

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук

Семенова Варвара Викторовна

Научный доклад об основных результатах подготовленной
научно-квалификационной работы

**«Окно интеграции пространственной слуховой информации у человека:
электрофизиологические и психофизические аспекты восприятия»**

06.06.01 - Биологические науки

03.01.01 – Физиология

**Научный руководитель:
д.б.н. Шестопалова Лидия Борисовна**

Санкт-Петербург

2021

Содержание:

Актуальность темы исследования.....	3
Цель и задачи исследования.....	5
Научная новизна.....	6
Положения, выносимые на защиту.....	7
Теоретическая и практическая значимость.....	7
Материалы и методы.....	8
Основные результаты и обсуждения.....	13
Заключение.....	33
Выводы.....	34
Список публикаций по теме исследования.....	35
Апробация работы.....	36
Список литературы.....	37

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, 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 (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 нашем предыдущем исследовании (Шестопалова и др., 2016). Установлено, что амплитуда компонентов cN1 и cP2 монотонно увеличивается с ростом скорости движения, а их латентность уменьшается, причем эффект скорости тем более выражен, чем скорость выше.

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 этой цели были поставлены следующие *задачи*:

1. Исследовать психофизические характеристики восприятия сигналов с отсроченным началом движения: долю правильных ответов и время реакции при распознавании направления движения звука, а также минимально различимый угол движения (МАМА).
2. Оценить граничные условия формирования электрофизиологического ответа на движение (Motion Onset Response, MOR) при различных скоростях движения звукового стимула.
3. Сравнить разрешающую способность психофизических и электрофизиологических показателей процессов сенсорной обработки движения звука и оценить время интеграции акустической информации.

Научная новизна

Существует ряд нерешенных вопросов, связанных с реакцией мозга на движение звука: во-первых, не определены константы 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 границ 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 4 град), а также времени интеграции пространственной слуховой информации (около 40 мс), величина которого оказалось в два раза меньше известной для сигналов без отсроченного движения.

Впервые установлено, что латентность компонентов MOR-ответа, также как и время обнаружения движения звукового стимула, обратно пропорциональны скорости движения, что позволяет считать MOR нейрональным коррелятом перцептивной оценки времени интегрирования слуховой информации.

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. Пространственная и временная константы восприятия движения звука тесно связаны между собой. При восприятии отсроченного движения минимальный различимый угол смещения составил 4 град, а оптимальное время интеграции слуховой информации - около 40 мс.
2. Электрофизиологический ответ на движение звука (MOR) может быть зарегистрирован при скоростях движения не ниже 90 град/с.
3. Латентность компонентов MOR-ответа, также как и время обнаружения движения звукового стимула, обратно пропорциональны скорости движения, что позволяет считать MOR нейрональным коррелятом перцептивной оценки времени интегрирования слуховой информации. Однако граничные условия формирования MOR указывают на то, что этот потенциал не в полной мере отражает процессы восприятия движения источника звука.

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 анализе пространственных звуковых стимулов оставались существенные пробелы, поэтому результаты представленной работы несомненно представляют фундаментальный научный интерес. Также полученные 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 проекта могут быть применимы для создания систем акустической виртуальной реальности, ориентированной на персональные особенности конкретного пользователя.

Материалы и методы

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 анализ ВП дает возможность всесторонне оценить способность к различению динамических характеристик звуковых сигналов, а также оценить степень влияния индивидуальной вариабельности пространственной и временной разрешающей способности слуховой системы на формирование вызванного ответа на движение. 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; для записи электроэнцефалограммы использовали пассивные серии в парадигме предъявления сигналов с отсроченным началом движения.

Испытуемые. Эксперименты проведены на 15 испытуемых (3 мужчин, 12 женщин, все праворукие) с нормальным слухом в возрасте от 19 до 41 года (средний возраст $26,1 \pm 6,6$ лет). Каждому испытуемому присваивали двухбуквенный код. При выполнении задачи испытуемые располагались в кресле внутри экранированной звукоизолированной камеры и выполняли задачу по различению звуковых стимулов, нажимая клавиши на специальной клавиатуре согласно инструкции. Перед участием в экспериментах испытуемые подписывали информированное согласие. Каждый испытуемый проходил полный экспериментальный цикл.

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.

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. Стимул состоял из неподвижного фрагмента длительностью 1000 мс, в течение которых 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. Длительность этого участка варьировала в зависимости от скорости движения стимула. Движение источника звука моделировалось путем динамических изменений межушной задержки (ΔT) в сигнале (рис.1). Стимулы синтезировали на основе одного и того же исходного сигнала путем линейного сдвига отсчетов (растяжения или сжатия) на участке движения в соответствии с заданной величиной ΔT . Затем производили передискретизацию и сплайн-интерполяцию отсчетов. Для создания эффекта движения на одно из ушей подавали преобразованный сигнал, а на другое - исходный сигнал. В случае сигналов для записи ЭЭГ суммарная длительность стимула составляла 2000 мс, и участок движения при необходимости дополняли завершающим неподвижным фрагментом (рис.8а).

Межстимульный интервал от конца предыдущего стимула до начала следующего был постоянным и составлял 1000 мс в психофизических сериях, и 4000 мс в электрофизиологических сериях. В ходе пилотных экспериментов были выбраны величины ΔT , лежащие вблизи порога различения направления движения сигналов: $\Delta T = 200, 100, 80, 60, 50, 40, 30, 20, 10$ мкс.

Угловые скорости движения стимула в психофизической части исследования рассчитывались следующим образом: в пределах задержек до 300 мкс была получена близкая к линейной зависимость воспринимаемого положения стимула от величины ΔT ,

при которой значение $\Delta T=300$ мкс соответствовало угловому смещению звукового образа на 45 град. Полученное соотношение ($300 \text{ мкс} / 45 \text{ град} = 6,67 \text{ мкс/град}$) использовалось для перевода величины ΔT в угловые градусы.

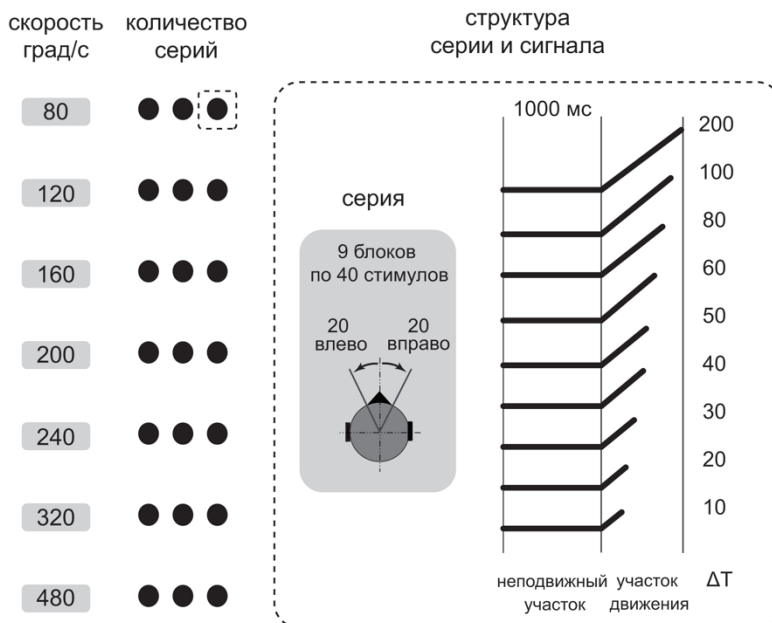


Рис.1 Общая схема эксперимента (психофизическая часть исследования).

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 каждойсер и 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”.

В электрофизиологической части исследования расчетные угловые скорости вычислялись на основе соотношения « $800 \text{ мкс} = 90^\circ$ », составили 360 град/с, 240 град/с, 150 град/с и 90 град/с, соответственно. Такое соотношение было использовано в связи с тем, что при записи ЭЭГ конечная величина ΔT во всех стимулах составляла 800 мкс. Помимо движущихся стимулов, в электрофизиологическом эксперименте также использовался неподвижный стимул с $\Delta T = 0$ мкс, вызывающий ощущение локализации звукового образа по средней линии головы.

Психофизическая процедура. Испытуемым были предъявлены серии звуковых стимулов, движущихся вправо или влево от средней линии головы. Стимулы были рандомизированы по направлениям движения. Испытуемый получал инструкцию после

каждого предъявления стимула 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. 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 80, 120, 160, 200, 240, 320, 480 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.

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 междушной задержки. Каждая психометрическая кривая содержала 9 точек, соответствующих девяти блокам (9 значений ΔT). Каждая точка индивидуальной психометрической кривой получена усреднением результатов 3-4 повторений соответствующего блока.

Статистические сравнения проводились по индивидуальным данным, усредненным по направлениям движения стимула. Долю правильных ответов и время реакции подвергали двухфакторному дисперсионному анализу с повторными измерениями (repeated measures ANOVA). По факторам «скорость» (7 градаций) и «межушная задержка» (9 градаций) исследовали соотношение среднего времени реакции и процента правильных ответов с различными скоростями движения звука. Принятый уровень значимости при всех сравнениях $p < 0.05$. Парные сравнения проводили по критерию Бонферрони. При нарушении сферичности данных применялась поправка Гринхауза-Гайссера.

Запись ЭЭГ. Регистрацию ЭЭГ проводили при помощи хлорсеребряных электродов в 32 точках по международной системе 10-20 с заменой точек отведения PO3/PO4 на C5/C6. Дополнительные электроды располагали на мочках ушей и на носу. В качестве референтных были использованы объединенные электроды на мочках обеих ушей. Горизонтальную и вертикальную электроокулограммы регистрировали дополнительными

электродами, установленными над правым глазом и под левым глазом. Регистрацию ЭЭГ осуществляли 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 с последующим понижением до частоты 512 Гц. Для записи пассивных серий использовали 4 скорости движения звуковых стимулов (90, 150, 240, 360 град/с).

Эпохи, содержащие высокоамплитудные артефакты, были удалены из анализа на основе визуального просмотра (не более 2% эпох). Затем ЭЭГ приводили к усредненному референсу и фильтровали в диапазоне 0.5-45 Гц. В качестве базовой линии был принят участок предстимульной паузы 1000 мс. Удаление оставшихся артефактов производили на основе разложения по независимым компонентам (independent component analysis, ICA), оптимизированного для выявления движений глаз, морганий и разрывов контакта. После обратного преобразования ЭЭГ вновь реферировали на объединенные мочки ушей, корректируя к базовой линии по участку 200 мс перед началом движения стимула, и сортировали по видам сигналов и по испытуемым.

Анализ данных ЭЭГ. Записи ЭЭГ в каждом из 32 каналов усредняли отдельно по каждому типу стимулов для каждого испытуемого. Затем индивидуальные записи ЭЭГ усредняли по 24 фронтально-центральному электродам (Fz, Cz, Fp1, AF3, F3, F7, FC1, FC5, C3, C5, T7, CP1, CP5, Fp2, AF4, F4, F8, FC2, FC6, C4, C6, T8, CP2, CP6), а также по всей группе испытуемых для получения гранд-усредненных потенциалов. Для оценки реакции на начало движения звука измеряли индивидуальные величины пиковых латентностей и средних амплитуд MOR в окне шириной 50 мс, центрированном на пиках компонентов cN1 и cP2 гранд-усредненного потенциала.

Измеренные таким образом величины подвергали предварительному дисперсионному анализу с целью оценки влияния направления движения. Индивидуальные средние амплитуды и пиковые латентности компонентов cN1 и cP2 MOR (N=13) сравнивали при помощи 2-факторного дисперсионного анализа (repeated measures ANOVA, rmANOVA) с факторами Скорость (90град/с, 150град/с, 240град/с и 360град/с) и Направление (влево, вправо). Фактор Направление не оказал значимого влияния на исследуемые переменные, поэтому реакции на левосторонние и правосторонние стимулы объединялись. Окончательные сравнения были проведены с помощью однофакторного дисперсионного

анализа (rmANOVA) с фактором Скорость (90 град/с, 150 град/с, 240 град/с и 360 град/с). При отклонении данных от сферичности применяли поправку к степеням свободы Гринхауза-Гайссера. При проведении множественных сравнений применяли поправку Бонферрони. Все сравнения проводили с уровнем значимости $p < 0.05$.

Результаты и обсуждение

I. Психофизическая часть исследования

Константы восприятия для стимулов с отсроченным началом движения.

В исследовании определены константы восприятия, характеризующие обнаружение движения звука для стимулов с отсроченным началом движения. Для оценки угловой и временной констант восприятия были измерены доля правильных ответов и время реакции испытуемых.

Величины времени реакции при уменьшении междушумной задержки увеличивались от 150 до 300 мс. Эта закономерность была сильнее выражена при низких скоростях движения по сравнению с высокими. Однако достоверные изменения этого показателя были обнаружены только в диапазоне междушумных 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. 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 оказалась линейна для большинства испытуемых. С увеличением скорости движения звука увеличивался и минимальный угол, необходимый для обнаружения смещения стимула. Величина эквивалента МАА, соответствующая движению с «нулевой скоростью», составила 3,8 град, что соответствует имеющимся литературным данным (рис. 2А, 4). 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.

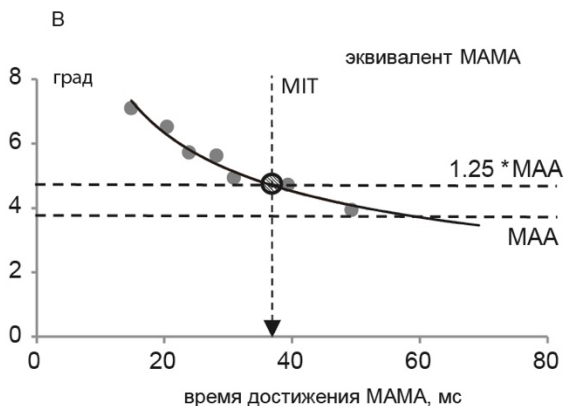
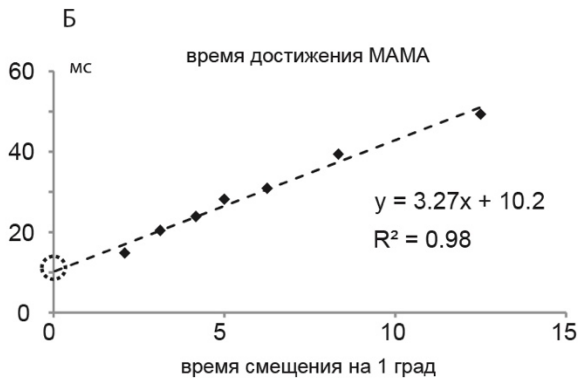
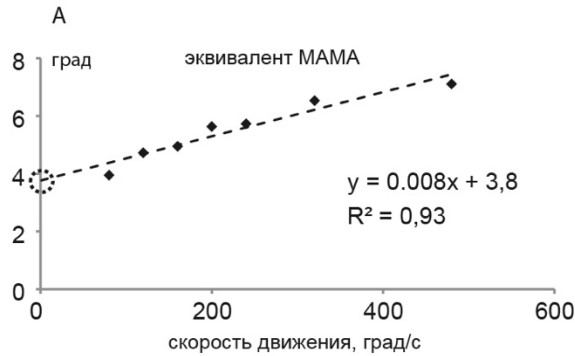


Рис. 2 Зависимость эквивалента МАМА от скорости движения стимула (А) и от времени достижения МАМА (В), а также времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (Б) в среднем по группе испытуемых.

(А) По оси абсцисс – скорость движения стимула (град/с), по оси ординат – величины эквивалента МАМА (град).

(Б) По оси абсцисс – время смещения звукового стимула на 1 градус (мс), по оси ординат – минимальные различимые (пороговые) величины длительности участка движения (мс). Пунктирными линиями на (А) и (Б) показаны результаты линейной регрессии, ниже приведены соответствующие уравнения. Кружками выделены результаты экстраполяции линий регрессии к нулю.

(В) По оси абсцисс – время достижения МАМА (мс), по оси ординат – величины эквивалента МАМА (град). Горизонтальными пунктирными линиями обозначены уровень значения минимального различимого угла для неподвижного стимула (М А А) (обозначено кружком на (А)) и уровень величины, на 25% превышающей М А А. Вертикальным пунктиром с кружком показано время интеграции слуховой информации, рассчитанное по способу Chandler & Grantham (1992).

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 обнаружения мгновенного перемещения стимула. Согласно полученным результатам, эта величина составляет около 10 мс (рис.2Б). Этот показатель можно трактовать как минимальное время интеграции IT_{\min} , то есть как нижнюю границу временного «окна восприятия» движущихся стимулов. На основе анализа величин МАМА и времени интеграции для высоких и низких скоростей движения звукового стимула можно оценить и верхнюю границу окна интеграции динамической пространственной слуховой информации. Верхней границей «окна восприятия» движущихся стимулов условно можно считать показатель IT_{opt} (optimal integration time).

Первоначально величина IT_{opt} была рассчитана по способу, описанному в работе Chandler&Grantham (1992), исходя из коэффициента наклона линии регрессии. Авторами этой работы предложена формула линейной связи между величиной МАМА и скоростью движения стимула (1):

$$\text{МАМА(град)}=T*v \text{ (град/с)}+\text{МАО} \quad (1)$$

где v - скорость движения стимула, T - коэффициент наклона прямой, МАО - минимально различимый угол для неподвижного стимула. Соответственно, зависимость величины МАМА от длительности стимула имеет вид гиперболы, которая асимптотически стремится к величине МАО. Авторы предложили оценивать время, необходимое для достижения оптимального пространственного разрешения (MIT), исходя из величины углового смещения, которая превышает МАО на 25%. Согласно формуле, в которой при расчетах следует представить в виде соотношения МАМА/ t (где t – пороговая длительность участка движения), а вместо величины МАМА подставить $1,25*\text{МАО}$, величина MIT оценивается как $5*T$ и составляет 38,3 мс для полученных нами индивидуальных и среднegrupповых данных (рис.2В).

Согласно результатам исследования, зависимость МАМА от пороговой длительности участка движения не имеет вида гиперболы и не стремится асимптотически к величине МАО (в особенности на индивидуальном уровне). Поэтому, на наш взгляд, оценивать величину MIT как $5*T$, используя коэффициент наклона линейной регрессии,

было бы не вполне корректно. Кроме того, величину MIT нельзя рассматривать как «минимальное» время интеграции, поскольку в такой оценке не учитывается случай «мгновенного смещения» или очень высоких скоростей движения стимула. В связи с этим нами был выполнен новый альтернативный способ расчета оптимального времени интеграции (optimal integration time, IT_{opt}).

Результаты применения обоих алгоритмов достаточно близки. При расчете с учетом индивидуальных уравнений регрессии результат составил 38,3 мс по первому способу и 40,7 мс – по второму, а при расчете с использованием уравнений регрессии по среднегрупповым данным – 38,3 мс и 36,9 мс (рис.3). Следовательно, можно считать время интеграции IT_{opt} приблизительно равным 40 мс.

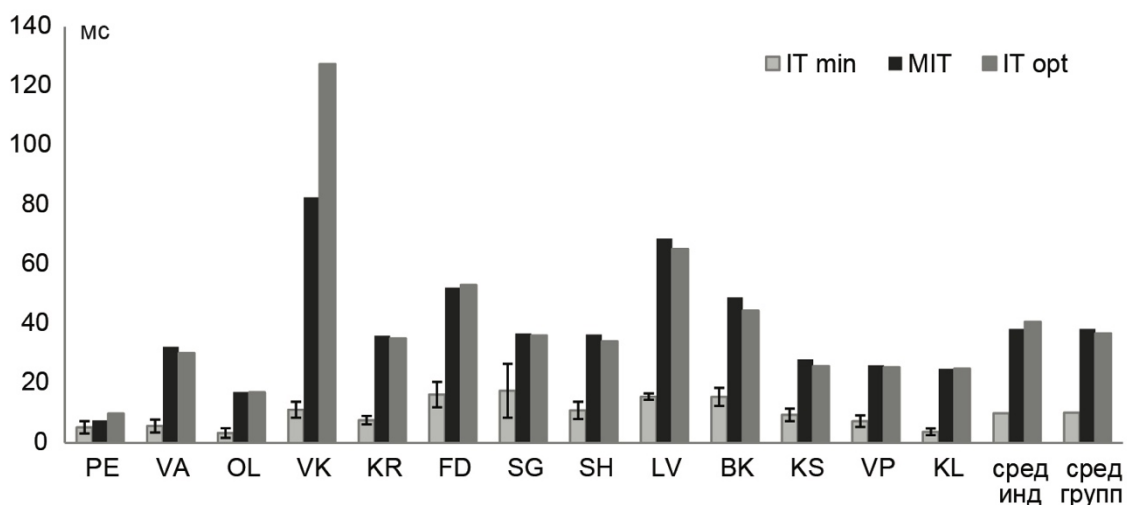


Рис.3 Временное окно интеграции.

Светло-серые столбцы соответствуют значению минимального времени интеграции, рассчитанному по результатам регрессионного анализа времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (IT_{min}); черные столбцы соответствуют величине времени интеграции (MIT), рассчитанному по способу, описанному в работе Chandler & Grantham (1992); темно-серые столбцы представляют величину времени интеграции, рассчитанную альтернативным способом (IT_{opt}). Приведены данные расчета времени интеграции при усреднении величин индивидуальных данных и по групповым данным

Таким образом, 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).

Константы восприятия отсроченного движения характеризуют бинауральные механизмы обработки движения звукового стимула как самостоятельного (не связанного с включением сигнала) слухового события. 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 данном психофизическом исследовании получены угловые константы восприятия движения, а именно – эквивалент МАА (около 4 град) и зависимость эквивалента МАМА от скорости движения. Результаты находятся в соответствии с данными литературы (рис.4). Кроме того, описаны способы вычисления границ окна интеграции, характеризующего процесс анализа динамической пространственной информации. Нижняя граница этого временного окна, представляющая собой время обнаружения мгновенного перемещения стимула, составила около 10 мс. Верхняя граница окна есть независящее от скорости оптимальное время интеграции движения звука, оцениваемое приблизительно в 40 мс. По всей видимости, окно здесь не следует понимать как строго фиксированный временной промежуток между 10 и 40 мс: предложенную нами верхнюю границу окна (40 мс) скорее следует рассматривать как оптимальное время интеграции движения звука любой скорости с возможностью более быстрой (и неточной) интеграции высоких скоростей движения. В целом же, окно временной интеграции является динамической характеристикой, которая изменяется в зависимости от индивидуальных особенностей человека и пространственных характеристик звука.

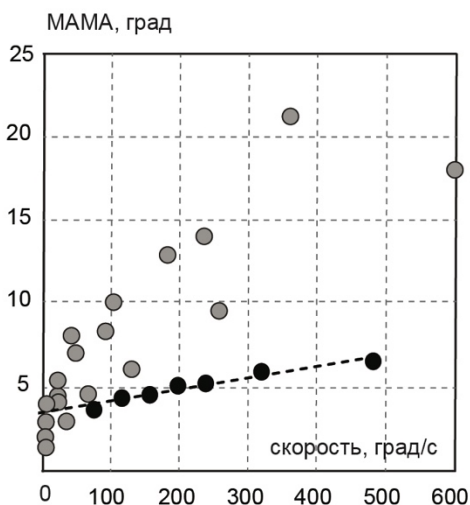


Рис. 4 Зависимость величины угла МАМА от скорости движения звукового стимула.

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

Функциональная асимметрия при различении направления движения

В рамках исследования также была исследована функциональная асимметрия при различении направления движения звукового стимула. Методически это был тот же самый эксперимент, однако данные психофизического тестирования оценивали отдельно для движения стимулов вправо и влево.

Статистические сравнения доли правильных ответов и времени реакции проводили при помощи трехфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями (repeated measures ANOVA) с факторами «сторона» (2 градации), «скорость» (7 градаций) и «межушная задержка» (9 градаций). Для оценки функциональной асимметрии были рассчитаны индивидуальные коэффициенты асимметрии для показателя доли правильных ответов согласно формуле (2):

$$K_{ac} = (R-L)/(R+L) \quad (2)$$

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 «межушная 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.

Согласно полученным нами данным, по мере того, как определение направления движения становилось сложным для испытуемых, асимметрия в распознавании право- и левосторонних стимулов увеличивалась, но направление этой асимметрии зависело от способа её оценки (рис.5). Коэффициент асимметрии 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) (рис.6). Это означает отсутствие асимметрии при

распознавании левонаправленных и правонаправленных звуковых стимулов в условиях, когда их различие значительно выше порога.

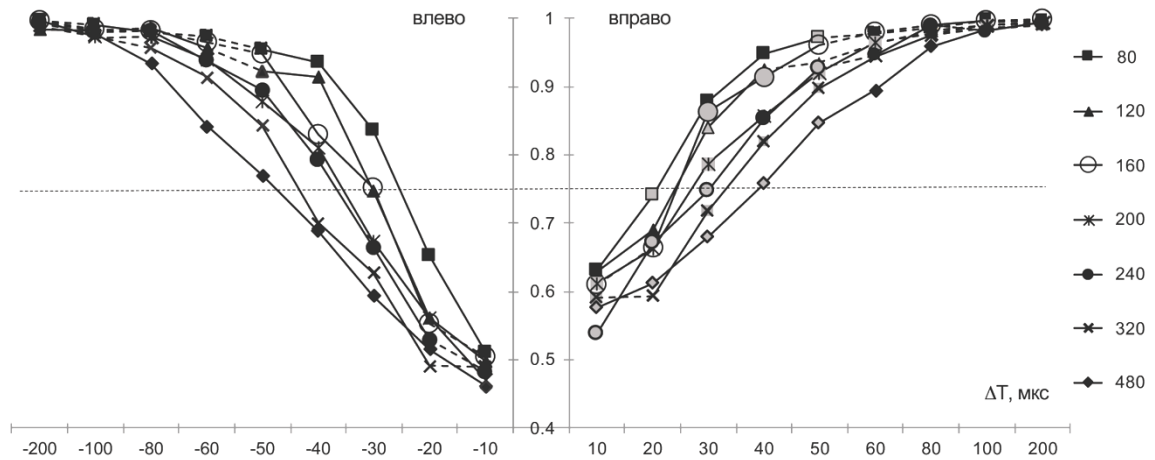


Рис. 5 Зависимость доли правильных ответов от величины межзудной задержки для право- и левонаправленных звуковых стимулов.

По оси ординат – доля правильных ответов от количества предъявленных стимулов правой или левой стороны, по оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 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 80 до 480 град/с) и соответствующие им маркеры кривых расположены справа от графика. Сплошные участки – достоверные различия между соседними точками каждой кривой (ANOVA, $p < 0.05$); пунктирные участки - недостоверные различия между соседними точками (ANOVA, $p > 0.05$). Серым цветом маркера отмечены достоверные различия между значениями для лево- и правонаправленных стимулов.

При уменьшении межзудной задержки ниже 50 мкс K_{ac} возрастал и становился положительным, что соответствует более успешному распознаванию правонаправленных стимулов в околопороговых условиях. Однако, при нормировании количества правильных «левых» и «правых» ответов на количество нажатий «левой» и «правой» клавиши коэффициент асимметрии $K_{ac(норм)}$ становился меньше по величине и в околопороговых условиях менял знак, становясь отрицательным (рис.7). 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. Можно предположить, что отрицательный коэффициент асимметрии, полученный в результате нормирования, отражает лучшее распознавание движущихся звуковых стимулов в левой половине субъективного акустического пространства и

доминирование правой слуховой коры при решении пространственных слуховых задач. Правосторонняя асимметрия, полученная при традиционном вычислении, вероятно, в большей степени связана не с обработкой поступающей пространственной информации, а с последующими уровнями восприятия.

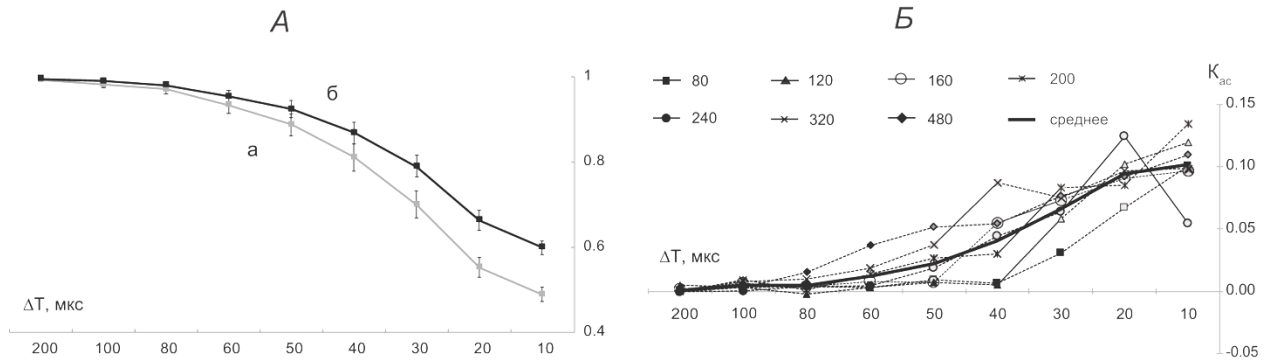


Рис. 6 Доля правильных ответов от количества предъявленных стимулов (А) и коэффициент асимметрии (Б) в зависимости от межзудной задержки.

А: По оси ординат – доля правильных ответов, по оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс. а - серая кривая - доля правильных «левых» нажатий (правильно распознанные стимулы, движущиеся влево); б - черная кривая - доля правильных «правых» нажатий (правильно распознанные стимулы, движущиеся вправо).

Б: Сплошные участки линий – достоверные различия между соседними точками каждой кривой (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.

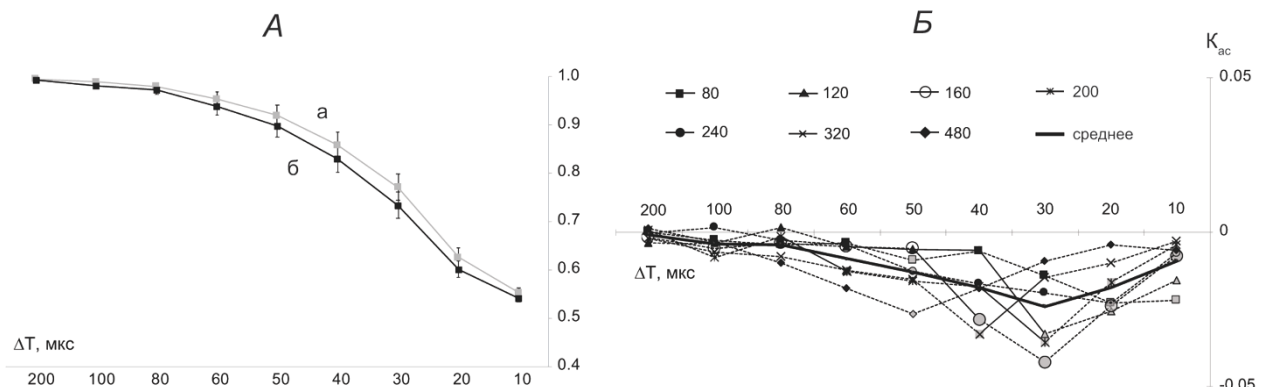


Рис. 7 Доля правильных ответов от общего количества право- и левосторонних ответов (А) и коэффициент асимметрии (Б) в зависимости от межзудной задержки (нормированные данные).

А: Серая кривая (а) - доля правильных левых нажатий от общего количества ответов левой стороны (правильно распознанные стимулы, движущиеся влево). Черная кривая (б) - 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.6Б

В литературе имеются свидетельства того, что асимметрия восприятия может систематически изменяться в зависимости от параметров стимуляции, в том числе – междуштных различий стимуляции (Hugdahl, 2010). Показано также, что когда праворукие испытуемые сталкиваются со сложным дихотическим заданием, возникает общая тенденция смещения внимания в сторону правого уха (Mondor, Bryden, 1992).

В нашем эксперименте 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, что вполне могло способствовать смещению внимания испытуемых в правую сторону.

Как известно из литературы, 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). Сознательная направленность внимания также может усиливать или ослаблять преимущество правого либо левого уха. 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).

Учитывая изложенное выше, можно предположить, что при нарастании трудности задачи в нашем эксперименте доминирование правого полушария мозга, ответственного за пространственный анализ, постепенно снижается. По мере укорочения звуковых стимулов фокус внимания смещается вправо, а это может сопровождаться усилением активации левого полушария. В пользу этого предположения говорит и тот факт, что левая слуховая кора обладает более высоким временным разрешением, чем правая (Zatorre et al., 2002, Zatorre, 2003; Nickok, Poeppel, 2007, Tallal, Gaab, 2006), и может иметь преимущество при обработке коротких звуковых фрагментов, содержащих динамические изменения.

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 в блоке стимулов с фиксированным межстимульным интервалом для исключения неравных условий выбора в эксперименте. Как при пользовании правой, так и левой рукой, при выборе соответствующей клавиши разницы во времени реакции моторных ответов 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.

Таким образом, по мере усложнения локализационной задачи доля правильного распознавания правосторонних стимулов становилась выше, чем левосторонних. Это происходило за счет общего увеличения количества “правых” ответов, но не было связано со степенью праворукости испытуемых. Несмотря на то, что испытуемые в условиях

неопределенности реже выбирали левое направление, доля правильных ответов среди “левых” ответов была больше, чем среди “правых”.

Вероятно, такого рода перцептивная асимметрия обусловлена не столько слуховым пространственным восприятием, сколько предпочтением правой стороны при нарастании трудности задачи, поскольку она находится под совместным влиянием факторов внимания и структурно-функциональной организации мозга. Следует отметить, что асимметрия локализации движущихся звуковых стимулов продолжает оставаться важным для понимания механизмов слуховой функции феноменом. Будущие исследования локализационной асимметрии должны быть направлены на разделение вклада пространственных параметров звука и таких факторов, как направленность внимания, вид и сложность психофизической задачи или устойчивость доминирования руки.

II. Электрофизиологический ответ на движение

Перед электрофизиологической частью исследования была поставлена цель определить временной интервал, характеризующий процесс интеграции пространственной информации при генерации электрофизиологического ответа на движение (MOR). Задачи состояли в определении граничных условий формирования MOR при измерении амплитуды и латентности компонентов потенциала - cN1 и cP2 - в широком диапазоне скоростей, в том числе при минимальной скорости, позволяющей достоверно идентифицировать MOR, а также установить зависимость латентности MOR от времени смещения стимула на градус азимута.

Звуковая стимуляция вызывала два отдельных ответа на включение стимула и на его движение. Ответы на включение звука состояли из классических негативного и позитивного компонентов N1 и P2. Реакция на начало движения стимула (MOR) состояла из негативного компонента cN1 и позитивного компонента cP2. Реакция на движение стимула была получена для скоростей движения звукового стимула 90, 150, 240 и 360 град/с (рис.8Б). Амплитуда и латентность компонентов потенциала MOR обладали выраженной зависимостью от скорости движения стимула, что соответствует литературным данным (Getzmann, 2009; Shestopalova et al., 2021) (рис.9). Достоверность формирования MOR в каждом из экспериментальных условий подтверждали при помощи одностороннего t-теста

относительно нуля для выборок индивидуальных средних значений 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 ($p = 0.06$).

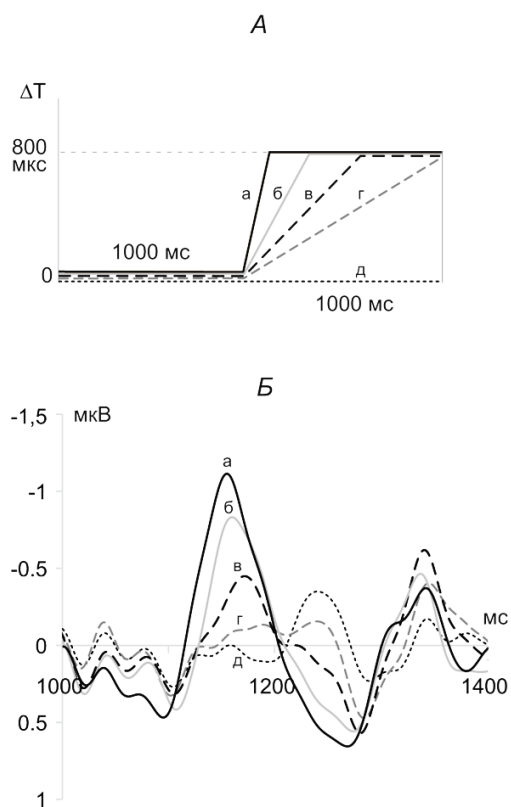


Рис. 8 Электрофизиологический эксперимент

А - схематическое представление звуковых стимулов, моделирующих движение звуковых стимулов за счет изменений междушумной задержки (ΔT). Электрофизиологическая часть исследования.

Б - гранд-усредненные вызванные ответы (motion-onset response, MOR) на начало движения стимула ($N = 13$). По оси абсцисс – время от момента начала движения. а - 360 град/с, б - 240 град/с, в - 150 град/с, г - 90 град/с, д - неподвижный стимул

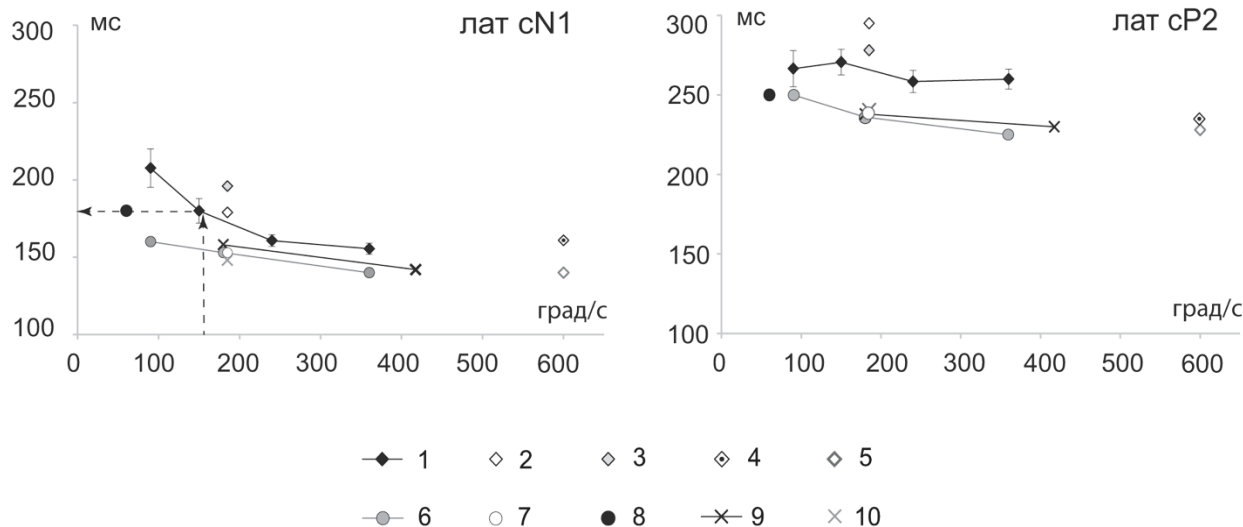


Рис.9 Латентность компонентов MOR как функция скорости движения стимула, по данным разных авторов. Стимулы перемещались влево или вправо от средней линии головы.

Разными маркерами обозначены разные условия звуковой стимуляции. Ромбы – дихотическая стимуляция с межшумными различиями по времени (ΔT) и/или интенсивности (ΔL), кружки – акустическая виртуальная реальность, крестики – свободное звуковое поле. Маркеры соединены сплошной линией в случаях, когда результаты получены в одной и той же работе. Пунктирные линии со стрелками - временное окно интеграции, измеренное по способу, предложенному в работе Chandler, Grantham, 1992 (пояснения в тексте).

1 – данные настоящей работы (ΔT), 2 – Getzmann, Lewald, 2010a (ΔT), 3 - Getzmann, Lewald, 2010a (ΔL), 4 – Altmann et al., 2017 (ΔT и ΔL), 5 – Krumbholz et al., 2007 (ΔT), 6 – Getzmann, 2009 (HTRF), 7 - Getzmann, Lewald, 2010a (HTRF), 8 – Grzeschik et al., 2010 (HTRF), 9 - Getzmann, Lewald, 2012 (свободное поле), 10 - Getzmann, Lewald, 2010a (свободное поле).

Дисперсионный анализ (rmANOVA, Скорость: 90 град/с, 150 град/с, 240 град/с и 360 град/с) амплитуд компонентов cN1 и cP2 подтвердил значимый эффект скорости ($F(2.09, 25.12) = 19.28, p < 0.001$ для cN1 и $F(2.75, 32.99) = 4.80, p < 0.01$ для cP2). Последующие попарные сравнения реакций на соседние значения скоростей показали значимые различия только для компонента cN1 при скоростях 150 град/с и 240 град/с ($p < 0.01$). Однако, сравнение реакций на не соседние значения подтверждает достоверное увеличение амплитуды со скоростью на уровне значимости $p < 0.05$. Амплитуды волны cP2 значимо различались только при сравнении минимального и максимального значения ($p < 0.01$) (рис.10).

Исходя из расчетных величин скорости, можно оценить величину углового смещения стимула от центрального положения за время, соответствующее пиковой латентности компонента $cN1$ по формуле (3):

$$S = (\text{лат } cN1 - \text{лат } N1) * v / 1000 \quad (3)$$

где S (град) – угловое смещение стимула, $\text{лат } cN1$ (мс) – пиковая латентность $cN1$, $\text{лат } N1$ (мс) – пиковая латентность $N1$, v (град/с) – скорость движения звукового стимула.

Наименьшее смещение, при котором возникал MOR, наблюдалось при наименьшей из использованных скорости движения (90 град/с) и составило 10 град.

Для оценки оптимального времени интеграции при формировании MOR был использован алгоритм, описанный в работе Chandler & Grantham (1992) и вычислено угловое смещение, на 25% превышающее минимальный сдвиг в 10° . Оно составило $1.25 * 10^\circ = 12^\circ$. Линейная связь углового смещения и скорости (рис.11) позволяет вычислить скорость, соответствующую смещению стимула на 12° . Эта скорость составила 158 град/с. Соответствующая ей латентность $cN1$ может рассматриваться как оптимальное время обработки параметров движения стимула при формировании вызванного ответа на движение. Исходя из зависимости латентности от скорости можно оценить оптимальное время интеграции как приблизительно 180 мс после начала движения.

Далее для каждой скорости движения было вычислено время смещения стимула на один градус азимута t (мс/°) по формуле (4):

$$t \text{ (мс/град)} = 1000 / (v \text{ (град/с)}) \quad (4)$$

где v (град/с) – скорость движения звукового стимула. Эти величины обратно пропорциональны скорости: чем выше скорость, тем меньше время, за которое стимул смещается на один градус.

Зависимость латентности $cN1$ от времени смещения на градус оказалась практически строго линейной (линейная регрессия, $R^2 = 1.0$). Экстраполяция этой зависимости к нулю (свободный член уравнения регрессии) дает минимальную возможную латентность $cN1$, которая теоретически должна наблюдаться при мгновенном перемещении стимула. Данная величина, полученная по нашим экспериментальным данным, составила 136 мс.

Латентность сР2 практически не зависела от времени смещения на градус. Линейная регрессия показала незначительный угол наклона и более низкий коэффициент детерминации, чем для сN1.

Рис. 10 Зависимость амплитуды компонентов MOR от скорости движения стимула.

По оси абсцисс – расчетные величины скорости. Вертикальные черточки показывают стандартную ошибку среднего. Звездочками обозначены статистически значимые различия между соседними величинами амплитуд (** - $p < 0.01$).

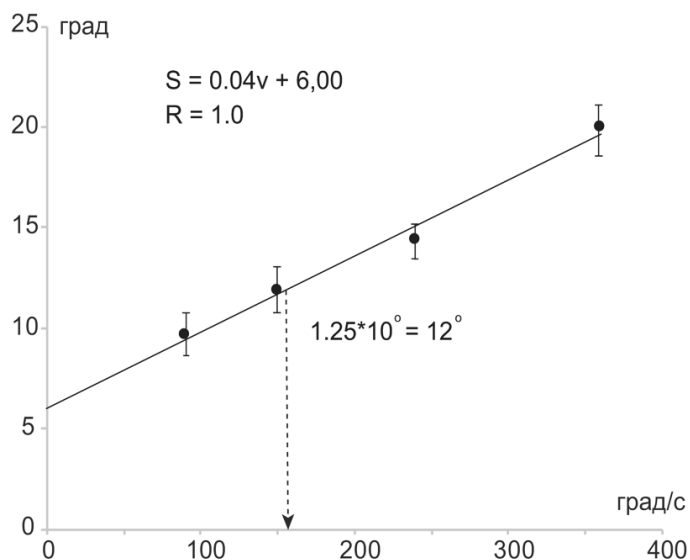
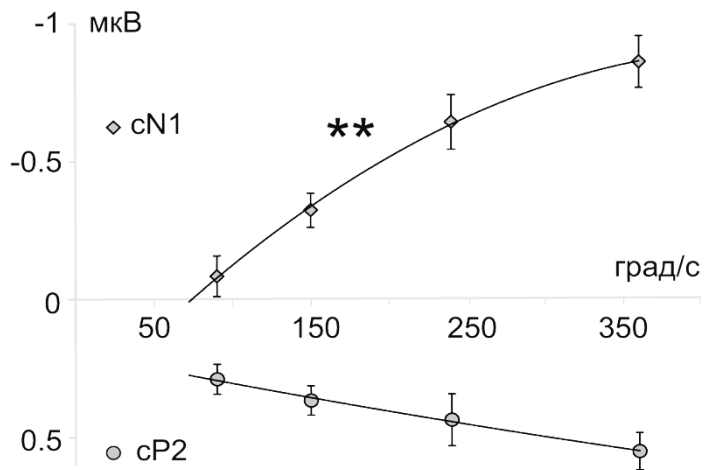


Рис. 11 Угловое смещение звуковых стимулов как функция скорости движения.

Черные кружки с вертикальными черточками – величины смещения, рассчитанные на основе экспериментальных данных, и их стандартные ошибки. Уравнение выражает линейную аппроксимацию данных. Пунктирная стрелка показывает величину смещения, на 25% превосходящую минимальное значение, которая использована для определения окна интеграции.

Временное окно интеграции

Важнейший теоретический вопрос состоит в том, каким образом на основании параметров потенциала MOR можно оценить временное окно, характеризующее интеграцию пространственной информации. Ощущение движения источника звука возникает при смещении источника на минимальный различимый угол. Как только это событие произошло, запускаются нейрональные процессы, аналогичные процессам генерации компонента N1 после включения стимула (Näätänen, Picton, 1987; Nishihara_2011_Auditory N1). В результате формируется волна cN1, латентность которой относительно момента старта движения оказывается существенно больше латентности компонента N1 относительно включения сигнала. Принципиально важный результат проведенного исследования состоит в том, что удалось уточнить характер зависимости латентности cN1 от скорости движения.

Связь временных характеристик восприятия со скоростью движения стимула носит фундаментальный характер. Результаты основополагающих работ, исследовавших восприятие движения звука психофизическими методами, свидетельствуют, что минимальная (пороговая) длительность стимула, достаточная для распознавания движения, связана со скоростью стимула убывающей функцией, близкой к гиперболе (Grantham, 1986; Chandler, Grantham, 1992; Carlile, Leung, 2016). Аналогичная зависимость от скорости стимула была обнаружена при исследовании зрительного восприятия как для латентности вызванного ответа на начало движения, так и для времени реакции (Kreegipuu, Allik, 2007). Психофизическое исследование не только подтвердило, что время обнаружения движения (время достижения МАМА) сокращается с ростом скорости движения звука, но и показало, что оно является линейной функцией времени смещения стимула на градус азимута (Семенова и др., 2020). Согласно результатам настоящей работы, латентность cN1 также линейно нарастает с увеличением времени смещения на градус, тогда как латентность cP2 остается практически постоянной (рис.12), что подтверждается отсутствием статистически значимого эффекта скорости. Подтверждение линейной зависимости латентности cN1 от времени смещения стимула на градус азимута является принципиально важным результатом, указывающим на сходство механизмов обнаружения движения на предсознательном уровне (формирование волны cN1) и при осознанном различении (время достижения МАМА: Семенова и др., 2020). Это позволяет рассматривать латентность cN1

в качестве основного электрофизиологического показателя интеграции динамической пространственной информации.

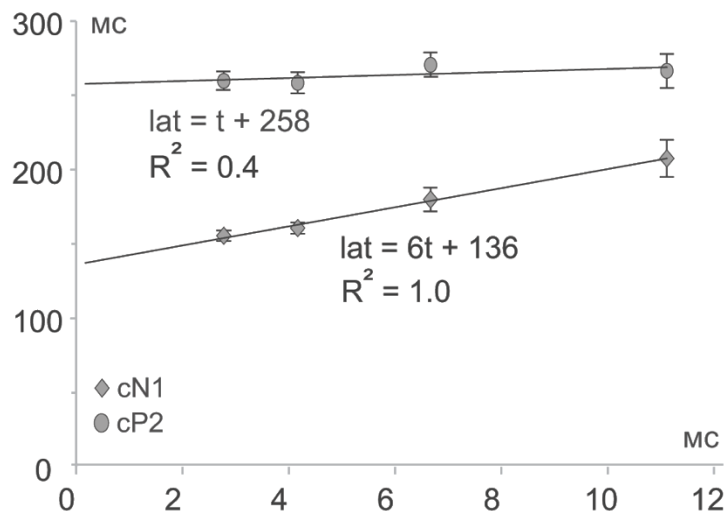


Рис.12 Пиковая латентность компонентов MOR как функция времени смещения стимула на градус азимута. По оси абсцисс - время смещения стимула на один градус (мс), по оси ординат – пиковая латентность компонентов ВП на начало движения (мс). Вертикальные черточки показывают стандартную ошибку среднего. Уравнения выражают линейную аппроксимацию данных.

В пользу такого вывода свидетельствует и концепция поэтапной обработки движущихся звуковых стимулов, согласно которой анализ положения начальной точки траектории движения отражается главным образом в параметрах волны cN1, тогда как обработка информации о направлении движения (к центру или к периферии) длится дольше и проявляется в характеристиках позитивной волны cP2 (Ducommun, 2002; Getzmann, 2009, 2011; Sarrou et al., 2018). В то же время имеются экспериментальные свидетельства в пользу того, что формирование волны cN1 также связано с активацией источников потенциала, чувствительных к направлению движения стимула, наряду с популяциями нейронов, чувствительных к любым пространственным изменениям (Grzeschik et al., 2013). Кроме того, характеристики компонента cN1 практически не зависят от направленности внимания (Kreitewolf et al., 2011, Шестопалова и др., 2020). Учитывая вышеизложенное, оценку временного окна, в котором интегрируется информация о параметрах движения, целесообразно производить на основании латентности компонента cN1.

Упомянутые выше линейные функции позволяют оценить минимальные значения временных показателей восприятия движения, получив свободный член уравнения регрессии. Этим способом в психофизической части исследования было определено время, необходимое для обнаружения мгновенного перемещения стимула. Оно составило 10 мс и интерпретировалось как минимальное время интеграции высоких скоростей движения звука. Аналогичным образом, минимальная возможная латентность сN1, которая может наблюдаться при мгновенном перемещении стимула, определяется экстраполяцией к нулю линейной зависимости латентности сN1 от времени смещения на градус. Расчетная величина минимальной латентности составила 136 мс, что находится в полном соответствии с данными работы, в которой использовалось мгновенное перемещение стимула при регистрации MOR (Шестопалова и др., 2016). Округляя эту величину, можно сделать следующее обобщение: характеристики компонента сN1 отражают интеграцию пространственной информации для высоких скоростей движения звука, которая происходит в течение 140 мс после начала движения.

Однако, помимо специализированного анализа динамических изменений, это время включает в себя неспецифические процессы проведения информации от периферических рецепторов до слуховой коры. По данным МЭГ (Inui et al., 2006), информация о самом отчетливом акустическом событии - включении сигнала - распространяется до разных областей слуховой коры за время от 20 мс до 80 мс. Волна N1 с латентностью пика около 100 мс преимущественно отражает активацию *planum temporale* и определяется не характеристиками стимула, а наступлением нового слухового события (Nishihara_2011). Предполагая, что процесс распространения информации о событии вносит одинаковый вклад (порядка 100 мс) в латентность волн N1 и сN1, приходим к выводу, что обработка движения требует дополнительно как минимум 40 мс. 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 исследовании (Семенова и др., 2020). В последней работе было показано, что за время порядка 40 мс стимулы, движущиеся со скоростями от 90 град/с и выше, успевают сместиться на угловое

расстояние, соответствующее МАМА для этих скоростей. При более медленном движении для достижения МАМА требуется более 40 мс.

Chandler и Grantham (1992) предложили считать, что оптимальное время интеграции соответствует смещению стимула, на 25% превосходящему МАА. Применяв этот критерий и используя полученную в нашем эксперименте зависимость латентности сN1 от скорости, мы оценили время, в течение которого в основном завершается накопление информации о движении стимула при формировании MOR. Это временное окно составило приблизительно 180 мс после начала движения. Оценка направления движения продолжается на более позднем этапе и отражается в характеристиках компонента сP2 (Getzmann, 2011).

Чем медленнее движется стимул, тем больше времени требуется для оценки его движения. На это указывает наличие зависимости латентности сN1 от скорости. Максимальная полученная нами латентность сN1 при медленном движении стимулов составила 208 мс. В настоящем исследовании самое медленное движение моделировалось линейным изменением междушумной задержки ΔT от 0 до 800 мкс в течение 1000 мс, что соответствовало расчетной скорости 90 град/с. При скоростях выше 90 град/с статистическая проверка достоверности обнаружения сN1 показывала высокие уровни значимости, но при 90 град/с значимость снизилась до пограничной ($p = 0.06$). Экстраполяция полученной амплитудной зависимости сN1 показывает, что при скоростях ниже 90 град/с величина сN1 становится близка к нулю, так что именно по этой причине в работах разных авторов при регистрации MOR традиционно использовались достаточно большие угловые скорости и смещения. В связи с этим экспериментальная оценка верхней границы окна интеграции для MOR к настоящему времени отсутствовала.

Пространственное окно интеграции. При исследованиях восприятия движения звука психофизическими методами мерой разрешающей способности слуховой системы служит величина МАМА, в то время как пределом обнаружения смещения стимула является минимально различимый угол для неподвижного стимула (МАА). Теоретически величину МАА можно получить, выполнив линейную экстраполяцию зависимости МАМА от скорости стимула (Chandler & Grantham, 1992). В психофизической части работы величины МАМА были измерены психофизически на той же выборке испытуемых, на которой

проведено настоящее исследование (Семенова и др., 2020). Экстраполяция зависимости МАМА от скорости позволила оценить величину МАА, которая составила около 4° .

Сходную оценку можно получить исходя из данных настоящей работы для разных скоростей движения стимула. Экстраполяция представленной зависимости дает величину сдвига около 6° , которая находится в диапазоне значений МАА, полученных в большинстве психофизических работ (Carlile, Leung, 2016; Семенова и др., 2020). Однако, MOR не может быть зарегистрирован при столь коротких траекториях. Согласно нашим данным, смещение самого медленного стимула за время, необходимое для обработки динамических признаков стимула ($208 - 101 = 107$ мс), составило 10° . Несомненно, такая оценка времени смещения весьма приближительна; истинное время смещения стимула может быть больше, но точно определить его невозможно. Имея в виду эти ограничения, величину 10° можно считать наименьшим полученным в эксперименте углом смещения при формировании MOR.

Понятие окна пространственно-временной интеграции при формировании потенциала MOR помогает объяснить известный экспериментальный факт: потенциал MOR невозможно зарегистрировать при медленном движении стимула (менее 60 град/с), хорошо различимом на психофизическом уровне. Допустим, стимул движется со скоростью 50 град/с. Через 180 мс после старта он сместится приблизительно на $50 \cdot (180 - 100) / 1000 = 4^\circ$. Если минимальный угловой сдвиг для генерации MOR составляет около 10° , то сдвиг в 4° не приведет к формированию потенциала. Тем не менее, по имеющимся данным, плавное смещение стимулов длительностью $100-200$ мс на угловое расстояние менее 5° хорошо различимо в ходе активной локализации, а также вызывает негативность рассогласования при пассивном прослушивании (Петропавловская и др., 2011; Альтман и др., 2007, 2010; Altman et al., 2010). Таким образом, полученная в настоящей работе оценка пространственно-временной разрешающей способности потенциала MOR свидетельствует об ограниченных возможностях потенциала MOR в качестве показателя активности нервной системы при восприятии движения источника звука.

Заключение

Проведена комплексная оценка окна интеграции пространственной слуховой информации у человека в психофизическом и электрофизиологическом эксперименте. В психофизическом исследовании получены в два раза меньшие величины временного окна интеграции, чем известные из литературных источников. Поскольку события включения звука и начала его движения разнесены во времени, и величина стационарного участка сигнала известна, мы получили значение верхней границы окна интеграции (около 40 мс), не зависящее от оценки момента появления звука на слуховой сцене.

Другая причина малой величины оптимального времени интеграции 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, показавших, что чувствительность к движению может повышаться в результате предшествующего действия неподвижного звукового стимула.

Анализ вызванных потенциалов показал, что латентность компонента сN1 ответа на движение (MOR) линейно возрастает с увеличением времени смещения стимула на градус азимута, тогда как латентность сP2 остается практически постоянной. Это позволяет рассматривать латентность сN1 в качестве основного электрофизиологического коррелята процессов интеграции информации о движении звука как отдельном слуховом событии. Временной интервал, характеризующий окно интеграции движущихся стимулов с точки зрения электрофизиологических реакций, составил приблизительно 140-180 мс. Нижняя граница этого интервала отражает время, необходимое для обработки динамической пространственной информации о быстром движении, и превосходит время обработки информации о слуховом событии (показателем которого является латентность волны N1) примерно на 40 мс. Согласно психофизическим измерениям, этот временной промежуток соответствует времени, необходимому для достижения оптимального пространственного разрешения при восприятии движения стимула. Минимальное угловое смещение, при котором генерировался потенциал MOR, составило 10 град, а минимальное различимое смещение при активном выполнении слуховой задачи - около 4 град. На данном этапе исследований можно сделать вывод о более низкой пространственной разрешающей способности вызванного ответа по сравнению с психофизическими показателями.

Выводы

1. Получены угловые константы восприятия движения как отдельного слухового события, не связанного с включением звука. Минимальный различимый угол смещения составил около 4 град, в полном соответствии с данными литературы для сигналов без отсроченного движения. Зависимость минимального различимого угла движения (МАМА) от скорости была линейной, но существенно более слабой, чем описано в литературе.
2. Оптимальное время интеграции движения звука любой скорости с возможностью более быстрой (но неточной) интеграции высоких скоростей составляет около 40 мс. Окно временной интеграции пространственной слуховой информации является динамической характеристикой, которая изменяется в зависимости от индивидуальных особенностей человека и пространственных характеристик звука.
3. По мере усложнения локализационной задачи выявлена перцептивная правосторонняя асимметрия. Вероятно, это явление обусловлено не столько слуховым пространственным восприятием, сколько предпочтением правой стороны у праворуких испытуемых при нарастании трудности задачи, на выполнение которой влияют как факторы внимания, так и структурно-функциональная организация мозга. Однако, несмотря на то, что испытуемые в условиях неопределенности реже выбирали левое направление, доля правильных ответов при выборе левого направления была выше.
4. Латентность компонента сN1 MOR-ответа зависит от скорости движения звукового стимула и линейно возрастает с увеличением времени смещения стимула на градус азимута, тогда как латентность сP2 остается практически постоянной. Амплитуда сN1 падает с уменьшением скорости движения звука и становится близка к нулю при скорости ниже 90 град/с.
5. Временной интервал, характеризующий окно интеграции движущихся стимулов на уровне вызванных ответов мозга, составил приблизительно 140-180 мс. Нижняя граница этого интервала отражает время, необходимое для обработки динамической пространственной информации о быстром движении, и превосходит время обработки информации о слуховом событии примерно на 40 мс. Этот временной

промежуток соответствует времени, необходимому для достижения оптимального пространственного разрешения при осознанном восприятии движения стимула.

6. Латентность компонента cN1 можно рассматривать в качестве электрофизиологического коррелята процессов интеграции информации о движении звука как отдельном слуховом событии. Однако, электрофизиологический ответ может быть зарегистрирован только при скоростях движения не ниже 90 град/с, и он обладает более низкой пространственной разрешающей способностью по сравнению с психофизическими показателями.

Список публикаций по теме научно-квалификационной работы

(в рецензируемых журналах):

1. Shestopalova, L.B., Petropavlovskaja, E.A., Semenova, V.V., Nikitin, N.I. Event-Related Potentials to Sound Stimuli with Delayed Onset of Motion in Conditions of Active and Passive Listening // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2018. 48 (1), с. 90-100
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. 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. 51 (2), с.55-67
4. Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I. Lateralization of brain responses to auditory motion: A study using single-trial analysis // *Neuroscience Research*. 2021. 162 (2021), 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. 47 (5), с.37-47
6. Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I. Brain oscillations evoked by sound motion // *Brain Research*. 2021. 1752 (2021), <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2020.147232>

Апробация работы

- Semenova V.V., Shestopalova L.B., Petropavlovskaja 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.
- Petropavlovskaja 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., Petropavlovskaja 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. , Petropavlovskaja 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.

Список литературы

1. 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. // Физиол. чел. – 2007. – Т.31. – №5. – С. 22–31.
2. 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.
3. 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.
4. 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): 55-67.
5. 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.
6. 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.
7. Altman J.A., Vaitulevich. S.Ph., Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A. How does mismatch negativity reflect auditory motion? // Hearing research. 2010. V.268. P.194-201.
8. Asbjørnsen A.E., Hugdahl K. Attentional effects in dichotic listening // Brain and Language. 1995. V.49. P.189.
9. 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. Toronto. Wiley.
10. Carlile S., Leung J. 2016. The perception of Auditory motion. Trends in Hearing. V. 20. P. 1-19.
11. 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.
12. Ducommun, C.Y., Murray, M.M., Thut, G., Bellmann, A., Viaud-Delmon, I., Clarke, S., Michel, C.M., 2002. Segregated processing of auditory motion and auditory location: an ERP mapping study. NeuroImage 16, 76–88

13. 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.
14. Getzmann S. Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes // *Neuropsychologia*. 2009.V. 47. P. 2625 – 2633.
15. Getzmann S. Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes // *Neuropsychologia*. 2009.V. 47. P. 2625 – 2633.
16. 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.
17. Grzeschik, R., Böckmann-Barthel, M., Mühler, R., Verhey J.L., Hoffmann, M.B. (2013) Direction-specific adaptation of motion-onset auditory evoked potentials. // *European Journal of Neuroscience*, Vol. 38, pp. 2557–2565, 2013.
18. Hickok G., Poeppel D. The cortical organization of speech processing // *Nature Reviews Neuroscience*. 2007. V. 5(8). P.393. DOI: 10.1038/nrn2113.
19. 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.
20. Inui K., Okamoto H., Miki K., Gunji A., Kakigi R. 2006. Serial and parallel processing in the human auditory cortex: a magnetoencephalographic study. // *Cereb. Cortex*. 16, 18–30.
21. 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. doi: 10.1016/s0926-6410(02)00281-1.
22. Kimura D. Functional asymmetry of the brain in dichotic listening // *Cortex*. 1967. V.3. P.163.
23. 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.
24. Kinsbourne M. The cerebral basis of lateral asymmetries in attention // *Acta Psychologica*. 1970. V.33. P.193.
25. 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.
26. 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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.01.023>.
27. Kreegipuu, K., Allik, J. (2007). Detection of motion onset and offset: Reaction time and visual evoked potential analysis. *Psychological Research*, 71, 703–708.

28. Kreitewolf J., Lewald J., Getzmann S. Effect of attention on cortical processing of sound motion: An EEG study. *NeuroImage*. 2011. 54: 2340–2349.
29. 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.
30. 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.
31. Nishihara M., Inui K., Motomura E., Otsuru N., Ushida T., Kakigi R. 2011. Auditory N1 as a change-related automatic response. // *Neurosci. Res.* 71 (2), 145–148.
32. Sarrou M., Schmitz P.M., Hamm N., Rübsem R. 2018. Sound frequency affects the auditory motion-onset response in humans. // *Experimental Brain Research*. 236:2713–2726.
33. Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I. Brain Oscillations evoked by sound motion. // *Brain Res.* Volume 1752. 1 Feb. 2021. 147232. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2020.147232>.
34. Tallal P., Gaab N. Dynamic auditory processing, musical experience and language development // *Trends in Neurosciences*. 2006. V.7(29). P.382. doi: 10.1016/j.tins.2006.06.003.
35. 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 .
36. Zatorre R.J. Sound analysis in auditory cortex // *Trends in Neuroscience*. 2003. V.26(5). P.229. doi: 10.1016/S0166-2236(03)00074-2.
37. 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.