со скоростью 90 град/с получена только пограничная значимость ($p = 0,06$).

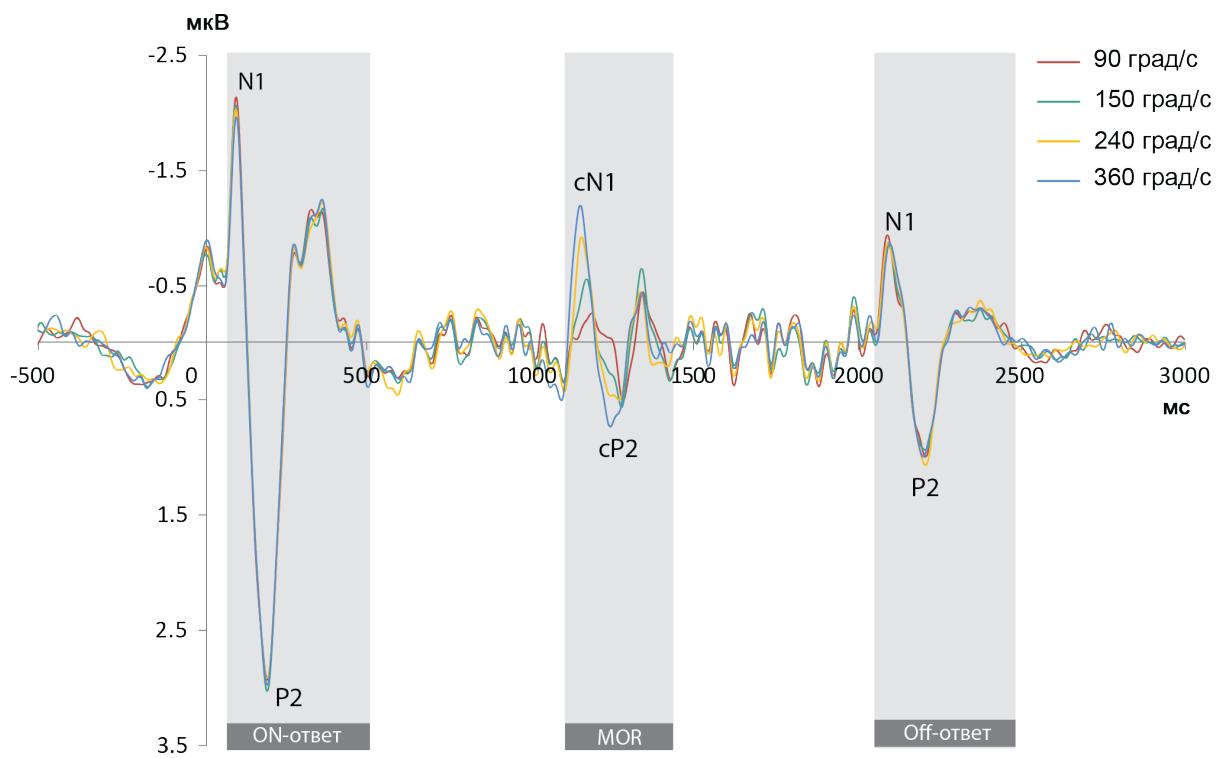


Рисунок 14 – Усредненные по всем испытуемым ($N=18$) вызванные потенциалы в ответ на движущиеся звуковые стимулы в отведении Cz. По оси абсцисс – время от начала действия стимула, мс. По оси ординат – амплитуда реакции, мкВ. Негативность вверх. Скорости маркированы разными цветами. Серыми блоками обозначены примерные временные рамки ответов на включение звукового стимула (ON-ответ), начало движения (MOR), выключение (Off-ответ). Компоненты потенциала обозначены рядом с пиками кривых.

Таблица 5 - Пиковая латентность компонентов MOR.

Рядом со значениями указаны величины стандартных ошибок. В первом столбце указаны скорости движения стимула. В последнем столбце для сравнения приведены латентности компонента N1 вызванного потенциала (см. пояснения в тексте).

скорость, град/с	латентность cN1, мс	латентность cP2, мс	латентность N1, мс
90	196 ± 9	271 ± 8	102 ± 4
150	176 ± 6	266 ± 7	102 ± 5
240	158 ± 3	253 ± 6	102 ± 5
360	152 ± 3	255 ± 5	104 ± 5

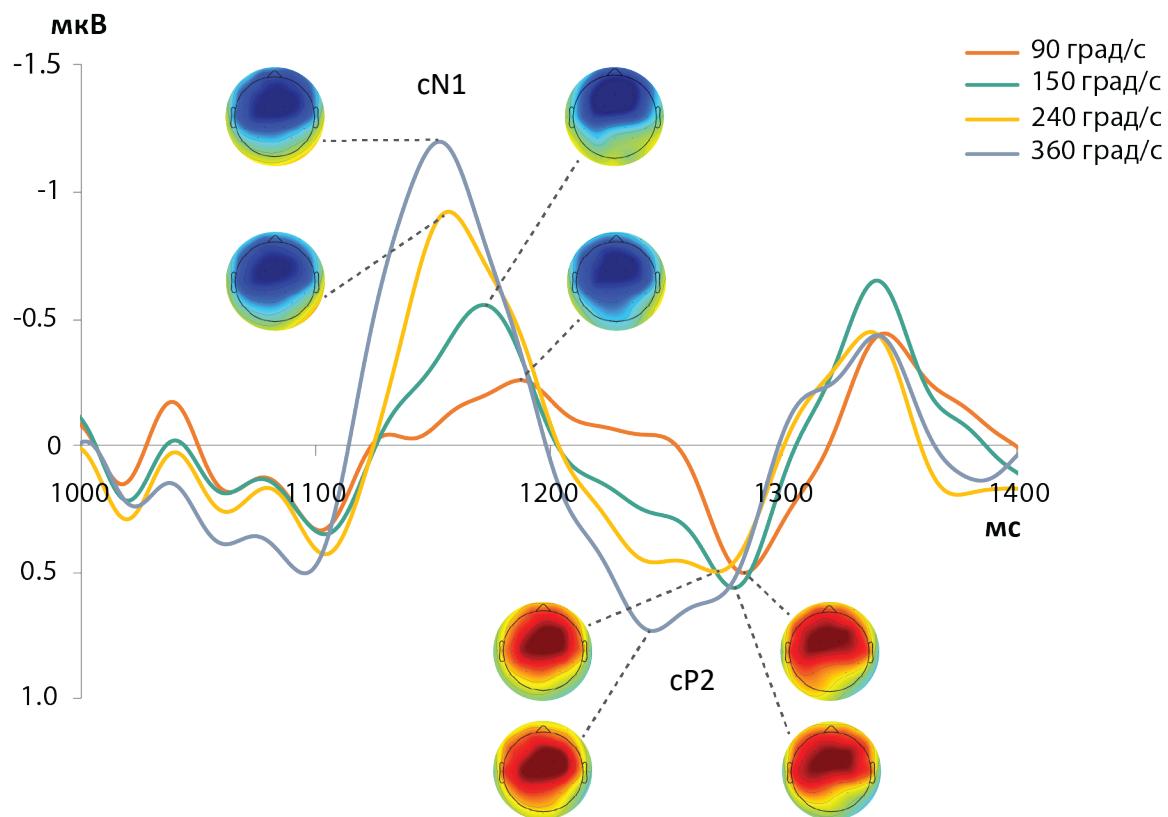


Рисунок 15 – Гранд-усредненные вызванные ответы (motion-onset response, MOR) на начало движения стимула. По оси абсцисс – время от момента начала движения, по оси ординат - амплитуда. Разными цветами обозначены разные скорости движения. Цветовые шкалы топограмм нормированы относительно предельных значений амплитуд соответствующих кривых.

Дисперсионный анализ (ANOVA, «Скорость»: 90 град/с, 150 град/с, 240 град/с и 360 град/с) средних амплитуд компонентов cN1 и cP2 подтвердил значимый эффект скорости ($F(2,44, 41,43) = 56,03, p < 0,001$ для cN1 и $F(2,19, 37,27) = 5,58, p < 0,01$ для cP2). Амплитуда волны cN1 увеличивается с ростом скорости движения, что подтверждают значимые различия реакций для всех скоростей при попарных сравнениях ($p < 0,01$). Для волны cP2 попарные сравнения показывают значимую разницу амплитуды реакций для скоростей 360 град/с, 90 град/с ($p < 0,01$) и 150 град/с. Зависимости величины компонентов MOR от скорости движения, приведенные на рисунке 16, иллюстрируют более выраженное влияние скорости на cN1, чем на cP2.

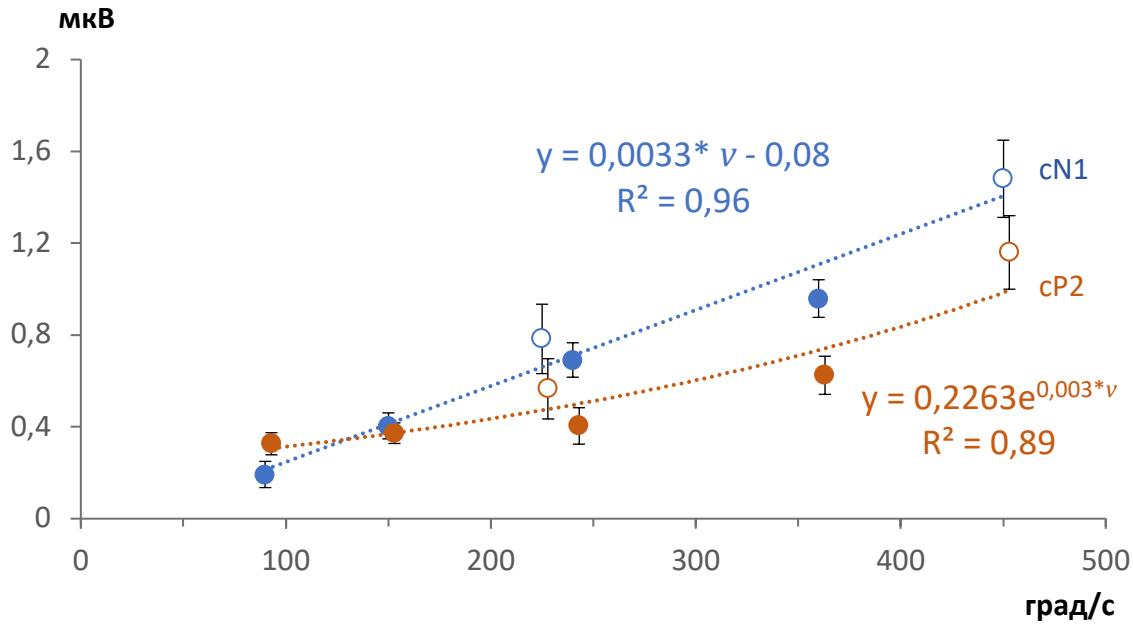


Рисунок 16 - Зависимость амплитуды компонентов MOR от скорости движения стимула. По оси абсцисс – расчетные величины скорости. По оси ординат – амплитуда (мкВ). Вертикальные черточки показывают стандартную ошибку среднего. Маркерами синего цвета обозначены величины амплитуд компонента cN1, оранжевого – 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. В уравнениях: v (град/с) – скорость движения стимула.

На рисунках 16 и 17 объединены данные MOR, полученные в текущем эксперименте, с данными нашего недавнего исследования (Shestopalova et al.,

2021), где были использованы более высокие скорости (225 град/с, 450 град/с и мгновенное смещение звукового стимула) при прочих равных условиях эксперимента. Аппроксимация кривых, показанных на рисунках 16 и 17, выполнялась для всего набора скоростей (90, 150, 225, 240, 360, 450 град/с и «бесконечная» скорость, моделируемая мгновенным смещением стимула). Амплитуда сN1 (рис.16) была линейно связана со скоростью движения ($y=0,003*v-0,08$, $R^2=0,96$), тогда как амплитуда сP2 лучше аппроксимировалась экспоненциальной функцией ($y = 0,23e^{0,003*v}$, $R^2 = 0,89$).

Дисперсионный анализ (rmANOVA по фактору «Скорость»: 90 град/с, 150 град/с, 240 град/с и 360 град/с) пиковых латентностей компонентов сN1 и сP2 также выявил значимый эффект скорости ($F(1,74, 29,64) = 14,71, p<0,001$). Попарные сравнения показали значимые различия между всеми значениями ($p<0,05$), кроме ответов на 90 и 150 град/с и между 240 и 360 град/с ($p>0,05$). Влияние скорости движения на латентность компонента сP2 находится на уровне тенденции ($F(1,67, 28,31) = 3,25, p = 0,06$). Уровня значимости достигали различия между ответами на движение со скоростью 150 и 240 град/с ($p<0,05$).

В отличие от амплитуды, латентность сN1 была линейно связана не со скоростью движения, а со временем смещения на 1 градус азимута. На рисунке 17 показаны латентности сN1 и сP2 в зависимости от времени сдвига на 1 градус для набора из семи скоростей. Мгновенное смещение звука (данные Shestopalova et al., 2021) соответствовало нулевому времени смещения на 1 градус. Линейная регрессия продемонстрировала очень хорошее соответствие для латентности сN1 ($y = 5,60 * t + 137, R^2 = 0,98$) и маргинальное соответствие для латентности сP2 ($y = 4,21 * t + 232, R^2 = 0,75$). 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. Этот случай был экспериментально реализован в нашем предыдущем исследовании, и MOR достиг пика при 133 ± 1 мс (Shestopalova et al., 2021).

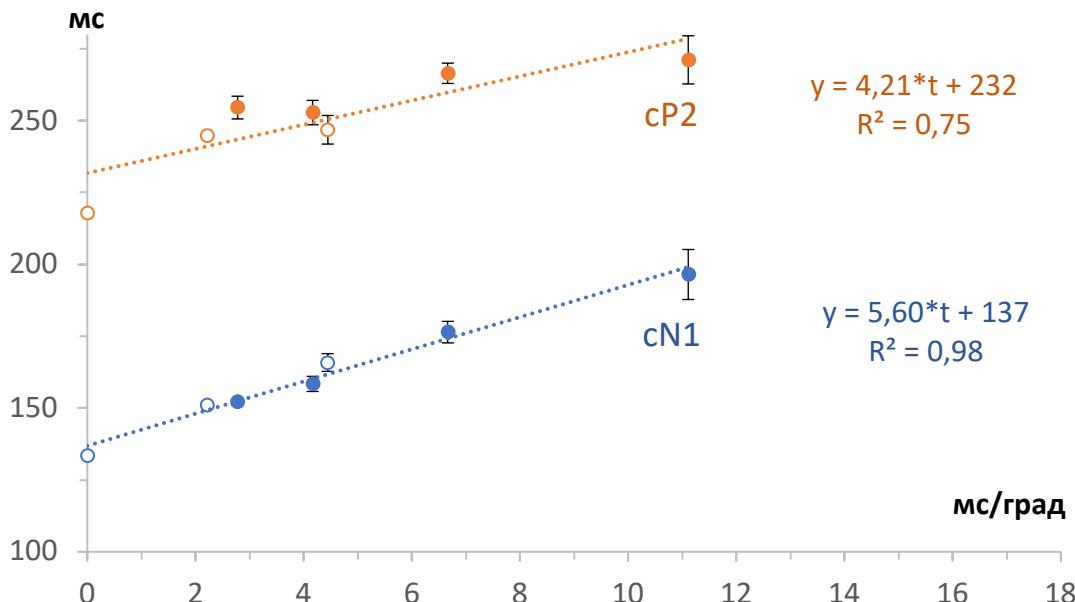


Рисунок 17 - Зависимость латентности компонентов MOR от времени смещения на градус азимута. По оси абсцисс – время смещения на 1 градус. По оси ординат – латентность компонентов вызванного ответа. Вертикальные черточки показывают стандартную ошибку среднего. Маркерами синего цвета обозначены величины латентностей компонента cN1, оранжевого – компонента cP2. Белые маркеры с обводкой аналогичных цветов – данные работы Shestopalova et al. (2021). Приведенные уравнения регрессии и значения коэффициента детерминации окрашены в соответствующие цвета.

Итак, латентность компонентов MOR может быть представлена в виде линейной функции времени смещения на градус азимута; будучи обратно пропорциональна скорости движения, она может быть аппроксимирована соответствующей гиперболической функцией (рис. 18). Гипербола cN1 асимптотически стремится к минимальной латентности, достижимой в случае бесконечной скорости (левая ось ординат: 137 мс). Для сравнения на этом же рисунке приведены данные психофизических измерений порогового времени определения направления движения (T_{75} , маркеры зеленого цвета). Асимптота T_{75} (см. главу 3.2) указывает минимальное время, необходимое для сознательного обнаружения смещения звукового стимула (правая ось ординат: около 8 мс).

Рисунок 19 иллюстрирует взаимосвязь между данными электрофизиологического и психофизического эксперимента. Амплитуда

компонентов MOR уменьшалась с увеличением времени определения направления движения и уменьшением его скорости. Для медленного движения звука, когда пороговое время превышало 30 мс, амплитуда cN1 снижалась до уровня ниже четверти микровольта.

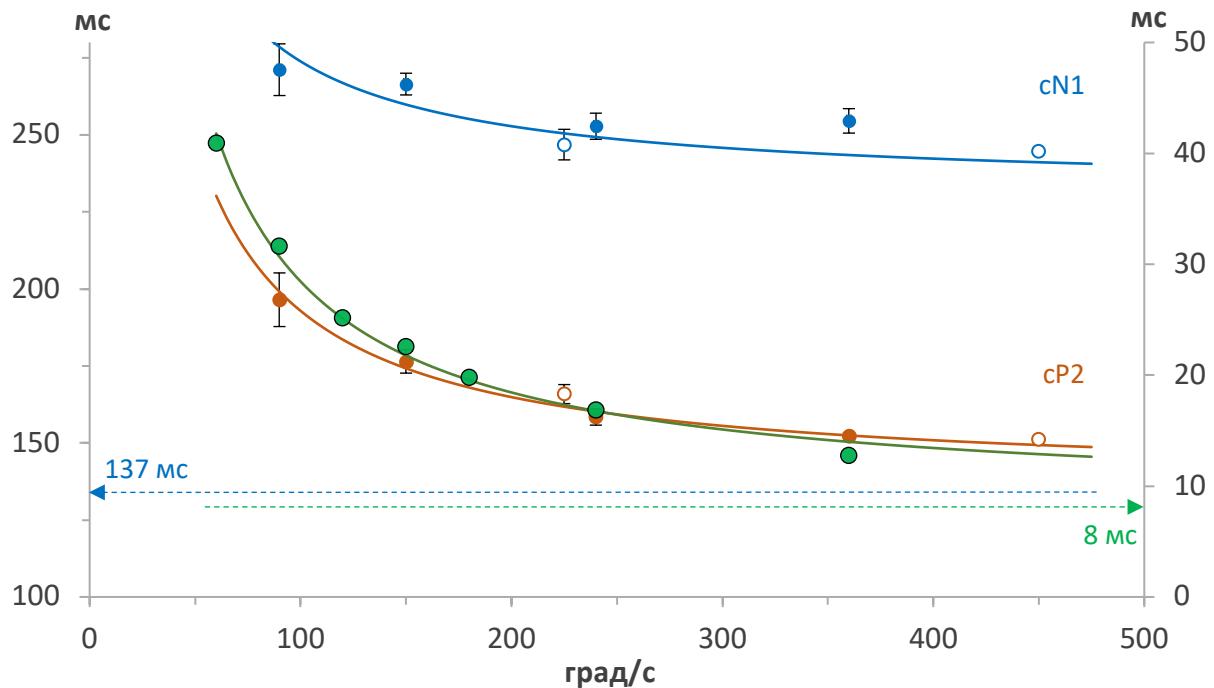


Рисунок 18 – Латентность компонентов потенциала MOR и время достижения МАМА в зависимости от скорости движения звукового стимула. Левая ось ординат – латентность (мс), правая ось ординат – время достижения МАМА (время определения направления смещения звука, мс); по оси абсцисс – скорость движения. Маркерами синего цвета обозначены величины латентностей компонента cN1, оранжевого – компонента cP2. Белые маркеры с обводкой аналогичных цветов – данные работы Shestopalova et al. (2021). Зеленым цветом маркированы данные психофизического эксперимента (7 скоростей движения).

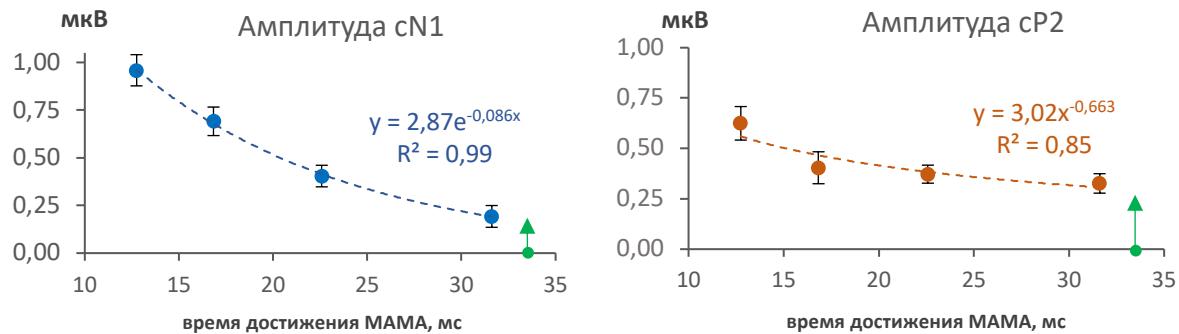


Рисунок 19 – Амплитуда компонентов потенциала MOR в зависимости от времени достижения МАМА (времени определения направления). По оси ординат – амплитуда (мкВ), по оси абсцисс – время достижения МАМА. Маркерами синего цвета обозначены амплитуды компонента cN1, оранжевого – компонента cP2. Стрелка зеленого цвета маркирует оптимальное время интеграции IT_{opt} , полученное в психофизическом эксперименте.

3.3.2 Обсуждение

Амплитуда компонентов cN1 и cP2 увеличивалась с ростом скорости стимула, в полном соответствии с данными более ранних работ (Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2012; Shestopalova et al., 2021). Наше недавнее исследование нейронных колебаний, лежащих в основе потенциала MOR, показало, что плавное движение, моделируемое постепенными изменениями межужной задержки ΔT в звуке, не индуцирует некогерентную нейрональную активность, но вызывает фазовую подстройку медленных корковых колебаний в момент начала движения (Shestopalova et al., 2021). Потенциал MOR отражал степень фазовой когерентности отдельных эпох дельта-альфа-колебаний, по крайней мере, до скорости 450 град/с. В целом, MOR можно рассматривать как частный случай комплекса акустических изменений (Acoustic Change Complex), который отражает кодирование вызванных движением изменений акустических сигналов в слуховой коре (Martin and Boothroyd, 1999; Martin et al., 2010; Getzmann, Lewald, 2012; Fan et al., 2022).

Амплитуда MOR

В настоящем исследовании впервые показано, что амплитуда компонентов сN1 и сP2 по-разному зависит от скорости движения звукового стимула. В то время как амплитуда волны сN1 увеличивалась линейно с увеличением скорости, амплитуда сP2 демонстрировала более медленный рост, который мог быть лучше аппроксимирован экспоненциальной функцией (рис. 16). Результаты дисперсионного анализа подтвердили, что в диапазоне умеренных скоростей амплитуда сP2 увеличивалась очень незначительно, и только движение со скоростью 360 град/с вызывало заметно больший ответ.

Обработка информации о движении звука обычно происходит на основе оценки длительности звучания и расстояния, пройденного источником звука (Freeman et al., 2014). Неподвижные и движущиеся звуковые сигналы вызывают разные реакции, выявленные при помощи ЭЭГ и других методик визуализации мозговой активности. Однако неясно, отражают ли эти различия специфическую чувствительность к движению или, скорее, чувствительность к более общим изменениям в местоположении звука. Существование специализированных чувствительных к движению механизмов в слуховой системе остается открытым вопросом (Carlile, Leung, 2016). По одной из версий, восприятие движения слуховой системой основано на механизме «моментального снимка», связанного с временной интеграцией и не требующего чувствительности к движению как таковому (например, Roggerone et al., 2019). Другие исследования предполагают существование специализированных нейронных механизмов для восприятия движения и подчеркивают важность недавней истории (т.е. контекста) непрерывного источника звука для восприятия его скорости (Locke et al., 2016; Senna et al., 2015, 2017).

Парадигма отсроченного начала движения, используемая в настоящем исследовании, не дает возможности разграничить вклад движения как такового и смещения звукового стимула в формирование компонентов MOR. Очевидно,

потенциал MOR возникает задолго до того, как звук достигает конечной точки своей траектории (в данном исследовании $\Delta T = 800$ мкс, полная латерализация). Реальные значения пространственного сдвига, отраженные в компонентах потенциала MOR, нельзя измерить напрямую. Если для косвенной оценки углового смещения самого медленного движения стимула использовать его скорость (90 град/с) и латентность cN1 (196 мс), получилось бы значение 18 градусов, что намного больше значения MAMA, полученного в психофизическом эксперименте для скорости 90 град/с (~ 3 градуса). Поэтому к данным MOR не применимы ни критерий оптимальной пространственно-временной интеграции информации о движении, предложенный в работе Chandler and Grantham (1992), ни предложенный нами способ оценки.

Амплитуда компонента cN1 увеличивалась, начиная с самой медленной скорости движения, тогда как амплитуда cP2 практически не менялась вплоть до 240 град/с. Этот результат согласуется с концепцией последовательных стадий обработки сигнала слуховой системой. В рамках этой концепции было предложено два временных периода обработки звукового стимула: начальная фаза может соответствовать интеграции базовых акустических признаков сигнала, а следующая фаза может быть связана с распознаванием направления движения (Ducommun et al. 2002). Кроме того, Getzmann (2011) утверждал, что компоненты cN1 и cP2 могут отражать специфичные для местоположения и движения стимула аспекты обработки, кодируя начальное положение и направление движения соответственно. Другое исследование было направлено на поиск предполагаемых детекторов движения, способствующих формированию потенциала MOR. Выяснилось, что адаптация к конкретному направлению и движению влияла на амплитуду cN1, но не на амплитуду cP2 (Grzeschik et al., 2013). Авторы исследования предположили, что компонент cN1, по-видимому, связан как с источниками, состоящими из истинных детекторов движения, так и с источниками, реагирующими на изменения параметров

стимула, но не являющимися при этом специфическими детекторами движения. Таким образом, наши данные подтверждают мнение о том, что компонент сN1 является показателем первичной оценки пространственных характеристик звука и отражает малейшие изменения его положения, тогда как компонент сP2 менее чувствителен к медленным смещениям звукового стимула.

Латентность MOR

Проведенное исследование было сосредоточено на временных характеристиках обработки движения, которые тесно связаны с латентностью потенциала MOR. Опираясь на результаты недавних исследований (Getzmann, 2009, 2012; Shestopalova et al., 2021), можно было ожидать, что ответ на движение, вызванный более быстрыми стимулами, будет достигать пика раньше. Эта тенденция подтвердилась и, скорее всего, она отражает более эффективную фазовую подстройку при высоких скоростях движения. Фундаментальный результат настоящего исследования состоит в том, что латентность компонентов сN1 и сP2 строго линейно связана со временем сдвига на один градус азимута (рис. 17). Это означает, что чем дольше стимул проходит определенное расстояние, тем позже появляется пик сN1 или сP2. Следовательно, обратная зависимость между латентностью ответа и скоростью движения стимула может быть строго выражена гиперболической функцией (рис. 18).

Гиперболическая функция латентности сN1 асимптотически стремится к 137 мс. Это значение указывает теоретический предел латентности пика сN1, вызванного «бесконечной» скоростью (мгновенным смещением звука). Можно предположить, что наименьшая латентность сN1 (137 мс после начала движения) отражает временную интеграцию пространственной информации для высоких скоростей движения. Однако это время включает задержку, необходимую для передачи неспецифической акустической информации от периферических

рецепторов к слуховой коре, параллельно с обработкой специфических локализационных изменений.

По данным МЭГ, активация, вызванная включением звука (*onset response*), которое является наиболее заметным акустическим событием, достигает слуховых областей коры в течение временного промежутка от 20 до 80 мс. Волна N1 с пиком около 100 мс в основном отражает активацию *planum temporale*. Считается, что на компонент N1 влияет именно начало нового слухового события, а не свойства звукового стимула (Inui et al., 2006; Nishihara et al., 2011). Предполагая, что передача неспецифической информации о слуховом событии в равной степени требует около 100 мс во время формирования компонентов N1 и cN1, мы можем заключить, что обработка движения требует дополнительного времени около 37 мс. Аналогичная разница в латентности между пиками cN1 и N1 (46 мс) была обнаружена ранее в работе Krumbholz et al. (2007). Эти авторы использовали высокую скорость движения (около 600 град/с), моделируемую путем постепенного нарастания ΔT от 0 до ± 1000 мкс в течение 150 мс. Прямые измерения компонента cN1, вызванного мгновенным смещением звука, показали, что его пик приходится на 140 мс (Getzmann, Lewald, 2012) или на 133 мс (Shestopalova et al., 2021).

Таким образом, данные о латентности cN1 позволяют предположить, что информация о быстром движении накапливается примерно на 37 мс дольше, чем информация о включении звукового сигнала, и не требует бинауральной обработки. Эта величина находится в соответствии со временем запаздывания локализации, вычисленным по измерениям смещения воспринимаемого положения начальной точки траектории движения звука (Петропавловская и др., 2010), а также с оптимальным временем интеграции пространственной информации, полученным в психофизическом эксперименте (~35 мс, см. раздел 3.2.1).

Медленное движение требует больше времени для обработки, но верхняя граница временного окна интеграции слуховой информации не может быть определена на основе данных MOR, так как компонент сР2 также зависит от скорости звукового стимула и является частью системы обработки информации о движении.

3.3.3 Заключение

Основной вывод настоящего исследования состоит в том, что и время определения направления, измеренное в задаче активного различия, и латентность компонента сN1 могут быть аппроксимированы аналогичными гиперболическими функциями скорости движения звука. Асимптоты этих функций указывали нижний предел времени, необходимого для накопления пространственно-динамической информации и формирования ответа. Это минимальное время интеграции составило 8,4 мс в задаче определения направления и 137 мс как нижний предел латентности компонента сN1. Оптимальное время интеграции в 35 мс было определено как время, достаточное для того, чтобы звуковые стимулы прошли траекторию в 1,25*МАА (Chandler, Grantham, 1992), преодолев минимальный различимый угол смещения.

При изучении электрофизиологического ответа на движение было показано, что амплитуда компонента сN1 экспоненциально уменьшалась с увеличением времени определения направления. Соответственно, звуковые стимулы, которые перемещались со скоростью 60 градусов в секунду и достигали МАА за время, превышающее оптимальное время интеграции 35 мс, не вызывали измеримого MOR-ответа. В пределах окна интеграции 35 мс медленные стимулы, движущиеся со скоростью \leq 60 град/с, сдвигались бы на \leq 2 градуса. Такое пространственное изменение было бы слишком маленьким и слишком постепенным, чтобы сформировать заметное и достаточное для формирования MOR слуховое событие. Это, вероятно, объясняет факт

отсутствия экспериментальных свидетельств генерации MOR-ответов, вызванных медленным движением, которое при этом легко обнаруживается человеком в задаче активной локализации.

Таким образом, окно временной интеграции является динамической характеристикой, которая изменяется в зависимости от индивидуальных особенностей человека, пространственных характеристик звука и условий эксперимента.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ориентации человека в сложной акустической среде является предметом пристального изучения нейробиологических дисциплин. Одной из главных проблем является оценка динамических характеристик окружающих звуков, 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 «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 (МАМА) 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 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 (МАМА) составляет около 2 град, зависимость минимального различимого угла движения (МАМА) 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 движения 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 сN1 увеличивается с ростом скорости линейно, рост амплитуды сP2 имеет экспоненциальный характер. Латентность компонентов сN1 и сP2 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 сN1 могут быть аппроксимированы аналогичными гиперболическими функциями скорости движения звука. Асимпtotы 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).

ОСНОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ

ВП – вызванный потенциал

ЭЭГ – электроэнцефалограмма

МЭГ магнитоэнцефалограмма

фМРТ – функциональная магнитно-резонансная томография

ΔT – межушная задержка по времени

ΔI – межушная задержка по интенсивности

Компоненты вызванного потенциала

N1 – компонент отрицательной полярности с пиковой латентностью порядка 100 мс для слуховых ВП

P2 – компонент ВП положительной полярности, наблюдаемый после компонента N1

MOR (Motion Onset Response) – специфический ответ ВП, регистрируемый в парадигме отсроченного начала движения звукового стимула в момент начала движения

cN1 («change N1») – компонент отрицательной полярности с пиковой латентностью порядка 1100 мс

cP2 («change N1») – компонент ВП положительной полярности, наблюдаемый после компонента cN1

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Альтман Я.А. Вызванные потенциалы человека и животных. // Слуховая система. – Л.: Наука. – 1990. – С.327-346.
2. Альтман Я.А. Локализация движущегося источника звука. Ленинград: Наука. – 1983. – 176 с.
3. Альтман Я.А. Локализация звука. – Л.: Наука. – 1972. – 214с.
4. Альтман Я.А. Пространственный слух. Санкт-Петербург: Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН. – 2011. – 311 с.
5. Альтман Я.А., Вайтулевич С.Ф. Слуховые вызванные потенциалы человека и локализация источника звука // СПб. – Наука. – 1992. – 136с.
6. Альтман Я.А., Вайтулевич С.Ф., Варфоломеев А.Л., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б. Негативность рассогласования как показатель различительной локализационной способности слуховой системы человека. // Физиология человека. – 2007. – Т. 31. – №5. – С. 22-31.
7. Альтман Я.А., Вайтулевич С.Ф., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б. Различение человеком динамических изменений пространственного положения звуковых образов (электрофизиологическое и психофизическое исследование) // Физиология человека. – 2010. – Т. 36. – № 1. – С. 1-9.
8. Блауэрт Й. Пространственный слух. – М. Энергия. – 1999. – 224с.
9. Вайтулевич С.Ф., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Никитин Н.И. Функциональная межполушарная асимметрия мозга человека и слуховая функция // Физиология человека. – 2019. – Т.45. – №2. – С.103-114.
10. Варфоломеев А.Л., Старостина. Л.В. Слуховые вызванные потенциалы человека при иллюзорном движении звукового образа // Российский физиологический журнал им.Сеченова. – 2006. – Т. 92. – № 9. – С. 1046 – 1057.

11. Висков О.В. О восприятии движения слитного звукового образа // Физиология человека. – 1975. – Т.1. – № 2. – С.371-376.
12. Гнездецкий В.В. Вызванные потенциалы мозга. – М.: МЕДпресс-информ, 2003. – 246с.
13. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Левши. – М.: Книга. – 1994. – 232 с.
14. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. Под ред. Соколова Е.Н. – 1998. Изд-во МГУ. – 559 с.
15. Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Вайтулевич С.Ф. Предсказательная способность слуховой системы при плавном движении и скачкообразном перемещении звуковых образов малой длительности // Журнал высшей нервной деятельности. – 2011. – Т. 61. – № 3. – С. 1-13.
16. Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Вайтулевич С.Ф. Проявления инерционности слуховой системы при локализации движущихся звуковых образов малой длительности // Физиология человека. – 2010. – Т.36. – №4. – С.1-10.
17. Семенова В.В., Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Никитин Н.И. Константы восприятия отсроченного движения звуковых стимулов // Успехи физиологических наук. – 2020. – Т. 51. – № 2. – С. 55-67.
18. Хечинашвили С.Н., Кеванишвили З.Ш. Слуховые вызванные потенциалы человека. – 1985. – Тбилиси. – 365 с.
19. 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. – 2016. – Т. 66. – № 5. – С. 565-578.
20. 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. – 2020. – Т. 70. – № 5. – С. 616–634.

21. Abel S.M., Giguère C., Consoli A., Papsin B.C. Front/back mirror image reversal errors and left/right asymmetry in sound localization // *Acustica*. – 1999. – V.85. – P.378.
22. Abel S.M., Giguère C., Consoli A., Papsin B.C. The effect of aging on horizontal plane sound localization // *Journal of the Acoustical Society of America*. – 2000. – V.108. – №2. – P.743.
23. Adler G., Adler J. Influence of stimulus intensity on AEP components in the 80- to 200-millisecond latency range // *Audiology*. – 1989. – V.28. – №6. – P.316–324.
24. Akeroyd M.A., Summerfield A.Q. A binaural analog of gap detection. *J Acoust.Soc.Am.* – 1999. – V.105. №5. – P.2807-2820.
25. Alho K., Rinne T., Herron T.J., Woods D.L. Stimulus-dependent activations and attention-related modulations in the auditory cortex: A meta-analysis of fMRI studies // *Hearing Research*. – 2014. – V.307. – P. 29–41.
26. Altman J.A. Are the neurons detecting direction of sound source motion// *Exp. Neurol.* – 1968. – V.22. – P.13-25.
27. Altman J. A., Viskov O. V. Discrimination of perceived movement velocity for fused auditory image in dichotic stimulation // *The Journal of the Acoustical Society of America*. – 1977. – V. 61. – № 3. – P. 816–819.
28. Altman J.A., Vaitulevich. S.Ph., Shestopalova L.B., Petropavlovskaya E.A. How does mismatch negativity reflect auditory motion? // *Hearing research*. – 2010. – V.268. – P.194-201.
29. Altmann C.F., Ueda R., Bucher B., Furukawa S., Ono K., Kashino M., Mima T., Fukuyama H. Trading of dynamic interaural time and level difference cues and its effect on the auditory motion-onset response measured with electroencephalography // *NeuroImage*. – 2017. – V. 159. – P. 185–194.
30. Asbjørnsen A.E., Hugdahl K. Attentional effects in dichotic listening // *Brain and Language*. – 1995. – V.49. – P.189.

31. Baumgart, F., Gaschler-Markefski, B., Woldorff, M. G., Heinze, H.-J., Scheich, H. A movement-sensitive area in auditory cortex // Nature. – 1999. – V.400. – № 6746. – P.724–726.
32. Bernstein L.R., Trahiotis C., Akeroyd M.A., Hartung K. Sensitivity to brief changes of interaural time and interaural intensity. J Acoust Soc Am. – 2001. – V.109. – №4. P.1604-1615.
33. Blauert J. On the lag of lateralization caused by interaural time and intensity differences // Audiology 1972. – V.11. – P.265-270.
34. Brancucci A., Babiloni C., Rossini P.M., Romani G.L. Right hemisphere specialization for intensity discrimination of musical and speech sounds // Neuropsychologia. – 2005. – V.43 – №13. – P.1916.
35. Brancucci A., D'Anselmo A., Martello F., Tommasi L. Left hemisphere specialization for duration discrimination of musical and speech sounds // Neuropsychologia. – 2008. – V.46(7). – P.2013.
36. Brett A. Martin B.A., Boothroyd A., Dassan A., Leach-Berth . Stimulus Presentation Strategies for Eliciting the Acoustic Change Complex: Increasing Efficiency // Ear & Hearing. – 2010. – V.31. - №3. – P. 356–366.
37. Bryden M.P. An overview of the dichotic listening procedure and its relation to cerebral organization // In: Handbook of dichotic listening. Ed. by K. Hugdahl. – 1988. – Chichester, England: Wiley. – P.1-44.
38. Budd T.W., Barry R.J., Gordon E., Rennie C., Michie P.T. Decrement of the N1 auditory event-related potential with stimulus repetition: habituation vs. refractoriness // International Journal of Psychophysiology. – 1998. – V.31. – №1. – P.51-68.
39. Burke K.A., Letsos A., Butler R.A. Asymmetric performances in binaural localization of sound in space // Neuropsychology. – 1994. – V.32. – P.1409.
40. Butler R.A. Asymmetric performances in monaural localization of sound in space // Neuropsychologia. – 1994. – V.32. – P.221.

41. Camier C., Boissinot J., Guastavino C. On the robustness of upper limits for circular auditory motion perception // *J. on Multimodal User Interfaces*. – 2016. – V.10. – P. 285-298.
42. Carlile S., Best V. Discrimination of sound source velocity by human listeners // *The Journal of the Acoustical Society of America*. – 2002. – V. 111. – № 26. – P. 1026–1035.
43. Carlile S., Leung J. The perception of Auditory motion // *Trends in Hearing*. – 2016. – V. 20. – P. 1-19.
44. Cazzoli D., Chechlacz M. A matter of hand: Causal links between hand dominance, structural organization of fronto-parietal attention networks, and variability in behavioural responses to transcranial magnetic stimulation // *Cortex*. – 2017. – V.86. – P.230.
45. Chandler D.W., Grantham D.W. Minimum audible movement angle in the horizontal plane as a function of stimulus frequency and bandwidth, source azimuth, and velocity // *The Journal of Acoustical Society of America*. – 1992. – V. 91. – № 3. – P. 1624-1636.
46. Chandler D.W., Grantham D.W. Minimum audible movement angle in the horizontal plane as a function of stimulus frequency and bandwidth, source azimuth, and velocity // *JASA*. – 1992. – V. 91(3). – P.1624.
47. Chaplin T.A., Rosa M.G.P., Lui L.L. Auditory and Visual Motion Processing and Integration in the Primate Cerebral Cortex // *Front. Neural Circuits*. – 2018. – V.12:93.
48. Crowley K.E., Colrain I.M. A review of the evidence for P2 being an independent component process: age, sleep and modality // *Clinical Neurophysiology*. – 2004. – 115. – P.732-744.
49. Crowley K., Trinder J., Colrain I.M. An examination of evoked K-complex amplitude and frequency of occurrence in the elderly // *J Sleep Res*. – 2002. – V.11. – №2. – P.129–40.

50. Culling J.F., Summerfield A.Q., Marshall D.H. Dichotic pitches as illusions of binaural unmasking. I. Huggins' pitch and the "binaural edge pitch". *The Journal of Acoustical Society of America*. – 1998. – V.103. №6. – P. 3509-3526.
51. Davis P.A. Effects of acoustic stimuli on the waking human brain // *J. Neurophysiol.* – 1939. – V.2. – P.494-499.
52. Delorme A., Sejnowski T., Makeig S. Enhanced detection of artifacts in EEG data using higher-order statistics and independent component analysis // *Neuroimage*. – 2007. – V. 34. – № 4. – P. 1443–1449.
53. Ducommun C.Y., Murray M.M., Thut G., Bellmann A., Viaud-Delmon I., Clarke S., Michel C.M. Segregated processing of auditory motion and auditory location: an ERP mapping study // *NeuroImage*. – 2002. – V. 16. – P. 76–88.
54. Duhamel J-R., Pinek B., Brouchon M. Manual pointing to auditory targets: performances of right versus left handed subjects // *Cortex*. – 1986. – V.22. – P.633.
55. Fan Z-T, Zhao Z-H, Sharma M, Valderrama JT, Fu Q-J, Liu J-X, Fu X, Li H, Zhao X-L, Guo X-Y, Fu L-Y, Wang N-Y, Zhang J. Acoustic change complex evoked by horizontal sound location change in young adults with normal hearing.front. neurosci // *Frontiers in Neuroscience*. – 2022. 16:908989.
56. Feinstein S. The accuracy of diver sound localization by pointing // *Undersea Biomedical Research*. – 1975. – V.2. – P.173.
57. Freeman TCA, Leung J, Wufong E, Orchard-Mills E, Carlile S, et al. Discrimination Contours for Moving Sounds Reveal Duration and Distance Cues Dominate Auditory Speed Perception // *PLoS ONE*. – 2014. – V.9. – №7:e102864.
58. Getzmann S. Auditory motion perception: onset position and motion direction are encoded in discrete processing stages // *European Journal of Neuroscience*. – 2011. – V. 33. – P. 1339-1350.

59. Getzmann S. Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes // *Neuropsychologia*. – 2009. – V. 47. – P. 2625 – 2633.
60. Getzmann S. Effects of velocity and motion-onset delay on detection and discrimination of sound motion // *Hearing Research*. – 2008. – V. 246. – P. 44-51.
61. Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: Smooth motion versus discontinuous displacement // *Brain Research*. – 2012. – V.1466. – P. 119-127.
62. Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: Smooth motion versus discontinuous displacement // *Brain Research*. – 2012. – V.1466. – P.119-127.
63. Getzmann S., Lewald J. Effects of natural versus artificial spatial cues on electrophysiological correlates of auditory motion // *Hearing Research*. – 2010. – V. 259. – P. 44 – 54.
64. Getzmann S., Lewald J., Guski R. Representational momentum in spatial hearing // *Perception*. – 2004. – V. 33. – P. 591–600.
65. Giguère C., Vaillancourt V. Vertical sound localization in left, median and right lateral planes // *Canadian Acoustics - Acoustique Canadienne*. – 2011. – V.39. – №4. – P.3.
66. Grantham D. W. Detection and discrimination of simulated motion of auditory targets in the horizontal plane // *The Journal of the Acoustical Society of America*. – 1986. – V.79. – № 6. – P. 1939–1949.
67. Grantham D.W. Auditory motion perception: snapshots revisited. In: *Binaural and Spatial hearing in real and virtual environments*. Gilkey R.H., Anderson T.R. (Eds). – 1997. – Erlbaum Publ. – P.295-313.
68. Grantham D.W. Detectability of time-varying interaural correlation in narrow-band noise stimuli. *The Journal of Acoustical Society of America*. – 1982. – V.72. – №4. – P.1178-1184.

69. Grantham D.W. Discrimination of dynamic interaural intensity differences // The Journal of Acoustical Society of America. – 1984. – V.76. – №1. – P.71-76.
70. Grantham D.W., Wightman F.L. Detectability of varaying interaural temporal differences. // Journal of the Acoustical Society of America. – 1978. – V.63. – P. 511-523.
71. Grantham, D. W., Hornsby, B. W. Y., Erpenbeck, E. A. Auditory spatial resolution in horizontal, vertical and diagonal planes // The Journal of the Acoustical Society of America. – 2003. – V.114. – №2. – P.1009–1022.
72. Grantham D.W. Spatial hearing and related phenomena. In: Handbook of Perception and Cognition: Hearing. Ed. Moore C.J. N.-J. Acad. Press. – 1995. – P.297.
73. Grzeschik R., Böckmann-Barthel M., Mühler R., Hoffmann M.B. Motion-onset auditory-evoked potentials critically depend on history // Experimental Brain Research. – 2010. – V. 203. – P. 159-168.
74. Grzeschik R., Böckmann-Barthel M., Mühler R., Verhey J.L., Hoffmann, M.B. Direction-specific adaptation of motion-onset auditory evoked potentials. // European Journal of Neuroscience. – 2013. – V. 38. – P. 2557–2565.
75. Grzeschik R., Lewald J., Verhey J.L., Hoffmann M.B., Getzmann S. Absence of direction-specific cross-modal visual-auditory adaptation in motion-onset ERPs. // European Journal of Neuroscience. – 2016. – V. 43. – № 1. – P. 66-77.
76. Harris, J. D., & Sergeant, R. L. Monaural/binaural minimum audible angles for a moving sound source // Journal of Speech and Hearing Research. – 1971. – V. 14. – P. 618–629.
77. Hickok G., Poeppel D. The cortical organization of speech processing // Nature Reviews Neuroscience. – 2007. – V. 5 – №8. – P.393.
78. Holube I., Kinkel M., Kollmeier B. Binaural and monaural auditory filter bandwidths and time constants in probe tone detection experiments. The Journal of the Acoustical Society of America. – 1998. – V.104. –№4. – P. 2412-2425.

79. Hugdahl K. Information Processing in the Cerebral Hemispheres // In: The Two Halves of the Brain. Ed. by K.Hugdahl, R.Westerhausen. – 2010. – Cambridge. MA: MIT Press. – P.694.
80. Hugdahl K. Information Processing in the Cerebral Hemispheres // In: The Two Halves of the Brain. Ed. by K.Hugdahl, R.Westerhausen.– Cambridge. MA: MIT Press. – 2010. – P.694.
81. Hugdahl K., Bronnick K., Kyllingsbaek S., Law I., Gade A., Paulson O. B. Brain activation during dichotic presentations of consonant–vowel and musical instrument stimuli: A ¹⁵O-PET study // *Neuropsychologia*. – 1999. – V.37. – P.431.
82. I-Hui Hsieh, Jia-Wei Liu, Zeng-Jie Liang. Spectrotemporal window of binaural integration in auditory object formation // *Hearing Research*. – 2018. – V.370. – P.155-167.
83. Inui K., Okamoto H., Miki K., Gunji A., Kakigi R. Serial and parallel processing in the human auditory cortex: a magnetoencephalographic study // *Cerebral Cortex*. – 2006. – V. 16. – P. 18–30.
84. Ivarsson C., De Ribaupierre Y., De Ribaupierre F. Functional ear asymmetry in vertical localization // *Hearing Research*. – 1980. – V.3. – P.241.
85. Jäncke L., Specht K., Shah J.N., Hugdahl K. Focused attention in a simple dichotic listening task: An fMRI experiment // *Brain Research. Cognitive Brain Research*. – 2003. – V.16 – №2. – P.257.
86. Kimura D. Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli // *Can. J. Psychol.* – 1961. – V.15. – P.166.
87. Kimura D. Functional asymmetry of the brain in dichotic listening // *Cortex*. – 1967. – V.3. – P.163.
88. Kimura D. Left-right differences in the perception of melodies // *Q. J. Exp. Psychol.* – 1964. – V.16. – P.355.

89. Kinsbourne M. Orientational bias model of unilateral neglect: Evidence from attentional gradients within hemispace // In: Unilateral neglect: Clinical and experimental studies. Ed. by I.H. Robertson, J.C. Marshall. – 1993. – Hillsdale. NJ: Erlbaum. – P.352.
90. Kinsbourne M. The cerebral basis of lateral asymmetries in attention // Acta Psychologica. – 1970. – V.33. – P.193.
91. Kinsbourne M. The mechanism of hemispheric control over the lateral gradient of attention // In: Attention and Performance. Ed. by P.M.A. Rabbitt, S. Domic. – 1975. – London: Academic Press. – PP.81-97.
92. Kollmeier B., Gilkey R.H. Binaural forward and backward masking: evidence for sluggishness in binaural detection. J Acoust Soc Am. – 1990. – V.87. – №4. – P.1709-1719.
93. Kourtis D., Vingerhoets G. Evidence for dissociable effects of handedness and consistency of hand preference in allocation of attention and movement planning: An EEG investigation // Neuropsychologia. – 2016. – V.93. – P.493-500.
94. Kreegipuu K., Allik J. Detection of motion onset and offset: Reaction time and visual evoked potential analysis // Psychological Research. – 2007. – V. 71. – P. 703–708.
95. Kreitewolf J., Lewald J., Getzmann S. Effect of attention on cortical processing of sound motion: An EEG study // NeuroImage. – 2011. – V. 54. – P. 2340–2349.
96. Krumbholz K., Hewson-Stoate N., Schönwiesner M. Cortical response to auditory motion suggests an asymmetry in the reliance on inter-hemispheric connections between the left and right auditory cortices // Journal Neurophysiology. – 2007. – V. 97. – P. 1649-1655.
97. Lewald J. Gender-specific hemispheric asymmetry in auditory space perception // Cognitive Brain Research. – 2004. – V.19. – P.92-99.
98. Lewald J. Gender-specific hemispheric asymmetry in auditory space perception // Cognitive Brain Research. – 2004. – V.19. – P.92.

99. Lewald J., Getzmann S. Electrophysiological correlates of cocktail-party listening // Brain Research. – 2015. – V.292. – P. 157-166.
100. Locke, S., Leung, J., & Carlile, S. Sensitivity to auditory velocity contrast // Scientific Reports. – 2016. – V.6: 27725.
101. Martin B.A., Boothroyd A. Cortical, auditory, event-related potentials in response to periodic and aperiodic stimuli with the same spectral envelope // Ear and Hearing. – 1999. – V.20. – P. 33-44.
102. Mead L.A., Hampson E. Asymmetric effects of ovarian hormones on hemispheric activity: Evidence from dichotic and tachistoscopic tests // Neuropsychology. – 1996. – V.10. – P.578.
103. Middlebrooks J., Green D.M. Sound localization by human listeners. // Annu. Rev. Psychol. – 1991. – V.42. – P.135-159.
104. Mildner V., Stankovic' D., Petkovic' M. The relationship between active hand and ear advantage in the native and foreign language // Brain and Cognition. – 2005. – V.57. – P.158.
105. Mondor T.A., Bryden M.P. On the relation between auditory spatial attention and auditory perceptual asymmetries // Perception & Psychophysics. – 1992. V.52 – №4. – P.393-402.
106. Moore E.J. Bases of Auditory Brain-Stem Evoked Responses // Grune & Stratton. – 1983. – P.221-251.
107. Näätänen R., Picton T.W. The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: A review and an analysis of the component structure // Psychophysiology. – 1987. – V. 24. – P. 375–425.
108. Nishihara M., Inui K., Motomura E., Otsuru N., Ushida T., Kakigi R. Auditory N1 as a change-related automatic response. // Neuroscience Research. – 2011. – V. 71. – № 2. – P. 145–148.

109. Palomäki R., Tiitinen H., Mäkinen V., May P., Alku P. Spatial processing in human auditory cortex: the effect of ED, ITD and ILD stimulation technique. // Cogn. Brain Res. – 2005. – V.24. – P.363-379.
110. Patzwahl D. R., Zanker J. M. Mechanisms of human motion perception: Combining evidence from evoked potentials, behavioural performance and computational modelling // European Journal of Neuroscience. – 2000. – V. 12. – P. 273–282.
111. Perrott D. R., Musicant A. D. Minimum audible movement angle: Binaural localization moving sound // Journal of the Acoustical Society of America. – 1977. – V. 62. – № 6. – P. 1463–1466.
112. Perrott D.R., Musicant A. Minimum audible movement angle: Binaural localization of moving sound sources. Journal of the Acoustical Society of America. – 1977. – V.62. – P. 1463-1466.
113. Perrott D.R., Musicant A. Rotating tones and binaural beats. Journal of the Acoustical Society of America. – 1977. – V.61 – №5. – P. 1288-1292.
114. Perrott D.R., Nelson M.A. Limits for the detection of binaural beats. Journal of the Acoustical Society of America – 1969. – V.46 – №6. – P.1477-1481.
115. Perrott D.R., Tucker J. Minimum audible movement angle as a function of signal frequency and the velocity of the source // Journal of the Acoustical Society of America. – 1988. – V. 83. – № 4. – P. 1522–1526.
116. Perrott, D. R., Costantino, B. & Ball, J. Discrimination of moving events which accelerate or decelerate over the listening interval // Journal of the Acoustical Society of America. – 1993. – V. 93. – №2. – P.1053–1057.
117. Picton T., Hillyard S.A., Krausz H.L., Galambos K. Human auditory evoked potential: Pt.1. Evaluation of components. // EEG Clin. Neurophysiol. – 1974. – V.36. – P. 179-190.

118. Poirier C., Baumann S., Dheerendra P., Joly O., Hunter D., Balezeau F., et al. Auditory motion-specific mechanisms in the primate brain // PLoS Biol. – 2017. – V.15. – №5: e2001379.
119. Polich J. Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b // Clin Neurophysiol. – 2007. – V.118. – P. 2128-2148.
120. Polish J.M., Starr A. Middle-, late- and longlatency auditory event-related potentials. // Bases of auditory brain-stem evoked responses. – N.Y. – 1983. – P. 345-362.
121. Potts G.F. An ERP index of task relevance evaluation of visual stimuli // Brain and Cognition. – 2004. – V. 56. – P.5–13.
122. Roggerone V., Jonathan Vacher J., Tarlao C., Guastavino C. Auditory motion perception emerges from successive sound localizations integrated over time // Scientific Reports. – 2019. – V. 9:16437
123. Roth W.T., Ford J.M., Lewis S.J., Kopell B.S. Effects of stimulus probability and task-relevance on event-related potentials // Psychophysiology. – 1976. – V. 13. – P. 311–7.
124. Saberi K., Hafter E.R. In: Binaural and spatial hearing in real and virtual environments. Gilkey R.H., Anderson T.R. (Eds.). NJ. Erlbaum Publ., 1997. – P. 315.
125. Saberi K., Perrott D. R. Minimum audible movement angles as a function of sound source trajectory // Journal of the Acoustical Society of America. – 1990. – V. 88. – № 6. – P. 2639–2644.
126. Salminen, N.H, Tiitinen, H., May, P.J.C. Auditory spatial processing in the human cortex // Neuroscientist. – 2012. – XX (X). – P.1-11.
127. Salminen, N.H., May, P.J.C., Alku, P., Tiitinen, H. A population rate code of auditory space in the human cortex // PLoS One. – 2009. – V. 4. – № 10. e7600.

128. Salminen, N.H., Tiitinen, H., Miettinen, I., Alku, P., May, P.J. Asymmetrical representation of auditory space in human cortex // Brain Research. – 2010. – V.1306: 93e99.
129. Sarrou M., Schmitz P.M., Hamm N., Rübsamen R. Sound frequency affects the auditory motion-onset response in humans // Experimental Brain Research. – 2018. – V. 236. – P. 2713–2726.
130. Savel S. Individual differences and left/right asymmetries in auditory space perception. I. Localization of low-frequency sounds in free field // Hearing Reserach. – 2009. – V. 255. – P.142-154.
131. Schmiedchen K., Freigang C., Rübsamen R., Richter N. A comparison of visual and auditory representational momentum in spatial tasks // Attention, Perception, & Psychophysics. – 2013. – V. 75. – № 7. – P. 1507–1519.
132. Senna I, Parise C.V., Ernst M.O. Modulation frequency as a cue for auditory speed perception // Proceedings B. The Royal Society Publishing. – 2017. – V.284: 20170673.
133. Senna I., Parise C.V., Ernst M.O. Hearing in slow-motion: Humans underestimate the speed of moving sounds // Scientific Reports. – 2015. – V. 5: 14054.
134. Shestopalova L.B., Petropavlovskaya E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I. Brain Oscillations evoked by sound motion. // Brain Research. – 2021. – V. 1752. – P. 147-232.
135. Simon J., Balla V., Winkler I. Temporal boundary of auditory event formation: An electrophysiological marker // International Journal of Psychophysiology. – 2019. – V.140. – P. 53–61.
136. Sovijarvi A.R.A., Hyvarinen J. Auditory cortical neurons in the cat sensitive to direction of sound source movement // Brain Research. – 1974. – V.73, P.455–471.
137. Špajdel M., Jariabková K., Riečanský I. The influence of musical experience on lateralisation of auditory processing // Laterality. – 2007. – V.12. – №6. – P.487.

138. Tallal P., Gaab N. Dynamic auditory processing, musical experience and language development // Trends in Neurosciences. – 2006. – V.7. – №29. – P.382.
139. Tervaniemi M., Hugdahl K. Lateralization of auditory-cortex functions // Brain Research Brain Research Reviews. – 2003. – V.43. – P.231.
140. Thavam S., Dietz M. Smallest perceivable interaural time differences // Journal of the Acoustical Society of America. – 2018. – V.145. – №1. – 458-468.
141. Thomsen T., Rimol L.M., Ersland L., Hugdahl K. Dichotic listening reveals functional specificity in prefrontal cortex: An fMRI study // NeuroImage. – 2004. – V.21. – P. 211-218.
142. Toronchuk J.M., Stumpf E., Cynader M.S. Auditory cortex neurons sensitive to correlates of auditory motion: underlying mechanisms. // Exp. Brain Res. – 1992. – V.88. – P. 168-180.
143. Voss P., Lassonde M., Gougoux F., Fortin M., Guillemot J.-P., Lepore F. Early and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far space // Curr. Biol. – 2004. – V.14. – P.1734-1738. Verkindt C., Bertrand O., Thevenet M., Pernier J. Two auditory components in the 130–230 ms range disclosed by their stimulus frequency dependence // Neuroreport. – 1994. – V.5. – №10. – P.1189–92.
144. Wells M.J., Ross H.E. Distortion and adaptation in underwater sound localization // Aviation, Space and Environmental Medicine. – 1980. – V.51. – P.767.
145. Witton C., Simpson M.I., Henning G.B., Rees A., Green G.G Detection and direction-discrimination of diotic and dichotic ramp modulations in amplitude and phase. J Acoust Soc Am. – 2003. – V.113 – №1. – P. 468-477.
146. Zatorre R.J. Sound analysis in auditory cortex // Trends in Neuroscience. – 2003. – V.26. – №5. – P.229-230.
147. Zatorre R.J., Belin P., Penhune V.B. Structure and function of auditory cortex: Music and speech // Trends in Cognitive Science. – 2002. – V.6. – №1. P.37-46.

148. Zatorre R.J., Evans A.C., Meyer E., Gjedde A. Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing // Science. – 1992. – V.256. – P.846.
149. Zuk N., Delgutte B. Neural coding and perception of auditory motion direction based on interaural time differences // Journal of Neurophysiology. – 2019. – V.122. - №4. – P.1821-1842.