

УДК 612.821

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА И СЛУХОВАЯ ФУНКЦИЯ

© 2019 г. С. Ф. Вайтулевич¹, Е. А. Петропавловская¹, *, Л. Б. Шестопалова¹, Н. И. Никитин¹

¹ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: petekat@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.06.2018 г.

После доработки 18.10.2018 г.

Принята к публикации 01.11.2018 г.

В обзоре рассматриваются вопросы проявления межполушарной асимметрии вызванной активностью мозга человека, зарегистрированной электрофизиологическими и гемодинамическим методами при изменении различных параметров звуковых стимулов. Рассмотрены вопросы анатомического различия слуховых областей левого и правого полушарий, локализации слуховых ответов в полушариях в зависимости от параметров звуковой стимуляции, межполушарная асимметрия компонентов слуховых вызванных потенциалов (ВП) при пространственном анализе звуковых сигналов.

Ключевые слова: межполушарная асимметрия, слуховые вызванные потенциалы, негативность рассогласования, локализация источника звука, движение источника звука.

DOI: 10.1134/S0131164619020127

В настоящее время не вызывает сомнения факт о различной роли левого и правого полушарий мозга человека в восприятии сенсорной информации. Можно выделить несколько главных вопросов, ответы на которые необходимы для понимания принципов-деятельности полушарий мозга в процессах восприятия: 1) существуют ли принципиальные отличия в способах обработки информации в правом и левом полушарии? 2) существуют ли различия в качестве и скорости передачи информации из правого полушария в левое и наоборот? 3) В какой степени сенсорные свойства стимулов влияют на проявления функциональной асимметрии?

Важной темой современных исследований, изучающих слуховое восприятие у человека, является изучение структурной и функциональной асимметрии больших полушарий мозга [1–3]. Ключевой проблемой в этих исследованиях является вопрос о структурно-функциональных различиях в организации слуховых представлений в левом и правом полушариях. Многие известные сведения о межполушарной асимметрии основываются на электро- и магнитоэнцефалографических, а также гемодинамических данных, полученных на здоровых испытуемых при использовании различных звуковых сигналов. В данном обзоре кратко рассматриваются возможные структурные и функциональные основы латерализации слуховых функций в больших полушариях головного мозга человека.

Анатомические различия слуховых областей левого и правого полушарий мозга

В последние годы появилось значительное количество работ, в которых сделаны попытки связать функциональную асимметрию больших полушарий мозга человека с различиями в их морфологической организации [1, 3]. Кортиковые зоны, в которых производится обработка звуковых сигналов, расположены в височных долях (*temporal lobes*), в средней и верхней височных извилинах (*temporal gyri*), а также в ассоциативных областях, расширяющихся к задним участкам височных долей. Исследования показали наличие межполушарных различий в макроанатомической организации верхней височной доли (*superior temporal lobe*). В надвисочной области коры, включая извилину Гешля (*Heschl gyrus, HG*) и *Planum temporale (PT)*, выявлена билатеральная асимметрия в положении слуховых полей, характеризующаяся смещением полей в правом полушарии рострально относительно левого [4].

Первоначально структурно-функциональная асимметрия мозга рассматривалась в контексте изучения роли *PT* в слуховой обработке речевых сигналов [5]. Основное внимание было уделено исследованию вопроса о предполагаемой связи между преобладающими размерами левосторонней *PT* и доминантностью левого полушария при восприятии речи [6, 7]. *C.D. Good et al.* [8] обнаружили, что протяженность *PT* в левом полушарии больше, чем в правом, причем этот эффект более

выражен у мужчин. Степень левосторонней асимметрии *PT* слабее выражена у левшей по сравнению с праворукими слушателями [9]. У музыкантов с абсолютным слухом (способностью определять высоту звука) степень асимметрии *PT* в два раза больше, чем у не музыкантов или музыкантов без абсолютного слуха [10]. Следует отметить, что оценки площади *PT* подвержены сильной вариабельности в силу складчатости и кривизны поверхностей мозга, а также в связи с индивидуальной вариабельностью форм и размеров *PT*. В зависимости от методов и способов исследования анатомическая межполушарная асимметрия *PT* была обнаружена в 64–82% случаях.

В ряде работ межполушарные различия были обнаружены в анатомии извилины Гешля (*HG*). *J. Radermacher et al.* [11] обнаружили левостороннюю асимметрию в почти половине посмертных образцов (48%) и правостороннюю асимметрию у 25%. В работе [12] было показано, что объем, занимаемый *HG* в левом полушарии ($1692 \pm 659 \text{ мм}^3$), превышает объем *HG* в правом полушарии ($1508 \pm 342 \text{ мм}^3$). Позже несколько работ, использующих методы нейровизуализации, подтвердили, что левая *HG* имеет больший объем, чем правая [13, 14]. Следует отметить, что согласно исследованиям *in vivo*, левосторонняя асимметрия *HG* с большей вероятностью определяется разницей в белом, чем в сером веществе.

Меньше известно о межполушарных различиях мозга человека на микроструктурном уровне. Несколько работ, выполненных на посмертном материале, приводят доказательства существования асимметрии на этом уровне корковой организации, включая общий объем и толщину миеллина [15], расположение внутренних связей [16], организацию микроколонок [17], размер пирамидных нейронов в III слое коры [18] и глубину IV слоя [19]. Хотя точно неизвестно, как эти анатомические особенности связаны с функциональными различиями обоих полушарий, их место в структурно-функциональной организации коры может иметь большое значение.

Локализация слуховых ответов в полушариях головного мозга человека

Латерализация функций головного мозга выражается в асимметричном распределении активности между правым и левым полушариями в состоянии спокойного бодрствования и при выполнении разных задач. Функциональная межполушарная асимметрия слуховой коры человека при восприятии речи была обнаружена еще в 19 веке в работах Брока и Вернике. С появлением современных методов исследования представление о латерализации слуховых функций получило дальнейшее развитие. В работе *J.C. Mazziotta et al.*

[20], проведенной с использованием позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ), испытуемым предъявляли вербальные и невербальные стимулы в условиях моноауральной и бинауральной стимуляции. Вербальная стимуляция активировала большие области в левом полушарии, в то время как невербальная (музыкальные звуки, аккорды) — в правом. *R.J. Zatorre et al.* [21] показали, что фокус мозговой активации при предъявлении одних и тех же стимулов может меняться в зависимости от выполняемой испытуемым задачи. Так, при категоризации фонем преобладала активность левого полушария, тогда как при различении стимулов по высоте наблюдалась более выраженная правополушарная активность. Позже методом функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) было показано, что при обнаружении целевого слова активируются левополушарные области, различающиеся топографически в условиях дихотической (с межшумными различиями) и диотической (с отсутствием межшумных различий) звуковой [22]. Эти активные области заметно больше в левой, чем в правой височной доле. Кроме того, они дополнительно располагались во вторичных слуховых областях и в *PT*. По мнению авторов, различия в активации коры между дихотической и диотической стимуляциями объясняется тем, что в первом случае в левое и правое ухо поступает неодинаковая, хотя и связанная, информация, в то время как во втором случае в оба уха поступают одинаковые сообщения. Левополушарное доминирование при предъявлении речевых стимулов наблюдалось в работах с использованием фМРТ [23] и магнитоэнцефалографии (МЭГ) [24, 25].

Если восприятие речи традиционно связывают с левополушарным доминированием, то в восприятии музыки ведущую роль отводят правому полушарию [26–28]. Исследования при помощи методов ПЭТ [29] и фМРТ [30] показали, что межполушарная асимметрия возникает не только при восприятии когнитивных стимулов (речь, музыка), но также при обработке фундаментальных свойств звукового сигнала — его временных и спектральных характеристик. Авторы пришли к заключению, что левополушарное доминирование свойственно обработке временной информации, а правополушарное доминирование — спектральной обработке. Кроме того, было показано, что изменения временной структуры сигналов вызывают в первичной слуховой коре относительно большую активацию, чем спектральные изменения, тогда как в передних отделах височной коры (*anterior superior temporal cortex*) соотношение уровней активации противоположное. В работе [31] исследовалась межполушарная асимметрия вызванных магнитных ответов на спектральные и временные изменения звуковых стимулов при действии тональных и импульсных

последовательностей. Установлено, что магнитные реакции, вызванные спектральными и временными изменениями стимулов, отличаются в разных полушариях. Компонент *N1m* при варьировании спектра сигнала преобладал в правом полушарии, а при изменениях временной структуры стимула — в левом. При этом ответ на временные изменения сигнала появлялся позднее ответа на спектральные изменения. Эти результаты подтверждают сформулированную ранее спектрально-временную гипотезу (*spectral-temporal trade-off hypothesis*), согласно которой спектральные изменения входного сигнала преимущественно обрабатываются в правом полушарии, а временные — в левом [29, 30]. Вместе с тем, в работе [31] не было обнаружено значительной разницы в расположении диполей компонента *N1m* при спектральных и временных изменениях стимулов, как это было показано в более ранних работах [32, 33]. Это расхождение авторы объясняют различиями звуковой стимуляции и методов регистрации ответов. *C. Liegeois-Chauvel et al.* [34] в условиях интрацеребральной регистрации вызванных потенциалов (ВП) обнаружили, что правое полушарие мозга содержит упорядоченную томотопическую карту с четким разделением областей, реагирующих на разные частоты, в то время как томотопическая организация левой слуховой коры оказалась менее выраженной. В работе [35] определялись характеристики магнитного компонента M100, вызываемого акустическим щелчком (коротким прямоугольным импульсом). В этих условиях наблюдался отчетливый эффект латерализации — возникновение более ранней реакции в правом полушарии, причем с большей, чем в левом полушарии, амплитудой. Аналогичный эффект был получен в других работах при действии различных стимулов, включая тоны [36–40], гласные [41, 42], слоги, начинающиеся с согласных [43, 44], частотно-модулированные сигналы [45]. Та же тенденция к правосторонней латерализации активности мозга при исследовании магнитного эквивалента *N1* была выявлена при действии белого шума и тона 1 кГц [46]. *M. Howard* и *D. Poeppel* [35] предположили, что латерализационные эффекты в правом полушарии возникают благодаря резкому (мгновенному) подъему энергии в начале действия стимула, и не связаны с типом сигнала. В какой-то мере этот вывод подтверждается работой [47], в которой более ранний компонент M100 возникал в левом полушарии при действии тональных стимулов с постепенным нарастанием амплитуды, т.е. в отсутствие всплеска энергии сигнала. На основании полученных результатов можно предположить, что стимулы, имеющие так называемые “щелчки при включении”, т.е. начальное расширение спектра, вызывают более ранние (и более мощные) магнитные реакции в правом полуша-

рии. Поскольку анатомическая асимметрия в областях, где находятся один или несколько источников, генерирующих M100, не может быть исключена, авторы [35] приходят к выводу, что разница в характеристиках возникающих магнитных полей отражает правостороннее доминирование при обработке именно начала звуковой энергии стимула. По мнению авторов, возникновение более раннего компонента M100 в правом полушарии отражает различия между полушариями в скорости распространения реакции на определенные признаки стимула. На основании результатов более ранних работ [48, 49] предполагается наличие, по крайней мере, двух источников в слуховой коре, активность которых задействована в генерации компонента M100: раннелатентный и позднелатентный источники, занимающие, соответственно, заднее и переднее положение. К межполушарным различиям в амплитуде M100 может также приводить анатомическая билатеральная асимметрия *HG*, наиболее выраженная в месте ее соединения с верхневисочной извилиной (*superior temporal gyrus*) [50]. Проведенный в работе [35] анализ полушарной разницы в амплитуде вызванного магнитного поля позволил установить наличие латерализации в медленно-волновом диапазоне колебаний и отсутствие ее в диапазоне γ -волн.

Наряду со спектрально-временной гипотезой [27, 29], высказывалось предположение о том, что правая слуховая кора обрабатывает информацию с достаточно большим окном интеграции (порядка 150–200 мс), а левая — с коротким окном, менее 40 мс [51]. Существование различных взглядов на механизм латерализации слуховой функции при обработке различных параметров звуковых сигналов свидетельствует о том, что разработка этого вопроса еще далека от окончательного решения.

Не менее спорны результаты работ об участии левой и правой частей слуховой коры в различении таких параметров стимулов, как интенсивность и длительность. *P. Belin et al.* [52] предположили, что в различении интенсивности звуков могут участвовать две находящиеся в правом полушарии сети, расположенные во фронто-париетальной области и в области задней височной извилины (*posterior temporal gyrus*). С этим заключением согласуются результаты ранней работы [53], где было показано увеличение числа ошибок в различении громкости после правосторонней лобэктомии по сравнению с левосторонней лобэктомией. В психоакустической работе [54] изучалась полушарная специализация при различении громкости дихотически прослушиваемых музыкальных и речевых стимулов (тоны и слоги). Каждая музыкальная проба состояла из целевого тона разной интенсивности, предъявляемого монотонально, и последующих дихотически предъяв-

ляемых сигналов, состоящих из тона, совпадающего с целевым и предъявляемого в то же ухо, и другого тона, предъявляемого на другое ухо. В работе оценивалась правильность определения уровня громкости целевого сигнала (количество ошибок) и время реакции. Авторы установили преимущество левого уха при прослушивании тестов, что позволило сделать вывод о специализации правого полушария при восприятии интенсивности стимулов. Однако более позднее фМРТ-исследование [55] в условиях различения интенсивности сигналов показало левостороннее доминирование в активности височной коры, включая слуховую кору. Противоречивыми оказались также результаты оценки латерализации слуховой функции при обработке длительности сигналов. В частности, фМРТ-исследование с использованием частотно-модулированных сигналов установило доминирующую активность левой слуховой коры различения длительности сигналов [56]. Сходные результаты были получены в другом фМРТ-исследовании [57], показавшем левостороннюю латерализацию активности в височных долях при различении длительности стимула. В то же время было отмечено, что с увеличением точности различения этого параметра наблюдается рост активности в правой височной коре. Более детальное рассмотрение вопроса о различении интенсивности и длительности стимулов проведено в фМРТ-исследовании с использованием гармонических частотно-модулированных тональных комплексов [58]. Сигналы предъявлялись моноаурально при одновременном предъявлении контралатерального шума и без него. При категоризации сигналов по интенсивности контралатеральный шум увеличивал активность преимущественно в левой слуховой коре, тогда как при категоризации тех же сигналов по длительности контралатеральный шум усиливал активность в обеих половинах слуховой коры. Полученные результаты позволили заключить, что обработка интенсивности сигналов латерализуется главным образом в левой слуховой коре, а обработка длительности производится с участием левой и правой частей слуховой коры. Такое заключение согласуется с упомянутой выше частотно-временной гипотезой, предполагающей преимущество левого полушария при обработке временных характеристик звуковых стимулов.

Роль субкортикальных слуховых путей в осуществлении латерализованной обработки стимулов до сих пор не ясна. Неизвестно, ограничена ли функциональная латерализация исключительно уровнем коры мозга, или же она может быть представлена на субкортикальном уровне. В ранних работах при изучении стволовых ВП [59, 60] отмечали правостороннюю асимметрию при действии шелчков: стимуляция правого уха вызывала большие по величине стволовые ответы, чем сти-

муляция левого. Предполагалось, что такая асимметрия могла определяться либо ростом числа активных нейронов, либо увеличением синхронизации в стволовых структурах по ходу афферентных путей из правого уха к левой слуховой коре. Позднее в работе с использованием фМРТ была проведена оценка наличия функциональной асимметрии в нейрональной активности кохлеарных ядер, задних холмов, медиального коленчатого тела и слуховой коры [61]. Сравнивалась активность слуховых центров при моноауральной стимуляции правого и левого уха с активностью, вызванной теми же стимулами при их чередовании с бинаурально предъявленными неподвижными и движущимися стимулами. В отсутствие бинауральной стимуляции левые и правые структуры отвечали сильнее при стимуляции контралатерального уха. Включение бинауральных сигналов в звуковые последовательности приводило к исчезновению контралатерального доминирования в правом полушарии. Полученные данные наглядно продемонстрировали, что функциональная асимметрия слуховой системы определяется контекстно-зависимыми, а не связанными со стимулом изменениями нейронной активности. По мнению авторов, наблюдаемый эффект связан с механизмом действия нисходящего контроля, формирующего различный характер и степень выраженности межполушарной асимметрии в зависимости от контекста предъявления сигналов. С этой точки зрения влияние анатомической асимметрии в слуховом пути не имеет принципиального значения.

Межполушарная асимметрия и пространственный слух

Вопрос о специализации полушарий головного мозга в реализации пространственного слуха до сих пор не получил однозначного решения. В работах, выполненных на животных, было сделано предположение, что положение источника звука в горизонтальной плоскости (по азимуту) кодируется в слуховой коре балансом активности двух широко настроенных каналов, один из которых отвечает на звуки, приходящие из левой полусферы звукового поля, второй — из правой. В дополнение к ним предполагается канал, представляющий центр слухового поля [62–64]. В определенной степени эта теория получила поддержку в ряде работ, проведенных на людях при изучении ВП [65], при регистрации магнитных полей [66] и в психофизических исследованиях [67–69]. Межполушарная асимметрия активности мозга при обработке бинауральной информации обсуждается во многих работах. Часть из них демонстрирует контралатеральное доминирование в левой слуховой коре [70–73], другая часть — в правой слуховой коре [74–77].

В ряде работ, использующих фМРТ и МЭГ, показано доминирование правого полушария головного мозга при обработке пространственной звуковой информации – при дихотической стимуляции тонами [78] и широкополосными шумами [79]. Данные работы [80], в которой изучали МЭГ-реакции на латерализованные шумовые послышки, свидетельствуют о том, что доминантность правого полушария при обработке пространственной информации оказывает более сильное влияние на формируемый ответ по сравнению с контралатеральным доминированием.

При изучении вызванных магнитных полей в условиях перемещения источника звука (слева направо и обратно), установлено, что в обработке информации об изменении пространственных характеристик стимула участвует правая теменная кора [81]. Авторы высказывают гипотезу о том, что эта область совместно с левой и правой надвисочной корой образуют определенную цепь для обработки информации о движении звука. Сильная активация правой теменной коры и правой *Planum temporale* при восприятии движения звука была получена при нейрокартинировании [82]. Кроме того, в другом фМРТ-исследовании было обнаружено, что движение звука справа активизирует и правую, и левую слуховую кору, в то время как движение слева активизирует главным образом правую кору [72]. Влияние направления перемещения источника звука на вызванные магнитные поля показано в работе [83]. При сдвиге звукового образа вправо от средней линии головы ответы возникали билатерально на уровне надвисочной плоскости, при одновременном билатеральном усилении активности в γ -диапазоне в задней височной и задней теменной областях. При левостороннем сдвиге звукового образа ответ появлялся раньше в правой надвисочной области, и сопровождался ростом γ -активности исключительно в правой задневисочной области. Полученные данные согласуются с гипотезой о важной роли правополушарного доминирования в анализе латерализованных источников звука.

При использовании электрофизиологического метода с регистрацией слуховых ВП на неподвижные тональные стимулы показано наличие межполушарной асимметрии в характеристиках компонентов ВП человека [84]. Амплитуда надвисочного (супратемпорального) компонента в контралатеральном отведении примерно на 10% превышала ответ в ипсилатеральном отведении. В работе [73] исследовались слуховые ВП на звуковые стимулы с отсроченным началом движения. Было показано, что ответ на начало движения имел большую амплитуду в полушарии, контралатеральной стороне движения. На основании разницы в латентности ответов авторы делают вывод, что при движении звукового образа от средней линии головы влево ипсилатеральный

ответ генерируется за счет не прямых каллозальных проекций из правого полушария, в то время как ипсилатеральный ответ на движение вправо генерируется за счет прямых таламо-кортикальных связей. Наличие межполушарной асимметрии в основных компонентах слуховых ВП было показано при действии стимулов, вызывающих движение интернализированного звукового образа вправо и влево от средней линии головы [85]. В этой работе начало движения совпадало с началом действия звукового стимула. При всех действующих сигналах для комплекса *NIP2* было характерно правостороннее доминирование активности, наиболее значимое во фронтолатеральном отведении.

При рассмотрении межполушарной асимметрии ВП, следует иметь в виду два аспекта. Во-первых, это наличие множественных генераторов раннего комплекса компонентов *P1–N1–P2* [84]. Во-вторых, наличие определенной специализации слуховой коры в каждом полушарии в отношении разного класса сигналов (речь, музыка и т.д.) [2, 86].

Основные генераторы компонента *N1* впервые были подробно исследованы в работе [87]. Рассматривалась модель тангенциальных и радиальных источников, представленных в виде диполей, расположенных в левой и правой надвисочной коре. Даже небольшая переориентация этих диполей вызывала изменение вычисленной межполушарной асимметрии. Предполагается, что основные генераторы длиннолатентных ВП расположены в пределах или вблизи первичной слуховой области в надвисочной коре [88–90]. В упомянутом обзоре [84] обсуждаются еще несколько возможных причин асимметрии зарегистрированных от обоих полушарий потенциалов: различное расположение или ориентация генераторов потенциалов в двух полушариях; разница в объемной проводимости между полушариями; различия в мощности афферентной импульсации, поступающей к двум полушариям головного мозга и, наконец, более длительная обработка информации в одном из полушарий. С.В. Вайтулевич и др. в работе [85] исследовали топографию распределения амплитуды комплекса *NIP2* по поверхности головы при предъявлении неподвижного звукового стимула по средней линии головы, при плавном движении или при мгновенном перемещении стимула влево или вправо от средней линии головы. В этих условиях фокус максимальной активности был смещен вправо от средней линии головы и располагался в области отведения *FC₂*. Наибольшая межполушарная асимметрия комплекса *NIP2* наблюдалась при действии стимулов с мгновенным перемещением, т.е. при движении с максимальной скоростью. При изучении топографии вызванной активности мозга человека при различении движущихся

звуковых стимулов [91] было подтверждено правостороннее преобладание компонентов *N1* и *P2* при перемещении стимулов влево и вправо от средней линии головы, причем асимметрия была выше при отведении от фронто-латерального кластера. Наиболее эффективным в генерации правополушарной асимметрии компонента *N1* оказался стимул с максимальной скоростью движения (мгновенное смещение), а асимметрия *P2* была наиболее выраженной при коротких траекториях движения. Важным результатом исследования является установление временной динамики развития межполушарной асимметрии компонента *N1*, которая формировалась постепенно во временном интервале 108–120 мс после включения стимула. Возможно, временная динамика развития этой асимметрии является одним из факторов, объясняющих расхождение результатов разных работ по исследованию межполушарных различий реакций мозга. В работе [92], где оценивалась межполушарная асимметрия ВП (комплекс *N1-P2*) при действии сигналов, движущихся с разными скоростями (450°/с, 650°/с и мгновенное смещение), было установлено, что появление правополушарного доминирования не связано со скоростью движения. Для всех типов стимулов правополушарная доминантность была максимальна в диапазоне 120–160 мс после начала сигнала, т.е. формировалась на нисходящей части компонента *N1*. В последующие моменты времени она вновь проявлялась приблизительно через 200 мс при формировании восходящей части компонента *P2*.

В упомянутых ранее работах начало движения совпадало с началом звуковых стимулов, поэтому пространственные характеристики стимулов оказывали лишь модулирующее воздействие на компоненты вызванного ответа. В работе [93], в которой исследовались ВП на отсроченное начало движения звука в активных условиях (при локализации испытуемым конца траектории движения) и при пассивном прослушивании, установлено, что асимметрия компонентов *cN1* и *cP2*, генерируемых в левом и правом полушарии, находится в разной зависимости от направления движения стимулов. Реакции левого полушария демонстрировали выраженное контралатеральное предпочтение, т.е. большую амплитуду *cN1* и *cP2* при перемещении стимулов вправо, и имели большую выраженность в активных условиях прослушивания. Реакции правого полушария были практически одинаковыми при обоих направлениях движения. Аналогичный характер латерализации вызванных ответов на пространственные звуковые стимулы описан в других работах [73, 94, 95]. Контралатеральное доминирование в левом полушарии при наличии симметричной реакции в правом полушарии рассматривается в литературе как проявление феномена “левостороннего игнорирования” (*neglect model*).

Под этим понятием подразумевается, что левое полушарие преимущественно осуществляет обработку информации, поступающей с контралатеральной стороны, и отчасти игнорирует ипсилатеральную информацию, тогда как правое полушарие анализирует слуховую информацию по всему внешнему пространству [95, 96]. Контралатеральное доминирование в левом полушарии в процессе обработки пространственной слуховой информации наблюдалось ранее при исследовании ЭЭГ, МЭГ и гемодинамических реакций мозга человека на тональные [97], речевые [83] и шумовые [61] сигналы. Авторы предполагают, что активность левой теменной коры может модулироваться фронто-теменными нейрональными структурами правого полушария [61, 83, 97]. Интересно отметить, что в работах *S. Getzmann* [98, 99] и *S. Getzmann, J. Lewald* [100], систематически исследовавших асимметрию реакции на начало движения звука, контралатеральность ответов наблюдалась как в левом, так и в правом полушарии. По данным работы *S. Getzmann* [98], контралатеральное доминирование ответа на начало движения нарастает с увеличением скорости движения стимула. В то же время более позднее исследование тех же авторов [100] показало несколько меньшую степень контралатеральности реакции для мгновенного перемещения стимула, чем для плавного движения. В уже упомянутой работе [93] было установлено, что основные компоненты ВП на начало движения (*cN1* и *cN2*) имели большую амплитуду и латентность в активных условиях прослушивания, а увеличение скорости стимула приводило к возрастанию их амплитуды и уменьшению латентности.

В последние годы в электрофизиологических экспериментах стал широко исследоваться феномен негативности рассогласования (НР, в англоязычной литературе – *mismatch negativity, MMN*). Высокая чувствительность НР к изменениям сигнала позволяет использовать этот показатель для оценки влияния параметрических изменений сигнала на слуховые ВП [101]. Феномен НР в последнее время активно используется при изучении функциональной роли левого и правого полушарий при анализе слухового пространства. По данным ряда ранних исследований амплитуда НР была больше в правом полушарии, чем в левом, независимо от стороны звуковой стимуляции [102–106]. Детальное же исследование топографии НР при дихотической стимуляции и в свободном поле выявило неоднозначную картину межполушарной асимметрии НР [97]. Височный компонент НР демонстрировал контралатеральное преобладание; фронтальный компонент был значительно смещен вправо при предъявлении левосторонних девиантов, но оставался совершенно симметричным при действии правосторонних. Аналогичный результат был получен при

регистрации магнитного эквивалента НР [83]. Последующие исследования НР в условиях предъявления латерализованных стимулов продемонстрировали более высокоамплитудные и/или более ранние реакции в полушарии, контралатеральной стороне предъявления звука [107–109]. В исследовании, использующем сдвиг источника звука в свободном поле (направление к центру против направления к периферии) было обнаружено, что смещение к периферии приводит к усилению контралатеральной активности, в то время как смещение к центру вызывает активацию в обоих полушариях [110]. В этой же работе было показано, что контралатеральное доминирование более выражено при латеральном отведении ($FC_5 \setminus FC_6$), чем при медиальном ($FC_1 \setminus FC_2$) и фронтальном ($F_3 \setminus F_4$). Эти наблюдения находятся в согласии с предположениями многих авторов о расположении генераторов НР внутри *Planum temporale* [97, 109, 111]. Рассматривая гипотезу о межполушарной асимметрии НР при обработке пространственной акустической информации, ряд работ поддерживают точку зрения о доминировании правой слуховой коры при пространственном слуховом различении в любой акустической полусфере [106, 112, 113]. Сочетание контралатерального и правополушарного доминирования при обработке акустического пространства было продемонстрировано в работе [83]. Показано, что девианты, расположенные справа, возбуждают НР с одинаковыми латентностями в обоих полушариях, в то время как расположенные слева вызывают более ранние НР в правом полушарии. В упомянутой работе [85], где кроме основных компонентов ВП, исследовались и негативности рассогласования, асимметрия последних была выражена слабо и имела тенденцию к контралатеральному преобладанию при увеличении углового расстояния между стандартом и девиантом. Достоверность асимметрии НР оказалась значительно ниже, чем для ВП, и проявлялась главным образом во фронтомедиальных отведениях. Единственным значимым фактором для асимметрии НР в этой работе явилось угловое расхождение между стандартом и девиантом. В более поздней работе [91] высокая значимость асимметрии НР была получена только при действии девианта, моделирующего мгновенное перемещение стимула к левому или правому уху. Высокоамплитудная НР, вызванная этим девиантом, указывает на максимальные перцептивные различия действующих стимулов. В работе [92] при действии движущихся с разными скоростями стимулов ($450^\circ/\text{с}$ – стандарт, $650^\circ/\text{с}$ и мгновенное смещение – девианты) НР в левом полушарии демонстрирует контралатеральную доминантность, в то время как правосторонняя НР не чувствительна к направлению перемещения звука. Эту разницу в контралатеральности между НР левого

и правого полушария можно также рассматривать как проявление феномена левостороннего игнорирования (*neglect model*). Полученные в этих работах результаты – правополушарное доминирование для слуховых ВП и контралатеральное преобладание для негативностей рассогласования левого полушария – в какой-то мере можно объяснить разделным местоположением генераторов компонента *NI* и генераторов НР [114]. В частности, *B. Opitz et al.* [115], сопоставляя результаты фМРТ и МЭГ исследований многих авторов, обнаружили источник активности компонента *NI* в первичной слуховой коре, в то время как НР возникала в слуховых областях в передней части извилины Гешля. Исследуя частотную девиацию в сигналах, некоторые авторы [116, 117] заключают, что ранние разностные волны девиант-стандарт имеют сенсорное происхождение, связанное с возникновением *NI*, в то время как поздняя часть этих разностных волн зависит главным образом от когнитивного компонента. Это параллельное использование двух различных механизмов, обеспечивающих одну и ту же функцию, может обеспечивать обнаружения изменений в окружающей среде [116]. Таким образом, различие нейрональных структур, осуществляющих первичный анализ стимула и высшие когнитивные процессы, находит отражение в разном характере межполушарной асимметрии ранних и поздних компонентов ВП.

ВЫВОДЫ

1. Установлены некоторые анатомические различия корковых структур левого и правого полушарий головного мозга, осуществляющих слуховой анализ звуковых сигналов.
2. Результаты ряда работ подтверждают спектрально-временную теорию об изменении активности полушарий мозга: спектральные характеристики сигнала в основном обрабатываются в правом полушарии, временные – в левом.
3. В ряде работ наблюдались более ранние и более мощные ЭЭГ и МЭГ реакции в правом полушарии при стимуляции сигналами, имеющими начальную максимальную спектральную плотность.
4. Результаты ряда работ позволяют предположить, что оценка интенсивности стимулов происходит в основном в левой слуховой коре, а в обработку длительности вовлечена, наряду с левой, и правая слуховая кора.
5. Изучение функциональной латерализации в субкортикальных и кортикальных слуховых структурах показывает, что межполушарная асимметрия определяется акустическим контекстом.

6. При пассивном различении движущихся звуковых стимулов установлено правостороннее преобладание комплекса *N1-P2* длиннолатентных слуховых вызванных потенциалов при перемещении стимулов влево и вправо от средней линии головы, причем асимметрия выше при отведении от фронто-латерального кластера.

7. В активном и пассивном условиях прослушивания сигналов с отсроченным началом движения амплитуда компонентов *cN1* и *cP2* зависит от скорости движения. Контралатеральная асимметрия реакций на начало движения стимула наблюдается только в левом полушарии.

8. Негативность рассогласования, возникающая в левом полушарии, характеризуется контралатеральным доминированием; в правом полушарии генерируется практически одинаковая негативность рассогласования при перемещении стимулов влево или вправо от средней линии.

К настоящему времени накоплен многообразный и зачастую противоречивый клинический и экспериментальный материал, описывающий разные аспекты функциональной асимметрии головного мозга, связанные с реализацией слуховой функции. На основании рассмотренных данных можно заключить, что ни одно из полушарий не может считаться абсолютно доминирующим при обработке отдельных свойств звуковых стимулов. Это соответствует основным положениям концепции системной динамической локализации функций, согласно которой в осуществлении любой функции принимает участие весь мозг в целом, что реализуется через совместное функционирование распределенных нейронных ансамблей. Межполушарная асимметрия остается одной из фундаментальных закономерностей организации мозга, однако каждый ее вид может подразделяться на множество парциальных асимметрий. Основные перспективы исследований на эту тему могут быть связаны с определением стационарных и динамических параметров межполушарной асимметрии в зависимости от экспериментальных условий, что остается важной характеристикой множества изучаемых процессов.

Работа выполнена при финансовой поддержке ПФНИ государственных академий на 2013–2020 гг. (ГП-14, раздел 63.3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Clarke S., Morosan P.* Architecture, connectivity and transmitter receptor in human auditory cortex // Eds. Poeppel D., Overath T., Popper A., Fay R. *Human Auditory Cortex*. NY.: Springer Science + + Business Media, 2012. P. 11.
2. *Tervaniemi M., Hugdahl K.* Lateralization of auditory cortex functions // *Brain Research Reviews*. 2003. V. 43. P. 231.

3. *Shaw M., Hämäläinen M., Gutschalk A.* How anatomical asymmetry of human auditory cortex can lead a rightward bias in auditory evoked fields // *NeuroImage*. 2013. V. 74. P. 22.
4. *Rademacher J., Morosan P., Schleicher A. et al.* Human auditory cortex in women and men // *Neuroreport*. 2001. V. 12. P. 1561.
5. *Geschwind N., Levitsky W.* Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region // *Science*. 1968. V. 161. P. 186.
6. *Westbury C.F., Zatorre R.J., Evans A.C.* Quantifying variability in planum temporale: a probability map // *Cereb. Cortex*. 1999. V. 9. P. 392.
7. *Binder J.R., Frost J.A., Hammake T.A. et al.* Function of the left planum temporal in auditory and linguistic processing // *Brain*. 1996. V. 119. P. 1239.
8. *Good C.D., Johnsrude I., Ashburner R.N. et al.* Cerebral asymmetry and the effects of sex and handedness on brain structure: A voxel-based morphometric analysis of 465 normal adult brains // *NeuroImage*. 2001. V. 14. P. 685.
9. *Jäncke L., Steenmetz H.* Anatomic brain asymmetries and their relevance for functional asymmetries / *The asymmetrical brain*. Eds. Hugdahl K., Davidson R.J. Cambridge, MA: MIT Press, 2004. P. 187.
10. *Schlaug G., Jäncke L., Huang Y., Steinmetz H.* In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians // *Science*. 1995. V. 267. P. 699.
11. *Rademacher J., Morosan P., Schleicher A. et al.* Human primary auditory cortex in women and men // *Neuroreport*. 2001. V. 12. № 8. P. 1561.
12. *Penhune V.B., Zatorre R.J., MacDonald J.D., Evans A.C.* Interhemispheric anatomical differences in human primary cortex; probabilistic mapping and volume measurement resonance scans // *Cereb. Cortex*. 1996. V. 6. P. 661.
13. *Penhune V., Cismaru R., Dorsaint-Pierre R. et al.* The morphometry of auditory cortex in the congenitally deaf measured MRI // *NeuroImage*. 2003. V. 20. P. 1215.
14. *Dorsaint-Pierre R., Penhune V., Watkins K. et al.* Asymmetries of the planum temporale and Heschl's gyrus: Relationship to language lateralization // *Brain*. 2006. V. 129. P. 1164.
15. *Anderson B., Southern B., Powers R.* Anatomic asymmetries of the posterior superior temporal lobes: A postmortem study // *Neuropsychiatry, Neuropsychology, Behavioral Neurology*. 1999. V. 12. P. 247.
16. *Galuske R., Schlote W., Bratzke H., Singer W.* Interhemispheric asymmetries of the modular structure in human temporal cortex // *Science*. 2000. V. 289. P. 1946.
17. *Chance S., Casanova M., Switala A., Crow T.* Microcolumnar structure in Heschl's gyrus and planum temporale: Asymmetries in relation to sex and callosal fiber number // *Neuroscience*. 2006. V. 143. P. 1041.
18. *Hutsler J.J., Gazzaniga M.S.* Acetylcholinesterase staining in human auditory and language cortices: regional variation of structural feature // *Cerebral Cortex*. 1996. V. 6. P. 260.
19. *Morosan P., Rademacher J., Schleicher A. et al.* Human primary auditory cortex: cytoarchitectonic subdivi-

- sions and mapping into a spatial reference system // *NeuroImage*. 2001. V. 13. P. 684.
20. *Mazziotta J.C., Phelps M.E., Carson D.E., Kuhl D.E.* Tomographic mapping of human cerebral metabolism: auditory stimulation // *Neurology*. 1982. V. 32. P. 921.
 21. *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.
 22. *Hashimoto R., Homae F., Nakajima K. et al.* Functional differentiation in the human auditory and language areas revealed by dichotic listening tasks // *NeuroImage*. 2000. V. 12. P. 147.
 23. *Belin P., Zatorre R.J.* "What", "where" and "how" in auditory cortex // *Nat. Neurosci.* 2000. V. 3. P. 965.
 24. *Alho K., Connolly J.E., Cheour M. et al.* Hemispheric lateralization in preattentive processing of speech sounds // *Neurosci. Lett.* 1998. V. 258. P. 9.
 25. *Szymanski M.D., Perry, Gage N.M. et al.* Magnetic source imaging of late evoked field responses to vowel: toward an assessment of hemispheric dominance for language // *J. Neurosurg.* 2001. V. 94. P. 445.
 26. *Zatorre R.J., Evans A.C., Meyer E.* Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch // *J. Neurosci.* 1994. V. 14. P. 1908.
 27. *Zatorre R.J., Belin P., Penhume V.B.* Structure and function of auditory cortex: music and speech // *Trends Cogn. Sci.* 2002. V. 6. P. 37.
 28. *Griffiths T.D., Johnsrude I., Dean J.L., Green G.G.* A common neural substrate for the analysis of pitch and duration pattern in segmented sound // *Neuroreport*. 1999. V. 10. P. 3825.
 29. *Zatorre R.J., Belin P.* Spectral and temporal processing in human auditory cortex // *Cereb. Cortex*. 2001. V. 11. P. 946.
 30. *Jamison H.L., Watkins K.E., Bishop D.V., Matthews P.M.* Hemispheric specialization for processing auditory non-speech stimuli // *Cereb. Cortex*. 2006. V. 16. P. 1266.
 31. *Okamoto H., Strake H., Draganova R., Pantev C.* Hemispheric asymmetry of auditory evoked fields elicited by spectral versus temporal stimulus change // *Cereb. Cortex*. 2009. V. 19. P. 2290.
 32. *Pantev C., Bertrand O., Eulitz C. et al.* Specific tonotopic organization of different areas of human auditory cortex revealed by stimulation magnetic and electric recordings // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1995. V. 94. P. 26.
 33. *Eggermont J.J., Ponton C.W.* The neurophysiology of auditory perception from single units to evoked potentials // *Audiol. Neurootol.* 2002. V. 7. P. 71.
 34. *Liegeois-Chauvel C., Giraud K., Badier J.M. et al.* Intracerebral evoked potentials in pitch perception reveal a functional asymmetry of the human auditory cortex // *Ann. NY Acad. Sci.* 2001. V. 930. P. 117.
 35. *Howard M., Poeppel D.* Hemispheric asymmetry in mid and long latency neuromagnetic responses to single clicks // *Hearing Res.* 2009. V. 257. P. 41.
 36. *Gabriel D., Venillet E., Ragot R. et al.* Effect of stimulus frequency and stimulation site on N1m response of the human auditory cortex // *Hearing Res.* 2004. V. 197. P. 55.
 37. *Huottilanen M., Wincker I., Alho K. et al.* Combined mapping of human auditory EEG and MEG responses // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1998. V. 108. P. 370.
 38. *Kanno A., Nakasoto N., Murayama N., Yoshimoto T.* Middle and long latency peak sources in auditory evoked magnetic fields for tone bursts in humans // *Neurosci. Lett.* 2000. V. 293. P. 187.
 39. *Rosburg T., Hauelsen J., Sauer H.* Habituation of the auditory evoked field component N100m and its dependence on stimulus duration // *Clin. Neurophysiol.* 2002. V. 113. P. 421.
 40. *Jin C.Y., Ozaki I., Suzuki Y. et al.* Hemispheric asymmetry in N100m current sources in auditory evoked fields: comparison of ipsilateral versus contralateral responses // *Int. Congr. Ser.* 2007. V. 1300. P. 61.
 41. *Poeppel D., Phillips C., Yellin E. et al.* Processing of vowels in supratemporal auditory cortex // *Neurosci. Lett.* 1997. V. 221. P. 145.
 42. *Kirveskari E., Salmelin R., Kari R.* Neuromagnetic responses to vowels vs. tones reveal hemispheric lateralization // *Clin. Neurophysiol.* 2006. V. 117. P. 643.
 43. *Gage N., Roberts T., Hickok G.* Hemispheric asymmetries in auditory evoked neuromagnetic fields in response to place of articulation contrasts // *Cog. Brain Res.* 2002. V. 14. P. 303.
 44. *Obleser J., Lahiri A., Eulitz C.* Auditory-evoked magnetic fields codes place of articulation in timing and topography around 100 milliseconds post syllable onset // *NeuroImage*. 2003. V. 20. P. 1839.
 45. *König R., Sieluycki C., Heil P., Scheich H.* Effects of the task of categorizing FM direction on auditory evoked magnetic fields in the human auditory cortex // *Brain Res.* 2008. V. 1220. P. 102.
 46. *Hine J., Debener S.* Late auditory evoked potentials asymmetry revisited // *Clin. Neurophysiol.* 2007. V. 118. P. 1274.
 47. *Pardo P.J., Mäkelä J.P., Sams M.* Hemispheric differences in processing tone frequency and amplitude modulations // *NeuroReport*. 1999. V. 10. P. 3018.
 48. *Loveless N.* Temporal integration in auditory sensory memory: Neuromagnetic evidence // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1996. V. 100. P. 220.
 49. *McEvoy L., Levänen S., Loveless N.* Temporal characteristics of auditory sensory memory: Neuromagnetic evidence // *Psychophysiology*. 1997. V. 34. P. 308.
 50. *Leonard C.M., Towler S., Welcome S. et al.* Lateral asymmetry in the shape of Heschl's gyrus // *Neuroscience*. Wash. D.C. Society for Neuroscience, 2008. P. 15.
 51. *Poeppel D.* The analysis of speech in different temporal integration windows: Cerebral lateralization as asymmetric sampling in time // *Speech Commun.* 2003. V. 41. P. 245.
 52. *Belin P., McAdams S., Smith B. et al.* The Functional anatomy of sound intensity discrimination // *J. Neurosci.* 1998. V. 18. P. 6388.
 53. *Milner B.* Laterality effects in audition / *Interhemispheric relation and cerebral dominance*. Ed. Mountcastle V. John Hopkins University Press, 1962. P. 177.
 54. *Brancucci A., Babiloni C., Rossini P.M., Romani C.* Right hemisphere specialization for intensity discrim-

- ination of musical and speech sounds // *Neuropsychologia*. 2005. V. 43. P. 1916.
55. *Reiterer S., Erb M., Grodd W., Wildgruber D.* Cerebral processing of timbre and loudness: fMRI evidence for contribution of Broca's area to basic auditory discrimination // *Brain Imaging Behav.* 2008. V. 2. P. 1.
 56. *Brechmann A., Scheich H.* Hemispheric shifts of sound representation in auditory cortex. With conceptual listening // *Cereb. Cortex*. 2005. V. 15. P. 578.
 57. *Reiterer S., Erb M., Droll C.D. et al.* Impact of task difficulty on lateralization of pitch and duration discrimination // *Neuroreport*. 2005. V. 16. P. 239.
 58. *Angenstein N., Brechman A.* Division of labor between left and right human auditory cortices during the processing of intensity and duration // *NeuroImage*. 2013. V. 83. P. 1.
 59. *Levine R.A., McGaffigan P.* Right-left asymmetries in the human brainstem: auditory evoked potentials // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1983. V. 55. P. 532.
 60. *Levine R.A., Liderman J., Riley P.* The brainstem auditory evoked potential asymmetry is replicable and reliable // *Neuropsychologia*. 1988. V. 26. P. 603.
 61. *Schönwiesner M., Krumbholz K., Rübsamen R. et al.* Hemispheric asymmetry for auditory processing in the human auditory brainstem, thalamus and cortex // *Cereb. Cortex*. 2007. V. 17. P. 492.
 62. *Middlebrooks J.C., Xu L., Furukawa S., Macpherson E.A.* Cortical neurons that localize sounds // *Neuroscientist*. 2002. V. 8. № 1. P. 73.
 63. *McAlpine D., Jiang D., Palmer A.R.* A neural code for low frequency sound localization in mammals // *Nat. Neurosci.* 2001. V. 4. P. 396.
 64. *Stecker G., Harrington I., Middlebrooks J.* Location coding by opponent neural populations in the auditory cortex // *PLoS Biol.* 2005. V. 3. P. 78.
 65. *Magazi D., Krumbholz K.* Evidence for opponent-channel coding of interaural time differences in human auditory cortex // *J. Neurophysiol.* 2010. V. 104. P. 1997.
 66. *Salminen N., Tiitinen H., Yrttiaho S., May P.-J.* The neural code for interaural time differences in human auditory cortex // *J. Acoust. Soc. Amer.* 2010. V. 127. P. 60.
 67. *Phillips D.R., Vigneault-MacLeon B., Boehnke S., Hall S.* Acoustic hemifields in the spatial release from masking of speech by noise // *J. Amer. Acad. Audiol.* 2003. V. 14. P. 518.
 68. *Dingle R., Hall S., Phillips D.* A midline azimuthal channel in human spatial hearing // *Hearing Res.* 2010. V. 268. P. 67.
 69. *Dingle R., Hall S., Phillips D.* The three-channel model of sound localization mechanisms: interaural level differences // *J. Acoust. Soc. Amer.* 2012. V. 131. № 5. P. 4023.
 70. *Briley P.M., Kitterick P., Summerfield A.* Evidence for opponent process analysis of sound source location in humans // *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2013. V. 14. P. 83.
 71. *Ungan P., Yagcioglu S., Goksoy C.* Differences between the N1 waves of the responses to interaural time and intensity disparities scalp topography and dipole sources // *Clin. Neurophys.* 2006. V. 112. P. 485.
 72. *Krumbholz K., Schönwiesner M., von Cramon D. et al.* Representation of interaural temporal information from left and right auditory space in the human planum temporale and inferior parietal lobe // *Cereb. Cortex*. 2005. V. 15. P. 317.
 73. *Krumbholz K., Hewson-Stoate N., Schönwiesner M.* Cortical response to auditory motion suggests an asymmetry in the reliance on interhemispheric connections between the left and right auditory cortices // *J. Neurophysiol.* 2007. V. 97. P. 1649.
 74. *Palomäki K., Tiitinen H., Mäkinen V. et al.* Cortical processing of speech sounds and their analogues in a spatial auditory environment // *Cogn. Brain Res.* 2002. V. 14. P. 294.
 75. *Palomäki K., Tiitinen H., Mäkinen V. et al.* Spatial processing in human auditory cortex: the effects of 3D, ITD and ILD stimulation techniques // *Cogn. Brain Res.* 2005. V. 24. P. 364.
 76. *Tiitinen H., Salminen N., Palomäki K. et al.* Neuro-magnetic recordings reveal the temporal dynamics of auditory spatial processing in the human cortex // *Neurosci. Lett.* 2006. V. 396. P. 17.
 77. *Salminen N., Tiitinen H., Miettinen I. et al.* Asymmetrical representation of auditory space in human cortex // *Brain Res.* 2010. V. 1306. P. 93.
 78. *Itoh K., Yumoto M., Uno A.* Temporal stream of cortical representation for auditory spatial localization in human hemispheres // *Neurosci. Lett.* 2000. V. 292. P. 215.
 79. *Hirstein M., Hausmann M., Lewald J.* Functional cerebral asymmetry in auditory motion perception // *Laterality*. 2006. V. 12. P. 87.
 80. *Johnson B., Hautus M.* Processing of binaural information in human auditory cortex: Neuromagnetic responses to interaural timing and level differences // *Neuropsychologia*. 2010. V. 48. P. 2610.
 81. *Xiang J., Chuang S., Wilson D. et al.* Sound motion evoked magnetic fields // *Clin. Neurophysiol.* 2002. V. 113. P. 1.
 82. *Griffiths T., Rees G., Rees A. et al.* Right parietal cortex is involved in the perception of sound movement in humans // *Nat. Neurosci.* 1998. V. 1. P. 74.
 83. *Kaiser J., Lutzenberger W., Preissl H. et al.* Right-hemisphere dominance for the processing of sound source lateralization // *J. Neurosci.* 2000. V. 20. P. 6631.
 84. *Näätänen R., Picton T.* The N1 wave of human electric and magnetic response to sound: A review and an analysis of component structure // *Psychophysiol.* 1987. V. 24. P. 375.
 85. *Вайтулевич С.Ф., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Никитин Н.И.* Межполушарная асимметрия суммарной активности мозга человека при локализации источника звука // *Сенсорные системы*. 2015. Т. 29. № 2. С. 148.
 86. *Schönwiesner M., Rübsamen R., von Cramon S.* Spectral and temporal processing in the human auditory cortex-revisited // *Ann. NY. Acad. Sci.* 2005. V. 1060. P. 89.

87. Scherg M., von Cramon D. Evoked dipole source potentials of the human auditory cortex // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1986. V. 65. P. 344.
88. Yvert B., Fisher C., Bertrand O., Pernier J. Location of human supratemporal auditory areas from intracerebral auditory evoked potentials using distributed source models // *Neuroimage.* 2005. V. 28. P. 40.
89. Mulert C., Janger L., Propp S. Sound level dependence of the primary auditory cortex: simultaneous measurement with 61-channel EEG and fMRT // *NeuroImage.* 2005. V. 28. P. 49.
90. Debener S., Strobel A., Sorger B. Improved quality of auditory event-related potentials recorded simultaneously with 3-T fMRI: removal of ballisto-cardiogram artefact // *Neuroimage.* 2007. V. 34. P. 587.
91. Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Вайтулевич С.Ф., Никитин Н.И. Топография вызванной активности мозга человека при различении движущихся стимулов // *ЖВНД.* 2015. Т. 65. С. 577.
92. Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A., Vaitulevich S.Ph., Nikitin N.I. Hemispheric asymmetry of ERPs and MMNs evoked by slow, fast and abrupt auditory motion // *Neuropsychologia.* 2016. V. 91. P. 465.
93. Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Семёнова В.В., Никитин Н.И. Вызванные потенциалы на звуковые стимулы с отсроченным началом движения в условиях активного и пассивного прослушивания // *ЖВНД.* 2016. Т. 66. С. 565.
94. Dietz M.J., Friston K.J., Mattingley J.B. et al. Effective connectivity reveals right hemisphere dominance in audiospatial perception: implications for models of spatial neglect // *J. Neurosci.* 2014. V. 34. P. 5003.
95. Teshiba T.M., Ling J., Ruhl D.A. et al. Evoked and intrinsic asymmetries during auditory attention: implication for the contralateral and neglect models of functioning // *Cereb. Cortex.* 2013. V. 23. P. 560.
96. Mesulam M.M. Spatial attention and neglect: parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of silent extropersonal events // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 1999. V. 354. P. 1325.
97. Deouell L.Y., Bentin S., Giard M.H. Mismatch negativity in dichotic listening: evidence for interhemispheric differences and multiple generators // *Psychophysiol.* 1998. V. 35. P. 355.
98. Getzmann S. Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes // *Neuropsychologia.* 2009. V. 47. P. 2625.
99. Getzmann S. Auditory motion perception: onset position and motion direction are encoded in discrete processing stages // *Eur. J. Neurosci.* 2011. V. 33. P. 1339.
100. Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: Smooth motion versus discontinuous displacement // *Brain Res.* 2012. V. 1466. P. 119.
101. Näätänen R., Paavilainen P., Rinne T., Alho K. The mismatch negativity (MMN) in basic research of auditory processing: a review // *Clin. Neurophysiol.* 2007. V. 118. P. 2544.
102. Alain C., Woods D., Ogawa K. Brain indices of automatic pattern processing. *Neuroreport.* 1994. V. 6. P. 140.
103. Alain C., Woods D., Knight R. A distributed cortical network for auditory sensory memory in humans // *Brain Res.* 1998. V. 812. P. 23.
104. Paavilainen P., Alho K., Reinikainen K. et al. Right hemisphere dominance of different mismatch negativities // *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 1991. V. 78. P. 466.
105. Levänen S., Ahonen A., Hari R. et al. Deviant auditory stimuli activate human left and right auditory cortex differently // *Cereb. Cortex.* 1996. V. 6. P. 288.
106. Deouell L., Bentin S., Soroker N. Electrophysiological evidence for an early (pre-attentive) information processing deficit in patients with right hemisphere damage and unilateral neglect // *Brain.* 2000. V. 123. P. 353.
107. Nager W., Kohlmetz C., Joppich G. Tracking of multiple sound source defined by interaural time differences brain potential evidence in human // *Neurosci. Lett.* 2003. V. 344. P. 181.
108. Kaiser J., Lutzenberger W. Location changes entrance hemispheric asymmetry of magnetic fields evoked by lateralized sound in humans // *Neurosci. Lett.* 2001. V. 314. P. 17.
109. Tata M., Ward I. Early phase of spatial mismatch negativity is localized to a posterior “where” auditory pathway // *Exp. Brain Res.* 2005. V. 167. P. 481.
110. Richter N., Schröger E., Rübsem R. Hemispheric specialization during discrimination of sound sources reflected by MMN // *Neuropsych.* 2009. V. 47. P. 2652.
111. Sonnada R.R., Alain C., Trainor I. Effects of spatial separation and stimulus probability on event-related potentials elicited by occasional changes in sound location // *Brain Res.* 2006. V. 1071. P. 175.
112. Zatorre R., Penhune V. Spatial localization after excision of human auditory cortex // *J. Neurosci.* 2001. V. 21. P. 6321.
113. Brunetti M., Belardinelli P., Caulo M. Human brain activation during passive listening to sounds from different locations: An fMRI and MEG // *Human Brain Mapping.* 2005. V. 26. P. 251.
114. Näätänen R., Kujala T., Wincker I. Auditory processing that leads to conscious perception: A unique window to central auditory processing opened by the mismatch negativity and related responses // *Psychophysiol.* 2011. V. 48. P. 4.
115. Opitz B., Schröger E., von Gramon D. Sensory and cognitive mechanisms for preattentive change detection in auditory cortex // *Europ. J. Neurosci.* 2005. V. 21. P. 531.
116. Schröger E. On the detection of auditory deviants: A preattentive activation model // *Psychophysiol.* 1997. V. 34. P. 245.
117. Maess B., Jacobsen T., Schröger E., Friederici A.D. Localizing pre-attentive auditory memory-based comparison: Magnetic mismatch negativity to pitch change // *NeuroImage.* 2007. V. 37. P. 561.

Functional Hemispheric Asymmetry of the Human Brain in Audition

S. F. Vaitulevich^a, E. A. Petropavlovskaya^{a, *}, L. B. Shestopalova^a, and N. I. Nikitin^a

^aPavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

**E-mail: petekat@yandex.ru*

The review discusses hemispheric asymmetry of the human brain activity recorded by electrophysiological and hemodynamic methods using various parameters of sound stimuli. The authors discuss the anatomical differences that may exist between the auditory cortices of the left and right hemispheres, the dependence of auditory response lateralization on the parameters of sound stimulation and the patterns of hemispheric asymmetry that can be found in auditory evoked potentials elicited during spatial processing of sound stimuli.

Keywords: hemispheric asymmetry, auditory event-related potentials, mismatch negativity, sound source localization, auditory motion.